**Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia
Departamento de Psicologia Experimental**

**Resolução de problema por macacos-prego
selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas
populações com diferentes repertórios de uso de
ferramentas**

Raphael Moura Cardoso

São Paulo
Novembro/2013

**Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia
Departamento de Psicologia Experimental**

**Resolução de problema por macacos-prego
selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas
populações com diferentes repertórios de uso de
ferramentas**

Raphael Moura Cardoso

(versão corrigida)

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

Área de concentração:
Psicologia Experimental

Orientador:
Prof. Dr. Eduardo B. Ottoni

São Paulo
Novembro/2013

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

Cardoso, Raphael Moura.

Resolução de problema por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas populações com diferentes repertórios de uso de ferramentas / Raphael Moura Cardoso; orientador Eduardo Benedicto Ottoni. -- São Paulo, 2013.

162 f.

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

1. Resolução de problema 2. Utilização de ferramentas 3. *Sapajus*
4. Inteligência animal 5. Tradição I. Título.

BF433.P5

Nome: Cardoso, Raphael Moura

Título: Resolução de problemas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas populações com diferentes repertórios de uso de ferramentas.

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia,
da Universidade de São Paulo, para obtenção
do título de doutor em Psicologia.

Aprovado em: _20_ / _02_ / _2014_.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. __Eduardo Benedicto Ottoni__

Instituição: __Instituto de Psicologia – Universidade de São Paulo__

Assinatura: _____

Prof. Dr. __Olavo Faria Galvão__

Instituição: __Universidade Federal do Para__

Assinatura: _____

Prof. Dr. __Francisco Dyonísio Cardoso Mendes__

Instituição: __Universidade de Brasília__

Assinatura: _____

Prof. Dra. __Briseida Dogo Resende__

Instituição: __Instituto de Psicologia – Universidade de São Paulo__

Assinatura: _____

Prof. Dr. __Marcelo Frota Benvenuti__

Instituição: __Instituto de Psicologia – Universidade de São Paulo__

Assinatura: _____

“Não sei quantas vezes

Subi o morro cantando

Sempre o sol me queimando

e assim vou me acabando”

Nelson Cavaquinho – Folhas Secas

Agradecimentos

O autor agradece:

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) a bolsa de doutorado concedida (processo 143014/2009-9).

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo o financiamento de pesquisa concedido ao orientador e que permitiu a realização de várias etapas da pesquisa.

À Fundação do Museu do Homem Americano (FUNDHAM) a disponibilidade de hospedagem ao pesquisador durante sua estada em São Raimundo Nonato, PI.

A todas as funcionárias do Parque Nacional da Serra da Capivara.

À equipe *EthoCebus* Project a possibilidade de utilizar suas instalações na Fazenda Boa Vista e por ter propiciado um ambiente de aprendizagem durante a estada em campo.

À família M, especialmente à Maria Oliveira a acolhida e por ter propiciado um ambiente descontraído à beira do fogão.

À Cleonice Sabino (FUNDHAM) a amizade e pelas ótimas conversas.

À Agência Municipal de Meio Ambiente da Prefeitura de Goiânia/GO a autorização de pesquisa com os macacos-prego que habitam os parques municipais da cidade.

A todos os funcionários da Universidade de São Paulo, especialmente Noel Santos, que construiu a caixa-problema utilizada em minha pesquisa. Agradece também à Sônia de Souza a atenção, competência e presteza nas informações sobre prazos, burocracia e procedimentos da pós-graduação.

Aos funcionários da Biblioteca Dante Moreira Leite a competência e carinho devotado aos livros e documentos.

Ao Professor Dr. Eduardo B. Ottoni a sua competência, seriedade e sabedoria na hora de conduzir as orientações, revisar manuscritos e na sugestão de leituras.

À Eduarda Coutinho Carneiro a inestimável ajuda na coleta de dados em Goiânia e pela sua responsabilidade e competência na condução de suas atividades de campo.

Aos assistentes de campo, Marco Oliveira e George Reinaldo, o auxílio em campo.

A todos os professores e professoras do Programa de Pós-Graduação do Departamento de Psicologia Experimental, do Instituto de Psicologia, da Universidade de São Paulo.

A todos meus colegas do Laboratório de Etologia Cognitiva, especialmente Lucas Peternelli e Dr. José Henrique Ferreira, as conversas sempre motivadoras e pelo bom som de seu violão.

À Dra. Michelle Verderane, Dr. Tiago Falótico, Camila Coelho, Marcelo Martin e Irene Deval ao apoio e recepção sempre providencial.

Aos amigos acadêmicos Dra. Liane Dahás, Dr. Altay Alves, as sugestões, críticas e trocas de experiências durante o doutoramento.

Aos amigos, Dr. Emiliano Rossi e Dr. Antoine Lordeau, o resumo em francês.

Aos professores, Dr. Lorismário Ernesto Simonassi, Dr. Francisco “Dida” Mendes e Dr. Lauro Nalini, o incentivo e sugestões de bibliografia.

Ao Dr. César Ades (*in memoriam*) o incentivo desde a graduação e por sempre ter suscitado a curiosidade científica nos psicólogos.

Aos amigos psicólogos, Marcelo Henriques e André Bravin, as ótimas conversas e pela dedicação a uma Psicologia Científica e (sempre que possível) Experimental.

Ao Diego Mendes (arqueólogo de primeira!) as ricas conversas e por sempre manter a mente aberta para o questionamento científico.

Aos meus amigos: Daniel Cardoso, Bruno Malaguth, Igor Calvacanti e Luciana Ribas.

Aos parceiros: Leo Wohlgemuth, Henrique Teixeira, Rafael Casati, Elver e Jessica Mayer.

Ao Rubson dos Santos, gênio na arte da criação e uso de ferramentas!

Ao Divino Abadia, e Cleuza Abadia, o incentivo durante meu doutoramento (sempre acompanhado por um churrasco goiano). Também agradece ao Sérgio Abadia a presteza e solidariedade.

À Marluce Maria de Moura o amor, responsabilidade e dedicação ao seu filho caçula.

Ao Oduvaldo R.F. Alho Cardoso o exemplo e incentivo aos estudos de seus filhos.

Aos meus irmãos: Fabiano M. Cardoso e Marcelo M. Cardoso – *Shine on!*

Finalmente, à Simone S. Abadia o carinho, companheirismo e amor. Você conseguiu cuidar de tudo durante minha ida a campo e também enquanto eu escrevia a tese. Sinto pelo tempo que não pude assistir àquele filme contigo, ou leva-la para dançar devido as minhas obrigações acadêmicas. Muito obrigado por tudo! Sempre serei grato. Amo você. Toda!

RESUMO

Cardoso, R. M. (2013). *Resolução de problema por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas populações com diferentes repertórios de uso de ferramentas*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo-SP, Brasil.

Os macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) são reconhecidos pela flexibilidade comportamental, incluindo o uso de ferramentas na natureza. Admite-se que o contexto social contribua para aprendizagem individual de comportamentos flexíveis pelos macacos-prego. A influência social sobre a aprendizagem é considerada como uma característica básica da cultura. As diferenças observadas no conjunto de ferramentas entre populações naturais de macacos-prego sugerem a existência de tradições nestes primatas. Em um experimento em campo apresentamos aos macacos de duas populações, que diferiam acerca de suas tradições instrumentais, um problema que exigia o uso de sondas para obter melaço dentro de uma caixa-problema. Investigamos se os macacos destas populações abordariam o problema de acordo com as respectivas tradições instrumentais. As populações investigadas habitam diferentes regiões do Estado do Piauí, interior do nordeste brasileiro, e distam aproximadamente 350Km entre si, sendo a paisagem ecológica tipicamente marcada pelo bioma cerrado/caatinga. Os macacos da população da Fazenda Boa Vista (FBV) são proficientes no uso de percutores durante o processamento de cocos-de-palmeiras e frutos secos de caju. Apesar de quase uma década de observação sistemática nesta população, não foi observado o uso de outras ferramentas por estes macacos. Os macacos da população do Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC), por sua vez, utilizam habitualmente um conjunto diversificado de ferramentas, incluindo o uso de percutores e sondas. Nossa hipótese predisse que os macacos da população PNSC (grupo Pedra Furada) resolveriam o problema em menor tempo e apresentariam melhor desempenho, enquanto os macacos da FBV (grupo Chicão) não utilizariam sondas durante as tentativas de obter o melaço, ou demandariam maior tempo até alcançarem o sucesso no problema, e esperávamos pudessem percutir pedras contra a caixa. Os machos do grupo Pedra Furada resolveram o problema no primeiro dia de exposição, e os machos e as fêmeas percutiram contra a caixa, mas os macacos do grupo Chicão não transportaram nenhum objeto durante o experimento e interagiram pouco com o problema. Estes resultados estão de acordo com aqueles observados em um experimento similar realizado com chimpanzés. Observamos também diferenças no tamanho das sondas utilizadas e na frequência de sucessos exibida pelos jovens e machos do grupo Pedra Furada. Propomos que a diferença observada na forma de abordar o problema entre os macacos destas populações esteja associada às diferenças no gradiente de generalização no uso de ferramentas e a disponibilidade de material no ambiente.

Palavras-chave: resolução de problema; uso de ferramenta; *Sapajus*; inteligência animal; tradição.

ABSTRACT

Cardoso, R. M. (2013). *Problem solving by wild bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus) from two populations with different tool-use repertoires*. Doctoral Thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo-SP, Brazil.

Capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) have been recognized by their behavioral flexibility, including tool-using in nature. Currently, it is acknowledged that social context contributes to individual learning of that flexible behavior by capuchin monkeys. The social influence on learning is the most basic feature of culture. The differences observed in tool kit exhibited in natural populations of capuchin monkeys suggest the existence of culture in these New World primates. We ran a field experiment in two populations of capuchin monkeys which differed in their tool use traditions. In this experiment we presented a problem that required probe-tool using to reach molasses available inside the problem-box. We investigated whether monkeys from these populations approached the problem according to their respective tool use traditions. Both populations inhabit different regions in the State of Piauí, in Northeastern Brazil, and are about 350Km apart. The ecological landscapes of these research sites are the savanna-like *cerrado* and *caatinga* biomes. Monkeys from *Fazenda Boa Vista* (FBV) are proficient pounding-tool users that habitually use stones as hammers to crack open palm-nuts and dry cashew fruit. After almost a decade of systematic observations, no other form of tool use was observed in this population. Capuchin monkeys from *Parque Nacional da Serra da Capivara* (PNSC), on the other hand, have been observed using a much broader tool-kit, including pounding tools, as well as probing tools during their foraging activities. Our hypothesis predicted that capuchins from the PNSC population (*Pedra Furada* group) would take less time to solve the task than capuchins from FBV (*Chicão* group), and also that they would perform better in comparison to that group. We also expected that *Chicão* group would pound stones against the problem box. In *Pedra Furada* group, males solved the problem in the first day of exposition to the experiment; both males and females pounded stones against the problem box, but no individuals from *Chicão* group did it. *Chicão* group exhibited less interaction with the problem box than capuchins from *Pedra Furada* group. Our results are in accordance to those found in a similar experiment with chimpanzees. We also observed differences between the success frequency and length of probing-tools used by juveniles and adults from *Pedra Furada* group during our experiment. We propose that both differences in grade of generalization in tool use between these populations and material availability in environment might explain the difference in performance observed between the capuchin groups investigated in our experiment.

Key-words: problem solving; tool use; *Sapajus*; animal intelligence, traditions.

RÉSUMÉ

Cardoso, R.M. (2013). *Résolution de problème par des singes capucins sauvages (Sapajus libidinosus) de deux populations avec différents répertoires d'usage d'outils*. Thèse de Doctorat, Institut de Psychologie, Université de São Paulo, Brésil.

Les singes capucins (*Sapajus libidinosus*) sont reconnus pour leur flexibilité comportementale, y compris l'usage d'outils dans la nature. On admet que le contexte social contribue à l'apprentissage individuel de comportements flexibles par les singes capucins. L'influence sociale sur l'apprentissage est considérée comme une caractéristique élémentaire de la culture. Les différences observées dans l'ensemble d'outils entre populations naturelles de singes capucins suggèrent l'existence de traditions chez ces primates. Dans une expérimentation de terrain, nous avons présenté aux singes de deux populations, lesquelles étaient différentes quant à leurs traditions instrumentales, un problème qui exigeait l'usage de sondes pour obtenir de la mélasse disponible dans une boîte-problème. Nous avons recherché si les singes de ces populations aborderaient le problème selon leurs traditions instrumentales respectives. Les populations étudiées habitent différentes régions de l'État du Piauí, à l'intérieur du nord-est brésilien, et se situent à une distance d'approximativement 350 km l'une de l'autre, le paysage écologique y étant typiquement marqué par le biome savane (*cerrado/caatinga*). Les singes de la population de Fazenda Boa Vista (FBV) sont compétents dans l'usage des percuteurs au cours du traitement des noix de palmiers et fruits secs de cajou. Malgré près d'une décennie d'observation systématique chez cette population, l'usage d'autres types d'outils par ces singes n'a pas été observée. Les singes de la population du Parc National de la Serra da Capivara (PNSC), quant à eux, utilisent habituellement un ensemble diversifié d'outils, y compris des percuteurs et des sondes. Notre hypothèse a prédit que les singes de la population PNSC (groupe Pedra Furada) résoudre le problème en moins de temps et présenteraient de meilleurs résultats, tandis que les singes de la FBV (groupe Chicão) n'utiliseraient pas de sondes pendant les tentatives d'obtenir de la mélasse, ou bien mettraient plus de temps à atteindre, avec succès, la résolution du problème, et nous nous attendions à ce qu'ils puissent percuter des pierres contre la boîte. Les mâles du groupe Pedra Furada ont résolu le problème au premier jour d'exposition, et les mâles et les femelles ont percuté des pierres contre la boîte, mais les mâles du groupe Chicão n'ont transporté aucun outil pendant l'expérience et ont eu peu d'interaction avec le problème. Ces résultats s'accordent avec ceux observés dans une expérience similaire réalisée avec des chimpanzés. Nous avons aussi observé des différences quant à la taille des sondes utilisées et à la fréquence du succès obtenu par des mâles et des jeunes du groupe Pedra Furada. Nous proposons que la différence observée dans la forme d'aborder le problème entre les singes de ces populations puisse être associée aux différences dans le gradient de généralisation dans l'usage d'outils et dans la disponibilité de matériel dans l'environnement.

Mots-clé: résolution de problème; usage d'outils; *Sapajus*; intelligence animale; tradition.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	14
1.1. Definição de uso de ferramenta	14
1.2. Evolução da inteligência e uso de ferramentas	17
1.3. Cérebro e uso de ferramentas	25
1.4. O desenvolvimento do uso de ferramentas em primatas	31
1.5. Aprendizagem do uso de ferramentas	36
1.6. Aprendizagem social do uso de ferramentas	39
1.7. Aprendizagem cultural: cultura material (em animais)?	46
1.8. O problema	58
2. METODOLOGIA	60
2.1. Ambiente e Sujeitos	60
2.1.1. População Fazenda Boa Vista - Grupo Chicão (09°39'S; 45°25'W)	61
2.1.2. População Serra da Capivara - grupo Pedra Furada (08°26'50'S-42°32'53'W)	63
2.2. Material	67
2.3. Procedimento Geral	68
2.3.1. População Fazenda Boa Vista – Grupo Chicão	69
2.3.2. Parque Nacional da Serra da Capivara – Grupo Pedra Furada	71
2.4. Análise de Vídeos	72
2.5. Análises Estatísticas	73
3. RESULTADOS	75
3.1. Grupo Chicão.....	75
3.1.1. Descrição qualitativa	75
3.1.2. Descrição quantitativa	75
3.2. Grupo Pedra Furada	79
3.2.1. Descrição qualitativa	79
3.2.2. Descrição quantitativa	84
4. DISCUSSÃO	103
5. CONCLUSÃO	120
5.1. Perspectivas futuras de pesquisa	124
Bibliografia	126
Apêndice	139
Anexos	156

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1: Posição geográfica da Fazenda Boa Vista, Gilbués (quadrado) e do Parque Nacional da Serra da Capivara, Coronel José Dias (triângulo), ambos no Estado do Piauí, Brasil. Os locais distam aproximadamente 350Km. Fonte: Google Earth, 2013..... 60
- FIGURA 2: Imagem por satélite da Fazenda Boa Vista, Gilbués, PI. O quadrado indica o local aproximado do experimento. Fonte: Google Earth – 2013. 62
- FIGURA 3: Imagem por satélite do boqueirão da Pedra Furada, Toca Cardoso I, no Parque Nacional da Serra da Capivara, PI, Brasil. O triângulo indica local aproximado onde foi realizado o experimento. Fonte: Google Earth – 2013. 65
- FIGURA 4: A caixa-problema utilizada no experimento. No interior da caixa-problema havia um recipiente com melaço. A caixa era presa a uma árvore e os macacos eram livres para visita-la. 67
- FIGURA 5: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos do grupo Chicão. Machos: JTB: N=38, TEI: N=20; MSN: N = 10; CAT: N = 48; CNG: N = 11; PAT: N = 24; COC: N = 38. Fêmeas: DIT: N=59; PSS: N = 18; CHU: N=50; AMR: N = 07; DOR: N = 07; PRE: N = 05; PAM: N = 18, PAS: N = 20, CHN: N = 03. Barras rachuradas = adultos; barra branca = sub-adulto; barra quadriculada = jovens; barra com linhas diagonais = infantes. Linha vertical pontilhada separa o sujeitos pelo sexo: esquerda = machos; direita = fêmeas. As barras de erro apresentam um IC de 95% da média. 77
- FIGURA 6: Uso de sondas realizado por um macaco macho sub – adulto do grupo Pedra Furada enquanto explorava uma fenda onde se alojava um escorpião. Foto: Cardoso, 2012. 81
- FIGURA 7: Percutores utilizados pelos macacos do grupo Pedra Furada. A: Uma bigorna com percutores ao redor utilizados para o processamento de frutos de caju. B: Uma bigorna (área de contato: círculo verde) e o percutor (círculo vermelho) utilizado durante o processamento de grãos de milho. Distância entre a extremidade do indicador e base do polegar = 13cm. Foto: Cardoso, 2012. 81
- FIGURA 8: Detalhe do processamento de semente por meio do uso de percutor por um jovem macho do grupo Pedra Furada. Observar a mão livre cercando a semente, alvo da percussão. Foto: Cardoso, 2012. 81
- FIGURA 9: Uso de percutor durante a quebra de conglomerado rochoso por um macaco jovem macho do grupo Pedra Furada. Foto: Cardoso, 2012. 82
- FIGURA 10: Transporte e uso de percutor dirigido a uma fenda rochosa, realizados por um macaco jovem macho do grupo Pedra Furada. Foto: Cardoso, 2012. 82

FIGURA 11: Alguns dos animais que habitam o Parque Nacional da Serra da Capivara predados pelos macacos – prego do grupo Pedra Furada. A: Mocó (*Kerodon rupestris*). B: lagarto (*Tropidurus helenae*). C: vespa no solo (os macacos as esmagavam com pedras antes de consumi-las). Foto: Cardoso, 2012. 83

FIGURA 12: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos do grupo Pedra Furada. Barras rachuradas = adultos; barra branca = sub-adulto; barra quadriculada = jovens. A linha vertical pontilhada separa os sujeitos por sexo: ♂ = macho; ♀ = fêmea. As barras de erro apresentam um IC de 95% da média. 86

FIGURA 13: Comprimento mediano (em mm) dos gravetos transportados pelos macacos do grupo Pedra Furada ao longo dos dias de exposição. As combinações de cores e formas correspondem aos dados em um mesmo macaco. Círculos = adultos; Triângulos = jovens; Quadrado = sub-adulto. 91

FIGURA 14: Grupo Pedra Furada – porcentagem do número de sondas (em decimais) utilizadas (barras brancas) em função do número de objetos transportados (barras escuras) por cada indivíduo durante as visitas à caixa. Total de sondas utilizadas/Total de objetos transportados: TOR: 63/71; BEI: 47/52; ZAN: 78/91; NIC: 76/89; ZEN: 34/36; CLA: N = 28/28; BLP: 30/32; CAP: 59/76; LIM: 79/101; COR: 35/42; VOL: 19/26; PAD: 17/47; DES: 02/12. 92

FIGURA 15: Intervalo de confiança da média (95%) do comprimento de sondas (em mm) utilizadas pelos macacos usuários de sondas do grupo Pedra Furada. A figura geométrica indica a média do comprimento. Círculo branco = adultos. Quadrado branco = sub-adulto. Círculo preto = jovem. 93

FIGURA 16: Soma cumulativa da porcentagem média para cada classe comportamental exibida ao longo dos dias de exposição do problema aos macacos do grupo Pedra Furada. Eixo X = dias de exposição. Eixo Y = soma acumulada da porcentagem média da classe comportamental. Linhas: Vermelha – inserção das mãos; Preta – uso de sonda; Verde – bater; Azul = bater/empurar. 98

FIGURA 17: Adultos machos do grupo Pedra Furada – soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma cumulativa da razão de emissão. Linhas: Vermelha: inserção das mãos; Preta: sucesso de uso de sonda; Pontilhada: fracasso no uso de sonda; Azul: gravetos utilizados como sonda; Verde: gravetos descartados. 100

FIGURA 18: Sub-adulto (BLP) e jovens machos do grupo Pedra Furada – soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma cumulativa da razão de emissão. Linhas: Vermelha:

inserção das mãos; Preta: sucesso de uso de sonda; Pontilhada: fracasso no uso de sonda; Azul: gravetos utilizados como sonda; Verde: gravetos descartados. 101

FIGURA 19: Porcentagem de sucessos (barras brancas) e fracassos (barra rachurada) alcançado pelos macacos usuário de sondas do grupo Pedra Furada. A = sondas reaproveitadas. B = sondas originais. O jovem DES não obteve sucesso em nenhuma oportunidade de uso de sonda. 102

FIGURA 1A: Imagem por satélite da aérea do Parque Municipal Bouganville A, em Goiânia, GO, onde habitam os dois grupos da população Laranjeiras (16°43'21.21"S; 49°13'38.60"O). Fonte: Google Earth. 141

FIGURA 2A: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos da população Laranjeiras que exibiram, ao menos uma vez, o transporte de objetos durante o experimento. LKL (macho adulto: N=69), CRG (fêmea adulta: N=83), RVA (fêmea adulta: N=35), PNT (jovem macho: N=25), CRZ (jovem macho: N=53), DOM (macho adulto: N=10). As barras de erro apresentam um IC de 95% da média. 148

FIGURA 3A: Porcentagem do número de sondas utilizadas (barras brancas) em função do número de objetos transportados (barras escuras) por cada indivíduo durante as visitas à caixa-problema. Total de sondas utilizadas/Total de objetos transportados (sondas/objetos): LKL (macho adulto: sondas/objetos=90/208), CRG (fêmea adulta: sondas/objetos=102/211), RVA (fêmea adulta: sondas/objetos=21/61), PNT (macho jovem: sondas/objetos=01/10), CRZ (macho jovem: sondas/objetos=00/05), e DOM (macho adulto: sondas/objetos =12/31). 149

FIGURA 4A: Soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma acumulada da razão de emissão. Linhas: Vermelha – inserção das mãos; Preta – uso de sonda; Verde – bater; Lilás = bater/empurar. LKL (macho adulto: N=69), CRG (fêmea adulta: N=83), RVA (fêmea adulta: N=35), PNT (jovem macho: N=25), CRZ (jovem macho: N=53), DOM (macho adulto: N=10). 151

FIGURA 5A: Soma cumulativa da razão de emissão para o uso de sondas com sucesso (linha preta contínua: sucesso/uso de sondas); uso de sondas com erros (linha pontilhada: erros/uso de sondas); objetos utilizados como sonda (linha azul: sondas/objetos transportados); objetos transportados não utilizados (linha verde: objetos descartados/ objetos transportados); e inserção das mãos (linha vermelha: inserção das mãos/total de comportamentos emitidos). Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma acumulada da razão de emissão. LKL (macho adulto: N=48), CRG (fêmea adulta: N=49), RVA (fêmea adulta: N=13) e DOM (macho adulto: N=05). CRZ não exibiu uso de sondas e PNT exibiu uso de sondas apenas em três visitas. Estes macacos não estão representados no gráfico. 154

LISTA DE TABELAS

TABELA 1: Tabela 01: Descrição dos tipos e os contextos nos quais os macacos-prego da população Fazenda Boa Vista (grupo Chicão) e população Parque Nacional da Serra da Capivara (grupo Pedra Furada) utilizam ferramentas. Fonte: a. Fragaszy et al, 2004; b. Visalberghi et al, 2007; c. Visalberghi et al, 2009; d. Sirianni & Visalberghi, 2013; e. Mannu & Ottoni, 2009; f. Falótico, 2011; g. Moura, 2007; h. Falótico & Ottoni, 2013; i. Moura & Lee (2004); j*. Falótico, dados não publicados. (♀♂): exibido por ambos sexos; (♀-): exibido por fêmeas; (-♂): exibido por machos..... 66

TABELA 2: Definições operacionais elaboradas para a análise dos eventos comportamentais realizados pelos macacos durante as visitas à caixa. 74

TABELA 3: Frequência individual de visita, tempo total das visitas por indivíduo e os percentis do tempo de visita. α : macho alfa. TNH, TMT e THA não realizaram visitas à caixa. 76

TABELA 4: Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego. IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. α : macho alfa. TNH, TMT e THA não realizaram visitas à caixa. 78

TABELA 5: Frequência e total de visitas para cada macaco macho do grupo Pedra Furada e sua respectiva distribuição do tempo de visita na amostra. α : indica o macho alfa. 85

TABELA 6: Frequência e total de visitas para cada macaco fêmea do grupo Pedra Furada e sua respectiva descrição e distribuição do tempo de visita na amostra. 86

TABELA 7: Total de visitas realizadas e total de visitas com transporte de objetos pelos macacos do grupo Pedra Furada e a descrição e distribuição de objetos transportados por sujeito. (pedras) = quantidade de pedras transportadas, sendo que (-) significa que o sujeito não transportou pedras até a caixa. Qtd. máx. = quantidade máxima de objetos transportados em uma visita. α : macho alfa. 88

TABELA 8: Matriz de frequência de reaproveitamento de sondas por indivíduo (grupo Pedra Furada). A linha superior apresenta a identidade do macaco que abandonou o graveto. A coluna à esquerda apresenta a identidade do usuário que reaproveitou a sonda previamente transportada por outro coespecífico. Os macacos poderiam reutilizar as sondas que eles haviam previamente transportados. α : macho alfa. 90

TABELA 9: Total de respostas emitidas pelos macacos machos do grupo Pedra Furada durante as visitas à caixa. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. α : macho alfa. A = adulto. S = sub-adulto. J = Jovem. 96

TABELA 10: Total de respostas emitidas pelos macacos fêmeas do grupo Pedra Furada durante as visitas à caixa. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. A = adulto. S = sub-adulto. J = Jovem. 97

TABELA 11: Total de visitas com transporte de objetos, total de visitas com uso de sondas e o total de uso de sondas realizadas (que resultaram em sucesso e erros) pelos macacos do grupo Pedra Furada durante as visitas. % visitas = Visitas com uso de sondas/ Visitas com transporte de objetos. α : macho alfa. 99

TABELA 1A: Quadro resumido do total do tempo de visita e os comportamentos exibidos pelos macacos da população Laranjeiras durante as visitas à caixa-problema. Na etapa de treinamento, os macacos realizaram visitas nas quais estavam disponibilizadas varetas presas. a = descrição do total de tempo de visita e os comportamentos exibidos pelos seis sujeitos que exibiram o maior número de manipulações das varetas presas (elencados a partir do total de manipulações realizadas). ♂ = macho; ♀ = fêmea. A = adulto; J = jovem. 146

TABELA 2A: Frequência individual de visita, tempo total das visitas por indivíduo e os percentis do tempo de visita. α : macho alfa em seu grupo. n.a. = não se aplica. 147

TABELA 3A: Frequência individual de visita que houve transporte de objetos e sua distribuição na amostra. α : o macho alfa em seu grupo. 149

TABELA 4A: Total de respostas emitidas observadas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. α : macho alfa do grupo. 150

TABELA 5A: Total de visitas com transporte de objetos, total de visitas com uso de sondas e o total de uso de sondas realizadas (que resultaram em sucesso e erros) realizados pelos macacos durante as visitas. % visitas = Visitas com uso de sondas/ Visitas com transporte de objetos. α : macho alfa. 153

1. INTRODUÇÃO

1.1. Definição de uso de ferramenta

Tradicionalmente, a Psicologia considerou o uso de ferramentas como um exemplo paradigmático de ação mediada por um sistema de representação que permite o uso flexível de ferramentas característico aos humanos, ao ponto que virtualmente qualquer objeto pode ser percebido como uma ferramenta em potencial (c.f. Baber, 2003, para uma revisão de uso de ferramentas por humanos). Portanto, a ferramenta não é uma categoria natural, ou seja, sua função é admitida somente a partir de um contexto interativo, que envolve, no mínimo, um usuário, um objeto e um alvo. Desse modo, o esforço em conceituar um evento de uso de ferramenta, de maneira que seja possível distingui-lo de outros eventos comportamentais, é fundamental para qualquer análise científica sobre o tema. Consequentemente, a partir da definição adotada de uso de ferramentas, alguns eventos podem ser incluídos ou excluídos nesta categoria comportamental (e.g. Hansell & Ruxton, 2008; St. Amant & Horton, 2008). Neste ponto se destaca a definição de uso de ferramentas proposta por Benjamin Beck, em 1980, pelo seu valor histórico, traduzido na ampla adoção de sua proposta em diversos estudos sobre o uso de ferramentas por animais:

“[T]ool use is the external employment of an unattached environmental object to alter more efficiently the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself when the user holds or carries the tool during or just prior to use and is responsible for the proper and effective orientation of the tool” (Beck, 1980, p. 10, *apud* St. Amant & Horton, 2008).

Segundo a definição clássica, portanto, quatro critérios precisariam ser satisfeitos para designar um comportamento como “uso de ferramentas”: 1) o objeto deveria ser utilizado alterar algum aspecto do ambiente (físico ou social), ou o próprio usuário; 2) o objeto deveria ser portátil e externo ao organismo; 3) o usuário deveria manter contato com o objeto durante o episódio de uso de ferramenta; e 4) o usuário deveria ser o responsável pela orientação efetiva do objeto. Embora várias definições alternativas tenham sido propostas desde o trabalho de Benjamim Beck, em geral, elas poderiam ser resumidas como variantes da definição clássica, que ora enfatizaram, ora detalharam algum dos critérios da proposta original (St. Amant & Horton, 2008). Entretanto, nos últimos anos, alguns autores têm apontado algumas deficiências na definição clássica.

St. Amant e Horton (2008), por exemplo, criticaram a definição clássica devido o foco demasiado sobre os aspectos físicos relacionados ao uso de ferramentas (e.g. alteração do ambiente e características do objeto), que acabou por obscurecer as questões relacionadas à comunicação e os aspectos sensoriais envolvidos no uso de ferramentas. Dessa maneira, St. Amant e Horton (2008) propuseram uma nova definição de uso de ferramentas, a saber:

“Tool use is the exertion of control over a freely manipulable external object (the tool) with the goal of (1) altering the physical properties of another object, substance, surface or medium (the target, which may be the tool user or another organism) via a dynamic mechanical interaction, or (2) mediating the flow of information between the tool user and the environment or other organisms in the environment.”

(St. Amant & Horton, 2008, p. 1203).

Destacam-se nesta definição três aspectos: 1) a ênfase dada ao controle de um objeto pelo usuário como aspecto relevante para o reconhecimento do uso de ferramenta, ou seja, o objeto utilizado não precisa necessariamente ser portátil (como exigido na definição clássica), bastando que o indivíduo exerça controle apropriado sobre o objeto em função de uma tarefa; 2) a natureza dinâmica na interação mecânica mantida entre o usuário e a ferramenta, ou seja, excluem-se os casos onde a interação resulta em um evento estático (e.g. uma pessoa debaixo de um telhado durante a chuva); e 3) a possibilidade de que o uso de ferramenta também possa incrementar as capacidades cognitivas de seu usuário (e não somente as capacidades morfológicas) através do fluxo de informação, ou seja, a ferramenta possibilita que o usuário organize seu comportamento e tomada de decisão em função das informações adquiridas através da ferramenta (e.g. decidir atravessar um leito d'água a partir da informação acerca da profundidade deste leito obtida por meio de uma sonda – c.f. Breuer, Ndoundou-Hockemba & Fishlock, 2005).

Recentemente, Shumaker, Walkup e Beck (2011) forneceram uma ampla revisão da literatura sobre o uso de ferramentas por animais e propuseram a atualização da definição clássica, abrangendo determinados aspectos da definição proposta por St. Amant e Horton (2008). De acordo com Shumaker, Walkup e Beck (2011), o uso de ferramentas pode ser definido como:

“The external employment of an unattached or manipulable attached environmental object to alter more efficiently the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself, when the user holds and directly manipulates the tool during or prior to use and is responsible for the proper and

effective orientation of the tool.” (Shumaker, Walkup & Beck, 2011, p. 05, destaque no original).

Esta definição, portanto, manteve parte da proposta original, ao mesmo tempo em que ampliou os critérios descritos na definição original (os destaques no excerto se referem à inclusão ou modificação de partes textuais da antiga definição). Vale ressaltar ainda que, de acordo com esta definição, o uso de ferramentas não exige necessariamente consciência ou entendimento causal por parte do usuário. Este posicionamento é evidenciado pela preferência a favor do termo *manipulation* (manipulação), em detrimento de “*exertion of control over*” (controle exercido sobre), pois “*manipulation refers to mechanical, not psychological, force*” (Shumaker, Walkup & Beck, 2011, p.08), assim como a rejeição do fluxo de informação entre o usuário e o ambiente mediado pela ferramenta (ver item (2) da definição de St. Amant & Horton, 2008), por considera-la uma qualificação de um evento, mas não parte necessária da definição do uso de ferramentas (c.f. Shumaker, Walkup & Beck, 2011, p. 10).

1.2. Evolução da Inteligência e Uso de Ferramentas

Os seres humanos utilizam diversas ferramentas durante suas atividades cotidianas. Embora seja reconhecido que alguns animais não-humanos (de agora em diante “animais”) sejam capazes de utilizar ferramentas durante suas atividades (c.f. Shumaker, Walkup & Beck, 2011), os seres humanos se destacam pela diversidade e dependência extrema de ferramentas durante as atividades cotidianamente executadas. As ferramentas utilizadas pelos seres humanos ampliam o impacto de suas ações sobre o ambiente e as transformações advindas por meio de uso destas tecnologias não possuem correlato na natureza. Ademais, a fabricação e uso de ferramentas é uma atividade

comum aos humanos de qualquer cultura e a diversidade de materiais e as técnicas empregadas na fabricação destas ferramentas estão intimamente relacionadas à determinada tradição cultural em um determinado contexto histórico. Justifica-se, portanto, a denominação de que o ser humano é um ser protético, ou seja, ao longo da evolução humana, as ferramentas permitiram que os humanos superassem suas limitações morfológicas e que acabaram por se tornar uma extensão efetiva do próprio corpo e que, conseqüentemente, acabou por moldar a própria natureza humana (c.f. Leroi-Gourhan, 1964/1993; Malafouris, 2013).

A importância que as ferramentas assumem no dia-a-dia de homens e mulheres em diversas culturas, entretanto, não corresponde à importância que a Psicologia Contemporânea tem dedicado ao tema (Baber, 2006; Massen, 2013). Por outro lado, o uso de ferramentas por animais tem sido um tema privilegiado na área de Cognição Animal, que vem há tempos dedicando grande esforço na observação do uso de ferramentas por animais de diversos *taxa* (c.f. Bentley-Condit & Smith, 2010; Schumaker, Walkup & Beck, 2011), elaborando experimentos em campo (e.g. Visalberghi et al, 2009) e em laboratório (c.f. Tomasello & Call, 1997), de modo a elucidar os mecanismos cognitivos subjacentes ao uso de ferramentas pelos animais. Nos últimos anos, portanto, o avanço das pesquisas sobre o uso de ferramentas por animais, e sua contribuição para diversas áreas, têm sido reconhecida pela Neurociência (e.g. Lewis, 2006; de Waal & Ferrari, 2010; Lefebvre, 2013; Jarry et al, 2013), Ergonomia (e.g. Baber, 2003) e pela Psicologia do Desenvolvimento (e.g. Want & Harris, 2002; Beck et al, 2011).

No passado, a observação sobre o uso habitual de ferramenta por chimpanzés (*Pan troglodytes*) na natureza (Goodall, 1964) acarretou no abandono da posição clássica que considerava o uso de ferramentas como sendo uma dentre as características

exclusivas ao gênero *Homo* e, provavelmente, responsável por sua alta taxa de encefalização (i.e. hipótese clássica de inteligência técnica: Oakley, 1944). Dessa maneira, a observação de Jane Goodall, propiciou a interpretação do uso de ferramentas pelos homínídeos e chimpanzés como um caso de homologia, ou seja, quando um traço é compartilhado por um ancestral comum. Entretanto, o atual reconhecimento do uso habitual de ferramentas na natureza por primatas filogeneticamente distantes do *clade* que originou a linhagem hominínea (e.g. *Macaca fascicularis*: Malaivijitnond et al, 2007; *Sapajus libidinosus*: Frigaszy et al, 2004), e por algumas aves (e.g. Corvidae: Emery & Clayton, 2004), sugere que o uso de ferramentas pelos primatas possa ser interpretado como um caso de convergência evolutiva, ou seja, o uso de ferramentas evoluiu a partir de pressões evolutivas similares enfrentadas por animais de diferentes *taxa* (c.f. Lefebvre, 2013). Ao abordar o uso de ferramentas como um caso de convergência evolutiva, portanto, os primatólogos buscam investigar comparativamente como as condições ecológicas e sociais podem ter favorecido o uso de ferramentas em algumas espécies de primatas, por exemplo, a escassez de alimentos (e.g. Fox et al, 2004; Marshall & Wrangham, 2007), terrestrialidade (Meulman et al, 2012), inovação e exploração de nichos ecológicos novos (e.g. Wells & Stock, 2007; Reader, Hager & Laland, 2011).

Tradicionalmente, o tema “uso de ferramentas” esteve associado à inteligência (e.g. Darwin, 1871/2006; Kohler, 1927/1999; Piaget, 1966/1995), definida *lato sensu* como um construto que representa a habilidade cognitiva geral em resolver problemas novos, raciocinar, planejar, abstrair, compreender ideias complexas, e aprender a partir da experiência (c.f. Deary, Penke & Johnson, 2010). Em humanos, a inteligência é avaliada a partir de testes (e.g. Matrizes Progressivas de Raven) ou baterias de testes (e.g. Escala Wechsler de Inteligência - WAIS-IV e WISC-IV). A constatação de que o

desempenho nos testes de habilidades cognitivas apresentam correlações positivas múltiplas é explicada a partir de um fator geral, denominado fator “g”, ou escore de inteligência. Entretanto, um intenso debate perdura dentro da Psicologia a respeito de que se a inteligência deve ser considerada como um domínio geral, ou como uma função cognitiva constituída por diversos componentes especializados para tarefas específicas (c.f. Nisbett et al, 2012).

Infelizmente, as baterias de testes de inteligência humana não são adequadas, por razões óbvias, para serem aplicadas em animais. Decorre dessa constatação que o debate psicológico acerca da inteligência tem sido enviesado por uma perspectiva antropocêntrica e, portanto, inadequada para a investigação comparativa acerca da evolução da inteligência nos primatas. Além do mais, a lógica por detrás dos testes de inteligência humana está em verificar diferenças individuais dentro de uma mesma população, enquanto que para uma análise comparativa faz-se necessário testes que permitam verificar diferenças entre espécies (Byrne, 2007). No intuito de superar essa deficiência e, por conseguinte, inserir o debate sobre a inteligência dentro de uma perspectiva comparativa e evolucionária, algumas tentativas foram empreendidas no passado (e.g. Parker & Gibson, 1979; Visalberghi & Trinca, 1989), e continuam em curso (e.g. Hermann et al, 2007; MacLean et al, 2012), no campo da Cognição Animal.

A comparação interespecífica de habilidades cognitivas é uma tarefa difícil devido às diferenças ecológicas e evolutivas intrínsecas às espécies. De um ponto de vista comparativo, a inteligência é geralmente definida como flexibilidade comportamental que resulta em inovações frente a novos problemas (Roth & Dicke, 2005). A taxa de encefalização, portanto, poderia ser uma maneira objetiva e indireta de estimar a inteligência de uma espécie e, então, compará-la com outra. A possível relação entre taxa de encefalização e cognição advém da verificação de que um cérebro

volumoso implica em alto custo energético e, em primatas, é negativamente relacionado ao tamanho de outros órgãos também custosos, por exemplo, o intestino (Aiello & Wheeler, 1995). Portanto, um cérebro volumoso deve ser uma adaptação biológica para os primatas que apresentam alta taxa de encefalização. Se a função do cérebro é o processamento de informação, então quanto maior o volume de seu neocórtex, maior será inteligência daquela espécie.

A comparação entre a taxa de encefalização entre espécies demonstra os primatas, elefantes e cetáceos, como aquelas que apresentam o maior volume cerebral dentre os mamíferos (Roth & Dicke, 2005). Dentre os primatas, os gêneros *Homo*, *Pan* e *Sapajus* são aqueles que apresentam a maior taxa de encefalização (c.f. Panger, 2007). Portanto, infere-se que esses animais exibam maior flexibilidade comportamental e que a inteligência deve ter evoluído independentemente em diferentes *taxa*, ou seja, a inteligência seria um caso de convergência evolutiva. Algumas hipóteses foram formuladas a fim de explicar sob quais condições o volume cerebral em primatas pode ter sido selecionado

A hipótese da dieta e área de uso, por exemplo, previu um cenário evolutivo no qual os primatas com grande volume cerebral precisariam de uma dieta energeticamente rica, baseada em frutos, invertebrados ou pequenos animais. Na natureza, estas fontes energéticas são distribuídas em manchas (*patches*) no ambiente e, portanto, exigiriam que estes primatas explorassem maiores áreas a fim de suprir a necessidade energética exigida por um cérebro volumoso. Desse modo, a necessidade de monitorar os diversos recursos alimentares distribuídos no ambiente em busca de alimentos energéticos, e decidir a rota de forrageio em função das informações disponíveis, demandou maior flexibilidade cognitiva (i.e. memória) em primatas frugívoros e, por conseguinte, o aumento do volume cerebral (c.f. Milton, 1981).

A hipótese do cérebro social (c.f. Dunbar, 2008), por sua vez, previu que a complexidade social nos primatas exigiu maior flexibilidade comportamental e, portanto, cérebros maiores para representar as interações sociais dentro do grupo. Desse modo, a inteligência nos primatas não teria sido selecionada para lidar com os aspectos físicos do ambiente, mas principalmente para responder às demandas do ambiente social complexo observado dentre os primatas (c.f. inteligência maquiavélica: Byrne & Whiten, 1989; Whiten & Byrne, 1997). Entretanto, conforme ressaltou Byrne (1997), a evolução da inteligência nos primatas pode ter ocorrido em função de diferentes circunstâncias, em diferentes momentos da história natural dos primatas. Dessa forma, as hipóteses não deveriam ser consideradas como mutuamente excludentes, mas complementares. A partir dessa perspectiva, Byrne (1997) propôs uma nova versão da hipótese técnica da inteligência que, combinada à hipótese de dieta e área de uso, complementaria a hipótese maquiavélica.

De acordo com a hipótese técnica, a evolução da inteligência em primatas, especialmente nos haplorrínios, foi afetada por diversos fatores: 1) as exigências requeridas pelas características físicas (e.g. massa corpórea e postura bípedal) e metabólicas (e.g. a manutenção de um cérebro volumoso) da espécie, que afetaram a qualidade da dieta e limitou a eficiência da braquiação durante o deslocamento entre os sítios de forrageio; 2) o forrageio extrativo exigiu o processamento de alimentos antes de seu consumo que, por sua vez, favoreceu a organização hierárquica de comportamentos para se alcançar um objetivo (i.e. planejamento); 3) o planejamento do comportamento favoreceu a representação mental dos comportamentos, sendo que essa habilidade representacional aplicado aos objetos físicos permitiu que estes objetos pudessem ser representados de forma abstrata (e.g. uma ferramenta em potencial); 4) a habilidade representacional aplicada aos indivíduos permitiu representar as ações dos

indivíduos como intencionais; 5) a complexidade nas técnicas de forrageio favoreceu o maior tempo de assistência até que os jovens se tornassem hábeis, assim como a transmissão social de informação entre os indivíduos (c.f. King, 1994, para uma discussão sobre transmissão social de informação).

Segundo Byrne (1997), a hipótese da inteligência técnica, portanto, explicaria a diferença de desempenho exibida pelos humanos, grandes símios e macacos em tarefas de inteligência social (e.g. teoria da mente, imitação e aprendizagem social, reconhecimento no espelho) e porque as técnicas de processamento de alimentos estariam presentes nos grandes símios, mas não pelos macacos na natureza. Duas considerações advêm da hipótese da inteligência técnica em primatas: i) a natureza cognitiva (i.e. representação mental) do uso de ferramentas por chimpanzés e orangotangos, ou como ditaria a máxima “*monkeys learning fast, apes show insight*” (Byrne, 1997, p. 305); e ii) a intencionalidade é uma exaptação a partir de capacidade de representar mentalmente os objetos do mundo evoluída a partir das demandas técnicas durante o forrageio extrativo.

Nos últimos anos algumas pesquisas investigaram a validade de alguns pressupostos destas hipóteses, por exemplo, se a taxa de encefalização está relacionada à inteligência; e testaram a hipótese de evolução da inteligência orientada pelo comportamento (e.g Reader & Laland, 2002; Lefebvre, 2013). A hipótese de evolução orientada pelo comportamento (*behavioral drive hypothesis*: c.f. Duckworth, 2009) prevê que as espécies que apresentam alta taxa de inovação comportamental são mais bem-sucedidas em explorar novos nichos e, por conseguinte, apresentarão aumento na taxa de evolução de traços diferentes e taxa de divergência da população.

Reader e Laland (2002), a partir dos dados disponíveis na literatura especializada, relacionaram algumas medidas ecologicamente relevantes de

flexibilidade comportamental (i.e. inovação comportamental, aprendizagem social e uso de ferramentas) à taxa de incremento do volume das áreas executivas do cérebro (i.e. volume do lobo frontal/volume do tronco encefálico – razão do cérebro executivo). Através de modelos matemáticos, os autores verificaram que a razão do cérebro executivo era um preditor significativo da frequência de inovação comportamental, aprendizagem social e uso de ferramentas. Dessa forma, o modelo apoia a hipótese de evolução orientada pelo comportamento e que o custo da aprendizagem em uma espécie é o aumento do volume cerebral. Os resultados também apresentaram uma correlação significativa entre inovação comportamental e aprendizagem social, entre inovação comportamental e uso de ferramenta e entre aprendizagem social e uso de ferramenta. Estes resultados, portanto, sugerem que a habilidade de aprendizagem social ou por experiência individual coevoluíram nos primatas. Dessa forma, a aprendizagem individual e social não representam diferentes processos cognitivos (c.f. Frigaszy & Perry, 2003, para uma discussão similar). Por fim, os autores reconhecem que os resultados apoiam a hipótese da inteligência técnica.

Lefebvre (2013), recentemente, revisou os resultados dos modelos que relacionaram inovação comportamental, aprendizagem social e uso de ferramentas com a morfologia cerebral em primatas e pássaros, e verificou a validade destes modelos para explicar a evolução da inteligência nos hominíneos, a partir dos registros fósseis e dados arqueológicos (i.e. complexidade das ferramentas fabricadas e emigração em populações de hominíneos). De acordo com o autor, a hipótese da evolução orientada pelo comportamento é apoiada pelos dados, ou seja, as espécies com cérebros maiores apresentam maior flexibilidade comportamental, sendo que este também parece ser o caso na evolução dos hominíneos, isto é, o incremento do volume cerebral nos

hominíneos coincidiu com aumento na complexidade das ferramentas e os três grandes eventos de emigração para fora da África.

Resumindo, o uso de ferramentas é um tema amplamente investigado pela área da Cognição Animal, sendo considerado como um comportamento inteligente, quando se assume que flexibilidade comportamental exibida por uma espécie esteja relacionada ao volume de seu neocórtex. Nos últimos anos, os dados obtidos sobre uso de ferramentas por animais na natureza vêm alcançando relevância nas Neurociências e Psicologia do Desenvolvimento. Estes dados também favoreceram o teste de hipóteses acerca da evolução da inteligência em primatas. Alguns modelos estatísticos apoiam um cenário evolutivo no qual a inteligência em primatas está relacionada ao aumento adaptativo do neocórtex. A flexibilidade comportamental exibida por algumas espécies permite que estas inovem, ou seja, apresentem novas soluções a problemas físicos ou sociais, sendo que as espécies com maior sucesso na ocupação de novos nichos são aquelas que apresentam maior encefalização. O custo adaptativo associado à flexibilidade comportamental é a exigência energética necessária para manter um cérebro volumoso. Essa exigência aumentaria a propensão à inovação e à exploração de novos nichos gerando uma relação de compromisso na qual a adaptabilidade de uma espécie em contextos novos, sejam físicos ou sociais, é limitada pelos custos adaptativos associados ao aumento do neocórtex (c.f. van Schaik, 2013).

1.3. Cérebro e Uso de ferramentas

O uso de ferramentas é um exemplo de flexibilidade comportamental que, por sua vez, está relacionado ao aumento do neocórtex. Mas como o uso de ferramenta afeta o cérebro? E como o cérebro percebe a ferramenta? Atualmente, se reconhece que os comportamentos associados ao uso de ferramentas são controlados por complexos

sistemas neuronais presentes nos lobos parietal, temporal e frontal do hemisfério esquerdo, sendo que as áreas associadas à percepção de uma ferramenta sobrepõem às aquelas ativadas quando se manipula uma ferramenta ou quando se representa gestualmente seu uso; também se observa sobreposição entre as áreas envolvidas no uso de ferramentas e aquelas tradicionalmente associadas à produção e compreensão linguística (c.f. Lewis, 2006).

Stout e Chaminade (2007) investigaram, através de técnicas de neuroimagem, a atividade de áreas funcionais do cérebro de sujeitos humanos inexperientes na confecção de ferramentas olduvaienses. As ferramentas olduvaienses constituem a mais antiga tradição pré-histórica conhecida de ferramentas líticas (i.e. *choppers* e lascas) produzidas há aproximadamente 2,5 milhões de anos antes do presente (c.f. Klein, 2000, para uma revisão sobre arqueologia das tradições tecnológicas) e atribuída ao *Homo habilis*, ou aos Australopithecinos (Semaw et al, 1997). As ferramentas olduvaienses são produzidas a partir da percussão de uma pedra contra outra, no qual o ângulo entre a superfície de percussão e a de destacamento da lasca deve ser menor que 90 graus, de forma que o resultado do processo seja a produção de lascas com bordas afiadas (c.f. Stout & Chaminade, 2007, Figura 1, para uma representação ilustrativa do processo). Neste experimento, os sujeitos foram submetidos a técnicas de neuroimagem antes e após a realização de quatro sessões de uma hora de prática semanal na confecção de ferramentas olduvaienses.

Os resultados demonstraram mudanças na ativação de áreas funcionais do sistema sensório-motor parieto-frontal, especialmente, no sulco intraparietal e o córtex pré-motor. Algumas destas áreas cerebrais ativadas são homologas às aquelas estruturas reconhecidas em macacos do Velho-Mundo como associadas à apreensão e uso de ferramentas. Observou-se também a ativação de áreas cerebrais filogeneticamente

recentes (e.g. a porção dorsal do sulco intraparietal), que se supõe estarem associadas à análise visual durante a manipulação de ferramentas. Entretanto, não foi observada a ativação das áreas cerebrais associadas ao planejamento estratégico de ações e representação de ferramentas familiares (e.g. córtex pré-frontal e córtex parietal inferior). Os resultados, portanto, sugerem que o gargalo evolutivo para a fabricação de ferramentas pelos os primeiros hominíneos estava relacionado à organização sensório-motora e percepção de propriedades de relacionais dos objetos (i.e. *affordances*), ao invés da habilidade de planejamento da ação. A complexidade da técnica envolvida na confecção das ferramentas olduvaienses sugeriria a necessidade de um contexto social que apoiasse a aprendizagem de habilidade sensório-motora na realização da tarefa (Stout & Chaminade, 2007).

Stout et al (2008) estenderam a pesquisa realizada com sujeitos ingênuos na confecção de ferramentas olduvaienses (Stout & Chaminade, 2007) e compararam as áreas funcionais ativadas durante a confecção de ferramentas olduvaienses e acheulenses. Neste experimento, os três sujeitos submetidos ao processo de neuroimagem eram experientes na fabricação de ferramentas olduvaienses e acheulenses. As ferramentas acheulenses são reconhecidas como uma tradição lítica, predominante entre 1,8 e 0,4 milhões de anos antes do presente (AP), e são atribuídas ao *Homo ergaster* (África) e *Homo erectus* (Ásia). A tradição acheulense é reconhecida pelos bifaces em forma de lágrima, sendo possível identificar duas indústrias: acheulense inicial (~1,7 milhões de anos AP) e acheulense tardio (~0,7 milhões de anos AP), sendo esta última caracterizada pela simetria, padronização e o acabamento das bordas. Desse modo, as ferramentas acheulenses demandam maior habilidade em sua confecção do que aquela exigida na produção de ferramentas olduvaienses (c.f. Klein, 2000). Vale ressaltar ainda que durante este período, é possível identificar a ocorrência

da dispersão do *Homo erectus* a partir do sul do continente africano até o sudeste asiático, assim como dois processos de aumento do volume cerebral (encefalização), mas que não estão necessariamente associados ao uso de ferramentas acheulenses (c.f. Wells & Stock, 2007).

Os resultados de neuroimagem, obtidos durante o experimento de Stout et al (2008), demonstraram ativação bilateral do giro supramarginal nos sujeitos expertos na fabricação de ferramentas líticas pré-históricas durante a confecção de ferramentas olduvaienses e sugeriram que a coordenação bimanual se desenvolve apenas após um tempo significativo de prática. A confecção de ferramentas acheulenses, por sua vez, demandou a ativação do córtex parietofrontal direito, especialmente em sua porção ventrolateral, indicando que as ações necessárias na confecção deste tipo de ferramenta são hierarquicamente organizadas, mas sem implicar necessariamente em um ensaio mental e avaliação do plano de movimento.

A demonstração de diferenças no padrão de ativação das áreas funcionais do cérebro a partir da experiência e complexidade da tarefa (i.e. confecção de ferramentas de diferentes graus de complexidade), conforme demonstrado por Stout e colaboradores (Stout & Chaminade, 2007; Stout et al, 2008), é interessante por relacionar dados arqueológicos aos estudos sobre evolução da cognição humana, por exemplo, ao apresentar que exigências sensório-motoras foram, provavelmente, mais relevantes que o planejamento estratégico das ações requeridas na confecção das ferramentas. As pesquisas recentes em neurociências do uso ferramentas, por sua vez, demonstram que as modificações induzidas no uso de ferramentas vão além de alterações no padrão de ativação de áreas funcionais, e demonstram que o uso de ferramentas também induz alterações na circuitaria cerebral.

Quallo et al (2009) demonstraram que primatas (*Macaca fuscata*) treinados no uso de um rodo em uma tarefa que consistia em alcançar um alimento apresentaram após 10 dias de treinamento aumento da massa cinzenta, principalmente no sulco temporal superior direito, área sensório-motora secundária e sulco intraparietal direito. Yoo, Sohn & Jeong (2013) investigaram o efeito da prática na manipulação de uma ferramenta familiar sobre as conexões funcionais do cérebro, especialmente no lobo parietal. Os sujeitos humanos tiveram que praticar a manipulação de uma ferramenta familiar utilizando a mão não-dominante por oito semanas, e foram submetidos no início e após o período da prática a duas sessões de fMRI, sendo uma durante o repouso e outra durante a prática. Os resultados demonstraram um decréscimo de conectividade, em função da prática, nas conexões funcionais das áreas parietais, especificamente o giro supramarginal, lobo parietal superior, área sensoriomotora primária e cerebelo. O decréscimo das conexões funcionais nestas áreas, portanto, indicariam a seletividade das conexões cerebrais a favor de maior eficiência no desempenho do uso da ferramenta.

Finalmente, Kumazawa-Manita et al (2013), treinaram alguns roedores (*Octodon degus*) no uso de um rodo em uma tarefa que consistia em alcançar um alimento fora do alcance do animal (c.f. Okanoya et al, 2008), enquanto outros foram treinados em uma tarefa de memória espacial em um labirinto radial. O objetivo da pesquisa foi investigar mudanças no hipocampo dos roedores em função do tipo de tarefa. Os resultados demonstraram que os ratos que aprenderam a utilizar a ferramenta apresentaram aumento na neurogênese do giro dentado do hipocampo, assim como maior sinaptogênese na área CA3 do hipocampo. Entretanto, a mesma magnitude do aumento não foi observada no hipocampo dos ratos que aprenderam a desempenhar a tarefa de memória espacial. A diferença das alterações, segundo os autores, poderia ser atribuída às diferenças das demandas cognitivas exigidas nas tarefas utilizadas. Dessa forma, o

uso de ferramentas parece implicar em alterações profundas na circuitaria neuronal de humanos e animais, mesmo entre aqueles que não são reconhecidos como usuários habituais de ferramentas na natureza (e.g. roedores).

Outra questão que tem recebido atenção dos pesquisadores diz respeito sobre como o cérebro percebe a ferramenta (e.g. Maravita & Iriki, 2004; Massen, 2013). Destacam-se, as pesquisas com pacientes apráxicos, que têm auxiliado no teste de algumas hipóteses neuropsicológicas sobre a representação cognitiva de ferramentas. Basicamente, o modelo neuropsicológico dominante para a apraxia descreve a desintegração da comunicação entre o sistema de representação do movimento a ser executado e o sistema dedicado à tradução da ação motora apropriada como responsável pelo fracasso no uso de ferramenta, e sua representação gestual, exibido pelos pacientes apráxicos. A desintegração da comunicação entre estes sistemas estaria associada a lesões no lobo parietal inferior esquerdo (c.f. Leiguarda & Marsden, 2000). Embora, a adequação dessa hipótese não seja inteiramente consensual (c.f. Goldenberg, 2009), algumas publicações recentes vêm reconhecendo a contribuição das pesquisas sobre os aspectos cognitivos envolvidos no uso de ferramenta em primatas para os modelos neuropsicológicos do uso de ferramentas por humanos (e.g. Lewis, 2006; Osiurack, Jarry & Le Gall, 2010; Jarry et al, 2013).

Resumindo, o uso de ferramentas parece induzir alterações na circuitaria cerebral e não apenas nos padrões de ativação das áreas funcionais do cérebro. As alterações na circuitaria cerebral após o treinamento no uso de uma ferramenta simples ocorrem mesmo em animais que não utilizam espontaneamente ferramentas na natureza (e.g. roedores). Os padrões de ativação de áreas funcionais do cérebro humano são alterados durante a fabricação de ferramentas em função da experiência do artesão (*tool-maker*) e da complexidade técnica envolvida na fabricação da ferramenta, sendo

recrutadas áreas cerebrais homólogas em primatas, assim como áreas filogeneticamente recentes e únicas aos seres humanos anatomicamente modernos. Os resultados de pesquisas sobre as áreas envolvidas na confecção de ferramentas olduvaienses, a partir de neuroimagens obtidas em humanos anatomicamente modernos proficientes e ingênuos na tarefa, sugerem que a fabricação destas primeiras ferramentas não demandou inicialmente capacidades cognitivas de hierarquização de etapas orientadas a um objetivo ou planejamento, que somente seriam posteriormente recrutadas.

As pesquisas sobre a maneira como o cérebro representa os objetos sugerem que o uso de ferramentas é apoiado por sistemas cognitivos diferentes, mas não necessariamente implica em uma primazia do planejamento motor precedendo a execução do ato motor. Também demonstram que o uso de ferramentas afeta a maneira como o cérebro representa o ambiente e os objetos próximos ao corpo (i.e. esquema corporal), sendo este fenômeno observado em humanos e primatas não-humanos (c.f. Maravita & Iriki, 2004; Povinelli, Reaux & Frey, 2010).

1.4. O desenvolvimento do uso de ferramentas em primatas

Na natureza, o uso de ferramentas por alguns animais (e.g. artrópodes: Henschel, 1995) pode ser resultante de uma adaptação biológica, profundamente enraizada no repertório comportamental da espécie, que promove o desenvolvimento do comportamento sem a necessidade de aprendizagem. Nestes casos, o uso de ferramentas é estereotipado e apresenta pouca variação em função do contexto (i.e. uso estereotipado de ferramenta). O uso de ferramenta também pode ser exibido por um indivíduo em função de experiências individuais ou sociais, providas através de sua história de vida, ou seja, o comportamento não é uma manifestação de um padrão comportamental típico da espécie, sendo flexível e modulado em função do contexto – uso flexível de

ferramenta (Biro, Haslam & Rutz, 2013). Os exemplos paradigmáticos de uso flexível de ferramenta são comumente retirados de observações feitas com algumas espécies de primatas, especialmente chimpanzés (c.f. Tomasello & Call, 1997). Entretanto, a distinção do uso de ferramentas a partir de seu uso estereotipado ou flexível fornece um quadro simplista acerca do desenvolvimento deste comportamento. Os corvos da Nova Caledônia (*Corvus moneduloides*), por exemplo, utilizam e modificam ferramentas (i.e. flexibilidade comportamental) durante as atividades de forrageio, mas a exibição destes comportamentos parece ser resultante de processos de desenvolvimento típicos da espécie, mas isto não implica que o uso de ferramentas por essa espécie não possa ser potencializada a partir de oportunidades de aprendizagem individual e social (Kenward et al, 2006).

A manipulação de objetos é realizada por diversas espécies de primatas (Torigoe, 1985) e várias exibem o uso espontâneo de ferramentas em situação cativa (Haslam, 2013). Entretanto, as observações de uso de ferramentas por primatas na natureza são, em geral, restritas a relatos anedóticos (e.g. *Cebus capucinus*: Boinski, 1988; *Ateles geoffroyi*: Lindshield & Rodrigues, 2009; *Gorilla gorila*: Breuer, Ndoundou-Hockemba & Fishlock, 2005), excetuando algumas poucas espécies (e.g. *Pan troglodytes*: Whiten et al, 2001; *Pongo pygmaeus*: Fox et al, 2004; *Macaca fascicularis*: Malaivijitnond et al, 2007; *Sapajus libidinosus*: Ottoni & Izar, 2008), reconhecidas como usuárias habituais de ferramentas. Embora a maioria das ferramentas utilizadas por estas espécies esteja relacionada a contextos de forrageio, algumas observações descrevem também o uso de ferramentas para fins comunicativos em algumas populações selvagens (*Pan troglodytes*: Nishida, 1980; *Sapajus libidinosus*: Falótico & Ottoni, 2013). Ademais, vale ressaltar que mesmo dentre as populações

primatas de usuárias de ferramenta apresentam variabilidade no conjunto de ferramentas exploradas (c.f. Whiten et al, 2001, Fox et al, 2004; Ottoni & Izar, 2008).

O conjunto de observações descritas acima evidencia a flexibilidade do uso de ferramentas em primatas. As observações de uso espontâneo de ferramentas por algumas espécies em condição cativas, mas sem correspondente em condições naturalísticas, permitem afirmar que, virtualmente, qualquer espécie de primata seja capaz de utilizar objetos como ferramenta em determinadas condições ambientais (e.g. tempo livre, ausência de predação, frequência de interação com objetos). Portanto, a exploração sistemática do uso de ferramentas por algumas poucas espécies de primatas durante suas atividades de forrageio sugere que a aprendizagem deste comportamento acarreta em vantagens adaptativas aos seus usuários (v. acima sobre o custo adaptativo associado à aprendizagem). Ao mesmo tempo, as diferenças interpopulacionais observadas dentre as espécies usuárias habituais de ferramentas evidenciam ainda mais o papel da aprendizagem, seja individual ou social, do uso de ferramentas pelos indivíduos destas populações (Haslam, 2013).

O uso de ferramentas por primatas, especialmente humanos e grandes símios, foi tradicionalmente atribuído a funções cognitivas superiores (e.g. *insight*: Kohler, 1927/1999; planejamento por antecipação cognitiva: Byrne, 1997). Contudo, conforme demonstrado em pesquisas neuropsicológicas e em neurociências (v. acima), o uso de ferramentas não implica necessariamente na participação destas funções. Ao contrário, comportamentos complexos podem estar assentados sobre estruturas cognitivas mais simples (Lockman, 2000), ou propiciados a partir de estruturas neuronais compartilhadas com nossos parentes primatas (de Waal & Ferrari, 2010). A manipulação de objetos pelos indivíduos, por exemplo, pode fornecer através da prática as informações acerca das propriedades físicas e relacionais dos objetos (*affordances*)

envolvidos no contexto de uso de ferramentas (Lockman, 2000; Resende, Ottoni & Fragaszy, 2008).

O desenvolvimento do uso de ferramentas em primatas é propiciado por meio da coordenação de rotinas comportamentais naturalmente exibidas pelos jovens ingênuos da espécie. A coordenação das rotinas comportamentais necessárias para o uso de ferramentas, entretanto, não é resultado apenas de processos maturacionais, mas propiciados a partir destes processos concomitantemente às experiências motoras estabelecidas com os objetos (c.f. Torigoe, 1985). Por exemplo, anterior ao uso hábil no uso de ferramentas percussivas utilizadas durante a quebra de cocos-de-palmeiras, os chimpanzés cativos jovens exibem inicialmente manipulações simples dos objetos e, posteriormente, passam a combina-los, sendo observado após a realização das primeiras combinações de objetos o aumento da frequência deste tipo de manipulação combinatória (c.f. Hayashi & Matsuzawa, 2003). Na natureza, as primeiras combinações entre os objetos realizadas pelos chimpanzés jovens são randômicas, sendo progressivamente ordenadas dentro de uma sequência, de forma que o uso apropriado de percutores só será exibido por volta do 41º mês de vida, embora já apresente os movimentos necessários para o uso da ferramenta no 31º mês de vida (Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997).

Lonsdorf (2005) investigou o desenvolvimento da captura de cupins através do uso de sondas (captura de cupins) em chimpanzés de uma população selvagem. Os oitos chimpanzés ingênuos no uso de sondas alcançaram sucesso na captura de cupins entre o 29º – 65º mês de vida, sendo que as fêmeas alcançaram em menor tempo a proficiência neste comportamento. Antes do primeiro sucesso os chimpanzés exibiram comportamentos associados ao uso de sondas, por exemplo, inspecionar um orifício no cupinzeiro (entre o 5º-17º mês de vida), manipular uma sonda previamente utilizada por

outro chimpanzé (17° mês de vida); fabricar uma sonda (entre o 17° - 41° mês de vida) e inserir sonda pelo orifício do cupinzeiro (29° - 41° mês de vida). Os resultados demonstraram que nenhum macaco exibiu o uso de sondas antes do 29° mês, sendo observado o aumento no tempo dedicado à captura de cupins entre o 29° e 65° mês de idade. Deve-se ressaltar que algumas das ferramentas manipuladas pelos chimpanzés, ainda ingênuos, eram providas a partir da atividade de outro indivíduo e que a idade do chimpanzé quando ocorreu o primeiro uso de sonda bem sucedida estava associada ao tempo dedicado, um ano antes ao primeiro evento, à observação de um coespecífico realizando a atividade.

Resende, Ottoni e Fragaszy (2008) investigaram o desenvolvimento do uso de percutores na quebra de cocos de palmeiras em macacos-prego (*Sapajus sp.*) de uma população semi-livre. A trajetória de desenvolvimento das interações realizadas pelos macacos jovens envolvendo objetos foi similar ao desenvolvimento observado em chimpanzés jovens na natureza. Após o terceiro mês de vida, os jovens manipularam objetos de maneira simples (e.g. pegar, morder, inspecionar) logo após suas primeiras explorações independentes do ambiente. Posteriormente, é comum observar estes macacos baterem ou rasparem um objeto contra um substrato (~ 4° - 8° mês de vida); em seguida, pode-se observá-los combinando dois objetos relacionados a uma mesma atividade, sendo que somente a partir do segundo ano de vida os macacos-prego foram capazes de utilizar apropriadamente os percutores.

Em humanos, as crianças exibem as primeiras manipulações de objetos ainda muito pequenas (~ 6° mês de vida), sendo comum observá-las interagindo objetos e superfícies por volta do nono mês (e.g. bater uma colher sobre a mesa), combinando assertivamente dois blocos em uma brincadeira de construção de torre por volta 18° meses, e seis blocos após o 21° mês. Também é comum observar, em nossa cultura, a

difficuldade das crianças com idade entre 9° e 14° mês em utilizar uma colher, devido ao manuseio incorreto da ferramenta (Keen, 2011). Desse modo, as crianças também parecem aprender o uso de ferramentas a partir das combinações entre objetos realizadas pelos sujeitos (Lockman, 2000).

A manipulação simples de objetos exibida por várias espécies de primatas, portanto, não é suficiente para engendrar o desenvolvimento do uso de ferramentas em primatas, sendo também necessária a capacidade de relacionar objetos através de manipulações combinatórias (Torigoe, 1985). O desenvolvimento do uso de primatas sugere que o usuário seja capaz de reconhecer, selecionar e combinar os objetos em função de *affordances* (propriedades relacionais) apropriadas ao contexto, mas disto não decorre que a seleção da ferramenta esteja assentada nas funções executivas do cérebro, tais como compreensão súbita (*insight*) ou planejamento por antecipação cognitiva (c.f. Lockman, 2000; Stout & Chaminade, 2005; Jarry et al, 2013).

1.5. Aprendizagem do uso de ferramentas

Diversos animais são aptos em aprender o uso de ferramentas simples quando induzidos através de uma rotina de aprendizagem (e.g. roedores: Okanoya et al, 2008; aves (*Corvus frugilegus*): Tebbich et al, 2007; primatas (prossímios): Santos, Mahajan & Barnes, 2005). Em condições cativas, vários primatas exibem o uso espontâneo de ferramentas, embora algumas destas espécies não sejam reconhecidas como usuárias sistemáticas de ferramentas na natureza (c.f. paradoxo do cativeiro – Haslam, 2013). Entretanto, poucas espécies utilizam sistematicamente ferramentas na natureza, sendo o comportamento reduzido a algumas populações que diferem também no conjunto de ferramentas exploradas durante as atividades do grupo (Panger, 2007). Em geral, estas espécies reconhecidas como usuárias sistemáticas de ferramentas na natureza, são

também aquelas reconhecidas pela capacidade de realizar manipulações combinatórias (Torigoe, 1985). Portanto, o uso sistemático de ferramentas por alguns primatas na natureza, e não por outros, provavelmente não se deve simplesmente a alguma herança genética que propicia a aprendizagem o uso de objetos como ferramentas, mas provavelmente devido às diferenças nas oportunidades de aprendizagem propiciadas pelo ambiente físico ou social, das trajetórias de desenvolvimento, nos estilos de forrageio e fatores ecológicos, que afetariam o custo envolvido no uso de ferramentas (v. acima).

Em geral, diversos comportamentos associados ao uso de ferramentas são emitidos pelos primatas antes de alcançarem habilidade nesta atividade, sendo provável que o aumento da eficiência pelos indivíduos ocorra progressivamente através dos efeitos percebidos pelos usuários durante as tentativas de uso da ferramenta (c.f. Powell & Kelly, 1970; Paquette, 1992; Machado & Silva, 2003; Silva, Page & Silva, 2005; Machado et al, 2008; Delage & Galvão, 2010). Entretanto, a habilidade em utilizar uma ferramenta acarreta necessariamente em modificações na forma de perceber um problema novo? As pesquisas sobre transferência de aprendizagem/conhecimento, ou generalização, da função de uma ferramenta para um contexto novo, portanto, são úteis a fim de tentar elucidar essa questão em um nível comportamental.

Macellini et al (2012) investigaram o processo de aprendizagem individual e social em macacos do Velho-Mundo (*Macaca nemestrina*) cativos, cuja espécie não é reconhecida como usuária de ferramenta na natureza. Os macacos foram treinados, por meio de modelagem, no uso de sonda para alcançar um alimento fora do alcance dos sujeitos (i.e. *reaching tool*). Os macacos aprenderam rapidamente a utilizar a ferramenta e, em uma situação de escolha, selecionaram as sondas adequadas para a tarefa. Entretanto, estes macacos apresentaram dificuldade em resolver um problema similar,

mas em uma nova configuração (i.e. alcançar através de sonda o iogurte dentro de um tubo – *dipping tool*), e no qual o uso da ferramenta aprendida na etapa de treino (i.e. *reaching tool*) também era útil para a tarefa. Nas palavras dos pesquisadores: “*they did know what to do, but not how to do it*” (Macellini et al, 2012, p. 31, destaques no original), ou seja, os macacos selecionavam a ferramenta e realizavam comportamentos necessários, mas insuficientes para a resolução da tarefa e cometiam diversos erros durante as tentativas de utilizar a ferramenta, isto é, os macacos exibiram deficiência na transferência, ou generalização, da função da ferramenta para um novo contexto..

Estes resultados estão de acordo com aqueles observados em experimentos sobre transferência de conhecimento entre tarefas que exigem uso de ferramentas, conduzidas com grandes símios e corvídeos, e que demonstram a inabilidade destes animais em utilizar uma estratégia anteriormente aprendida na resolução de um problema similar, mas apresentada com uma nova configuração (Martin-Ordas, Call & Colmenares, 2008; Tebbich et al, 2007). A verificação da inabilidade de primatas não-humanos em transferir conhecimento entre tarefas que exigem uso de ferramentas contradiz a opinião tradicional e amplamente difundida de que os primatas são hábeis em aplicar o conhecimento adquirido em um contexto para um problema similar (e.g. Warren, 1974). A explicação para esta suposta habilidade dos primatas advinha da observação de que os primatas vivem em ambientes complexos e relativamente instáveis e que, portanto, a aprendizagem acerca da lógica compartilhada entre diferentes problemas seria mais eficiente do que a aprendizagem de uma estratégia para cada problema (c.f. *learning sets*: Shettleworth, 2010).

Vale ressaltar que a aparente inabilidade dos primatas não-humanos em transferir a aprendizagem do uso de uma ferramenta para contextos novos advém de observações do desempenho de indivíduos cativos em condições experimentais. Desse

modo, é possível que o fracasso exibido pelos sujeitos nos experimentos sobre transferência de aprendizagem em animais seja resultante das características das tarefas apresentadas e/ou devido a pouca experiência dos sujeitos no uso de ferramentas. Na natureza, alguns primatas não-humanos são relativamente capazes de exibir transferência de conhecimento (ou generalização) entre contextos similares (e.g. um macaco sacode um galho para espantar um felino ou um humano nas proximidades).

1.6. Aprendizagem social do uso de ferramentas

A utilização de objetos como ferramentas pode ser aprendida pelos indivíduos de uma população de primatas em função das experiências ao longo de sua vida. Em cativeiro, várias espécies de primatas exibem espontaneamente o uso de ferramentas. Um grupo de macaco-aranha (*Ateles paniscus* e *A. marginatus*) que habitam uma ilha no Parque Zoológico de Goiânia, por exemplo, mergulham tampas de plásticos em um lago e bebem a água nestes “copinhos” (de Moraes & Mendes, 2011). Neste mesmo zoológico, Mendes et al (2000) observaram um macaco-prego (*Sapajus sp*) utilizando alimentos como isca durante a captura de peixes. No Jardim Zoológico de Brasília, vários indivíduos arremessam pedras, geralmente, contra o macho alfa (Dr. Francisco Mendes, comunicação pessoal). Osvath (2009) relatou o arremesso de pedras por um chimpanzé contra os visitantes de um zoológico.

Em condições cativas, o custo associado ao uso de ferramentas é minimizado devido o tempo livre proporcionado aos indivíduos devido o ambiente restrito, o provisionamento de alimentos e ausência do risco de predação, permitindo que estes animais engajem na exploração do ambiente e em interações lúdicas. A constatação de que o número de espécies de primatas que utilizam ferramentas em cativeiro não corresponde necessariamente àsquelas que utilizam sistematicamente ferramentas na

natureza, coloca em evidência o papel do ambiente e da aprendizagem no uso de ferramentas pelos primatas (Haslam, 2013). Desse modo, sugerem Hansell e Ruxton (2008), talvez o número reduzido de espécies (primatas ou não) que utilizam sistematicamente ferramentas na natureza possa ser explicado pelo fato de que o uso de ferramentas raramente seja mais eficiente do que as adaptações morfológicas presentes nas espécies.

Em um ambiente instável, os indivíduos devem apresentar flexibilidade comportamental como maneira de superar os problemas para os quais as adaptações morfológicas ou comportamentais são ineficazes ou insuficientes. Nestes ambientes, portanto, a aprendizagem de uma técnica pode ser vantajosa ao indivíduo. Entretanto, a probabilidade de se aprender uma técnica é limitada ao risco associado (i.e. perda de benefícios) à exploração de alternativas comportamentais. Desse modo, o custo de aprender individualmente uma técnica pode ser amenizado caso os indivíduos sejam capazes de aprender com os coespecíficos de seu grupo. Então, a aprendizagem social deve ser comum em populações que habitam ambientes instáveis nos quais os custos associados à aprendizagem individual de uma técnica são altos (e.g. não aprender uma comportamento relevante naquele ambiente) (Kendal et al, 2005). A aprendizagem social propiciaria maior flexibilidade dos comportamentos exibidos em uma população e permitiria que uma técnica pudesse ser aprendida por vários indivíduos e, desse modo, orientaria a evolução de uma população (c.f. *behavioral drive*: Duckworth, 2009).

O ensino e a imitação por observação (i.e. imitação cognitiva) são por excelência exemplos de aprendizagem social que possibilitam a aprendizagem de repertórios complexos pelos indivíduos (e.g. um jovem humano aprender uma equação matemática através das instruções de um professor; uma criança reproduzir um desenho no quadro). Entretanto, diversas pesquisas têm demonstrado que os primatas não-humanos são, em

geral, incapazes de imitar os comportamentos observados, excetuando-se talvez os chimpanzés (c.f. Whiten et al, 2009) e a ocorrência de episódios de ensino se restringe à poucas interpretações advindas de observações anedóticas em chimpanzés (Boesch, 1991). A incapacidade demonstrada pelos primatas não-humanos em engajar em contextos de ensino e de imitar cognitivamente um comportamento observado é atribuída a ausência de habilidades cognitivas tais como atenção conjunta e teoria da mente (Tomasello, 1999).

Atualmente, o papel da aprendizagem social na aquisição de comportamentos novos por indivíduos ingênuos é amplamente reconhecido na literatura especializada sobre comportamento e cognição animal (Tomasello, 1999; Perry & Frigaszy, 2003). Destaca-se aqui o papel do realce de local/estímulo (*local/ stimulus enhancement*), uma forma menos sofisticada de aprendizagem social que prescinde de intencionalidade ou imitação cognitiva por parte do modelo e do observador (Kaufman et al, 2011). O destaque a este mecanismo de aprendizagem social se deve ao fato de que essa é uma forma comum dentre as espécies de diversos taxa (c.f. Heyes & Galef Jr, 1996; Galef & Giraldeau, 2001; Frigaszy & Visalberghi, 2004), além de exemplificar como mecanismos comportamentais simples podem engendrar flexibilidade comportamental e auxiliar na disseminação de um comportamento em uma população (Frigaszy & Perry, 2003).

O realce de local é reconhecido quando a interação de um coespecífico dirigida a um determinado local do ambiente aumenta a probabilidade de que o observador explore aquele mesmo local; o realce de estímulo é reconhecido quando a interação de um coespecífico dirigida a um estímulo, ou parte dele, aumenta a probabilidade de que um observador se comporte em função daquele estímulo, ou parte do mesmo (c.f. Galef Jr & Giraldeau, 2001). Desse modo, o realce de estímulo/local propicia aos indivíduos a

aprendizagem de comportamentos presentes na população, mas ausentes no repertório específico de uma espécie (e.g. técnicas de forrageio extrativo e uso de ferramentas). Portanto, o realce de estímulo/local propicia que uma inovação comportamental se dissemine e estabilize em uma população, que não seria possível caso a aprendizagem social ocorresse por facilitação social, um mecanismo ainda mais básico de aprendizagem social no qual o aumento da probabilidade de emissão de um comportamento *já presente no repertório do observador* ocorre em função da exibição deste comportamento por um coespecífico (Zajonc, 1965).

Vale ressaltar que a aprendizagem social por realce de estímulo/local não exclui a aprendizagem individual. A aprendizagem social e individual não se difere em função de sistemas cognitivos ou substratos neuronais distintos (Heyes, 2012), tampouco pelo contexto imediato no qual as oportunidades de aprendizagem ocorrem. A distinção entre aprendizagem social e individual é realizada para fins analíticos de pesquisa e somente indica que a probabilidade de aprendizagem de um comportamento é facilitada pela ação de coespecíficos. De fato, A aprendizagem de qualquer comportamento decorre necessariamente a partir das experiências do indivíduo em relação ao estímulo (Fragaszy & Perry, 2003). Dessa forma, a oposição entre aprendizagem social e individual é falsa, pois toda aprendizagem é necessariamente individual, embora possa ser influenciada pelo contexto social (Fragaszy & Visalberghi, 2004).

As diversas observações realizadas sobre aprendizagem socialmente enviesada do uso de ferramentas em grupos cativos e populações de primatas em condições naturalísticas sugerem o papel do realce de estímulo na aprendizagem do comportamento. Zuberbühler et al (1996) investigaram em um grupo cativo de *Macaca fascicularis* se o uso de ferramenta exibido por um único indivíduo (i.e. uso de um graveto durante as tentativas de alcançar uma maçã fora do alcance das mãos)

aumentaria a probabilidade de manipulação do objeto pelos coespecíficos que observaram o modelo utilizando a ferramenta; e se a manipulação desse objeto estaria relacionada ao uso posterior da ferramenta pelos indivíduos ingênuos. Os resultados demonstraram que os indivíduos ingênuos aumentaram a manipulação de gravetos após a observação do uso da ferramenta pelo único indivíduo proficiente e que os indivíduos que exibiram maior manipulação de gravetos foram aqueles que primeiramente aprenderam a utilizar a ferramenta. Estes resultados estão em acordo com aqueles observados por Lonsdorf (2005) durante o desenvolvimento da captura de cupins através de sondas em chimpanzés ingênuos em uma população selvagem.

Ottoni, Resende & Izar (2005) observaram, em uma população semi-livre de macacos-prego (*Sapajus sp*), que os adultos proficientes no uso de percutores na quebra de cocos-de-palmeiras eram tolerantes com os jovens que se aproximavam do sítio de quebra. Também verificaram que os jovens preferiam se aproximar sítios de quebra que os macacos mais proficientes estavam a realizar o uso da ferramenta. Enquanto permaneciam próximos ao sítio de quebra, os jovens conseguiam observar o uso de percutor por um indivíduo proficiente e manipular a pedra utilizada ou consumir pedaços do alimento processado. Portanto, a tolerância observada entre adultos e jovens poderia criar oportunidades de aprendizagem no uso de percutores pelos jovens. Na natureza, os macacos costumam abandonar as pedras utilizadas com percutores sobre as rochas utilizadas como substrato, assim como é comum encontrar resíduos do alimento processado ao redor ou sobre o sítio de quebra (Visalberghi et al, 2007). Esta disposição dos sítios de quebra aparentemente auxilia os macacos-prego ingênuos na aprendizagem do uso de percutores, uma vez que propicia aos jovens manipular os elementos necessários para a execução do uso de comportamento (v. Frigaszy et al, 2013).

Estas observações evidenciam que o desenvolvimento do uso de ferramentas por primatas é modulado pelo contexto social. Dessa maneira, embora as características físicas do ambiente desempenhem um papel indiscutível sobre as oportunidades de aprendizagem individual (conforme se reconhece pelo *paradoxo do cativo*), os indivíduos também se beneficiam das ações de indivíduos no ambiente. A tolerância social exibida pelos adultos em relação aos jovens favorece que estes combinem objetos e superfícies específicas, propiciando a aprendizagem da técnica instrumental pelos indivíduos de gerações novas. Esse modo de disseminação de um comportamento flexível (e.g. uso de ferramentas) dentro de uma população, portanto, prescinde de habilidades cognitivas complexas (e.g. *insight* e imitação) para a aprendizagem das técnicas de forrageio, tal como pressupunham alguns modelos explicativos sobre evolução da cultura material em primatas (e.g. van Schaik, Deaner & Merril, 1999).

A constatação de que mecanismos simples de aprendizagem socialmente enviesada (e.g. realce de estímulo) podem ser eficientes na disseminação e manutenção de um comportamento flexível dentro do grupo (c.f. Mathews, Paukner & Suomi, 2010), portanto, desloca o foco da questão para considerações acerca das características do ambiente físico e social que fomentam as oportunidades de aprendizagem, ao invés de comparações acerca das habilidades imitativas dentre espécies (Fragaszy & Visalberghi, 2004). Meulman et al (2012), por exemplo, creditam um papel importante à terrestrialidade na promoção da tecnologia em primatas.

Segundo Meulman et al (2012), a terrestrialidade afetaria positivamente a inovação, a manutenção de uma técnica e a oportunidade de aprendizagem socialmente enviesada naquelas espécies que são potenciais usuárias de ferramentas. Em populações de primatas, cujo forrageio ocorre preferencialmente no solo, os indivíduos teriam maiores oportunidades de interagirem com materiais diferentes e que poderiam ser

utilizados como ferramentas. O forrageio no solo também liberaria as mãos de sua função de manter o apoio do indivíduo em um substrato arbóreo, permitindo estes manipularem os objetos com ambas as mãos e, conseqüentemente, realizassem combinações manipulativas de modo coordenado. Ademais, a realização de atividades no solo favoreceria a visualização da técnica empregada durante o forrageio pelos indivíduos ingênuos e as características do sítio de uso de ferramentas são mais duradouras do que quando a atividade é realizada em cima das árvores. O fator terestrialidade, portanto, explicaria a diferença observada no uso de ferramentas observadas entre populações de mesma espécie, mas que diferem em relação à predominância do substrato explorado durante o forrageio (i.e. terrestre ou arbóreo).

Resumindo, o estudo sobre aprendizagem social em primatas não-humanos tradicionalmente enfatizou a comparação interespecífica em função das habilidades cognitivas apresentadas pelos animais. A habilidade de aprendizagem por *insight* também foi considerada por tempos como necessária para aprendizagem do uso de ferramentas em primatas. Entretanto, à luz das observações recentes acerca do uso de ferramentas em populações naturais de primatas cujas espécies são reconhecidas como incapazes de imitação (e.g. *Sapajus libidinosus* e *Macaca fascicularis*), questiona-se a necessidade de habilidade de imitação e *insight* para aprendizagem de comportamentos flexíveis por primatas. Mesmo os invertebrados (e.g. abelhas) demonstram capacidade de aprender socialmente a partir das ações de coespecíficos (c.f. Leadbeater & Chittka, 2007), sugerindo que qualquer animal capaz de integrar associações condicionadas de segunda ordem poderia ser beneficiado pela aprendizagem socialmente enviesada (Dawson et al, 2013). A aproximação dos locais/estímulos, explorados por outros indivíduos, pode ser mantida nos indivíduos através esquemas de reforço, mas isto não exclui a possibilidade de que a atenção dirigida à ação dos coespecíficos seja

geneticamente orientada (Heyes, 2012). Portanto, a partir da perspectiva da aprendizagem socialmente enviesada o foco de interesse são as condições pelas quais os comportamentos dos coespecíficos modulam as oportunidades de aprendizagem de comportamentos flexíveis pelos indivíduos ingênuos.

1.7. Aprendizagem cultural: cultura material (em animais?)

A verificação de diferenças comportamentais entre populações naturais de animais não-humanos de uma mesma espécie sugerem a possibilidade de tradições locais ou cultura em animais. Whiten et al (1999, 2001) sugeriram que a exclusão de fatores genéticos e ecológicos como as principais causas da ocorrência de variações comportamentais ou presença de determinados comportamentos em algumas populações de chimpanzés forneceria a evidência necessária para designar a diferença comportamental observada entre as populações como cultural. Esta abordagem ao problema de reconhecimento de cultura em primatas ficou conhecida como método etnográfico (também denominado como método por exclusão ou método de comparação de grupo).

van Schaik et al (2003) compararam a ocorrência de 24 de variantes comportamentais em seis populações de orangotangos (*Pongo pygmaeus*) que habitavam localizações geográficas distintas e verificou se os fatores ambientais e sociais estavam relacionados as variantes comportamentais. As variantes comportamentais investigadas, por definição, não eram explicadas por diferenças genéticas, assim como as características ambientais não explicavam a ocorrência destas variantes naquela população ou, ao menos, a influência não era óbvia. Portanto, as variantes comportamentais investigadas eram putativamente culturais, sendo que 10 variantes estavam relacionadas às técnicas de forrageio, incluindo uso de ferramentas.

Os resultados demonstraram que diferenças ecológicas eram insuficientes para explicar as variantes comportamentais exibidas pelas populações, e que a distância geográfica estava correlacionada com as diferenças para as variantes putativamente culturais e, também, que a oportunidade de aprendizagem social estava relacionada ao tamanho do repertório cultural da população.

O problema do método etnográfico advém do aumento da possibilidade do erro do tipo I, ou seja, o risco de se reconhecer uma variante comportamental como um caso de cultura local em uma população, quando na verdade o comportamento poderia ser explicado por algum aspecto ecológico não identificado pelos pesquisadores (Tomasello, 1999; Galef Jr, 2003). Por exemplo, a diferença no comprimento das varetas utilizadas na captura de formigas exibida por populações de chimpanzés, considerada inicialmente como uma variante cultural, pode ser explicada pelas estratégias anti-predatórias das formigas encontradas em cada localidade (Humle & Matsuzawa, 2002). Outra dificuldade encontrada no método etnográfico é a dificuldade de separar as contribuições genéticas e ambientais, ou a interação entre estes fatores, na emergência de comportamentos flexíveis em uma população (Langergraber et al, 2011; Möbius et al, 2008; Laland & Janik, 2004).

Fragaszy e Perry (2003), por sua vez, criticaram conceitualmente o método etnográfico, demonstrando que o método proposto por Whiten et al (1999) ignorava a contribuição social na aprendizagem como um dos principais fatores para o reconhecimento de variantes culturais, sendo este um consenso em diversas abordagens antropológicas acerca da cultura humana. Outras características também devem ser observadas a fim de designar um comportamento como variante cultural: proporção de indivíduos que exibem o comportamento na população e a constância deste comportamento na população ao longo do tempo. Dessa forma, aqueles

comportamentos flexíveis cujo contexto social influencia significativamente a aprendizagem pelos indivíduos, e que são exibidos por vários indivíduos e relativamente constantes ao longo da história da população, serão os comportamentos mais prováveis de serem identificados como tradições comportamentais em animais. O termo tradição, entretanto, é utilizado apenas como rótulo para, na falta de outra palavra, designar os comportamentos que atendam aos critérios propostos pelo método tridimensional de tradições, mas sem implicar que processos cognitivos sofisticados (e.g. uso de símbolos, linguagem, imitação) estejam necessariamente associados a estas tradições.

A noção de cultura (ou tradições) em animais não-humanos é um tema controverso, pois sua verificação ainda parece depender de considerações por vezes conceituais, ou seja, a depender da definição (c.f. Mesoudi, 2011), ou dos requisitos necessários para designar como cultura os comportamentos específicos de uma população (e cuja transmissão não ocorra por herança genética). Portanto, as diferenças comportamentais observadas entre as populações de uma mesma espécie podem ser incluídas ou excluídas do rótulo cultura/tradição animal a depender da definição adotada (Laland & Hoppit, 2003). Desse modo, diversos pesquisadores têm devotado esforços para elucidar a questão da cultura animal através de modelos matemáticos e verificação empírica. As implicações destas pesquisas são relevantes para as Ciências Sociais, pois a investigação da cultura a partir de uma perspectiva comparativa permite entender a evolução das capacidades para a evolução cultural em humanos, além da compreensão sobre os mecanismos subjacentes à cultura humana (c.f. Mesoudi, 2011, para uma revisão).

Basicamente, três processos são necessários para ocorrência de tradições em uma população:

1) *inovação*: um comportamento novo, ou a variação de um comportamento já presente na população, é inicialmente desempenhado por um indivíduo, ou por diferentes indivíduos que exibem a inovação de modo independente em uma população. Este comportamento é flexível e, portanto, seu desenvolvimento é influenciado pelo ambiente e pela aprendizagem. As espécies que apresentam maiores taxas de inovação, geralmente, são aquelas mais aptas em explorar novos nichos ecológicos (Lefebvre, 2013); e as espécies que realizam forrageio extrativo e cujas populações realizam preferencialmente atividades no solo são mais propensas a inovações comportamentais (Meulen et al, 2012).

2) *disseminação*: este comportamento é disseminado dentre os indivíduos, ou grupos, de uma população através de aprendizagem socialmente enviesada. A disseminação pode ocorrer vertical (i.e. a partir dos pais para a prole), oblíqua (i.e. a partir de membros não aparentados e pertencentes à geração diferente do aprendiz), ou horizontalmente (i.e. entre indivíduos de uma mesma geração), sendo que o sentido de transmissão da variante cultural afeta o padrão de disseminação do comportamento dentro de uma população (Mesoudi, 2011). A disseminação pode ser facilitada por fatores como tolerância social e terrestrialidade (Meulen et al, 2012), sendo que quanto maior o custo envolvido na aprendizagem individual, maior o benefício na aprendizagem social (Kendal et al, 2005)

3) *manutenção*: o comportamento deve ser recorrente, ou habitual, na população de modo que novas gerações possam aprender o comportamento através de aprendizagem social (c.f. Mesoudi, 2011). Entretanto, para que a variante permaneça em uma população, algum mecanismo deve inibir a idiosincrasia a favor da homogeneidade dentro da população, pois, do contrário, a variante tenderia a

desaparecer em pouco tempo (Matthews, Paukner & Suomi, 2010; Pesendorf et al, 2009).

Alguns estudiosos interessados na evolução cultural sugerem que um viés cognitivo poderia favorecer a aprendizagem das variantes culturais disponíveis na população e, por consequência, diminuir a adoção de variantes alternativas resultantes da aprendizagem individual. Esta preferência enviesada a favor da adoção da variante cultural acabaria por conformar as práticas individuais à tradição local e, consequentemente a conformidade social acarretaria na manutenção de uma variante cultural dentro de uma população (Mesoudi, 2011). A conformidade social foi tradicionalmente estudada pela Psicologia Social Americana, que explicava a adoção de práticas sociais pelos indivíduos de um grupo a partir de um viés cognitivo que favorecia a adoção individual de determinada prática de um grupo, mesmo quando esta era contrária à sua percepção e atitude (c.f. Asch, 1955). Na literatura sobre evolução da cultura animal, a conformidade social é definida como a tendência de um indivíduo adotar uma variante comportamental comum em uma população em detrimento de outros comportamentos alternativos ou familiares que poderiam ser adotados pelos indivíduos (de Waal, 2013).

Whiten, Horner e de Waal (2005) investigaram se a conformidade social era observada na maneira como chimpanzés cativos resolviam um problema que exigia o uso de ferramenta. Duas fêmeas de grupos distintos foram treinadas em uma dentre duas técnicas (paradigma de duas-ações-possíveis – *two action paradigm*) para obter um alimento dentro de um aparato através do uso de vareta como ferramenta. Após o treino, cada fêmea voltava para seu respectivo grupo e o aparato era disponibilizado de forma que os macacos podiam observar a fêmea resolvendo o problema com a técnica treinada. Os resultados demonstraram que os chimpanzés exibiram a técnica

desempenhada pelo respectivo modelo e que os indivíduos que exploraram a variante alternativa durante as tentativas de resolução do problema abandonaram esta variante e a técnica adotada se conformou àquela exibida pelo grupo, embora ambas as técnicas fossem igualmente eficientes.

Dindo, Thierry e Whiten (2008) utilizaram o paradigma de difusão-em-cadeia (*diffusion-chain*) em um experimento com macacos-prego (*Sapajus sp.*) cativos que investigou a difusão social na resolução de um problema que poderia ser resolvido de duas maneiras. No paradigma da difusão-em-cadeia, um indivíduo é treinado em uma variante comportamental, dentre duas possíveis. Depois do treino, o indivíduo treinado serve como modelo para outro coespecífico ingênuo que, por sua vez, servirá como modelo para outro indivíduo ingênuo e assim por diante. Dessa maneira, a cadeia tenta simular a difusão social dentre os indivíduos de uma população. O problema apresentado consistia em retirar um alimento dentro de uma caixa através da abertura de uma portinhola que podia ser deslizada ou levantada. Os resultados demonstraram que os macacos exibiram a variante correspondente ao seu grupo experimental (i.e. deslizar ou levantar). O experimento se limitou a 4-5 elos de uma cadeia de difusão, embora o número de elos pudesse ser ainda maior (c.f. Dindo, Whiten & de Waal, 2009).

Recentemente, van de Waal, Borgeaud e Whiten (2013) demonstraram evidências robustas de conformidade social na preferência alimentar em uma população de macaco vervet (*Chlorocebus aethiops*) em condições naturalísticas. Em um experimento de campo, os macacos de quatro grupos de macacos vervet foram apresentados simultaneamente a duas caixas de um mesmo alimento, mas que diferiam na cor e palatabilidade. A cor do alimento (azul ou rosa) estava associada à palatabilidade do alimento, sendo que para dois grupos a cor associada à palatabilidade era diferente da cor que indicava o alimento palatável para os demais grupos. Após a

verificação de que os macacos de cada grupo haviam aprendido a evitar o alimento não-palatável, os experimentadores apresentaram novamente as duas caixas com os alimentos coloridos, mas agora ambos os alimentos eram palatáveis. Os experimentadores observaram que a preferência induzida se manteve nos grupos de acordo com a etapa anterior. Após um intervalo de dias, os experimentadores verificaram se a preferência alimentar exibida por jovens e machos imigrantes corresponderia à preferência induzida naquela população. Os resultados demonstraram que jovens preferiram o alimento consumido pelos macacos de seu grupo, e que os machos imigrantes preferiram o alimento consumido pelos macacos de seu novo grupo, em detrimento da preferência induzida em seu grupo original.

Os resultados dos experimentos sobre conformidade social na aprendizagem de variantes comportamentais em primatas não-humanos indicam que o contexto social pode manter uma tradição em uma população natural. Um viés na aprendizagem a favor de “copiar o comportamento exibido pela maioria”, por exemplo, poderia manter uma variante comportamental dentro de uma população e, portanto, sua manutenção (c.f. Mesoudi, 2011, para maiores detalhes). Contudo, os experimentos sobre conformidade social muitas vezes não conseguem elucidar claramente quais os mecanismos de aprendizagem socialmente enviesada estariam envolvidos na disseminação de uma inovação dentro de um grupo (e.g. Dindo, Thierry & Whiten, 2008).

A aprendizagem por realce de estímulo é compartilhado por diversos *taxa*, portanto que é possível que, em uma população natural, a disseminação de uma variante putativamente cultural ocorra por meio deste mecanismo. Contudo, seria este mecanismo suficiente para que ocorra conformidade social? O realce de estímulo seria suficiente para manter por longo prazo uma tradição em uma população natural, ou algum mecanismo mais complexo (e.g. emulação) teria que estar envolvido na

transmissão e manutenção da variante cultural? Asch (1955) considerava que o consenso era importante para o processo social, mas quando o consenso ocorria por conformidade social, então o processo social era prejudicado, pois limitaria a experiência individual e, por conseguinte, aumentaria a probabilidade de erro de julgamento e decisão. Será que algo semelhante pode ocorrer na manutenção de uma tradição animal por conformidade social, isto é, a conformidade social poderia acarretar em comportamentos mal-adaptativos?

Pesendorfer et al (2009) investigaram através do paradigma de duas-ações-possíveis se o processo de conformidade social era necessário para explicar a manutenção de uma prática dentro de seis famílias de saguis (*Callithrix jacchus*) em condição livre. Ambas as ações treinadas (puxar ou empurrar) permitiam que os saguis acessassem uma isca dentro de uma caixa que fora apresentada para todas as famílias. Três famílias aprenderam uma ação, enquanto as outras três aprenderam a ação alternativa. Durante a etapa de treino, os saguis podiam executar apenas a ação correspondente ao seu grupo (i.e. puxar ou empurrar), pois um dispositivo no aparato impedia que a ação alternativa pudesse ser executada. Posteriormente ao treino, os macacos eram apresentados a duas sessões de teste (condição de teste), sendo que uma sessão ocorria imediatamente após o encerramento da etapa de treinamento e outra depois de um intervalo de 21 dias. Na condição de teste, o mesmo aparato era apresentado aos saguis, mas sem dispositivo e, portanto, os animais podiam explorar a ação alternativa, inicialmente impedida de ser executada.

Os experimentadores também apresentaram o aparato para três famílias de saguis, que serviram como condição controle, isto é, os indivíduos desse grupo podiam explorar livremente a caixa e exibir qualquer uma das ações durante as tentativas de acessar o alimento. O objetivo dessa etapa era verificar se a homogeneidade

comportamental dentro de um grupo poderia ocorrer sem conformidade social, ou seja, apenas como um efeito da aprendizagem individual. Os resultados demonstraram que os indivíduos adotaram sistematicamente a prática na qual foram treinados. Por outro lado, os indivíduos apresentados à condição controle não apresentaram qualquer preferência em função da ação exibida pelos coespecíficos de seu grupo (ou seja, não foi observada conformidade social), tampouco foi observada qualquer preferência das famílias em função do tipo de ação (puxar e empurrar). Todavia, observou-se uma preferência pela ação que resultou no primeiro sucesso alcançado. Dessa forma, os autores sugeriram que uma tradição animal poderia ser mantida em uma população natural sem a necessidade de conformidade social, sendo mais parcimonioso explicar as diferenças entre grupos a partir da aprendizagem individual, ou formação de hábito (Pesendorfer et al, 2009).

Franz e Matthews (2010) elaboraram um modelo matemático no qual uma variante comportamental era transmitida socialmente através de realce de estímulo e que os indivíduos de uma população eram sensíveis à aprendizagem por reforço e punição. O objetivo da modelagem foi testar a hipótese proposta por Matthews, Paukner e Suomi (2010, mas ver também Frigaszy & Visalberghi, 2004; Dindo, Thierry & Whiten, 2008), que predisse que a aprendizagem por reforço associado com mecanismos de realce de estímulo seriam suficientes para manter uma tradição em uma população natural de macacos-prego (*Sapajus sp.*) cativos. Ainda, através do modelo, os pesquisadores investigaram se o realce de estímulo poderia gerar conformidade social mesmo quando ausente qualquer viés que favoreça a aprendizagem (e.g. copiar o comportamento exibido pela maioria; copiar o que os indivíduos com alto *status* social fazem). A modelagem matemática, sob as condições descritas acima, demonstrou que uma tradição pode ser disseminada e mantida por um longo período em uma população,

cujos indivíduos sejam capazes de aprendizagem por reforço/punição e também por realce de estímulo. Também demonstrou que o realce de estímulo pode levar a conformidade social sem implicar em qualquer tipo de viés cognitivo afetando a aprendizagem dos indivíduos, sendo que a depender do custo associado à aprendizagem individual, os indivíduos poderiam adotar práticas mal-adaptativas. Entretanto, é possível que os resultados deste modelo sejam mais adequados em contextos de aprendizagem sobre “o que comer” (Franz & Matthews, 2010, ver Visalberghi & Adessi, 2003, para uma revisão sobre comportamento alimentar em macacos-prego).

A adoção de uma tradição comportamental pelos indivíduos de um grupo, portanto, pode tanto limitar quanto inibir a exploração das alternativas potencialmente vantajosas por estes indivíduos. Neste ponto, os experimentos em campo realizados por Thibaud Gruber e colaboradores são úteis para ilustrar o efeito do “conhecimento cultural” sobre as tentativas de resolução de problema pelos indivíduos de populações distintas e que exploram conjuntos de ferramentas diferentes.

Gruber et al (2009) investigaram a resolução de um problema de forrageio (*dip-tool task*), que exigia o uso de ferramenta, por chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) de duas populações livres e geneticamente semelhantes, mas que diferiam em função do repertório instrumental (i.e. uso de esponja de folhas vs uso de sondas). O problema apresentado consistia em obter por meio da inserção de sonda o mel dentro de um orifício feito em um tronco de árvore que jazia no solo. Os chimpanzés foram apresentados a duas versões do mesmo problema que diferiam em relação à profundidade do orifício. A primeira versão podia ser acessada diretamente através da inserção dos dedos pelo orifício e, portanto, o uso de ferramentas não era exigido. Na segunda versão, o mel se encontrava em um orifício era mais profundo e, portanto, a obtenção do mel era condicionada ao uso de sonda. Os resultados

demonstraram que os indivíduos abordaram o problema de modos distintos em função de conjunto de ferramentas explorado pela população correspondente. Especificamente, os indivíduos da população usuária de sondas fabricaram e utilizaram sondas, enquanto que poucos indivíduos da população usuária de “esponjas” exibiram o uso de sondas.

Em outro experimento, Gruber et al (2011) investigaram se os indivíduos destas mesmas duas populações percebiam diferentemente as propriedades de um mesmo objeto em função de um problema que exigia o uso de ferramenta. O experimento consistiu em disponibilizar um ramo com folhas em um das extremidades, enquanto que na outra as folhas haviam sido previamente desbastadas. Desse modo, o ramo poderia ser transformado em esponja (retirando as folhas da extremidade) ou ser utilizado como sonda (utilizando a extremidade sem folhas). Os resultados demonstraram que os indivíduos utilizaram o objeto disponibilizado conforme a prática instrumental exibida pela população. Gruber et al (2011) realizaram ainda um segundo experimento que consistiu em apresentar o mesmo problema anterior aos indivíduos da população não-usuária de sondas. Na ocasião, os experimentadores disponibilizaram sondas nas proximidades do aparato ou pré-inseridas no orifício. Apesar das facilitações, os chimpanzés desta população não aprenderam a utilizar a sonda disponibilizada na resolução da tarefa. Dessa forma, os experimentadores concluíram que, em chimpanzés, a prática cultural pode interferir na aprendizagem de um novo comportamento.

Gruber et al (2012) investigaram a variação no conjunto de ferramentas exibida entre cinco diferentes populações de chimpanzés e a compararam através de dados ecológicos e comportamentais advindos de experimentos e observações de campo. Os pesquisadores ampliaram os dados comportamentais conduzindo o experimento de campo descrito em Gruber et al (2009) em outras duas populações naturais de chimpanzés. Os resultados corroboraram os estudos anteriores (Gruber et al, 2009;

Gruber et al, 2011), ou seja, os chimpanzés abordaram diferentemente o problema em função do conjunto de ferramentas exploradas em suas respectivas populações. Ao mesmo tempo, as características ecológicas não se mostraram adequadas para explicar as diferenças exibidas entre as populações em relação ao conjunto de ferramentas. Os pesquisadores sugeriram a participação de um possível fator sócio-cognitivo na manutenção de uma tradição.

Gruber, Singleton e van Schaik (2012) também encontraram resultados similares aos descritos acima em um experimento com orangotangos jovens em um centro de triagem. Os indivíduos eram oriundos de populações que diferiam em relação à ocorrência e ausência do uso de sondas durante o forrageio. Dois problemas foram apresentados a estes indivíduos: o primeiro exigia o uso de sondas para alcançar mel no interior de um orifício feito em um tronco de árvore, o segundo problema consistia em utilizar um rodo para alcançar um alimento fora do alcance. Os indivíduos de ambas as populações resolveram o problema que exigia o uso de rodos, mas somente os orangotangos da população usuária de sondas foram bem-sucedidos na tarefa que exigia o uso desta ferramenta. Dessa forma, os autores propuseram que os indivíduos diferiam em relação ao “conhecimento cultural” (i.e. teriam uma representação mental do uso de sondas), mas não em suas capacidades cognitivas.

O conjunto de resultados das pesquisas descritas acima, portanto, sugerem que os primatas não-humanos são conservadores em relação às técnicas de forrageio, principalmente em relação ao uso de ferramentas. Aparentemente, os primatas não-humanos exploram sistematicamente o conjunto de ferramentas disponíveis na população, mas raramente exploram alternativas que levem a novas inovações deste conjunto de ferramentas utilizadas, por exemplo, combinando ferramentas diferentes, ou as utilizando de modo diferente ou para novos contextos. Os seres humanos, por outro

lado, exploram sistematicamente o conjunto de ferramentas disponíveis em sua cultura, mas também exploram novas alternativas que acabam por gerar inovações, que caracteriza a natureza cumulativa da cultura humana e que a distingue daquilo que se denomina cultura em animais (c.f. Kurzban & Barret, 2012; Dean et al, 2012, Mesoudi, 2011, Tomasello, 1999). Desse modo, os estudos comparativos entre populações com diferentes conjuntos de ferramentas são relevantes para entender como as tradições locais limitam ou ampliam a resolução de um problema em primatas não humanos, assim como quais fatores podem participar nesta flexibilidade comportamental.

1.8. O problema

Os macacos-prego são primatas do Novo-Mundo e com ampla distribuição geográfica na América do Sul, sendo encontrados desde o norte da Argentina até a floresta amazônica na América Central (Fragaszy, Fedigan & Visalberghi, 2004). A denominação macaco-prego designa popularmente uma variedade de espécies, tradicionalmente classificados na literatura científica como pertencentes ao gênero *Cebus*. Recentemente, uma revisão taxonômica do gênero, baseada em dados morfológicos e genéticos, propôs a sua divisão em dois, a saber: *Cebus* para designar os caiararas, ou macacos-prego sem topete, encontrados na região da bacia amazônica e parte da América Central, e *Sapajus* para designar os macacos-prego com topete, encontrados em diversos biomas brasileiros (i.e. manguezais, caatinga, cerrado, mata atlântica e floresta amazônica) (c.f. Lynch-Alfaro et al, 2012; Lynch-Alfaro, Silva Jr & Rylands, 2012). Os macacos-prego e caiararas são reconhecidos pelo forrageio extrativo e destreza manipulativa, mas, até o momento, o uso habitual de ferramentas em populações selvagens foi observado apenas em algumas populações do gênero *Sapajus*,

que habitam a caatinga, o cerrado e o litoral nordestino do Brasil (c.f. Ottoni & Izar, 2008).

Dentre as populações de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) usuárias de ferramentas, destacam-se duas devido às pesquisas observacionais de longo-prazo conduzidas e pelas diferenças interpopulacionais observadas no conjunto de ferramentas habitualmente exploradas pelos macacos. Estas duas populações de macacos-prego habitam regiões distintas do nordeste brasileiro. Ambas utilizam habitualmente percutores durante o processamento de sementes e/ou frutos encapsulados, mas somente uma apresenta o uso habitual de sonda e também de outras ferramentas.

A diferença observada no conjunto de ferramentas exploradas sistematicamente pelos macacos destas duas populações nos levou a perguntar se os indivíduos responderiam a um problema novo de acordo com sua respectiva tradição de uso de ferramentas. O problema apresentado consistiu em disponibilizar, em um determinado local dentro da área de uso dos grupos investigados, uma caixa-problema (daqui por diante “caixa”) que exigia o uso de sondas para se alcançar porções de melaço encerrado em seu interior. Um grupo (Grupo Pedra Furada) pertence a uma população que apresenta o uso habitual de um amplo conjunto de ferramentas (uso de sondas, uso de percutores em contextos de processamento de sementes, invertebrados e quebra de conglomerados rochosos, uso de pedras de escavar e o uso de objetos com função comunicativa – ver adiante). O outro grupo (Grupo Chicão) pertence a uma população reconhecida pelo uso habitual de percutores durante o processamento de cocos-de-palmeira extremamente duros e frutos secos de caju, mas que não apresenta uso habitual de sondas ou outro tipo de ferramenta.

Investigamos, portanto, se a maneira como os macacos exploravam a caixa-problema, incluindo a solução do problema (i.e. uso de sondas), seria diferente em

função da população investigada. Esperávamos que os macacos do grupo Pedra Furada (i.e. que apresentam maior diversidade no conjunto de ferramentas, incluindo uso de sondas) alcançariam a resolução do problema em menor tempo de exposição, enquanto que os macacos do grupo Chicão (i.e. usuários de percutores), caso viessem a resolver o problema, demandariam maior tempo para solucionar o problema e exibiriam maior frequência de erros durante o uso das sondas, além de utilizar pedras como percutores durante as tentativas de alcançar o melão dentro da caixa.

2. METODOLOGIA

2.1. Ambiente e Sujeitos

O experimento foi realizado com dois grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) de populações que diferiam em função do repertório de uso de ferramentas. As populações habitavam locais distintos no Estado do Piauí, nordeste brasileiro, e distavam aproximadamente 350Km entre si (Figura 1). A paisagem ecológica das duas localidades é caracterizada por elementos do bioma caatinga/cerrado (grupo Chicão) e caatinga (grupo Pedra Furada).

Figura 1: Posição geográfica da Fazenda Boa Vista, Gilbués (quadrado) e do Parque Nacional da Serra da Capivara, Coronel José Dias (triângulo), ambos no Estado do Piauí, Brasil. Os locais distam aproximadamente 350Km. Fonte: Google Earth, 2013.

Os sujeitos foram classificados dentro de uma classe etária definida a partir de suas características físicas, a saber: *adulto*, possuía topete bem definido, genitália evidente e era maior que os coespecíficos de mesmo sexo; *sub-adulto*: o topete já era visível e a genitália evidente, mas ainda apresentavam um corpo esguio parecido com os jovens mais velhos; *jovem*: não possuía um topete visível e exploravam o ambiente de modo independente; *infante*: inclui os macacos com menor tamanho corporal e que raramente exploravam o ambiente de modo independente, sendo comum observá-los sendo amamentados ou carregados nas costas da mãe ou de outro macaco.

2.1.1. População Fazenda Boa Vista - Grupo Chicão (09°39'S; 45°25'W)

O grupo Chicão habita a Fazenda Boa Vista (Figura 2) e é reconhecido na literatura primatológica pelo uso habitual de percutores por machos e fêmeas de várias idades durante o processamento de cocos-de-palmeiras (*nuts*) encontradas na região - Tucum, Piaçava, Catuli, Catulé (c.f. Visalberghi & Fragazy, 2013), assim como o fruto do caju (Sirianni & Visalberghi, 2013). No passado, os macacos do grupo Chicão foram habituados à presença de humanos para fins turísticos pelos proprietários da fazenda. Em 2003, a Dr^a. Dorothy Fragazy, Dr^a. Elisabetta Visalberghi e Dr^a. Patrícia Izar realizaram a primeira visita com fins científicos, que resultou na primeira publicação sobre o uso de percutores em contextos de quebra de cocos pelos macacos-prego dessa população (Fragazy et al 2004). Apesar das várias horas de observação direta e sistemática do comportamento dos macacos-prego do grupo Chicão, até o momento não foi observado nenhum uso de sondas, ou outro tipo de ferramenta (c.f. Fragazy & Visalberghi, 2013). Logo, assumimos que essa população não apresenta o uso habitual de sondas durante as atividades de forrageio.

Durante o período de estiagem, o grupo Chicão é parcialmente provisionado com milho, bananas e cocos-de-palmeiras diversos encontrados na região (e.g. Tucum, Piaçava e Catulé), além da oferta de água. O provisionamento é encerrado quando se inicia o período chuvoso. O provisionamento é realizado em um local dentro da Fazenda Boa Vista denominada como “Esconderijo”, onde ocorreram vários experimentos naturalísticos concernentes ao uso de percutores em macacos-prego (c.f. uma descrição detalhada do “Esconderijo” em Visalberghi et al, 2009, suplemento eletrônico). Na época do experimento, o grupo Chicão era formado por 19 indivíduos, sendo 08 adultos (três machos e cinco fêmeas), 08 jovens (cinco machos e três fêmeas) e três infantes de sexo indeterminado.

Figura 2: Imagem por satélite da Fazenda Boa Vista, Gilbués, PI. O quadrado indica o local aproximado do experimento. Fonte: Google Earth – 2013.

O nosso experimento com os macacos do grupo Chicão foi conduzido na região do “Esconderijo”. O problema foi apresentado, em média, três vezes por semana por aproximadamente 3h a cada dia de experimento. Os macacos do grupo Chicão jamais tinham sido apresentados a tarefas que exigissem o uso de sondas. O experimentador

(Raphael M. Cardoso) contou com a ajuda do assistente de campo Marcos Oliveira para a coleta de dados.

2.1.2. *População Serra da Capivara - grupo Pedra Furada (08°26'50''S-42°32'53''W)*

O grupo Pedra Furada é um dentre os cinco grupos conhecidos de macacos-prego que habitam o Parque Nacional Serra da Capivara. A população de macacos do Parque Nacional da Serra da Capivara é reconhecida na literatura primatológica como aquela que apresenta o maior conjunto de ferramentas exibidos pelas populações livres de *Sapajus libidinosus* (c.f. Moura & Lee, 2004; Mannu & Ottoni, 2009; Falótico, 2011; Falótico e Ottoni, 2013). O conjunto de ferramentas habitualmente utilizado pelos macacos do grupo Pedra Furada compreende: o uso de percutores para a quebra/moenda de sementes e de conglomerados rochosos; a produção e uso de sondas para o forrageio de mel em colmeias e desentocar pequenos vertebrados escondidos em fendas rochosas; e o uso de pedras para escavar durante o forrageio de tubérculos. Os macacos deste grupo também apresentam o uso sequencial de percutores e sondas, ou vice-versa, durante a interação com algum alvo específico do uso de ferramentas (e.g. orifícios em troncos de árvores ou fendas rochosas). Ademais, algumas fêmeas adultas deste grupo exibem uso de objetos em contextos comunicativos: durante o período proceptivo lançam pedras em direção aos machos (geralmente o dominante, mas não necessariamente) (Falótico e Ottoni, 2013). Outro exemplo é a percussão de pedras contra substratos rígidos, especificamente rochas nas serras ou na passarela de visitantes, cuja possível função seja afastar predadores e coespecíficos rivais através da produção de sons (c.f. Moura, 2006).

Falótico (2011) foi o primeiro a descrever a área de uso, frequência e tipo de uso de ferramentas e os recursos alimentares explorados pelos macacos-prego do grupo

Pedra Furada. O uso habitual de sondas pelos machos jovens e adultos do grupo Pedra Furada foi evidente, mas o mesmo não ocorreu dentre as fêmeas deste grupo, que raramente exibiram o uso de sondas. Por outro lado, o uso de percutores para a quebra de sementes (e.g. feijão-de-boi [*Capparis flexuosa*], café-bravo [*Croton lobatos*] e maniçoba [*Manihot sp.*]), grãos (e.g. milho) e durante o processamento de insetos foi realizado pelos macacos de ambos os sexos e de diferentes faixas etárias.

O experimento foi realizado na área do “caldeirão” construído no boqueirão da Pedra Furada, situado no Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC – v. Figura 3). Nessa área, os funcionários do parque disponibilizam milho e algumas frutas em um comedouro próximo a um pequeno açude (o *caldeirão*); o alimento provisionado e a água do açude são usufruídos por vários animais que habitam o parque (e.g. macacos, caititus – *Tayassu tajacu*, cobras e aves diversas). “Pedra Furada” é o nome dado a uma formação geológica peculiar e um dos atrativos do PNSC. Nas imediações da Pedra Furada estão dois sítios arqueológicos (c.f. Renfrew & Bahn, 2008, p.320). Logo, o *caldeirão* da Pedra Furada é visitado por turistas, orientados sempre por um guia autorizado, que utilizam uma passarela de concreto para acessar os sítios arqueológicos e, eventualmente, observar os animais. Durante a realização do experimento, a visita de turistas ao local ficava suspensa até o término da coleta de dados. O grupo Pedra Furada nunca havia sido alvo de experimentos de campo de qualquer tipo.

Figura 3: Imagem por satélite do boqueirão da Pedra Furada, Toca Cardoso I, no Parque Nacional da Serra da Capivara, PI, Brasil. O triângulo indica local aproximado onde foi realizado o experimento. Fonte: Google Earth – 2013.

Na época do experimento, o grupo da Pedra Furada era constituído por 27 indivíduos, sendo 15 adultos (seis machos e nove fêmeas), 09 jovens (oito machos e uma fêmea) e três infantes. Algumas vezes, os macacos de outro grupo (provavelmente pertencentes ao grupo Bocão – c.f. Falótico, 2011) visitaram a área do caldeirão, onde realizávamos o experimento. A visita desses macacos a esse local provavelmente era motivada pela escassez de água e recursos alimentares dentro da área do parque devido ao longo período de estiagem que, em 2012, assolou o nordeste brasileiro. O experimentador (Raphael M. Cardoso) contou com a ajuda do assistente de campo George Reinaldo da Silva.

A tabela 01 apresenta um resumo das diferenças entre a população Serra da Capivara e Fazenda Boa Vista em relação ao repertório de uso de ferramentas, de acordo com a literatura.

Tabela 01: Descrição dos tipos e os contextos nos quais os macacos-prego da população Fazenda Boa Vista (grupo Chicão) e população Parque Nacional da Serra da Capivara (grupo Pedra Furada) utilizam ferramentas. Fonte: a. Frigaszy et al, 2004; b. Visalberghi et al, 2007; c. Visalberghi et al, 2009; d. Sirianni & Visalberghi, 2013; e. Mannu & Ottoni, 2009; f. Falótico, 2011; g. Moura, 2007; h. Falótico & Ottoni, 2013; i. Moura & Lee (2004); j*. Falótico, dados não publicados. (♀♂): exibido por ambos sexos; (♀-): exibido por fêmeas; (-♂): exibido por machos.

Grupo	Ferramenta	Função	Descrição	Fonte
Chicão	Percutor	Quebra de cocos-de-palmeiras.	Os macacos utilizam pedras na quebra de cocos-de-palmeiras que são posicionados sobre um substrato rochoso ou tronco de árvore. Os percutores podem ser transportados pelos indivíduos, ou reutilizados a partir de percutores abandonados sobre o substrato por outro macaco. As pedras utilizadas pesam, em média, 1000g. (♀♂)	a, b, c.
	Percutor	Processamento de frutos de caju.	Os macacos utilizam percutores de pedras durante o processamento de frutos secos de caju, mas não durante o processamento de frutos frescos de caju. (♀♂)	d.
Pedra Furada	Percutor	Processamento de sementes e partes vegetais	Os macacos utilizam pedras na quebra de sementes ou processamento de raízes, galhos e frutos. O alvo é posicionado sobre um substrato rochoso, ou outra pedra, ou cimentado no tronco de árvore. As pedras utilizadas como percutores pesam, em média, 225g. (♀♂) No processamento de frutos secos ou frescos de cajus. Os macacos podem realizar processamento destes frutos no alto de árvores, utilizando pedras como percutores e o tronco como substrato*.	e, f i., j*
	Percutor	Esmagamento de insetos	Os macacos batem uma pedra contra um inseto (e.g. vespa) antes de consumi-lo. (♀♂)	f.
	Percutor	Quebra de troncos	Os macacos batem uma pedra contra um galho, geralmente com cupins. Após partir o galho, o macaco consome os cupins alojados em seu interior. (♀♂)	f.
	Percutor	Deslocamento de substrato rochoso	Os macacos batem uma pedra contra um substrato rochoso ou fenda o pulveriza/desloca. Em relação às fendas rochosas, o macaco pode percutir a pedra contra este substrato quando nele se encontra entocado um pequeno vertebrado. (♀♂)	e, f.
	Sondas	Forrageio de mel ou cera em ninhos de insetos	Raramente exibido por fêmeas, mas disseminado dentre os machos. O macaco destaca um galho de árvore, ou o pega diretamente do solo, e transporta até o alvo, insere-o pelo orifício e acessa a fonte de alimento através da sonda. As sondas podem ser modificadas antes ou após o uso. (-♂)	e, f.
	Sondas	Captura de insetos ou pequenos vertebrados	O macaco insere a sonda em uma fenda rochosa e desentoca a presa que está escondida. A sonda pode ser fabricada a partir de galhos destacados de árvores ou que jazem no solo. As sondas podem ser modificadas antes ou após o uso. (-♂)	e, f.
	“Enxadas”	Cavoucar	Os macacos escavam o solo com uma pedra e produzem buracos no solo. O uso de enxadas ocorre durante o forrageio de tubérculos ou ninhos de invertebrados. (♀♂)	f.
	Percussão	Sinal	O macaco bate uma pedra contra outra fixa, ou contra um substrato rígido. O choque entre a pedra e o alvo produz um som que pode ser ouvido a grandes distâncias. Uma possível função do sinal é afastar predadores ou rivais de outro grupo. (♀♂)	g.
	Projétil	Sinal	Exibido por fêmeas durante o período proceptivo. A fêmea arremessa uma pedra em direção do macho-alvo. O alvo não precisa ser necessariamente o macho alfa. (♀-)	h.

2.2. Material

Construímos duas caixas de acrílico em formato retangular (comprimento x largura x altura: 20x15x30cm) com uma fenda longitudinal na parte superior (comprimento x diâmetro: 14x01cm) (Figura 4). Na parte interna da caixa havia um recipiente pequeno (comprimento x largura x altura: 20x15x05cm) que condicionava 400ml de melaço e era encerrado na caixa, de modo que era impossível acessá-lo diretamente. O recipiente com melaço ficava a 10cm de profundidade em relação à fenda na parte superior da caixa. A caixa era acoplada a uma chapa metálica (comprimento x largura: 40x35cm) que podia ser fixada a uma árvore através de presilhas metálicas. A chapa metálica também servia de substrato aos macacos quando estes exploravam a caixa. As interações dos macacos-prego com as caixas durante o experimento foram registradas com filmadoras digitais de alta definição (Sony HDD X-150) apoiadas sobre tripés.

Figura 4: A caixa-problema utilizada no experimento. No interior da caixa-problema havia um recipiente com melaço. A caixa era presa a uma árvore e os macacos eram livres para visitá-la.

As visitas realizadas pelos macacos à caixa-problema foram filmadas e, posteriormente, analisadas com o auxílio do software SONY PMB 5.3. (Sony

Corporation). As análises estatísticas e construção de gráficos foram feitas através do software PASW 18 (SPSS Inc.).

2.3. Procedimento Geral

Para a realização do experimento escolhemos previamente um local que estivesse dentro da área de uso e que fosse regularmente visitado pelos macacos do grupo investigado. Utilizamos duas caixas no intuito de evitar o monopólio da caixa por macacos adultos e, conseqüentemente, aumentar a amostra de visitas por indivíduo. Nos locais escolhidos para o experimento disponibilizávamos duas caixas, a altura do solo, afixadas em árvores diferentes e que distavam 8m entre si. Estas tinham melaço encerrado em seu interior, mas diretamente inacessível aos macacos que, portanto, deveriam utilizar objetos apropriados (i.e. comprimento $\geq 07\text{cm}$ e diâmetro $\leq 01\text{cm}$) como sondas para acessar o melaço disponível a uma profundidade igual a 10cm em relação à fenda na parte superior da caixa. Os macacos eram livres para explorar as caixas disponibilizadas e suas interações com a caixa eram filmadas através de filmadoras digitais fixadas sobre tripés e posicionadas a uma distância adequada (6m) a fim de não interferir nas atividades dos macacos dirigidas à caixa-problema. As filmadoras eram operadas pelo experimentador que era auxiliado por um assistente. Os filmes das interações dos macacos com as caixas foram utilizados para a análise posterior e quantificação dos comportamentos exibidos durante suas visitas.

Uma visita era registrada quando um macaco permanecia em contato direto com a caixa por, no mínimo, 10s; e se encerrava quando o animal se afastava da caixa por mais de 10s. Se após um intervalo de dois a três minutos desde a última visita não houvesse o início de uma nova interação com a caixa, então a filmagem era encerrada e, se fosse o caso, iniciávamos a coleta dos objetos transportados até a caixa e/ou

utilizados como sonda pelos macacos. Os objetos eram coletados e etiquetados para análise posterior. As informações nas etiquetas descreviam o dia de coleta, a identidade do macaco que havia transportado o objeto até a caixa e a distância que o objeto se encontrava em relação à caixa quando este foi pego pelo macaco. Finalizada a coleta, esperávamos por uma nova visita à caixa pelos macacos durante 30 minutos. Caso os macacos voltassem a visitar a caixa durante esse período, reiniciávamos a filmagem; caso contrário, encerrávamos a apresentação do aparato naquele dia.

Antes de iniciarmos o experimento, os macacos foram submetidos a um período de habituação à caixa por seis dias. No primeiro dia, as placas metálicas eram instaladas nas árvores, mas sem a caixa. No segundo e terceiro dia, as caixas eram instaladas, mas sem a disponibilidade de melaço. Finalmente, nos três últimos dias, disponibilizávamos grande quantidade de melaço (100ml) sobre a tampa e no interior da caixa aberta e, portanto, o alimento podia ser acessado diretamente pelos macacos. O melaço era repostado sempre que o melaço sobre a superfície da caixa era totalmente consumido e nenhuma visita era registrada dentro de um período de 2-3min desde a última visita. Após encerrar o período de habituação iniciamos a apresentação do problema aos macacos, ou seja, os macacos deveriam utilizar sondas com comprimento igual ou maior a 07cm para acessar o melaço no interior da caixa. A seguir detalhamos as variantes de procedimento empregadas para cada grupo investigado.

2.3.1. População Fazenda Boa Vista – Grupo Chicão

O experimento foi realizado na área do “Esconderijo” e cada caixa foi afixada a uma dentre duas árvores diferentes previamente escolhidas dentro da área do bebedouro (ver ambiente e sujeitos). O experimento foi realizado durante 22 dias, com frequência média de três exposições por semana. O tempo diário de exposição à caixa foi de

aproximadamente 120 minutos. Durante os seis primeiros dias realizamos a etapa de habituação. Em seguida, apresentamos o problema aos macacos deste grupo e para atraí-los até a caixa disponibilizávamos 10ml de melaço sobre a tampa. Entretanto, ao contrário do que fora observado com os macacos de outra população investigada (ver Apêndice), os macacos do grupo Chicão interagiram pouco com a caixa ao longo de três dias de exposição ao problema, limitando-se apenas ao consumo do melaço oferecido sobre a tampa, seguido pelo abandono da caixa. Para verificar possíveis fatores influenciando as visitas dos macacos realizamos algumas observações livres.

A pouca interação com a caixa por parte dos macacos poderia ser atribuída à respostas neofóbicas dirigidas a um estímulo novo ou à baixa preferência pelo alimento disponibilizado. Para verificar a possibilidade de que os macacos evitavam a caixa devido a respostas neofóbicas, apresentamos durante dois dias consecutivos duas bananas inteiras dentro da caixa e os macacos demonstraram grande interesse em alcançar a banana, por exemplo, inserindo as mãos pela fenda e emitindo vocalizações associadas ao alimento. Para verificar se pouca interação poderia advir da baixa preferência pelo melaço, disponibilizamos simultaneamente uma colher-de-sopa de purê de banana (dois dias) e manga (três dias) sobre a caixa, e 400ml do alimento dentro da caixa. Estas frutas são apreciadas pelos macacos do grupo Chicão e, portanto, eram familiarizados com o odor e sabor destas frutas.

Durante os cinco dias consecutivos de exposição da caixa com a polpa, os macacos continuaram a exibir pouco interesse na exploração da caixa e os experimentadores precisavam atraí-los recorrentemente até a caixa através do oferecimento de uma colher-de-sopa cheia de polpa sobre a tampa. Em geral, os abandonavam a caixa tão logo consumiam a alimento disponível na tampa da caixa (i.e.

não ocorriam novas visitas dentro de um período de 2-3min desde a última visita) e engajavam em outras atividades (e.g. quebra de cocos-de-palmeira).

A partir destas observações, decidimos por disponibilizar 10 varetas de madeira (15cm) soltas pré-inseridas na fenda da caixa. Este procedimento permitia que os macacos acessassem o melaço através da manipulação das varetas e evitava que a oferta de melaço sobre a tampa condicionasse a visita dos macacos à ação do experimentador ou presença de alimento sobre a tampa. Além do mais, a oferta de varetas soltas pré-inseridas servia como facilitação para a resolução do problema pelos macacos e, portanto, favorecia a hipótese nula (i.e. não há diferenças no desempenho dos macacos em função da população investigada). O problema com varetas soltas foi conduzido por 13 dias para esta população.

2.3.2. Parque Nacional da Serra da Capivara – Grupo Pedra Furada

Antes da realização do experimento, empreendemos 34 dias de observação *ad libitum* (esforço de campo: 5dias/semana, 306h, média = 7h, desvio padrão = $\pm 1,8h$) no intuito de reconhecer os macacos e registrar oportunisticamente o uso de sondas pelos macacos deste grupo. O experimento foi realizado na área do *caldeirão* e cada caixa foi afixada a uma dentre duas árvores diferentes previamente escolhidas dentro da área do bebedouro (ver ambiente e sujeitos). O experimento foi realizado durante 36 dias, com frequência média de quatro exposições diárias por semana. O tempo diário de exposição à caixa foi de aproximadamente 150 minutos. Os seis primeiros dias de exposição foram dedicados à etapa de habituação. Os cinco primeiros dias de exposição após o encerramento da etapa de habituação foram dedicados ao experimento de campo, cujos resultados serviram para o objetivo dessa pesquisa. Os demais dias foram dedicados à outra pesquisa sobre flexibilidade do uso de sondas pelos macacos desta população

(dados não publicados). Utilizamos duas caixas para esta população no intuito de evitar o monopólio da caixa por macacos adultos e, conseqüentemente, aumentar a amostra de visitas por indivíduo.

2.4. Análise dos Vídeos

Os comportamentos foram quantificados seguindo as definições operacionais apresentadas na Tabela 2. Definimos o transporte de objeto como uma interação dinâmica (c.f. St. Amant & Horton, 2008) envolvendo manipulação combinatória entre o objeto e a caixa (c.f. Torigoe, 1985; Resende, Ottoni & Fragaszy, 2008). Embora esta definição possa ser considerada conservadora, o benefício em adotá-la consistiu em evitar os casos nos quais a relação entre o objeto carregado e o problema foi apenas espaço-temporal (e.g. quando um indivíduo pegava um objeto próximo à caixa, mas seu comportamento era dirigido exclusivamente ao objeto). Dessa maneira, nossa definição de transporte de objetos permite reconhecer, com maior segurança, que o comportamento foi dirigido ao problema.

Para os objetivos de nosso experimento, quantificamos um tipo específico de interação dinâmica que consistiu no uso de gravetos como sonda pelos macacos. Desse modo, caso houvesse a ocorrência de transporte de gravetos até a caixa pelos macacos-prego (e, eventualmente, utilizado como sonda), coletávamos estes objetos e descrevíamos conforme se segue: I. O objeto foi trazido antes ou após o macaco ter iniciado a visita? (sim/não) II. O graveto foi produzido? (sim/não); III. O número de modificações realizadas antes e depois do uso da sonda; IV. Quantidade de fracassos e sucessos alcançados com aquela sonda. Os gravetos coletados durante o experimento foram confirmados através da análise dos vídeos e, nesses casos, registrou-se o comprimento daquele graveto utilizado.

2.5. Análises Estatísticas

Descrevemos quantitativamente os comportamentos dirigidos à caixa pelos macacos durante o nosso experimento. A fim de verificar possíveis relações entre as variáveis, utilizamos testes de correlação paramétrica e não-paramétrica. Sempre que possível, controlamos o efeito de variáveis (e.g. tempo de visita) sobre as correlações (i.e. correlação parcial). Quando foi necessário verificar diferenças entre grupos, utilizamos testes não paramétricos tradicionais. Utilizamos o teste não paramétrico para amostra independente Kolmogorov-Sminorv, pois este é o teste adequado para amostra com um número menor que 25 casos por grupo (Field, 2008). A significância adotada foi $p \leq 0,05$ e todos os testes não assumiram previamente o sentido da diferença (i.e. bicaudal). O único sub-adulto do grupo Pedra Furada não contribui para amostra do testes não-paramétricas Kolmogorov-Sminorv.

Tabela 2: Definições operacionais elaboradas para a análise dos eventos comportamentais realizados pelos macacos durante as visitas à caixa.

Evento	Definição operacional
Visitar	Inicia quando o macaco alcança a caixa e permanece nela por, no mínimo, 10s; termina quando o macaco deixa de estar em contato com a caixa e se afasta dela por mais de 10s.
Inserir as mãos	O macaco insere, no mínimo, 1/3 da mão pela fenda da caixa.
Batucar	O macaco bate sucessivamente as pontas dos dedos contra a caixa por, no mínimo, três vezes seguidas.
Bater/Sacudir	O macaco bate com a palma das mãos contra a caixa. O animal também pode forçar a estrutura da caixa utilizando o peso de seu corpo, ou a puxando ou empurrando.
Transportar objeto	O macaco carrega um objeto disponível no ambiente até a caixa e o interage com a superfície da caixa (e.g. bater, raspar, inserir na fenda). A interação entre o objeto e a caixa, portanto, é dinâmica (i.e. a interação entre o objeto e a caixa ocorre pela ação do indivíduo).
	Quando o macaco insere um objeto pela fenda. A inserção pode ser registrada como:
	<i>Sucesso:</i> Quando o macaco insere um objeto pela fenda, o mergulha no melaço dentro da caixa e, após sua retirada, consome o melaço disponível em sua extremidade.
Usar sonda	<i>Fracasso:</i> o macaco utiliza um objeto com dimensões inapropriadas ou não realiza o movimento apropriado para que o objeto funcione como uma sonda (e.g. inserir somente parte de um objeto apropriado). Os fracassos foram divididos em três tipos: F1) por inserção de graveto com <i>diâmetro maior</i> que aquele permitido pela fenda; F2) por inserção de uma porção da ferramenta cujo <i>comprimento</i> não permitia alcançar o melaço; F3) por <i>manuseio incorreto</i> , ou seja, o fracasso ocorre <i>após</i> o usuário já ter obtido sucessos em tentativas anteriores naquela mesma visita.
Produzir sonda	O macaco destaca um graveto a partir de uma fonte fixa (e.g. uma árvore ou arbusto) ou de uma fonte móvel, mas que não pode ser carregada por um macaco – prego (e.g. uma galho pesado de árvore).
Modificar sonda	Através da ação direta do macaco sobre o objeto, o animal altera permanentemente as propriedades físicas do objeto-alvo. Um evento de modificação inicia tão logo aconteça a primeira alteração por ação direta e termina quando o animal realiza movimentos associados a inserção do objeto pela fenda. Indépende se o objeto alvo da ação já possuía características apropriadas. As modificações poderiam ser de dois tipos: <i>Redução:</i> quando a modificação resultava na diminuição do comprimento do eixo manipulado do objeto. <i>Lateral:</i> quando alterava a forma do objeto através da retirada de partes fora do eixo manipulado.
Reaproveitar Sonda	A sonda transportada pelo macaco é a mesma que havia sido previamente transportada por outro coespecífico.

3. RESULTADOS

3.1. Grupo Chicão

3.1.1. Descrição qualitativa

Os macacos-prego do grupo Chicão exploraram a caixa, mas exibiram poucos comportamentos dirigidos ao problema durante as visitas. Aparentemente, a baixa emissão de comportamentos pelos macacos não estava relacionada ao alimento utilizado em nosso experimento, pois estes consumiam o melaço quando este era diretamente acessível (e.g. quando uma pequena porção de melaço ficava disponível sobre a tampa). Os macacos do grupo Chicão geralmente abandonavam a caixa após algum tempo de visita e, então, começavam a engajar em outras atividades de forrageio, por exemplo, processar coquinhos que se encontravam na área do “esconderijo”. Disponibilizamos varetas soltas pré-inseridas na fenda para facilitar a exploração da caixa pelos macacos. As visitas dos macacos ao local do experimento se tornaram menos frequentes após o início da frutificação do caju (por volta do fim de agosto), pois os macacos começaram a forragear nas áreas da Fazenda Boa Vista nas quais se encontravam os cajueiros. Durante o experimento, não foi observado nenhum caso de transporte de objetos, nem de uso de sondas pelos macacos.

3.1.2. Descrição quantitativa

Ao longo de 13 dias de exposição da caixa-problema registramos 7,87h de interações diretas, distribuídas ao longo de 376 visitas realizadas pelos macacos do grupo Chicão. Os macacos eram livres para interagir com a caixa e, por isso, houve diferenças na contribuição dos indivíduos para a amostra (v. Tabela 3). A Figura 5 apresenta o tempo médio de visita para cada macaco do grupo Chicão. Não houve

diferenças significativas no tempo médio de visita em função da classe etária e sexo do indivíduo.

Tabela 3: Frequência individual de visita, tempo total das visitas por indivíduo e os percentiles do tempo de visita. α : macho alfa. TNH, TMT e THA não realizaram visitas à caixa.

Sujeito	Sexo	Idade	Dias de exposição amostrados	Total de Visitas	Tempo de Visita	Percentiles		
						25%	50%	75%
JTB α	♂	A	09	38	1647	23	38	055
MSN	♂	A	05	10	0625	18	38	052
TEI	♂	A	07	20	1162	39	49	057
DIT	♀	A	11	59	3012	21	33	063
CHU	♀	A	08	50	4336	36	58	102
PSS	♀	A	07	18	0948	27	36	056
AMR	♀	A	02	07	0827	84	121	146
CAT	♂	S	10	48	3169	25	44	091
PAT	♂	J	08	24	2507	40	57	164
CNG	♂	J	05	11	0757	27	64	100
COC	♂	J	10	38	3475	44	63	124
DOR	♀	J	06	07	0215	19	29	039
PRE	♀	I	02	05	0522	28	99	109
PAM	♀	I	08	18	2325	59	96	140
PAS	♀	I	07	20	2601	47	85	227
CHN	♀	I	02	03	0200	51	72	84
TNH	♀	A	-	-	-	-	-	-
TMT	♂	J	-	-	-	-	-	-
THA	♂	I	-	-	-	-	-	-

Figura 5: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos do grupo Chicão. Machos: JTB: N=38, TEI: N=20; MSN: N = 10; CAT: N = 48; CNG: N = 11; PAT: N = 24; COC: N = 38. Fêmeas: DIT: N=59; PSS: N = 18; CHU: N=50; AMR: N = 07; DOR: N = 07; PRE: N = 05; PAM: N = 18, PAS: N = 20, CHN: N = 03. Barras rachuradas = adultos; barra branca = sub-adulto; barra quadriculada = jovens; barra com linhas diagonais = infantes. Linha vertical pontilhada separa o sujeitos pelo sexo: esquerda = machos; direita = fêmeas. As barras de erro apresentam um IC de 95% da média.

Os macacos, em geral, exibiram poucos comportamentos dirigidos à caixa (Tabela 4) e não exibiram transporte de objetos. A inserção das mãos foi o comportamento mais emitido ao longo das visitas realizadas pelos macacos, sendo que dois jovens machos (PAT e COC) foram os maiores responsáveis pelas ocorrências deste comportamento (i.e. 106 inserções das 170 inserções registradas). Não houve diferença significativa na frequência média de inserção das mãos em função do sexo e faixa etária dos macacos. O total de comportamentos emitidos apresentou uma correlação positiva fraca com o tempo de visita ($r = 0,31$; $N = 376$, $p < 0,001$: bicaudal), mas não covariou significativamente com o número de visitas realizadas pelos macacos.

Tabela 4: Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego. IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. α : macho alfa. TNH, TMT e THA não realizaram visitas à caixa.

Sujeito	Sexo	Idade	Total de Visitas	Tempo de Visita	Total de Respostas	Comportamentos		
						IM	BT	BE
JTB α	♂	A	38	1647	05	05	00	00
MSN	♂	A	10	0625	00	-	-	-
TEI	♂	A	20	1162	13	13	00	00
DIT	♀	A	59	3012	06	02	04	00
CHU	♀	A	50	4336	00	-	-	-
PSS	♀	A	18	0948	00	-	-	-
AMR	♀	A	07	0827	03	03	00	00
CAT	♂	S	48	3169	07	05	02	00
PAT	♂	J	24	2507	36	32	04	00
CNG	♂	J	11	0757	09	07	02	00
COC	♂	J	38	3475	75	74	01	00
DOR	♀	J	07	0215	00	-	-	-
PRE	♀	I	05	0522	02	02	00	00
PAM	♀	I	18	2325	17	13	04	00
PAS	♀	I	20	2601	10	10	00	00
CHN	♀	I	03	0200	01	01	00	00

Nas 130 oportunidades que os macacos (adultos: N = 53; jovens: N = 73; infantes: N = 04) encontraram gravetos pré-inseridos na caixa, os indivíduos manipularam os gravetos (N=456, μ [$\pm$ d.p.] = 3,51[$\pm$ 2,94], mediana = 3,0; adultos: N =190, μ [$\pm$ d.p.] = 3,58 [$\pm$ 2,85], mediana = 3,0; jovens: N=260; μ [$\pm$ d.p.] = 3,56 [$\pm$ 3,06],

mediana = 3,0; infantes: N=6; μ [$\pm$ d.p.] = 1,50 [$\pm$ 1,00]. mediana = 1,0). Entretanto, o comportamento dirigido a estes gravetos se resumia em retirar-os pela fenda e consumir o melão na extremidade que estava em contato com o melão, ou simplesmente os ignoravam, ou abandonavam a caixa levando os gravetos. Eventualmente, os macacos levaram para cima da caixa os palitos (N = 03) que se encontravam no solo (i.e. aqueles que anteriormente foram inseridos na fenda pelos experimentadores), ou cocos-de-palmeiras (N= 04). Entretanto, em nenhuma dessas ocasiões, os macacos combinaram os objetos carregados (i.e. manipulação combinatória) com a superfície da caixa (e.g. bater ou raspar) e, por isso, estes episódios não foram registrados como transporte, conforme a definição operacional adotada. Aparentemente, este comportamento não estava diretamente associado à exploração da caixa.

3.2. Grupo Pedra Furada

3.2.1. Descrição qualitativa:

Os macacos do grupo Pedra Furada frequentaram regularmente o local do experimento. Após 34 dias de observação *ad libitum* alcançamos aproximadamente 211h de observação direta (média = 06h/dia, desvio padrão = $\pm$ 1,3h) e testemunhamos dez diferentes ocorrências de uso de sondas realizadas por jovens machos (BLP: N = 06; CAP: N = 03; COR: N = 01). O uso sequencial de sondas e percutores foram observados por duas vezes, sendo que em um caso o alvo foi um tronco que jazia no solo; em outro episódio, o macaco utilizou gravetos e pedras como sonda e percutores, respectivamente, enquanto explorava uma fenda na encosta da serra próxima ao solo. Não observamos nenhum episódio de uso de sondas em ocos de árvores ou ninho de insetos em árvores e todos os episódios observados de uso de sondas ocorreram próximos à encosta da serra. Conseguimos identificar o alvo do uso de sondas em

quatro ocasiões: três episódios envolveram o uso de sondas durante a perseguição bem – sucedida de pequenos lagartos escondidos em fendas rochosas; em outra ocasião, o macaco utilizou um graveto sem sucesso enquanto explorava uma fenda na qual se escondia um escorpião (Figura 6). Durante os episódios de uso de sondas os macacos usuários de sondas geralmente estavam distantes do grupo de forrageio.

Os macacos do grupo Pedra Furada exibiram regularmente o uso de percutores durante o processamento de sementes e grãos de milho e esse comportamento foi exibido por macacos de várias idades e de ambos os sexos. O uso de percutores também foi observado durante o processamento de insetos capazes de infligir ferimentos ao macaco e durante a exploração de galhos de árvores. As pedras utilizadas como percutores pelos macacos do grupo Pedra Furada eram, em geral, mais leves e as “bigornas” tinham dimensões menores quando comparadas àquelas comumente utilizadas pelos macacos da Fazenda Boa Vista. Os macacos utilizavam a calçada cimentada, troncos de árvores e pequenas pedras como substrato durante o uso de percutores. Devido às dimensões diminutas das pedras utilizadas como percutores (Figura 7), os macacos eram capazes de utilizar apenas uma das mãos para manipular o percutor; observamos que durante o processamento de sementes os macacos cercavam o alvo da ferramenta com aquela mão que estava livre (Figura 8).

Figura 6: Uso de sondas realizado por um macaco macho sub – adulto do grupo Pedra Furada enquanto explorava uma fenda onde se alojava um escorpião. Foto: Cardoso, 2012.

Figura 7: Percutores utilizados pelos macacos do grupo Pedra Furada. A: Uma bigorna com percutores ao redor utilizados para o processamento de frutos de caju. B: Uma bigorna (área de contato: círculo verde) e o percutor (círculo vermelho) utilizado durante o processamento de grãos de milho. Distância entre a extremidade do indicador e base do polegar = 13cm. Foto: Cardoso, 2012.

Figura 8: Detalhe do processamento de semente por meio do uso de percutor por um jovem macho do grupo Pedra Furada. Observar a mão livre cercando a semente, alvo da percussão. Foto: Cardoso, 2012.

Os macacos utilizavam pedras quando quebravam conglomerados rochosos (Figura 9) ou fendas rochosas (Figura 10), sendo capazes de utilizar pedras em postura bipedal ou apoiados a uma árvore. Também escavavam o solo por meio de uso de pedras durante o forrageio de tubérculos. Observamos ainda o arremesso de pedras por fêmeas adultas durante o período proceptivo. As pedras eram arremessadas contra o macho alvo da interação (não necessariamente o macho dominante). Alguns macacos jovens e adultos apresentaram um comportamento sem função evidente. O comportamento consistia em carregar pedras pesadas (entre 1 e 2Kg) e percutir contra outras pedras ou contra a parte cimentada. O resultado do choque entre a pedra utilizada e o substrato era um som intenso que ecoava por grandes distâncias.

Figura 9: Uso de percutor durante a quebra de conglomerado rochoso por um macaco jovem macho do grupo Pedra Furada. Foto: Cardoso, 2012.

Figura 10: Transporte e uso de percutor dirigido a uma fenda rochosa, realizados por um macaco jovem macho do grupo Pedra Furada. Foto: Cardoso, 2012.

Durante o período que acompanhamos o grupo da Pedra Furada, pudemos observa-los predando três mocós jovens (*Kerodon rupestris*) e pequenos lagartos – *Tropidurus helenae* (v. Figura 11), sendo que em três ocasiões observadas a predação foi antecedida por uso de sondas. Os macacos também predaram pequenos insetos e era comum observa-los esmagando vespas com pedras antes de consumi-las.

Figura 11: Alguns dos animais que habitam o Parque Nacional da Serra da Capivara predados pelos macacos – prego do grupo Pedra Furada. A: Mocó (*Kerodon rupestris*). B: lagarto (*Tropidurus helenae*). C: vespa no solo (os macacos as esmagavam com pedras antes de consumi-las). Foto: Cardoso, 2012.

Após o término da etapa de reconhecimento dos macacos do grupo Pedra Furada, iniciamos a etapa de habituação à caixa. Os macacos transportaram pedras e gravetos até a caixa e utilizaram esses objetos de maneira similar àquela exibida em contextos naturais. Vale lembrar que durante a habituação o melaço era diretamente acessível e, por isso, o uso de gravetos e pedras era desnecessário. No primeiro dia de exposição ao problema, vários macacos do grupo Pedra Furada transportaram objetos e alguns utilizaram sondas com sucesso. O uso de sondas foi exibido apenas por machos jovens e adultos ao longo do experimento. Os macacos produziram as sondas a partir de árvores e arbustos nas proximidades da caixa e também modificaram os gravetos

utilizados como sondas. Alguns macacos percutiram pedras contra a caixa, mas em nenhum caso houve sucesso na obtenção do melão.

3.2.2. *Descrição quantitativa*

a) *Frequência e tempo de visita*

Os macacos do grupo Pedra Furada visitaram regularmente o local do experimento e em cinco dias de experimento registramos 47h de interação direta, distribuídas em 1067 visitas à caixa realizadas pelos macacos (machos: N = 685; fêmeas: N = 382). Os sujeitos contribuíram diferencialmente à amostra (v. Tabela 5 e Tabela 6). A Figura 12 apresenta o tempo médio de visita para cada sujeito. O tempo médio de visita pelos machos foi maior que o tempo médio visita pelas fêmeas (Machos N = 11; mediana = 127s, mín-máx = 10 – 1408s; Fêmeas: N = 09; mediana = 67s, mín-máx = 11-803s; Kolmogorov-Sminorv: N = 23; Z = 1,48: p = 0,02), mas não houve diferença significativa entre o tempo médio de visita entre adultos e jovens (Adultos: N = 14; mediana = 103s, mín-máx = 10 – 1027s; Jovem: N = 07; mediana = 81s, mín-máx = 10-1408s).

Tabela 5: Frequência e total de visitas para cada macaco macho do grupo Pedra Furada e sua respectiva distribuição do tempo de visita na amostra. α : indica o macho alfa.

Sujeitos	Idade	Dias de exposição amostrados	Total de Visitas	Tempo de Visita (em s)	Percentiles (em s)		
					25%	50%	75%
TOR ^{α}	A	05	53	07715	057	125	169
BEI	A	05	35	09974	062	188	453
ZAN	A	05	63	10633	068	129	221
NIC	A	05	42	11793	135	225	370
ZEN	A	05	38	06513	056	159	259
CLA	A	05	27	05570	036	130	291
BLP	S	05	34	09010	052	124	334
CAP	J	05	47	09504	036	130	291
LIM	J	05	53	09659	046	118	211
COR	J	05	27	06219	059	116	268
VOL	J	05	64	09201	044	076	198
PAD	J	05	59	08175	039	103	183
DES	J	05	66	07281	036	059	114
CIN	J	05	77	07043	034	050	098

Tabela 6: Frequência e total de visitas para cada macaco fêmea do grupo Pedra Furada e sua respectiva descrição e distribuição do tempo de visita na amostra.

Sujeitos	Idade	Dias de exposição amostrados	Total de Visita	Tempo de Visita (em s)	Percentiles (em s)		
					25%	50%	75%
GOR	A	05	56	7040	33	062	176
MAC	A	05	69	8730	34	057	172
BEM	A	05	58	7850	39	082	171
CAN	A	05	27	4804	42	118	258
NIN	A	05	17	0977	15	026	078
LIC	A	05	30	3514	28	077	148
ALI	A	05	42	5131	29	063	140
VES	A	05	16	2373	54	121	230
BAT	S	05	67	7944	37	056	178

Figura 12: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos do grupo Pedra Furada. Barras rachuradas = adultos; barra branca = sub-adulto; barra quadriculada = jovens. A linha vertical pontilhada separa os sujeitos por sexo: ♂ = macho; ♀ = fêmea. As barras de erro apresentam um IC de 95% da média.

b) Transporte de objetos

Nossa definição operacional para “transporte de objetos” considerou os episódios que houve a interação dinâmica entre o objeto carregado e a superfície da caixa (v. Tabela 2 – definições operacionais). No primeiro dia de exposição do problema ao grupo Pedra Furada, 23 macacos visitaram a caixa, e observamos o transporte de objetos (N=106; gravetos: N = 88; pedras: N =18) por três fêmeas adultas e 12 machos (adultos: N = 06; sub-adulto: N = 01; jovens: N = 05). Dentre os 14 machos do grupo Pedra Furada, 11 indivíduos, dentre jovens (N =05) e adultos (N=05) e o único sub-adulto, usaram sondas no primeiro dia de exposição. Registramos 447 visitas (42% do total de visitas) nas quais houve transporte de objetos pelos macacos do grupo Pedra Furada (v. Tabela 7). As fêmeas transportaram apenas pedras até a caixa (N=12), assim como alguns jovens e adultos machos (N = 20). As pedras (N = 32: massa = 330g, dp = ± 113) foram utilizadas como percutores, mas não resultaram em qualquer sucesso na obtenção do melão (Tabela 7). Apenas machos transportaram gravetos até a caixa (adultos: N = 367, μ [$\pm$ d.p.] = 1,4[$\pm$ 1,1], mediana = 1,0; sub-adulto: N = 31, μ [$\pm$ d.p.] = 0,9[$\pm$ 0,6], mediana = 1,0; jovens: N = 304, μ [$\pm$ d.p.] = 0,8[$\pm$ 1,4], mediana = 00). Não houve diferença significativa entre a quantidade média de objetos transportados por machos jovens e adultos.

Dentre os 418 gravetos transportados durante o experimento alguns foram transportados mais de uma vez até a caixa (N = 284, ver adiante). Portanto, o total de objetos transportados foi igual a 702 gravetos (adultos: N = 367; sub-adulto: N = 31; jovens: N = 304). Nos 436 episódios registrados de transporte de gravetos pelos machos, os indivíduos já portavam gravetos antes de acessarem a caixa em 155 visitas (adulto: N = 101; sub-adulto: N = 10; jovem: N = 44), enquanto que em 280 ocasiões o transporte de graveto ocorreu após o indivíduo iniciar a visita (adulto: N = 145; sub-

adulto: N = 17; jovem: N = 119) e em 249 visitas, os macacos não transportaram nenhum graveto (adultos: N = 17; sub-adultos: N = 07; jovem: N = 225) (v. Tabela 7).

Tabela 7: Total de visitas realizadas e total de visitas com transporte de objetos pelos macacos do grupo Pedra Furada e a descrição e distribuição de objetos transportados por sujeito. (pedras) = quantidade de pedras transportadas, sendo que (-) significa que o sujeito não transportou pedras até a caixa. Qtd. máx. = quantidade máxima de objetos transportados em uma visita. α : macho alfa.

Sujeitos	Sexo	Idade	Visita sem transporte	Visitas com transporte	Quantidade de objetos transportados					Qtd. Máx.
					Gravetos (pedras)	Média	Percentiles (%)			
							25	50	75	
TOR ^a	♂	A	04	49 (%92)	071 (02)	1,4	1,0	1,0	2,0	04
BEI	♂	A	03	32 (%89)	052 (01)	1,5	1,0	1,0	2,0	07
ZAN	♂	A	04	59 (%43)	091 (-)	1,5	1,0	1,0	2,0	06
NIC	♂	A	00	42 (%100)	089 (02)	2,2	1,0	1,5	3,0	07
ZEN	♂	A	05	33 (%87)	036 (-)	0,9	1,0	1,0	1,0	02
CLA	♂	A	02	25 (%93)	028 (-)	1,0	1,0	1,0	1,0	02
BLP	♂	S	06	28 (%82)	031 (01)	0,9	1,0	1,0	1,0	03
CAP	♂	J	05	42 (%89)	076 (02)	1,9	1,0	1,0	2,0	07
LIM	♂	J	07	46 (%85)	101 (02)	1,9	1,0	2,0	3,0	09
COR	♂	J	06	21 (%78)	042 (-)	2,0	1,0	2,0	3,0	04
VOL	♂	J	48	16 (%25)	026 (03)	1,8	1,0	1,0	3,0	04
PAD	♂	J	29	30 (%51)	047 (04)	1,7	1,0	1,0	2,0	12
DES	♂	J	55	11 (%27)	012 (01)	1,2	1,0	1,0	1,0	03
CIN	♂	J	75	02 (%04)	000 (02)	1,0	-	-	-	01
GOR	A	A	53	03 (%05)	000 (03)	1,0	-	-	-	01
MAC	A	A	65	04 (%06)	000 (04)	1,0	-	-	-	01
BEM	A	A	54	04 (%07)	000 (05)	1,3	1,0	1,0	1,5	01
ALI	A	A	41	01 (%02)	000 (01)	1,0	-	-	-	01

Os machos, por vezes, transportaram gravetos que haviam sido trazidos até a caixa e abandonados em suas imediações (geralmente dentro de um raio de 2m) por outro macaco que visitara anteriormente a caixa (daqui por diante, gravetos reaproveitados – v. Tabela 2). Através dos vídeos, identificamos estes gravetos a partir das suas características (e.g. forma, curvatura, mancha, cor) e assinalamos a identidade do indivíduo que havia transportado anteriormente aquele graveto. Os gravetos reaproveitados foram distinguidos daqueles que foram transportados pela primeira vez até a caixa (daqui por diante, “gravetos originais”).

A Tabela 8 relaciona a frequência de gravetos reaproveitados por um indivíduo com a identidade daquele responsável pelo abandono do graveto em visitas anteriores. Os adultos transportaram 178 gravetos reaproveitados, que representaram 49% do total de gravetos transportados. Os jovens transportaram 90 gravetos reaproveitados, que representaram 30% do total de gravetos transportados. O sub-adulto transportou 16 gravetos transportou, que representou 52% do total de gravetos transportados. A maior parte dos gravetos transportados até a caixa estava naturalmente disponível no solo (N = 676; adultos = 313; sub-adulto: N = 22; jovens = 363) e distavam menos de dois metros da caixa (distância: < 2m: N = 617; [2-5m]: N = 36; > 5m = 17). Os adultos foram responsáveis pela maioria das ocorrências de transporte de gravetos que se encontravam no solo entre 2-5m de distância em relação à caixa (adultos: N = 26; sub-adulto: N = 04; jovens: N = 10), e também daqueles gravetos que se encontravam além de 5m de distância da caixa (adultos: N= 12; sub-adulto: N = 01; jovens: N = 02). Não conseguimos identificar em campo qual a distância se encontravam 33 gravetos utilizados pelos macacos (adultos: N = 17; sub-adulto: N = 04; jovens: N = 12). Os macacos também utilizaram sondas produzidas partir de galhos que foram diretamente destacados de árvores (N = 17; adulto: N = 10; sub-adulto = 03; jovem: N = 04).

Tabela 8: Matriz de frequência de reaproveitamento de sondas por indivíduo (grupo Pedra Furada). A linha superior apresenta a identidade do macaco que abandonou o graveto. A coluna à esquerda apresenta a identidade do usuário que reaproveitou a sonda previamente transportada por outro coespecífico. Os macacos poderiam reutilizar as sondas que eles haviam previamente transportados. α : macho alfa.

Usuário	Sujeito que abandonou o graveto													<i>Total</i>
	TOR ^{α}	BEI	ZAN	NIC	ZEN	CLA	BLP	CAP	LIM	COR	VOL	PAD	DES	
TOR ^{α}	02	09	02	05	03	-	01	01	02	-	-	-	-	25
BEI	07	04	06	06	-	01	01	01	02	-	01	01	-	30
ZEO	05	02	14	05	05	02	02	02	05	-	-	01	-	42
NIC	09	01	06	20	02	-	-	-	02	02	-	01	01	44
ZAN	06	03	-	01	03	03	-	-	01	-	-	01	-	19
CLA	02	03	-	04	-	01	03	01	04	-	-	-	-	18
BLP	01	01	02	01	-	03	04	03	-	01	-	-	-	16
CAP	02	05	01	01	01	02	-	12	03	03	-	02	-	32
LIM	-	02	06	01	-	-	-	02	12	-	02	02	-	27
COR	-	-	-	-	-	-	02	02	01	04	01	-	-	10
VOL	-	-	01	00	-	-	01	-	-	01	02	-	-	05
PAD	-	-	01	01	02	01	-	03	-	01	-	04	-	14
DES	01	-	-	-	-	-	-	-	01	-	-	-	-	02
<i>Total</i>	34	27	39	45	16	13	13	27	33	12	12	12	01	284

Conseguimos recolher 204 dentre os 418 gravetos transportados pelos macacos durante o experimento. Descrevemos as dimensões físicas a partir de uma amostra de 154 gravetos que não sofreram modificações pelos macacos e que não representavam o transporte de gravetos reaproveitados. Os gravetos transportados pelos adultos eram mais longos em relação aos gravetos transportados pelos jovens (adultos: N = 99 gravetos; μ = 36cm ($\pm$ 18); mediana = 30cm; mín-máx: 013-106 cm; jovens: N = 55 gravetos; μ = 26cm ($\pm$ 13); mediana = 23cm; min-máx: 10-78cm), mas essa diferença não foi significativa (Kolmogorov-Smirnov: Adultos: N = 06; Jovem : N = 05; Z = 1,3; p = 0,06). Houve decréscimo do comprimento dos gravetos transportados pelos macacos ao longo dos dias de exposição (Figura 13), mas este não foi significativo (Friedman: N= 12, χ^2 = 8,1; gl = 04, p = ns).

Figura 13: Comprimento mediano (em mm) dos gravetos transportados pelos macacos do grupo Pedra Furada ao longo dos dias de exposição. As combinações de cores e formas correspondem aos dados em um mesmo macaco. Círculos = adultos; Triângulos = jovens; Quadrado = sub-adulto.

Dentre os 702 gravetos transportados até a caixa, os macacos machos do grupo Pedra Furada utilizaram 81% como sonda ($N = 567$). Exceto por dois jovens, todos os machos, em média, utilizaram acima de 75% dos gravetos transportados como sondas (Figura 14). Não houve correlação entre a quantidade de objetos transportados e a quantidade de objetos que foram utilizados como sondas.

Figura 14: Grupo Pedra Furada – porcentagem (em decimais) do número de sondas utilizadas (barras brancas) em função do número de objetos transportados (barras escuras) por cada indivíduo durante as visitas à caixa. Total de sondas utilizadas/Total de objetos transportados: TOR: 63/71; BEI: 47/52; ZAN: 78/91; NIC: 76/89; ZEN: 34/36; CLA: N = 28/28; BLP: 30/32; CAP: 59/76; LIM: 79/101; COR: 35/42; VOL: 19/26; PAD: 17/47; DES: 02/12.

As sondas utilizadas pelos adultos eram, em média, mais longas do que as sondas utilizadas pelos jovens (Figura 15). A diferença no comprimento mediano das sondas utilizadas por adultos e jovens foi significativa (Kolmogorov-Sminorv: adultos: N = 06; jovens: N = 05; Z = 1,38: p = 0,045). Mesmo quando excluimos da amostra as sondas que foram reaproveitadas, a diferença no comprimento mediano das sondas utilizadas por adultos e jovens ainda se mostrou significativa (Kolmogorov-Sminorv: Adultos: N = 06; Jovens: N = 05; Z = 1,6: p = 0,009).

Figura 15: Intervalo de confiança da média (95%) do comprimento de sondas (em mm) utilizadas pelos macacos usuários de sondas do grupo Pedra Furada. A figura geométrica indica a média do comprimento. Círculo branco = adultos. Quadrado branco = sub-adulto. Círculo preto = jovem.

c) Modificação de gravetos

Dentre os 702 gravetos transportados, 575 gravetos não sofreram modificações de qualquer tipo (i.e. adultos: N = 309; sub-adulto: N = 24; jovem: N = 242). Alguns destes gravetos, porém, foram reaproveitados pelo usuário a partir de sondas utilizadas anteriormente por outro macaco (gravetos reaproveitados – v. Tabela 8, acima). Em geral, os gravetos reaproveitados não sofreram modificação alguma (adultos: N = 166 [92%]; sub-adulto: N = 14 [88%]; jovens: N = 86 [95%]), assim como os gravetos originais, mas em menor proporção em relação ao total de gravetos desta categoria (adultos: N = 143 [76%], sub-adulto: N = 10 [48%]; jovens: N = 156 [73%]). Os macacos modificaram 119 (17%) dos gravetos transportados até a caixa, sendo que 67 gravetos tiveram apenas seu comprimento reduzido (Adulto: N = 27; Sub-Adulto: N = 04; Jovem = 36). Os macacos modificaram 29 gravetos retirando apenas partes laterais

(Adulto: N = 15; Sub-Adulto; N = 00; Jovem: N = 14) e 23 gravetos foram modificados de ambas as maneiras (Adulto: N = 13; Sub-Adulto: N = 02; Jovem: N = 08). Os macacos modificaram 73 gravetos antes da primeira tentativa de inserção da sonda, 34 gravetos após a primeira inserção, e 12 gravetos foram modificados antes e também depois da primeira tentativa de inserção da ferramenta. Dois gravetos transportados por jovens (COR e PAD) sofreram modificações, mas não chegaram a serem utilizados. Dentre os gravetos modificados antes do uso, os jovens foram responsáveis pela maioria destes episódios (N = 45, ou 60% das ocorrências; Adulto: N = 28, ou 37% das ocorrências). Os adultos, por sua vez, foram os maiores responsáveis pelas ocorrências de modificações após o uso de sondas (Adulto: N = 22, ou 65% das ocorrências; Jovem: N = 10, ou 33% das ocorrências).

Os macacos realizaram 171 movimentos que resultaram em modificações do graveto (adultos: N = 85; sub-adulto: N = 11; jovem: N = 75), sendo 105 reduções do comprimento do graveto (adultos: N = 45; sub-adulto: N = 08; jovens: N = 52) e 66 destaques de partes laterais das sondas (adultos: N = 40; sub-adulto: N = 03; jovens: N = 23). As modificações realizadas pelos macacos foram em sua maioria efetuadas em gravetos originais (frequência de gravetos modificados - original/reaproveitados: adultos: N = 44/14; sub-adulto: N = 17/14; jovens: N = 56/11). Em geral, a frequência observada de modificações de gravetos foi maior quando o graveto era original (N=418; μ ($\pm dp$) = 0,37 [$\pm 0,75$]; percentil (75%) = 00) comparado à frequência de gravetos reaproveitados (N=284; μ ($\pm dp$) = 0,08 [$\pm 0,30$]; percentil (75%) = 00).

O comprimento médio das sondas utilizadas era, no mínimo, 2,5 vezes maior do que aquele necessário para se alcançar o melaço no interior da caixa (i.e. comprimento ≥ 7 cm). Portanto, as reduções feitas não estavam relacionadas com a tarefa, mas a alguma característica intrínseca ao manipulador e o objeto. Infelizmente, não foi

possível mensurar sistematicamente o tamanho da redução realizada pelos macacos devido à dificuldade em identificar e recolher as partes do graveto original em campo e, portanto, impossibilitando a reconstrução do graveto.

e) Comportamentos dirigidos à caixa

Ao todo, registramos 6422 ocorrências de uso de sondas pelos machos, distribuídas em 400 visitas. Exceto por um jovem, que exibiu maior frequência de inserção das mãos, os machos do grupo Pedra Furada comumente utilizaram sondas durante suas visitas às caixas e raramente inseriram as mãos pela fenda, ou “batucaram”, ou bateram/sacudiram a caixa. (v. Tabela 9). Nenhuma fêmea exibiu uso de sondas e a inserção das mãos foi o comportamento predominantemente observado durante suas visitas às caixas (v. Tabela 10). O tempo de visita apresentou uma forte correlação positiva com o total de comportamentos dirigidos à caixa ($r = 0,8$; $N = 1109$; $p < 0,001$), mas não houve correlação entre o total de visitas e o total de comportamentos emitidos. A maneira de abordar a caixa por macacos machos (uso de sondas) e fêmeas (inserção das mãos) do grupo Pedra Furada foi consistentemente diferente ao longo de todo período do experimento. A Figura 16 apresenta a distribuição de comportamentos pelos indivíduos em função do sexo e classe etária ao longo do experimento.

Tabela 9: Total de respostas emitidas pelos macacos machos do grupo Pedra Furada durante as visitas à caixa. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. α : macho alfa. A = adulto. S = sub-adulto. J = Jovem.

Sujeitos	Idade	Total de Visita	Total de Respostas	Emissão por respostas			
				US	IM	BT	BE
TOR ^{α}	A	53	490	489	00	00	01
BEI	A	35	658	656	01	01	00
ZAN	A	63	676	655	05	16	00
NIC	A	42	797	797	00	00	00
ZEN	A	38	550	548	02	00	00
CLA	A	27	342	342	00	00	00
BLP	S	34	637	635	00	01	01
CAP	J	47	789	784	02	02	01
LIM	J	53	812	805	07	00	00
COR	J	27	289	278	11	00	00
VOL	J	64	277	262	10	05	00
PAD	J	59	170	150	10	09	01
DES	J	66	036	022	13	01	00
CIN	J	77	001	000	00	01	00

Tabela 10: Total de respostas emitidas pelos macacos fêmeas do grupo Pedra Furada durante as visitas à caixa. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurar. A = adulto. S = sub-adulto. J = Jovem.

Sujeitos	Idade	Total de Visita	Total de Respostas	Emissão por respostas			
				US	IM	BT	BE
GOR	A	53	406	00	376	30	00
MAC	A	69	271	00	268	03	00
BEM	A	58	691	00	598	88	05
CAN	A	27	438	00	430	07	01
NIN	A	17	008	00	07	01	00
LIC	A	30	038	00	036	01	01
ALI	A	42	327	00	318	05	04
VES	A	16	093	00	093	00	00
BAT	S	67	296	00	292	04	00

Figura 16: Soma cumulativa da porcentagem média para cada classe comportamental exibida ao longo dos dias de exposição do problema aos macacos do grupo Pedra Furada. Eixo X = dias de exposição. Eixo Y = soma acumulada da porcentagem média da classe comportamental. Linhas: Vermelha – inserção das mãos; Preta – uso de sonda; Verde – batucar; Azul = bater/empurar.

f) Sucessos e Fracassos no uso de sondas

Os macacos usuários de sondas alcançaram sucesso na maioria de vezes que utilizaram sondas, exceto por dois macacos jovens (PAD e DES, v. Tabela 11). Outro macaco jovem (VOL) apresentou um desempenho inferior (49% de tentativas fracassadas de uso de sondas) aos outros machos, que apresentaram apenas 10% de tentativas fracassadas de uso de sondas em relação ao total de tentativas. A média de sucessos e fracassos exibidos por visita, porém, não diferiu significativamente em função da classe etária.

Tabela 11: Total de visitas com transporte de objetos, total de visitas com uso de sondas e o total de uso de sondas realizadas (que resultaram em sucesso e erros) pelos macacos do grupo Pedra Furada durante as visitas. % visitas = Visitas com uso de sondas/ Visitas com transporte de objetos. α : macho alfa.

Sujeitos	Visitas com transporte de objetos	Visitas com uso de sondas (% visitas)	Total de uso de sondas	Sucessos (%)	Fracassos (%)
TOR ^{α}	49	49 (%100)	489	457 (%93)	032 (%07)
BEI	31	31 (%100)	656	616 (%94)	040 (%06)
ZAN	59	56 (%095)	655	632 (%96)	023 (%04)
NIC	42	42 (%100)	797	734 (%92)	063 (%08)
ZEN	33	33 (%100)	548	518 (%94)	030 (%06)
CLA	25	25 (%100)	342	330 (%96)	012 (%04)
BLP	28	27 (%096)	635	601 (%95)	034 (%05)
CAP	42	39 (%093)	784	766 (%98)	018 (%02)
LIM	45	44 (%098)	805	726 (%90)	079 (%10)
COR	21	18 (%086)	278	258 (%93)	020 (%07)
VOL	16	15 (%094)	262	156 (%59)	106 (%41)
PAD	30	18 (%060)	150	037 (%25)	113 (%75)
DES	11	03 (%027)	022	004 (%18)	018 (%82)

Não houve correlação entre a quantidade de objetos transportados e o número de fracassos observados durante o uso de sondas, controlando-se o efeito do tempo de visita. Entretanto, encontramos uma fraca correlação positiva entre os sucessos alcançados pelos macacos e a quantidade de objetos transportados, controlando o efeito do tempo de visita ($r = 0,13$; $gl = 444$; $p = 0,005$). A porcentagem de sucessos alcançados no uso de sondas durante as visitas por machos adultos, em que houve uso de sondas, apresentou uma correspondência quase exata com a porcentagem de objetos

transportados até a caixa por estes macacos (Figura 17). Esta tendência também se repetiu em relação ao único macaco sub-adulto e alguns jovens machos (Figura 18).

Figura 17: Adultos machos do grupo Pedra Furada – soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma cumulativa da razão de emissão. Linhas: Vermelha: inserção das mãos; Preta: sucesso de uso de sonda; Pontilhada: fracasso no uso de sonda; Azul: gravetos utilizados como sonda; Verde: gravetos descartados.

Figura 18: Sub-adulto (BLP) e jovens machos do grupo Pedra Furada – soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma cumulativa da razão de emissão. Linhas: Vermelha: inserção das mãos; Preta: sucesso de uso de sonda; Pontilhada: fracasso no uso de sonda; Azul: gravetos utilizados como sonda; Verde: gravetos descartados.

Os jovens PAD e DES apresentaram um desempenho diferente daquele típico dos machos do grupo da Pedra Furada. Os sucessos no uso de sondas alcançados pelo jovem PAD durante as visitas à caixa tenderam a ser acompanhados também por fracassos, embora em menor proporção. O jovem DES exibiu maior porcentagem de fracassos durante as tentativas de uso de sondas e, dentre os machos, foi o único a exibir predominantemente a inserção das mãos. Ressaltamos estes dois jovens machos foram aqueles que exibiram o menor aproveitamento de gravetos transportados como sondas (v. Figura 14). Destacamos ainda os casos referentes aos jovens VOL e PAD, que obtiveram maior parte de seus sucessos a partir do uso de gravetos reaproveitados (Figura 19).

Figura 19: Porcentagem de sucessos (barras brancas) e fracassos (barra rachurada) alcançado pelos macacos usuário de sondas do grupo Pedra Furada. A = sondas reaproveitadas. B = sondas originais. O jovem DES não obteve sucesso em nenhuma oportunidade de uso de sonda.

Dentre as 567 sondas utilizadas pelos macacos, ao longo do experimento, registramos o fracasso durante o uso de 220 sondas, devido a erros provocados pelo manuseio incorreto da sonda ($N = 157$ sondas; fracassos = 452), ou devido à tentativa de utilizar um objeto como sonda que possuía diâmetro ($N = 34$ sondas; fracassos = 67) ou comprimento inadequado para a solução do problema ($N = 29$ sondas; fracassos =

51). O erro de manuseio foi o maior responsável pelos fracassos exibidos pelos macacos durante as tentativas de uso de sondas (porcentagem mínima = 60%). Quando os jovens não-proficientes (i.e. PAD e VOL) utilizaram gravetos reaproveitados a frequência de erros por manuseio foi menor (gravetos originais: PAD, N = 10; VOL, N = 12; gravetos reaproveitados: PAD, N = 02; VOL, N = 01).

4. DISCUSSÃO

O objetivo principal deste trabalho foi investigar as diferenças comportamentais exibidas por macacos-prego de duas populações selvagens, que diferiam em suas tradições, diante um problema que exigia o uso de sondas. As duas populações forrageiam com frequência no solo e utilizam ferramentas durante o forrageio extrativo. Os macacos do grupo Chicão são observados sistematicamente há quase uma década e são reconhecidos pelo uso habitual de pedra como percutores durante o processamento de cocos-de-palmeiras e frutos secos de caju utilizando um substrato rochoso como bigorna (Visalberghi & Frigaszy, 2013; Sirianni & Visalberghi, 2013). Os macacos do grupo Pedra Furada exploram um conjunto mais diversificado de ferramentas (Moura & Lee, 2004; Moura, 2007; Mannu & Ottoni, 2009; Falótico, 2011), incluindo ferramentas com função comunicativa (Falótico & Ottoni, 2013). O uso de gravetos como sondas é exibido pelos machos, que são capazes de utilizar sondas e percutores de modo sequencial durante o forrageio. As duas populações investigadas nunca haviam sido apresentadas a um problema que exigia o uso de sondas.

Nossa hipótese inicial previa que os machos do grupo Pedra Furada utilizariam sondas durante as tentativas de resolução do problema e, consequentemente, resolveriam o problema em menor tempo em relação aos macacos do grupo Chicão. Esperávamos também que os macacos não usuários de sondas percutiriam pedras contra

a caixa, Em nosso experimento, apenas os macacos do grupo Pedra Furada transportaram objetos até a caixa (i.e. pedras e gravetos) e a maioria dos machos resolveu o problema no primeiro dia de exposição da caixa. Nossos resultados, portanto, corroboraram nossa hipótese inicial, ou seja, os macacos da população usuária habitual de sondas resolveram o problema em um tempo infinitamente menor comparado aos macacos da população não usuária de sondas. Entretanto, nossa expectativa sobre uso de percutores pelos macacos do grupo Chicão durante as visitas até a caixa não foi confirmada em nosso experimento.

Uma desvantagem dos experimentos de campo é que os dados negativos nem sempre são elucidativos para determinar com confiança o papel de uma variável na explicação sobre a ausência de ocorrência de um comportamento. Em nosso experimento, os macacos do grupo Chicão não transportaram nenhum objeto e exibiram pouca interação com as caixas disponibilizadas, enquanto os macacos do grupo Pedra Furada interagiram com frequência com o problema apresentado e transportaram pedras e gravetos até as caixas. Desse modo, discutimos adiante algumas hipóteses que poderiam explicar a diferença de desempenho observada em nosso experimento realizado com os macacos das duas populações. Acreditamos que estas hipóteses não sejam suficientes para explicar a ausência de transporte exibida pelos macacos do grupo Chicão. Destacamos o papel da generalização do uso de ferramentas para explicar o transporte de objetos e sucesso na resolução do problema pelos macacos do grupo Pedra Furada.

A pouca interação exibida pelos macacos do grupo do Chicão poderia ser atribuída ao pouco interesse pelo melaço utilizado em nosso experimento – hipótese da preferência alimentar. Essa hipótese, entretanto, seria contraditória com o corpo de conhecimento sobre comportamento alimentar em primatas. Os alimentos ricos em

açúcares, por exemplo, tendem a atenuar respostas neofóbicas em macacos rhesus (*Macaca mulatta*: Jonhson, 2007) e macacos-prego cativos (*Cebus apella*: Visalberghi et al 2003). Além do mais, é reconhecida a preferência de mamíferos por alimentos com sabor adocicado (Pfaffmann, 1964; ver Laska, 1996; 1998, para pesquisas com macacos do Novo-Mundo; ver também Lambert, 2007 para uma revisão sobre primatas). Ademais, os macacos do grupo Chicão consomem mel e cera de colmeias distribuídas na Fazenda Boa Vista (Marcelo Bolanos, 2012; Lucas Peternelli, 2013, comunicação pessoal) e, em nosso experimento, os indivíduos consumiam o melaço quando este era disponibilizado sobre a tampa da caixa (durante a habituação) ou nas extremidades das varetas pré – inseridas que eles retiravam da caixa. Portanto, embora não possa ser totalmente excluída pelo nosso experimento, a preferência alimentar não parece explicar apropriadamente a baixa emissão de comportamentos dirigidos à caixa.

Em nosso experimento, algumas fêmeas e machos do grupo Pedra Furada transportaram pedras até a caixa, enquanto nenhum episódio de transporte de objetos foi observado nos macacos do grupo Chicão. Esta diferença observada entre os indivíduos de cada população investigada poderia ser atribuída à diferença na disponibilidade de material no ambiente – *hipótese da disponibilidade*. Portanto, a ausência de transporte de objetos observada em nosso experimento com os macacos do grupo Chicão poderia ser atribuída à escassez ou às características das pedras na área do “esconderijo”, que inibiriam a ocorrência do comportamento pelos macacos devido ao custo associado na busca e transporte destas pedras até a caixa. O transporte de objetos exibido pelos macacos do grupo da Pedra Furada, por outro lado, seria menos custoso, pois teriam grande disponibilidade de pedras no solo. Entretanto, a hipótese da disponibilidade não parece ser suficiente para explicar a ausência de transporte de objetos pelos macacos do grupo Pedra Furada durante nosso experimento.

Os cocos-de-palmeiras encontrados na Fazenda Boa Vista possuem cascas muito duras, especialmente *Orbignya sp.*, e o forrageio extrativo destes recursos pelos macacos exige o uso de percutores adequados (Visalberghi et al, 2008). Durante o processamento deste cocos-de-palmeiras, os macacos do grupo Chicão utilizam percutores de pedras que possuem, em média, a massa igual a um quilo e representam aproximadamente 24-52% da massa corporal de um macaco-prego (Visalberghi et al, 2009). A disponibilidade de pedras adequadas para serem utilizadas como percutores é escassa na Fazenda Boa Vista, conforme levantamento realizado por Visalberghi et al (2009, ver também Visalberghi et al, 2007). Entretanto, a escassez de pedras verificada no ambiente do grupo Chicão diz respeito apenas àquelas que poderiam ser utilizadas como percutores, mas isto não implica na ausência de pedras mais leves na região. Os seixos pequenos, por exemplo, são abundantes nas encostas e topo das serras encontradas na FBV (i.e. *talus* e *cliff-plateau*, *sensu* Visalberghi et al, 2009), justamente o local onde o nosso experimento foi realizado. Ademais, os jovens do grupo Chicão utilizam pedras com massa mediana igual a 250g (Visalberghi et al, 2009), que se aproxima do peso das pedras utilizadas pelos macacos do grupo Pedra Furada durante o processamento de sementes (Falótico, 2011).

Além do mais, os macacos do grupo Chicão poderiam utilizar outros objetos, tais como galhos, os cocos-de-palmeiras, ou mesmo os gravetos disponibilizados pelos experimentadores e experimentá-los durante suas visitas à caixa (i.e. manipulação combinatória: c.f. Torigoe, 1985; Resende, Ottoni & Frigaszy, 2008), sendo este um comportamento comum em macacos-prego (Fragaszy, Fedigan & Visalberghi, 2004). Entretanto, apesar dos macacos do grupo Chicão utilizarem habitualmente pedras como percutores durante o processamento de cocos-de-palmeira ou frutos secos de caju, e

houvesse disponibilidade de material no solo (galhos e seixos), nenhum transporte de objetos pelos macacos deste grupo foi observado durante nosso experimento.

Em um experimento similar ao nosso, Gruber et al (2009, ver também Gruber et al, 2012), compararam o desempenho, em um problema que exigia o uso de sondas, exibido por chimpanzés de duas populações selvagens que diferiam no conjunto de ferramentas. Os chimpanzés da população não-usuária de sondas investiram pouco tempo na resolução do problema ou visitando a área do experimento, além de exibirem poucos comportamentos dirigidos ao problema apresentado. Em outro experimento realizado especificamente com os chimpanzés da população não-usuária de sondas, Gruber et al (2011) disponibilizaram gravetos pré-inseridos em um orifício de um tronco iscado com mel, mas mesmo diante dessa facilitação os chimpanzés não obtiveram sucesso e desprezavam os gravetos, tal qual foi observado durante nosso experimento com o grupo Chicão. Desse modo, a ausência de transporte de objetos pelos macacos do grupo Chicão não parece ser simplesmente devida à disponibilidade de materiais no ambiente que poderiam ser utilizadas durante as visitas à caixa, mas também pela ausência de repertório instrumental diante um novo estímulo. Propomos, portanto, que a generalização do uso de ferramenta também contribua na explicação da diferença observada na maneira de abordar o problema pelos macacos de suas respectivas populações.

Os macacos de ambas as populações investigadas em nosso experimento forrageiam no solo (FBV [33% das amostragens]: Verderane, 2010, PNSC [44% das amostragens]: Falótico, 2011), mas o grupo Pedra Furada explora o conjunto mais diversificado de ferramentas durante o forrageio extrativo, inclusive frente a novos estímulos. Um jovem macho, por exemplo, foi observado utilizando um percutor contra uma porta de madeira de um cômodo onde se estocavam bananas. Quando foram

apresentados à caixa durante a etapa de habituação, estes macacos exibiram o uso de percutores e gravetos como sondas, embora nenhuma ferramenta fosse necessária, pois o melaço era diretamente acessível durante esta etapa. Embora os indivíduos de ambas as populações sejam parcialmente provisionados com milho, processem frutos frescos de cajus, explorem colmeias e predem pequenos lagartos, somente os macacos do grupo Pedra Furada utilizam gravetos como sondas e percutores durante estas atividades, incluindo o uso sequencial destas ferramentas. Os macacos do grupo Chicão, por outro lado, apresentam o uso habitual de percutores, mas o uso destas ferramentas é restrito ao processamento de cocos de palmeiras duros (c.f. Frigaszy & Visalberghi, 2013) e frutos secos de cajus sobre um substrato (Sirianni & Visalberghi, 2013).

A diferença observada entre as duas populações investigadas, portanto, não se restringe apenas à diversidade de ferramentas utilizadas, mas também em relação à generalização do uso destas ferramentas. Os macacos do grupo Pedra Furada utilizam uma mesma classe de objetos para funções diferentes (e.g. gravetos para acessar mel e cera em ninhos de insetos e para desentocar presas de dentro das fendas, ou pedras para processar sementes, esmagar insetos, quebrar galhos e superfícies rochosas) e utilizam ferramentas em contextos novos (e.g. a caixa disponibilizada em nosso experimento), mesmo quando o uso de ferramentas não é necessário (e.g. durante a etapa de habituação às caixas). Desse modo, o uso de ferramentas pelos macacos do grupo Pedra Furada parece ser hipergeneralizado, enquanto os macacos do grupo Chicão parecem não estender o uso dos percutores para outros contextos além do processamento de cocos e frutos secos de caju. Desse modo, é possível que o desempenho dos macacos do grupo Pedra Furada diante o problema apresentado seja resultante da amplitude do gradiente de generalização (c.f. Catania, 1992) no uso de ferramenta, associado às

características do ambiente, por exemplo, a abundância de pedras na área do experimento.

Ao realizar o forrageio extrativo no solo, os primatas têm acesso a uma grande gama de objetos, que podem ser manipulados e, oportunamente, serem utilizados como ferramentas (Visalberghi et al, 2005; Meulen et al, 2012; ver também Lewin, 2004, para uma revisão crítica sucinta sobre a terrestrialidade na evolução humana). Portanto, a terrestrialidade aumentaria a probabilidade de ocorrência de inovação em uma população de primatas, sendo que em espécies normalmente arbóreas, as populações que despendem maior tempo forrageando no solo apresentariam maior complexidade tecnológica, quando comparadas às populações que realizam o forrageio predominantemente no estrato arbóreo. A terrestrialidade também propiciaria a aprendizagem socialmente enviesada, pois possibilitaria aos indivíduos uma melhor visibilidade dos episódios de uso de ferramentas desempenhados pelos coespecíficos, ou seja, a terrestrialidade também influenciaria a disseminação e manutenção da tradição comportamental (Meulman et al, 2012; Visalberghi et al, 2005). Desse modo, é possível que a diferença no conjunto de ferramentas observada entre as duas populações investigadas reflita diferenças no tempo de forrageio extrativo no solo.

Até o momento, não foram realizadas pesquisas dedicadas exclusivamente à comparação das populações da Fazenda Boa Vista e Parque Nacional da Serra da Capivara em termos de tempo despendido no solo e tolerância social (um indicador indireto de oportunidades de aprendizagem social). A partir do modelo proposto por Meulen et al (2012), espera-se que os macacos do grupo Chicão despendam menos tempo forrageando no solo e/ou que haja menor disponibilidade de material disponível no ambiente habitado por esses macacos. Entretanto, dados observacionais apontam similaridade entre estas populações no que diz respeito ao tempo gasto em atividades

realizadas no solo (Verderane, 2010; Falótico, 2011), embora tenham sido adotados diferentes critérios de amostragem nestas pesquisas. Portanto, as pesquisas dedicadas à comparação do padrão de terrestrialidade e oportunidades de aprendizagem social nestas populações fornecerão resultados que poderão elucidar o papel desses fatores na explicação sobre as diferenças no conjunto de ferramentas exploradas pelos macacos do grupo Pedra Furada e Chicão.

Nossa proposta de que a generalização, associada às características do ambiente (e.g. a disponibilidade de material), favoreceria o desempenho dos indivíduos durante as tentativas de solução de problemas novos está em consonância com a proposta de Meulen et al (2012, Figura 3, p. 65) predisseram ser mais provável a ocorrência de ferramentas complexas (i.e uma variante tecnológica socialmente aprendida e cuja modificação ou uso é flexível, cf. Meulen et al, 2012, Quadro 1, p. 59) em espécies, ou populações, que exibam conjuntamente destreza manipulativa, forrageio extrativo, terrestrialidade e inteligência. Nossa proposta, portanto, é parcimoniosa ao especificar a generalização no uso de ferramenta como uma característica desta habilidade intelectual em macacos-prego, compartilhada por diversos *taxa* (c.f. Catania, 1992; Mendonça-Furtado & Ottoni, 2008), ao invés de *insight* ou transferência de conhecimento. Dessa forma, a relação entre o gradiente de generalização e o desempenho na resolução de problemas novos também está de acordo com proposta de que o uso de ferramentas em primatas está assentado em uma habilidade geral (Reader, Hager & Laland, 2011).

Propomos que experimentos de campo que avaliem o gradiente de generalização exibido no uso de ferramentas entre os indivíduos do grupo Chicão e Pedra Furada possam verificar a validade de nossa proposta. Em nosso experimento, os indivíduos da população cujo uso de ferramenta apresenta maior gradiente de generalização transportaram gravetos e pedras até a caixa disponibilizada (inclusive na etapa de

habituação, quando o uso dessas ferramentas não era necessário), mas o mesmo não foi observado na população cujo gradiente de generalização do uso de ferramentas é relativamente restrito. A avaliação do gradiente de generalização poderia ser realizada através da apresentação de estímulos artificiais que compartilhem uma propriedade do estímulo natural (e.g. dimensão, forma, rigidez, cor e textura), geralmente associado ao uso de ferramenta na população investigada, enquanto outras propriedades variariam ao longo de um *continuum*. Desse modo, as ocorrências de uso de ferramentas (e.g. percutores) em função das variantes apresentadas forneceriam informações acerca das propriedades do estímulo que controlam o uso de ferramenta pelos indivíduos, assim como a amplitude do gradiente de generalização. Esperamos que quanto mais amplo o gradiente de generalização observado no uso de ferramenta em uma tradição, maior a probabilidade de que seus indivíduos resolvam problemas novos. Vale ressaltar que as características do ambiente (e.g. a disponibilidade de objetos que podem ser potencialmente utilizados como ferramentas, ou as características dos contextos de uso de ferramentas) também devem participar na amplitude do gradiente de generalização exibida pelos indivíduos de uma população.

Em nosso experimento, os machos do grupo Pedra Furada transportaram consistentemente gravetos e, em menor frequência, alguns também utilizaram pedras como percutores. A função tradicionalmente atribuída ao uso de ferramentas (i.e. superar as limitações morfológicas do usuário, c.f. Alcock, 1972) pode ser ilustrada pela supressão da inserção das mãos pelos machos proficientes e a predominância do uso de sondas durante as tentativas de acessar o melaço no interior da caixa. Algumas fêmeas transportaram pedras, mas nenhuma fêmea transportou gravetos e, conseqüentemente, não utilizaram sondas. Nossos resultados acerca da distribuição demográfica do uso de sondas pelos macacos do grupo Pedra Furada, portanto, estão de acordo com aqueles

descritos por Falótico (2011, ver também Moura & Lee, 2010) para esta população e o viés favorável aos machos em relação ao uso de ferramentas (pedras e sondas) também é reconhecido na literatura primatológica (McGrew, 1992).

A inserção das mãos foi o comportamento frequentemente exibido pelas fêmeas e por um jovem macho não-proficiente do grupo Pedra Furada. A predominância de inserção das mãos durante as visitas à caixa também foi observada dentre os macacos do grupo Chicão. Em contextos naturais, os macacos inserem as mãos em ocos de árvores quando exploram estas cavidades por água ou insetos, ou para alcançar um alimento. Portanto, a predominância na emissão de inserções de mãos pela fenda da caixa-problema era esperada para os indivíduos sem histórico de uso consistente de sondas, pois é o comportamento funcionalmente associado à obtenção de recursos em situações naturais análogas ao problema de nosso experimento. Dessa maneira, a frequência de inserção das mãos exibida pelos indivíduos não-usuários de sondas esteve provavelmente associada às tentativas de se alcançar o melaço no interior da caixa, ou à obtenção da pequena quantidade do alimento disponível na fenda da caixa devido o uso de sondas pelos machos ou, no caso do grupo Chicão, à retirada das varetas pré-inseridas.

O fato de algumas fêmeas do grupo Pedra Furada percutirem pedras contra as caixas demonstram que o uso de percutores nestes indivíduos também é generalizado para novas situações. A ausência de transporte de gravetos pelas fêmeas, portanto, pode ser atribuída ao fato destes indivíduos não utilizarem sondas durante o forrageio (como os macacos do grupo Chicão). As fêmeas adultas são capazes de utilizar sondas com proficiência, conforme observamos em uma população semi-livre de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) que habita um ambiente altamente antropizado. Os macacos desta população não utilizavam nenhum tipo de ferramenta e foram apresentados ao mesmo

problema descrito neste experimento, exceto que estes indivíduos foram apresentados a condições que facilitaram a aprendizagem do uso de sondas na resolução do problema. Duas fêmeas e dois machos aprenderam a utilizar sondas na etapa de facilitação, sendo que uma fêmea se tornou a mais proficiente dentre aqueles que passaram a utilizar sondas (Cardoso & Ottoni, dados não publicados, ver Apêndice). Embora esta amostra seja reduzida, e advinda de uma população que habita um ambiente antropizado, a observação de que as fêmeas desta população foram capazes de utilizar proficientemente sondas sugerem a possibilidade de que as fêmeas do grupo Pedra Furada não utilizem sistematicamente sondas devido a uma trajetória de desenvolvimento diferente dos machos do grupo.

Falótico (2011), por exemplo, observou que as fêmeas dos grupos que habitam o Parque Nacional da Serra da Capivara engajam menos na captura de pequenos lagartos comparado aos machos, que utilizam sondas durante estes contextos. Portanto, o estilo de forrageio exibido pelas fêmeas (e.g. tempo de forrageio nas árvores e solo ou recursos alimentares explorados) poderia desfavorecer o desenvolvimento do uso de sondas para este sexo nesta população. Os dados comportamentais, advindas de observações naturalísticas sistemáticas, sobre o desenvolvimento do uso de sondas pelos jovens do grupo Pedra Furada poderão elucidar essa questão fornecendo dados sobre diferenças no forrageio dos macacos do grupo Pedra Furada em função do sexo e as oportunidades de aprendizagem através do comportamento de coespecíficos (c.f. Westgaard et al, 1998; Agostini e Visalberghi, 2005; Perry, 2009).

O comprimento dos gravetos transportados pelos adultos do grupo Pedra Furada era maior do que aqueles transportados pelos jovens, mas esta diferença não foi significativa. Contudo, os comprimentos das sondas utilizadas foram significativamente diferentes entre jovens e adultos, sendo que estes utilizaram sondas mais longas do que

aquelas utilizadas pelos usuários jovens. O comprimento médio das sondas utilizadas era, em geral, duas vezes maior do que o comprimento necessário (i.e. $\geq 7\text{cm}$) para se alcançar o melaço no interior da caixa. Portanto, as modificações realizadas pelos macacos não estavam relacionadas à tarefa, mas provavelmente a algum motivo ergonômico. Em humanos, as dimensões de uma ferramenta em relação ao seu usuário é um fator ergonômico importante para sua eficiência de uso (Baber, 2003). Por exemplo, Hsu e Wu (1991) demonstraram que a eficiência no uso de *hashi* por adultos e crianças era afetada em função do comprimento dos palitos fornecidos pelos experimentadores (i.e. 240mm e 180mm), sendo que as crianças exibiram maior eficiência quando utilizaram *hashis* com comprimentos menores. Baird, Hoffman e Drury (2002) solicitaram a algumas pessoas que acertassem alvos diferentes utilizando varetas que diferiam em comprimento (i.e. 100mm-400mm) e observaram que a acurácia foi prejudicada e o tempo de movimento até alcançar o alvo foi maior quando a vareta era mais longa. Chappell e Kacelnick (2004) observaram que Corvos da Nova Caledônia demonstraram preferência por varetas de diâmetro menor, possivelmente devido ao melhor controle que estas varetas possibilitavam ao usuário.

Em nosso experimento, a maior parte dos fracassos no uso de sondas ocorreu devido ao erro de manuseio da sonda, portanto, as características que favorecem a eficiência da manipulação da sonda devem ser relevantes aos macacos quando estes escolhem um objeto como sonda. Entretanto, é difícil estabelecer qual o comprimento ergonomicamente adequado das sondas para os macacos, mas é possível que em uma tarefa que exija sondas mais longas, os macacos jovens proficientes exibam maior número de erros de manuseio. Os resultados de nosso segundo experimento realizado com os macacos do grupo Pedra Furada, e que exigiu o uso de sondas com

comprimento maior que 30cm para alcançar o melaço no interior da caixa, ajudará a elucidar essa questão.

O transporte de objetos adequados era necessário, mas não suficiente para se alcançar sucesso na obtenção de melaço. No grupo Pedra Furada, os macacos proficientes no uso de sondas utilizaram a maior parte dos objetos transportados até a caixa. Os jovens não-proficientes, por sua vez, transportaram proporcionalmente mais objetos do que efetivamente utilizaram como sondas, sendo comum observá-los raspando ou percutindo o objeto contra a caixa e, em seguida, os abandonando. Os macacos reaproveitaram sondas próximas à caixa e que haviam sido abandonadas por coespecíficos em visitas anteriores. Os três jovens não-proficientes tomaram proveito da disponibilidade dessas sondas abandonadas próximas à caixa por um coespecífico, sendo que um jovem transportou somente este tipo de sonda até a caixa, mas não obteve qualquer sucesso durante suas tentativas de uso da ferramenta. Os outros dois jovens, por sua vez, obtiveram grande parte de seus sucessos através do uso de sondas reaproveitadas, mas fracassaram frequentemente quando utilizaram seus próprios gravetos devido a maior frequência de erros de manuseio. O sucesso obtido pelos jovens não-proficientes através do uso de sondas reaproveitadas indica a possibilidade de que o comportamento coespecíficos possa auxiliar a aprendizagem do uso de sondas (i.e. aprendizagem socialmente enviesada). Lonsdorf (2005), por exemplo, observou que os chimpanzés jovens, em suas primeiras tentativas de forrageio de cupinzeiros com uso de ferramentas, utilizavam as sondas que haviam sido previamente abandonadas pelos coespecíficos proficientes nas adjacências ou sobre o cupinzeiro, sendo este um contexto que facilitava a aprendizagem da técnica pelos jovens ingênuos.

Os jovens machos não-proficientes, por vezes, carregaram gravetos até as caixas e manipularam de modo combinado o objeto e a caixa (e.g. bater ou raspar), mas apenas

eventualmente alcançavam sucesso. Haja vista que as fêmeas, que não utilizam sondas, nunca transportaram gravetos até a caixa, então é possível que estes jovens reconhecessem qual objeto utilizar, mas não como utilizar este objeto como sonda (c.f. Macellini et al, 2012, para uma afirmativa similar). O diâmetro da fenda longitudinal nas caixas apresentadas aos macacos em nosso experimento (i.e. diâmetro 01cm) exigia acurácia na inserção das sondas pelos usuários durante as tentativas de alcançar o melaço. A característica da fenda, portanto, pode ter demandado maior controle manual dos indivíduos, sendo uma dificuldade aos jovens não-proficientes durante as tentativas de inserção de sondas. Por exemplo, às vezes observamos os jovens não proficientes inserindo sondas adequadas pela fenda, mas não obtinham sucesso porque seguravam a sonda em sua porção medial e, conseqüentemente reduziam o comprimento da porção inserida da ferramenta. O desempenho dos adultos e alguns jovens machos durante as tentativas de alcançar o melaço demonstram que estes indivíduos conseguiam controlar assertivamente a sonda durante o uso da ferramenta, provavelmente resultado de um longo processo de aprendizagem, anterior ao nosso experimento.

Para alcançar o sucesso durante as tentativas de acessar o melaço por meio do uso de sondas, no mínimo, três habilidades deveriam ser exibidas pelos macacos em nosso experimento: 1) reconhecer e selecionar os objetos adequados para a tarefa, a partir do material disponível no solo ou destacando de uma fonte vegetal; 2) relacionar o objeto com a caixa, especificamente próxima à fenda (i.e. manipulação combinatória); 3) desempenhar o manuseio adequado da sonda. Falótico (2011) também reconheceu estes comportamentos como fundamentais para o desenvolvimento do uso proficiente do uso de sondas pelos macacos durante o forrageio. Em nosso experimento, os jovens não-proficientes transportaram gravetos até a caixa. Portanto, aparentemente reconheciam quais objetos eram adequados para resolver o problema apresentado (1), e

realizaram manipulação combinatória, ou seja, relacionaram os objetos transportados com a caixa (2), mas frequentemente foram inaptos em controlar adequadamente a sonda (3). Observamos um padrão semelhante em uma população semi-livre de macacos-prego (v. Apêndice) na qual os macacos adultos e jovens transportaram objetos até a caixa, mas não utilizavam apropriadamente o objeto como sonda. Um macho adulto, por exemplo, transportou as varetas disponibilizadas pelos experimentadores, mas ao invés de inseri-las pela fenda. Este macaco largava as varetas sobre a tampa e, em seguida, as recolhia, repetindo novamente o comportamento inicial (Cardoso & Ottoni, dados não publicados, v. Apêndice).

A combinação manipulativa é comumente observada em macacos-prego na natureza e em condição cativa (Torigoe, 1985; Frigaszy, Fedigan & Visalberghi, 2004; Resende, Ottoni & Frigaszy, 2008). Embora essa propensão possa facilitar a aprendizagem individual do uso de ferramentas, para se alcançar a proficiência no uso de sondas faz-se necessário que alguns repertórios típicos da espécie (e.g. raspar, bater, morder, quebrar), conflitantes com a proficiência no uso inteligente de ferramenta, sejam inibidos ao longo da experiência (c.f. ajuste de viés fenotípico: Meulen, Seed, Mann, 2013). Por exemplo, em humanos, observa-se grande dificuldade nas crianças em pegar com a colher o alimento em um prato, enquanto que o levar a colher até a boca é exibido de maneira satisfatória. Durante o desenvolvimento do uso de objetos, incluindo ferramentas, as crianças se tornam hábeis primeiramente no uso egocêntrico de ferramentas e demoram mais tempo pra se tornarem proficientes no uso de ferramentas dirigidas ao ambiente (Keen, 2011).

Garber, Brown e Bicca-Marques (2012) observaram que macacos-pregos (*Sapajus nigritus*) de uma população livre não-usuária de sondas retiravam as varetas pré-inseridas em uma caixa-problema iscada com banana que poderia ser acessada

empurrando as varetas disponibilizadas (c.f. Garber & Brown, 2004, para resultados similares com *Cebus capucinus*). Em chimpanzés, Gruber et al (2011) obtiveram resultados similares em um experimento naturalístico no qual os experimentadores disponibilizaram gravetos pré-inseridos em um orifício com mel para uma população não-usuária de sondas. Os macacos do grupo Chicão exibiram o mesmo comportamento com os gravetos pré-inseridos na caixa. Os jovens não-proficientes do grupo Pedra Furada levaram gravetos até a caixa, mas ao invés de inseri-los pela fenda, batiam ou raspavam o graveto contra a superfície da caixa. Os machos adultos, por outro lado, praticamente apenas utilizaram as sondas durante as visitas. Portanto, a proficiência no uso de sonda deve ser exibida somente algum tempo relativamente longo após as primeiras manipulações combinando gravetos com alvos específicos (v. Apêndice). A perseverança em transportar gravetos até a caixa pelos indivíduos não-proficientes deve provavelmente mantida pelos eventuais sucessos obtidos ao longo das tentativas e, também, fomentado pelo comportamento dos coespecíficos dirigidos à caixa. Novamente, os dados de observações sistemáticas sobre o desenvolvimento da manipulação combinatória e uso de ferramentas em macacos do grupo Pedra Furada contribuirão com a compreensão da trajetória de desenvolvimento do uso de sondas e permitirão comparar com a trajetória observada no uso de percutores e outras ferramentas.

O uso de sondas pelos macacos do grupo Pedra Furada deve provavelmente estar presente há tempos na população e, portanto, os macacos já tinham experiência no uso de sondas anterior à realização de nosso experimento. Nosso experimento não permite discernir qual o papel de possíveis mecanismos de aprendizagem socialmente enviesada no transporte de gravetos pelos jovens machos deste grupo (e.g. realce de estímulo ou aprendizagem de propriedades relacionais (*affordances*)/emulação, *sensu* Meulen et al,

2012). A aprendizagem por realce de estímulo/local é a maneira pela qual os macacos ingênuos parecem aprender os comportamentos de forrageio desempenhados pelos coespecíficos de seu grupo, tais como: o que comer (Visalberghi & Adessi, 2003) e como processar alimentos através do uso de percutores (Ottoni, Resende & Izar, 2005; Fragaszy et al, 2013). Embora a aprendizagem por realce de estímulo/local seja menos sofisticada que outras formas de aprendizagem social (e.g. imitação cognitiva), ainda assim é suficiente para produzir tradições quando combinada a aprendizagem por reforço (Matthews, Paukner & Suomi, 2010).

Ressaltamos, porém, que nosso experimento apresentou uma tarefa na qual a posição do aparato era fixa e posicionada a altura do solo, e o alimento era abundante. Entretanto, os recursos explorados pelos macacos do grupo Pedra Furada através do uso de sondas observados situações naturais são oportunistas (e.g. uso de sondas na captura de lagartos) e distribuídos no ambiente (e.g. uso de sondas no forrageio de mel ou cera – v. Falótico, 2011). Portanto, as oportunidades de aprendizagem socialmente enviesadas providas pelos macacos proficientes, e aproveitadas pelos jovens ingênuos, observadas em nosso experimento pode não representar fidedignamente as oportunidades de aprendizagem socialmente enviesadas aproveitadas pelos jovens ingênuos em situações naturais. Um experimento de campo, portanto, poderia ser realizado acompanhando um grupo de forrageio durante um período suficiente (12-24 meses) e instalando em árvores, ao longo de sua rota, pequenos tubos iscados com uma quantidade minimamente compartilhável de mel (e.g. 10-20ml). Os experimentadores decidiriam os locais de instalação destes pequenos tubos em função do sentido e a velocidade de deslocamento do grupo de forrageio, similar ao procedimento empreendido em pesquisas sobre forrageio social e kleptoparasitismo em macacos-prego (e.g. Di Bitetti & Janson, 2001). Os resultados de um experimento deste

tipo poderiam fornecer dados mais fidedignos sobre as oportunidades de aprendizagem encontradas pelos macacos ingênuos no uso de sondas e permitiriam a comparação dessas oportunidades em função do tipo do sítio de uso de ferramenta (i.e. fixo ou imprevisível).

5. CONCLUSÃO

Nosso trabalho é o primeiro a comparar *in situ* o desempenho em uma tarefa que exigiu o uso de sondas pelos macacos-prego de duas populações livres que diferem no conjunto de ferramentas exploradas. Os resultados apontaram diferenças de desempenho durante as tentativas de obter melaço pelos macacos em função das tradições de seu grupo, assim como diferenças comportamentais exibidas por macacos de um mesmo grupo que diferem na habilidade de usar sondas. Os resultados de nosso experimento com macacos-prego, portanto, parecem indicar similaridades com aqueles obtidos em experimentos naturalísticos com chimpanzés de diferentes populações que exploravam diferentes conjuntos de ferramentas. Nestes experimentos, os indivíduos resolveram o problema apresentado utilizando as ferramentas exploradas pelos chimpanzés de suas respectivas populações (Gruber et al, 2009; 2011, 2012).

Em nosso experimento, os macacos do grupo Chicão, reconhecidos pelo uso habitual de percutores, não transportaram objetos até a caixa e, tampouco, utilizaram sondas. Os macacos do grupo Pedra Furada, por sua vez, transportaram pedras e gravetos até a caixa e utilizaram estes objetos como percutores e sondas, respectivamente. Os macacos deste exploram sistematicamente um amplo conjunto de ferramentas, incluindo o uso de sondas e objetos similares são utilizados como ferramenta em diversos contextos. Apesar do que uso de várias ferramentas (e.g. percutores e pedras de escavação) seja disseminado dentre os indivíduos deste grupo,

somente machos utilizam habitualmente sondas. Durante nosso experimento, somente os machos utilizaram sondas, enquanto que algumas fêmeas transportaram pedras até a caixa. Dessa forma, os macacos do grupo Pedra Furada apresentaram tentativas de solução do problema apresentado de acordo com os comportamentos exibidos pelos coespecíficos de mesmo sexo. Os macacos do grupo Chicão, por sua vez, não transportaram objetos e, portanto, esta observação contrariou nossa hipótese inicial que previa que estes macacos tentariam quebrar a caixa através do uso de percutores.

Atribuímos o desempenho exibido pelos macacos diante o problema apresentado em nosso experimento às diferenças no grau de generalização do uso de ferramentas observadas em suas respectivas populações, sendo que o grupo Pedra Furada apresenta uma hipergeneralização do uso de ferramentas, enquanto o uso de percutores pelos macacos do grupo Chicão se mostra mais circunscrita ao processamento de cocos-de-palmeiras e frutos secos de caju. O maior gradiente de generalização exibido pelos macacos do grupo Pedra Furada, por sua vez, pode ser favorecido pelas características do ambiente. Esta proposta está em consonância ao modelo sugerido por Meulen et al (2012), que prediz que a ocorrência do uso complexo de ferramentas seja mais provável em espécies, ou populações, que realizem forrageio extrativo predominantemente no solo (ao invés de realiza-lo preferencialmente no estrato arbóreo) e que são capazes de exibir comportamentos flexíveis (i.e. inteligência) e cuja aprendizagem é influenciada pelo comportamento dos coespecíficos (ver também, van Schaik, Deaner & Merril, 1999).

Em nosso experimento, os macacos machos não-proficientes do grupo Pedra Furada eram os menores dentre os jovens do grupo. Infelizmente, não conhecemos a idade dos macacos e, portanto, classificamos os indivíduos por classes etárias a partir das características corporais dos macacos. Contudo, podemos estimar a partir das

características físicas observadas em campo, e os dados sobre o desenvolvimento do uso de percutores em macacos-prego em condição naturalística (c.f. Resende, Ottoni & Frigaszy, 2008), que os indivíduos apresentem uso proficiente de sondas por volta do 24°-30° mês de vida. Neste período, os macacos já apresentam combinação manipulativa, ou seja, relacionam objetos e superfícies e, portanto, podem iniciar as primeiras tentativas de uso de sondas. O fracasso no uso de sondas muitas vezes decorreu de erros de manuseio da sonda pelo usuário. Aparentemente, a principal dificuldade a ser superada pelos macacos não-proficientes seja o domínio do controle manual da sonda e a inibição de alguns comportamentos característicos da espécie, conflitantes com o uso proficiente de sondas (e.g. bater, raspar, morder). Desse modo, talvez a proficiência no uso de gravetos exija um tempo relativamente longo de experiência a partir das primeiras exibições de manipulação combinatória pelos macacos-prego.

Os macacos do grupo Pedra Furada já tinham experiência no uso de sondas antes da realização de nosso experimento (c.f. Mannu & Ottoni, 2009; Falótico, 2011) e, por isso, é difícil determinar o quanto esta experiência prévia contribuiu para que jovens não-proficientes transportassem gravetos até a caixa. Entretanto, é possível que os jovens não-proficientes tenham aprendido através da ação dos coespecíficos a relação entre carregar gravetos até a caixa e a obtenção de melaço. Em nosso experimento, estes jovens obtiveram vantagens ao utilizarem as sondas reaproveitadas, pois a frequência de sucesso foi maior quando utilizaram estas sondas do que quando utilizaram sondas originais. Dois mecanismos de aprendizagem socialmente enviesada, portanto, poderiam engendrar o transporte de gravetos até a caixa pelos jovens não-proficientes, a saber: *emulação* (v. também aprendizagem de propriedades relacionais, Meulen et al, 2012), pelo qual o observador reconhece o objetivo do comportamento do modelo, mas

não reproduz o movimento observado, ou o processo no qual o observador detecta a consequência, propriedade dinâmicas e relações espaço-temporais entre objetos a partir do comportamento de coespecíficos; e *realce de local/estímulo*, no qual a ação de um coespecífico sobre um aspecto particular do ambiente, ou estímulo, aumenta a probabilidade do observador em interagir com aquele aspecto específico do ambiente ou estímulo (mas sem implicar necessariamente na presença do coespecífico). O transporte de gravetos pelos jovens não-proficientes, portanto, poderia ser resultado da associação entre o tipo de objeto necessário para a tarefa e a obtenção do melaço e, então, o fracasso adviria da inabilidade em controlar apropriadamente a sonda (i.e. emulação), e/ou os macacos poderiam dirigir seu comportamento em relação aos objetos e à caixa devido ao realce de estímulo propiciado pela alteração ambientais (e.g. a presença de gravetos próximos à caixa) decorrente da ação prévia dos coespecíficos na caixa.

Baseado nas observações sobre a influência do contexto social na aprendizagem do uso de percutores por macacos-prego (e.g. Frigaszy et al, 2013), dados experimentais em populações cativas (Visalberghi & Frigaszy, 2004), e no intuito de manter a parcimônia em relação à interpretação do resultados de nosso experimento, sugerimos que o realce de estímulo tenha um papel relevante na aprendizagem do uso de sondas por macacos-prego. Dessa forma, o uso de sondas reaproveitadas pelos jovens não-proficientes do grupo Pedra Furada pode sugerir que as características destas sondas (e.g. presença de melaço em suas extremidades) poderiam aumentar a probabilidade de manipulação combinatória destes objetos com a caixa e, eventualmente, propiciar sucesso na obtenção do melaço no interior da caixa. Os sucessos obtidos de forma não-consistente pelos jovens não-proficientes (que diferiram em relação ao desempenho exibido pelos adultos) poderiam manter estes indivíduos motivados a transportar e realizar as manipulações combinatórias objeto-caixa,

favorecendo a aprendizagem individual. Os dados de observação sistemática dedicados ao desenvolvimento do uso de sondas poderão elucidar o papel dos mecanismos de aprendizagem socialmente enviesada na aprendizagem deste comportamento, assim como experimentos que tentem simular as oportunidades naturais de uso desta ferramenta durante o forrageio.

Finalmente, incentivamos a realização de experimentos de campo que permitam a comparação das habilidades dos macacos em resolver problemas em função de sua respectiva tradição instrumental. Aqui, por exemplo, propomos uma pesquisa que avalie o gradiente de generalização do uso de ferramentas exibido pelos macacos do grupo Chicão e Pedra Furada e sua relação com o desempenho frente a contextos/problemas novos. Nossa hipótese é de que os indivíduos pertencentes a populações que exibam maior flexibilidade (i.e. gradiente de generalização) no uso de ferramentas, e que haja abundância de material que possa ser utilizado como ferramenta, apresentarão melhor desempenho em tarefas que exijam o uso de ferramentas em um contexto novo (e.g. o desempenho do grupo Pedra Furada em nosso experimento). Os resultados deste experimento de campo propiciaria o refinamento do modelo proposto por Meulen et al (2012), no que diz respeito à capacidades intelectivas em primatas.

5.1. Perspectivas futuras de pesquisa

1. Faz-se necessário investigar o desenvolvimento do uso de sondas e outras ferramentas exploradas sistematicamente pelos macacos do grupo Pedra Furada, a fim de compreender: quais fatores afetam a trajetória de desenvolvimento do uso de ferramentas em machos e fêmeas? Qual o papel do contexto social e ecológico na aprendizagem do uso de ferramentas pelos jovens?;

2. Verificação do gradiente de generalização do uso de ferramentas no uso de percutores pelos macacos-prego do grupo Chicão e sua relação com as características do ambiente e a flexibilidade na resolução de problemas novos;
3. Investigar as oportunidades de aprendizagem socialmente enviesada das técnicas de forrageio por jovens ingênuos quando o alvo do uso de ferramentas é uma fonte alimentar distribuída ou fixa.

Bibliografia

- Agostini, I. & Visalberghi, E. (2005). Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus nigrinus*). *American Journal of Primatology*, **65**, 335-351.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis. *Current Anthropology*, **02**, 199-221.
- Alcock, J. (1972). The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, **26**, 464-473.
- Asch, S.E. (1955). Opinions and social pressure. *Scientific American*, **05**, 31-35.
- Baber, C. (2003). *Cognition and Tool Use: forms of engagement in human and animal tool use*. Taylor & Francis, New York, NY, USA.
- Baber, C. (2006). Cognitive aspects of tool use. *Applied Ergonomics*, **37**, 03-15.
- Baird, K.M., Hoffmann, E.R. & Drury, C.G. (2002). The effects of probe length on Fitt's law. *Applied Ergonomics*, **01**, 09-14.
- Beck, S.R., Apperly, I.A., Chappell, J. Guthrie, C. & Cutting, N. (2011). Making tools isn't child's play. *Cognition*, **119**, 301-306.
- Bentley-Condit, V.K. & Smith, E.O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, **147**, 185-221.
- Biro, D., Haslam, M. & Rutz, C. (2013). Tool use as adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 01-08.
- Boesch, C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, **41**, 530-532.
- Boinski, S. (1988). Use of a club by a wild white-faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*). *American Journal of Primatology*, **02**, 177-179.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M. & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PloS Biology*, **11**, 204-2043.
- Byrne, R. & Whiten, A. (1989). *Machiavellian Intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Byrne, R. (1997). The technical intelligence hypothesis: an additional evolutionary stimulus to intelligence? Em: A. Whiten e R. Byrne (eds.): *Machiavellian Intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. Oxford University Press, New York, NY, USA, 1997

- Byrne, R. (2007). Primate Intelligence. Em: W. Henke e I. Tattersall (eds.) *Handbook of Paleoanthropology (vol II): Primate Evolution and Human Origins*, Springer-Verlag, New York, NY, USA, 2007.
- Catania, A.C. (1992). *Learning: 3rd edition*. Prentice Hall, New York, NY, USA.
- Chappel, J. & Kacelnik, A. (2004). Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Animal Cognition*, **07**, 121-127.
- Darwin, C. (1871). The descent of man. Em: E.O.Wilson (ed.): *From so Simple a Beginning*. Norton & Company, New York, NY, USA, 2006.
- Dawson, E.H., Avarguès-Weber, A., Chittka, L. & Leadbeater, E. (2013). Learning by observation emerges from simple associations in an insect model. *Current Biology*, **08**, 727-730.
- de Moraes, P.Z.P.M.R. & Mendes, F.D.C. (2011). Uso de ferramentas para beber água por macacos-aranha (*Ateles* spp.) cativos. Em: J.M.D. Miranda e Z.M.B. Hirano (eds): *A Primatologia no Brasil*, vol 12, Curitiba, PR.
- de Waal, F. & Ferrari, P.F. (2010). Towards a bottom-up perspective on animal and human cognition. *TRENDS in Cognitive Sciences*, **05**, 201-207.
- de Waal, F. (2013). Animal conformists. *Science*, **340**, 437-438.
- Dean, L.G., Vale, G.L., Laland, K.N., Flynn, E. & Kendal, R.L. (2013). *Biological Reviews*, DOI: 10.1111/brv.12053 .
- Deary, I.J., Penke, L., Johnson, W. (2010). The neuroscience of human intelligence differences. *Nature Reviews Neuroscience*, **11**, 201-211.
- Delage, P.E.G.A., Galvão, O.F. (2010). Generalidade da aprendizagem em situações de uso de ferramentas por um macaco-prego, *Cebus apella*. *Psicologia: teoria e pesquisa*, **04**, 687-694.
- di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **01**, 47-56.
- Dindo, M., Thierry, B. & Whiten, A. (2008). Social diffusion of novel foraging methods in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **275**, 187-193.
- Dindo, M., Whiten, A., de Waal, F. (2009). In-group conformity sustains different foraging traditions in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *PloS One*, **11**, e7858.
- Duckworth, R.A. (2009). The role of behavior in evolution: a search for mechanism. *Evolutionary Ecology*, **23**, 513-531.

- Dunbar, R. (2008). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, **05**, 178-190.
- Emery, N.J. & Clayton, N.S. (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, **306**, 1903-1907.
- Falótico, T. & Ottoni, E.B. (2013). Stone throwing as sexual display in wild female bearded female capuchin. *Plos One*, **08**, e79535.
- Falótico, T. (2011). *Uso de ferramentas por macacos-prego (Sapajus libidinosus) do Parque Nacional da Serra da Capivara-PI*. Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- Field, A. (2009). *Descobrendo a estatística usando SPSS*. ArtMed, Porto Alegre, RS.
- Fox, E.A., van Schaik, C.P., Sitompul, A. & Wright, D.N. (2004). Intra e inter-populational differences in orangutan (*Pongo pygmaeus*) activity and diet: implications for the invention of tool-use. *American Journal of Physical Anthropology*, **125**, 162-174.
- Fragaszy, D. & Visalberghi, E. (2004). Socially biased learning in monkeys. *Learning & Behavior*, **01**, 24-35.
- Fragaszy, D., Fedigan, L. & Visalberghi, E. (2004) *The complete capuchin: the biology of genus Cebus*. Cambridge University press, Massachusetts, MA, USA.
- Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E.B. & Oliveira, M. (2004). Wild capuchin monkeys use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, **64**, 359-366.
- Fragaszy, D.M. & Perry, S. (2003). Towards a biology of tradition. Em: S.Perry e D.M. Fragaszy (eds.) *The Biology of Tradition*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA, 2003.
- Fragaszy, D.M., Biro, D., Eshchar, Y, Humle, T., Izar, P. Resende, B. & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 01-10.
- Franz, M. & Matthews, L.J. (2010). Social enhancement can create adaptive, arbitrary and maladaptive cultural traditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **277**, 3363-3372.
- Galef Jr, B. & Giraldeau, L. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, **01**, 03-15.
- Galef Jr, B.G. (2003). ‘Traditional’ foraging behaviors of brown and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). Em: S. Perry, e D.M. Fragaszy (eds.): *The*

Biology of Tradition: models and evidence. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA, 2003.

- Garber, P.A. & Brown, E. (2004). Wild capuchins (*Cebus capucinus*) fail to use tools in an experimental study. *American Journal of Primatology*, **62**, 165-170.
- Garber, P.A., Gomes, D.F. & Bicca-Marques, J.C. (2012). Experimental field study of problem-solving using tools in free-ranging capuchins (*Sapajus nigritus*, formerly *Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, **74**, 344-358.
- Goldenberg, G. (2009). Apraxia and the parietal lobes. *Neuropsychologia*, **47**, 1449-1459.
- Goodall, J. (1964). Tool-using and aimed throwing in a community. *Nature*, **201**, 1264-1266.
- Gruber, T., Muller, M.N., Reynolds, V., Wrangham, R. & Zuberbühler, K. (2011). Community-specific evaluation of tool affordances in wild chimpanzees. *Scientific Reports*, **01**, 01-07.
- Gruber, T., Muller, M.N., Strimling, P., Wrangham, R. & Zuberbühler, K. (2009). Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task. *Current Biology*, **19**, 1806-1810.
- Gruber, T., Potts, K.B., Krupenye, C., Byrne, M., Mackworth-Young, C., McGrew, W.C., Reynolds, V. & Zuberbühler, K. (2012). The influence of ecology of chimpanzee (*Pan troglodytes*) cultural behavior: a case of study of five Ugandan Chimpanzee communities. *Journal of Comparative Psychology*, **04**, 446-457.
- Gruber, T., Singleton, I. & van Schaik, C.P. (2012). Sumatran orangutans differ in their cultural knowledge but not in their cognitive abilities. *Current Biology*, **22**, 2231-2235.
- Hansell, M. & Ruxton, G.D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, **02**, 73-78.
- Haslam, M. (2013). 'Captivity bias' in animal tool use and its implications for the evolution of hominin technology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 01-10.
- Hayashi, M. & Matsuzawa, T. (2003). Cognitive development in object manipulation by infant chimpanzees. *Animal Cognition*, **06**, 225-233.
- Henschel, J.R. (1995). Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib Desert. *Ethology*, **03**, 187-199.

- Hermann, E., Call, J., Hernández-Lloreda, M.V., Hare, B. & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. *Science*, **317**, 1360-1366.
- Heyes, C. (2012). Grist and mills: on the cultural origins of cultural learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **367**, 2181-2191.
- Heyes, M. & Galef Jr, B. (1996). *Social learning in animals: the roots of culture*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Hsu, S. & Wu, S. (1991). An investigation for determining the optimum length of chopsticks. *Applied Ergonomics*, **06**, 395-400.
- Humle, T. & Matsuzawa, T. (2002). Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology*, **03**, 133-148.
- Inoue-Nakamura, N. & Matsuzawa, T. (1997). Development of stone tool use by wild chimpanzées (*Pan Troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, **02**, 159-173.
- Jarry, C., Osiurak, F., Delafuys, D., Chauviré, V. Etcharry-Bouyx, F. & Le Gall, D. (2013). Apraxia of tool use: more evidence for the technical reasoning hypothesis. *Cortex*, **09**, 2322-2333.
- Johnson, E.C. (2007). Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are not neophobic toward novel food with a high sugar content. *American Journal of Primatology*, **05**, 591-596.
- Kaufman, A.B., Butt, A.E., Kaufman, J.C. & Colbert-White, E.N. (2011). Towards a neurobiology of creativity in nonhuman animals. *Journal of Comparative Psychology*, **03**, 255-272.
- Keen, R. (2011). The development of problem solving in young children: a critical cognitive skill. *Annual Review of Psychology*, **62**, 01-21.
- Kendal, R.L., Coolen, I., van Bergen, Y. & Laland, K.N. (2005). Trade-offs in the adaptive use of social learning and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, **35**, 333-379.
- Kenward, B., Rutz, C., Weir, A.A.S. & Kacelnik, A. (2006). Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences. *Animal Behaviour*, **72**, 1329-1343.
- Klein, R.G. (2000). Archaeology and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology*, **01**, 17-36.
- Kohler, W. (1927/1999). *The mentality of apes*. Routledge, New York, NY, USA.

- Kumazawa-Manita, N., Hama, H., Miyawaki, A. & Iriki, A. (2013). Tool use specific adult neurogenesis and synaptogenesis in rodent (*Octodon degus*) hippocampus. *PloS One*, **03**, 01-09.
- Kurzban, R. & Barret, H.C. (2012). Origins of cumulative culture. *Science*, **335**, 1056-1057.
- Laland, K.N. & Hoppit, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology*, **03**, 150-159.
- Laland, K.N. & Janik, V.M. (2004). The animal culture debate. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 542-547.
- Lambert, J.E. (2007). Primate nutritional ecology. Em: C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger e S.K. Bearder (eds.) *Primates in Perspective*, Oxford University Press, New York, NY, USA, 2007.
- Langergraber, K.E., Boesch, C., Inoue, I., Inoue-Murayama, M., Mitani, J.C., Nishida, T., Pusey, A., Reynolds, V., Schubert, G., Wrangham, R.W., Wroblewski, E. & Vigilant, L. Genetic and 'cultural' similarity in wild chimpanzees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 278, 408-416.
- Laska, M. (1996). Taste preference thresholds for associated sugars in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Primates*, **01**, 91-95.
- Laska, M., Sanchez, E.C. & Luna, E.R. (1998). Relative taste preferences for food associated sugars in the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, **01**, 91-96.
- Leadbeater, E. & Chittka, L. (2007). Social learning in insects – from miniature brain to consensus building. *Current Biology*, **16**, R703-R713.
- Lefebvre, L. (2013). Brains, innovations, tools and cultural transmission in birds, non-human primates, and fossil hominins. *Frontiers in Human Neuroscience*, **07**, 01-10.
- Leiguarda, R.C. & Marsden, D. (2000). Limb apraxias: high-order disorders of sensorimotor integration. *Brain*, **123**, 860-879.
- Leroi-Gourhan, A. (1964/1996). *Gesture and speech*. MIT Press, Cambridge, MA, USA.
- Lewin, R. (2004). *Human Evolution: an illustrated introduction*, 5th edition. Willey-Blackwell, Malden, MA, USA.
- Lewis, J.W. (2006). Cortical networks related to human tool use. *The Neuroscientist*, **03**, 211-231.

- Lindshield, S.M. & Rodrigues, M.A. (2009). Tool use in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, **50**, 269-272.
- Lockman, J.J. (2000). A perception-action perspective on tool use development. *Child Development*, **01**, 137-144.
- Lonsdorf, E.V. (2005). Sex differences in the development of termite-fishing skills in the wild chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*, of Gombe national Park, Tanzania. *Animal Behaviour*, **70**, 673-683.
- Lynch-Alfaro, J.W., Boulbi, J.P., Olson, L.E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G., Chiou, K.L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M.T.T, Farias, I., Janson, C.H. & Alfaro, M.E. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, **02**, 272-288.
- Lynch-Alfaro, J.W., Silva Jr, J.S. & Rylands, A.B. (2012). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, **74**, 273-286.
- Macellini, S., Maranesi, M., Bonini, L., Simone, I., Rozzi, S., Ferrai, P.F. & Fogassi, L. (2012). Individual and social learning processes involved in the acquisition and generalization of tool use in macaques. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **367**, 24-36.
- Machado, A. & Silva, F.J. (2003). You can lead an ape to a tool, but...: a review of Povinelli's folk physics for ape: the chimpanzee's theory of how the world works. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, **02**, 267-286.
- MacLean, E.L., Mathews, L.J., Hare, B.A., Nunn, C.L., Anderson, R.C., Aureli, F., Brannon, E.M., Call, J., Drea, C.M., Emery, N.J., Haun, D.B.M., Hermann, E., Jacobs, L.F., Platt, M.L., Rosati, A.G., Sandel, A.A., Schroepfer, K.K., Seed, A.M., Tan, J., van Schaik, C.P. & Wobber, V. (2012). How does the cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal Cognition*, **15**, 223-238.
- Malafouris, L. (2012). Prosthetic gestures: how the tool shapes the mind. *Behavioral and Brain Sciences*, **35**, 230-231.
- Malaivijitnond, S., Lekprayoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S. Cheewatham, C. & Hamada, Y. (2007). Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, **02**, 227-233.
- Mannu, M. & Ottoni, E.B. (2009). The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, **71**, 242-251.

- Maravita, A. & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema). *TRENDS in Cognitive Sciences*, **02**, 79-86.
- Marshall, A.J. & Wrangham, R.W. (2007). Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology*, **28**, 1219-1235.
- Martin-Ordas, G., Call, J. & Colmenares, F. (2008). Tubes, tables, and traps: great apes solve two functionally equivalent trap tasks but show no evidence of transfer across tasks. *Animal Cognition*, **11**, 423-430.
- Massen, C. (2013). Cognitive representations of tool-use interaction. *New Ideas in Psychology*, **31**, 239-246.
- Matthews, L.J., Paukner, A. & Suomi, S.J. (2010). Can traditions emerge from the interactions of stimulus enhancement and reinforcement learning? An experimental model. *American Anthropologist*, **02**, 257-269.
- McGrew, W.C. (1992). *Chimpanzee Material Culture: implications for human evolution*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Mendes, F.D.C., Martins, L.B.R., Pereira, J.A. & Marquezan, R.F. (2000). Fishing with a bait: a note on behavioural flexibility in *Cebus apella*. *Folia Primatologica*, **71**, 350-352.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural Evolution; how Darwinian theory can explain human culture and synthesize the social sciences*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Meulen, E.J.M., Seed, A.M. & Mann, J. (2013). If at first you don't succeed...Studies of ontogeny shed light on the cognitive demands of habitual tool-use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 01-12.
- Meulman, E.J.M., Sanz, C.M., Visalberghi, E. & van Schaik, C.P. (2012). The role of terrestriality in promoting primate technology. *Evolutionary Anthropology*, **21**, 58-68.
- Milton, K. (1981). Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, **03**, 534-548.
- Möbius, Y., Boesch, C., Koops, K., Matsuzawa, T. & Humle, T. (2002). Cultural differences in army ant predation by West African chimpanzees? A comparative study of microecological variables. *Animal Behaviour*, **01**, 37-45.
- Moura, A.C. & Lee, P. (2010). Wild capuchins show male-biased feeding tool-use. *International Journal of Primatology*, **31**, 457-470.

- Moura, A.C. & Lee, P.C. (2004). Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. *Science*, **306**, 1909.
- Moura, A.C.A. (2007). Stone banging by wild capuchin monkeys: an unusual auditory display. *Folia Primatologica*, **78**, 36-45.
- Nisbett, R.E., Aronson, J., Blair, C., Dickens, W., Flynn, J., Halpern, D.F. & Turkheimer, E. (2012). Intelligence: new findings and theoretical developments. *American Psychologist*, **02**, 130-159.
- Nishida, T. (1980). The leaf-clipping display: a newly-discovered expressive gesture in wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, **02**, 117-128.
- Oakley, K.P. (1944). Man the Toolmaker. *Proceedings of the Geologists' Association*, **55**, 115-118.
- Okanoya, K., Tokimoto, N., Kumazawa, N., Hihara, S. & Iriki, A. (2008). Tool-use training in a species of rodent: the emergence optimal motor strategy and functional understanding. *PloS One*, **03**, 01-08.
- Osiurack, F., Jarry, C. & Le Gall, D. (2010). Grasping the affordances, understanding the reasoning: toward a dialectical theory of human tool use. *Psychological Review*, **02**, 517-540.
- Osvath, M. (2009). Spontaneous planning for future stone throwing by a male chimpanzee. *Current Biology*, **05**, R190-R191.
- Otoni, E.B. & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, **17**, 171-178.
- Otoni, E.B., Resende, B.D. & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about other's tool-using skill. *Animal Cognition*, **24**, 215-219.
- Pfaffmann, C. (1964). Taste, its sensory and motivating properties. *American Scientist*, **52**, 187-205.
- Panger, M. (2007). Tool use and cognition in primates. Em: C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger e S.K. Bearder (eds.) *Primates in Perspective*, Oxford University Press, New York, NY, USA, 2007.
- Paquette, D. (1992). Discovering and learning tool use for fishing honey by captive chimpanzees. *Human Evolution*, **03**, 17-20.
- Parker, S.T. & Gibson, K.R. (1979). A developmental model for the evolution of language and intelligence in early hominids. *Behavioral and Brain Sciences*, **02**, 367-408.

- Perry, S. & Frigaszy, D.M. (2003). *The Biology of Tradition: models and evidence*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Perry, S. (2009). Conformism in the food processing techniques of white faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Animal Cognition*, **12**, 705-716.
- Pesendorfer, M.B., Gunhold, T., Schiel, N., Souto, A., Huber, L. & Range, F. (2009). The maintenance of traditions in marmosets: individual habit, not social conformity? A field experiment. *PloS One*, **02**, e4472.
- Piaget, J. (1966/1995). *O Nascimento da Inteligência na Criança*. LTC Editora, São Paulo, SP.
- Povinelli, D.J., Reaux, J.E. & Frey, S.H. (2010). Chimpanzees' context dependent tool use provides evidence for separable representations of hand and tool even during active use within peripersonal space. *Neuropsychologia*, **48**, 243-247.
- Powell, R.W. & Kelly, W. (1975). A method for the objective study of tool-using behavior. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, **24**, 249-253.
- Quallo, M.M., Price, C.J., Ueno, K., Asamizuya, T., Cheng, K., Lemon, R.N. & Iriki, A. (2009). Gray and white mater changes associated with tool-use learning in macaque monkeys. *PNAS*, **43**, 18379-18384.
- Reader, S.M. & Laland, K.N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *PNAS*, **07**, 4436-4441.
- Reader, S.M., hager, Y. & Laland, K.N. (2011). The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, **366**, 1017-1027.
- Renfrew, C. & Bahn, P. (2008). *Archaeology: Theories, Methods, and Practice*. 5th edition. Thames & Hudson New York, NY, USA.
- Resende, B.D., Ottoni, E.B. & Fragaszy, D. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a perception-action perspective. *Developmental Sciences*, **06**, 828-840.
- Roth, G. & Dicke, U. (2005). Evolution of brain and intelligence. *TRENDS in Cognitive Sciences*, **05**, 250-257.
- Santos, L.R., Mahajan, R. & Barnes, J.L. (2005). How prossimian primates represent tools: experiment with two lemur species (*Eulemur fulvus* and *Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, **04**, 394-403.
- Semaw, S., Renne, P., Harris, J.W.K., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Fesseha, N. & Mowbray, K. (1997). 2,5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, **385**, 333-336.

- Shettleworth, S.J. (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Shumaker, R.W., Walkup, K.R. & Beck, B.B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. John Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Silva, F.J., Page, D.M. & Silva, K. (2005). Methodological-conceptual problems in the study of chimpanzee's folk physics: how studies with adult humans can help. *Learning and Behavior*, **01**, 47-58.
- Silva, F.J., Silva, K.M., Cover, K.R., Leslie, M.A. & Rubalcaba, M.A. (2008). Human's folk physic is sensitive to physical connection and contact between a tool and reward. *Behavioural Processes*, **03**, 327-33.
- Sirianni, J. & Vilsaberghi, E. (2013). Wild bearded capuchins process cashew nuts without contacting caustic compounds. *American Journal of Primatology*, **75**, 387-393.
- St. Amant, R. & Horton, T.E. (2008). Revisiting the definition of tool use. *Animal Behaviour*, **75**, 1199-1208.
- Stout, D. & Chaminade, T. (2007). The evolutionary neuroscience of tool making. *Neuropsychologia*, **45**, 1091-1100.
- Stout, D., Toth, N., Schick, K. & Chaminade, T. (2008). The neural correlate of early stone age toolmaking: technology, language and cognition in human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**, 1939-1949.
- Tebbich, S., Seed, A., Emery, N.J. & Clayton, N.S. (2007). Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem. *Animal Cognition*, **10**, 225-231.
- Tomasello, M. & Call, J. (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press, USA.
- Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Torigoe, T. (1985). Comparisons of object manipulation among 74 species of non-human primates. *Primates*, **02**, 182-194.
- van de Waal, E., Borgeaud, C. & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, **340**, 483-485.
- van Schaik, C.P. (2013). The costs and benefits of flexibility as an expression of behavioural plasticity: a primate perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 01-09.

- van Schaik, C.P., Ancrenaz, M., Borgen, G., Galdikas, B., Knott, C.D., Singleton, I., Suzuki, A., Utami, S.S. & Merrill, M. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, **299**, 102-105.
- van Schaik, C.P., Deaner, R.O. & Merrill, M.Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, **06**, 719-741.
- Verderane, M.P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono cerrado/caatinga*. Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- Visalberghi, E. & Adessi, E. (2003). Food for thought: social learning about food in feeding capuchin monkeys. Em: S. Perry, e D.M. Frigaszy (eds.): *The Biology of Tradition: models and evidence*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA, 2003.
- Visalberghi, E. & Fragaszy, D. (2013). The Etho-*Cebus* Project: stone-tool use by wild capuchin monkeys. Em: C.M. Sanz, J. Call e C. Boesch (eds.). *Tool use in Animals: cognition and ecology*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Visalberghi, E. & Limongelli, L. (1995). Acting and understanding: tool use revisited though the minds of capuchin monkeys. Em: A.E. Russon e K.A. Bard e S.T. Parker (eds.) *Reaching into Thought: the minds of the great apes*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Visalberghi, E. & Trinca, L. (1989). Tool use in capuchin monkeys: distinguishing between performing and understanding. *Primates*, **04**, 511-521.
- Visalberghi, E., Adessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E.B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2009). Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*, **19**, 213-217.
- Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E.B., Izar, P., Oliveira, M.G., Andrade, F.R.D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, **132**, 426-444.
- Visalberghi, E., Ottoni, E.B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2005). Terrestriality and tool use. *Science*, **308**, 951.
- Visalberghi, E., Sabatini, G., Spagnoletti, N. & Andrade, F.R.D. (2008). Physical properties of palm fruits processed with tools by wild bearded capuchins (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Physical Anthropology*, **132**, 426-444.

- Visalberghi, E., Sabatini, G., Stammati, M., Adessi, E. (2003). Preferences towards novel foods in *Cebus apella*: the role of nutrients and social influences. *Physiology & Behavior*, **80**, 341-349.
- Want, S.C. & Harris, P.L. (2002). How do children ape? Applying concepts from the study of non-human primates to the developmental study of 'imitation' in children. *Developmental Sciences*, **01**, 01-41.
- Warren, J.M. (1974). Possibly unique characteristic of learning by primates. *Journal of Human Evolution*, **03**, 445-454.
- Wells, J.C.K. & Stock, J.T. (2007). The biology of colonizing ape. *Yearbook of Physical Anthropology*, **50**, 191-222.
- Westergaard, G.C., Lundquist, A.L., Haynie, M.K., Kuhn, H.E. & Suomi, S.J. (1998). Why some capuchin monkeys (*Cebus apella*) use probing tools (and others do not). *Journal of Comparative Psychology*, **02**, 207-211.
- Whiten, A. & Byrne, R. (1997). *Machiavellian Intelligence II: extensions and evaluations*. Cambridge University Press, Massachusetts, MA, USA.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W.C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugyama, Y., Tutin, C.E.G., Wrangham, R.W. & Boesch, C. (1999). Cultures in Chimpanzees. *Nature*, **399**, 682-685.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W.C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugyama, Y., Tutin, C.E.G., Wrangham, R.W. & Boesch, C. (2001). Charting cultural variation in chimpanzees. *Behaviour*, (**11/12**), 1481-1516.
- Whiten, A., Horner, V. & de Waal, F. (2005). Conformity to cultural norms to tool use in chimpanzees. *Nature*, **437**, 737-740.
- Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescinni, S. & Hoper, L.M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation, and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**, 2417-2428.
- Yoo, K., Sohn, W.S. & Jeong, Y. (2013). Tool-use practice induces changes in intrinsic functional connectivity of parietal areas. *Frontiers in Human Neuroscience*, **07**, 01-09.
- Zajonc, R.B. (1965). Social facilitation. *Science*, **3681**, 269-274.
- Zuberbühler, K., Gyax, L., Harley, N. & Kummer, H. (1996). Stimulus enhancement and spread of a spontaneous tool use in a colony of long-tailed macaques. *Primates*, **01**, 01-12.

Apêndice

Desempenho de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em uma tarefa de forrageio após a indução de uso de sondas.

Apresentação geral

Investigamos o desempenho de macacos-prego de uma população semi-livre que aprenderam a utilizar sondas para alcançar o melaço encerrado em uma caixa de acrílico. Esta população serviu inicialmente como teste-piloto da caixa-problema utilizada em nosso experimento com macacos de populações selvagens e as interações dirigidas à caixa-problema serviram para elaborar uma lista de definições operacionais de comportamentos dirigidos à caixa-problema. O experimento aqui descrito foi realizado em paralelo ao experimento realizado com as populações selvagens.

Metodologia

Ambiente e Sujeitos

A população Laranjeiras habita o Parque Municipal Bouganville “A”, em Goiânia, GO, com área aproximada de 18ha (Figura 1A). A população Laranjeiras vem sendo pesquisada desde 2002 (c.f. Rocha, 2003; Nina-e-Silva, 2004; Cardoso, 2008; Lousa, 2012) e não é reconhecida pelo uso habitual de ferramentas de qualquer tipo.

Os macacos-prego da população Laranjeiras são provisionados semanalmente pelos funcionários da Agência Municipal do Meio Ambiente – AMMA, que disponibilizavam uma variedade de frutos e verduras aos animais em uma plataforma no interior da mata. O parque possui uma parte dedicada ao passeio e lazer dos cidadãos ao longo do perímetro do parque. O acesso à mata é proibido aos visitantes por meio de

uma cerca-de-arame que separa a área de preservação e a parte destinada ao lazer. Os macacos dessa população rotineiramente visitam a área de lazer (fora da mata). Nesse momento, é comum encontrar as pessoas oferecendo alimentos aos macacos.

Figura 1A: Imagem por satélite da aérea do Parque Municipal Bouganville A, em Goiânia, GO, onde habitam os dois grupos da população Laranjeiras (16°43'21.21"S; 49°13'38.60"O). Fonte: Google Earth.

A população Laranjeiras foi a primeira a ser investigada e inicialmente serviu como teste-piloto para verificar a qualidade da caixa-problema e verificar os comportamentos emitidos pelos macacos durante as visitas à caixa com o objetivo de elaborar as definições operacionais das variáveis de interesse. Após o encerramento do teste-piloto decidimos iniciar uma etapa de treinamento com o objetivo deliberado de treinar os macacos na solução do problema através do uso de sondas. O treinamento consistiu na realização de um procedimento que mesclava princípios associados à modelagem e encadeamento reverso, amplamente utilizado por analistas do comportamento no treino de novos repertórios e treino de sequências comportamentais complexas, respectivamente. O treinamento desde macacos no uso de sondas era necessário devido à ausência deste comportamento no repertório habitual da população.

A população Laranjeiras, na época do experimento, era formada por 38 indivíduos, distribuídos em dois grupos de macacos-prego (grupo Dom e grupo Look) que, por vezes, sobrepunham suas atividades de forrageio. Os dois grupos de macacos-prego da população Laranjeiras visitavam a área de lazer do parque. Dessa forma, amostramos ao longo do experimento as visitas realizadas pelos indivíduos de ambos os grupos. Na época do experimento, o grupo Dom Pedro era constituído por 18 indivíduos, sendo seis adultos (01 macho e 05 fêmeas), dez jovens machos e dois infantes de sexo indeterminado. Durante a realização do experimento, uma fêmea do grupo Dom deu luz a gêmeos. O grupo Look era constituído por 10 macacos, sendo quatro adultos (01 macho e 03 fêmeas), três jovens machos e três infantes de sexo indeterminado. Um jovem macho e uma fêmea adulta com filhote eram observados em ambos os grupos e, portanto, não pudemos identificar a qual grupo pertenciam esses indivíduos. Um macho adulto desconhecido migrou para o grupo Look, provavelmente vindo de outros grupos que habitam alguma mata adjacente, mas descontinua ao parque.

O experimento foi realizado na área externa à mata (área de lazer) em horários em que não havia muitos visitantes no parque (i.e. entre 8h-16h durante os dias úteis). Os experimentos foram realizados, em média, três vezes por semana e os macacos podiam interagir com o problema por aproximadamente 2h a cada dia de experimento. Todas as visitas e comportamentos emitidos pelos macacos foram filmados pelos experimentadores (Raphael M. Cardoso e Eduarda C. Coutinho).

Material

Utilizamos uma caixa-problema (caixa) idêntica àquela apresentada às populações selvagens durante nosso experimento com os grupos Chicão e Pedra Furada.

Uma filmadora era posicionada a 2,5m em relação à caixa e era operada por um experimentador (i.e. RMC ou ECC).

Procedimento

O experimento foi realizado durante 34 dias, com frequência média de três exposições diárias por semana. A duração diária de exposição à caixa foi de aproximadamente 120 minutos. Os quatro primeiros dias foram dedicados à apresentação da caixa iscada com 400ml de melaço no interior da caixa e posicionada a um metro do solo. Esta etapa teve por objetivo observar a interação dos macacos com a caixa e elaborar uma lista operacional de comportamentos a ser utilizada na pesquisa com as populações selvagens. Após a este período, começamos a etapa de treinamento na resolução do uso de sondas.

Durante o treinamento, disponibilizávamos palitos de plásticos (comprimento = 15cm) pré-inseridas na fenda, sendo que a extremidade que mantinha contato com o melaço possuía um obstáculo que impedia sua remoção completa de dentro da caixa. A porção diretamente manipulável do objeto possuía comprimento igual a 05cm e o restante ficava inserido dentro caixa sendo que 05cm da extremidade ficavam imersos no melaço disponível a uma profundidade de 05-10cm em relação à tampa.

Para ter acesso ao melaço, o macaco deveria puxar o palito pela sua porção manipulável. Após lamber todo o melaço disponibilizado no palito, o alimento só tornava a ficar disponível quando o macaco soltasse ou empurrasse o palito pela fenda em direção ao melaço. Caso o macaco quebrasse o palito, esperávamos que este abandonasse a caixa e, então, recolocávamos novos palitos. A disponibilização exclusiva de palitos presos e pré-inseridos na caixa ocorreu durante quatro dias e, em seguida, começamos a disponibilizar concomitantemente varetas presas e soltas pré-

inseridas na caixa. Após o sexto dia de treinamento, registramos o primeiro uso de sondas exibido por macacos-prego da população Laranjeiras e, então, paramos de disponibilizar palitos presos na fenda da caixa, mas continuamos a disponibilizar três varetas soltas ao redor da caixa como maneira de estimular o uso de sondas. O experimento foi realizado sob estas condições durante 24 dias.

Todas as interações com a caixa foram filmadas e os comportamentos exibidos, quantificados através da análise de vídeos de acordo com as definições operacionais adotado no experimento com as populações selvagens. O critério para o início e encerramento das filmagens obedeceu aqueles descritos no experimento com as populações selvagens. A análise de dados se restringiu aos indivíduos que exibiram transporte de objetos, pois nosso objetivo era de verificar o desempenho desses macacos em função da experiência (i.e. número de visitas).

Resultados

Descrição qualitativa

Os macacos-prego se interessaram pelo problema e inseriram frequentemente a mão pela fenda da caixa. As vocalizações associadas ao alimento eram emitidas com maior frequência nos dois primeiros minutos do experimento e, ao longo do experimento, tendiam praticamente a não ser emitidas após algum tempo. Um macho adulto (LLK) e uma fêmea adulta com filhote (CRG) foram os primeiros a solucionar o problema através do uso de sondas. Estes macacos conseguiram alcançar o sucesso na tarefa utilizando varetas soltas previamente inseridas na fenda pelos experimentadores. Outra fêmea adulta também com filhote (RUI) resolveu o problema utilizando sondas que foram diretamente usurpadas das mãos de CRG. Dois jovens passaram a transportar objetos ao longo do experimento, mas foram praticamente inexistentes os casos em que

o transporte resultou em sucesso. Por exemplo, era comum observar os macacos jovens batendo ou raspando o objeto contra a caixa. O macaco adulto DOM foi o último a alcançar o sucesso na tarefa através do uso de varetas soltas previamente inseridas como sonda. O transporte e uso de sondas ocorreu mesmo após a retirada das varetas.

Os macacos também realizaram modificações nos objetos transportados, sendo que em algumas ocasiões inutilizaram objetos que já possuíam as dimensões apropriadas à solução da tarefa. A fêmea adulta CRG se tornou a mais proficiente e também aquela que foi alvo frequente de usurpação da sonda tanto pelos usuários quanto por parte de macacos jovens não usuários de sondas.

Descrição quantitativa

Os quatro primeiros dias de exposição ao problema resultaram em 1,76h de interações diretas com a caixa distribuídas em 129 visitas realizadas por 16 macacos da população Laranjeiras. Não registramos nenhum transporte de objetos até a caixa e, conseqüentemente, nenhum uso de sondas durante as visitas. Durante os seis primeiros dias da etapa de treinamento, registramos 158 visitas que resultaram em 8h de interações diretas com a caixa, realizadas por 16 macacos. Em 119 visitas, os macacos encontraram a caixa-problema com varetas presas e foram observadas 317 manipulações destas varetas. A inserção das mãos foi o comportamento mais emitido pelos macacos, mas nenhum uso de sondas durante esse período. A tabela 1A apresenta um resumo dos dados observados durante os dez primeiros dias do experimento (observação + treinamento).

A primeira ocorrência de uso de sondas ocorreu pelo macho adulto LKL que utilizou uma vareta solta pré-inserida disponibilizada pelos experimentadores. No mesmo dia, a fêmea adulta CRG, utilizando também uma vareta solta pré – inserida,

exibiu o uso de sondas. Estes dois macacos foram alguns dentre aqueles que exibiram o maior número de manipulações de varetas presas. Após a ocorrência dos primeiros episódios de uso de sondas deixamos de oferecer as varetas presas e passamos a disponibilizar apenas três varetas soltas ao redor da base da caixa. Apesar da disponibilidade das varetas, os macacos buscaram e transportaram objetos naturalmente dispostos no ambiente, pois as varetas eram frequentemente levadas para longe da caixa por alguns macacos.

Tabela 1A: Quadro resumido do total do tempo de visita e os comportamentos exibidos pelos macacos da população Laranjeiras durante as visitas à caixa-problema. Na etapa de treinamento, os macacos realizaram visitas nas quais estavam disponibilizadas varetas presas. a = descrição do total de tempo de visita e os comportamentos exibidos pelos seis sujeitos que exibiram o maior número de manipulações das varetas presas (elencados a partir do total de manipulações realizadas). ♂ = macho; ♀ = fêmea. A = adulto; J = jovem.

Etapa			Total de Visitas	Tempo Total de Visita (em s)	Inserir as mãos	Batucar	Bater/ Sacudir	Manipulação das varetas presas
Linha de Base			129	06367	0213	97	38	–
Treinamento			158	28778	1052	69	01	
Varetas presas disponibilizadas			119	22763	0855	30	00	317
Sujeitos ^a	Sexo	Classe Etária						
LKL ^a	♂	A	009	03352	0318	11	00	089
ANT ^a	♀	A	008	01544	0052	01	00	052
TTM ^a	♀	A	003	02547	0159	03	00	038
CRZ ^a	♂	J	011	02413	0139	03	00	031
CGN ^a	♂	J	006	02413	0013	01	00	019
CRG ^a	♀	A	003	00889	0089	11	00	017
Total Parcial			034	13518	0770	30	00	215

Após a exibição de uso de sondas, apresentamos o problema por mais 23 dias (total = 24 dias; v. Procedimento). Durante o período do experimento, registramos 921 visitas realizadas pelos macacos da população de Laranjeiras. Seis macacos-prego transportaram objetos até a caixa, em dias diferentes de exposição, durante o período do experimento e os vídeos das visitas destes macacos (N = 275 visitas) foram analisados.

Devido à condição naturalística na qual o experimento foi realizado, a frequência e o tempo de visita individual à caixa variaram entre os indivíduos da amostra selecionada (Tabela 2A). A Figura 2A apresenta a média do tempo individual de visita dos macacos que exibiram, ao menos uma vez, o transporte de objetos até a caixa durante o experimento.

Tabela 2A: Frequência individual de visita, tempo total das visitas por indivíduo e os percentiles do tempo de visita. α : macho alfa em seu grupo. n.a. = não se aplica.

Sujeitos	Sexo	Idade	Dias de exposição amostrados	Total de Visitas	Dia da primeira ocorrência de transporte de objetos (dias de exposição transcorridos desde o primeiro uso de sonda)		Tempo de Visita (em s)	Percentiles (em s)		
								25 %	50 %	75 %
LKL ^a	♂	A	16	69	09/02/2011	n.a.	26000	69	222	556
CRG	♀	A	18	83	09/02/2011	n.a.	24100	57	143	395
RVA	♀	A	14	35	11/03/2011	(09)	12000	70	207	467
PNT	♂	J	08	25	11/03/2011	(09)	3800	61	106	152
CRZ	♂	J	10	53	26/02/2011	(06)	4900	34	58	108
DOM ^a	♂	A	06	10	19/03/2011	(12)	4600	34	277	888

Figura 2A: Média do tempo individual de visita (em s) dos macacos da população Laranjeiras que exibiram, ao menos uma vez, o transporte de objetos durante o experimento. LKL (macho adulto: N=69), CRG (fêmea adulta: N=83), RVA (fêmea adulta: N=35), PNT (jovem macho: N=25), CRZ (jovem macho: N=53), DOM (macho adulto: N=10). As barras de erro apresentam um IC de 95% da média.

Os macacos-prego transportaram 526 objetos, distribuídas por 153 visitas realizadas até a caixa (Tabela 3A), mas nem todos os objetos transportados foram utilizados como sonda (223 sondas, ou 42% dos objetos transportados). A Figura 3A apresenta a porcentagem média do número de sondas utilizadas em função da quantidade de objetos transportados por cada indivíduo. Durante as visitas nas quais houve transporte de objetos até a caixa, os macacos utilizaram, em média, menos de 50% destes objetos como sondas (exceto o macho adulto DOM).

Tabela 3A: Frequência individual de visita que houve transporte de objetos e sua distribuição na amostra. α : o macho alfa em seu grupo.

Sujeitos	Sexo	Idade	Total de Visita	Visitas com transporte	Número de objetos			
					Total	Média	mediana	min-máx
LKL ^{α}	♂	A	69	56 (%81)	208	3,0	2.0	00 – 10
CRG	♀	A	83	67 (%80)	211	2,5	1.0	00 – 13
RVA	♀	A	35	15 (%43)	61	1,7	0.0	00 – 11
PNT	♂	J	25	07 (%28)	10	0,4	0,0	00 – 02
CRZ	♂	J	53	03 (%06)	05	0,1	0,0	00 – 02
DOM ^{α}	♂	A	10	05 (%50)	31	3,1	0,5	00 – 16

Figura 3A: Porcentagem do número de sondas utilizadas (barras brancas) em função do número de objetos transportados (barras escuras) por cada indivíduo durante as visitas à caixa-problema. Total de sondas utilizadas/Total de objetos transportados (sondas/objetos): LKL (macho adulto: sondas/objetos=90/208), CRG (fêmea adulta: sondas/objetos=102/211), RVA (fêmea adulta: sondas/objetos=21/61), PNT (macho jovem: sondas/objetos=01/10), CRZ (macho jovem: sondas/objetos=00/05), e DOM (macho adulto: sondas/objetos =12/31).

Quando abordavam as caixas-problemas, os macacos-prego exibiam vários comportamentos. Destacamos quatro classes de comportamentos: a inserção das mãos pela fenda, realizar batucar, bater/empurrar a caixa e uso de sondas. A tabela 4A apresenta os dados gerais referentes aos comportamentos exibidos por cada indivíduo durante as visitas à caixa-problema. Houve uma correlação forte e positiva entre o tempo de duração da visita e o total de comportamentos dirigidos à caixa-problema durante a visita ($r = 0,83$; $N = 275$, $p < 0,001$: bi-caudal), mas não encontramos uma covariação significativa entre o número total de visitas realizadas e o total de comportamentos dirigidos ($\rho = 0,78$; $N = 06$, $p = \text{ns.}$, bi-caudal). Dentre os seis macacos-prego que transportaram objetos até a caixa, apenas dois macacos exibiram maior frequência de uso de sondas em relação a frequência de inserção das mãos. O batucar e o bater/empurrar foram os comportamentos menos exibidos pelos sujeitos.

Tabela 4A: Total de respostas emitidas observadas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego. US = uso de sondas; IM = inserção das mãos; BT= batucar e BE= bater/empurrar. α : macho alfa do grupo.

Sujeitos	Sexo	Idade	Total de Visita	Total de Respostas	Emissão por respostas			
					US	IM	BT	BE
LKL ^{α}	♂	A	69	2413	1063	1276	52	22
CRG	♀	A	83	1864	1168	695	01	00
RVA	♀	A	35	1185	291	883	11	00
PNT	♂	J	25	0144	005	109	15	15
CRZ	♂	J	53	0182	000	173	09	00
DOM ^{α}	♂	A	10	0218	119	098	01	00

A inserção das mãos foi o comportamento mais frequente durante as interações entre os macacos e a caixa (Figura 4A). Embora o uso de sondas pelo macho adulto LKL tenha aumentado ao longo de suas visitas, a inserção da mão também acompanhou

a mesma tendência. Os totais de inserções das mãos e de uso de sondas durante as visitas apresentaram uma correlação negativa e significativa, controlando-se o efeito do tempo de duração da visita ($r = -0,23$; $d.f. = 275$; $p < 0,001$: bi-caudal).

Figura 4A: Soma cumulativa da razão de emissão para cada classe comportamental ao longo das visitas à caixa-problema realizadas pelos sujeitos. Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma acumulada da razão de emissão. Linhas: Vermelha – inserção das mãos; Preta – uso de sonda; Verde – batucar; Lilás = bater/empurar. LKL (macho adulto: N=69), CRG (fêmea adulta: N=83), RVA (fêmea adulta: N=35), PNT (jovem macho: N=25), CRZ (jovem macho: N=53), DOM (macho adulto: N=10).

Destacam-se os gráficos referentes à emissão de comportamentos ao longo das visitas de dois sujeitos, CRG e DOM. A fêmea adulta CRG foi a única a exibir progressivamente o uso de sondas com maior frequência ao longo das visitas realizadas.

O macho adulto DOM inseriu as mãos com maior frequência ao longo de suas vistas, no entanto, durante as últimas visitas observou-se a tendência de aumento no uso de sondas (assumido pelo aumento do ângulo de inclinação da linha azul – v. Figura 4A), enquanto a inserção de mãos deixava de ser emitida (i.e. a linha verde se encontra paralela ao eixo x – v. Figura 4A). Nesses casos, a inversão na frequência de inserção de mãos e uso de sondas ao longo das visitas parece indicar o resultado da aprendizagem individual acerca da resolução do problema.

O uso de sondas foi observado em 118 visitas realizadas pelos macacos que transportaram objetos até a caixa (v. Tabela 5A). Dentre os macacos que transportaram objetos, um sujeito não exibiu uso de sondas (CRZ) e outro (PNT) que, embora tenha transportado objetos em sete visitas, exibiu o uso de sondas em apenas três ocasiões, sendo que em apenas uma das tentativas ocorreu sucesso (Tabela 5A). Os demais macacos utilizaram sondas na maioria das vezes que transportaram objetos e obtiveram sucesso na maioria das vezes que realizaram o uso de sondas. Houve uma correlação fraca e positiva entre a quantidade de objetos transportados que não foram utilizados e a quantidade de objetos que foram utilizados como sondas ($r = 0,26$, $N = 118$; $p = 0,005$). A quantidade de objetos transportados correlacionou moderadamente com o número de fracassos observados durante o uso de sondas, sendo controlado o efeito do tempo de duração da visita ($r = 0,64$; $gl = 117$; $p < 0,001$). A correlação entre os sucessos exibidos pelos macacos e a quantidade de objetos transportados, porém, não se mostrou significativa.

Tabela 5A: Total de visitas com transporte de objetos, total de visitas com uso de sondas e o total de uso de sondas realizadas (que resultaram em sucesso e erros) realizados pelos macacos durante as visitas. % visitas = Visitas com uso de sondas/ Visitas com transporte de objetos. α : macho alfa.

Sujeitos	Visitas com transporte de objetos	Visitas com uso de sondas (% visitas)	Total de uso de sondas	Sucessos (%)	Fracassos (%)
LKL ^{α}	56	48 (%86)	1063	897 (%84)	166 (%16)
CRG	67	49 (%73)	1168	860 (%74)	308 (%26)
RVA	15	13 (%87)	0291	188 (%65)	103 (%35)
PNT	07	03 (%43)	0005	001 (%20)	004 (%80)
CRZ	03	00 (%00)	0000	--	--
DOM ^{α}	05	05 (%100)	0119	087 (%73)	032 (%27)

A figura 5A apresenta a exibição de transporte de objetos utilizados, ou não, como sondas, o sucesso ou fracasso do uso de sondas e emissão de inserção das mãos ao longo das visitas. A soma cumulativa demonstra que esses comportamentos seguiram, em geral, a tendência de serem exibidos continuamente ao longo das visitas. Os macacos levavam objetos até a caixa, mas à ocorrência de transportes de objetos não se seguia necessariamente a utilização como sondas. Ademais, a quantidade de objetos covariou positivamente com o total de erros cometidos durante as visitas.

Figura 5A: Soma cumulativa da razão de emissão para o uso de sondas com sucesso (linha preta contínua: sucesso/uso de sondas); uso de sondas com erros (linha pontilhada: erros/uso de sondas); objetos utilizados como sonda (linha azul: sondas/objetos transportados); objetos transportados não utilizados (linha verde: objetos descartados/ objetos transportados); e inserção das mãos (linha vermelha: inserção das mãos/total de comportamentos emitidos). Eixo X = visitas realizadas durante o experimento. Eixo Y = soma acumulada da razão de emissão. LKL (macho adulto: N=48), CRG (fêmea adulta: N=49), RVA (fêmea adulta: N=13) e DOM (macho adulto: N=05). CRZ não exibiu uso de sondas e PNT exibiu uso de sondas apenas em três visitas. Estes macacos não estão representados no gráfico.

Discussão e Conclusão

Os resultados estão de acordo com o que se esperava de indivíduos que não possuíam histórico de uso habitual de sondas e que foram treinados na resolução do problema. A inserção das mãos foi comumente emitida pelos macacos da população Laranjeiras durante as visitas, tanto por aqueles que nunca utilizaram sondas, quanto pelos seis macacos que transportaram objetos até a caixa. Em contextos naturais, os macacos inserem as mãos em ocos de árvores quando exploram estas cavidades por água ou insetos. Portanto, a predominância na emissão de inserções de mãos pela fenda da caixa-problema era esperada para os indivíduos sem histórico de uso consistente de

sondas, pois é o comportamento funcionalmente associado à obtenção de recursos em situações naturais análogas ao problema de nosso experimento. Os macacos transportavam objetos até a caixa, mas os descartavam na maioria das vezes sem sequer utilizá-los como sondas. A mudança na frequência de uso bem-sucedido de sondas ao longo das visitas sugere que o desempenho dos macacos no uso de sondas é afetado pela experiência.

Bibliografia

- Cardoso, R.M. (2008). O efeito de novidade alimentar e comportamentos associados ao forrageio em um grupo semi-livre de macacos-prego (*Cebus libidinosus*). Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Psicologia, Universidade Católica de Goiás, Goiânia, GO, Brasil.
- Lousa, T.C. (2012). Influências dos alimentos antrópicos no comportamento e ecologia de macacos-prego. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, Universidade de Brasília, Df, Brasil.
- Nina-e-Silva, C.H. (2004). Descrição das atividades de manipulação de um grupo semi-cativo de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no município de Goiânia-GO. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Psicologia, Universidade Católica de Goiás, Goiânia, GO, Brasil.
- Rocha, S.A.S. (2003). Dieta e orçamento de atividades de *Cebus apella* em área urbana. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil.

ANEXOS*

* Apresenta os documentos que autorizaram a pesquisa descrita nesta tese

Ministério do Meio Ambiente - MMA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26549-1	Data da Emissão: 23/02/2011 09:11
Dados do titular	
Nome: Eduardo Benedicto Ottoni	CPF: 035.488.068-30
Título do Projeto: TRADIÇÕES COMPORTAMENTAIS E RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS EM CONTEXTOS DE USO DE FERRAMENTAS POR MACACOS-PREGO (Cebus libidinosus)	
Nome da Instituição : Instituto de Psicologia - Universidade de São Paulo	CNPJ: 63.025.530/0010-03

Cronograma de atividades

#	Descrição da atividade	Início (mês/ano)	Fim (mês/ano)
1	Habituação (Fazenda Boa Vista, Gilbués, PI)	04/2011	04/2011
2	Experimento: Problema I (FBV)	05/2011	07/2011
3	Experimento: Problemas II/III (FBV)	08/2011	10/2011
4	Final da coleta de dados na FBV / Transcrição de dados. Início do acompanhamento do grupo da S. Capi	11/2011	11/2011
5	Transcrição de dados (FBV)	12/2011	12/2011
6	Escolha do Local para o experimento na Serra da Capivara, PI / Habituação do grupo ao pesquisador.	01/2012	01/2012
7	Habituação (Serra da Capivara, PI)	02/2012	02/2012
8	Experimento: Problema I (SC)	03/2012	05/2012
9	Experimento: Problemas II/III (SC)	06/2012	08/2012

De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto.

Observações e ressalvas

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passa da, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	Esta autorização NÃO exime o pesquisador titular e os membros de sua equipe da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade, inclusive do órgão gestor da unidade de conservação estadual, distrital ou municipal, ou do proprietário, arrendatário, possessor ou morador de área dentro dos limites de unidade de conservação federal cujo processo de regularização fundiária encontra-se em curso.
3	Este documento somente poderá ser utilizado para os fins previstos na Instrução Normativa IBAMA nº 154/2007 ou na Instrução Normativa ICMBio nº 10/2010, no que especifica esta Autorização, não podendo ser utilizado para fins comerciais, industriais ou esportivos. O material biológico coletado deverá ser utilizado para atividades científicas ou didáticas no âmbito do ensino superior.
4	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
5	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, bioprospecção e desenvolvimento tecnológico.
6	Em caso de pesquisa em UNIDADE DE CONSERVAÇÃO, o pesquisador titular desta autorização deverá contactar a administração da unidade a fim de CONFIRMAR AS DATAS das expedições, as condições para realização das coletas e de uso da infra-estrutura da unidade.
7	As atividades contempladas nesta autorização NÃO abrangem espécies brasileiras constantes de listas oficiais (de abrangência nacional, estadual ou municipal) de espécies ameaçadas de extinção, sobreexplotadas ou ameaçadas de sobreexplotação.

Outras ressalvas

1	Deve-se devolver os dados a UC.
---	---------------------------------

Equipe

#	Nome	Função	CPF	Doc. Identidade	Nacionalidade
1	Raphael Moura Cardoso	Pesquisador	980.030.461-49	3756695 DGPC-GO	Brasileira

Locais onde as atividades de campo serão executadas

#	Município	UF	Descrição do local	Tipo
1	SAO RAIMUNDO NONATO	PI	PARQUE NACIONAL DA SERRA DA CAPIVARA	UC Federal
2	GILBUÉS	PI	Fazenda Boa Vista	Fora de UC

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 87269136

Página 1/3

Ministério do Meio Ambiente - MMA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26549-1	Data da Emissão: 23/02/2011 09:11
-----------------	-----------------------------------

Dados do titular

Nome: Eduardo Benedicto Ottoni	CPF: 035.488.068-30
Título do Projeto: TRADIÇÕES COMPORTAMENTAIS E RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS EM CONTEXTOS DE USO DE FERRAMENTAS POR MACACOS-PREGO (Cebus libidinosus)	
Nome da Instituição : Instituto de Psicologia - Universidade de São Paulo	CNPJ: 63.025.530/0010-03

Atividades X Táxons

#	Atividade	Táxons
1	Observação e gravação de imagem ou som	Cebus

Material e métodos

1	Método de captura/coleta (Primatas)	Outros métodos de captura/coleta(filmmagem)
---	-------------------------------------	---

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 87269136

Página 2/3

Ministério do Meio Ambiente - MMA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26549-1	Data da Emissão: 23/02/2011 09:11
Dados do titular	
Nome: Eduardo Benedicto Ottoni	CPF: 035.488.068-30
Título do Projeto: TRADIÇÕES COMPORTAMENTAIS E RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS EM CONTEXTOS DE USO DE FERRAMENTAS POR MACACOS-PREGO (<i>Cebus libidinosus</i>)	
Nome da Instituição : Instituto de Psicologia - Universidade de São Paulo	CNPJ: 63.025.530/0010-03

Registro de coleta imprevista de material biológico

De acordo com a Instrução Normativa nº154/2007, a coleta imprevista de material biológico ou de substrato não contemplado na autorização ou na licença permanente deverá ser anotada na mesma, em campo específico, por ocasião da coleta, devendo esta coleta imprevista ser comunicada por meio do relatório de atividades. O transporte do material biológico ou do substrato deverá ser acompanhado da autorização ou da licença permanente com a devida anotação. O material biológico coletado de forma imprevista, deverá ser destinado à instituição científica e, depositado, preferencialmente, em coleção biológica científica registrada no Cadastro Nacional de Coleções Biológicas (CCBIO).

Táxon*	Qtde.	Tipo de amostra	Qtde.	Data

* Identificar o espécime no nível taxonômico possível.

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 87269136

Página 3/3

Diretoria de Áreas Verdes e Unidades de Conservação - DIRUC
Gerência de Proteção e Manejo da Fauna Silvestre - DIRUC-GEFAU

Autorização 001/2012

A Agência Municipal do Meio Ambiente - AMMA, através da Gerência de Proteção e Manejo da Fauna Silvestre - GEFAU, **Autoriza**, Eduardo B. Ottoni e Eduarda Coutinho Carneiro a realizar observação de população de *Cebus libidinosus* (macaco-prego) com fornecimento de uso de ferramentas fornecido (plano anexo) no Parque Bouganville A e Parque Areião..

Dados do Titular:

Nome: Eduarda Coutinho Carneiro CPF – 017.387521-19,

Nome da Instituição: Universidade de São Paulo

Título: Uso de Ferramenta e Resolução de Problemas em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*).

Atividade: Observação direta e coleta de dados.

Equipe autorizada: Eduardo B. Ottoni e Raphael M. Cardoso.

Material e Métodos: colocação de artifício – caixa acrílica com sonda para exploração.

Espécie (s) Utilizada (s) - Táxons: *Sapajus libidinosus* (macaco-prego)

Locais onde a atividade de campo será realizada: Parque Areião e Bosque Bouganville A.

Cronograma de atividades:

12 meses a partir da data de recebimento desta.

Observações e ressalvas:

*A pessoa autorizada quando solicitado por fiscais, por agentes da guarda municipal ou servidor da agência, devidamente identificado, deverá apresentar a autorização de coleta de dados e observação emitida pela AMMA, a referida pesquisa **está dispensada** do cadastro SISBIO – Sistema de Informação em Biodiversidade para efeito de controle das atividades nas UC's, por não contemplar manejo ou qualquer processo de coleta de amostra biológica e/ou captura;

*As divulgações referentes à atividade, objeto desta autorização, deverão citar o nome da AMMA;

* ESTA AUTORIZAÇÃO SOMENTE SERÁ VÁLIDA ACOMPANHADA DA AUTORIZAÇÃO DA GERÊNCIA DE UNIDADES DE CONSERVAÇÃO – GEUNC.

Data da Emissão: 27 de julho de 2012.

Wanessa Caroline Silva de Castro
Biól. Wanessa Carolina S. de Castro

CRBio – 48214/4-D M.736449-3

Chefe da Divisão de Estudos e Pesquisas da Fauna Terrestre

Cristiano Meireles Rocha
Cristiano Meireles Rocha.

Diretor de Áreas Verdes e Unidades de Conservação.