UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

VITOR RODRIGUES LUCCAS

Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigrinus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo

São Paulo
2016

VITOR RODRIGUES LUCCAS

Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigrinus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo

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

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Profa. Patrícia Izar Mauro

**São Paulo
2016**

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTES
TRABALHOS, 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

Luccas, Vitor Rodrigues.

Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigratus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo / Vitor Rodrigues Luccas; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2016.

74 f.

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

1. Organização social 2. Macacos-prego 3. Distância interindividual 4. Mata Atlântica I. Título.

QL775

Nome: Luccas, Vitor Rodrigues

Titulo: Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigrinus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo

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

Aprovado em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, a minha orientada, Dra. Patrícia Izar, por acreditar em mim e no trabalho, desde o projeto até a finalização da dissertação, por estar sempre disposta e de portas aberta para escutar e dar conselhos, e principalmente pela orientação, ensinamentos, confiança e paciência.

A toda minha família e amigos. À minha parceira de vida, Mariana, sem o apoio e ajuda dela nada disso seria possível. E principalmente aos meus pais, Elide e Luiz, por tudo que fizeram, e ainda fazem, visando o melhor para mim e meus irmãos, por servirem de inspiração pela força de vontade, pelo caráter e valores ensinados. Esse trabalho é pra vocês.

Ao companheiro de campo Edipo, pela ajuda, parceria, risadas, conversas e por sempre estar disposto a encarar a coleta dados, embaixo de chuva ou sol. Verdadeira inspiração de valores e humildade.

Ao Lucas, pelas conversas, conselhos e orientação na coleta de dados em campo e entendimento dos macacos-prego, e ao Marcelo, pelas risadas e por toda ajuda na parte de desenvolvimento e delineamento estatístico do projeto de pesquisa.

À Dra. Briseida Resende e Dra. Olívia Mendonça, por terem aceitado fazer parte da banca de qualificação, e pelos importantes comentários, que ajudaram na direção do desenvolvimento do trabalho.

À Gizele Zago, pelas conversas, risadas e ajuda administrativa. À Sonia Maria Caetano de Souza, pela ajuda e orientação nos processos realizados pelo departamento de Psicologia Experimental.

Ao Dr. José Siqueira, pela indicação da excelente metodologia estatística empregada, e pelas valiosas consultorias.

Aos professores do departamento de Psicologia Experimental, pelas aulas, conselhos e aprendizados. Ao Instituto Florestal e José Carlos Maia, que permitiram a realização desta pesquisa no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

Ao CNPQ pela concessão da bolsa de mestrado (130156/2014-0), essencial para a minha sobrevivência durante esta pesquisa.

E por fim, e mais importante, aos macacos-prego do PECB, que “autorizaram” a coleta de dados, sem a presença e contribuição deles nada disso seria possível. Obrigado.

Resumo

Luccas, V.R. (2016). Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Grupos de primatas podem ser caracterizados quanto à organização social, que diz respeito a tamanho, razão sexual e dispersão espaço temporal entre os indivíduos. A dispersão refere-se à distância mantida entre os membros de um grupo social. A variação na distância entre os indivíduos permite ao grupo se adaptar de forma dinâmica à flutuação na distribuição de riscos e recursos no ambiente, e também é uma importante característica de uma dinâmica de fissão e fusão. Trabalhos realizados com macacos-prego em área de Mata Atlântica sugerem que eles podem forragear em subgrupos em resposta à diminuição na oferta e distribuição das fontes de alimento, mas nenhum estudo abordou, de forma quantitativa, a variação na dispersão do grupo, medida como distância interindividual. A presente pesquisa teve o objetivo de investigar a variação temporal da distância entre os indivíduos de um grupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*), e suas relações com o orçamento de atividades, distâncias percorridas e limite de dispersão, em área de Mata Atlântica, o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB). Investigamos as seguintes hipóteses: (1) o comportamento dos indivíduos influencia a variação da distância entre eles, (2) a distância percorrida pelo grupo varia conforme a distância entre os indivíduos e (3) o risco de predação limita a distância máxima mantida entre os indivíduos do grupo. Entre dezembro de 2013 e maio de 2015, foi estudado um grupo de *S. nigritus* composto por quatro adultos, três jovens e um infante. O esforço de campo total foi de 501h01min, totalizando 172h45min de contato com o grupo. Para medir a dispersão, as coordenadas da localização dos dois indivíduos mais distantes entre si foi obtida com auxílio de dois aparelhos de GPS a cada varredura. Uma análise de séries temporais mostrou variação na dispersão do grupo ao longo do tempo, inclusive entre as varreduras, sugerindo uma dinâmica de fissão e fusão fluida. Apesar dessa variação, o grupo teve uma tendência em modular a distância entre os membros da unidade social, voltando sempre a uma medida de tendência central, que foi de 36 metros. Uma análise de função de transferência indicou que o grupo ficou mais disperso quando estava se alimentando de frutos do que em outras atividades. Não houve correlação entre a dispersão e a distância percorrida pelo grupo entre cada varredura. Os resultados obtidos corroboraram a hipótese 1. A distância entre os indivíduos do grupo variou de acordo com o comportamento, aumentando quando os animais estavam se alimentando de frutos, provavelmente como forma de diminuir a competição alimentar. As hipóteses 2 e 3 foram rejeitadas: não houve correlação entre a dispersão dos indivíduos com a distância percorrida pelo grupo, provável resultado de uma estratégia que visa diminuir os custos do deslocamento entre as fontes de alimento de localização já conhecida; também a dispersão do grupo foi maior pela manhã, período de maior risco de predação, e não variou com a atividade de descanso, quando a vulnerabilidade à predação é maior. Provavelmente, o limite de dispersão do grupo está relacionado com a distância de detecção da vocalização de outros indivíduos da unidade social, e não com o risco de predação.

Palavras-chave: organização social, macacos-prego, distância interindividual, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Luccas, V.R. (2016). Temporal variation in capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) group cohesion in Carlos Botelho State Park, São Paulo. Masters dissertation, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Primate groups can be characterized as social organization, with respect to size, sex ratio and spatiotemporal dispersion between individuals. The dispersion refers to the distance maintained between the members of a social group. The variation in distance between individuals allows the group to adapt dynamically to fluctuations in the distribution of risks and resources in the environment, and is also an important feature of the fission and fusion dynamics. Work carried out with capuchin monkeys in Atlantic Forest area suggest that they can forage in subgroups in response to the decrease in the offer and distribution of food supplies, but no study has addressed, in a quantitative manner, the variation in the group dispersion, measured as interindividual distance. This research aimed to investigate the temporal change of distance between individuals of a group of capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*), and their relationship to the activities budget, distances traveled and dispersion limit, in Atlantic Forest area, the Carlos Botelho State Park (PECB). We investigated the following assumptions: (1) the behavior of individuals influences the change of distance between them, (2) the distance traveled by the group varies according to the distance between individuals and (3) the risk of predation limits the maximum dispersion distance between the group members. Between December 2013 and May 2015, a group of *S. nigritus* composed of four adults, three juveniles and an infant was studied. The total field effort was 501h01min, totaling 172h45min of contact with the group. To measure dispersion, the coordinates of the location of the two individuals most distant to each other was obtained in each scan with the employment of two GPS. A time series analysis showed a variation in the group dispersion over time, even between scans, suggesting a fluid fission and fusion dynamic. Despite this variation, the group had a tendency to modulate the distance between the members of the social unit, always returning to a measure of central tendency, which was 36 meters. A transfer function analysis indicated that the group was more dispersed when it was feeding on fruit than in other activities. There was no correlation between the dispersion and the distance traveled by the group between each scan. The results confirmed the hypothesis 1. The distance between the group members varied according to the behavior, increasing when the animals were fed on fruits, probably as a way to reduce food competition. Hypotheses 2 and 3 were rejected: there was no correlation between the dispersion of individuals with the distance traveled by the group, likely by the result of a strategy to reduce the traveled costs between the food sources of known location; also the group dispersal was higher in the morning, period of increased risk of predation, and did not vary with the activity of rest, when the vulnerability to predation is higher. Probably, the group dispersion limit is associated with the vocalization detection distance of others group members, and not tied with the risk of predation.

Keywords: social organization, capuchin monkeys, interindividual distance, Atlantic Forest.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas>).

FIGURA 2 - Mapa do estado de São Paulo com a vegetação do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas>).

FIGURA 3 - (A) imagem do interior da área de estudo, (B) imagem com vista de cima da área de estudo.

FIGURA 4 - Diferenças entre a silhueta dos dois gêneros, à esquerda *Cebus* e a direita *Sapajus* (fonte: Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012).

FIGURA 5 - Distribuição da espécie *Sapajus nigritus*. Fonte de dados: IUCN Red List Data (2015) (www.iucnredlist.org). Mapa: Vitor Luccas.

FIGURA 6 – Imagem à esquerda, macho adulto Dom no PECB. Imagem à direita, indivíduo jovem do grupo CP no PECB. Foto: Vitor Luccas.

FIGURA 7 - Exemplo de uma sequência de sete varreduras, mostrando como foi registrada a posição dos dois indivíduos mais distantes entre si em um grupo de *S.nigritus*, no período entre 2014 e 2015.

FIGURA 8 - Dispersão mínima e máxima de cada dia de contato com um grupo de *S. nigritus* no PECB. O menor valor registrado para a dispersão foi de 5 metros, observado no dia 02/06/2014, e o maior valor registrado foi de 235 metros, observado no dia 30/08/2014.

FIGURA 9 - Frequência da dispersão de um grupo de *S. nigritus* ao longo de todos os dias de contato entre 2014 e 2015. A moda, medida mais repetida, foi de 12 metros, e a média total foi de 36 metros.

FIGURA 10 - Análise de série temporal mostrando a variação da dispersão de um grupo de *S.nigritus* ao longo das 1515 varreduras, registradas durante a coleta de dados da pesquisa entre 2014 e 2015. No gráfico também foi indicada a média da dispersão do grupo, 36 metros, assim como a moda, 12 metros.

FIGURA 11 - Porcentagem de varreduras para cada categoria de comportamento registrado durante todos os dias de contato entre 2014 e 2015 com os indivíduos de um grupo de *S.nigritus*.

FIGURA 12 - Orçamento de atividade do grupo CP no período da manhã (A) e tarde (B), usando somente as varreduras dos dias inteiros de contato.

FIGURA 13 - Gráfico de barras de erro para cada categoria de comportamento, mostrando o intervalo de confiança (95%) e a média da dispersão de um grupo de *S.nigritus* registrada nas varreduras em que o comportamento não foi observado (0 no eixo x), em comparação a média da dispersão do grupo registrada nas varreduras em que o respectivo comportamento foi observado (1.0 no eixo X).

FIGURA 14 - Gráfico de barras de erro mostrando a média da dispersão e intervalo de confiança (95%) de um grupo de *S.nigritus* no período da manhã (38 metros) em comparação à média da dispersão do período da tarde (32 metros).

FIGURA 15 - Histograma de frequência da medida de dispersão de um grupo de *S.nigritus* nos período da manhã e tarde entre 2014 e 2015.

FIGURA 16 - Média da dispersão de todos os dias inteiros de contato (9) de um grupo de *S.nigritus* registrada entre 2014 e 2015.

FIGURA 17 - Linhas mostrando a média da distância entre os indivíduos (dispersão) e da distância percorrida entre cada varredura (scan) de um grupo de *S.nigritus* entre o período de 2014 e 2015.

FIGURA 18 - Dispersão com linha de homogeneidade indicando a ausência de relacionamento entre a dispersão e a distância percorrida entre as varreduras (scans) do mesmo grupo.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Sexo e idade dos indivíduos adultos do grupo Cara Pálida.

TABELA 2 - Esforço de campo, horas de observação do grupo, número de dias que teve pelo menos duas horas de contato com o grupo e número de dias que o grupo foi seguido o dia inteiro.

TABELA 3 - Saída do programa de análise SPSS ver.19, com o valor BIC para o modelo ARIMA (1,0,1).

TABELA 4 - Saída de função de transferência com o preditor frutos, indicando que esse comportamento influencia de forma positiva os valores da medida da distância entre os indivíduos de um grupo de *S.nigritus* no período entre 2014 e 2015.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	14
1.1. Relação entre fatores ecológicos e distância entre membros do grupo em primatas.....	16
1.2. Influência da distância entre os indivíduos do grupo sobre o comportamento social de primatas	18
1.3. Organização social do tipo fissão e fusão em primatas	19
2. ORGANIZAÇÃO SOCIAL E DINÂMICA DE FISSÃO E FUSÃO EM <i>Sapajus nigratus</i>	21
3. OBJETIVOS	22
4. HIPÓTESES	24
5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	25
5.1. Área de estudo	25
5.2. Sujeitos.....	28
5.3. Grupo de estudo	30
5.4. Procedimentos.....	31
5.4.1 Coleta de dados	31
5.4.2 Esforço de campo.....	33
5.4.3 Análise de dados	34
5.4.3.1 Análise de Séries Temporais.....	35
5.4.3.2. Análise de Variância.....	35
6. RESULTADOS	37
6.1. Análise descritiva.....	37
6.2. Série Temporal.....	38
6.4. Função de transferência	42
7. DISCUSSÃO	47
7.1. Relação entre comportamento e distância entre os indivíduos do grupo CP.....	47
7.2. Distância entre os indivíduos e deslocamento do grupo CP	49

7.3. Fatores limitantes da distância máxima entre os indivíduos do grupo CP	51
7.3.1 Variação da distância entre indivíduos e coesão do grupo CP	54
9. CONCLUSÃO.....	56
REFERÊNCIAS	57
ANEXOS.....	72

1. INTRODUÇÃO

A vida em grupo é característica de muitas espécies que evoluíram em ambientes cuja principal pressão de seleção é o risco de predação (Wilson, Knell, Boots & Koch-Osborne, 2003; Verdolin, 2006). Viver em grupo vale a pena quando o benefício de diminuir o risco de predação supera os custos associados à maior coesão e, consequentemente, ao maior contato entre os membros do grupo (Watve & Jog, 1997; Broom, Koenig & Borries, 2009), o que normalmente leva a um aumento na transmissão de doenças (Watve & Sukumar, 1995; Chapman, Gillespie & Goldberg, 2005) e, principalmente, na competição por recursos (Rubenstein, 1978; Vogel 2005).

Em primatas, o modo como os indivíduos que vivem em grupos mantêm a distância entre eles, podendo estar mais próximos um dos outros, coesos, ou mais distantes, dispersos, é considerado um fator importante na organização social (Kappeler & van Schaik, 2002), pois a distância entre os indivíduos reflete, em parte, como os membros do grupo equilibram o balanço entre os custos e benefícios associados à vida em grupo (Dittus, 1988).

Dentre os primatas diurnos, a grande maioria vive em grupos sociais estáveis, independente de passar a maior parte do tempo coeso ou disperso (van Schaik, 1999), com uma organização social que é derivada da combinação de diferentes fatores ecológicos e sociais encontrados em cada ambiente (Chapman & Rothman, 2009). De acordo com Kappeler e van Schaik (2002), a organização social é um aspecto da sociedade que se refere ao tamanho do grupo, à razão sexual dentro dele e à variação da distância entre os indivíduos.

O tamanho do grupo em primatas não humanos é influenciado pelo risco de predação e pela disponibilidade e competição por alimento (Kappeler e van Schaik, 2002). O risco de predação determina o tamanho mínimo do grupo, pois, quanto maior o grupo, maior é a proteção contra o risco de predação; já a competição por alimento intragrupo determina o tamanho máximo do grupo (Bettridge, Lehmann & Dunbar, 2010; Sueur, Deneubourg, Petit & Couzin, 2011). Além disso, o número máximo de integrantes do grupo também depende em grande parte, da capacidade (tamanho) do neocortex da espécie, que é responsável por processar informações referentes às relações sociais

(Dunbar, 1995; Zhou, Sornette, Hill & Dunbar, 2005; Lehman, Korstjens & Dunbar, 2007). O desenvolvimento dessas relações depende da interação entre os indivíduos do grupo, que só pode ocorrer quando a coesão entre os membros da unidade social aumenta, possibilitando o contato entre eles (Grueter, Chapais & Zinner, 2012).

Outra característica da organização social é o número de machos e fêmeas sexualmente maduros presentes no grupo, ou seja, a razão sexual. O número de fêmeas depende, principalmente, do acesso a alimentos de alta qualidade, pois, em comparação aos machos, elas possuem maior gasto energético, proveniente do período reprodutivo (gestação, lactação e cuidado parental) (por ex. McCabe & Fedigan, 2007). A quantidade de recursos a que as fêmeas podem ter acesso está diretamente ligada à competição por alimento, que é influenciada pelo nível de coesão e dispersão do grupo (Item 1.1.). Já a quantidade de machos depende do número e da possibilidade de acesso às fêmeas sexualmente receptivas dentro do grupo (por ex. van Belle & Estrada, 2008; Plavcan, van Schaik & McGraw, 2005).

Como última característica da organização social de primatas, e foco principal deste estudo, a coesão e dispersão referem-se à distância mantida entre os membros de um grupo, incluindo também a sincronia de atividades, que é fundamental para manter a unidade social estável, permitindo a coordenação de comportamentos e tomadas de decisões coletivas (Kappeler & van Schaik, 2002; Sugiura, Shimooka & Tsuji, 2011).

Por uma abordagem socioecológica tradicional, características do sistema social, incluindo a coesão ou dispersão de um grupo, são vistas como típicas da espécie (Strier, 2009). Dessa perspectiva, a distância entre os indivíduos é vista de forma dicotômica, definindo uma sociedade como coesa ou do tipo fissão e fusão (Item 1.3.) (Chapman, Chapman & Wrangham, 1995; Itoh & Nishida, 2007; Sakura 1994). Mais recentemente, Aureli e colaboradores (2008) sugeriram que a distância entre os indivíduos de um grupo pode variar dentro de um contínuo espaço temporal. Grupos ou populações de uma mesma espécie podem apresentar uma variação na distância entre os membros do grupo ao longo do tempo, em resposta à flutuação na oferta de recursos e a mudanças no ambiente social, tornando-se mais coesos ou mais dispersos.

Essa última abordagem será adotada para o desenvolvimento dos próximos tópicos, seguindo a hipótese de que o sistema social de primatas é diretamente afetado pela

variação da distância entre os membros do grupo (dispersão) (Aureli, Schaffner, Asensio & Lusseau, 2012; Chapman & Rothman, 2009).

1.1. Relação entre fatores ecológicos e distância entre membros do grupo em primatas

Assim como outros aspectos da sociedade, a distância entre os membros do grupo em primatas é afetada por variáveis ecológicas, como a flutuação na disponibilidade de recursos (Schrier & Swedell, 2012). Os membros de um grupo ficam mais próximos ou mais dispersos em resposta a mudanças na distribuição, densidade e tamanho das fontes de alimento encontradas em cada ambiente ou estação do ano (Izar, 2004; Hanya & Chapman, 2013). O aumento da coesão, que diminui o risco de predação, intensifica a competição intragrupo por recursos e, indiretamente, pode afetar a distância diária percorrida pelo grupo. Deste modo, como consequência do aumento da competição, a taxa de ingestão de alimento por indivíduo diminui (Rothman, Colin, Chapman & van Soeste, 2011) e, para satisfazer a necessidade energética diária de cada integrante, o grupo acaba percorrendo maiores distâncias na busca por outras fontes de alimento (Dunbar, 1988; Chapman, 1990). A competição por recursos é maior quando o grupo está coeso, porque os indivíduos que ficam perto um do outro percorrem o mesmo trajeto, e acabam visitando as mesmas fontes de alimento (por ex, Jacobs, 2010).

De um modo geral, quando as fontes de alimento no ambiente são escassas, o grupo tende a ficar mais disperso, de modo que agora, cada indivíduo, percorre um trajeto distinto e pode explorar diferentes fontes de alimento, fazendo com que a competição intragrupo por recursos diminua (Chapman et al., 1995; Izar, 2004; Jacobs, 2010). Porém, independentemente da sua distribuição, se a fonte de alimento for grande o suficiente para acomodar todos os indivíduos, ou seja, não pode ser monopolizada pelos membros dominantes (competição direta), o grupo consegue permanecer coeso e, ao mesmo tempo, diminuir a competição intragrupo e o risco de predação (Dunbar 2002; Phillips, 1995; Brown, 2013; Brannstrom & Sumpter, 2005). Quando as fontes de alimento são pequenas, e ocorrem em baixa densidade no ambiente (pouca oferta de alimento), invariavelmente o grupo tem que ficar mais disperso para diminuir a competição por recursos. Quando a densidade dessas fontes pequenas é alta, o grupo pode ficar tanto coeso quanto disperso, com a distância entre os indivíduos sendo regida principalmente pelo risco de predação, dado que o acesso ao alimento, que com o aumento da densidade fica bem distribuído, será

igual para a maioria dos membros do grupo (competição indireta) (Ramos-Fernandes, Boyer & Gomez 2006, Aureli et al., 2008).

Em suma, quando as fontes de alimentos são grandes e/ ou uniformemente distribuídas e abundantes, o grupo tende a ficar mais coeso, porque na ausência da competição por alimento o risco de predação é o principal fator determinante da distância entre os indivíduos (Lehmann, Korstjens & Dunbar, 2007). Como nessa configuração as fontes de recursos não são passíveis de monopolização, cada indivíduo, independente do seu nível hierárquico, terá a mesma oportunidade de acesso ao alimento de alta qualidade (competição indireta) (Lambert, 2012). Já quando as fontes são de tamanhos intermediários e estão agregadas no ambiente, sendo monopolizáveis, o grupo tende a ficar mais disperso, devido ao predomínio da competição direta por esses recursos (Wright & Robbins, 2014).

Além da flutuação na disponibilidade de recursos, o risco de predação também é responsável pela variação na distância entre os indivíduos. O grau desse risco pode variar entre ambientes, inclusive dentro do período de um dia, aumentando nos horários de maior atividade dos predadores (Isbell, 1994; Hill & Dunbar, 1998). Quando o risco de predação no ambiente é considerado baixo (período de menor atividade do predador), a distância entre os indivíduos tende a aumentar, ficando o grupo mais disperso, levando a diminuir a competição por recursos, visto que agora os indivíduos podem explorar diferentes fontes de alimento (Verdolin, 2006). Ao contrário, na presença ou no período de maior atividade dos predadores, os indivíduos tendem a ficar mais próximos uns dos outros, aumentando a coesão do grupo, número de vigias e a sensação de proteção (Hirsch, 2002; Treves, 2000; Boinski, 2000).

Entre os fatores ecológicos listados, a distribuição e a oferta das fontes de alimento no ambiente são os principais responsáveis pela mudança na distância entre os indivíduos do mesmo grupo ao longo do tempo, não só para primatas, como para outras espécies de mamíferos, por exemplo, morcegos (Kerth & König, 1999), golfinhos (Connor, Wells, Mann & Read, 2000), elefantes (Archie, Moss & Alberts, 2006; Wittemyer, Wells, Mann & Read, 2005) e hienas (Holekamp, Cooper, Katona, Frank & Smale, 1997), sendo o risco de predação considerado um fator secundário (Boinski, 1999; Wittemyer, Douglas-Hamilton & Getz, 2005; Sanders, Fischhoff, Dushoff & Rubenstein, 2007).

1.2. Influência da distância entre os indivíduos do grupo sobre o comportamento social de primatas

Assim como os fatores ecológicos (Item 1.1.), fatores sociais também exercem influência direta e indireta sobre a distância entre os indivíduos de uma unidade social (van Schaik, 1999). Essa distância também muda conforme o tamanho do grupo (número de indivíduos): quando grande, os indivíduos tendem a ficar mais dispersos, diminuindo a competição intragrupo por alimento (Chapman et al., 1995). Conforme Lehmann e Dunbar (2009) grupos grandes de primatas também ficam mais dispersos porque os indivíduos preferem desenvolver, ou focar, as relações sociais com somente alguns parceiros, ficando mais próximos de poucos indivíduos, em vez de desenvolver uma relação com cada integrante do grupo. O contrário seria esperado para grupos pequenos, em que é desenvolvida uma relação entre a maioria dos membros do grupo, que ficam mais próximos (coesos) por causa da constante interação entre eles.

O desenvolvimento dessas relações também é influenciado pela distância entre os indivíduos, sendo que o grupo precisa ter uma coesão mínima a fim de proporcionar alguma forma de contato ou comunicação entre os membros do grupo, permitindo uma interação entre eles (Conradt & Roper, 2005; Sugiura et al., 2011). O contato é necessário porque as relações são construídas ao longo do tempo, e dependem do tipo e da quantidade de interações, afetivas ou agonísticas, que cada indivíduo tem com o outro (Hinde, 1983).

Mas, em algumas situações, uma maior coesão pode causar um efeito contrário ao mencionado acima (maior contato social dentro do grupo), dado que uma menor distância entre os membros do grupo, assim como uma baixa oferta de recursos, pode causar um aumento na competição intragrupo (Item 1.1.). Isso faz com que os indivíduos gastem uma maior porcentagem do orçamento de atividade (tempo gasto em cada comportamento) no deslocamento e forrageamento (busca por alimento), e conseqüentemente, passam menos tempo engajados, mesmo quando coesos, em comportamentos de cunho social (Dunbar, 1991).

É importante que os indivíduos do grupo tenham uma porcentagem do orçamento de atividade voltado para os comportamentos sociais, como catação, brincadeira e cuidado parental, visto que esses comportamentos são considerados como mecanismos de coesão, pois através deles são construídas relações afiliativas, e também são, em parte,

responsáveis por manter a unidade social estável, evitando uma divisão permanente do grupo (Dunbar, 2009; Pavelka, 2011).

Todavia, há outras hipóteses para explicar o aumento na coesão do grupo em primatas que não estejam obrigatoriamente relacionadas à socialização ou diminuição do risco de predação (Schreier & Swedell, 2012). Por exemplo, em ambientes onde a competição entre grupos por recursos é grande, os indivíduos dominantes, em especial as fêmeas, ficam mais tolerantes para com os subordinados (Chancellor & Isbell, 2009), mantendo o grupo mais estável e coeso. A hipótese é que as fêmeas dominantes precisam de apoio dos indivíduos subordinados para defender as fontes de alimento contra outros grupos.

A variação da distância entre os indivíduos do grupo também pode afetar de diferentes formas cada nível hierárquico (van Noordwijk & van Schaick, 1987; Vogel, 2005). Normalmente, o aumento da dispersão do grupo traz um benefício, em especial, para os indivíduos de baixo nível hierárquico, devido à diminuição da competição direta por alimento (Brannstrom & Sumpter, 2005; Hirsch, 2007; Snaith & Chapman, 2007). Por outro lado, o aumento da coesão traz uma vantagem para os membros dominantes, que se beneficiam dos recursos encontrados pelos subordinados, já que a maior coesão facilita o monitoramento social entre os indivíduos (Rose, 1998; Hirsch, 2002).

A possibilidade de mudar a distância entre os indivíduos do mesmo grupo ao longo do tempo fornece a flexibilidade necessária para que os indivíduos se agrupem quando os benefícios da socialização forem altos (Takahata, Suzuki, Okayasu & Hill, 1994; van Schaik, 1999; Connor et al., 2000; Wittemyer et al., 2005) e, ao mesmo tempo, mantenham o tamanho do grupo e a distância entre os indivíduos os menores possíveis em resposta às pressões ecológicas e sociais (Dunbar, 2002).

1.3. Organização social do tipo fissão e fusão em primatas

Algumas espécies apresentam uma organização social na qual o grupo frequentemente se subdivide em subgrupos, cujo tamanho (número de indivíduos), composição e distância entre eles podem variar ao longo do tempo (Chapman, 1990; Kappeler & van Schaik, 2002). O pioneiro de trabalhos específicos sobre esse tipo de organização foi Kummer (1968) que, estudando babuínos (*Papio hamadryas*), observou

que a formação de subunidades de forrageamento pelo grupo era constante e seguia um padrão. Ele caracterizava esse tipo de organização como uma estratégia de adaptação ecológica do grupo.

Tradicionalmente, esse tipo de organização social era visto como uma categoria social denominada fissão e fusão, considerando-se, ainda, que esse tipo de organização seria típico de espécies de primatas que vivem em ambientes com baixo risco de predação, permitindo uma maior dispersão entre os subgrupos e, conseqüentemente, diminuindo a competição intragrupo por recursos (van Schaik, 1989). Essa visão sobre esse tipo de organização começou a mudar a partir do trabalho de Aureli e colaboradores (2008), que sugere que a organização social do tipo fissão e fusão é dinâmica, que pode ser fluida ou não, e que a formação de subgrupos e a distância entre eles pode variar dentro de um período de tempo.

Ainda conforme os autores, esse tipo de sociedade é considerada pouco fluida se o grupo permanece coeso a maior parte do tempo, ou quando forma subgrupos estáveis, em que cada subunidade é normalmente composta pelos mesmos indivíduos. Por outro lado, a sociedade é dita fluida quando a distância entre os indivíduos do grupo varia ao longo do tempo, e forma subgrupos de diferentes tamanhos e composição. Independentemente da abordagem, a possibilidade de alterar a distância entre os indivíduos é a principal característica que confere a uma organização social com dinâmica de fissão e fusão fluida, a capacidade de ajustar os custos e benefícios da vida em grupo (Amici, Aureli & Call, 2008; Ramos-Fernández & Morales, 2014).

A fluidez desse tipo de organização social pode ser considerada como um reflexo da flutuação de recursos do ambiente, assim como também pode estar atrelada a fatores sociais (razão sexual e tamanho do grupo), e ambos influenciam e são influenciados pela distância entre os indivíduos (Chapman & Rothman, 2009; Aureli et al., 2012).

A coesão ou dispersão do grupo em primatas varia conforme o contexto ecológico e social, que influencia o comportamento de cada indivíduo, e conseqüentemente, a organização social do grupo, que por causa desses fatores, não pode ser considerada uma característica espécie-específica, mas sim determinada pelas variações socioecológicas que atuam sobre cada população (Lehman et al., 2007; Majolo, Bortoli, Vizioli & Schino, 2008; Strier, 2009).

2. ORGANIZAÇÃO SOCIAL E DINÂMICA DE FISSÃO E FUSÃO EM *Sapajus nigrurus*

Até recentemente, acreditava-se que as populações do gênero *Sapajus* formavam apenas grupos coesos, não mudando a distância entre os membros do grupo ao longo do tempo, cujos indivíduos andavam próximos a maior parte do tempo, no sentido de sincronia de atividade, e não formavam subgrupos (Pinto, Costa, Strier & Fonseca, 1993; Di Fiore & Rendall, 1994; Janson, 1998).

Esse panorama começou a mudar quando Izar (2004), estudando macacos-prego (*Sapajus nigrurus*) no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma área de Mata Atlântica, localizado no estado de São Paulo, no período de junho de 2001 a dezembro de 2002, notou que os indivíduos de um grupo inicialmente definido como coeso, ao enfrentarem uma redução drástica na oferta de frutos maduros, passaram a forragear de forma solitária ou em subgrupos cuja composição de indivíduos era variada. Segundo a autora, essa mudança na organização social foi predecessora à fissão permanente do grupo original, levando à formação de vários grupos distintos.

Posteriormente, o estudo realizado por Nakai (2007) com a mesma população de *S. nigrurus* do Parque Estadual Carlos Botelho, mostrou que esses primatas possuem uma organização social do tipo fissão e fusão fluida, formando subgrupos que mudam de tamanho e composição ao longo do tempo, podendo ser do tipo multi-macho/multi-fêmea, com preferência de associações entre indivíduos do mesmo nível hierárquico (no que concernem os machos, dada a ausência de dominância entre as fêmeas). Lynch (2007), estudando outra população de *S. nigrurus*, também localizada em uma área de Mata Atlântica, na Estação Biológica de Caratinga, teve resultados parecidos com o estudo de Nakai (2007), revelando que as características de uma organização social do tipo fissão e fusão fluida não são exclusivas dos macacos-prego do PECB.

Comparando duas populações de macacos-prego, uma encontrada na Mata Atlântica e outra no ecótono Cerrado/Caatinga, Izar e colaboradores (2012) sugeriram que a organização do tipo fissão e fusão em populações do gênero *Sapajus* é derivada, principalmente, da flutuação na oferta e distribuição das fontes de alimento no ambiente, que consequentemente, afeta a distância entre os indivíduos. Durante períodos ou em

ambientes em que a oferta desses recursos é baixa, os grupos de macacos-prego normalmente ficam mais dispersos, passando mais tempo nos comportamentos de deslocamento e forrageamento, e também percorrem grandes distâncias a fim de encontrar uma quantidade de alimento necessário para suprir suas necessidades energéticas (Presotto & Izar, 2010; Izar et al., 2012).

Os macacos do gênero neotropical *Sapajus* também se deslocam por maiores distâncias para encontrar árvores de dormida (local onde descansam de um dia para o outro) com grandes copas e mais alimento, o que proporciona uma maior coesão do grupo durante o descanso, e maior proteção contra o risco de predação durante a noite (momento em que estão dormindo) (Di Bitteti, Vidal, Baldovino & Benesovsky, 2000; Fogaça, 2009).

Embora venham sendo realizados estudos sobre diferentes características da dinâmica de fissão e fusão, eficiência no deslocamento, variação na composição e tamanho dos subgrupos, não apenas com primatas, mas também com outros mamíferos, ainda há poucos trabalhos que estudam de forma mais específica (quantitativa) a relação entre a variação da distância entre os indivíduos (coesos ou dispersos) com o comportamento e distância diária percorrida por eles (Aureli et al., 2008; Nakai, 2007; Connor et al., 2000).

O gênero *Sapajus* é um alvo interessante para esse tipo de pesquisa porque possui uma grande flexibilidade de comportamentos, como uso de ferramentas e a capacidade de usar fontes alternativas de alimento, como bromélias, conferindo a habilidade de se adaptar a diferentes ambientes (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Visalberghi, Fragaszy, Izar & Ottoni, 2005). Estudar a variação da distância entre os indivíduos de um grupo de macacos-prego pode ajudar a entender como eles respondem a alterações observadas nos fatores sociais e ecológicos encontrados em cada ambiente, e como o seu repertório de comportamento e organização social se adapta a essas mudanças.

3. OBJETIVOS

Esta pesquisa teve por objetivo principal investigar se um grupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*), localizado em uma área de Mata Atlântica, no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), apresenta uma variação temporal na dispersão interindividual em função

dos períodos do dia e do orçamento de atividades dos indivíduos de um grupo. Na mesma área, estudos de longo prazo com grupos de *S. nigritus* vêm sendo conduzidos pela Dra. Patrícia Izar, desde 2001, e a presente pesquisa pretendeu ampliar o quadro de informações e dados que se tem sobre a população de macacos-prego que habitam regiões de Mata Atlântica.

Em sua dissertação de mestrado, Nakai (2007) estudou a dinâmica de fissão e fusão em dois grupos na mesma área (PECB): grupo Pimenta, na época composto por 21 indivíduos, e o grupo Laranja, composto por 17 indivíduos. A autora estudou diferentes aspectos característicos desse tipo de organização social, como variação na composição e tamanho dos subgrupos formados. Lynch (2007), também pesquisando um grupo *S. nigritus* em uma área de Mata Atlântica, na Estação Biológica de Caratinga, estudou como o padrão da formação de subgrupos é influenciada pela flutuação na oferta de alimento de alta qualidade no ambiente.

Os resultados obtidos nas duas pesquisas sugerem que os grupos de *S. nigritus* que vivem no bioma Mata Atlântica apresentam uma dinâmica de fissão e fusão altamente fluida, influenciada pela distribuição de fontes de alimento de alta qualidade (frutos e sementes) e competição intragrupo por esses recursos. Apesar desses resultados, a variação da distância entre os indivíduos do grupo, importante característica na organização social de primatas, ainda não foi estudada de forma mais aprofundada (quantitativa).

Algumas pesquisas definem um grupo de primatas como coeso ou dispersos fazendo uma relação entre a variação na composição de membros e tamanho dos subgrupos formados (Sakura, 1994; Chapman *et al.*, 1995; Itoh & Nishida, 2007), mas essa não é uma informação precisa, ainda é necessário estudar qual é a medida quantitativa da coesão ou dispersão do grupo, assim como sua amplitude e a possível variação ao longo do tempo.

Esta pesquisa procurou, então, responder às seguintes questões: (I) A distância entre os indivíduos do grupo de *S. nigritus* estudado apresenta alguma variação ao longo do tempo? (II) Se a resposta for sim, qual é a amplitude dessa variação do grupo entre as varreduras (5 minutos) e diferentes períodos do dia (manhã e tarde)? (III) As diferentes categorias de comportamento registradas pelos indivíduos estão relacionadas com a coesão ou dispersão do grupo? (IV) Existe um fator limitante da dispersão máxima do grupo?

Para tanto, os objetivos específicos deste trabalho foram: (I) Caracterizar a coesão e dispersão, entendida como a distância entre os membros de um grupo de *S. nigritus* no PECB; (II) Analisar se o comportamento dos indivíduos influencia a distância entre eles, fazendo com que o grupo fique coeso ou disperso; (III) Analisar se a variação da distância entre os indivíduos pode interferir na distância percorrida e velocidade de deslocamento do grupo; (IV) Analisar se a distância máxima de dispersão do grupo é limitada pelo risco de predação.

4. HIPÓTESES

Nessa pesquisa foram testadas as seguintes hipóteses:

1 – O comportamento dos indivíduos influencia a variação da dispersão do grupo.

Previsão: De acordo com esta hipótese, espera-se observar uma medida da dispersão máxima do grupo diferente para cada categoria de comportamento. Indivíduos forrageiam mais distantes entre si devido à competição por recursos alimentares, principalmente distribuídos de forma agregada (Janson, 2007), enquanto ficam mais próximos no descanso, para aumentar a proteção contra predadores (Fogaça, 2009; Aureli et al., 2012).

2 – A distância percorrida pelo grupo varia conforme a dispersão do grupo.

Previsão: De acordo com esta hipótese, espera-se que a distância percorrida pelo grupo seja maior quando ele estiver mais coeso, pois, o aumento da competição intragrupo por recursos, faz com que o grupo precise se deslocar mais para encontrar um maior número de fontes de alimento (Dias & Strier, 2003; Asensio et al., 2009).

3 – O risco de predação limita a distância máxima mantida entre os indivíduos do grupo.

Previsão: A flutuação na oferta de recursos no ambiente é o principal fator responsável pela variação da distância entre os indivíduos (Izar, 2004; Hanya & Chapman, 2013), porém, o risco de predação pode ser considerado como um fator limitante da

distância máxima mantida entre eles (Bowler & Bodmen, 2009; Aureli et al., 2012). O aumento da dispersão do grupo diminui a proteção contra o risco de predação e pode afetar a manutenção da estabilidade e sincronia de atividade entre os membros da unidade social (Chapman et al., 1995; Conradt & Roper, 2005; Meunier, Leca, Deneubourg & Petit, 2006; Jacobs, 2010). Assim, espera-se que nos períodos de maior atividade dos predadores, o grupo fique mais coeso ao executar, por exemplo, os comportamentos de deslocamento, descanso e forrageamento (Majolo et al., 2008), e fique mais disperso nos períodos de menor atividade dos predadores (Pavelka, 2011).

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1. Área de estudo

A pesquisa foi realizada no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), que é um dos três parques que, juntos, formam o maior remanescentes de Mata Atlântica contínua do Brasil, totalizando mais de 1200 Km² de área protegida. A área deste é de 380 Km², e fica localizado entre os municípios de São Miguel do Arcanjo, Tapiraí, Sete Barras e Capão Bonito, na região sudoeste do Estado de São Paulo, entre as coordenadas 24° 06' 55" e 24° 14' 41" S e 47° 47' 18" e 48° 07' 17" O (Figura 1). O relevo da região do parque é caracterizado pelo Domínio de Mares de Morros, composto por morrotes, morretes e morros paralelos, e a coleta de dados foi realizada na região mais elevada do parque, no núcleo São Miguel Arcanjo, que possui altitudes de 750 a 940 metros (Instituto Florestal, 2008). Além disso, a área ainda possui uma grande rede hidrográfica, composta por riachos e grotas, decorrente da sua geografia que recebe chuvas de relevo nestas áreas de morros (Ab'Saber, 2003).

A maior parte da vegetação do PECB é caracterizada por uma floresta de mata primária, ou seja, não perturbada, mas, mesmo assim, possui alguns trechos de vegetação secundária (Dias, Custódio Filho, Franco & Couto, 1995).

Figura 1. Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.ffflorestal.sp.gov.br/mapas>).

Custódio Filho e colaboradores (1992) identificaram no PECB 176 espécies arbóreas, estimando que esse número possa chegar a um total de 250 espécies, dessas, estão distribuídas em 51 famílias. A fitofisionomia é definida como “Floresta Latifoliada Pluvial Tropical” (Figura 2), composta por espécies arbóreas que possui grandes copas (Figura 3), e as famílias de espécies vegetais mais representativas na área são: Myrtaceae, Palmae, Lauraceae e Olacaceae (Negreiros et al., 1995; Dias, 2005; Presotto, 2009). A média de precipitação anual varia de 1700 a 2400 mm. No período de maior precipitação, que é entre os meses de setembro e março, com uma temperatura média de 22°C (Izar et al., 2012), é observada uma maior disponibilidade de frutos, que estão concentrados em fontes agrupadas, que não são amplamente distribuídas pelo ambiente (Presotto, 2009). Por causa da sua localização e fitofisionomia, o PECB não apresenta déficit hídrico, mas ocorre diminuição da pluviosidade entre os meses de abril a setembro e com uma temperatura média de 15°C, nesse período, o principal item alimentar consumido pelos *S. nigritus* é invertebrados e folhas de bromélia, que possuem uma ampla distribuição e disponibilidade na área de estudo (Aguiar, 2003; Izar, 2004; Dias & Couto, 2005).

Figura 2. Mapa do estado de São Paulo com a vegetação do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.ffflorestal.sp.gov.br/mapas>).

Figura 3. (A) imagem do interior da área de estudo, (B) imagem com vista de cima da área de estudo. Fotos: Vitor Luccas, 2014.

O estudo de Izar (2004) mostrou que a densidade demográfica de macacos-prego no PECB é baixa (2.3 indivíduos/Km²), se comparada a outras regiões, como no Parque Nacional do Iguazú, localizado na Argentina (16 indivíduos/Km²) (Di Bitetti, 2000), provavelmente consequência da baixa disponibilidade de frutos, que afeta de forma considerável a densidade das populações de primatas (Marshall & Leighton, 2006). Ainda segunda a pesquisadora, o risco de predação no PECB é baixo, por que ao longo da coleta

de dados, foram registradas poucas vocalizações de alarme, indicando a presença de um possível predador, que na região, possuem algumas espécies, como por exemplo, onça-parda (*Puma concolor*), onça-pintada (*Panthera onça*), e o gavião-pega-macaco (*Spizaetus tyrannus*), além da jaquatirica (*Leopardus pardalis*) e da irara (*Eira barbara*), além dessas espécies da fauna local, em relação a primatas, ainda são encontrados no PECB o bugio (*Alouatta fusca*), mono-carvoeiro ou muriqui (*Brachyteles arachnoides*) e o macaco-prego (*Sapajus nigritus*).

5.2. Sujeitos

O gênero *Cebus* recentemente foi dividido em dois gêneros: *Cebus* e *Sapajus* (Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012). Para Lynch-Alfaro e colaboradores (2012), os dois gêneros diferem em sua morfologia, ecologia e comportamento, indicando que cada gênero possui uma filogenia diferente, além disso, para a diferenciação, foram realizados estudos moleculares.

Atualmente, após a divisão proposta, o gênero *Sapajus* é representado pelas seguintes espécies: *S. apela*, *S. flavius*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosos*, *S. cay*, *S. nigritus*, *S. robustus* e *S. xanthosternos*.. Ainda segundo os autores, as principais diferenças morfológicas entre os gêneros, é que *Sapajus* possui um corpo mais robusto e apresenta um “topete” na cabeça, enquanto o gênero *Cebus* tem um corpo mais esguio e não possui um topete na cabeça (Figura 4).

Figura 4. Diferenças entre a silhueta dos dois gêneros, à esquerda *Cebus* e a direita *Sapajus* (fonte: Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012).

A espécie *S. nigritus* ocorre restritamente em áreas de Mata Atlântica localizadas nas regiões sul e sudeste do Brasil (estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e no noroeste da Argentina (Figura 5). É caracterizada pela cor marrom bem escura, com a face branca contrastando com o restante do corpo e tufo bem evidentes (Rylands, Kierulff & Mittermeier, 2005; Fragaszy et al., 2004). Além disso, também apresenta dimorfismo sexual, sendo que os machos possuem um tamanho corpóreo maior que o das fêmeas, e entre as populações, pode haver diferença na cor da pelagem entre os indivíduos, indo do castanho claro a um tom mais escuro, quase preto (Silva Jr, 2001).

Assim como todas as espécies do gênero *Sapajus*, *S. nigritus* é um primata que tem como base da sua dieta alimentar frutos e artrópodes terrestres, mas, no geral, é considerado generalista, e em período de escassez desses alimentos, podem adotar uma dieta baseada em sementes, folhas, principalmente de bromélias, e pecíolo da folha da palmeira (*Euterpe edules*) (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004).

Diferente dos primatas do Novo Mundo que também habitam áreas de Mata Atlântica, como por exemplo, a espécie *Brachyteles*, em que é observada a ausência de hierarquia entre os machos (Strier & Ziegler, 1997), o sistema de acasalamento de *S. nigritus* é caracterizado como poligínico, em que o macho dominante monopoliza a maioria das cópulas, e normalmente os grupos são matrilineares (diferente das fêmeas, os machos deixam o grupo quando chegam à fase adulta), apresentando uma organização do tipo multi-machos e multi-fêmeas (Di Bitetti & Janson, 2001; Izar, Carnegie, Stone & Nakai, 2009; Lynch, 2005).

Apesar de não exibir comportamentos de manipulação de ferramentas como algumas espécies do gênero *Sapajus* (Visalberghi, 1990; Visalberghi et al., 2005), *S. nigritus* mostra grande habilidade em explorar fontes de alimento de difícil acesso, como o palmito localizado no interior do pecíolo das folhas da palmeira (Taira, 2007; Fragaszy et al., 2004). Além disso, diferente do esperado para populações de *Sapajus*, foram observadas no PECB fêmeas mudando de grupo (Izar, 2004), indicando que a população de macacos-prego do PECB é interessante para a realização de pesquisas visando o estudo socioecológico desses primatas.

Figura 5. Mapa da distribuição da espécie *Sapajus nigritus*. Fonte de dados: IUCN Red List Data (2015) (www.iucnredlist.org). Mapa: Vitor Luccas.

5.3. Grupo de estudo

O grupo alvo da pesquisa possuía oito indivíduos, que já estavam habituados com observadores humanos desde o início da coleta de dados, um dos motivos pelo qual foi escolhido. Ele foi intitulado de grupo CP, abreviação do nome do macho dominante, Cara Pálida. Era composto por dois machos adultos, duas fêmeas adultas, três jovens e um infante (Tabela 1), os indivíduos adultos eram reconhecidos individualmente de acordo com características únicas de cada um, como cor, forma do topete, tamanho corpóreo e cicatrizes. Os jovens e infantes não eram individualmente reconhecidos (Figura 6), uma

vez que não possuem características morfológicas de fácil distinção e também possuem um tamanho pequeno, dificultando a sua visualização.

Tabela 1. Sexo e idade dos indivíduos adultos do grupo Cara Pálida.

Indivíduos adultos	Sexo	Idade
Cara Pálida	macho	adulto
Dom	macho	adulto
Pali	fêmea	adulto
Fe	fêmea	adulto

Figura 6. Imagem à direita, macho Dom no PCB. Imagem à esquerda, indivíduo jovem do grupo CP no PCB. Fotos: Vitor Luccas.

5.4. Procedimentos

5.4.1 Coleta de dados

Para testar as hipóteses desta pesquisa, foi necessário coletar dados sobre as diferentes categorias de comportamento apresentada pelos indivíduos, assim como a medida da distância entre indivíduos que se encontravam na periferia do grupo, os mais distantes entre si.

Os dados comportamentais foram coletados mensalmente com a ajuda de um assistente de campo, responsável por somente coletar os dados referente às coordenadas de um dos indivíduos, pelo método de “varredura instantânea”, com observações de 1 minuto a cada intervalo de 5 minutos (*scan sampling*, Altmann, 1974). Durante cada varredura foi registrado o número de indivíduos visíveis, a identificação deles e seus comportamentos,

categorizados em: descanso, deslocamento, forrageamento, deslocamento+forrageamento e alimentação (frutos, flor, folha e invertebrado). Para medir a distância da coesão e dispersão do grupo, foram utilizados dois aparelhos GPS (Sistema de Posicionamento Global), da marca Garmin (modelo GPSmap 60CSx), um por observador, o pesquisador (GPS 1) e o auxiliar de campo (GPS 2), permitindo o registro das coordenadas de dois indivíduos distintos cada varredura. Um dos observadores acompanhava um indivíduo em uma extremidade, na periferia do grupo, e ao mesmo tempo, o segundo observador acompanhava um indivíduo na extremidade oposta daquele que o outro observador estava acompanhando. A cada registro das varreduras (5 minutos), a coordenada geográfica dos dois indivíduos que estavam sendo seguidos, era registrada por cada GPS (1 e 2) durante todas as varreduras (Figura 7).

Figura 7. Exemplo de uma sequência de sete varreduras, mostrando como foi registrada a posição dos dois indivíduos mais distantes entre si em um grupo de *S. nigritus*, no período entre 2014 e 2015.

Para garantir a precisão do registro, o ponto de localização foi marcado na altura do solo, diretamente abaixo dos indivíduos de interesse, conforme Presotto e Izar (2010), registros que não seguiram esse critério foram descartados para a análise. Esse método gerou dados que permitiram medir a coesão e dispersão do grupo em metros a cada varredura, levando em conta a distância entre esses dois indivíduos localizados na periferia e que estão em extremidades opostas um do outro, dentro do mesmo grupo. Esse tipo de metodologia, medir a distância entre os dois indivíduos mais distantes do grupo, é um método convencional para calcular a medida da distância entre os indivíduos, tanto para grupos de primatas como também para outros grupos de mamíferos terrestres e aquáticos (Koenig & Borries, 2006; Smith, Kolowski, Graham, Dawes & Holekamp, 2008; Wiszniewski, Allen & Möller, 2009).

5.4.2 Esforço de campo

Nos meses de dezembro de 2013 e janeiro de 2014, foram realizadas observações preliminares para reconhecimento do grupo e da área de pesquisa, assim como o aperfeiçoamento da metodologia empregada. A coleta sistemática de dados teve início em fevereiro de 2014 e se estendeu continuamente até outubro de 2014, depois desse período houve mais uma coleta em maio de 2015. O esforço de campo total foi de 501h01min, com um aproveitamento de horas de observação de 37%, totalizando 172h55min de contato com os indivíduos do grupo CP, (Tabela 2).

Tabela 2: Esforço de campo, horas de observação do grupo, número de dias com pelo menos duas horas de contato com o grupo. Em nove dias, dentro dos vinte e cinco com pelos menos duas horas de contato, o grupo foi seguido o dia inteiro.

Mês de coleta	Esforço amostral do mês	Horas de observação do mês	Dias de contato (mínimo de 2 h)	Dias inteiros de contato
Fevereiro (2014)	81h30min	17h25min	2	0
Março (2014)	45h15min	25h45min	3	1
Abril (2014)	73h15min	10h22min	3	0
Mai (2014)	33h20min	02h20min	1	0
Junho (2014)	34h10min	27h08min	3	2
Julho (2014)	92h05min	45h35min	7	2
Agosto (2014)	56h11min	34h10min	4	3
Outubro (2014)	36h15min	Sem contato	0	0
Mai (2015)	48h	11h10min	2	1
Total	501h11min	172h55min	25	9

Em cada campanha de campo, foram percorridas as trilhas dentro da área de vida do grupo de estudo, que fica localizada no núcleo São Miguel Arcanjo do PECB, com um esforço amostral diária de oito horas, com a intenção de conseguir algum contato com algum indivíduo do grupo CP. Quando encontrado, o grupo era seguido durante o resto do dia, até o momento em que paravam para dormir em uma árvore, normalmente depois do por do sol.

No dia seguinte, o grupo era acompanhado desde a hora em que iniciava as suas atividades (normalmente logo após o nascer do sol). A partir daí, caso o contato não fosse perdido devido a mudanças climáticas, como chuvas e ventos, o grupo era seguido o dia inteiro, até o momento de parar em uma árvore de dormida (final do dia). Registros provenientes de dias que tiveram menos de duas horas de contato com o grupo CP foram descartados durante as análises estatísticas.

5.4.3 Análise de dados

Os principais dados obtidos com a metodologia empregada foram: comportamento, itens alimentares consumidos e uma medida da distância entre os indivíduos do grupo mais distantes entre si a cada varredura. No total foram registradas 1515 observações (varreduras), levando em conta todos os 25 dias de contato, sendo de dia inteiro ou não.

Para medir a distância interindividual, ou dispersão, todos as coordenadas registradas pelos GPS 1 e 2 foram plotados no mesmo mapa base, utilizando uma ferramenta de análise espacial, denominada ArcView (versão 10.2.2). Cada varredura contém duas coordenadas (GPS 1 e 2) representando a posição dos dois indivíduos localizados em extremidades opostas dentro grupo. Dessa forma, através do programa ArcView, foi calculada a distância entre esses dois pontos (Figura 7), gerando uma medida em metros para cada varredura, associada ao registro do comportamento dos indivíduos visíveis daquele momento.

Com o mesmo programa e coordenadas geográficas, também foi calculada a distância percorrida pelo grupo entre cada varredura, que naturalmente também forneceu a velocidade de deslocamento entre elas, visto que, velocidade é definida como distância percorrida sobre tempo, no caso, distância entre os registros de cada varredura a intervalos de 5 minutos.

Com os dados obtidos em campo processados, foi possível realizar diferentes delineamentos estatísticos que serviram como base para responder as suposições das hipóteses propostas. Para fazer as análises foi usado o programa SPSS versão 19.

5.4.3.1 Análise de Séries Temporais

Para averiguar como a distância entre os indivíduos do grupo variou ao longo do tempo (durante todos os dias de observação, inteiros ou não), foi realizada uma análise de séries temporais, que é um conjunto de observações ordenadas no tempo. Nessa pesquisa, é a medida da dispersão do grupo a cada varredura, ou seja, a cada 5 minutos. Essa é a principal suposição para esse tipo de análise, observações em espaços de tempo equidistantes (Ehlers, 2007), que é adequada para trabalhar com dados longitudinais (variação da distância entre os indivíduos) provenientes de observações dependentes (do mesmo grupo).

Com esse delineamento estatístico foi possível analisar como a distância entre os indivíduos do grupo CP variou ao longo do tempo de observação, e também permitiu verificar quais variáveis independentes (comportamentos) influenciam essa variação (função de transferência). Com esse tipo de delineamento estatístico também é possível realizar previsões, em curto prazo, utilizando valores passados da série, isso é possível quando existe uma correlação entre esses valores (Hamilton, 1994).

A segunda suposição para a aplicação desse delineamento, é que a série analisada precisa de um número de amostras superior a 50 observações (Velicer & Fava, 2003; Velicer & Colby, 1997). Nessa pesquisa foi realizado um total de 1515 observações no formato de varredura.

5.4.3.2. Análise de Variância

A variável foco da investigação dessa pesquisa foi a distância entre os indivíduos do grupo CP, definida como variável dependente. Os comportamentos dos indivíduos do grupo, diferentes períodos do dia (manhã e tarde) e a distância percorrida entre as varreduras foram definidos como variáveis independentes.

Para analisar se existiu uma diferença na média da distância entre os indivíduos (variável dependente) a cada dia de observação, levando em conta somente os dias que o grupo foi seguido o dia inteiro (9 dias), foi feita uma análise de variância (ANOVA de medidas repetidas).

A diferença da média na distância entre indivíduos, nos dias em que o grupo foi seguido o dia inteiro (9), entre o período da manhã (6:00 até 12:00) e da tarde (12:05 até as 18:00) foi analisada através de um teste T. Ambos delineamentos analisam se existe uma diferença estatística significativa entre as médias da distância entre os indivíduos (metros) entre os dias de contato e diferentes períodos desses dias (manhã e tarde), usando um intervalo de confiança de 95%. Para essas duas análises foram usados somente os dias inteiros de contato com grupo CP, para garantir que cada dia ou período tivesse o mesmo número de varreduras e medidas de distâncias entre os indivíduos.

A média da distância entre indivíduos para cada intervalo, dia ou período (manhã e tarde), é obtida pela soma da distância total do intervalo de interesse, dividido pelo número total de varreduras do respectivo intervalo. Um dia inteiro de contato gera uma média de 120 varreduras, sendo 60 para cada período do dia.

Para observar se a distância entre os indivíduos do grupo influencia na distância percorrida e na velocidade de deslocamento entre as varreduras (5 em 5 minutos), foi realizada uma análise usando o coeficiente de correlação de Pearson, utilizando todos os dias de amostragem (25 dias), entre a medida da distância entre os indivíduos registrada em cada varredura, com a distância entre elas.

Também foram elaborados histogramas de frequência da medida da distância entre os indivíduos para cada dia de observação inteiro, gráficos de barras de erro, mostrando à média e intervalo de confiança da distância entre indivíduos para cada comportamento (descanso, deslocamento, deslocamento + forrageamento, frutos, folhas e insetos), usando todos os dias de observação, assim como análise descritiva.

O orçamento de atividade foi calculado utilizando a porcentagem de varredura para cada comportamento registrado. Por exemplo, cada varredura equivale a um, se no mesmo registo foi observado dois indivíduos, cada um contribuiu com 0,5 para o orçamento de

atividade (Izar & Resende, 2007). Assim, foi possível calcular a porcentagem de tempo gasto em todos os comportamentos pelos membros do grupo CP.

6. RESULTADOS

6.1. Análise descritiva

A análise de estatística descritiva dos 25 dias, que tiveram pelos menos duas horas de observação, mostra que a média da distância entre os indivíduos do grupo CP é de 36 metros ($\pm$ DP = 28,04). A média da distância de dispersão máxima foi de 103 metros ($\pm$ DP = 42,55), e a mínima foi de 11 metros ($\pm$ DP = 5,50). Entre os dias inteiros de contato (9 dias), a média de distância entre indivíduos foi de 35 metros ($\pm$ DP = 28,00). O limite inferior do intervalo de confiança, em que 95% da média do grupo de *S. nigritus* do PECB encontrou-se foi de 34 metros, e o superior de 37 metros. A menor distância entre os indivíduos registrada foi de 5 metros, e a maior de 235 metros (Figura 8). A moda foi de 12 metros (Figura 9). Para os tópicos referentes aos resultados, a distância entre os indivíduos do grupo CP é representada como dispersão.

Figura 8. Gráfico mostrando dispersão mínima e máxima de cada dia de contato com um grupo de *S. nigritus* no PECB. O menor valor registrado para a dispersão foi de 5 metros, observado no dia 02/06/2014, e o maior valor registrado foi de 235 metros, observado no dia 30/08/2014.

Figura 9. Frequência da dispersão de um grupo de *S. nigrilus* ao longo de todos os dias de contato entre 2014 e 2015. A moda, medida mais repetida, foi de 12 metros, e a média total foi de 36 metros.

6.2. Série Temporal

A análise de série temporal mostrou que a distância entre os indivíduos do grupo CP variou entre varreduras e entre diferentes períodos e dias (Figura 10).

Dentre as séries temporais, o modelo que apresentou o melhor ajuste foi o ARIMA (p,d,q) (AR-Autoregressivo, I-Integrado e MA-Média Móvel). Nesse modelo encontramos os valores para: p - mostra quantos valores anteriores da série estão correlacionados com o valor atual; q - indica se a série tem alguma tendência constante, linear ou quadrática (sazonalidade); d - indica se o erro da série é usado para fazer a correlação ou previsão do próximo valor.

Entre os modelos ARIMA (p,d,q), o que mostrou o menor valor BIC, que é uma análise que indica qual modelo estatístico descreve de melhor forma a relação entre as variáveis envolvidas, foi o ARIMA (1,0,1) (Tabela 3).

Figura 10. Análise de série temporal mostrando a variação da dispersão de um grupo de *S. nigratus* ao longo das 1515 varreduras, registradas durante a coleta de dados da pesquisa entre 2014 e 2015. No gráfico também foi indicada a média da dispersão do grupo, 36 metros, assim como a moda, 12 metros.

Tabela 3. Saída do programa de análise SPSS ver.19, com o valor BIC para o modelo ARIMA (1,0,1).

Descrição do modelo			
Variável	Dispersão (m)	Modelo_1	Tipo do modelo
			ARIMA(1,0,1)

Estatísticas do modelo					
Modelo	Número de preditos	Estatísticas ajustada do modelo		Ljung-Box Q(18)	
		R-quadrado ajustado	BIC normalizado	Sig.	DF
Dispersão (m)-Modelo_1	1	,394	6,012	0,913	16

O valor 1 para **p** sugere que a medida da distância entre os indivíduos registrada em uma determinada varredura está correlacionada com a medida da distância entre os indivíduos registrada na varredura anterior. Por exemplo, a distância entre os indivíduos do grupo CP registrada na varredura de número 2, é influenciada pela medida da distância entre os indivíduos do grupo registrada na varredura 01, ao mesmo tempo, a distância entre os indivíduos atual do grupo CP vai influenciar a medida da distância entre os indivíduos seguinte.

Isso sugere que a distância entre os indivíduos do grupo, registrada a cada 5 minutos, não é uma medida aleatória, provavelmente alguma variável deve influenciar essa distância.

O valor de zero para **d** indica que a variação da distância entre os indivíduos do grupo CP não possui nenhuma tendência em aumentar ou de diminuir ao longo do tempo de amostragem, mas de permanecer constante. Por mais que a distância entre os indivíduos apresente uma variação, tanto aumentando quanto diminuindo, há uma propensão em voltar para uma medida de tendência central, que nesse caso, seria a média da distância entre os indivíduos do grupo, 35,79 metros ($\pm DP = 28,04$).

Como o número de medidas da distância entre os indivíduos do grupo teve uma distribuição normal, mas com uma cauda longa à direita (Figura 9), os valores extremos podem influenciar a média da dispersão, por isso o intervalo entre a média e moda (medida de maior frequência), com amplitude de 24 metros, também foi usado como referência da medida de tendência central da distância entre os indivíduos do grupo CP.

O valor 1 para **q** indica que a previsão do próximo valor da série, no caso a distância entre os indivíduos do grupo na próxima varredura, também é influenciada pelo erro do valor anterior. Esse erro é a distância desse valor anterior até a medida, nesse caso é o intervalo, de tendência central da série. Isso porque a previsão do próximo valor de uma série temporal sem tendência (**d**=0) é a própria média da série, que pode mudar a cada novo registro realizado com o passar do tempo (intervalos de 5 minutos), levando em conta a distância do valor anterior (erro) até a medida de tendência central (previsão dos próximos valores). Dessa forma, é possível sugerir que a distância entre os indivíduos do grupo CP tende a se modular de forma a retornar para o intervalo de tendência central da série temporal.

6.3. Orçamento de atividade

O orçamento de atividade mostra a porcentagem de cada categoria de comportamento, levando em conta o número de varreduras em que foi observado determinado comportamento (Figura 11). Para essa análise foram utilizados todas as varreduras (1515) e dias de contato (25) com os indivíduos do grupo CP. Categorias de

comportamentos sociais, como brincadeira social ou catação, não foram utilizados, pois o número de varreduras registradas para esses comportamentos foi muito baixo.

Figura 11. Porcentagem de varreduras para cada categoria de comportamento registrado durante todos os dias de contato entre 2014 e 2015 com os indivíduos de um grupo de *S. nigritus*.

Para calcular o orçamento de atividade do período da manhã e da tarde (Figura 12), foram utilizados somente os registros dos dias inteiros de contato, para garantir que cada período tivesse a mesma média de varreduras.

Figura 12. Orçamento de atividade do grupo CP no período da manhã (A) e tarde (B), usando somente as varreduras dos dias inteiros de contato.

6.4. Função de transferência

Derivado do modelo de série temporal ARIMA, o delineamento de função de transferência permite avaliar quais variáveis dependentes podem estar influenciando os valores observados dentro de uma série temporal. Essa análise não fornece um tamanho de efeito, mas mostra se uma respectiva variável está influenciando os dados da série de forma positiva (aumentando) ou negativa (diminuindo).

Para o grupo CP, as variáveis dependentes que poderiam ter alguma relação com as medidas de dispersão registradas ao longo do tempo são os próprios comportamentos dos indivíduos do grupo, que foram separados nas seguintes categorias: descanso, deslocamento, deslocando + forrageando, comendo fruto, folha, flor e inseto.

Dentre essas categorias de comportamento, a análise de função de transferência indicou que o comportamento de comer frutos influencia de forma positiva os valores da dispersão do grupo CP (Tabela 4), isso sugere que quando os indivíduos estão se alimentando de frutos, a tendência é que eles fiquem mais dispersos (média de 40 metros) do que estariam se não tivessem comendo frutos (média de 34 metros) (Figura 13).

Tabela 4: Saída de função de transferência com o preditor frutos, indicando que esse comportamento influencia de forma positiva os valores da medida da distância entre os indivíduos de um grupo de *S. nigritus* no período entre 2014 e 2015.

Parâmetros do modelo ARIMA (1,0,1)					Sig.
Dispersão (m)-Modelo_1	Dispersão (m)	Natural Log	Constant		,000
			AR	Lag 1	,000
			MA	Lag 1	,000
	Fruto	Natural Log	Delay		
			Numerator	Lag 0	,029

A análise do intervalo de confiança também sugere que somente o comportamento relacionado à ingestão de fruto apresenta uma diferença significativa, influenciando de forma positiva a dispersão do grupo CP. Dentre os comportamentos, o único gráfico de barras de erro que não possui uma grande sobreposição (> 25%) é o de comportamento relacionado a frutos, reforçando o que foi indicado na análise de função de transferência (Figura 13).

Figura 13. Gráfico de barras de erro para cada categoria de comportamento, mostrando o intervalo de confiança (95%) e a média da dispersão de um grupo de *S. nigritus* registrada nas varreduras em que o comportamento não foi observado (0 no eixo x), em comparação à média da dispersão do grupo registrada nas varreduras em que o respectivo comportamento foi observado (1.0 no eixo X).

6.5. Análises de variância

A primeira análise de variância realizada foi o teste T pareado (medidas repetidas), isso porque os dados foram coletados do mesmo sujeito, que no caso é o grupo CP. A proposta desse delineamento é ver se existe estatisticamente uma diferença entre a média da dispersão do período da manhã e tarde, que são duas condições distintas da variável dia.

O resultado da análise mostrou que existe uma diferença entre as duas médias que não é devido ao erro amostral ($t(3,32)$; valor $p < 0,001$). A média da dispersão para o período da manhã foi de 38 metros ($\pm DP = 34$), e para o período da tarde foi de 32 ($\pm DP = 19$) metros (Figura 14). O intervalo de confiança (95%) da diferença entre as duas médias (6 metros) é de 2 a 9 metros.

Figura 14. Gráfico de barras de erro mostrando a média da dispersão e intervalo de confiança (95%) de um grupo de *S. nigritus* no período da manhã (38 metros) em comparação à média da dispersão do período da tarde (32 metros).

O tamanho de efeito da diferença entre as médias dos dois períodos é de 0,2 desvios padrões, que é considerado um tamanho de efeito pequeno, visto que esse valor indica que a variância entre as duas condições (manhã e tarde) tem uma alta sobreposição (85%) dos valores encontrados para a medida da dispersão entre os dois períodos (Figura 15).

Figura 15. Histograma de frequência da medida de dispersão de um grupo de *S. nigritus* nos período da manhã e tarde entre 2014 e 2015.

Outra análise de variância entre médias foi realizada, ANOVA de medidas repetidas, para observar se existe uma diferença da média da dispersão do grupo CP entre os dias inteiros de contato (9 dias) (Figura 16). Houve uma diferença estatística significativa entre a média de cada dia ($F(3, 81) = 12$ com valor- $p = 0.001$), sugerindo que a média da dispersão do grupo CP é diferente entre os dias inteiros de contato, sendo que 30 % (tamanho de efeito global de 0,301) da diferença entre as médias são atribuídos ao fato de serem coletadas em diferentes dias (condições).

Figura 16. Média da dispersão de todos os dias inteiros de contato (9) de um grupo de *S. nigritus* registrada entre 2014 e 2015.

O resultado da análise de correlação de Pearson, entre a dispersão com a distância percorrida pelo grupo CP entre cada varredura, e consequentemente mostrando uma correlação com a velocidade de deslocamento, não teve significância estatística ($r = 0.39$, $p < 0,071$), sugerindo que a distância percorrida pelo grupo CP e a velocidade de deslocamento não são influenciadas pela dispersão do grupo (Figura 17). A linha de homogeneidade na horizontal entre a dispersão e distância percorrida também indica uma ausência de correlação (Figura 18).

Figura 17. Média da distância entre os indivíduos (dispersão) e da distância percorrida entre cada varredura (scan) de um grupo de *S. nigritus* entre 2014 e 2015.

Figura 18. Dispersão com linha de homogeneidade indicando a ausência de relacionamento entre a dispersão e a distância percorrida entre as varreduras do mesmo grupo.

7. DISCUSSÃO

O objetivo desta pesquisa foi investigar se um grupo de macacos-prego (*S. nigritus*) do PECB apresentava variação temporal na dispersão interindividual em função dos períodos do dia e do orçamento de atividades. Testamos as hipóteses que (1) o comportamento dos indivíduos influenciaria a variação da distância entre eles, de forma que os indivíduos forrageariam de forma mais dispersa para diminuir a competição por recursos e ficariam mais coesos no descanso para aumentar a proteção contra predadores; (2) a distância percorrida pelo grupo variaria conforme a distância entre os indivíduos, de forma que quando mais coesos, o grupo percorreria maiores distâncias; e (3) o risco de predação limita a distância máxima mantida entre os indivíduos do grupo. Os resultados encontrados corroboram a hipótese de que os comportamentos dos indivíduos do grupo CP podem influenciar a variação da distância entre eles, e refutam as hipóteses de que a distância e velocidade de deslocamento são afetadas pela variação na distância entre os membros do grupo, e que o fator limitante da dispersão máxima entre os indivíduos é o nível do risco de predação.

7.1. Relação entre comportamento e distância entre os indivíduos do grupo CP

Entre as categorias de comportamentos investigadas, o comportamento de comer fruto influenciou a variação da distância entre os indivíduos do grupo estudado, sendo que os membros do grupo CP ficaram mais dispersos, ou distantes entre si, durante essa atividade. Portanto, os dados obtidos nesta pesquisa corroboram a hipótese de que o comportamento dos indivíduos de um grupo de macacos-prego pode influenciar a variação da distância entre eles.

O aumento da dispersão durante o comportamento de comer frutos sugere, conforme observado em outras espécies de primatas, por exemplo, macaco japonês (*Macaca fuscata*) (Kazahari, 2014) e babuíños (*Papio hamadryas*) (Schreier & Swedell, 2012) que aumentar a distância entre si é a forma como os indivíduos do grupo CP promovem a diminuição da competição intragrupo por esse recurso (Janson, 2007). Esses resultados também sugerem que frutos é um importante item alimentar na dieta de *S. nigritus* do PECB (Izar, 2004; Izar et al., 2012), pois, comparado a outros recursos alimentares, frutos fornecem o maior retorno energético durante as atividades de forrageamento (Zhang, 1995; Boyer et al., 2006). Conforme Izar (2004), para a população

de *S. nigritus* do PECB, a competição intragrupo por alimento depende da distribuição e oferta de frutos no ambiente. Mesmo para primatas considerados folívoros, a oferta e distribuição de frutos no ambiente também são consideradas os principais fatores ecológicos responsáveis pela competição intra e entre grupos, ressaltando a importância desse alimento na dieta de primatas (Dias & Strier 2003; Harris, 2006; Sayers, 2013).

O aumento da distância entre os indivíduos durante o comportamento de comer frutos também pode estar associado ao tamanho das fontes de alimento visitadas pelo grupo CP. No PECB, a maioria das fontes de frutos visitadas por *S. nigritus* é considerada de tamanho médio para pequeno (Izar, 2004; Nakai, 2007), e provavelmente não são grandes o suficiente para satisfazer energeticamente todos os indivíduos do grupo. Assim, ao tentar equilibrar a taxa de obtenção de energia entre os indivíduos, o grupo CP tende a ficar mais disperso quando está explorando fruteiras de tamanho médio e pequeno (Jason, 1988; Vogel et al., 2007; Parr et al., 2011.), promovendo a diminuição da competição direta e intragrupo por esse recurso.

A média da distância entre os indivíduos do grupo CP foi maior no período da manhã, porém, o tempo dedicado ao forrageamento por frutos, atividade que afetou a variação na dispersão dos membros do grupo, foi praticamente o mesmo nos dois períodos do dia, sugerindo que a diferença registrada para as médias dos dois períodos não tem uma associação direta com o tempo gasto no comportamento de comer fruto. Durante o período da manhã, cada indivíduo do grupo precisa ingerir uma quantidade de alimento que seja capaz de sustentar as outras atividades que serão desenvolvidas ao longo do dia (Milton, 2008; Schreier & Swedell, 2012). Portanto, estar mais disperso durante esse período pode aumentar as chances de cada indivíduo do grupo de achar alimento estando sozinho (Jason & Di Bitetti, 1997), fazendo com que o tempo gasto no forrageamento por frutos no período da manhã dê um maior retorno energético do que o mesmo tempo gasto nesta mesma atividade no período da tarde (Schreier & Swedell, 2012). Isso seria um reflexo da menor competição intragrupo observada para o período da manhã, causada pelo aumento da distância entre os indivíduos durante a atividade de comer fruto.

Embora tenha representado a maior proporção do orçamento de atividade do grupo estudado, o comportamento de forragear por folhas, ao contrário de fruto, não influenciou de forma significativa a distância entre os indivíduos. Por ser um alimento que é uniformemente distribuído no PECB (Nakai, 2007), talvez não exista a necessidade, como

forma de amenizar a competição intragrupo, de ajustar a distância entre os indivíduos durante o forrageamento por folhas (Isbell, 1991; Teichroeb & Sicotte, 2012). O mesmo é observado em primatas folívoros, que estão sujeitos, na maior parte do tempo, a competição indireta por esse tipo de recurso alimentar (van Schaick & van Hooff, 1996; Snaith & Chapman, 2005; Sayers, 2013).

Além dos dados supracitados, a ausência de registros de comportamentos sociais também sugere que os indivíduos do grupo CP usam de estratégias comportamentais para enfrentar uma baixa oferta de recursos do ambiente. Uma dessas estratégias é utilizar o tempo, que seria gasto nos comportamentos sociais, para a procura de alimento, sugerindo que os ajustes feitos no orçamento de atividade pelo grupo CP foram feitos com o propósito de aumentar o retorno energético durante o forrageamento (Li & Rogers, 2004; Sugiura et al., 2011). Essa estratégia é usada como uma forma de minimizar os custos da vida em grupo que estão associados ao aumento da competição por recursos (Miller, 1996; Matthews, 2009). O uso dessas estratégias comportamentais reforça o que foi constatado em outros estudos, realizados com a mesma população, que grupos de *S. nigritus* do PECB enfrentam uma baixa na oferta e distribuição de alimentos de alta qualidade (frutos) (Izar, 2004; Nakai, 2007; Tokuda, 2012; Izar et al., 2012).

7.2. Distância entre os indivíduos e deslocamento do grupo CP

Não encontramos uma correlação significativa entre a variação da distância entre os indivíduos com o deslocamento e velocidade percorrida entre cada varredura pelos membros do grupo estudado. Os dados obtidos descartam a hipótese de que a distância e velocidade de deslocamento seriam diferentes quando o grupo CP estivesse coeso ou disperso. Talvez a previsão de que quanto mais coeso o grupo, maior a competição intragrupo e, conseqüentemente, maior seria a distância percorrida em busca de novas fontes de alimento (Strier & Dias, 2003; Asensio et al., 2009), não tenha se aplicado ao grupo CP. Comparado ao tamanho médio de outros três grupos de *S. nigritus* estudados recentemente na mesma área (média de 18 indivíduos) (Tokuda, 2012), o grupo CP pode ser considerado pequeno (8 indivíduos). No geral, em primatas, quanto maior o grupo, mais disperso ele tende a ficar, e assim diminuindo a competição intragrupo por recursos (Dunbar, 1996). Ao passo que grupos considerados pequenos, como o CP, não necessariamente precisam ficar mais dispersos para diminuir a competição intragrupo por recursos, visto que, o aumento da coesão em grupos com poucos indivíduos, não diminui

de forma significativa a taxa de ingestão de alimento de cada membro do grupo (Janson, 1998; Chapman & Chapman, 2000), fazendo com que o mesmo não precise se deslocar por maiores distâncias à procura de novas fontes de alimento quando os indivíduos estão próximos uns dos outros.

Estudos realizados com a população de *S. nigritus* do PECB indicam que, além de percorrer maiores distâncias, os indivíduos também se deslocam em maior velocidade entre fontes de alimento de alta qualidade de localização já conhecida (Presotto, 2009; Presotto & Izar, 2010). Conforme Peres (1994), o aumento da distância percorrida por macacos-prego, entre fontes de alimento, ocorre quando o retorno energético obtido na fonte supera o custo do deslocamento. No PECB, a maioria das fontes de alimento, de alta qualidade, visitas pela população de *S. nigritus* é considerada de tamanho médio ou pequeno (Izar, 2004; Nakai, 2007), e o aumento da distância percorrida entre essas fontes, independente se o grupo CP está coeso ou disperso, não compensaria a energia gasta durante o deslocamento. Portanto, o aumento da distância percorrida, entre fontes pequenas ou médias, diminuiria o retorno energético (fitness) de cada indivíduo (Whitten, 1983). Presotto e Izar (2010) também mostraram que os macacos-prego do PECB podem usar diferentes caminhos, normalmente mais curtos, entre fontes de alimento de localização já conhecida. Desta forma, o uso desses atalhos, que diminuem a energia gasta durante o deslocamento, pode estar compensando um menor retorno energético, causada pelo aumento da competição intragrupo (Janson, 2007; Noser & Byrne, 2007). Assim, sugiro que os indivíduos do grupo CP também são capazes de balancear os custos, gerados pelo aumento da coesão, através da escolha de caminhos ou rotas que maximizem o retorno energético durante o deslocamento entre as fontes de alimento, dado a ausência de correlação da distância entre os indivíduos com a distância e velocidade percorrida,

Para grupos de macacos-prego, a oferta e distribuição das fontes de frutos no ambiente influenciam o tamanho da área de vida e distância diária percorrida (Zhang, 1995; Janson, 2007). Estudos realizados com a população de *S. nigritus* do PECB indicam que existe uma correlação positiva entre a distância diária percorrida com a disponibilidade de frutos no ambiente e tamanho do grupo (Izar, 2004; Presotto, 2009; Delval, 2014). Por exemplo, para diminuir o gasto de energia durante um período de escassez de alimento, os grupos de *S. nigritus*, dos estudos mencionados, percorrem menores distâncias diárias. Porém, Di Bitteti (2001), estudando uma população de *S. nigritus*, que também vive em

uma área de Mata Atlântica, no Parque Nacional Iguazú, localizada na Argentina, observou que os grupos de *S.nigritus* percorriam praticamente as mesmas distâncias a cada hora de observação, independente das diferenças na abundância de frutos entre as fontes. Segundo o autor, a falta de correlação foi observada porque os indivíduos passavam a maior parte do tempo alimentando-se de artrópodes, que é uma fonte de alimento uniformemente distribuída na área de estudo. De uma forma análoga, o mesmo foi observado para o grupo CP, que gastou a maior parte do orçamento de atividade alimentando-se de folhas de bromélia (alimento uniformemente distribuída). Isso fez com que houvesse durante esse comportamento, uma diminuição na competição intragrupo por recursos, que é considerado um dos principais fatores que influenciam a distância percorrida em primatas (Maruhashi & Agetsuma, 1998; Chapman & Chapman, 2000). Essa é uma hipótese para a ausência da correlação da distância entre os indivíduos com o deslocamento entre as varreduras.

Apesar de repetir alguns trajetos, o grupo CP percorreu diferentes rotas diárias (ver Anexo A). O mesmo foi observado por Presotto (2009), ao estudar mapas cognitivos de outro grupo de *S. nigritus* no PECB. Esses dados indicam que a cada dia os indivíduos estão sujeitos a explorar regiões da sua área de vida que possuem diferentes padrões na distribuição e oferta de alimento. Assim, a distância percorrida em cada caminho também é afetada pela variedade e disponibilidade de fontes de alimento encontrada na área do respectivo trajeto (Isbell & Young, 1998; Di Bitetti, 2001). Portanto, sugiro que a distância percorrida em cada trajeto, pelo grupo CP, decorre da estratégia de maximizar o retorno energético durante os comportamentos de forrageamento e alimentação executados ao longo do dia (Felton et al., 2009).

7.3. Fatores limitantes da distância máxima entre os indivíduos do grupo CP

Os dados coletados sobre a distância entre os indivíduos do grupo CP, durante o tempo de amostragem desta pesquisa, indicam uma variação na dispersão do grupo, observada ao longo dos dias de contato, e também dentro de cada dia, período (manhã e tarde) e até entre as varreduras (intervalos de 5 minutos).

Devido a essa variação da distância entre os indivíduos ocorrer dentro de uma pequena escala de tempo, tendo um dia inteiro de observação como referência (média de 12hs de contato), sugiro que o grupo CP possui uma dinâmica de fissão e fusão fluida (Aureli et al., 2008; Asensio et al., 2009). Essa fluidez pode ser consequência da presença

de uma alta competição intragrupo por recursos de alta qualidade, frutos, ficando mais dispersos durante essa atividade, ou devido a uma baixa oferta e distribuição de alimentos (Asensio et al., 2009). Isso corrobora o que foi observado por Nakai (2007), que a população de *S. nigritus* do PECB possui uma organização social do tipo fissão e fusão fluida, e essa pode ser a forma como o grupo CP ajusta os benefícios e custos da vida em grupo, assim como responde as variações na flutuações de recursos do PECB.

Dentro dessa variação na distância entre os indivíduos, foram observadas medidas de dispersão que chegaram até 235 metros, mas entre todos os dias de contato (25), foi comum o registro de distâncias da dispersão entre 50 e 100 metros. Esses dados sugerem que os indivíduos do grupo CP forrageiam de forma independente um do outro, pois quando dispersos, cada indivíduo pode explorar diferentes fontes de alimento (Asensio et al., 2009; Bowler & Bodmer, 2009). A variação na distância entre os indivíduos, se usada como uma estratégia para diminuir a competição intragrupo, também sugere que o grupo CP enfrentou uma baixa oferta de recursos de alta qualidade durante o tempo de coleta de dados (Aureli et al., 2008). Essa mesma estratégia também foi observada para outros grupos de macacos-prego do PECB, assim como em outra população de *S. nigritus* localizado na Estação Biológica de Caratinga (Lynch, 2007; Izar et al., 2012).

Estudos com outras espécies de primatas, como *Cacajao calvus rubicundus* e *Ateles geoffroyi*, registraram uma média da distância de dispersão, respectivamente, de 150 e 200 metros (Bowler & Bodmen, 2009; Aureli et al., 2012), próxima à medida de dispersão máxima do grupo CP. Em ambos estudos supracitados, um dos principais fatores responsáveis pelo limite da distância de dispersão foi o risco de predação (quanto maior o risco, menos disperso o grupo ficava). Ferreira e colaboradores (no prelo) observaram que, para *S. nigritus* no PECB, o risco de predação é maior durante o período da manhã, horário de maior atividade das aves de rapina da área. Ao contrário do esperado, no presente trabalho, para o grupo CP, a média da distância de dispersão entre os indivíduos foi maior pela manhã. Para Pavelka (2011), ficar mais disperso durante a manhã pode indicar que durante a noite (descanso) não foi detectada a presença de predadores. Somada aos dados mencionados, a ausência da correlação negativa entre dispersão do grupo e o comportamento de descanso (momento de maior vulnerabilidade a predadores), refuta a hipótese de que o risco de predação atua como um fator limitante da dispersão máxima do grupo.

Mesmo assim, não significa que nesses momentos, em que o grupo CP está mais disperso, os indivíduos estão necessariamente desprovidos de proteção. Em macacos-prego, forragear sozinho, longe dos outros membros do grupo, também pode ser considerado uma estratégia anti-predador, pois, isolados, os indivíduos fazem menos barulho e são mais difíceis de serem detectados (Boinski, Treves & Chapman, 2000). O uso dessa mesma estratégia foi observado por Gouveia (2014) ao estudar uma população de macacos-prego (*S. xanthosternos*) em uma área de Mata Atlântica na Bahia, a Reserva Biológica de Una. Ao contrário do observado no PECB (Izar, 2004, Ferreira et al., no prelo), o risco de predação na ReBio Una é considerado alto, e o aumento da dispersão do grupo, como forma de proteção, reforça a hipótese de que o risco de predação não exerce uma grande influência no limite da distância de dispersão entre os indivíduos do grupo CP. Ter adotado uma dinâmica de fissão e fusão fluida, em um ambiente com baixo risco de predação, sugere que, ao contrário do observado para a maioria dos primatas (Wilson et al., 2003; Verdolin, 2006), a principal vantagem de viver em uma unidade social, para os membros do grupo CP, não é a diminuição do risco de predação (Lehmann et al., 2007).

Di Bitetti (2005), estudando vocalizações associadas ao encontro de alimento e seus efeitos em *S. nigritus*, observou que, em média, as vocalizações podem ser escutadas por outro indivíduo a mais de 100 metros de distância. A média da distância máxima de dispersão do grupo CP, 103 metros, é um valor próximo à distância de detecção de vocalização registrada por Di Bitetti (2005). Com esses dados, sugiro que, similar aos macacos-aranha (Ramos-Fernandez et al., 2011) e chimpanzés (Eckhardt, Polansky & Boesch, 2015), o grupo CP mantém uma medida de dispersão do grupo dentro dos limites do contato auditivo. Estar dentro desse limite é importante, pois, permite, por exemplo, que os indivíduos chamem por reforços quando na presença de um predador ou para defender uma fonte de alimento contra outro grupo (competição entre grupos) (Di Bitetti, 2003; Noe & Laporte, 2014). Assim, mesmo estando disperso em alguns momentos, inclusive fora do limite de detecção visual (Item 7.3.1), o grupo CP consegue, estando dentro dos limites auditivos da vocalização dos outros indivíduos, se manter unido e estável. Não ultrapassar a distância limite de dispersão permite, por exemplo, que os membros do grupo forrageiem de forma dispersa, e mesmo assim, sejam capazes de juntar-se no final do dia para descansar na mesma árvore de dormida (ver Anexo B).

7.3.1 Variação da distância entre indivíduos e coesão do grupo CP

Apesar do grupo CP apresentar uma variação na dispersão, a distância entre os indivíduos ao longo do tempo não possuiu uma tendência em aumentar ou diminuir, mas sim de voltar para uma medida de tendência central (36 metros). A medida da distância entre os indivíduos em um intervalo anterior influenciou a medida da dispersão no intervalo seguinte, sugerindo que, quando os indivíduos estão muito dispersos, eles têm uma tendência, nas próximas medidas ou intervalos de tempos (varreduras), a se aproximarem, até chegar mais próximos da medida de tendência central. Esses resultados sugerem que o grupo CP possui uma distância interindividual ótima, quando o grupo está muito coeso, os indivíduos tendem a se afastar com o passar do tempo, e quando estão muito dispersos, eles voltam a ficar mais coesos, sempre modulando a distância entre os indivíduos, de forma a ficarem próximos da distância interindividual ideal. Dados da pesquisa de Presotto e Izar (em preparação) indicam que a distância de detecção visual de uma fonte de alimento pelos macacos-prego do PECB é de 46 metros, bem próximo da medida de tendência central do grupo CP (36 metros). Além disso, Di Bitetti (2005) mostrou que a média de detecção visual de fontes de alimento por *S. nigrurus* em Iguazú, Argentina, é de 12 metros, mesmo valor encontrado para a medida da moda (registro de maior frequência) da distância entre os indivíduos do grupo CP. Esses dados sugerem que a medida de tendência central encontrada nesta pesquisa reflete a forma como os indivíduos do grupo CP alteram a distância entre eles em função do conflito entre evitar a competição intragrupo, aumentando a distância interindividual quando muito coesos, e permanecer dentro do limite de detecção visual de outros integrantes do grupo. Para os primatas, é importante estar em algum momento dentro desse limite visual, uma vez que as tomadas de decisões coletivas, como por exemplo, o momento em que o grupo passa do descanso para o deslocamento, depende da percepção visual entre a maioria dos indivíduos do grupo, promovendo a sincronia dos comportamentos (atividades) (Petit et al., 2009). O dado de que no PECB os macacos-prego enfrentam um baixo risco de predação durante o dia (Izar, 2004; Nakai, 2007; Tokuda 2012) sugere que o grupo CP tende a ficar mais coeso quando os indivíduos estão dispersos não para aumentar a proteção contra predadores, mas para permitir que cada indivíduo consiga monitorar visualmente a atividade dos outros membros do grupo (monitoramento social), permitindo evitar, por exemplo, alguma interação agonística (Rose, 1998).

Para Hirsch (2002), dependendo do nível hierárquico do indivíduo, o monitoramento social pode ter diferentes propósitos, por exemplo, para os dominantes: 1- possibilita que ele vigie as fêmeas que estão em estro, impedindo que outro macho tenha acesso a elas, 2- usufruir de uma fonte de alimento encontrada por outro indivíduo, e se possível, monopolizar esse recurso (competição direta), para os subordinados: 1- vigiar os indivíduos dominantes com o intuito de evitar uma possível agressão ou roubo de alimento, 2- ter acesso a fêmeas em estro quando não estão sendo guardadas por um macho dominante. Permanecer dentro dos limites do campo visual, não é uma característica do grupo exclusivamente associada ao monitoramento social, mas também pode estar ligada a sincronia de atividades e tomada de decisão coletiva do grupo, sugerindo que estar coeso a maior parte do tempo, permite a coordenação de atividades entre os membros do grupo CP, ajudando a manter a unidade social unida e estável (Conradt & Roper, 2005; Meunier et al., 2006; King & Sueur, 2011), pois, o aumento da coesão, otimiza a transmissão de informações entre os indivíduos (King & Sueur, 2011).

A ausência de uma quantidade significativa de registros de comportamentos sociais, ditos como os principais mecanismos de coesão e união do grupo em primatas (Dunbar, 1992; Dunbar 1996), para a população de *S. nigritus* do PECB (Santos, 2009; Presotto, 2009; Fogaça, 2009) e para o grupo CP, sugere que a coesão e estabilidade dessa população, assim como a medida de tendência central do grupo CP, são mantidas a priori, através do monitoramento social e pela manutenção da sincronia de atividade. Essa hipótese vai ao encontro do que foi proposto por Noe e Laporte (2014), que indivíduos dentro de um grupo de primatas que apresentam uma dinâmica de fissão e fusão fluida, assim como o grupo CP, mantêm a coesão do grupo ativamente, ficando dentro, na maior parte do tempo, dos limites da detecção visual, e utilizando a comunicação por vocalização como uma ferramenta para ajudar a manter a distância entre os indivíduos dentro dos limites de estabilidade e união do grupo (Boinski & Campbell, 1996; Sugiura et al., 2014).

9. CONCLUSÃO

Os dados coletados do grupo de *S. nigritus* estudado mostram que o comportamento de comer frutos influenciou a distância mantida entre os indivíduos. Para diminuir a competição intragrupo por esse recurso, cada membro do grupo forrageia por alimento sozinho, levando o grupo a ficar mais disperso. O tempo que seria usado nos comportamentos sociais foi alocado no forrageamento, e dentro do orçamento de atividade, os indivíduos passaram a maior parte do tempo forrageando por folhas, sugerindo que o tipo de estratégia comportamental do grupo de *S. nigritus* estudado reflete a baixa disponibilidade de recursos de alta qualidade do Parque Estadual Carlos Botelho.

A distância e a velocidade de deslocamento não tiveram nenhuma correlação com o fato do grupo estar coeso ou disperso, refutando a previsão que o nível da competição intragrupo afetaria de forma significativa a taxa de obtenção de energia dos membros da unidade social. Provavelmente, o grupo compensa a energia gasta durante o deslocamento entre as fontes de alimentando, de localização já conhecida, através do uso de atalhos. E para aumentar as chances de encontrar fontes que não foram exploradas recentemente, o grupo percorreu diferentes caminhos diários. Por ser um grupo pequeno, e passar a maior parte do tempo forrageando por folhas, pode ter contribuído para ausência de correlação entre a dispersão e/ou coesão do grupo com a distância e velocidade percorrida entre as varreduras. A variação da distância entre os indivíduos registrada entre os diferentes períodos do dia (manhã e tarde), e até entre cada varredura, sugere que o grupo estudado possui uma dinâmica de fissão e fusão fluida, que pode ser uma consequência da baixa disponibilidade de recursos de alta qualidade do ambiente. Dentro dessa dinâmica fluida, o limite máximo da dispersão é regido pela distância de detecção da vocalização entre os indivíduos do grupo, dado que o risco de predação é considerado baixo na área de estudo. Apesar de ser fluida, a variação da distância entre os indivíduos não possui uma tendência em aumentar ou diminuir ao longo do tempo. Os indivíduos do grupo modulam a distância entre eles para que fiquem a maior parte do tempo dentro dos limites de detecção visual. Em suma, os resultados obtidos indicam que a organização social do grupo de *S. nigritus* estudado é uma resposta à flutuação da disponibilidade de recursos, e que a estabilidade do grupo é mantida através do monitoramento social e sincronia de atividade.

REFERÊNCIAS

- Ab'Sáber, A. N. (2003). *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas* (Vol. 1). Ateliê Editorial.
- Aguiar, O. D. (2003). Comparação entre os métodos de quadrantes e parcelas na caracterização da composição florística e fitossociológica de um trecho de floresta ombrófila densa no Parque Estadual Carlos Botelho–São Miguel Arcanjo, São Paulo. *Comparação entre os métodos de quadrantes e parcelas na caracterização da composição florística e fitossociológica de um trecho de floresta ombrófila densa no Parque Estadual" Carlos Botelho": São Miguel Arcanjo, São Paulo.*
- Alfaro, J. W. (2005). Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *American Journal of Primatology*, 67(3), 313-328.
- Alfaro, J. W. L., Silva, J. D. S. E., & 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(4), 273-286.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227-266.
- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2008). Fission-fusion dynamics, behavioral flexibility, and inhibitory control in primates. *Current Biology*, 18(18), 1415-1419.
- Archie, E. A., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 513-522.
- Asensio, N., Korstjens, A. H., & Aureli, F. (2009). Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 649-659.

Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Di Fiore, A., Dunbar, R. I. M., Henzi, P. S., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehman, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & van Schaik, C. P. (2008). Fission–fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.

Aureli, F., Schaffner, C. M., Asensio, N., & Lusseau, D. (2012). What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, ars122.

Bettridge, C., Lehmann, J., & Dunbar, R.I.M. (2010). Trade-offs between time, predation risk and life history, and their implications for biogeography: a systems modelling approach with a primate case study. *Ecological Modelling*, 221(5), 777-790.

Boinski, S., & Campbell, A. F. (1996). The Huh Vocalization of White-faced Capuchins: a Spacing Call Disguised as a Food Call? *Ethology*, 102(6), 826-840.

Boinski, S. (2000). The social organisation of squirrel monkeys: implications for ecological models of social organisation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 8(3), 101-112.

Boinski, S., Treves, A., & Chapman, C. A. (2000). A critical evaluation of the influence of predators on primates: effects on group travel. *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, 43-72.

Bowler, M., & Bodmer, R. (2009). Social behavior in fission–fusion groups of red uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). *American Journal of Primatology*, 71(12), 976-987.

Boyer, D., Ramos-Fernández, G., Miramontes, O., Mateos, J. L., Cocho, G., Larralde, H. & Rojas, F. (2006). Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1595), 1743-1750.

Brännstrom, A. & Sumpter, D. J. T. (2005). The role of competition and clustering in population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1576), 2065-2072.

- Broom, M., Koenig, A., & Borries, C. (2009). Variation in dominance hierarchies among group-living animals: modeling stability and the likelihood of coalitions. *Behavioral Ecology*, arp069.
- Chancellor, R. L., & Isbell, L. A. (2009). Female grooming markets in a population of gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology*, 20(1), 79-86.
- Chapman, C. A. (1990). Association patterns of spider monkeys: The influence of ecology sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(6), 409-414.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59-70.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. *On the move: How and why animals travel in groups*, 24-42.
- Chapman, C.A., Gillespie, T.R., & Goldberg, T.L. (2005). Primates and the ecology of their infectious diseases: How will anthropogenic change affect host-parasite interactions? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 14(4), 134-144.
- Chapman, C. A., & Rothman, J. M. (2009). Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates*, 50(1), 12-22.
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin. Social relationships in a fission-fusion society. Cap 4. Mann, J., RC Connor, PL Tyack y H. Whitehead (Ed.).
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in ecology & evolution*, 20(8), 449-456.
- Crofoot, M. C. (2013). The cost of defeat: Capuchin groups travel further, faster and later after losing conflicts with neighbors. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(1), 79-85.
- Delval, I. (2014). *Efeito do clima sobre a navegação de macacos-prego (Sapajus nigritus) em área de Mata Atlântica* (Masters dissertation, Universidade de São Paulo).

Dias, A.C., Custodio Filho, A., Franco, G. A. D., & Couto, H. T. Z. (1995). Estrutura do componente arbóreo em um trecho de floresta pluvial atlântica secundária – Parque Estadual Carlos Botelho. *Revista do Instituto Florestal*, 7(2), 125-155.

Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 209-221.

Dias, A. C., & do Couto, H. T. Z. (2005). Comparação de métodos de amostragem na Floresta Ombrófila Densa–Parque Estadual Carlos Botelho/SP-Brasil. Comparison of sampling methods in the Dense Ombrophylous Forest, Carlos Botelho State Park, São Paulo, Brazil. *Revista do Instituto Florestal*.

Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(01), 33-45.

Di Bitetti, M. S. (2003). Food-associated calls of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) are functionally referential signals. *Behaviour*, 140(5), 565-592.

Di Bitetti, M. S. (2005). Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrinus*. *Animal Behaviour*, 69(4), 911-919.

Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Behaviour*, 62(1), 47-56.

Di Bitetti, M. S., Vidal, E. M. L., Baldovino, M. C., & Benesovsky, V. (2000). Sleeping site preferences in tufted capuchin monkeys (*Sapajus nigrinus*). *American Journal of Primatology*, 50(4), 257-274.

Di Fiore, A., & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(21), 9941-9945.

Dittus, W. P. (1988). Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress. *Animal Behaviour*, 36(6), 1626-1645.

Dunbar, R. I. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57(3), 121-131.

Dunbar, R.I. (1995). Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 28(3), 287-296.

Dunbar, R. I. M. (1996). Determinants of group size in primates: a general model. Oxford University Press.

Dunbar, R. I. (1992). Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(1), 35-49.

Dunbar, R. I. (2009). The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*, 36(5), 562-572.

Eckhardt, N., Polansky, L., & Boesch, C. (2015). Spatial cohesion of adult male chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *American Journal of Primatology*, 77(2), 125-134.

Ehlers, R. S. (2007). Análise de séries temporais. *Laboratório de Estatística e Geoinformação. Universidade Federal do Paraná*.

Felton, A. M., Felton, A., Lindenmayer, D. B., & Foley, W. J. (2009). Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology*, 23(1), 70-78.

Ferreira, L. G.; Fogaça, M. D. ; Izar, P. (no prelo) . Percepção de risco de predação por um grupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, SP. *A Primatologia no Brasil, volume XIV*.

Fleagle, J. G. (2013). *Primate Adaptation and Evolution: 3rd Edn*. Academic Press.

Fogaça, M. D. (2009). *Escolha de árvore e sítio de dormir e sua influência na rota diária de um grupo de Cebus nigritus, no Parque Estadual Carlos Botelho, SP* (Masters dissertation, Universidade de São Paulo).

Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. M., & Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge, Cambridge University Press.

Gouveia, P. S. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una, sul da Bahia* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Grueter, C. C., Chapais, B., & Zinner, D. (2012). Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology*, 33(5), 1002-1037.

Hanya, G., & Chapman, C. A. (2013). Linking feeding ecology and population abundance: a review of food resource limitation on primates. *Ecological Research*, 28(2), 183-190.

Hamilton, J. D. (1994). *Time series analysis* (Vol. 2). Princeton: Princeton university press.

Harris, T. R. (2006). Between-group contest competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 317-329.

Hill, R. A., Dunbar, R. I. M. (1998). An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, 135(4), 411-430.

Hirsch, B. T. (2002). Social monitoring and vigilance behavior in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(6), 458-464.

Hirsh, B. T. (2007). Costs and benefits of within-group spatial position: A feeding competition model. *The Quarterly Review of Biology*, 82(1), 9-27.

Holekamp, K. E., Cooper, S. M., Katona, C. I., Berry, N. A., Frank, L. G., & Smale, L. (1997). Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, 78(1), 55-64.

Instituto Florestal. (2008). Parque Estadual Carlos Botelho: plano de manejo. São Paulo, Instituto Florestal.

Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155.

Isbell, L. A. (1994). Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(2), 61-71.

- Isbell, L. A., Pruett, J. D., & Young, T. P. (1998). Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(2), 123-133.
- Itoh, N., & Nishida, T. (2007). Chimpanzee grouping patterns and food availability in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 48(2), 87-96.
- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141(1), 71-99.
- Izar, P., & Resende, B. D. (2007). Métodos para o estudo do comportamento de primatas em vida livre. *Lógicas metodológicas: trajetos de pesquisa em Psicologia*, 1, 93-117.
- Izar, P., Stone, A., Carnegie, S., & Nakai, E. S. (2009). Sexual selection, female choice and mating systems. In *South American Primates* (pp. 157-189). Springer New York.
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M. & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigrinus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331.
- Jacobs, A. (2010). Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together. *Behavioural Processes*, 84(3), 678-680.
- Janson, C. H. (1988). Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour*, 105(1), 53-76.
- Janson, C. H. (1990). Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40(5), 922-934.
- Janson, C. H. (1998). Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Behaviour*, 55(5), 1229-1243.
- Janson, C. H. (2007). Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal cognition*, 10(3), 341-356.

- Janson, C. H., & Di Bitetti, M. S. (1997). Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(1), 17-24.
- Kaplan, H. S., Hill, K., Lancaster, J. B. & Hurtado, A. M. (2000). A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews*, 9(4), 156-185.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740.
- Kazahari, N. (2014). Maintaining social cohesion is a more important determinant of patch residence time than maximizing food intake rate in a group-living primate, Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Primates*, 55(2), 179-184.
- Kerth, G., & B. König, B. (1999). Fission, fusion and nonrandom association in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136(9), 1187-1202.
- King, A. J., & Sueur, C. (2011). Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *International Journal of Primatology*, 32(6), 1245-1267.
- Koenig, A., & Borries, C. (2006). The predictive power of socioecological models: a reconsideration of resource characteristics, agonism, and dominance hierarchies. In: Hohmann G, Robbins M.M, Boesch C, (Eds), *Feeding ecology in apes and other primates* (pp. 263–284), Cambridge, Cambridge University Press.
- Kummer, H. (1968). *Social organization of hamadryas baboons*. S. Karger.
- Lambert, J. E. (2012). Primates in Communities: The Ecology of Competitive, Predatory, Parasitic, and Mutualistic Interactions Between Primates and Other Species. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 85.
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., Dunbar, R. I. M. (2007). Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evolutionary Ecology*, 21(5), 613-634.

- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74(6), 1617-1629.
- Li, Z., & Rogers, E. (2004). Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 25(1), 41-54.
- Lynch-Alfaro, J. W. (2007). Subgrouping patterns in a group of wild *Cebus apella nigritus*. *International Journal of Primatology*, 28(2), 271-289.
- Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A., & Schino, G. (2008). Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, 76(4), 1235-1247.
- Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 603-614.
- Maruhashi, T., Saito, C., & Agetsuma, N. (1998). Home range structure and inter-group competition for land of Japanese macaques in evergreen and deciduous forests. *Primates*, 39(3), 291-301.
- Matthews, L. J. (2009). Activity patterns, home range size, and intergroup encounters in *Cebus albifrons* support existing models of capuchin socioecology. *International Journal of Primatology*, 30(5), 709-728.
- McCabe, G. M., & Fedigan, L. M. (2007). Effects of reproductive status on energy intake, ingestion rates, and dietary composition of female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 28(4), 837-851.
- Meunier, H., Leca, J. B., Deneubourg, J. L., & Petit, O. (2006). Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, 143(12), 1511-1527.
- Miller, L. E. (1996). The behavioral ecology of wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). In *Adaptive radiations of neotropical primates* (pp. 271-288). Springer US.

Milton, K. (2008). Macronutrient patterns of 19 species of Panamanian fruits from Barro Colorado Island. *Neotropical Primates*, 15(1), 1-7.

Nakai, É. S. (2007). *Fissão-fusão em Cebus nigritus: Flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes* (Master dissertation, Universidade de São Paulo).

Napier, J. R., & Napier, P. H. (1967). *A Handbook of Living Primates*. New York, Academic Press.

Negreiros, O.C., Custodio Filho, A., Dias, A. C., Franco, G. A. D. C., Couto, H. T. Z. do, Vieira, M. G. L., & Moura Netto, B. V. de . (1995). Análise estrutural de um trecho de floresta pluvial tropical, Parque Estadual de Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras (SP - Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, 7(1), 1-33.

Noë, R., & Laporte, M. (2014). Socio-spatial cognition in vervet monkeys. *Animal cognition*, 17(3), 597-607.

Noser, R., & Byrne, R. W. (2007). Travel routes and planning of visits to out-of-sight resources in wild chacma baboons, *Papio ursinus*. *Animal Behaviour*, 73(2), 257-266.

Parr, N. A., Melin, A. D., & Fedigan, L. M. (2011). Figs are more than fallback foods: the relationship between *Ficus* and *Cebus* in a tropical dry forest. *International Journal of Zoology*, 2011.

Pavelka, M. S. (2011). Mechanisms of cohesion in black howler monkeys. In *Origins of Altruism and Cooperation* (pp. 167-178). Springer New York.

Peres, C. A. (1994). Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 98-112.

Petit, O., Gautrais, J., Leca, J. B., Theraulaz, G., & Deneubourg, J. L. (2009). Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1672), 3495-3503.

Pinto, L. P., Costa, C. M., Strier, K. B., & da Fonseca, G. A. (1993). Habitat, density and group size of primates in a Brazilian tropical forest. *Folia Primatologica*, 61(3), 135-143.

- Plavcan, J. M., van Schaik, C. P., & McGraw, W. S. (2005). 14 Seasonality, social organization, and sexual dimorphism in primates. *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates*, 44, 401.
- Presotto, A. (2009). *Mapas cognitivos de primatas: análise de movimentos e rotas de Cebus nigrinus apoiada por sistemas de informação geográfica* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric?. *Animal Behaviour*, 80(1), 125-132.
- Ramos-Fernandez, G., Boyer, D., & Gomez, V. P. (2006). A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 536-549.
- Ramos-Fernández, G., & Morales, J. M. (2014). Unraveling fission-fusion dynamics: how subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(8), 1225-1235.
- Rose, L. M. (1998). *Behavioral ecology of white-faced capuchins (Cebus capucinus) in Costa Rica* (Doctoral dissertation, Washington University).
- Rubenstein, D. E. (1978). On predation, competition, and the advantages of group living. In P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer (Eds.), *Social Behavior* (pp. 205-231). Springer US.
- Rylands, A. B., Kierulff, M. C., & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the Taxonomy and Distributions of the Tufred Capuchin Monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Ludiana*, 6, 97-110.
- Sakura, O. (1994). Factors affecting party size and composition of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) Bossou, Guinea. *International Journal of Primatology*, 15(2), 167-183.
- Santos, L. P. C. D. (2009). *Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de Cebus nigrinus em área de Mata Atlântica* (Masters dissertation, Universidade de São Paulo).

Sayers, K. (2013). On folivory, competition, and intelligence: generalisms, overgeneralizations, and models of primate evolution. *Primates*, 54(2), 111-124.

Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D., & Aureli, F. (2011). Collective decision-making and fission-fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608-1617.

Schreier, A. L., & Swedell, L. (2012). Ecology and sociality in a multilevel society: ecological determinants of spatial cohesion in hamadryas baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 580-588.

Silva Jr, J. D. S. (2001). Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* *erxleben*, 1777 (Primates, Cebidae). *Rio de Janeiro (Brazil): Universidade Federal do Rio de Janeiro*, 377.

Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76(3), 619-636.

Snaith, T. V., & Chapman, C. A. (2005). Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Piliocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(2), 185-190.

Strier, K. B., & Ziegler, T. E. (1997). Behavioral and endocrine characteristics of the reproductive cycle in wild muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *American Journal of Primatology*, 42(4), 299-310.

Strier, K. B. (2009). Seeing the forest through the seeds. *Current Anthropology*, 50(2), 213-228.

Sueur, C., Deneubourg, J. L., Petit, O., & Couzin, I. D. (2011). Group size, grooming and fission in primates: A modeling approach based on group structure. *Journal of theoretical biology*, 273(1), 156-166.

Sugiura, H., Shimooka, Y., & Tsuji, Y. (2011). Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1348-1366.

Sugiura, H., Shimooka, Y., & Tsuji, Y. (2014). Japanese Macaques Depend not Only on Neighbours but also on More Distant Members for Group Cohesion. *Ethology*, 120(1), 21-31.

Sundaresan, S. R., Fischhoff, I. R., Dushoff, J., & Rubenstein, D. I. (2007). Network metrics reveal differences in social organization between two fission–fusion species, Grevy’s zebra and onager. *Oecologia*, 151(1), 140-149.

Taira, J. T. (2007). *Consumo de palmito Juçara (Euterpe edulis Mart.) por macacos-prego (Cebus nigritus): estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet* (MS. Dissertation, Universidade de São Paulo).

Takahata, Y., Suzuki, S., Okayasu, N., & Hill, D. (1994). Troop extinction and fusion in wild Japanese macaques of Yakushima Island, Japan. *American Journal of Primatology*, 33(4), 317-322.

Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2012). Cost-free vigilance during feeding in folivorous primates? Examining the effect of predation risk, scramble competition, and infanticide threat on vigilance in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(3), 453-466.

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. (www.iucnredlist.org). Downloaded on 18 December 2015.

Tokuda, M. (2012). *Dispersão e estrutura social de macacos-prego (Sapajus nigritus) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

van Belle, S., & Estrada, A. (2008). Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology*, 70(6), 613-619.

- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577-589.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen, V., Foley, R. A. (Eds.), *Comparative Socioecology*, Blackwell, Oxford, 195-218.
- van Schaik, C. P. (1999). The socioecology of fission–fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40(1), 69-86.
- Van Schaik, C. P., & Van Hooff, J. A. R. A. M. (1996). Toward an understanding of the orangutan's social system. *Great ape societies*, 3-15.
- Velicer, W. F. & Colby, S. M. (1997). Time series analysis for prevention and treatment research. In K. J. Bryant, M. Windle, & S. G. West (Eds.) *The Science of Prevention: Methodological Advances from Alcohol and Substance Abuse Research*. (pp. 211-249). Washington, DC, American Psychological Association.
- Velicer, W. F., & Fava, J. L. (2003). Time series analysis. In J. Schinka & W. F. Velicer (Eds.), *Research Methods in Psychology, Handbook of psychology*, 2, 581-606.
- Verdolin, J. L. (2006). Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 457-464.
- Visalberghi, E. (1990). Tool use in *Cebus*. *Folia Primatologica*, 54(3-4), 146-154.
- Visalberghi, E., Frigaszy, D. M., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and tool use. *Science (New York, NY)*, 308(5724), 951-2.
- Vogel, E. R. (2005). Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: the effects of contest competition. *Behavioral ecology and sociobiology*, 58(4), 333-344.
- Vogel, E. R., Munch, S. B., & Janson, C. H. (2007). Understanding escalated aggression over food resources in white-faced capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 74(1), 71-80.
- Watve, M. G., & Sukumar, R. (1995). Parasite abundance and diversity in mammals: correlates with host ecology. *PNAS*, 92(19), 8945-8949.

Watve, M. G., & Jog, M. M. (1997). Epidemic diseases and host clustering: an optimum cluster size ensures maximum survival. *Journal of Theoretical Biology*, 184(2), 165-169.

Whitten, P. L. (1983). Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 5(2), 139-159.

Wilson, K., Knell, R., Boots, M., & Koch-Osborne, J. (2003). Group living and investment in immune defence: an interspecific analysis. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 133-143.

Wiszniewski, J., Allen, S. J., & Möller, L. M. (2009). Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 77(6), 1449-1457.

Wittemyer, G., Douglas-Halmilton, I., & Getz, M. (2005). The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69(6), 1357-1371.

Wright, E., & Robbins, M. M. (2014). Proximate mechanisms of contest competition among female Bwindi mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(11), 1785-1797.

Zhang, S. Y. (1995). Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 16(3), 489-507.

Zhou, W.-X., Sornette, D., Hill, R.A., & Dunbar, R.I.M. (2005). Discrete hierarchical organization of social group sizes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1561), 439-444.

ANEXOS

Anexo A. Mapa com o trajeto do percurso de três dias consecutivos de observação de um grupo de *S.nigritus* localizado no Parque Estadual Carlos Botelho. O registro de dados começa nas primeiras horas do dia 28/08/2014 e encerra no final do dia 30/08/2014 na árvore de dormida escolhida pelo grupo. Dados e Mapa: Vitor Luccas.

Anexo B. Mapa com o trajeto registrado pelo GPS 1 (pesquisador), representando um indivíduo localizado em uma extremidade do grupo CP, e trajeto do GPS 2 (auxiliar de campo), representando o indivíduo na extremidade oposta e mais distante do indivíduo representado pelo GPS 1. O espaço entre os dois trajetos equivale a distância entre os dois indivíduos registrados pelos GPS's 1 e 2. Dados e Mapa: Vitor Luccas.

COMISSÃO DE ÉTICA EM PESQUISA COM ANIMAIS**Instituto de Psicologia
USP****CERTIFICADO**

Certificamos que o projeto registrado sob o número 009.2014, para uso de animais em experimentação, intitulado "Organização social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*)" sob a Coordenação da Profa. Dra. Patricia Izar Mauro e a participação do pesquisador Vitor Rodrigues Luccas, foi aprovado pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animal (CEPA) do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo em reunião de 23 de fevereiro de 2015.

We hereby certify that the Project "Social Organization in capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*)", number 009.2014, submitted by Prof. Patricia Izar Mauro and Vitor Rodrigues Luccas, was approved by the Committee on Ethical Research on Animals (CEPA) of Institute of Psychology from Universidade de São Paulo.

São Paulo, 23 de fevereiro de 2014.

Profa. Dra. Maria Helena Leite Hunziker

Presidente da CEPA