UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

CAMILA GALHEIGO COELHO

**Observação por co-específicos e influências sociais na
aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos
por macacos-prego (*Cebus sp.*) em semi-liberdade.**

São Paulo

2009

CAMILA GALHEIGO COELHO

**Observação por co-específicos e influências sociais na
aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos
por macacos-prego (*Cebus sp.*) em semi-liberdade.**

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Prof. Dr. Eduardo B. Ottoni

São Paulo

2009

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

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

Coelho, Camila Galheigo.

Observação por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos por macacos-prego (*Cebus sp.*) em semi-liberdade / Camila Galheigo Coelho; orientador Eduardo B. Ottoni -- São Paulo, 2009.

148 p.

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

1. Utilização de ferramentas 2. Tolerância 3. Aprendizagem social
4. Macacos-prego 5. Primatas (não humanos) I. Título.

QL785

Banca Examinadora:

Agradecimentos

Ao meu orientador Prof. Dr. Eduardo B. Ottoni, pela paciência, por tudo que me ensinou e por uma orientação que me fez crescer.

À Prof^a. Dr^a. Patrícia Izar, pelas aulas, debates e principalmente pela ajuda com a análise dos dados.

À Dr^a. Briseida D. Resende por todas as conversas sobre os macacos do PET, pelas críticas e sugestões durante a qualificação, e por todo o apoio.

À Prof^a. Dr^a. Denise Selivon Scheepmaker e ao Prof. Dr. André Luis Paranhos Perondini por terem me iniciado na arte de fazer ciência.

Ao Prof. Fernando José Leite Ribeiro pelas críticas e comentários apresentados durante o exame de qualificação.

Ao Parque Ecológico do Tietê por ter me permitido desenvolver a pesquisa na área de proteção, aos tratadores, guardas e funcionários por toda a ajuda.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento pela concessão da bolsa de mestrado.

À Bianca e Ana Sílvia, sem vocês este trabalho jamais teria sido feito.

Ao Tiago, por ter me apresentado aos macacos do PET e do Brasil afora.

Ao Massimo por ter me apresentado à primatologia, pelas dicas acadêmicas e pelas risadas.

Aos meus amigos da pós, Olívia, Darwin, Michele, Andressa, Marina, Lucas, Caio, Zé, Marco, Gandi, Carine, Altay e todos os demais amigos de luta.

A todos os meus amigos da Biologia e da vida, especialmente Luara, Maissa, Talita, Talitha, Nina, Ilana, Carol, Sandy, Monique, Chicão, João, Nana, Gabriel, Fernanda, Rafa.

Ao Beto, pela deliciosa amizade, por todo o carinho, companheirismo e amor.

Aos meus pais e meu irmão, por tudo, e em especial, pela companhia nessa grande viagem que têm sido nossas vidas; vocês são e sempre serão o meu lar.

Resumo

COELHO, C. G. **Observação por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas na quebra de cocos por macacos-prego (*Cebus sp.*) em semi-liberdade.** 2009. 148f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

A presente dissertação dá continuidade às pesquisas que vêm sendo desenvolvidas há mais de uma década com um grupo de macacos-prego (*Cebus sp.*) do Parque Ecológico do Tietê, e cujo escopo reside na análise dos comportamentos de manipulação de objetos, uso de ferramentas para obtenção de alimento e na transmissão social de informação. Filhotes manipulam cocos e pedras, inicialmente de forma inepta e gradualmente desenvolvem as técnicas necessárias para o uso de pedras como ferramentas percussivas para quebrar cocos posicionados sobre bigornas. Durante o processo de aquisição da técnica de quebrar cocos, os filhotes observam co-específicos executando o comportamento. Os macacos-prego adultos são extremamente tolerantes a infantes e juvenis, permitindo uma observação próxima da atividade, acesso aos cocos e “martelos” e inclusive a possibilidade de se alimentar de restos de cocos quebrados. Essa tolerância confere oportunidades sociais que podem facilitar a aprendizagem de indivíduos ingênuos, levando à transmissão social do uso de pedras como ferramentas. Um estudo anterior (Ottoni et al 2005) verificou que a escolha de alvos não se correlacionava significativamente com sua idade, proximidade social ou posto hierárquico, mas sim se correlacionava com a proficiência dos alvos potenciais, uma estratégia que otimiza as possibilidades de transmissão social de informação, mas que poderia estar sendo mediada por um mecanismo simples de otimização pelas oportunidades de comer restos (*scrounging*). Buscamos aqui investigar com mais precisão estas correlações entre os fatores sociais e de

desempenho da técnica que estariam associados à escolha dos alvos de observação. Verificamos que a observação de co-específicos durante a quebra de cocos se correlacionou significativamente com diversos fatores: proximidade social, hierarquia social, idade, proficiência e produtividade na quebra. Diferenças em relação ao estudo anterior sugerem que o comportamento de quebra de cocos podia estar, então, se disseminando pelo grupo, estando hoje em sua fase de *tradição*. Observamos a ocorrência de *scrounging* em 74,5% dos eventos observacionais, o que dá suporte à hipótese de que o *scrounging* constitua a motivação “proximal” para a observação da quebra de cocos, e outras oportunidades de aprendizagem socialmente enviesada que não dependem da observação do comportamento em si: a farta disponibilidade de restos de cocos nos sítios após um episódio de quebra permite aos observadores fazer *scrounging* e manipular os elementos nos sítios, mesmo em se tratando de indivíduos pouco tolerados socialmente. Foi registrada uma alta frequência de observações de alvos machos adultos por fêmeas adultas, o que sugere um possível papel de *display* sexual da quebra de cocos. Uma idiosincrasia foi observada no comportamento atual de quebra de cocos pelos macacos-prego do P.E.T: as fêmeas, usualmente pouco ativas em outros estudos, mostraram-se freqüentes quebradoras e foram alvo de observação no presente estudo. A dinâmica das interações sociais que ocorrem no contexto da quebra de cocos com o auxílio de ferramentas, associada aos padrões de desenvolvimento ontogenético da proficiência neste comportamento, favorecem a caracterização do uso de ferramentas na quebra de cocos como uma tradição comportamental.

Palavras-chave: uso de ferramentas, tolerância social, aprendizagem socialmente enviesada, tradições comportamentais, macacos-prego

Abstract

COELHO, C. G. **Observation by conspecifics and socially-biased learning in nut-cracking tool-use by semi-wild capuchin monkeys (*Cebus sp.*)**. 2009. 148f. Dissertation (Master) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

This dissertation gives continuity to research with a group of Capuchin monkeys (*Cebus sp.*) from the Tietê Ecological Park, under way for over a decade. The scope of the research includes manipulative behaviours of objects, tool-use and social transmission of information. Infants and juveniles manipulate nuts and stones, initially in a non-proficient way and gradually they develop the necessary skills for the use of the stone as percussive tools for nut-cracking on top of anvils. During the acquisition of the nut-cracking technique, infants and juveniles observe conspecifics cracking nuts. Adult capuchin monkeys are extremely tolerant with infants and juveniles, allowing close observation, access to nuts and “hammers” and even the possibility of *scrounging* cracked nuts. This tolerance gives way to social opportunities which may facilitate learning for naive individuals, leading to the social transmission of the use of stones as tools. A previous study (Ottoni et al 2005) verified that observation did not significantly correlate to age, social proximity or hierarchy, but it did correlate to the proficiency of observational targets. A simple mechanism such as optimizing *scrounging* opportunities could hence maximize possibilities of social transmission of information. Here we sought out to investigate more accurately the correlations between the choice of observation targets and social factors and between the former and factors related to the performance of the technique. We verified that the observation of conspecifics during nut-cracking significantly correlated to several factors: social proximity, social hierarchy, age, proficiency and productivity in cracking nuts. Differences in relation to the previous study

suggest that the nut-cracking behaviour has recently (as of 15 years or so) disseminated through the group, as is presently in the *tradition* phase. We observed the occurrence of *scrounging* in 74,5% of the observational episodes, which support the hypotheses that *scrounging* constitutes the “proximal” motivation for nut-cracking observation, and other opportunities of socially-biased learning. This does not depend on observing behaviour *per se* as there is abundant availability of left-over cracked nuts on the anvils after an episode of nut-cracking, which allows the monkeys to scrounge and manipulate the elements on site. This is especially relevant for individuals that are less tolerated socially. High frequency of observations by adult females was registered, suggesting a possible role of sexual *display* in nut-cracking. One idiosyncrasy was observed in the current nut-cracking behavior by Capuchin monkeys at P.E.T: the females, usually less active in other studies, appeared frequent crackers and targets of observation in this study. The dynamics of social interactions which occur in the tool-use-nut-cracking context associated to the patterns of the ontogenetic development of proficiency in this behaviour, favour the characterization of tool use in nut-cracking as a behavioral tradition.

Key-words: tool-use, social tolerance, socially-biased learning, behavioral traditions, capuchin monkeys

Lista de Figuras

- Figura 1. Rotas de difusão descritas por três inovações: (A) comer peixes, (B) lavar batata doce e (C) *stone handling* (modificada da Figura 10.1 de Huffman; Hirata, 2003)..29
- Figura 2. *Syagrus romanzoffiana*: (A) palmeira (Lorenzi, 1992); (B) cacho com frutos; (C) frutos imaturos (verdes); (D) frutos maduros; (E) sementes (coco seco). (Fotos B-E: E. B. Ottoni).39
- Figura 3. Frequência de registros de Eventos Focais ao longo dos meses de coleta de dados.61
- Figura 4. Frequência relativa de Episódios Exploratórios com manipulação não-percussiva por sexo e por faixa etária.62
- Figura 5. Frequência de *Scrounging* Mediato em Episódios Exploratórios por sexo e por faixa etária.63
- Figura 6. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por sexo em cada período; (A) frequência absoluta e (B) frequência por indivíduo; linhas horizontais indicam a mediana para fêmeas (linha vermelha) e machos (linha azul).69
- Figura 7. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por faixa etária: (A) frequência por faixa etária e (B) frequência por indivíduo, linhas horizontais indicam a mediana para adultos, juvenis e infantes.72
- Figura 8. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por indivíduo nos períodos A (cilindros), B (cones) e C (quadrados).75
- Figura 9. Qualidade dos episódios de Quebra de Cocos em cada período (A, B e C). QP = Quebra Proficiente, QA = Quebra Adequada e QI = Quebra Inepta. (N) = frequência absoluta dos episódios da categoria.77
- Figura 10. Frequência de Quebra de Cocos por de sexo, para cada categoria qualitativa do comportamento de quebra de cocos (QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente) por período.78
- Figura 11. Frequência de Quebra de Cocos por categoria de Quebra (QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente), para cada faixa etária.....81
- Figura 12. Correlação entre frequência de ameaçar co-específicos fora do contexto de quebra de cocos e deslocar o Quebrador do sítio. O ponto isolado representa os valores referentes ao macho “alfa” (David)83
- Figura 13. Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados e não-observados por co-específicos.84
- Figura 14. Frequência de episódios de Manipulação Percussiva observados, contabilizando o número de Observadores presentes85
- Figura 15. Proporção de episódios de Quebra de Cocos produtivos (Quebra Proficiente) e episódios de QC não produtivos (Quebra Adequada e Quebra Inepta), observados ou não por co-específicos.86

Figura 16. Episódios de Quebra de Cocos observados por co-específicos, discriminado pelas categorias qualitativas de QC e número de observadores presentes.....	87
Figura 17. (A) Frequência de Eventos Observacionais de Alvos de Observação fêmeas e Alvos machos. (B) Frequência de episódios de Quebra de Cocos (QC) observados por co-específicos divididos pela frequência absoluta de episódios de QC para Alvos de cada sexo	89
Figura 18. (A) Frequência de Eventos Observacionais de Alvos de Observação das diferentes faixas etárias. (B) Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados, dividido pela frequência absoluta de episódios de QC	90
Figura 19. Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados por co-específicos por Alvo de Observação, ao longo dos três períodos (A, B e C).....	91
Figura 20. (A) Duração total dos Eventos Observacionais (tempo de permanência dos Observadores nos sítios de quebra de cocos) para cada alvo de Observação. (B) Média da taxa de Observação (tempo de permanência do Observador no sítio dividido pelo tempo de atividade do Quebrador) por Alvo de Observação	92
Figura 21. Frequência de Eventos Observacionais por (A) sexo e (B) faixa etária dos Observadores, proporcional ao número de indivíduos em cada categoria.....	93
Figura 22. Frequência de Eventos Observacionais por Observador, para cada um dos períodos A (cilindros), B (pirâmides) e C (quadrados).....	95
Figura 23. Frequência de Eventos Observacionais relativa ao número de Observadores em cada categoria de sexo/faixa etária, discriminando a categoria de sexo/faixa etária do Alvo de Observação	96
Figura 24. Frequência de Eventos Observacionais nos quais fêmeas em fase reprodutiva - no cio e fora do cio observaram quebra de cocos, para cada Alvo de Observação; nos rótulos estão discriminadas as fêmeas Observadoras	100
Figura 25. Proporção de Eventos Observacionais, nos quais os Observadores eram: fêmeas em idade reprodutiva, (1) fora do cio, (2) no cio, ou (3) demais Observadores....	101
Figura 26. Taxa de <i>Scrounging</i> Imediato (A) em função do grupo de sexo/idade dos <i>Scroungers</i> e (B) em função do grupo de sexo/idade dos Alvos de Observação	109
Figura 27. Frequência da categoria comportamental “Ingerir Endosperma” (vide Tabela 2.3 para definição) na presença do Alvo de Observação (Quebrador). Os indivíduos estão ordenados de acordo com o <i>Ranking</i> de Idade, os mais novos à esquerda e os mais velhos à direita.....	110
Figura 28. Frequência de Eventos Observacionais com <i>Scrounging</i> Mediato. Os indivíduos estão ordenados de acordo com o <i>Ranking</i> de Idade, os mais novos à esquerda e os mais velhos à direita	111
Figura 29 Frequência de episódios com Transferência de alimento (A) Direta e (B) Indireta para cada faixa etária.....	114

Lista de quadros

Quadro 1. Discussão da análise estatística pelo método de Kruskal-Wallis	73
--	----

Lista de Tabelas

Tabela 1 – Nome, sexo, faixa etária dos macacos do grupo estudado e presença dos sujeitos ao longo da coleta. (F: fêmea; M: macho; infante (amarelo); juvenil (salmão) Subadulto e adulto (laranja)	42
Tabela 2 – Categorias de episódios de Quebra de Cocos, registrados pelo método do “Evento Focal”	48
Tabela 3 – Etograma utilizado nos registros pelo método do “Evento Focal” (modificadores: Indivíduos). Indica categorias restritas aos episódios de Quebra de Cocos.....	49
Tabela 4 – Categorização do efeito do golpe sobre o coco quando este é atingido pelo martelo.....	50
Tabela 5 – Frequência de cada tipo de atividade realizada pelos sujeitos, nos sítios de quebra de cocos. Categorias de Quebra: QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente (definições das categorias, vide Tabela 2.2). F = fêmea; M = macho; I = infante. J = juvenil, SA =Subadulto e A = adulto	60
Tabela 6 – Composição demográfica ao longo dos períodos. Os valores representam o número de indivíduos presente nas classes de sexo (F = fêmea, M = macho e I = indeterminado) e faixa etária ao longo da coleta de dados	65
Tabela 7 – Frequência de episódios de Quebra de Cocos por sexo. Quebra Proficiente (QP), Quebra Adequada (QA) e Quebra Inepta (QI). Períodos: A: junho e julho 2006; B: agosto - dezembro 2006; C: janeiro - abril 2007	67
Tabela 8 – Frequência de episódios de Quebra de Cocos por faixa etária. Quebra Proficiente (QP), Quebra Adequada (QA) e Quebra Inepta (QI). Períodos: A: junho e julho 2006; B: agosto - dezembro 2006; C: janeiro - abril 2007	68
Tabela 9. Frequência de Deslocamento do Quebrador do sítio de Quebra para cada indivíduo, indicando-se os indivíduos responsáveis pelo deslocamento	82
Tabela 10 – Matriz de Observação com frequência de Eventos Observacionais para cada dupla de Observador e Alvo de Observação	98
Tabela 11. Taxa de Proficiência por indivíduo. Calculada dividindo-se a frequência absoluta de Quebra de Cocos bem sucedida (Quebra Proficiente) pela frequência absoluta de episódios de Quebra de Cocos	103
Tabela 12. Taxa de Produtividade por indivíduo. Calculado dividindo-se o número de Cocos Quebrados pela frequência absoluta de Episódios de Quebra de Cocos	107
Tabela 13 – Frequência de Transferência Direta de alimento entre díades	113
Tabela 14 – Frequência de Transferência Indireta de alimento entre díades	113
Tabela 15 Frequência de episódios de Transferência Direta e Indireta por classes de relação de parentesco	114
Tabela 16 – Correlações de matrizes entre a matriz de Observação e as de: Proximidade (contato, 1 metro e 10 metros), Brincadeira, Catação, Idade, Frequência de Quebra de Cocos, Proficiência, Produtividade e Deslocamento, Hierarquia Social e <i>Scrounging</i> Imediato.....	116

Sumário

1. Introdução	14
1.1. Uso de ferramentas em animais não-humanos e a quebra de cocos	15
1.2. Aprendizagem socialmente enviesada: conceito, modalidades e valor adaptativo ..	19
1.2.1. Modalidades de aprendizagem socialmente enviesada	20
1.3. Inovação e difusão de comportamentos e as fases para o estabelecimento de uma tradição comportamental	25
1.4. Tradições comportamentais	30
1.5. Objetivos	34
2. Material e Métodos.....	38
2.1. Local de estudo: Parque Ecológico do Tietê	38
2.2. Grupo de estudo	40
2.3. Coleta de dados	44
2.4. Métodos de amostragem	45
2.4.1. Amostragem por varredura	45
2.4.2. Amostragem por Evento Focal: registro das atividades nos sítios de quebra de cocos	45
2.4.3. Todas as Ocorrências de Transferência de Alimento	51
2.5. Análise dos dados.....	52
2.5.1. Proximidade.....	53
2.5.2. Demografia de Quebra de Coco e da Transferência de Alimento	54
2.5.3. Proficiência e Indicadores de Desempenho na Quebra de Coco	55
2.5.4. Correlação de Matrizes	56
3. Resultados.....	59
3.1. Atividades nos sítios de quebra.....	59
3.2. Episódios Exploratórios.....	61
3.2.1. Episódios Exploratórios com manipulação não-percussiva	61
3.2.2. <i>Scrounging</i> Mediato em Episódios Exploratórios	62
3.3. Episódios de Quebra de Cocos	64
3.3.1. Demografia do comportamento de quebrar cocos	67
3.3.2. Qualidade dos episódios de Quebra de Cocos.....	77
3.3.3. Deslocamento de Quebradores e domínio do sítio	82

3.4. Observação da Quebra de Cocos por co-específicos	84
3.4.1. Alvo de Observação por co-específicos	88
3.4.2. Observadores co-específicos	93
3.4.3. Alvos de Observação e Observadores co-específicos.....	95
3.5. Proficiência e Produtividade na Quebra de Cocos	102
3.5.1. Proficiência do Quebrador.....	102
3.5.2. Produtividade do Quebrador.....	106
3.5.3. Ingestão de cocos pelos Quebradores	107
3.6. <i>Scrounging</i> Imediato e Mediato à observação da Quebra de Cocos e outras formas de Transferência de Alimentos.....	108
3.6.1. <i>Scrounging</i> Imediato	108
3.6.2. <i>Scrounging</i> Mediato.....	111
3.6.3. Transferência de outros tipos de alimento.....	112
3.7. Escolha do Alvo de Observação	115
4. Discussão.....	120
4.1. Aparecimento e difusão da quebra de cocos.....	120
4.2. Diferenças de gênero na Quebra de Cocos e a hipótese do <i>display</i> sexual	124
4.3. Sobre as oportunidades de aprender com os co-específicos: o que os estudos nos mostram acerca das influências sociais na aprendizagem do comportamento de quebrar cocos?.....	128
Referências Bibliográficas	133
Apêndices	139
Apêndice A	139
Apêndice B	144
Apêndice C	145

1. Introdução

Os macacos-prego apresentam uma dieta muito diversificada, que inclui plantas (frutos, folhas, flores, etc), artrópodes, ovos de aves e mesmo pequenos vertebrados. Essa plasticidade na dieta é fundamental para a ampla distribuição geográfica da espécie e sua relativa resistência à degradação dos ecossistemas que ela ocupa. Tal dieta resulta de um forrageamento eclético que requer muito tempo de manipulação de alimentos e substratos que contêm alimento (Fragaszy et al., 2004a). A flexibilidade comportamental apresentada por estes primatas implica na necessidade de saber “o que comer” e “como obter o alimento”, informações que precisam ser adquiridas pelos filhotes ao se tornarem independentes e que podem envolver mecanismos de transferência social de informação (King, 1991). É nesse contexto que o presente estudo vem abordar duas atividades, a saber: a quebra de frutos encapsulados com o uso de ferramentas e a transferência de alimentos – tanto do endosperma de coco obtido pela quebra quanto de outros itens alimentares.

A aquisição de sofisticadas técnicas de manipulação, em particular o comportamento de usar pedras como ferramentas para quebrar cocos, nos interessa por ser um comportamento presente em muitas populações de macacos-prego¹ – mas ausente em outras - e, portanto, candidato a ser uma tradição comportamental. Van Schaik e Pradhan (2003) utilizam o termo “especializações adquiridas” para tratar destes comportamentos que não se desenvolvem consistentemente em todas as populações e que, portanto, devem ser adquiridos por cada indivíduo por inovação ou uma forma de aprendizagem socialmente enviesada.

Segundo Frigaszy e Perry (2003), para se qualificar como uma tradição, o comportamento deve ser compartilhado por membros de um mesmo grupo, ser relativamente duradouro e depender, até certo grau, de contribuições sociais para ser aprendido. Faremos, a

¹ Por macaco-prego nos referimos às espécies robustas do gênero *Cebus*, ou seja, *Cebus apella*, *Cebus nigrinus*, *Cebus libidinosus* e *Cebus xanthosternus*.

seguir, uma revisão dos conceitos de uso de ferramentas, aprendizagem socialmente enviesada, inovações e tradições comportamentais, com o objetivo de contextualizar a quebra de cocos neste cenário, com foco principal nas influências sociais sobre a aprendizagem do comportamento.

1.1. Uso de ferramentas em animais não-humanos e a quebra de cocos

Adotamos aqui o termo “uso de ferramentas”, como definido por Beck (1980, p. 10): “o emprego externo de um objeto solto no ambiente para alterar, com maior eficiência, a forma, posição ou condição de outro objeto, organismo ou o próprio usuário”. Essa definição é bastante ampla e inclui o uso de ferramentas desde as formas mais estereotipadas e inatas até aquelas que envolvem maior flexibilidade, se assemelhando àquilo que observamos em primatas, para os quais o aprendizado parece influir grandemente na variabilidade do comportamento.

A quebra de frutos encapsulados por chimpanzés foi extensivamente documentada para duas populações no oeste africano: 1) Taii, onde utilizam martelos de pau (para quebrar *Coula edulis*, de uso mais comum) ou pedra (para quebrarem *Panda oleosa*, coco mais duro) sobre bigornas de madeira (raízes de árvores) (Boesch; Boesch, 1983), e 2) Bossou, onde utilizam martelos e bigornas de pedra (Sakura; Matsuzawa, 1991; Inoue-Nakamura; Matsuzawa, 1997). Entre os chimpanzés, em geral, além da quebra de cocos, foram descritas também diversas formas de uso de ferramentas, tais como o uso de varetas para a captura de cupins e formigas, esponjas de folhas secas para captura de água e almofadas de folhas em solo úmido (McGrew, 1992; Hirata et al., 1998; Whiten et al, 1999; Whiten; Boesch, 2001). Dentre os orangotangos, van Schaik (2003) relatou o uso de varetas para capturar formigas e para coçar regiões do corpo de difícil alcance, “luvas” de folhas que são usadas para lidar com

frutos espinhoso e esponjas de folhas para captura de água. Acreditava-se que chimpanzés e orangotangos eram os únicos pongídeos a utilizar ferramentas, mas recentemente foram relatadas, pela primeira vez, algumas observações do uso de ferramentas (“cajados”) por gorilas ocidentais (*Gorilla gorilla*) (Breuer et al., 2005).

Em 1999, van Schaik et al. propuseram um modelo que previa que o uso de ferramentas numa população de primatas dependeria de três fatores: uma predisposição genética (destreza manipulativa e grandes cérebros), exigências ecológicas (a dependência de frutos encapsulados) e uma tolerância entre indivíduos de forma que fosse possível a aprendizagem social. Dentre os primatas do Novo Mundo, o macaco-prego atende aos critérios de van Schaik: é uma das espécies com mais habilidades manipulativas e cognitivas, apresentando um tamanho relativo de neocórtex semelhante ao dos pongídeos (Rilling; Insel, 1999); habita ambientes inóspitos como o cerrado e a caatinga e apresenta grande tolerância entre indivíduos do mesmo grupo, especialmente para com os mais jovens.

Estudos de manipulação complexa de objetos vinham sendo feitos com macacos-prego em cativeiro (Westergaard; Fragazy, 1987; Anderson, 1990; Visalberghi, 1990) e, apesar de atestarem as habilidades manipulativas e cognitivas dos mesmos, eram criticados por aqueles que acreditavam que tais comportamentos só podiam ser induzidos experimentalmente. Essa noção foi superada com a descrição do uso espontâneo e rotineiro de pedras como ferramentas para a quebra de frutos encapsulados pelo grupo do Parque Ecológico do Tietê² (P.E.T.) (Ottoni; Mannu, 2001). Recentemente, esse uso de ferramenta foi descrito para populações selvagens de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) que habitam o cerrado e a caatinga (Fragazy et al. 2004b; Moura; Lee, 2005; Mannu; Ottoni, 2008), o que corrobora as exigências ecológicas previstas por van Schaik et al. (1999).

² Este grupo de macacos-prego – o mesmo por nós estudado - vive na área de proteção do Parque Ecológico do Tietê e difere de uma população selvagem em três características mais marcantes: 1) apresentam uma área de uso restrita, pois a mata que habitam é circundada pela malha urbana, 2) são provisionados diariamente e 3) foram introduzidos nessa área, sendo os indivíduos fundadores do grupo originados de diversas procedências desconhecidas, o que resultou em um grupo misto. A maioria dos indivíduos aparenta ser *Cebus nigrítus*, porém, alguns se assemelham à *Cebus libidinosus* e um à *Cebus xanthosternus*.

Otoni e Izar (2008) mapearam os estudos de longa duração com macacos-prego, registrando a presença ou ausência de uso de ferramentas nestas populações; identificaram também as regiões para as quais existiam evidências indiretas de quebra de fruto encapsulado por uso de ferramentas. Esses autores descrevem que, apesar de estudos de longa duração com diversas populações selvagens de *Cebus nigritus* e *Cebus apella*, nunca foi registrado, para estas espécies de macaco-prego que habitam florestas, o uso rotineiro de ferramentas, mesmo quando o ambiente apresenta os elementos necessários para o mesmo³. Para *Cebus xanthosternos*, existem evidências indiretas de uso de pedras como ferramentas em uma população localizada na Chapada Diamantina (Bahia), cuja área de uso é sobreposta pela área de uso de uma população de *Cebus libidinosus*.

O uso espontâneo de pedras como ferramentas para quebrar frutos encapsulados parece ser disseminado por todo o Centro-Oeste e Nordeste brasileiro, onde houver predomínio dos biomas de cerrado e caatinga, e em diversas populações de *Cebus libidinosus*, segundo evidências diretas e indiretas (Otoni; Izar, 2008). Alguns grupos de *C. libidinosus* que habitam duas áreas no Piauí (distantes aproximadamente 400 km uma da outra) têm sido objeto de estudos observacionais de longa duração e experimentos de campo com um grupo selvagem provisionado (Visalberghi et al., 2009), permitido uma melhor descrição da quebra de frutos encapsulados – diferente em cada uma das áreas – e de outros usos de ferramentas (Mannu; Otoni, 2008).

As populações que habitam a área de ecótono cerrado/caatinga, nas dependências e terras circundantes à Fazenda Boa Vista (Gibués, Piauí), utilizam pedras como “martelos” para quebrar cocos (de diversas espécies) sobre bigornas de pedra (maioria) ou de troncos caídos (raros casos); ambas oferecem a dureza apropriada para a quebra de cocos (Visalberghi et al., 2007). A maioria das bigornas está localizada na zona de transição entre as encostas dos paredões rochosos e as áreas planas de mata, próximas às faixas de corredeira de água

³ Existem registros, no entanto, da utilização de manipulações complexas para obtenção de alimentos de difícil acesso, por *Cebus nigritus* (Taira et al., 2002) e *Cebus apella* (Izawa; Mizuno, 1977; Struhsaker; Leland, 1977).

sazonais, onde são acumuladas pedras de natureza propícia (formato, dureza, tamanho, etc) para servirem de martelo; as poucas bigornas de troncos caídos foram identificadas nas áreas planas de mata. Segundo os dados de localização de sítios de quebra, os martelos e cocos precisam ser transportados para as bigornas o que requer, segundo os autores, certo nível de planejamento por parte dos macacos.

As populações de *Cebus libidinosus* que habitam a outra área mencionada acima vivem na caatinga – Parque Nacional da Serra da Capivara, Piauí – e apresentam o maior “tool-kit” descrito para macacos-prego (Mannu; Ottoni, 2008). Utilizam pedras como ferramentas em mais do que um padrão motor e para exercer diversas funções. Além disso, fabricam sondas a partir de estruturas vegetais (geralmente galhos), as quais utilizam para acessar alimento ou água em buracos ou rachaduras. Estes macacos-prego usam pedras como martelos para: 1) quebrar frutos encapsulados ou sementes (na maioria dos episódios o fruto do jatobá, *Hymenaea courbaril*); 2) afofar o solo para em seguida cavar em busca de raízes, tubérculos e ninhos de artrópodes; 3) quebrar madeira podre (em busca de larvas e artrópodes), 3) esmagar invertebrados (artrópodes e caramujos); 4) esmagar raízes, tubérculos, cactos e alimentos provisionados; 5) desalojar pedras dos conglomerados sedimentares e 5) para pulverizar quartzo, que em seguida é lambido, cheirado e/ou esfregado sobre o corpo, com finalidade ainda obscura (Mannu; Ottoni, 2008). Esses autores descrevem também outros usos de pedras como ferramentas, tais como “enxada” para puxar a terra enquanto cava o buraco, “machadinha” para cortar partes de plantas e, horizontalmente ao solo, para esparramar folhas secas, possivelmente em busca de artrópodes.

Além dessa incrível diversidade na funcionalidade das ferramentas, Mannu e Ottoni (2008) expõem os diferentes níveis de complexidade manipulativa apresentados pelos macacos-prego, os quais refletem a capacidade motora e cognitiva dos mesmos: mais comumente o uso de ferramentas envolveu uma *relação estática e de primeira ordem* (Fragaszy et al., 2004a) entre objeto-objeto ou objeto-substrato (como é o caso de usar pedras

para pulverizar quartzo ou o uso de gravetos para extrair alimento); nos raros casos em que a pedra foi utilizada para esmagar um artrópode ou um caramujo trata-se de uma *relação dinâmica de primeira ordem*. Já o uso de martelo para quebrar frutos encapsulados, posicionados sobre uma bigorna, requer o estabelecimento de *relações seqüenciais e de segunda ordem* (objeto-objeto-substrato); o que representa um nível maior de complexidade.

Por fim, Mannu e Ottoni (2008) descrevem, pela primeira vez em macacos-prego selvagens, o uso espontâneo de *ferramentas secundárias* (Sugiyama, 1997), no qual uma ferramenta é utilizada para preparar ou tornar disponível uma segunda ferramenta, e também o uso de duas ferramentas em uma mesma tarefa – por exemplo, golpear uma pedra contra o substrato, ampliando o orifício onde, em seguida, é introduzido um graveto para obter um alimento, Sugiyama (1997) denomina esse tipo de aplicação de uma ferramenta como sendo *associativa ou seqüencial*.

Usar uma pedra (“martelo”) para quebrar frutos encapsulados, posicionados sobre uma superfície sólida (“bigorna”) é considerado a forma mais complexa de uso de ferramentas espontaneamente em animais não-humanos por envolver duas relações espaciais em seqüência (Fragaszy et al., 2004a). Até o presente momento o uso de tal técnica de forma espontânea na natureza é conhecido apenas em chimpanzés e macacos-prego (Boesch; Boesch, 1983; Matsuzawa 1994; Ottoni; Mannu, 2001; Fragaszy et al., 2004b).

1.2. Aprendizagem socialmente enviesada: conceito, modalidades e valor adaptativo

Aprendizagem socialmente-enviesada é definida por Fragaszy e Visalberghi (2001, p.83) como “uma mudança no comportamento a propósito de uma mudança do estado cognitivo associada a uma experiência (a definição de aprendizagem segundo Shettleworth, 1998) auxiliada pela exposição às atividades de um companheiro social (Box, 1984)”. Ela se

distingue de qualquer outra forma de “aprendizagem individual” pelo contexto no qual ocorre e não por resultar de processos cognitivos distintos; os mecanismos por detrás são os mesmos descritos para a aprendizagem como um todo e por isso a aprendizagem socialmente enviesada ocorre em um largo espectro de animais.

As autoras sugerem que adotemos o termo aprendizagem socialmente enviesada no lugar de aprendizagem social uma vez que em última análise são sempre os indivíduos que aprendem. Conseqüentemente, não há como distinguir uma aprendizagem “social” de “associal”; toda aprendizagem é, no fim, individual. Ao contrário, propõem que foquemos na forma como que o contexto social pode enviesar essa aprendizagem.

1.2.1 Modalidades de aprendizagem socialmente enviesada

A aprendizagem socialmente enviesada tem sido largamente estudada em suas diversas modalidades como o realce de estímulo (Whiten; Ham, 1992) a imitação (Heyes, 1993) e a emulação (Tomasello; Call, 1997). Sendo a questão central a transmissão de informação, essas modalidades se distinguem principalmente na forma como essa transmissão ocorre.

Zentall (1996, p. 228) define realce de estímulo ou de local com uma “aparente imitação do comportamento resultante da orientação da atenção do animal para determinada parte do ambiente ou para um objeto em particular”. Os efeitos provocados pela ação de co-específicos no meio ambiente, assim como o interesse na ação do co-específico, levam a uma exposição orientada, que por sua vez pode resultar na habituação e/ou familiarização do indivíduo àquele local ou estímulo, alterando assim a probabilidade deste manipular determinados aspectos do ambiente (Galef, 1988).

Existem muitos exemplos de realce de local e estímulo e o acúmulo de estudos na área tem cada vez mais evidenciado o importante papel deste mecanismo na aprendizagem social. Para citar um, na Inglaterra, nas décadas de 20 e 30, as garrafas de leite deixadas na porta das

casas começaram a aparecer com a tampa de alumínio aberta e verificou-se que eram passarinhos que estavam perfurando-as para alcançar o leite (Hinde; Fisher, 1949, apud Gould; Gould, 1994). Como isso apareceu em determinadas regiões, e não espalhado por todo o país, suspeitaram que esse comportamento estivesse sendo transmitido de um indivíduo para outro e que alguma forma de aprendizagem social estivesse ocorrendo. Como os pássaros não estavam sendo observados por seus co-específicos pode-se deduzir que de fato eles estavam aprendendo sozinhos a partir do realce local que a garrafa com a tampa já perfurada oferecia. Assim podiam aplicar seu comportamento natural de bicar agora em um novo local: a tampinha de alumínio da garrafa.

No caso da quebra de coco, o realce de estímulo ou local diz respeito às possibilidades que um indivíduo tem de aprender o comportamento em decorrência de elementos atrativos do local, seja ela ter visto ou ouvido outro indivíduo no local, visto os efeitos da ação que outros indivíduos deixaram sobre o local. Alimentar-se de restos de coco após o quebrador ter se afastado do sítio, por exemplo, se enquadra nessa modalidade de aprendizagem socialmente enviesada.

Em outros casos o comportamento similar ocorre após o observador ter visto outro sujeito realizá-lo e nessa conjuntura pode estar ocorrendo emulação ou imitação. O conceito de imitação ainda é muito debatido, mas em linhas gerais se refere a situações em que um indivíduo replica os movimentos exatos de outro indivíduo após tê-lo observado (Tomasello; Call, 1997) ou a estrutura funcional do comportamento do comportamento alheio (“imitação ao nível do programa”, Byrne; Russon, 1998). Já a “emulação” não exige que os movimentos sejam exatos e, portanto o indivíduo deve ter a noção que manipular certos elementos de modo idiossincrático pode levar ao resultado esperado (Whiten; Ham, 1992). O fato de indivíduos observarem seus co-específicos quebrando coco faz com que a emulação (ou até mesmo a imitação) seja uma hipótese plausível.

Estudos que buscam elucidar aspectos proximais da aprendizagem, requerem refinados experimentos, capazes de controlar as variáveis ambientais e sociais, a fim de identificar de fato como ocorre a aprendizagem. No caso de estudos naturalísticos, como o presente, o foco está em compreender melhor o contexto no qual essa aprendizagem ocorre e as influências a que os indivíduos estão submetidos. Estes estudos podem dar luz aos possíveis mecanismos, porém dificilmente irão comprová-los ou refutá-los.

Em um dos estudos já clássicos da área, observações de campo foram complementados por experimentos em laboratório, fornecendo um cenário mais completo de como os ratos pretos (*Ratus ratus*) puderam habitar os pinheirais reflorestados de Israel. Terkel (1996) descreve que esses ratos se alimentam quase que exclusivamente de pinhas (um dos poucos alimentos lá disponíveis), as quais devem ser “descascadas” em uma sequência espiral específica para que o *intake* energético recompense o custo energético de processar o alimento. Terkel constatou que pinhas eram “abandonadas semi-descascadas” por fêmeas e que então, estas mesmas pinhas passavam a ser alvo de manipulação por jovens ratos, os quais, eventualmente, passavam a “descascar a pinha” de forma adequada. Em laboratório demonstraram que este comportamento era aprendido ao constatar que ratos ingênuos, mantidos com pouca comida, mostravam-se incapazes de aprender a “descascar pinhas” quando estas lhes eram oferecidas inteiras. Por outro lado, quando, sob as mesmas condições, as pinhas lhes eram oferecidas parcialmente descascadas, constatava-se que 70% dos ratos ingênuos aprendia a abri-las eficientemente. Por fim, verificou-se que 100% dos ratos ingênuos aprendeu a técnica quando foram criados por fêmeas da floresta, proficientes na abertura da pinha.

Esse estudo é particularmente interessante, pois mostra que a aprendizagem da técnica por indivíduos ingênuos, depende do comportamento de co-específicos, mas que o produto da atividade destes já é o suficiente para que muitos aprendam, por realce de estímulo a descascar as pinhas. É importante também apontar como pode haver mais do que um

mecanismo agindo. O realce de estímulo ou local parece ser responsável por uma parcela significativa da aprendizagem, porém o fato da transmissão do comportamento ser mais eficiente na presença da mãe pode ser um indício de outro mecanismo agindo ou mesmo de uma acentuação do realce pela motivação ou proteção resultante da presença materna. Enfim, pode haver vários mecanismos agindo em conjunto.

Em seu artigo “Recognizing a Swan: Socially-biased Learning”, Frigaszy e Visalberghi (2001) utilizam a metáfora do cisne com o objetivo de resgatar o conceito de aprendizagem socialmente enviesada, a qual não estava recebendo o devido valor diante da ênfase com que a literatura vinha tratando da imitação, do ensino e demais formas de aprender socialmente. Além disso, a “elegância” da aprendizagem socialmente enviesada, como proposta por elas, está justamente na simplicidade dos mecanismos envolvidos, ou seja, nas explicações de aprendizagem associativa quando consideradas sujeitas aos vieses que o contexto social pode produzir.

Frigaszy e Visalberghi (2001) também criticam a idéia de que imitação é necessária para manutenção de práticas compartilhadas. Discutem que, para compreendermos como tradições são mantidas, precisamos conceber os indivíduos como sendo engajados com elementos sociais e associais do seu ambiente, não apenas como sendo capazes de transformar informação visual em motora. Portanto, segundo elas, para compreender a gênese das tradições comportamentais (ou cultura) devemos buscar compreender a forma como os vieses sociais influenciam a aprendizagem.

Relações sociais de longo-prazo se desenvolvem dentro de grupos sociais estáveis e é a partir dos processos dinâmicos gerados dentro destes grupos que a aprendizagem socialmente enviesada ocorre. Coussi-Korbel e Frigaszy (1995) ressaltam a necessidade de se dar a devida atenção ao contexto social específico em que um determinado animal social vive, já que o grau de distância interindividual tolerado entre indivíduos (que varia em função de

relações de idade, parentesco e hierarquia) determinará o nível de detalhe em que se pode dar a transmissão social de informação.

Ao mesmo tempo, Galef e Laland (2005) chamam atenção para um dado, às vezes ignorado: aves e mamíferos, mesmo quando animais solitários, interagem durante um período da sua vida com sua cria. Enfatizam também que são justamente os animais jovens que se beneficiam do repertório comportamental de indivíduos adultos como fonte de informação, o que lhes possibilita adquirir respostas ao ambiente sem ter que passar pelo custoso processo de aprender por tentativa-e-erro. Essa tolerância da proximidade de juvenis pelos adultos – tanto em espécies sociais quanto em algumas espécies solitárias – pode enviesar a aprendizagem da seleção de alimentos ou técnicas de forrageamento, por exemplo, de uma forma significativa para a sobrevivência do indivíduo e a adaptabilidade da espécie.

Laland et al. (2000) vão além da influência imediata que um indivíduo pode ter sobre outro (como fonte de informação) e introduzem a idéia de “construção de nicho”. A construção de nicho seria uma modificação do meio, resultado do comportamento dos próprios indivíduos. Existe uma tendência de pensarmos sempre em construção de colméias ou túneis subterrâneos, porém existem muitas outras formas de construção de nicho que não envolvam necessariamente “construções” de elementos físicos. Por exemplo, quando animais alteram seu ambiente aumentando a abundância de seu próprio alimento eles estão construindo um nicho. Outro exemplo é o caso dos ratos estudados por Terkel (1996) que puderam prosperar em um ambiente anteriormente inabitado por eles. Essa conquista foi possível apenas devido à construção do nicho alimentar de pinhas, o qual pôde ser estabelecido devido ao contexto social de tolerância entre mães e filhotes, permitindo que estes últimos “roubassem” pinhas parcialmente abertas e assim aprendessem por si a técnica de “descascá-las”.

O conceito de nicho construído enriquece os processos evolutivos por dinamizar o indivíduo, seus caracteres e comportamento, retirando-o da condição passiva de alvo da

seleção natural somente, para estar contribuindo com esta. Esse intercâmbio pode inclusive gerar uma “herança ecológica”, fruto das pressões da seleção natural sobre a construção de nichos ancestrais (Laland et al, 2000).

A aprendizagem socialmente enviesada pode servir de base para a construção de nicho e acentuar seu potencial de *feedback* para a seleção natural. Os vieses sociais podem influenciar na geração de comportamento em cada indivíduo e na manutenção de práticas dentro de um grupo, práticas estas que ao impactarem o *fitness* de forma positiva são mantidas e assim as tradições podem tornar-se parte do nicho construído (Fragaszy; Visalberghi, 2001).

1.3. Inovação e difusão de comportamentos e as fases para o estabelecimento de uma tradição comportamental

Inovações são componentes vitais para a sobrevivência de espécies com estilo de vida oportunista e generalista, como a do macaco-prego, por ser fonte de plasticidade comportamental. Reader e Laland (2001, p.788) definem inovação como “*a descoberta de informação nova, a criação de novos padrões comportamentais ou a execução de padrões comportamentais estabelecidos, em um novo contexto*”.

Diferentes processos podem estar na origem de uma inovação, e assim é interessante observar quem foi o indivíduo que inovou e em que contexto esta se deu. Prevê-se que indivíduos mais novos sejam mais propensos a inovarem do que os mais velhos, pois dispõem de mais tempo para brincar, explorar o ambiente e manipular diferentes elementos. Por outro lado, os jovens são, em geral, mais neofóbicos do que os adultos ou também podem carecer da experiência necessária para executar inovações que tenham como base habilidades que requerem maior desenvolvimento motor ou cognitivo; sendo estes os fatores prevalentes, esperaríamos encontrar mais inovadores adultos.

Quanto ao sexo do inovador, a prevalência de um sobre o outro depende da natureza da inovação, especialmente em se tratando de comportamentos de *display* sexual. Em situações não ligadas diretamente à obtenção de parceiro sexual, fêmeas e machos podem diferir como consequência de outras características intrínsecas do gênero, por exemplo, machos podem ser menos avessos a situações de risco do que fêmeas e, portanto, estarem mais dispostos a investir em formas alternativas de forrageamento. Kummer e Goodall (1985) propõem *ranking* social como outro atributo que pode influenciar na propensão que um indivíduo tem de inovar. Primatas de baixo *ranking* social estariam pressionados a “*aproveitar o máximo as predisposições genéticas para a inteligência e aprendizagem*” e, portanto, estariam mais propensos a inovar do que um indivíduo de alto *ranking* social, cuja posição no grupo lhe garante melhores condições (acesso à comida, parceiros sexuais, dentre outros).

Reader e Laland (2001) se propuseram a investigar possíveis padrões de inovação por primatas não-humanos de diferentes categorias de sexo, faixa etária e *ranking* social; partindo de uma análise bibliográfica, agregaram os dados de diferentes populações para caracterizar uma espécie, e então de diversas espécies de primatas para compor um cenário geral do grupo. Encontraram uma maior incidência de inovação por machos - conforme seria esperado segundo a razão de cada sexo nas espécies estudadas – dado que apóia a hipótese de fêmeas serem mais avessas às situações de risco. Também relataram relativamente mais casos de inovação por adultos do que por não-adultos, contrariando o que é comumente previsto pela literatura (Kummer; Goodall, 1985; Whiten; Byrne, 1988). Possivelmente a análise incorreu em um viés de a literatura apresentar mais casos de comportamentos sofisticados, cuja inovação dependeria do desenvolvimento prévio de determinadas habilidades. Ao analisar primatas em geral, os autores não verificaram efeito significativo de *rank* social; no entanto, analisando os dados de chimpanzés independentemente, encontraram que sujeitos de baixo *ranking* social foram inovadores mais frequentes dos que os indivíduos dominantes. Conclui-

se que, em termos das características sociais de um indivíduo propenso a inovar, devemos considerar não apenas o contexto da inovação, mas também estudar o caso de cada espécie separadamente.

A definição de inovação proposta por Huffman e Hirata (2003) considera a mesma no nível do grupo (tropa, unidade social, população) e, portanto, melhor condiz com os aspectos que aqui nos interessam, ou seja, que um comportamento pode ser considerado uma inovação quando visto pela primeira vez em uma dada população.

Em ambientes naturais é extremamente difícil documentarmos uma inovação comportamental - mesmo em situações favoráveis para tal registro, como em estudos longitudinais - e estudos em cativeiro têm sido elucidativos sobre as influências sociais à difusão e sobre os processos de aprendizagem associados à difusão do novo comportamento (Visalberghi; Fragaszy, 1990; Lefebvre, 1995). Se por um lado estudos em cativeiro apresentam a vantagem citada, por outro, têm como restrição a dificuldade de reconstruir, com fidelidade, a complexidade ecológica e as condições sociais nas quais uma inovação e sua subsequente difusão ocorrem em uma população selvagem (Huffman; Hirata, 2003).

Os já clássicos estudos de inovação e difusão de novos comportamentos feitos com macacos japoneses (*Macaca fuscata*) (Huffman, 1984, 1996; Huffman; Quiatt, 1986; Nishida, 1987; Itani; Nishimura, 1973) apresentaram casos de inovações de diversos tipos: processamento de alimento (lavar batatas, separar trigo de areia, comer peixe), brincadeira (*stone-handling*, fazer bolas de neve), e banho em águas termais. Apesar de muitas destas inovações terem ocorrido como consequência do provisionamento humano e contato com o mesmo, constituem uma oportunidade interessante de se estudar a origem de uma inovação comportamental e descrever a rede de indivíduos pela qual o comportamento novo se dissemina.

Ainda com base nos estudos de macacos japoneses (*Macaca fuscata*), Huffman e Hirata (2003) descrevem que a difusão de uma tradição comportamental ocorreria em três fases:

1. *Transmissão*: período no qual o comportamento inovado é disseminado do indivíduo que o originou para os demais integrantes do grupo. A natureza do comportamento, a tolerância à proximidade entre os indivíduos, assim como os mecanismos delineando a difusão, irão determinar a rede de indivíduos pela qual o comportamento se disseminará. A inovação comportamental não precisa se difundir por todos os indivíduos do grupo – de fato isto raramente ocorre - e a natureza do comportamento irá determinar quais subgrupos (sexo, faixa etária, etc) irão adquiri-la. Assim, no caso de um comportamento de *display* sexual – como o *leaf clipping* entre chimpanzés do Mahale, Tanzânia – é esperado que a difusão permaneça restrita aos machos em idade reprodutiva. A maioria dos comportamentos, no entanto, corresponde à aquisição de novos alimentos ou técnicas de processamento de alimentos e, portanto, confere vantagem para todos os membros do grupo.
2. *Tradição*: uma vez disseminado pelo grupo, o comportamento agora é passado de uma geração para a seguinte, geralmente de mães para seus filhotes. Outras redes de difusão podem continuar operando, porém a direção da transmissão – sempre dos indivíduos proficientes para os inexperientes - passa a ser caracterizado por uma transmissão entre gerações: da mais velha para a mais nova.
3. *Transformação*: nesta fase a prática prolongada e a familiaridade com o comportamento permitem o aparecimento de variações comportamentais e, como resultado disso, pode ocorrer um distanciamento da função ou do contexto original da inovação.

Ao longo das décadas de estudos com diversas populações de macacos japoneses, foram identificadas três rotas de difusão durante a fase de transmissão de uma inovação; as rotas de difusão são resumidas na Figura 1 e descritas a seguir.

Figura 1. Rotas de difusão descritas por três inovações: (A) comer peixes, (B) lavar batata doce e (C) *stone handling* (modificada da Figura 10.1 de Huffman; Hirata, 2003).

O comportamento de comer peixes foi visto pela primeira vez sendo exibido por um macho adulto periférico, em uma época na qual o provisionamento alimentar havia sido drasticamente reduzido. A inovação foi prontamente adquirida por outros indivíduos periféricos e eventualmente por uma fêmea “velha” (socialmente central no grupo) a partir da qual se acredita que o comportamento tenha disseminado para os membros centrais (Figura 1A), sendo, por fim, adotado por um terço do grupo. Este exemplo reforça a hipótese apresentada anteriormente, de que em situação de necessidade, indivíduos de baixo *ranking* social apresentariam uma maior propensão a inovar.

Lavar batata doce na água do mar para retirar a areia é a inovação classicamente descrita para ilustrar tradições comportamentais em macacos japoneses; o comportamento foi iniciado por uma fêmea juvenil, sendo adquirido a seguir pela sua mãe e parceiros de brincadeira, e foi sendo difundindo para indivíduos mais jovens e mais velhos até tornar-se disseminado por praticamente todo o grupo (Figura 1B).

Stone handling – atividade com aparência de “brincadeira” que envolve diversos padrões de manipulação de pequenas pedras – também foi inovação de uma fêmea juvenil e então se difundiu para outros juvenis socialmente próximos a ela (Figura 1C); em seis anos o comportamento havia difundido para 60% dos macacos no grupo. Curiosamente, diferente do visto para a lavagem de batatas doce, não foi registrada difusão do comportamento para indivíduos mais velhos; mas após 12 anos da primeira observação de *stone handling*, todos os indivíduos com menos de 10 anos de idade exibiam o comportamento.

Visalberghi e Frigaszy (1990) chamam atenção para a importância de se conhecer a história de uma inovação comportamental para avaliar a contribuição dos possíveis processos – realce local, facilitação social, aprendizagem observacional e imitação – na difusão da tradição comportamental pelo grupo. Os processos de aprendizagem socialmente enviesada são importantes tanto para a difusão de uma inovação quanto para a manutenção do comportamento no grupo, atingida a fase de *Tradição*.

1.4. Tradições comportamentais

Com base nas diferenças de padrões comportamentais entre populações de chimpanzés, Whiten *et al.* (1999) propuseram um método para determinar se um comportamento comporia uma tradição. O método comparativo (às vezes denominado de “etnográfico”) parte do pressuposto que se duas populações apresentarem diferenças entre si,

e se estas diferenças não puderem ser atribuídas às diferenças genéticas ou às diferenças ambientais então se trata de uma tradição (ou cultura animal). Segundo estes autores, a transmissão inter-geração de um comportamento pode ocorrer tanto geneticamente quanto através de aprendizagem social, com processos de variação e seleção moldando a evolução biológica no primeiro caso, e a evolução cultural no segundo (Whiten et al, 1999).

Fragaszy e Perry (2003) afirmam que o método comparativo (ou modelo de contraste de grupos) pode ser um bom ponto de partida para identificar comportamentos candidatos a ser uma tradição, mas argumentam que este não confere prova da existência ou não de uma tradição por dois motivos:

- a) Apesar de afirmar que a evolução cultural ocorreria por intermédio da aprendizagem social, o método comparativo em si não avalia as influências sociais à aprendizagem, elemento imprescindível para que um comportamento possa se qualificar como uma tradição,
- b) A abordagem comparativa está sujeita a falsos positivos (diferenças comportamentais entre populações que dependem de fatores sociais e não de aprendizagem socialmente enviesada) e falsos negativos (comportamentos que não diferem entre as populações, mas que dependem de aprendizagem socialmente enviesada para serem adquiridos).

Além disso, as autoras argumentam que é extremamente difícil certificarmos que as populações não apresentam diferenças genéticas significativas e determinar o grau de troca gênica entre populações. Quanto às diferenças ecológicas, seria inviável o esforço necessário para avaliar todos os fatores ecológicos que poderiam diferir entre a área habitada por cada uma das populações.

Assim sendo, ao identificarmos um comportamento duradouro, compartilhado pelos membros de um mesmo grupo, devemos avaliar se o mesmo depende de contribuições sociais para ser adquirido por um membro inexperiente. O que não fica claro é que grau de

contribuição social é necessário para considerarmos um comportamento compartilhado como sendo uma tradição. Seria a aprendizagem por tentativa e erro, auxiliada por um realce de estímulo/local - como um sítio de quebra de cocos, onde estão reunidos os elementos necessários – o suficiente? Ou teria que ocorrer alguma forma de aprendizagem observacional (imitação, emulação) a partir do comportamento de co-específicos para que o comportamento seja caracterizado como uma tradição?

Inoue-Nakamura e Matsuzawa (1997) realizaram um estudo longitudinal de quatro anos, descrevendo a aquisição do comportamento de quebrar coco por infantes de chimpanzés. Verificaram que, com aproximadamente um ano de idade, os chimpanzés começaram a manipular cocos e pedras sozinhos (um objeto de cada vez). Por volta dos dois anos, passam a manipular os dois objetos de forma associada, mas apenas após os três, ou, para alguns indivíduos, após os cinco anos de idade, passam a associar os três objetos (coco, bigorna e martelo) no arranjo temporal e espacial necessário para quebrar cocos. A proficiência de um adulto só foi atingida pelos juvenis aos nove anos de idade.

Ao longo de todo o processo de aquisição da técnica de quebrar cocos, os filhotes observam as mães e outros chimpanzés quebrando cocos nos sítios, enquanto eles mesmos manipulavam pedras e cocos. À medida que envelhecem, infantes e juvenis passam cada vez mais tempo observando a quebra de cocos, e cada vez mais o comportamento de outros indivíduos que não suas mães (Inoue-Nakamura; Matsuzawa, 1997); como consequência, os autores relatam casos de jovens chimpanzés cujas mães não exibiam o comportamento de quebra, e que apesar disto, aprenderam a quebrar cocos.

Inoue-Nakamura e Matsuzawa (1997) concluem, que é provável que a aprendizagem social tenha um papel importante na aquisição do uso de ferramentas pelos jovens chimpanzés. Dentre os possíveis mecanismos de aprendizagem social, excluía a possibilidade de imitação, argumentando que os infantes, mesmo após terem observado a quebra proficiente, combinavam as pedras e cocos de forma inapropriada e não repetiam a

ordem de relações entre martelo, coco e bigorna demonstrada pelo modelo e nem copiavam os padrões motores dos indivíduos que observavam. Os autores propõem que a aprendizagem ocorra por emulação, e que os infantes “*aprenderiam a função geral da relação entre a pedra e o coco*” e a “*meta final como apresentada pelo modelo*”; ‘como chegar’ nessa meta os jovens chimpanzés desenvolvem sozinhos, de forma idiossincrática, como evidenciado pelo fato de que, aos poucos, os infantes aumentaram a frequência de seqüências adequadas até obterem proficiência na quebra.

Resende e Ottoni (2002) descreveram a ontogênese do comportamento de quebrar cocos em macacos-prego (Parque Ecológico do Tietê), mostrando como o comportamento se desenvolve a partir de padrões gerais de exploração de objetos por infantes (como golpear cocos contra substrato ou golpear martelo contra substrato), seguido das tentativas ineptas de associar martelos e cocos, até a associação dos três elementos (martelo, coco e bigorna) na ordem temporal e espacial adequada, obtendo assim acesso ao endosperma nutritivo do coco. O processo como um todo se assemelha ao visto em infantes de chimpanzés, porém com algumas diferenças na dificuldade de aquisição de diferentes etapas da seqüência sendo aprendida: chimpanzés encontram maior dificuldade para utilizar a pedra de forma percussiva (ação pouco comum em seu repertório de comportamentos de forrageamento), enquanto que macacos-prego encontram maior dificuldade em adquirir o posicionamento do coco sobre a bigorna (possivelmente, consequência do risco de perder um objeto ao soltá-lo, para uma espécie prioritariamente arborícola) (Resende et al., 2008).

Macacos-prego adultos são extremamente tolerantes a infantes e juvenis, (e relativamente tolerantes aos outros adultos também) o que permite a observação próxima da atividade de quebra por co-específicos, acesso aos cocos e martelos e inclusive a possibilidade de se alimentar de restos de cocos quebrados. Essas oportunidades sociais podem facilitar a aprendizagem de indivíduos ingênuos e levando à transmissão social do uso de pedras como ferramentas para quebrar cocos dentre os membros de um grupo.

Não é necessário que um comportamento seja manipulativamente, ou cognitivamente complexo, para classificá-lo como uma tradição comportamental, porém podemos argumentar que comportamentos sofisticados, como algumas formas de uso de ferramentas, são fortes candidatos a tradições, já que seria pouco provável que um comportamento desses fosse inovado múltiplas vezes, de forma independente por cada indivíduo. Outro fator que pode contribuir para a identificação de uma tradição comportamental são os “*tool-kits*” que variam entre populações de uma mesma espécie, como visto para macacos-prego e chimpanzés.

Enquanto que a complexidade manipulativa e cognitiva não constitui pré-requisito para que um comportamento seja classificado como tradição, a aprendizagem socialmente enviesada é considerada por Frigaszy e Perry (2003) um fator imprescindível para o mesmo. Assim sendo, nos propomos aqui a estudar as influências sociais na aprendizagem da quebra de cocos por macacos-prego.

1.5. Objetivos

A presente dissertação dá continuidade à pesquisa que vem sendo desenvolvida há mais de uma década com um grupo de macacos-prego (*Cebus sp.*) do Parque Ecológico do Tietê, e cujo escopo reside na análise dos comportamentos de manipulação de objetos, no uso de ferramentas para obtenção de alimento e na transmissão social de informação.

Em um primeiro momento, foram descritas as características gerais e demográficas do uso de ferramentas nesse grupo (Ottoni; Mannu, 2001). Em sua dissertação, Mannu (2002) descreveu as características anátomo-posturais do comportamento de quebra de cocos, assim como a distribuição demográfica deste comportamento, quantificando os episódios de quebra de acordo com a idade e o sexo dos sujeitos envolvidos, e também investigou os aspectos físicos da quebra, tais como a constituição dos sítios e os materiais envolvidos na quebra de

cocos. Por fim, aquele estudo mapeou os locais de quebra de cocos (“sítios de quebra”), quantificou suas frequências de uso e estimou a quantidade de cocos quebrados no período de um ano.

Em seguida foi realizado um estudo da ontogênese da quebra de frutos encapsulados (Resende; Ottoni, 2002). Em sua tese de doutoramento, Resende (2004) pode detalhar melhor o desenvolvimento manipulativo dos macacos-prego, com ênfase no comportamento de quebrar cocos por meio do uso de ferramentas. Delineou a aprendizagem do comportamento de quebra pelos infantes e juvenis, desde as primeiras manipulações, descrevendo como, no segundo semestre de vida, os infantes já começam a explorar os sítios de quebra, manipulando pedras e executando comportamentos de “quebra inepta”. A associação de dois objetos com o substrato (a coordenação de três itens simultaneamente) aparece nos indivíduos de aproximadamente um ano de idade e a quebra proficiente, em juvenis de pelo menos dois anos de idade.

O terceiro estudo com a mesma população de macacos-prego a ter como foco a manipulação percussiva de pedras como ferramentas foi elaborado a partir de um delineamento experimental, em contraste com a abordagem mais naturalística dos estudos anteriores. Em sua dissertação, Falótico (2006) introduziu uma nova espécie de coco e estudou a disseminação da quebra deste fruto encapsulado pelo grupo. Também realizou experimentos para examinar as preferências na escolha do ‘martelo’ com base no peso e formato. Por fim, em outro experimento, foi observado o transporte de martelos para os sítios de quebra de cocos.

Os três estudos supracitados verificaram que uma parcela significativa de episódios de quebra são observados por co-específicos, fato que nos leva a considerar as possíveis influências sociais na aprendizagem deste comportamento.

Uma análise *post-hoc* dos dados coletados por Resende (2004) apresentou como dado peculiar o fato de que os macacos não estavam observando episódios de quebra nos quais os

quebradores eram seus parceiros de brincadeira social e nem os indivíduos mais socialmente próximos dos mesmos. Essa ausência de correlação entre Observação e Brincadeira Social e entre Observação e Proximidade Social levou Ottoni, Rezende e Izar (2005) a discutirem o que estaria direcionando a escolha de Alvos de Observação. Foram então realizadas análises das correlações entre a Observação e outras características dos indivíduos quebradores, visando identificar qual(is) fator(es) estaria(m) direcionando a escolha do alvo de observação, não tendo sido encontradas correlações significativas com *ranking* de idade e nem com *ranking* de dominância. Mudando o foco para fatores relacionados ao desempenho do comportamento de quebrar cocos, verificou-se uma correlação significativa entre Observação da Quebra e a Proficiência na mesma.

Tendo verificado que não havia correlação entre a proficiência e frequência de quebra de coco, os autores concluíram que a escolha de alvo de observação é ativa, não-aleatória e que a proficiência do alvo em potencial é levada em consideração pelo co-específicos observadores. A explicação parcimoniosa oferecida é que a seleção de bons quebradores estaria sendo enviesada pelas oportunidades de comer restos (*scrounging*) que esta oferece. Escolher o melhor quebrador renderia melhores possibilidades de comer restos e como consequência, maiores oportunidades de aprender socialmente.

Os resultados do estudo realizado por Ottoni et al. (2005) partiram de uma análise dos dados *post-hoc*, não tendo sido a amostragem planejada para este fim. Em função disso, o presente estudo teve por objetivo replicar com dados quantitativamente mais precisos as análises correlacionais do estudo anterior, entre Observação e fatores sociais (proximidade social, brincadeira social, *ranking* de idade, *ranking* de hierarquia); e com indicadores de proficiência na quebra de cocos. Propôs também verificar se a observação é consistentemente acompanhada de *scrounging* e se este é feito na presença ou ausência do alvo de observação, avaliando quanto *scrounging* ocorre e qual o padrão das correlações entre a idade dos indivíduos receptores (*scroungers*) e a tolerância dos manipuladores. Paralelamente,

buscamos caracterizar outras formas de transferência de alimento e seus padrões de correlações com a idade dos receptores e com as relações sociais entre os indivíduos envolvidos, comparando essas formas de transferência com o *scrounging* de cocos nos episódios de quebra de cocos.

2. Material e Métodos

2.1. Local de estudo: Parque Ecológico do Tietê

A coleta de dados foi realizada no Parque Ecológico do Tietê (P.E.T.), núcleo Engenheiro Goulart, localizado na zona leste da cidade de São Paulo. Às margens do Rio Tietê e beirado pela Rodovia Ayrton Senna, o P.E.T. compreende área de 14km². A unidade Engenheiro Goulart oferece diversos serviços de lazer, esporte e educação para a população local, inclusive programas de visitação e educação ambiental. O Centro de Recuperação de Animais Silvestres (C.R.A.S) do P.E.T. recebe animais silvestres oriundos de apreensões do tráfico ilegal de animais silvestres e proporciona cuidado veterinário, recintos e alimentação para estes animais que, uma vez apreendidos, são mantidos em cativeiro. Além do C.R.A.S. o parque dispõe de um viveiro de mudas implantado em 1982, em uma área de quatro hectares e conta com estufas e canteiros para crescimento, aclimatização e espera, e produz 250 mil mudas/ano, destinadas para programas de reflorestamento do próprio parque, recomposição de matas ciliares e projetos de arborização de ruas e praças desenvolvidos pelas prefeituras municipais.

O grupo de macacos-prego estudado vive em uma área de preservação de 200.000m², e de acesso restrito a visitantes, situada no centro do parque. A vegetação que compõe esta mata de reflorestamento combina espécies nativas e exóticas, muitas destas frutíferas, como goiabeiras (*Psidium guayava*), limoeiros (*Citrus limonum*), jaboticabeiras (*Myscivora jaboticaba*), uvaías (*Eugenia uvalha*), acerolas (*Malpighia puniceifolia*), outras não, como eucaliptos (*Eucalyptus sp*) e paineiras-rosa (*Chorisia speciosa*). Também fazem parte da vegetação pelo menos quatro espécies de palmeiras, sendo uma delas o jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), cujo fruto (coco) é quebrado pelos indivíduos do grupo estudado.

Ao longo dos meses de coleta de dados as palmeiras de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*; Lorenzi, 1992; Figura 2) do P.E.T. variaram em termos da disponibilidade de frutos em diferentes fases de amadurecimento. Nos meses de fevereiro e março de 2006 não havia cocos maduros nas mesmas, estando algumas abrindo os cachos de inflorescências, outras com os cachos de inflorescências já abertos e duas com cocos verdes (Figura 2C) se desenvolvendo. Nos primeiros dois meses de coleta de dados (abril e maio de 2006), poucas palmeiras apresentavam cocos maduros (Figura 2 B, D) e nem tampouco havia, com raras exceções, cocos secos no chão ao redor das mesmas, razão pela qual nestes meses foram registrados apenas 5 episódios de quebra de cocos. No fim do mês de maio, as palmeiras estavam repletas de cachos de cocos maduros, cujo mesocarpo carnoso e alaranjado é consumido por macacos-prego, quatis, catetos e psitacídeos, dentre outros animais. A partir de junho já encontramos maior abundância de cocos secos (Figura 2E) no chão e o registro de episódios de quebra aumentou, atingindo um auge no mês de setembro de 2006. Em janeiro de 2007 os cachos de cocos verdes já eram raros e em fevereiro, presentes em apenas duas palmeiras, porém ainda existia uma farta quantidade de cocos secos no chão.

Figura 2. *Syagrus romanzoffiana*: (A) palmeira (Lorenzi, 1992); (B) cacho com frutos; (C) frutos imaturos (verdes); (D) frutos maduros; (E) sementes (coco seco). (Fotos B-E: E. B. Ottoni).

Os únicos primatas, além dos macacos-prego, que habitam a área de preservação são os bugios (*Alouatta fusca*), contudo encontramos outros mamíferos tais como quatis (*Nasua nasua*), catetos (*Tayassu tajacu*), tatus (uma espécie não identificada), gambás (*Didelphis* sp.), preguiças (*Bradypus variegatus*), cotias (*Dasyprocta agouti*), antas (*Tapirus terrestris*), e capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*), além de outros vertebrados como cobras, teiús (*Tupinanbis* sp.) e várias espécies de aves (Mannu, 2002). Dentre a grande variedade de espécies de aves que a área de preservação abriga estão: urubus (*Caragyps atratus*), pombos domésticos (*Columba livia*), rolinhas (*Columbina talpacoti*), pássaros-pretos (*Gnorimopsar chopi*), cardeais (*Paroaria coronata*), biguás (*Phalacrocorax brasilianus*) e garças (*Ardea alba*). São relativamente frequentes as interações agonísticas (ameaças e perseguições) e afiliativas (brincadeira e catação) entre os macacos-prego e os demais vertebrados, especialmente os quatis (Resende et al., 2004). Corujas (*Speotyto cunicularia*) e pombos (*Columba livia*) já foram alvos de predação dos macacos-prego (Ferreira et al., 2002, obs. pessoal), em contrapartida, os predadores naturais do gênero *Cebus* não são encontrados no P.E.T.

2.2. Grupo de estudo

O grupo estudado habita a Área de Preservação do Parque Ecológico do Tietê há aproximadamente 20 anos e vem sendo acompanhado continuamente por pesquisadores desde 1995. Supõe-se que o grupo atual teve como membros fundadores quatro indivíduos (Suspeito, Meire, Ana e Física) originários de apreensões do Ibama que teriam escapado das ilhas em que haviam sido soltos. Em 1992 pesquisadores trabalhando com outro grupo de macacos-pregos em uma das ilhas fluviais do P.E.T. observaram um macho (Medeiros) sair de outra ilha a nado. Medeiros, também proveniente de apreensão do Ibama, passou a integrar

o grupo, que na época contava com 7 indivíduos (Mannu, 2002). À exceção destes cinco sujeitos e de mais dois indivíduos (X e Z), que fugiram do C.R.A.S. e se juntaram ao grupo em 2003 e 2004, respectivamente, os demais indivíduos do grupo estudado nasceram todos no local. O Anexo I expõe um histórico do grupo.

No fim da coleta de dados (abril 2007) o grupo era composto por 25 indivíduos: 6 machos adultos (sendo 2 castrados), 7 fêmeas adultas, 1 macho subadulto, 7 juvenis (4 fêmeas e 3 machos) e 4 infantes. A Tabela 1 apresenta a composição do grupo ao longo do período estudado. Entre abril de 2006 e março de 2007 nasceram quatro infantes (Alice, Cacau, Jota e Vlad) dos quais três sobreviveram; Jota foi visto sendo carregado morto, pela mãe, passados dois dias do seu nascimento, não tendo sido determinada a causa da morte. Farofa, um infante, desapareceu no fim do mês de outubro de 2006, aos 8 meses de idade. Ao longo da coleta, o número de indivíduos do grupo também variou em decorrência das migrações. Desde 1999 existe registro de sujeitos do grupo estudado emigrando para fora da área de preservação, para uma região próxima à pista de Cooper (à aproximadamente 3 km do perímetro da área de preservação). Atualmente neste local existe um grupo formado por machos que emigraram do grupo original: Quinzinho, Eli, Lobato, Edu e Pedro. Ocasionalmente, indivíduos de ambos os grupos migram entre este grupo e o grupo principal; Edu (entre agosto e novembro de 2006) e Pedro (entre julho e novembro de 2006) estiveram temporariamente junto ao grupo em estudo. Durante parte do mês de agosto de 2006, Janete e Z estiveram ausentes do grupo principal e foram vistos em algumas ocasiões com o grupo da pista de Cooper.

Tabela 1 – Nome, sexo, faixa etária dos macacos do grupo estudado e presença dos sujeitos ao longo da coleta. (F: fêmea; M: macho; infante (amarelo); juvenil (salmão) Subadulto e adulto (laranja); *: nascimento; **: migrou para dentro ou para fora do grupo; ***: morreu; +: mudança faixa etária. Os números na tabela referem à idade (em meses) dos indivíduos

[illegible]

Neste trabalho, foram considerados “infantes” os sujeitos desde seu nascimento até a independência, quando param de ser carregados e amamentados pela mãe ou outros indivíduos do grupo, o que ocorreu entre os 12 e 15 meses de idade. Amora e Jabá tornaram-se independentes aos 15 meses, ambos três meses antes do nascimento de seus respectivos irmãos – Alice e Jota. Já Cacá e Vicki foram considerados independentes aos 12 e 13 meses de idade, respectivamente. Com o nascimento de seu irmão, Cacá (com 9 meses) passou a ser carregado por Filó (irmã da mãe) e ocasionalmente amamentado por Janete (cujo filhote – Jota – morreu logo após o nascimento). Como “juvenis” foram designados aqueles sujeitos que já são independentes até os cinco anos de idade e “subadultos”, os sujeitos machos entre 5 e 8 anos, totalmente independentes, mas que não atingiram o desenvolvimento corporal e comportamental característico do adulto. Foram considerados “adultos” os indivíduos machos maiores de 8 anos e as fêmeas a partir de 180 dias (tempo aproximado de gestação – Nowak, 1999) antes do nascimento de seu primeiro filhote.

Os macacos-prego forrageiam os itens naturalmente encontrados na sua área de uso (folhas, flores, frutos, artrópodes e pequenos vertebrados), mas também recebem diariamente um complemento de frutos (maçã, banana, mamão, pepino, coco da Bahia, abóbora), ovo, mandioca, polenta e, além disso, se alimentam da comida colocada para os demais animais do parque (principalmente milho, farinha de mandioca e ração).

Um período de habituação do grupo à observadora não foi necessário, dada a sua longa história de estudo. Os indivíduos já vinham sendo acompanhados pela pesquisadora há dois anos e são reconhecidos individualmente por características faciais, de topete e pêlo, distintivas de cada indivíduo.

2.3. Coleta de dados

A coleta de dados teve início em abril de 2006 e prosseguiu até abril de 2007, completando o período proposto de um ano. Foram realizados em média seis períodos de observação por semana, sendo três períodos pela manhã (7h-12h) e três pela tarde (12h-17h), somando 30 horas semanais de campo. O grupo foi acompanhado continuamente ao longo das rotas que percorre na área de preservação, sendo registrados dados referentes à dinâmica social, à quebra de cocos e à transferência de alimento.

A quebra de cocos é um comportamento que ocorre em locais específicos denominados “sítios de quebra”. Os sítios de quebra são locais compostos por uma “bigorna” (superfície rígida e relativamente plana, podendo ser uma raiz de árvore, uma pedra, um tronco, o chão ou outros substratos) sobre a qual é posicionado um coco ou outro alimento que será golpeado pelo “martelo” (pedra solta). Assim, para que o comportamento de quebra ocorra, os indivíduos devem estar próximos a um sítio de quebra e deve haver disponibilidade de cocos. Porém, mesmo nessas ocasiões, a ocorrência da quebra não era certa: às vezes, o grupo passava por sítios propícios para a quebra e não o fazia. Já a transferência de alimento ocorreu por todo período de forrageamento do grupo.

Para que a coleta de dados não fosse enviesada foi determinado que em dois períodos semanais (uma manhã e uma tarde) seriam coletados prioritariamente dados referentes à quebra de cocos e em outros dois períodos, prioritariamente dados referentes à transferência de alimento. Ou seja, eram registrados tanto quebra de cocos quando transferência de alimento, porém, na circunstância de ambos ocorrerem concomitantemente, optava-se por registrar aquele prioritário para o dado período de coleta. Nos últimos dois períodos (uma manhã e uma tarde), foram coletados exclusivamente dados relativos à dinâmica social (varreduras focais).

O registro de dados sociais - “todas as ocorrências” e varreduras focais (v. adiante) - foi feito em áudio com gravadores de mão e o registro de dados de quebra de cocos e transferência de alimento foi feito em vídeo (com câmera mini-DV). A partir de agosto 2006, com o auxílio de estagiários, foi possível filmar episódios de quebra de cocos em paralelo à coleta dos demais dados, aumentando assim a amostra. No total obtivemos 26 horas de registro em filme (episódios de quebra de cocos e de transferência de alimento) e 9 horas em áudio (varreduras focais).

2.4. Métodos de amostragem

2.4.1. Amostragem por varredura

Para quantificar a relação de proximidade entre os membros do grupo foi utilizado o método de “Varredura Focal” com espaçamento de 5 minutos entre as amostras (Altmann, 1974). Era realizado um sorteio para determinar a ordem em que os indivíduos seriam observados a cada dia. Para cada varredura, foi feito o registro dos sujeitos que se encontravam em contato com o animal em foco, daqueles até uma distância de um metro e daqueles até 10 metros de distância. Assim, os raios mais amplos circunscrevem os menores raios de proximidade. Determinou-se três níveis de espaçamento inter-individual para melhor caracterizar a proximidade entre indivíduos, a tolerância e as conseqüentes possibilidades de transmissão de informação entre os mesmos (Coussi-Korbel; Fragazy, 1995).

2.4.2. Amostragem por Evento Focal: registro das atividades nos sítios de quebra de cocos

Para a coleta de dados sobre a proficiência na quebra de cocos pelos manipuladores (“alvos”) e as taxas efetivas de *scrounging* dos observadores, foram filmadas as atividades

nos sítios de quebra de cocos do começo ao fim. Devido à necessidade de obtermos dados quantitativos mais detalhados, optamos por um procedimento em que o primeiro evento de quebra detectado pelo pesquisador foi acompanhado até o final. Propomos o termo “Evento Focal”, dadas as particularidades desse método de coleta, no qual eventos simultâneos foram ignorados e o foco foi mantido no evento iniciado até seu término.

Um “Evento Focal” tinha início quando um macaco chegava ao sítio e terminava quando o mesmo (ou outro macaco que viesse ao mesmo sítio durante a filmagem) se afastasse do sítio ao menos dois metros ou por mais de um minuto; assim, foram filmadas todas as situações de uso do sítio de quebra. Ao final de um evento, a escolha dos próximos eventos a serem registrados seguiu os seguintes critérios: 1- se havia outro evento se iniciando ou em andamento quando o primeiro acabou, passamos a registrá-lo independente do quebrador que o executava; 2- se dois ou mais Episódios de Quebra ocorriam simultaneamente privilegiamos o evento com o manipulador menos recentemente observado pelo pesquisador; 3- em não havendo preferência entre quebradores, filmamos o evento que estava ocorrendo à menor distância do pesquisador.

Durante as filmagens registrava-se, para cada “Evento Focal”, a data, o horário, a identidade do(s) macaco(s) no sítio e a atividade do(s) mesmo(s). A partir dos vídeos, foi possível identificar duas classes básicas de atividades nos sítios de quebra - segundo as quais os eventos foram classificados, são elas: episódios de Quebra de Cocos e episódios Exploratórios.

Quando um macaco chegava ao sítio e em seguida golpeava com um “martelo” contra um coco ou contra a “bigorna”, havendo ou não um coco (ou outro objeto) sido posicionado sobre uma “bigorna”, o evento foi classificado como episódio de Quebra de Cocos⁴. O sujeito manipulando o martelo e coco no sítio foi denominado de *Quebrador*, independente de a

⁴ Equivalente aos “episódios de Quebra” como definido por Resende (2004).

manipulação percussiva ter sido bem sucedida ou não. O fim do episódio ocorria quando o sujeito cessava os golpes de martelo e se afastava pelo menos dois metros do sítio por mais de 1 minuto ou – em havendo um ou mais Observadores - quando estes também se afastarem a mesma distância do sítio pelo mesmo período, após a saída do Quebrador. Foram considerados *Observadores* os co-específicos posicionados a no máximo dois metros do Quebrador, com o olhar direcionado para este. Denominamos “Alvo de Observação” os Quebradores quando observados durante um episódio de Quebra de Cocos e *Scroungers*, os indivíduos que comeram restos de cocos quebrados por outro macaco.

Os episódios de Quebra de Cocos foram divididos em três categorias (Quebra Inepta, Quebra Adequada e Quebra Proficiente) conforme o desempenho e/ou o resultado da atividade, descritas na Tabela 2.

Tabela 2 – Categorias de episódios de Quebra de Cocos, registrados pelo método do “Evento Focal”.

Categoria	Descrição
Quebra Inepta (QI)	Uso do martelo percussivamente, porém de forma inadequada e desordenada com relação ao coco e à bigorna, ou seja, de forma ineficiente para que o coco ou outra fruta fosse quebrado. Inclui posicionar um objeto inadequado na bigorna, golpear a bigorna com o martelo sem que haja coco ou posicionar coco em cima do martelo, golpeando a bigorna em seguida.
Quebra Adequada (QA)	Eventos em que o sujeito golpeou o coco com o martelo, ou seja, manejou o martelo adequadamente e de forma coordenada com o coco e a bigorna, mas não conseguiu romper a parte dura (endocarpo), não obtendo acesso ao alimento.
Quebra Proficiente (QP)	Eventos em que houve o rompimento da casca e o acesso ao endosperma, após golpeado o coco sobre a bigorna com o martelo.

Com o objetivo de quantificar o desempenho dos sujeitos na quebra de cocos, foram também tabulados, a partir dos vídeos, o tempo de manipulação, o número de golpes com a pedra (“martelo”), o número de cocos posicionados no sítio, o número de cocos quebrados e ingeridos, bem como os comportamentos descritos na Tabela 3. Os golpes com o martelo foram sub-categorizados em “golpes bem-sucedidos” (bater com martelo no coco), “golpes na bigorna” e “golpes não-classificados”, ou seja, quando não era visível se o golpe atingiu o coco ou a bigorna. Dentre os golpes que atingiram o coco, qualificamos o efeito que o golpe sobre este – deslocando-o, quebrando-o, ou “indeterminado” – quando não foi possível visualizar a consequência do golpe (Tabela 4).

Tabela 3 – Etograma utilizado nos registros pelo método do “Evento Focal” (modificadores: Indivíduos). Indica categorias restritas aos episódios de Quebra de Cocos

Categoria		Modificadores	Descrição
Chegar ao sítio			Aproximar-se da bigorna.
Deixar o sítio			Afastar-se da bigorna.
Interação social			Qualquer interação social que ocorrer durante o Evento Focal, seja agonística ou não.
Inspecionar			Examinar visualmente, cheirar e/ou levar cocos (ou outro fruto encapsulado) à boca, sem que ocorra sua ingestão.
Ingerir	Endosperma		Levar pedaços de endosperma do coco (ou outro fruto encapsulado) à boca, engolindo em seguida.
	Outros		Levar qualquer outro item alimentar a boca engolindo em seguida, inclusive polpa (mesocarpo) de cocos (ou outro fruto encapsulado)
Manipular pedra			Pegar pedra com as mãos e executar comportamentos como esfregá-la ou rolá-la na bigorna ou outras formas de manipulação que não sejam golpes.
Manipular coco			Executar atividades como bater ou esfregar o coco na bigorna ou no martelo.
Transportar	Coco		Deslocar-se de um lugar a outro carregando coco (ou outro fruto encapsulado).
	Martelo		Deslocar-se de um lugar a outro carregando pedra utilizada (previamente ou posteriormente) como martelo.
Posicionar coco		Sobre a bigorna	Utilizando movimentos finos ajeitar coco sobre a bigorna (qual quer substrato firme e relativamente plano).
		Sobre o martelo	Utilizando movimentos finos ajeitar coco sobre o martelo
Golpear com martelo	Bater com martelo na bigorna (BMB)		Levantar martelo do chão e golpeá-lo contra a bigorna
	Bater com martelo no coco (BMC)		Manipular a pedra levantando-a do chão e utilizando a para golpear coco posicionado sobre a bigorna, ou segurado junto ao martelo.
	Bater com martelo indeterminado (BMI)		Golpear o martelo adequadamente sem que seja possível determinar se contra o coco ou o substrato.
Deslocamento		Sofrer	Estar manipulando pedra ou quebrando coco e se retirar do sítio, sendo substituído por outro indivíduo que se aproximava do sítio, tendo ou não sido ameaçado.
		Fazer	Se aproximar de um sítio (ameaçando ou não) e substituir o Quebrador anterior.
Observação		Ser observado	Manipular percussivamente a ferramenta no sítio de quebra a dois metros ou menos de outro indivíduo, o qual está voltado em direção ao sujeito.
		Observar	Posicionar-se a menos de 2 metros do Alvo de Observação (Quebrador) e olhar a sua atividade
Gestos empáticos			Executar (Observador) movimentos semelhantes aos do manipulador, porém sem nenhum objeto nas mãos.
Scrounging		Imediato	Comer cocos no sítio enquanto observa a manipulação de ferramenta pelo Quebrador
		Mediato	Comer cocos no sítio após a o Quebrador ter deixado o sítio ou quando este se ausenta do mesmo – para buscar cocos ou martelo - retornando em seguida.

Havendo a presença de Observadores co-específicos durante um episódio de quebra de cocos, registramos o tempo em que o indivíduo ficou engajado na observação, e se houve *scrounging*: a quantidade de endosperma de coco ingerida pelos Observadores foi estimada pelo número de vezes que os sujeitos levaram o material processado à boca (“Ingerir endosperma”). As atividades do Observador e do *Scrounger* foram analisadas na presença e na ausência do Alvo de Observação (quando este sai para buscar outro coco, por exemplo).

No etograma da Tabela 3 a categoria comportamental “Ingerir endosperma” inclui tanto a ingestão por parte do Quebrador quanto pelo(s) Observador(es); neste último caso, trata-se de *scrounging* – “imediato” ou “mediato”, o que foi determinado em função da presença ou não do Quebrador, indicado pelos registros das categorias “Chegar/ Deixar o sítio”.

Tabela 4 – Categorização do efeito do golpe sobre o coco quando este é atingido pelo martelo.

Categoria	Descrição
Coco Quebra (CQ)	Ao ser atingido pelo golpe o coco é rompido e acesso ao endosperma é obtido.
Coco Não Quebra (CNQ)	O coco é atingido pelo golpe, porém não quebra e permanece sobre a bigorna.
Coco Move (CM)	Ao ser atingido pelo golpe o coco rola ou é arremessado sem quebrar.
Coco Indeterminado (CI)	Quando não foi possível visualizar a consequência do golpe.

Os Episódios Exploratórios compõem os Eventos Focais que não caracterizavam quebra de cocos, ou seja, nos quais não houve manipulação percussiva por nenhum dos sujeitos nos sítios. Ao longo dos Episódios Exploratórios o indivíduo inspecionava elementos nos sítios, por vezes apenas comendo sobras (*Scrounging* Mediato), outras vezes manipulando

cocos e pedras de forma muito incipiente para caracterizar Quebra Inepta⁵, ou seja, sem executar ações percussivas com o martelo.

A partir dos vídeos, os comportamentos foram descritos em termos gerais (*ad libitum*) e tabulados de acordo com o Etograma da Tabela 3, quantificando-se o tempo de permanência no sítio, as frequências de manipulação de cocos e pedras e a ingestão de endosperma de cocos.

2.4.3. Todas as Ocorrências de Transferência de Alimento

Foram filmados todos os episódios que a princípio poderiam resultar em transferência de alimento, sendo então registrados apenas os que, *a posteriori*, foram considerados episódios de transferência. O início de um episódio se dava quando um sujeito se aproximava de outro tendo um dos dois indivíduos alimento em sua posse. Era considerado o término de um episódio quando os indivíduos se afastavam, apresentando uma distância entre si maior do que dois metros, ou quando todo o alimento havia sido ingerido ou descartado (geralmente deixado cair ou então abandonado sobre o substrato). Não foram considerados episódios de transferência quaisquer eventos ocorridos quando os indivíduos estavam no cocho, devido às particularidades deste local: uma plataforma de dois metros de diâmetro onde está disposta a provisão de alimento diária do grupo e sobre a qual muitos indivíduos podem se posicionar simultaneamente.

A partir dos vídeos, foram tabulados a duração de cada episódio, a ocorrência efetiva de transferência de alimento, o tipo de item alimentar transferido entre os sujeitos, assim como os indivíduos que participaram da transferência. O indivíduo com o alimento em sua posse foi denominado de *Doador* e o que recebe o alimento de *Receptor*. Foi também caracterizada a ação do Receptor como *Transferência Direta* - quando este pegou comida

⁵ Mannu (2002) incluiu dentro de Quebra Inepta estes episódios incipientes, porém Resende (2002) não o fez e para uma comparação consistente adotamos a mesma definição deste último autor.

diretamente das mãos, pés ou lambeu do rosto ou pêlo do doador, ou *Transferência Indireta* - quando o Receptor pegou comida que o Doador deixou cair nas proximidades de até 2 metros, ainda na presença do Doador. Dada a natureza dispersiva dos macacos-prego no que diz respeito à alimentação, foi desconsiderada qualquer transferência de alimento quando a distância entre os envolvidos era maior do que dois metros.

2.5. Análise dos dados

Devido às alterações de composição do grupo, os resultados foram divididos em três períodos (Tabela 1):

- A: abril até julho 2006, com a presença de Pedro, adulto que migrou da pista de *cooper* para o grupo principal;
- B: agosto até novembro 2006, Pedro ainda presente no grupo, agora com a presença de Edu também, outro macho migrante da pista de *cooper*. Os nascimentos de Alice, Cacau e Vlad ocorrem no fim deste período;
- C: dezembro 2006 até fim de março 2007, sem Pedro, Edu (que voltam para a pista de Cooper) e sem Farofa (desaparecido) e já incluindo dados dos três infantes supracitados.

Como nos meses de abril e maio a disponibilidade de cocos foi muito reduzida e apenas cinco episódios de quebra de cocos foram registrados, desconsideramos estes dados nas análises referentes ao comportamento de quebra; neste caso, o período A corresponde, na prática, aos meses de junho e julho apenas.

2.5.1. Proximidade

A partir dos dados coletados pelo método de Varredura Focal foi possível construir matrizes de Indivíduos(n) x Instantes(p) em que cada 1 minuto era considerando um instante. Num dado instante (linha), era atribuído ao animal em foco, assim como ao(s) indivíduo(s) em contato com o mesmo, o valor 1 na matriz e zero para o restante, gerando assim a matriz de contato. Seguindo esse procedimento, foram construídas também matrizes $n \times p$ para as varreduras focais de até 1 metro e outras para até 10 metros. Para cada um dos períodos foram construídas matrizes para as três distâncias, sendo que no período A os instantes (p) correspondem aos dados de junho e julho de 2006, no período B aos de agosto a novembro de 2006, e no período C aos de dezembro 2006 a março de 2007.

Com o auxílio do programa Domina obtivemos, a partir das matrizes $n \times p$, matrizes de similaridade ($n \times n$) cujas caselas contêm um índice de similaridade entre as díades correspondentes. Esse índice de similaridade, o Índice de Jaccard, é calculado da seguinte maneira: dados dois indivíduos A e B,

$$Sj(A, B) = \frac{a}{a+b+c}$$

sendo a = número de observações em que A e B estão presentes, b = número de observações de B sem A e c = número de observações de A sem B (Izar, 1994).

Considerando que esta proximidade reflete acima de tudo laços afiliativos e de tolerância, as matrizes de similaridade foram utilizadas nas análises de correlação com o objetivo de esclarecer as possíveis relações entre a dinâmica social do grupo e a escolha de Alvo de Observação da quebra de coco e de parceiros de transferência de alimento, dentre outras atividades do grupo.

Com a inversão do Índice de Jaccard obtivemos matrizes de distância entre os indivíduos, com base nas quais foram construídas Árvore Geradoras Mínimas (AGM) que possibilitam uma visualização gráfica das relações de proximidade entre os indivíduos (para uma explicação mais detalhada v. Izar, 1994).

2.5.2. Demografia de Quebra de Coco e da Transferência de Alimento

Utilizando-se o programa estatístico SPSS 13.0 foram comparadas, pelo teste de Kruskal-Wallis, as frequências absolutas de cada tipo de episódio entre os sexos e entre as faixas etárias (Infante, Juvenil e Subadulto/Adulto) de forma a verificar a hipótese nula de que os episódios se distribuíssem dentro do esperado pelo acaso. Esta análise foi feita para a distribuição de:

1. Frequência de episódios de Quebra Proficiente, Quebra Adequada, Quebra Inepta e do total de episódios de Quebra de Cocos,
2. Frequência de Observação dos episódios por co-específicos dos episódios das três qualidades citadas acima e do total de episódios,
3. Frequência absoluta de ser Alvo de Observação,
4. Frequência de Episódios Exploratórios,
5. Frequência absoluta de obter alimento de um co-específico:
 - a. *Scrounging* Imediato (coco)
 - b. *Scrounging* Mediato (coco)
6. Taxa de Proficiência
7. Taxa de Produtividade

2.5.3. Proficiência e Indicadores de Desempenho na Quebra de Coco

A Proficiência dos indivíduos foi avaliada com base no cálculo da Taxa de episódios de Quebra de Cocos bem sucedidos (Quebra Proficiente):

$$\text{Taxa de Proficiência} = \frac{\text{Frequência absoluta de QP}}{\text{Soma das Frequências absolutas de QP, QA e QI}}$$

Essa taxa foi calculada para cada indivíduo do grupo, estabelecendo-se, assim, um ranking de proficiência. Outra medida referente à eficiência na quebra de cocos por nós calculada foi a Produtividade:

$$\text{Taxa de Produtividade} = \frac{\text{Número total de cocos quebrados}}{\text{Soma das frequências absolutas QP, QA e QI}}$$

Esses índices serviram de base para construirmos matrizes (uma para cada uma das taxas descritas acima): a taxa, calculada para cada indivíduo, era então atribuída à coluna do respectivo sujeito.

Buscando uma medida mais refinada de proficiência na quebra de cocos, foram também calculadas as três taxas abaixo para cada episódio de Quebra de Cocos, com base nas tabulações feitas a partir do Etograma da Tabela 3 e as categorias da Tabela 4:

1. Taxa de Golpes por Cocos Quebrados (GCQ):

$$\text{GCQ} = \frac{\text{Soma do total de golpes atribuídos (BMC+BMB+BMI)}}{\text{Soma de cocos quebrados}}$$

2. Taxa de golpes bem sucedidos (Taxa GS):

$$GS = \frac{\text{Soma de Bater com Martelo no Coco (BMC)}}{\text{Soma do total de golpes atribuídos (BMC + BMB + BMI)}}$$

3. Taxa de cocos quebrados por cocos atingidos (Taxa CS):

$$CS = \frac{\text{Soma de Coco Quebra (CQ)}}{\text{Soma de Coco Quebra, Coco Move e Coco Não Quebra (CQ + CM + CNQ)}}$$

4. Taxa de cocos quebrados por minuto (Taxa CT):

$$CT = \frac{\text{Soma de cocos quebrados em um dado episódio}}{\text{Duração total do respectivo episódio}}$$

2.5.4. Correlação de Matrizes

Utilizando o programa MatrixtesterPrj (Hemelrijk, 1990a; Hemelrijk, 1990b) realizamos testes de correlação para verificar a qual(is) fator(es) a escolha do Alvo de Observação estaria correlacionada. Desenvolvido para testar hipóteses sobre reciprocidade e troca de favores (por exemplo, se primatas fazem mais catação nos sujeitos de quem recebem mais catação ou de sujeitos com quem partilham alimento) este programa veio aprimorar as análises anteriores, por evitar vieses decorrentes da repetição dos indivíduos nas díades a serem comparadas.

O teste Kr permite uma comparação de duas matrizes, verificando a variação de valores ao longo de uma mesma linha ou de uma mesma coluna, ou seja, referentes a um mesmo indivíduo. Diferentemente das análises de matrizes que comparam todas as caselas entre si – o que em termos cognitivos significaria que os sujeitos experimentais teriam que acompanhar a interação entre todos os indivíduos do grupo – no teste Kr são avaliadas as diferenças na interação de cada indivíduo com os demais. Assim, o teste Kr proposto por Hemelrijk se baseia em um modelo no qual cada indivíduo precisa acompanhar apenas as interações entre ele mesmo e os demais indivíduos do grupo.

O teste estatístico é realizado por um procedimento de permutação (realizado pelo programa) no qual uma matriz é mantida igual enquanto a outra tem suas colunas e linhas permutadas sem que seja alterada a ordem de indivíduos nas mesmas. O valor de probabilidade (p) que a correlação encontrada possa ser obtida dentro da distribuição de todas as permutações possíveis deve ser menor que 0,05 para que a correlação seja considerada significativa.

Para tal análise construímos matrizes quadradas ($n \times n$) com todos os sujeitos representados nas linhas e nas colunas para cada período (A, B e C). Foram construídas matrizes para as seguintes variáveis:

1. Frequência de Observação: com Observadores nas linhas e Alvos de Observação (Quebradores) nas colunas.
2. Proximidade: equivalente às matrizes de similaridade descritas acima. Valores referentes ao Índice de Jaccard para:
 - a. Contato
 - b. Até 1 metro de raio
 - c. Até 10 metros de raio

3. Frequência total de episódios de Quebra de Cocos (Valor atribuído à coluna de cada indivíduo).
4. Duração total de episódios de Quebra de Cocos (Valor atribuído à coluna de cada indivíduo);
5. Frequência de Brincadeira: parceiros de brincadeira registrados por todas as ocorrências.
6. Frequência de Catação: registrada por todas as ocorrências,
7. Idade: *ranking* da idade média dos indivíduos (V. Apêndice C), valor atribuído ao longo da coluna do respectivo indivíduo,
8. Proficiência: Taxas atribuídas à coluna de cada indivíduo
9. Produtividade: valor da Taxa atribuído à coluna do mesmo,
10. Deslocamento: Frequência total de Deslocamento, no qual o sujeito que realizou o deslocamento, ocupando o sítio, consta na linha e o indivíduo que teve o sítio tomado (foi deslocado), na coluna.
11. Hierarquia Social: *ranking* da hierarquia social calculado para cada indivíduo subtraindo-se a frequência de *ser ameaçado* da frequência de *ameaçar* e ordenando os indivíduos do maior para o menor valor; posto atribuído ao longo da coluna do respectivo indivíduo,
12. Frequência de *Scrounging* Imediato: com o *Scrounger* nas linhas e os Quebradores na coluna,
13. Frequência de episódios de Transferência de alimento (Receptor nas linhas e Doador nas colunas) para:
 - a. Transferência Direta
 - b. Transferência Indireta

3. Resultados

3.1. Atividades nos sítios de quebra

A amostragem por meio do método do “Evento Focal” (v. acima) – cujo início se dava quando um indivíduo era visto se aproximando do sítio de quebra e o final, quando o último indivíduo havia se retirado do sítio – possibilitou um registro mais completo das diversas atividades dos sujeitos nos sítios. A maioria das visitas ao sítio – 379 (79,8%) dos 475 eventos registrados – resultou em uso percussivo de pedras para quebrar cocos por ao menos um indivíduo, independentemente do desempenho e/ou resultado da atividade; denominamos essa atividade “Quebra de Cocos”. Os demais 96 eventos registrados (20,2%) constituíram o que denominamos “Episódios Exploratórios” – o indivíduo, ao chegar ao sítio de quebra, inspecionava os elementos ali presentes, se alimentando de restos e/ou manipulando de forma incipiente cocos e “martelos”. Com a exceção dos três infantes nascidos ao longo do período da coleta de dados (Alice, Cacau e Vlad), todos os demais integrantes do grupo participaram de ao menos um dos tipos de atividades nos sítios de quebra de cocos; a Tabela 5 mostra a frequência com que os sujeitos se engajaram em cada uma das atividades.

A variação na frequência de atividades nos sítios de quebra de cocos ao longo dos meses de coleta de dados foi grande. Refletindo a variação na disponibilidade de cocos ao longo do ano (descrita em Material e Métodos), a atividade nos sítios de quebra foi maior entre os meses de julho 2006 e março 2007 (Figura 3). Nos primeiros dois meses de coleta de dados (abril e maio de 2006), a escassez de cocos secos resultou em apenas 5 episódios registrados, os quais não foram incluídos nas análises posteriores. A partir de junho, o registro de episódios aumenta, atingindo um auge no mês de setembro de 2006; no mês de março de

2007 – apesar da ainda farta quantidade de cocos secos no chão – a atividade nos sítios de quebra apresentou uma redução.

Além do aspecto sazonal da disponibilidade de cocos, fatores sociais, tais como alterações na composição do grupo, como a presença de Edu (agosto - dezembro) e Pedro (junho - dezembro) nos meses de maior atividade, podem ter sido responsáveis pelas diferenças na atividade ao longo dos meses.

Tabela 5 – Frequência de cada tipo de atividade realizada pelos sujeitos, nos sítios de quebra de cocos. Categorias de Quebra: QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente (definições das categorias, vide Tabela 2.2). F = fêmea; M = macho; I = infante. J = juvenil, SA = Subadulto e A = adulto.

Sujeitos	Sexo	Faixa Etária	Exploratórios	Quebra de Cocos			Total
				QI	QA	QP	
Amora	F	I/J	2	3	2		7
Ana	F	A	2		3	13	18
Angélica	F	J		2	4	11	17
Cacá	F	I	7				7
Chuchu	M	J	12	5	16	3	36
Cisca	F	A	1		4	31	36
Claudia	F	J	13	1			14
Darwin	M	SA			4	16	20
David	M	A	1		1	51	53
Edu	M	A				4	4
Farofa	M	I	2				2
Filó	F	A	6		10	12	28
Física	F	A	5				5
Flufi	M	I	5				5
Frida	F	J/A	9	2			11
Jabá	M	I/J	6	8	8	2	24
Janete	F	A			1	9	10
Joaquim	M	A	1			10	11
Medeiros	M	A	2		2	46	50
Pedro	M	A				11	11
Suspeito	M	A	2		1	37	40
Vavá	F	A			2	18	20
Vicki	M	I/J	7	4			11
X	M	A	13	4			17
Z	M	A			1	17	18
Total			96	29	59	291	475

Figura 3. Frequência de registros de Eventos Focais ao longo dos meses de coleta de dados.

3.2. Episódios Exploratórios

Em 83 dos 96 Episódios Exploratórios (86,5%) o macaco permaneceu no sítio comendo restos de quebras anteriores (*Scrounging Mediato*) sem realizar manipulação alguma de pedras. Nos 13 episódios restantes (13,5%) o sujeito manipulou o “martelo” de forma incipiente e não-percussiva.

3.2.1. Episódios Exploratórios com manipulação não-percussiva

As manipulações de natureza não-percussiva nos sítios de quebra de cocos foram realizadas apenas por infantes e juvenis, e foram relativamente raras: menos de 3% dos Eventos Focais ($N = 13$). A distribuição destes episódios foi de acordo com o esperado pelo acaso, tanto para os sexos (Kruskal-Wallis, $H = 2,287$; $gl = 1$; $p = 0,130$) quanto para as faixas etárias, infante e juvenil ($H = 2,489$; $gl = 1$; $p = 0,115$) (Figura 4). O teste foi feito incluindo todos os filhotes (infantes e juvenis) com mais de 5 meses de idade, sendo macacos mais novos desconsiderados nesta análise pelo ainda restrito desenvolvimento motor e

independência insuficiente para poderem se locomover sozinhos e manipular elementos no sítio.

Figura 4. Frequência relativa de Episódios Exploratórios com manipulação não-percussiva por sexo e por faixa etária.

Este tipo de atividade foi exibido por indivíduos variando desde os 5 meses de idade até 2 anos e 3 meses, inclusive, ocasionalmente, por indivíduos que já haviam manipulado o “martelo” de forma percussiva em outros episódios (Quebra de Cocos). O infante mais novo a ser registrado manipulando elementos nos sítios de quebra de forma não-percussiva foi o macho Flufi, aos 5 meses de idade. Os demais participantes foram três machos infantes (Farofa, Jabá e Vicki), um macho juvenil (Chuchu) e duas fêmeas juvenis (Amora e Cacá).

3.2.2. *Scrounging* Mediato em Episódios Exploratórios

Estudos anteriores realizados no P.E.T., não haviam quantificado eventos nos quais os indivíduos permaneciam no sítio se alimentando de restos (*scrounging*) sem que houvesse uso de ferramentas, apesar de todos relatarem a ocorrência de *scrounging* na presença do Quebrador ou no decorrer de um episódio de quebra de cocos. No presente estudo, o *scrounging* foi classificado como *Scrounging* Mediato quando ocorria na ausência de um

Quebrador, tanto em episódios de Quebra de Cocos quanto em Episódios Exploratórios. Neste último caso, o *Scrounging* Mediato está temporalmente desvinculado dos comportamentos manipulativos que produziram os cocos quebrados, e não é possível detectar o produtor do endosperma de *Syagrus* ali disponível – sendo provável que os restos tenham provindo de diversas quebras anteriores.

O *Scrounging* Mediato em Episódios Exploratórios foi realizado na mesma proporção por fêmeas (n= 40) e machos (n= 43) (Kruskal-Wallis, $H = 0,028$, $gl = 1$, $p = 0,867$), e a distribuição destes episódios entre as faixas etárias também foi de acordo com o esperado pelo acaso ($H = 3,108$, $gl = 2$, $p = 0,211$), com 17 episódios realizados por infantes, 27 por juvenis e 39 por adultos. (Figura 5)

Figura 5. Frequência de *Scrounging* Mediato em Episódios Exploratórios por sexo e por faixa etária.

Uma análise da quantidade de alimento consumido (contabilizado pela frequência total de “Ingerir endosperma”, ou seja, levar fragmentos de coco à boca mordendo um pedaço e engolindo em seguida) e do tempo de permanência no sítio enquanto fazia *Scrounging*

Mediato (calculados para cada indivíduo) também não revelou diferenças quanto ao sexo e às faixas etárias:

(1) Frequência total de “Ingerir”: sexo: ($H = 0,280$; $gl = 1$; $p = 0,597$); e faixa etária: ($H = 2,514$; $gl = 2$; $p = 0,285$)

(2) Soma da duração dos episódios de *Scrounging* Mediato nos Episódios Exploratórios: sexo: ($H = 0,371$; $gl = 1$; $p = 0,543$); e faixa etária: ($H = 2,013$; $gl = 2$; $p = 0,366$).

É interessante notar que essa atividade representa pouco mais de um sexto dos Eventos Focais registrados no presente estudo, mostrando que a quebra de cocos gera um sobra tal que permite que mesmo os indivíduos incapazes de utilizar ferramentas para obtê-lo tenham acesso a este alimento, energeticamente rico. Esses pedaços de coco remanescentes poderiam ser resultado de uma alimentação “bagunçada” – pela qual macacos-prego são conhecidos – porém o dispêndio energético necessário para obter este alimento, que deve ser desprendido de sua cápsula pelo uso de uma ferramenta, nos leva a considerar um possível valor adaptativo para este comportamento de aparente “desperdício”. Esta questão será abordada com mais profundidade na Discussão.

3.3. Episódios de Quebra de Cocos

Nessa seção serão apresentados os aspectos gerais e demográficos dos episódios de Quebra de Cocos. Ainda com relação a estes episódios, serão expostos a seguir os resultados referentes à Observação (3.4), à Proficiência e Produtividade (3.5), ao *Scrounging* Mediato e Imediato (3.6), à escolha dos Alvos de Observação (3.7) e aos indicadores de desempenho (3.8).

As análises da Quebra de Cocos foram feitas com a divisão dos dados em períodos de acordo com a dinâmica demográfica resultante da passagem de indivíduos de uma faixa etária para a próxima e a migração entre grupos. Essa divisão acabou por produzir blocos com diferentes tamanhos amostrais, o menor sendo o período A (junho e julho) com 67 registros de Quebra de Cocos, comparado aos 204 do período B (agosto – novembro) e 106 episódios do período C (dezembro – março). A diferença no tamanho das amostras resulta de: a) recortes com durações desiguais (período A com dois meses e B e C com quatro meses cada), b) variações na disponibilidade de cocos e c) variação na atividade dos indivíduos presentes no grupo. A Tabela 6 descreve a composição demográfica do grupo para cada período (A, B e C).

Tabela 6 – Composição demográfica ao longo dos períodos. Os valores representam o número de indivíduos presente nas classes de sexo (F = fêmea, M = macho e I = indeterminado) e faixa etária ao longo da coleta de dados.

Período	A			B			C			
Sexo	F	M	Total	F	M	Total	F	M	I	Total
Infante	2	4	6	1 ¹	4	5 ¹	0 ⁵	1 ⁶	3 ⁷	4 ^{5,6,7}
Juvenil	3	1	4	3 ²	1	4 ²	4 ⁸	3 ⁹	-	7 ^{8,9}
Adulto/Subadulto	6	8	14	7 ³	9 ⁴	16 ^{3,4}	7	7 ¹⁰	-	14 ¹⁰
Total Geral	11	13	24	11	14 ⁴	25	11	11	3	25

1. Amora deixa de ser infante.
2. Amora passa a ser juvenil. Frida deixa de ser juvenil.
3. Frida passa ser adulta.
4. Edu migra para dentro do grupo principal.
5. Cacá deixa de ser infante.
6. Farofa desaparece. Jabá e Vicki deixam de ser infantes.
7. Alice, Cacau e Vlad infantes. Sexo não determinado.
8. Cacá passa a ser juvenil.
9. Jabá e Vicki passam a ser juvenis.
10. Edu e Pedro migram para fora do grupo principal

Duas foram as mudanças mais relevantes no que diz respeito à demografia do grupo: primeiramente, a presença dos machos Pedro (período A e B) e Edu (período B) aumentando o número de Quebradores e potenciais Alvos de Observação adultos e machos no grupo; e, em paralelo, o processo de independência dos filhotes.

Ao longo do ano de coleta de dados, infantes participaram como Quebradores durante o período B apenas, período no qual havia dois macacos infantes com mais de 12 meses de idade (Jabá e Vicki). Infantes com menos de 12 meses de idade foram excluídos da análise após verificarmos que esta foi a idade mínima em que um filhote manipulou um “martelo” no sítio de forma percussiva (no caso, Quebra Inepta). No período A uma infante (Amora), já com 12 meses de idade, não foi vista executando manipulações percussivas – nível que só adquiriu aos 15 meses; todavia, foi incluída nas análises, com frequência nula (como Quebrador potencial). Importante lembrar que o termo *Quebrador* se refere ao sujeito que manipulou martelos percussivamente no sítio de quebra, independente do resultado desta manipulação.

Juvenis participaram como Quebradores ao longo de toda coleta de dados, assim como adultos, e no caso destes últimos, a fêmea Física foi incluída na análise dos episódios de Quebra de Cocos com frequência nula, por não haver nenhum registro dela manipulando elementos dos sítios de quebra. Todos os indivíduos presentes em um dado período foram incluídos na análise como Observadores e *Scroungers*, dado que este papel foi exercido por indivíduos desde um mês de idade, até os integrantes mais velhos do grupo. Os dados relativos ao único macho subadulto (Darwin) foram analisados juntamente com os dos adultos.

Cabe ressaltar aqui que esta divisão em classes etárias apresenta problemas, pois agrupa indivíduos ao longo de idades nas quais o desenvolvimento - motor e cognitivo – pode ser muito díspar, principalmente nas faixas de infantes e juvenis. Por exemplo, no período A e

B estão presentes três fêmeas juvenis, no entanto os indivíduos não são os mesmos, pois Frida (3 anos e 9 meses) saiu da categoria de juvenil enquanto Amora (1 ano e 3 meses) passou a integrá-la. Apesar da composição ter permanecido a mesma, diferenças na execução de episódios de Quebra de Cocos podem resultar da diferença de idade dos indivíduos ali compreendidos. Conseqüentemente, para as análises da escolha de Alvo de Observação (correlações), foi utilizado um *ranking* de idade mais condizente (vide 3.8). Para as análises da demografia dos comportamentos manteve-se a classificação por faixa etária para que fossem possíveis comparações com estudos anteriormente realizados no P.E.T..

3.3.1. Demografia do comportamento de quebrar cocos

Os dados obtidos foram analisados comparando-se a frequência de episódios entre as classes de sexo e as faixas etárias definidas no Material e Métodos; o Teste Kruskal-Wallis foi empregado para avaliar a significância das diferenças entre estes grupos. As Tabelas 7 e 8 descrevem a frequência da atividade de Quebra de Cocos – discriminando entre as três categorias (Quebra Proficiente, Quebra Adequada e Quebra Inepta) - para as classes de sexo e faixa etária, respectivamente.

Tabela 7 – Frequência de episódios de Quebra de Cocos por sexo. Quebra Proficiente (QP), Quebra Adequada (QA) e Quebra Inepta (QI). Períodos: A: junho e julho 2006; B: agosto - dezembro 2006; C: janeiro - abril 2007.

Período	A				B				C				Total			
Categoria	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot
Fêmea	3	7	20	30	2	13	56	71	3	6	18	27	8	26	94	128
Macho	1	1	37	39	13	14	106	133	7	18	54	79	21	33	197	251
Total	4	8	57	69	15	27	162	204	10	24	72	106	29	59	291	379

Tabela 8 – Frequência de episódios de Quebra de Cocos por faixa etária. Quebra Proficiente (QP), Quebra Adequada (QA) e Quebra Inepta (QI). Períodos: A: junho e julho 2006; B: agosto - dezembro 2006; C: janeiro - abril 2007.

Período	A				B				C				Total			
Categoria	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot	QI	QA	QP	Tot
Adulto	1	7	52	60	3	11	157	171	0	11	66	77	4	29	275	308
Juvenil	3	1	5	9	6	16	5	27	10	13	6	29	19	30	16	65
Infante	0	0	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0	6	0	0	6
Total	4	8	57	69	15	27	162	204	10	24	72	106	29	59	291	379

Machos realizaram mais episódios de Quebra de Cocos do que fêmeas em cada um dos três períodos estudados. No total, machos executaram 251 episódios (66,2%), enquanto fêmeas realizaram 128 episódios (33,8%), no entanto, essa diferença foi significativa somente no período C ($H = 4,395$; g.l. = 1; $p = 0,036$), na qual a distribuição de episódios foi maior para os machos do que seria esperado pelo acaso. Nos períodos A e B confirmou-se a hipótese nula de que os episódios se distribuem ao acaso entre os sexos (A: $H = 0,175$; g.l. = 1; $p = 0,675$; B: $H = 0,919$; g.l. = 1; $p = 0,338$). A Figura 6 descreve (A) frequência absoluta de episódios para cada sexo e (B) frequência de cada indivíduo, nos períodos.

Figura 6. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por sexo em cada período; (A) frequência absoluta e (B) frequência por indivíduo; linhas horizontais indicam a mediana para fêmeas (linha vermelha) e machos (linha azul). * diferenças significativas segundo o teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

A diferença não-significativa entre os sexos encontrada nos períodos A e B corrobora os resultados do estudo realizado entre março 2000 e julho 2002 no P.E.T. (Resende, 2004). Já o período C se assemelha com o descrito para o primeiro estudo realizado no P.E.T. – entre agosto 1997 e outubro 1998 (Ottoni & Mannu, 2001; Mannu, 2002) – e para o grupo selvagem estudados em Gilbués, Piauí (Ramos da Silva, 2008), nos quais os machos se mostram mais ativos do que as fêmeas.

Cabe aqui uma observação a respeito de uma particularidade do teste estatístico adotado, que avalia diferenças marcantes como sendo não-significativas. Um exemplo pode ser visto na Figura 7A, onde é questionável se no período B a diferença entre a atividade de fêmeas e machos como Quebradores não seria significativa, afinal uma proporção machos/fêmeas de 14:11 não explicaria o fato de machos apresentarem quase o dobro de episódios efetuados por fêmeas. No entanto é importante compreender que o teste de Kruskal-Wallis não utiliza as frequências de cada sexo como base da análise e sim avalia a posição de indivíduos fêmeas e machos no *ranking* de desempenho, comparando o posto mediano de cada grupo. Na Figura 7B a distribuição de episódios por indivíduos revela que, no período B, existem machos e fêmeas ao longo de todo o espectro de atividade, o que resulta em medianas semelhantes e a não-significância na diferença encontrada. Para uma discussão mais a fundo vide o Quadro 1.

Quanto às faixas etárias, os adultos foram responsáveis pela maioria dos episódios de Quebra de Cocos, com uma frequência absoluta de 308 episódios (81,3%) enquanto que os juvenis foram responsáveis por 65 episódios (17,2%) e os infantes por apenas 6 episódios (1,6%) (Tabela 8). Nos períodos A e C os infantes não atuaram como Quebradores, mesmo havendo indivíduos infantes acima de 12 meses de idade; no período B os dois infantes presentes com mais de 12 meses foram vistos realizando episódios de Quebra de Cocos. Esta ausência de registros de infantes Quebradores no primeiro e último períodos pode decorrer de

uma amostra reduzida de episódios nos mesmos ou por uma diferença no desenvolvimento motor e manipulativo individual. Juvenis e adultos estiveram ativos como Quebradores em todos os períodos, porém variaram no número de indivíduos presentes: adultos: A e C (N = 14), B (N = 16) e juvenis: A e B (N = 4) e C (N = 7). A Figura 7 descreve as frequências de episódios de Quebra de Cocos para cada faixa etária, por período.

Figura 7. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por faixa etária: (A) frequência por faixa etária e (B) frequência por indivíduo, linhas horizontais indicam a mediana para adultos, juvenis e infantes.

Discussão da análise estatística

A adoção de um teste não-paramétrico – como o de Kruskal-Wallis – se faz necessária uma vez que os episódios são realizados por Quebradores amostrados de forma repetida e não padronizada; portanto, não podemos considerar cada episódio como sendo um ponto amostral independente.

O teste de Kruskal-Wallis é um teste não-paramétrico de variância por postos, que compara a posição dos indivíduos de um e outro grupo no *ranking* ao verificar a igualdade entre as medianas de dois ou mais grupos dentro de uma população. Para realizar a análise, as frequências (atribuídas a cada indivíduo) são substituídas por postos. Essas transformações apresentam vantagens e desvantagens na avaliação dos nossos dados.

Uma análise que se baseia nos indivíduos e não nos episódios tem como vantagem uma melhor caracterização da grande variação individual, que resulta em uma ampla gama de frequências de participação mesmo dentro de cada grupo etário ou de gênero. Ou seja, explicita que a grande atividade de adultos (Figura 7A), por exemplo, não resulta necessariamente dos adultos, como um todo, serem Quebradores mais frequentes e sim de alguns indivíduos adultos serem Quebradores muito frequentes (enquanto outros raramente participaram da atividade; Figura 7B).

Por outro lado, ao substituir as frequências por postos, o teste apresenta uma desvantagem: no caso de frequências muito díspares, pode mascarar diferenças individuais, “achatando” os dados. Assim, desconsidera que a diferença entre a atividade do indivíduo no 1º posto (David), e a do indivíduo no 2º posto é tão grande que equivale à soma das diferenças de atividade entre os entre os próximos 3 postos consecutivos; como ocorre no período B (Figuras 6B e 7B).

Ambas essas características do teste – avaliar a posição de indivíduos ao longo do *ranking* e “achatar” as diferenças por utilizar postos – podem caracterizar como não-significativas diferenças acentuadas na frequência de episódios por cada grupo de sexo e faixa etária amento de quebra; é possível que os resultados de Mannu (2002) e de Resende (2004) tenham sofrido as mesmas dificuldades estatísticas.

Para fins de comparação com as análises da demografia da quebra de cocos apresentadas em estudos anteriormente realizados no P.E.T. mantivemos a aplicação do Teste de Kruskal-Wallis no presente estudo.

Quadro 1. Discussão da análise estatística pelo método de Kruskal-Wallis.

Buscamos verificar, para cada período, a hipótese nula de que os conjuntos de indivíduos de cada classe etária participam de episódios de Quebra de Cocos de forma esperada pelo acaso. A hipótese nula foi confirmada para os três períodos (Kruskal-Wallis, A: $H = 4,116$; g.l. = 2; $p = 0,128$; B: $H = 1,482$; g.l. = 2; $p = 0,477$; C: $H = 0,171$; g.l. = 2; $p = 0,679$), o que significa que a diferença entre as faixas etárias na participação em episódios de Quebra de Cocos não é significativa. A não-significância do período A pode ser devida ao elevado número de indivíduos com a frequência nula, o que dificulta a análise.

Esse resultado corrobora o estudo realizado por Resende (2004) no P.E.T. entre 2000 e 2002. Naquele caso, a rejeição da hipótese nula (quanto à distribuição de episódios por faixa etária) só foi obtida após a remoção de um *outlier* (Física), indivíduo que não foi visto executando comportamento de quebra nos últimos 10 anos de pesquisa no P.E.T. e cujos únicos quatro episódios (dois de Quebra Inepta e dois de Quebra Adequada) foram registrados entre 1997 e 1998. Refazer o Teste de Kruskal-Wallis com a remoção desta *outlier* no presente trabalho não levou à rejeição da hipótese nula.

Esse resultado contrasta em parte com os dados de Mannu (2002), pois no primeiro período por ele analisado, a classe etária juvenil mostrou maior atividade nos sítios de quebra de cocos, superando a atividade de adultos, de subadultos e de ambos, juntos. Porém no segundo período essa diferença deixa de existir (também pela mudança de indivíduos entre grupos etários), observando-se, então, o mesmo encontrado para Resende (2004) e para o presente trabalho (usando o mesmo teste Kruskal-Wallis): que a atividade de quebra (senso lato, incluindo a “Quebra Inepta”) é realizada em frequências esperadas pelo acaso por todas as classes de faixas etárias.

O fato do estudo de Mannu (op. cit.) ter encontrado uma menor atividade por parte dos adultos quando comparados aos juvenis, no primeiro período de coleta, levanta questões sobre a possível origem do uso de ferramentas e disseminação do mesmo pelos indivíduos do grupo

do P.E.T.. Considerando que naquela época o grupo havia ocupado há pouco a área de preservação do P.E.T., a técnica de quebrar frutos encapsulados com o auxílio e pedras poderia estar começando a se disseminar pelo grupo. Esse assunto será abordado com mais profundidade na Discussão.

Analisando a participação individual em episódios de Quebra de Cocos verificamos que há uma variação entre indivíduo ao longo do ano de coleta de dados (Figura 8). Constatase uma redução marcante na participação do macho dominante no período C, quando comparada à dos dois períodos anteriores. Também importante é a redução da participação da fêmea Cisca nesse último período e o concomitante aumento na participação do macho adulto Z e do subadulto Darwin.

Figura 8. Frequência de episódios de Quebra de Cocos por indivíduo nos períodos A (cilindros), B (cones) e C (quadrados).

Essa variação evidencia que as diferenças na demografia do comportamento de quebra de cocos não resultam somente das mudanças na composição do grupo, mas na frequência de participação dos sujeitos presentes, o que pode refletir fatores sociais do grupo. Como exemplo, a redução na frequência de quebra das fêmeas Ana e Cisca no período C, em em

comparação com os períodos A e B, pode decorrer do nascimento dos seus filhotes no início do terceiro período. Fêmeas são capazes de quebrar cocos com filhotes recém-nascidos nas costas e o fazem, porém os cuidados com a prole podem reduzir o tempo dedicado às atividades nos sítios de quebra. Além da redução por uma simples questão de realocação no orçamento de atividades, outras mudanças comportamentais advindas do nascimento do filhote podem estar agindo, como por exemplo, uma maior evitação de exposição do filhote ao risco de predação. Assim, as mães evitariam descer ao chão, inclusive para se alimentar de restos de outras quebras – o que é verificado no registro destas atividades no período C. O nascimento dos filhotes também pode ter afetado a atividade do macho “alfa” (David) que, atraído por estes, passou mais tempo na companhia das fêmeas com seus filhotes.

Deve ser lembrado também que, nos períodos A e B, ocorreu a imigração dos machos Pedro e Edu, o que pode ter influenciado, por exemplo, com uma maior competição pelos sítios entre estes e o macho “alfa”. Isso levanta questões a respeito do comportamento de quebrar cocos como uma possível forma de *display*, atrativo para fêmeas no cio, o que será discutido adiante (vide 3.5.2). Em se considerando que a oportunidade de quebrar cocos é limitada pela disponibilidade de sítios de quebra, martelos e cocos secos, uma competição por este recurso poderia resultar em um uso maior por indivíduos dominantes na época de maior fartura de cocos. Esta poderia ser uma outra explicação para as diferenças em atividade dos indivíduos ao longo do período de um ano. No entanto, para averiguar esta questão seriam necessários dados mais precisos sobre a disponibilidade de cocos, qualidade dos cocos disponíveis e um estudo longitudinal a fim de verificar essas variações sazonais ao longo de diversos ciclos.

3.3.2. Qualidade dos episódios de Quebra de Cocos

Dentre os 396 episódios de Quebra de Cocos, os Quebradores foram capazes de romper a casca do coco, tendo acesso ao endosperma (Quebra Proficiente), em 289 episódios (73%). Em 64 episódios (16,2%), o Quebrador manipulou adequadamente coco e martelo sobre a bigorna, porém não conseguiu quebrá-lo (Quebra Adequada) e, em 43 episódios (10,8%), a quebra foi considerada Inepta. Como se verifica na Figura 9, estas proporções não variaram muito ao longo dos três períodos (A, B e C).

Figura 9. Qualidade dos episódios de Quebra de Cocos em cada período (A, B e C). QP = Quebra Proficiente, QA = Quebra Adequada e QI = Quebra Inepta. (N) = frequência absoluta dos episódios da categoria.

A Figura 10 mostra a frequência de episódios de Quebra de Cocos por categoria qualitativa, para as classes de sexo. A distribuição de episódios entre machos e fêmeas está de acordo com o esperado pelo acaso em todas as categorias de Quebra de Cocos para cada período, com a exceção do período A, no qual as fêmeas realizaram relativamente mais Quebras Adequadas do que o esperado ao acaso (Kruskal-Wallis, $H = 3,982$; $gl = 1$; $p = 0,046$).

Figura 10. Frequência de Quebra de Cocos por de sexo, para cada categoria qualitativa do comportamento de quebra de cocos (QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente) por período. * indica diferenças significativas (Kruskal-Wallis).

A Figura 11 mostra a frequência de episódios de Quebra de Cocos por categoria qualitativa, para as faixas etárias. A participação de infantes nestes episódios ($N = 6$) foi caracterizada pela manipulação inepta dos elementos nos sítios de quebra, e foi restrita ao período B. Juvenis e adultos realizaram episódios das três qualidades, porém em proporções diferentes, sendo que os 4 episódios de Quebra Inepta ($A = 1$ e $B = 3$) contabilizados para os adultos foram de autoria de X (o macho adulto que se juntou ao grupo em 2003 e que, desde então, vem manipulando elementos no sítio sem sucesso ou aparente melhoria no desempenho). O outro sujeito que passou a integrar o grupo em 2004 (o macho adulto Z) adquiriu o comportamento de quebrar cocos em um intervalo de tempo relativamente curto. Em janeiro 2005, no fim do estudo realizado por Falótico (2006) não havia registro de Z obtendo sucesso no rompimento de cocos com uso de martelo e bigorna como ferramentas, e no início do presente estudo, em junho de 2006, ele já realizava episódios bem sucedidos (Q. Proficiente).

Verificamos que, no período A, a distribuição se dá ao acaso entre adultos e juvenis para cada uma das categorias: Q. Proficiente (Kruskal-Wallis, $H = 5,250$; $gl = 2$; $p = 0,072$), Q. Adequada ($H = 1,689$; $gl = 2$; $p = 0,430$) e Q. Inepta ($H = 1,224$; $gl = 2$; $p = 0,542$).

No período B, adultos, juvenis e infantes se diferenciaram quanto à qualidade dos episódios: adultos desempenharam mais Quebras Proficientes do que infantes ($H = 6,580$; $gl = 2$; $p = 0,037$), porém não mais que os juvenis ($H = 3,818$; $gl = 2$; $p = 0,051$), apesar de existir uma tendência nesse sentido; juvenis e infantes realizaram relativamente mais episódios de Quebra Inepta do que adultos, respectivamente: ($H = 8,458$; $gl = 1$; $p = 0,004$) e ($H = 14,686$; $gl = 2$; $p = 0,005$). Ainda no período B, infantes e juvenis não diferiram entre si quanto à qualidade dos episódios, já que se comprovou a hipótese nula para cada uma das categorias de Quebra de Cocos: Quebra Proficiente ($H = 1,200$; $gl = 1$; $p = 0,273$), Quebra Adequada ($H = 2,177$; $gl = 1$; $p = 0,140$) e Quebra Inepta ($H = 1,420$; $gl = 1$; $p = 0,233$). Nesta última análise

entre infantes e juvenis (período B) é discutível se a não-significância na diferença entre os grupos seria um artifício da análise estatística, em consequência de um N pequeno de indivíduos e episódios; afinal, a diferença é tal que infantes realizaram apenas episódios ineptos (QI) enquanto juvenis efetuaram episódios das três categorias de Quebra de Cocos.

No período C, infantes não participaram e, assim como no período anterior, juvenis efetuaram mais episódios de Quebra Inepta ($H = 12,238$; $gl = 1$; $p = 0,000$) do que adultos. A distribuição de episódios entre essas duas faixas etárias foi de acordo com o esperado pelo acaso para as categorias Quebra Adequada ($H = 0,312$; $gl = 1$; $p = 0,57$) e Quebra Proficiente ($H = 3,664$; $gl = 1$; $p = 0,056$), sendo que esta última apresenta uma tendência de ser significativa, situação na qual adultos realizariam mais episódios proficientes do que os juvenis.

O padrão de distribuição das categorias qualitativas da Quebra de Cocos apresentado pelas faixas etárias (Figura 11) descreve as mudanças no comportamento de quebra ao longo do desenvolvimento dos sujeitos. Infantes realizam apenas Quebras Ineptas, enquanto juvenis já adquiriram os rudimentos da técnica, ocasionalmente sendo capazes de romper o fruto encapsulado – e assim exibem uma combinação de diferentes qualidades do comportamento em questão. Por fim, os adultos realizam quase que exclusivamente episódios de Quebra Proficiente.

É interessante notar que parece não haver um período crítico para a aquisição do uso de ferramentas, uma vez que um indivíduo adulto (Z) passou por todas as fases de aquisição deste comportamento quando já subadulto/adulto.

Esse assunto será abordado com mais profundidade em 3.9, quando serão avaliados outros indicadores de desempenho.

Figura 11. Frequência de Quebra de Cocos por categoria de Quebra (QI = Quebra Inepta, QA = Quebra Adequada e QP = Quebra Proficiente), para cada faixa etária. * indica diferenças significativas (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

3.3.3. Deslocamento de Quebradores e domínio do sítio

Em aproximadamente 13% (N = 50) dos episódios de Quebra de Cocos, o Quebrador foi deslocado do sítio por um co-específico que em seguida passou a utilizar o sítio para quebrar cocos (80%) ou comer restos (14%), ou ainda, em 3 episódios (6%; David = 2 e Suspeito = 1), após deslocar o Quebrador, simplesmente permaneceu sentado na bigorna por um tempo e depois saiu sem manipular elementos no mesmo ou comer sobras. A matriz de Deslocamento (Tabela 9) apresenta a frequência absoluta com que um indivíduo foi deslocado por um co-específico, discriminando quais sujeitos foram responsáveis por deslocá-los do sítio de quebra (Deslocador).

Tabela 9. Frequência de Deslocamento do Quebrador do sítio de Quebra para cada indivíduo, indicando-se os indivíduos responsáveis pelo deslocamento.

		Deslocador														Total
	Sujeitos	Ana	Ang	Cis	Cla	Drw	Dav	Fil	Fis	Frd	Jan	Med	Ped	Sus	Vav	
Deslocado (Quebrador)	Ana			1						1			1			3
	Ang	1			1			1						1		4
	Chu			4		1	1		1					1		8
	Cis						7						1			8
	Cla						1									1
	Dar						1				1					2
	Edu											1				1
	Fil						2					1				3
	Frd													1		1
	Jab					1										1
	Jan						1	1		1				1		4
	Med						4							2		6
	Sus						2					1			2	5
	Vav		1	1	2		1	1								6
	X			1							1					2
	Total	1	1	5	3	2	19	3	1	2	1	3	2	5	2	55

O macho “alfa”, David, foi o principal monopolizador dos sítios de quebra, responsável por 37% dos deslocamentos registrados; ele deslocou praticamente todos os outros indivíduos - e de forma mais acentuada os indivíduos mais ativos nos sítios de quebra (Cisca e Medeiros); em contrapartida, não existe registro dele sendo deslocado do sítio onde

quebrava. Esse “monopólio” do sítio pode explicar, em parte, a maior frequência de Quebra de Cocos pelo macho “alfa”. Os demais indivíduos, em geral, tanto deslocaram quanto foram deslocados, com a exceção dos dois juvenis mais novos (Chuchu e Jabá) e o macho Edu, que só foram deslocados.

Não existe uma diferença significativa quanto ao sexo do deslocador, nem quanto ao a faixa etária do mesmo. Quanto aos indivíduos deslocados, machos foram deslocados significativamente mais do que fêmeas (Kruskal-Wallis, $H = 3,923$; .g.l. = 1; $p = 0,048$) no período C; nos demais períodos a diferença não foi significativa. Adultos e juvenis também foram deslocados em uma proporção esperada pelo acaso.

A fim de determinar se a dominância do sítio reflete a hierarquia social do grupo, correlacionamos a frequência de deslocar um Quebrador do sítio com o *ranking* de hierarquia social do grupo – calculada a partir das frequências de ameaçar e ser ameaçado por co-específicos fora do contexto da quebra de cocos – e encontramos uma correlação positiva e significativa (Kendall, $\tau = 0,450$; $p = 0,011$) (Figura 12); esta correlação se mantém significativa mesmo após a retirada do macho “alfa” ($\tau = 0,381$; $p = 0,036$).

Figura 12. Correlação entre frequência de ameaçar co-específicos fora do contexto de quebra de cocos e deslocar o Quebrador do sítio. O ponto isolado representa os valores referentes ao macho “alfa” (David).

3.4. Observação da Quebra de Cocos por co-específicos

A observação por co-específicos ocorreu em 133 dos 379 episódios de Quebra de Cocos (QC) (35%), valor maior do que o encontrado por Resende (2004), de 23% de episódios observados (Ottoni et al., 2005) e por Mannu (2002) de 17%. A Figura 13 mostra a frequência individual de realização de episódios de QC e a frequência com que esses episódios foram observados por co-específicos. Destacam-se como Alvos de Observação o macho “alfa” David - que foi observado em aproximadamente 77% dos episódios de QC que executou – e a fêmea Cisca, observada em 51,4% dos seus episódios.

Figura 13. Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados e não-observados por co-específicos.

Além de um episódio de QC ser ou não observado por co-específicos, deve se levar em consideração o número de Observadores presentes. Como em alguns desses episódios observados (N = 133) havia mais de um Observador presente, o número total de Eventos

Observacionais foi de 169. David, Cisca e Medeiros apresentaram as maiores “platéias” com episódios sendo ocasionalmente observados por até 4 co-específicos. Novamente nossos resultados diferiram dos de Resende (2004) por apresentar mais episódios com dois ou mais espectadores: dois observadores em 22 eventos (comparados aos 5 eventos do estudo anterior), três observadores em 4 eventos (1 evento no estudo anterior) e quatro observadores em 2 eventos; na Figura 14 a distribuição destes eventos por Alvo de Observação (Quebrador).

Figura 14. Frequência de episódios de Manipulação Percussiva observados, contabilizando o número de Observadores presentes.

Analisando os episódios de Quebra de Cocos observados e não observados em função da qualidade destes episódios, nota-se que cerca de 40% dos episódios de QC com produção de cocos quebrados (Quebra Proficiente) foi alvo de Observadores, enquanto que para episódios de QC não produtivos (Quebra Adequada e Quebra Inepta) esse valor fica em torno de 18% (Figura 15).

Figura 15. Proporção de episódios de Quebra de Cocos produtivos (Quebra Proficiente) e episódios de QC não produtivos (Quebra Adequada e Quebra Inepta), observados ou não por co-específicos.

No mais, se o principal objetivo de observar um evento de quebra de cocos é alimentar-se de sobras, um evento no sítio, com alta probabilidade de oferecer oportunidades de “filar” cocos quebrados, poderia ser melhor antecipado pela escolha de um Quebrador mais bem-sucedido em seu histórico de episódios de Quebra de Cocos. Como será visto mais adiante, outros fatores podem estar guiando a escolha do Alvo, que não a proficiência do mesmo, no entanto mesmo que esta não seja a variável determinante no direcionamento do Observador à determinado “modelo” permanece o fato de que episódios com produção de cocos quebrados são observados com maior frequência do que episódios não-produtivos.

Cabe colocar aqui que por vezes a observação era breve e existe a possibilidade que o Observador estivesse apenas avaliando a atividade do Quebrador naquele episódio, ou a tolerância do mesmo, e, conseqüentemente, as chances de *scrounging*. Nas nossas análises, quando um macaco se aproximava do sítio durante um episódio de Quebra de Cocos e permanecia observando a atividade do Quebrador por ao menos 10 segundos, isto era considerado um Evento Observacional. Assim seria interessante, eventualmente, distinguir

episódios em que o Observador efetivamente permaneceu observando o Alvo, destes possíveis episódios de avaliação em que a observação foi abandonada rapidamente.

Os episódios de Quebra Proficiente também receberam uma “platéia” maior, alguns com 3 ou 4 observadores co-específicos, comparados aos episódios de Quebra Adequada e Inepta, raramente acompanhados por mais de um observador (Figura 16).

Figura 16. Episódios de Quebra de Cocos observados por co-específicos, discriminado pelas categorias qualitativas de QC e número de observadores presentes.

Os Eventos Observacionais tiveram duração média de 2 minutos, porém variaram amplamente, desde o mínimo de 10 segundos até a duração máxima de 11 minutos. Raramente um episódio de Quebra de Cocos foi observado por co-específico(s) do começo ao fim: em média, o Observador permaneceu no sítio de quebra de cocos menos da metade (aproximadamente 40%) da duração total dos episódios de QC.

Em seguida, analisaremos os dados referentes aos Eventos Observacionais primeiramente com foco nos Alvos de Observação, depois nos Observadores e, por fim, na interação entre ambos.

3.4.1. Alvo de Observação por co-específicos

Fêmeas e machos serviram de Alvo de Observação em todos os três períodos; do mesmo modo, adultos foram observados em todos os períodos, mas juvenis não foram observados por co-específicos no período A. Infantes não foram observados em nenhum dos 6 episódios por eles realizados. A Figura 17 apresenta a frequência de Eventos Observacionais por sexo do Alvo de Observação.

Machos e fêmeas foram Alvos de Eventos Observacionais em frequências esperadas pelo acaso nos períodos A ($N = 23$; $H = 0,297$; g.l. 1; $p = 0,0,586$) e B ($N = 108$; $H = 0,532$; g.l. 1; $p = 0,466$), porém machos foram significativamente mais observados do que fêmeas no período C (Kruskal-Wallis, $N = 38$; $H = 4,471$; g.l. 1; $p = 0,034$) (Figura 17A). Esse resultado reflete a frequência de episódios de QC executados por fêmeas e machos e, conseqüentemente, da sua disponibilidade como Alvos de Observação potenciais. A Figura 17B representa a porcentagem de episódios de Quebra de Cocos que foram observados por ao menos um co-específico, para Alvos fêmeas e machos, e mostra que fêmeas foram observadas em 20% - 32% dos episódios por elas realizados, enquanto machos foram observados em 31% - 43% de seus episódios, ao longo dos três períodos analisados.

A diferença entre a frequência de Eventos Observacionais nos quais o Alvo de Observação era um adulto e a daqueles nos quais o Alvo era um juvenil não foi significativa (Kruskal-Wallis: período B: $N = 108$; $H = 2,679$; g.l. 2; $p = 0,262$; período C: $N = 38$; $H = 0,03$; g.l. 1; $p = 0,954$) (Figura 18A). Adultos foram observados em 31% - 41% dos episódios de QC que executaram, enquanto que juvenis foram observados em 30% - 34,5% de seus episódios, como mostra a Figura 18B.

Figura 17. (A) Frequência de Eventos Observacionais de Alvos de Observação fêmeas e Alvos machos. (B) Frequência de episódios de Quebra de Cocos (QC) observados por co-específicos divididos pela frequência absoluta de episódios de QC para Alvos de cada sexo. * indica diferença significativa (Kruskal-Wallis).

Figura 18. (A) Frequência de Eventos Observacionais de Alvos de Observação das diferentes faixas etárias. (B) Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados, dividido pela frequência absoluta de episódios de QC.

De forma geral, não parece haver um grupo etário ou de gênero favorecido como Alvo de Observação, diferentemente do encontrado por Resende (2004), onde juvenis foram Alvos em frequências significativamente maiores do que os infantes, porém adultos e juvenis não diferiram significativamente entre si enquanto Alvos. Resende também encontrou uma diferença entre os gêneros, sendo os machos Alvos mais frequentes do que as fêmeas; este resultado é corroborado apenas pelos dados referentes ao período C do presente estudo, período no qual a atividade de machos também foi significativamente maior do que a das fêmeas.

A Figura 19 apresenta a frequência com que cada indivíduo foi observado por co-específicos ao longo dos três períodos e revela uma distribuição semelhante àquela vista na Figura 8; praticamente todos os indivíduos que atuaram como Quebradores serviram de Alvo de Observação ao menos uma vez - com a exceção de três indivíduos, que não foram registrados sendo observados por co-específicos em nenhum de seus episódios de QC: Amora (N = 5), Edu (N = 4) e Frida (N = 2). Na Seção 3.8 examinaremos a correlação entre a frequência de Eventos Observacionais de cada indivíduo com a frequência de episódios de Quebra de Cocos.

Figura 19. Frequência de episódios de Quebra de Cocos observados por co-específicos por Alvo de Observação, ao longo dos três períodos (A, B e C).

Somando-se o tempo total que um Quebrador foi Alvo de Observação ao longo de todo o ano de coleta de dados, fica evidente que David foi o principal Alvo para os Observadores (Figura 20A), sendo tendo sido registrados 91 minutos de observação do macho alfa por co-específicos. No entanto essa diferença em valores absolutos é uma consequência da maior duração total dos episódios de quebra de cocos realizados por David e não de uma

permanência proporcionalmente maior de observação do macho “alfa”, em comparação com outros Quebradores (Figura 20B). Foi calculada uma taxa de observação para cada evento observacional dividindo-se o tempo de permanência do Observador no sítio pelo tempo de permanência do Quebrador no mesmo a partir da qual foi calculada a taxa média de observação para cada indivíduo enquanto Alvo; verifica-se que todos os Alvos foram observados, em média, por 40% do tempo em que atuaram como Quebradores em cada episódio. Existe uma grande variação intra e inter-individual nestas taxas e seria interessante analisar estes dados mais a fundo, verificando a qual(is) fator(es) o *ranking* dos indivíduos segundo este critério poderia estar correlacionado.

Figura 20. (A) Duração total dos Eventos Observacionais (tempo de permanência dos Observadores nos sítios de quebra de cocos) para cada alvo de Observação. (B) Média da taxa de Observação (tempo de permanência do Observador no sítio dividido pelo tempo de atividade do Quebrador) por Alvo de Observação.

3.4.2. Observadores co-específicos

Indivíduos de ambos os sexos e todas as faixas etárias observaram episódios de quebra, como indicado na Figura 21.

Figura 21. Frequência de Eventos Observacionais por (A) sexo e (B) faixa etária dos Observadores, proporcional ao número de indivíduos em cada categoria.

No período A as fêmeas foram responsáveis pela grande maioria das observações, 91% (n=21) uma diferença aparentemente marcante, que apresenta apenas uma tendência a ser significativa (Kruskal-Wallis: $N = 23$; $H = 3,768$; g.l. 1; $p = 0,052$). Assim, em todos os períodos a frequência de Observação por fêmeas e machos foi de acordo com o esperado ao acaso: B: ($N = 110$; $H = 0,707$; g.l. 2; $p = 0,702$; C: ($N = 37$; $H = 1,464$; g.l. 2; $p = 0,481$) (Kruskal-Wallis) (Figura 21 A).

Entre as faixas etárias, juvenis tenderam a ser Observadores mais assíduos do que adultos no período A ($N = 23$; $H = 5,856$; g.l. 2; $p = 0,053$). Curiosamente, no período B, encontramos uma diferença não-significativa entre as faixas etárias (Kruskal-Wallis: $N = 110$; $H = 2,540$; g.l. = 2; $p = 0,281$), quando está graficamente evidente na Figura 21 B que juvenis e infantes foram Observadores mais frequentes do que seria esperado ao acaso, dado o número de indivíduos presentes em cada classe etária (infantes $N = 5$, juvenis $N = 4$ e adulto $N = 16$). A falta de significância pode decorrer da grande variabilidade na participação de diferentes indivíduos dentro de uma mesma classe etária, particularmente como consequência da elevada frequência de observação pelo juvenil Chuchu ($N = 23$) e pelo infante Vicki ($N = 20$) em relação aos demais indivíduos de suas respectivas faixas etárias (Figura 3.21, período B). Para o período C foram registrados indivíduos das três classes etárias observando o comportamento de quebrar cocos em frequências esperadas ao acaso ($N = 37$; $H = 0,977$; g.l. 2; $p = 0,613$).

Agrupando os Eventos Observacionais por categoria de sexo/faixa-etária, verificamos que no período A, fêmeas adultas foram Observadores mais frequentes do que machos adultos ($H = 4,504$; g.l. 1; $p = 0,034$) e o mesmo ocorreu entre fêmeas juvenis e machos adultos ($H = 6,606$; g.l. 1; $p = 0,010$); as diferenças entre as demais categorias de sexo/faixa-etária não foram significativas neste período. Nos dois últimos períodos (B e C) a observação de episódios de MP se distribuiu ao acaso pelos Observadores de cada grupo de sexo/faixa etária.

A Figura 22 descreve a frequência de Observação por indivíduo. Verifica-se que, com a exceção de dois macacos (David e Edu), todos os demais integrantes do grupo observaram co-específicos manipulando pedras de forma percussiva para quebrar cocos e, de forma geral, a distribuição dos Eventos Observacionais entre os Observadores variou de um período para outro. Nos primeiros dois meses (período A) somente dois Eventos Observacionais tiveram machos como Observadores (um pelo juvenil Chuchu e o outro pelo subadulto Darwin); os demais episódios de Quebra de Cocos foram observados por fêmeas. No período B destaca-se a intensa atividade de Chuchu (21-24 meses de idade) e Vicki (8-12 meses) como Observadores.

Figura 22. Frequência de Eventos Observacionais por Observador, para cada um dos períodos A (cilindros), B (pirâmides) e C (quadrados).

3.4.3. Alvos de Observação e Observadores co-específicos

Analisando a associação entre Alvos de Observação e seus Observadores (Figura 23), verificamos que os machos adultos foram os principais Alvos das fêmeas adultas, e que adultos em geral - tanto machos quanto fêmeas - foram os principais Alvos de Observadores juvenis e infantes.

Figura 23. Frequência de Eventos Observacionais relativa ao número de Observadores em cada categoria de sexo/faixa etária, discriminando a categoria de sexo/faixa etária do Alvo de Observação.

A matriz de Observação (Tabela 10) indica as frequências de observação para cada diáde Alvo/Observador e evidencia alguns padrões mascarados pelo agrupamento em categorias de sexo e faixa etária, ao permitir um maior detalhamento das relações entre Alvo e Observador. Por exemplo, o fato de Cisca ser observada prioritariamente por seus filhotes: Claudia, Chuchu, Cacá e Cacau.

Nota-se, que de forma geral, os Quebradores foram observados por muitos indivíduos e não parece haver um padrão claro de duplas preferenciais de observação. Mesmo o descrito acima (para Cisca) não pode ser generalizado para todas as mães, e inclusive parece ser uma característica particular de Cisca, a qual foi freqüente Alvo de filhotes - e não apenas os seus próprios; ao mesmo tempo, existem mães (Filó e Vavá) para as quais não foi registrada observação pelos seus filhotes.

Tabela 10 – Matriz de Observação com frequência de Eventos Observacionais para cada dupla de Observador e Alvo de Observação.

		Alvo de Observação (Quebrador)																
	Sujeitos	Ana	Ang	Chu	Cis	Drw	Dav	Fil	Jab	Jan	Joq	Med	Ped	Sus	Vav	X	Z	Total
Observador	Ali	1																1
	Amo						1							1	1			3
	Ang	2						1										3
	Cac			2	2													4
	Cau				1		1											2
	Chu				12	1	6	1			1	3	1					25
	Cis					1	11					1						13
	Cla	1			3		2					1					1	8
	Drw			1	1													2
	Fil						2		1	1	1	2				1	1	9
	Fis			1			6				2	1						10
	Flu				3							1						4
	Frd	1			2	1	8	1				1						14
	Jab	1	1	2			1			1	1	1		2			1	11
	Jan					1	2							3				6
	Joq		1	2	1	1												5
	Med						3							2				5
	Ped														1			1
	Sus								3			2			1			6
	Vav					1	2			1		1	1	1				7
	Vik	1		4	4		7				1	4					1	22
	X					1			2						1		1	5
	Z		1								1			1				3
	Total	7	3	12	29	7	52	3	6	3	7	18	2	10	4	1	5	169

Cisca, David e Medeiros destacaram-se como Alvos, não somente pela frequência em que foram observados, mas também por terem sido observados por um número maior de indivíduos do grupo. É importante salientar que esta relação de Observador e Alvo - mesmo que seja reflexo da frequência de Quebra e, conseqüentemente, da disponibilidade de determinados Alvos - está associada a uma série de fatores da dinâmica social do grupo.

Os Observadores poderiam estar “escolhendo” Alvos de Observação por fatores desvinculados da quebra de cocos em si, como os infantes seguindo e observando a episódios das próprias mães. Outro exemplo seriam as fêmeas no cio, que estariam mais propensas a observar machos: em 14 dos 67 episódios em que fêmeas em idade reprodutiva observaram quebras de cocos, elas estavam no cio (Figura 24), e o principal Alvo de Observação foi o macho “alfa” (David); a única Observação por fêmea no cio (Frida) não direcionada ao macho “alfa” foi direcionada ao subadulto Darwin, porém este foi deslocado do sítio por David - e Frida passou então a observar o macho dominante.

Considerando que, quando no cio, as fêmeas seguem o macho dominante ao longo de todo o dia, a distribuição da Observação da quebra pode resultar deste padrão comportamental. Isto poderia também explicar, ao menos em parte, a maior frequência relativa de Observação de machos adultos por fêmeas adultas. Por fim, foram registrados somente dois episódios em que a fêmea que quebrava cocos estava no cio e, em ambos os casos, ela (Cisca) foi observada por filhotes.

Figura 24. Frequência de Eventos Observacionais nos quais fêmeas em fase reprodutiva - no cio e fora do cio observaram quebra de cocos, para cada Alvo de Observação; nos rótulos estão discriminadas as fêmeas Observadoras.

O período A parece destoar dos seguintes (Figura 21), uma vez que a observação de eventos de Quebra de Cocos foi feita quase que exclusivamente por fêmeas. Apesar de haver registros de fêmeas no cio observando a quebra de cocos em todos os períodos, nos meses de junho e julho de 2006 (período A) essas ocorrências foram relativamente mais frequentes do que os demais tipos de episódios (Figura 25). Ao longo destes dois meses, 30% dos episódios tiveram como Observadores fêmeas no cio (7 dos 23 Eventos Observacionais), enquanto que nos períodos B e C episódios desta natureza foram mais raros, representando respectivamente 4,6% e 5,3% dos Eventos Observacionais de cada período.

Figura 25. Proporção de Eventos Observacionais, nos quais os Observadores eram: fêmeas em idade reprodutiva, (1) fora do cio, (2) no cio, ou (3) demais Observadores.

Esta maior porcentagem de cios, no período A, concomitante ao início da disponibilidade de cocos secos e com a maior atividade de machos como Quebradores e fêmeas como principais Observadoras, juntamente com a emigração de dois machos (Edu e Pedro) levantam questões sobre o possível papel da quebra de cocos como forma de *display* sexual. Quatro das cinco fêmeas em idade reprodutiva no P.E.T. (Ana, Cisca e Janete e Vavá) tiveram cios nos meses de junho e julho (período A) que resultaram em gestação; seus filhotes nasceram nos meses de outubro e novembro (transição do período B para o C). Dado que os meses de agosto à novembro (período B) foram os meses de maior disponibilidade de cocos para a quebra, as fêmeas aproveitaram ao máximo este alimento rico em energia ao longo de toda a gestação. Não podemos determinar se há coordenação entre o ciclo reprodutivo das fêmeas e a frutificação da palmeira (*Syagrus*) com base nos dados que temos coletados para o presente estudo. Ainda que esta coordenação temporal não seja espúria, não saberíamos determinar se o aumento na atividade de quebra pelos machos e o início do cio estão associados, ambos, ao aumento na disponibilidade de cocos, ou se a quebra intensificada é decorrência da presença de fêmeas no cio.

3.5. Proficiência e Produtividade na Quebra de Cocos

Nesta seção serão abordados os dois índices de eficiência na Quebra de Cocos: a Taxa de Proficiência e a Taxa de Produtividade. Estes índices serão utilizados mais adiante para avaliar uma possível correlação com a escolha do Alvo de Observação.

3.5.1. Proficiência do Quebrador

Calculamos, para cada indivíduo, a Taxa de Proficiência, dividindo a frequência absoluta de Episódios de Quebra de Cocos bem sucedidos (Quebra Proficiente) pela frequência absoluta de Episódios de Quebra de Cocos (Quebra Proficiente + Quebra Adequada + Quebra Inepta), (Tabela 11); os critérios para determinar as categorias de Quebra de Cocos constam da Tabela 2 do Material e Métodos.

Episódios bem sucedidos na quebra de cocos (Quebra Proficiente) foram mais frequentes do que os demais tipos de episódios de Quebra de Cocos. A média não ponderada da Taxa de Proficiência foi de 0,768. Em comparação com o estudo realizado por Resende (2000-2002), notamos um aumento nas Taxas de Proficiência, dado que, na época, apenas 39% dos episódios registrados foram bem sucedidos.

No presente estudo, três machos adultos - Edu, Joaquim e Pedro – conseguiram quebrar ao menos um coco em todos os episódios de Quebra de Cocos que protagonizaram, e assim a Taxa máxima de Proficiência foi igual a 1; as Taxas dos demais adultos também foram extremamente altas, com 11 dos 13 adultos obtendo sucesso no rompimento da casca do coco em mais de 80% dos episódios de Manipulação Percussiva executados. Já no estudo de Resende, a maior Taxa de Proficiência foi de 0,813 (Vavá), seguida de Taxas próximas a 0,5.

Tabela 11. Taxa de Proficiência por indivíduo. Calculada dividindo-se a frequência absoluta de Quebra de Cocos bem sucedida (Quebra Proficiente) pela frequência absoluta de episódios de Quebra de Cocos.

Quebrador	Total de Quebra de Cocos	Taxa de Proficiência	
		Presente estudo	Resende†
		2006-2007	2000-2002
Edu	4	1,000	0,425 ↑
Joaquim	10	1,000	-
Pedro	11	1,000	0,545 *
David	52	0,981	-
Suspeito	38	0,974	0,522 *
Medeiros	48	0,958	0,333 *
Z	18	0,944	-
Janete	10	0,900	0,353 *
Vavá	20	0,900	0,813 ↑
Cisca	35	0,886	0,000
Ana	16	0,813	0,333 *↑
Darwin	20	0,800	-
Filó	22	0,545	-
Física	0	-	-
X	4	0,000	-
Adulto/Subadulto	308	0,893	0,482
Vavá	-	-	0,500 *
Edu	-	-	0,387 *
Darwin	-	-	0,221 *
Cisca	-	-	0,000 *
Angélica	17	0,647	-
Jabá	14	0,143 ↑	-
Chuchu	24	0,125	-
Amora	5	0,000	-
Claudia	1	0,000	-
Frida	2	0,000	-
Vicki	2	0,000	-
Juvenil	65	0,246	0,330
Filó	-	-	0,000
Jabá	4	0,000	-
Vicki	2	0,000	-
Cacá	-	-	-
Flufi	-	-	-
Infante	6	0,000	0,000
Total	379	0,768	0,389

† calculada a partir das Tabelas 10 (frequência de Quebra) e 12 (frequência de Quebra Proficiente) de Resende (2004). *Taxas utilizadas em Ottoni et al. (2005), no qual foram considerados apenas episódios da faixa etária na qual o indivíduo esteve mais ativo. ↑ aumento na Taxa de Proficiência após mudança na faixa etária.

Esta discrepância pode ser fruto de uma diferença metodológica: como no presente estudo os episódios foram filmados, foi possível assistir novamente aos mesmos e verificar se de fato algum coco foi quebrado, coisa que não podia ser feita com registros coletados em tempo real no campo, como no estudo anterior. Essa diferença metodológica teria resultado em uma subestimação dos episódios Proficientes no estudo de Resende (2004), quando comparado ao nosso. Naquele caso, quando na incerteza de quebra ou não, o episódio era qualificado como Quebra Não Determinada, somado à frequência absoluta de quebra de cocos e “inflando” o divisor, o que reduz a taxa de episódios Proficientes. No estudo atual, os episódios incertos podiam ser assistidos novamente a fim de verificar se houve ou não a quebra do coco.

No primeiro estudo de uso de ferramentas para quebrar cocos, realizado por Mannu entre 1997 e 1999 (Mannu, 2002), as Taxas de Proficiência calculadas para os indivíduos foram ainda mais reduzidas do que as encontradas por Resende. Infelizmente, apesar do método de amostragem de ambos ser semelhante, a categorização dos episódios que compõem a Quebra de Cocos do primeiro estudo não é compatível com a adotada nos estudos posteriores – Resende (2004) e o presente. A definição mais ampla da categoria de Quebra Inepta – incluindo formas de manipulação não-percussiva – resulta em um maior divisor dos episódios bem sucedidos (Quebra Proficiente), e como consequência, uma subestimação da Taxa de Proficiência, em comparação com os estudos posteriores.

Apesar das diferenças metodológicas descritas acima, existe a possibilidade que os indivíduos tenham aprimorado suas habilidades no uso das ferramentas, e que estejam obtendo sucesso mais frequentemente hoje do que há quatro anos; da mesma forma, a diferença entre os dois estudos anteriores pode, em parte, ser resultado desta melhora na habilidade manipulativa dos indivíduos. Se de fato o aumento na Taxa de Proficiência refletir essa melhora no uso dos martelos para quebrar cocos, podemos

supor que as baixas Taxas de Proficiência do primeiro estudo (Mannu, 2002) reflitam a fase inicial, de *Transmissão* do comportamento – como proposta por Huffman (1996) – na qual todos os indivíduos, mesmos os adultos, seriam pouco proficientes na técnica. O presente estudo, em contrapartida, representaria a fase de *Tradição*, na qual os indivíduos adultos seriam altamente proficientes e seriam os principais modelos para os observadores (v. Seção 1.3 da Introdução).

Não há diferença significativa entre os sexos quanto à Taxa de Proficiência (Kruskal-Wallis, $H = 2,716$; g.l. = 1; $p = 0,099$), mas sim entre as faixas etárias ($H = 9,166$; g.l. = 2; $p = 0,002$), com adultos apresentando, consistentemente, Taxas maiores de Proficiência. No mais, dentro de cada estudo, indivíduos passando para a próxima faixa etária sempre apresentaram um aumento na Taxa de Proficiência, como indicado na Tabela 11 pelo símbolo ($\uparrow$).

Em Ottoni et al. (2005), essa taxa foi utilizada para distinguir os indivíduos quanto à eficiência de quebrar cocos, e então foi correlacionada com a Observação por co-específicos. No entanto, no atual estudo ela perde seu valor como forma de discriminar os indivíduos, dado que muitos deles passam a apresentar a taxa máxima (1,00) e a diferença entre as Taxas de Proficiência dos indivíduos é tão pequena que deixa de ser expressiva. (Tabela 11). Além dessa semelhança entre indivíduos quanto à Taxa de Proficiência, o critério de “quebrar ao menos um coco no episódio” é um critério grosseiro, que não necessariamente reflete a proficiência do Quebrador. A Taxa de Produtividade calculada a seguir pretende ser uma medida mais precisa para avaliar qual Quebrador seria mais interessante de se observar.

Indicadores mais refinados sobre proficiência encontram-se no Apêndice A.

3.5.2. Produtividade do Quebrador

Para cada um dos 291 episódios de Quebra Proficiente foi registrado, a partir dos vídeos, o número de cocos quebrados. Em termos da produção absoluta de cocos quebrados, três indivíduos se destacam - sendo, juntos, responsáveis por mais de 57% de todos os cocos quebrados durante a coleta de dados. São eles: o macho dominante David, responsável por 22,6% (332 cocos quebrados) da produção, Medeiros, responsável por 20,8% e Suspeito, por 13,2% dos cocos rompidos. Esta grande produção reflete em alguns casos a alta frequência de episódios de Quebra de Cocos. Foi calculada então a Taxa de Produtividade (número de Cocos Quebrados dividido pela frequência absoluta de episódios de Quebra de Cocos) para cada indivíduo (Tabela 12). A média global, para todos os indivíduos, foi de 3,9 cocos por episódio e a Taxa de Produtividade máxima de 7,1 (correspondente à atividade de Janete), seguida de Medeiros e David com 6,9 e 5,8 respectivamente.

A Taxa de Produtividade seria uma medida mais perceptível de proficiência do ponto de vista de um Observador co-específico do que a Taxa de Proficiência, especialmente se a este é permitido comer parte dos cocos quebrados. No entanto, as diferenças individuais quanto ao número de cocos quebrados por episódio (Taxa de Produtividade) encontradas neste estudo são pequenas e talvez imperceptíveis para os Observadores fazendo *scrounging*.

Machos e fêmeas não divergiram entre si quanto à Taxa de Produtividade (Kruskal-Wallis, $H = 1,848$; g.l. = 1; $p = 0,174$) e adultos foram significativamente mais produtivos do que os juvenis ($H = 11,015$; g.l. = 1; $p = 0,004$) e do que infantes ($H = 11,680$; g.l. = 1; $p = 0,020$), porém juvenis e infantes não diferiram significativamente entre si ($H = 1,500$; g.l. = 1; $p = 0,221$).

Tabela 12. Taxa de Produtividade por indivíduo. Calculado dividindo-se o número de Cocos Quebrados pela frequência absoluta de Episódios de Quebra de Cocos.

Quebrador	Episódios de Quebra de Cocos	Soma de Cocos Quebrados	Taxa de Produtividade
Janete	10	71	7,10
Medeiros	48	332	6,92
David	52	306	5,88
Suspeito	38	195	5,13
Darwin	20	90	4,50
Edu	4	18	4,50
Pedro	11	49	4,45
Z	18	78	4,33
Joaquim	10	42	4,20
Vavá	20	64	3,20
Cisca	35	110	3,14
Ana	16	48	3,00
Filó	22	34	1,55
X	4		0,00
Adulto	308	1437	4,67
Angélica	17	22	1,29
Chuchu	24	6	0,25
Jabá	14	3	0,21↑
Amora	5	0	0,00
Claudia	1	-	0,00
Frida	2	-	0,00
Vicki	2	-	0,00
Juvenil	65	31	0,48
Jabá	4	-	0,00
Vicki	2	-	0,00
Infante	6	-	0,00
Total	379	1468	3,87

3.5.3. Ingestão de cocos pelos Quebradores

Avaliamos a quantidade de coco consumido, a partir das frequências para a categoria comportamental “Ingerir Endosperma” (como descrita no Etograma da Tabela 3 da Metodologia), ou seja, o número de vezes que os Quebradores levaram pedaços de cocos quebrados até a boca, mordendo-os em seguida. Considerando-se apenas episódios nos quais o Quebrador não foi observado e não sofreu *scrounging*, calculamos que, para cada coco quebrado o indivíduo levava coco à boca (“Ingerir Endosperma”), em média 3,9 vezes ($\sigma = \pm 1,6$). Temos então uma aproximação grosseira de que a cada quatro

ocorrências de “Ingerir Endosperma”, o macaco estaria comendo o equivalente ao endosperma de um coco inteiro.

3.6. *Scrounging* Imediato e Mediato à observação da Quebra de Cocos e outras formas de Transferência de Alimentos

3.6.1. *Scrounging* Imediato

Durante um evento de QC, é muito comum que o Observador se alimente do endosperma de coco, tanto de restos de coco anteriormente presentes no sítio, quanto de pedaços de coco sendo “produzidos” concomitantemente à observação. Em 74,6% (N = 125) dos Eventos Observacionais, o Observador comeu coco na presença do Quebrador (*Scrounging* Imediato). Calculamos para cada grupo de sexo/faixa etária a Taxa de *Scrounging* Imediato, dividindo a soma da frequência de Eventos Observacionais em que o Observador comeu cocos na presença do Quebrador pela soma da frequência total de Eventos Observacionais de cada grupo de sexo/faixa etária. A Figura 26 apresenta as Taxas de *Scrounging* Imediato em função do grupo de sexo/idade dos *Scroungers* e em função do grupo de sexo/idade dos Alvos de Observação que sofreram *scrounging* enquanto manipulavam as ferramentas.

Infantes e juvenis comeram cocos na presença do Quebrador (*Scrounging* Imediato) em, respectivamente, 85% e 84% dos Eventos Observacionais nos quais participaram como Observadores, enquanto que os Observadores adultos, em média, fizeram *Scrounging* Imediato em 60% dos episódios que observaram. A Taxa de *Scrounging* Imediato diferiu entre os grupos etários (Kruskal-Wallis, $H = 7,236$; g.l. = 2; $p = 0,027$), juvenis e infantes ocupando, consistentemente, postos maiores do que os

adultos. Em contrapartida, Alvos de Observação de diferentes grupos etários e de sexo, sofreram *scrounging* em proporções semelhantes ($H = 2,416$; g.l. = 3; $p = 0,491$).

Figura 26. Taxa de *Scrounging* Imediato (A) em função do grupo de sexo/idade dos *Scroungers* e (B) em função do grupo de sexo/idade dos Alvos de Observação.

Avaliamos a seguir a quantidade de coco consumido, a partir das frequências na categoria comportamental “Ingerir Endosperma”. Os *Scroungers* realizaram este comportamento em média 6,6 vezes por minuto ($\sigma = 4,5$) enquanto observavam a manipulação pelo Quebrador. Essa taxa de consumo de cocos por minuto não variou entre diferentes grupos de sexo e faixa etária de *Scroungers* e nem para os grupos demográficos (sexo e faixa etária) de Quebradores que sofreram o *Scrounging* Imediato.

A variação interindividual na quantidade total de cocos consumidos (soma de “Ingerir Endosperma”) por Observadores na presença do Alvo foi grande, como pode ser visto na Figura 27, na qual os indivíduos estão ordenados de acordo com o *Ranking* de Idade. Não encontramos uma diferença significativa (Kruskal-Wallis, $H = 0,666$; g.l. = 2; $p = 0,813$) entre os grupos etários, no que diz respeito à quantidade de endosperma ingerido, o que pode resultar do fato da grande variabilidade dentro de cada grupo etário e da intensa atividade de *scrounging* Imediato de três adultos (Cisca, X e Física). Dois deles (X e Física) são os únicos adultos incapazes de quebrar cocos e, portanto era esperado que eles estivessem entre os *Scroungers* mais assíduos; é curioso, no entanto, que fêmea Cisca, proficiente na quebra de cocos, também tenha participado tanto desta atividade.

Figura 27. Frequência da categoria comportamental “Ingerir Endosperma” (vide Tabela 2.3 para definição) na presença do Alvo de Observação (Quebrador). Os indivíduos estão ordenados de acordo com o *Ranking* de Idade, os mais novos à esquerda e os mais velhos à direita.

3.6.2. *Scrounging* Mediato

O *Scrounging* foi considerado “Mediato” quando um macaco comia restos de cocos no sítio, na ausência do Quebrador, após este ter deixado o sítio de vez ou ter se ausentado temporariamente (para buscar cocos, retornando em seguida para quebrá-los). Em 21,3% dos Eventos Observacionais (N = 36) ocorreram ambos os tipos de *Scrounging* (Imediato e Mediato), de forma sequencial ou intercalada. Em 4% dos Eventos Observacionais (N = 7), o *Scrounger* comeu coco somente na ausência do Quebrador (Figura 28).

Não encontramos diferença significativa entre os sexos (Kruskal-Wallis, $H = 0,089$; g.l. = 2; $p = 0,766$) nem entre os grupos etários ($H = 0,236$; g.l. = 2; $p = 0,567$) dos Quebradores que sofreram *Scrounging* Mediato. A distribuição de episódios de *Scrounging* Mediato também não diferiu significativamente entre os grupos etários ($H = 0,605$; g.l. = 2; $p = 0,739$) e os sexos ($H = 0,091$; g.l. = 1; $p = 0,763$) dos macacos fazendo o *Scrounging* Mediato.

Figura 28. Frequência de Eventos Observacionais com *Scrounging* Mediato. Os indivíduos estão ordenados de acordo com o *Ranking* de Idade, os mais novos à esquerda e os mais velhos à direita.

3.6.3. Transferência de outros tipos de alimento

Ao longo dos 12 meses de coleta de dados foram registrados 113 episódios de Transferência de Alimento fora do contexto de quebra de cocos (Todas as Ocorrências). Em 69 destes registros (61,1%) o Receptor pegou o alimento diretamente das mãos, pés ou pêlos do Doador - Transferência Direta - e em 44 episódios (38,9%) a transferência foi Indireta, ou seja, o Receptor pegou o alimento que o Doador deixou cair - ainda na presença deste. As Tabelas 13 e 14 mostram todas as díades nas quais ocorreu Transferência de Alimento Direta e Indireta, respectivamente.

Cerca de 70% dos episódios de Transferência de Alimento podem ser explicados por seleção de parentesco, uma vez que ocorreram entre mãe e filhote (57,5%), entre irmãos (5,3%) e entre parentes de 1º grau (8%) - a saber, avós e tias. Comparando a Transferência Direta com a Indireta, verificamos que a primeira ocorre mais freqüentemente entre indivíduos aparentados, enquanto que a Transferência Indireta ocorre em proporções semelhantes para díades aparentadas e as demais díades (Tabela 15). Isto reflete a tolerância a uma maior proximidade por parte de indivíduos aparentados, como esperado.

Tabela 13 – Frequência de Transferência Direta de alimento entre diádes.

Transferência Direta		Doador															
Receptor		Amo	Ana	Ang	Chu	Cis	Cla	Fil	Fis	Frd	Jab	Jan	Ped	Vav	Vik	X	Total
	Ali		5														5
	Amo		1													2	3
	Cac					14		2			1				1		18
	Cau					2	2										4
	Chu					6											6
	Cla					2											2
	Far						2	2	3	2			1				10
	Flu			1	1			7									9
	Jab	1										1					2
	Vik				1									4		1	6
	Vld													4			4
	Total		1	6	1	2	24	4	11	3	2	1	1	1	8	1	3

Tabela 14 – Frequência de Transferência Indireta de alimento entre diádes.

Transferência Indireta		Doador														
Receptor		Ana	Chu	Cis	Cla	Drw	Dav	Edu	Fil	Jan	Med	Sus	Vav	Vik	X	Total
	Amo	1										1			3	5
	Ang					1									1	2
	Cac			3											1	4
	Chu			8		1		2								11
	Far						2									2
	Fis						4									4
	Flu		2		1				2						1	6
	Frd												2			2
	Jab								1	2				1		4
	Vik			1							3					4
	Total	1	2	12	1	2	6	2	3	2	3	1	2	1	6	44

Tabela 15 Frequência de episódios de Transferência Direta e Indireta por classes de relação de parentesco.

Relação de Parentesco entre as díades	Transferência		Total
	Direta	Indireta	
Mãe-filhote	49	16	65
Irmãos	6	0	6
Avós e tias	5	4	9
Total de díades aparentadas	60	20	80
Outras díades	9	24	33
Total global	69	44	113

A Transferência de alimento se deu, na maioria das vezes, dos indivíduos mais velhos para os mais novos. Uma análise descritiva da frequência de episódios de Transferência por faixa etária revelou que em 87,6% dos casos os Doadores eram adultos, sendo que 64% dos episódios envolveram transferência de alimentos de adultos para infantes e 30%, entre adultos e juvenis. A Figura 29 mostra a frequência episódios de (A) Transferência Direta e (B) Transferência entre Doador e Receptor para suas respectivas faixa etárias.

Figura 29 Frequência de episódios com Transferência de alimento (A) Direta e (B) Indireta para cada faixa etária.

De forma semelhante às análises feitas para escolha do alvo de observação (v. 3.7), foram feitos testes de correlação (*Tau Kr*: Hemelrijk, 1990a; Hemelrijk, 1990b) entre

a Proximidade Social e a Transferência de alimento, Direta e Indireta. Encontramos correlações significativas em: Transferência Direta X Proximidade 0 metros ($Tau\ Kr = 0,112$, $p = 0,0025$) e Transferência Direta X Proximidade 1 metro ($Tau\ Kr = 0,143$, $p = 0,013$); para a Transferência Indireta encontramos correlação significativa com Proximidade 10 metros ($Tau\ Kr = 0,182$, $p = 0,001$). Em suma, as díades de transferência de alimento refletem a relação de proximidade social entre os indivíduos.

3.7. Escolha do Alvo de Observação

A fim de verificar a qual(is) fator(es) a escolha do Alvo de Observação poderia estar associada, realizamos testes de correlação ($Tau\ Kr$: Hemelrijk, 1990a; Hemelrijk, 1990b) entre as variáveis potencialmente relevantes. Para tanto, construímos matrizes de Observação, Proximidade (contato, 1 metro e 10 metros), Brincadeira, Catação, Idade, Frequência de Quebra de Cocos, Duração de Quebra de Cocos, Proficiência, Produtividade, Deslocamento, Hierarquia Social e *Scrounging* Imediato para cada período (A, B e C).

Foram construídas matrizes de três naturezas distintas. Primeiramente temos as *matrizes direcionais* – como a de frequência de Eventos Observacionais, a frequência de Catação, a frequência de Deslocamento do Quebrador do sítio e a frequência de *Scrounging* Imediato – nas quais o comportamento em questão parte de um indivíduo e é direcionado a outro. Nestas matrizes, os sujeitos que “fazem” a ação (Observador / sujeito que faz catação / sujeito que faz o Deslocamento / *Scrounger*) foram posicionados nas linhas, e os sujeitos que “recebem” a ação (Alvo de Observação / sujeito catado / Quebrador deslocado do sítio / Quebrador que sofre *Scrounging*) posicionados nas colunas.

Outras matrizes – a saber, as de Proximidade (contato, 1 metro e 10 metros) e de frequência de Brincadeira – são *matrizes simétricas* e o valor atribuído à dupla representa uma

relação ou frequência compartilhada por ambos. Por fim, o terceiro tipo de matriz usada são as chamadas *matrizes hipotéticas*, utilizadas para valores que pertencem aos indivíduos e não refletem uma relação entre as díades. Aqui o valor é atribuído ao longo da coluna de cada indivíduo; é o caso das matrizes de Frequência de episódios de Quebra de Cocos, de *Ranking* de Idade, de Proficiência e de Produtividade.

Correlacionamos a matriz de Observação com as demais matrizes citadas acima. Os resultados estão apresentados na Tabela 16, que mostra os níveis de significância e os índices de correlação (*Tau Kr*), quando o nível de significância foi inferior a 0,05.

Tabela 16 – Correlações de matrizes entre a matriz de Observação e as de: Proximidade (contato, 1 metro e 10 metros), Brincadeira, Catação, Idade, Frequência de Quebra de Cocos, Proficiência, Produtividade e Deslocamento, Hierarquia Social e *Scrounging* Imediato.

■ Indica correlações significativas ($p < 0,05$).

	A		B		C	
	p_r	<i>Tau Kr</i>	p_r	<i>Tau Kr</i>	p_r	<i>Tau Kr</i>
Observação X Proximidade (contato)	0,092	-	0,050	-	0,709	-
Observação X Proximidade 1 m	0,083	-	0,009	0,145	0,513	-
Observação X Proximidade 10 m	0,292	-	0,319	-	0,476	-
Observação X Brincadeira	0,753	-	0,023	0,180	0,073	-
Observação X Frequência de Catação	0,433	-	0,099	-	0,935	-
Observação X Ranking de Idade	0,062	-	0,007	0,345	0,017	0,315
Observação X Frequência de Quebra de Cocos	0,001	0,343	0,001	0,579	0,001	0,548
Observação X Tempo de Quebra de Coco	0,001	0,546	0,001	0,651	0,001	0,611
Observação X Proficiência	0,038	0,202	0,001	0,556	0,001	0,483
Observação X Produtividade	0,005	0,292	0,001	0,541	0,001	0,496
Observação X Deslocamento	0,053	-	0,001	0,658	0,001	0,854
Observação X Hierarquia Social	0,007	0,254	0,008	0,321	0,051	-
Observação X <i>Scrounging</i> Imediato	0,003	0,985	0,001	0,971	0,001	0,946

De modo semelhante ao encontrado por Ottoni et al. (2005), encontramos uma correlação significativa entre Observação X Proficiência (para todos os períodos) e entre Observação X Produtividade. O fato de ambos os estudos terem encontrado correlações

significativas entre Observação e Proficiência indica que os macacos estão assistindo ao comportamento de Quebradores experientes, o que confere oportunidades de aprender com os mesmos.

Em ambos os estudos, o *scrounging* foi registrado concomitantemente à Observação: mais no presente estudo, em aproximadamente 70% dos Eventos Observacionais, do que no estudo de Ottoni et al. (2005), com *scrounging* em 35% dos episódios. Dentre as correlações significativas, a mais forte, isto é com maior *Tau*, foi Observação X *Scrounging* Imediato, com *Tau* K_r maiores que 0.9 (Tabela 16); o que corrobora a hipótese de que a busca por oportunidade de comer cocos pode ser o fator motivando a observação de co-específicos. Essa correlação é esperada, afinal os episódios de *Scrounging* Imediato são na realidade uma parcela dos Eventos Observacionais.

Diferentemente do encontrado por Ottoni et al. (2005), obtivemos resultados significativos nas correlações de Observação X Proximidade (1 metro) - apenas para o período B. Isso pode ser devido à alta frequência de observação da Cisca por seus próprios filhotes, além da alta frequência de observação do macho dominante, o qual apresenta um índice elevado de proximidade com a maioria dos indivíduos do grupo - particularmente com as fêmeas e filhotes, que foram seus principais Observadores (Figura 23). No período B a correlação Observação X Brincadeira é significativa e condizente com correlação entre Observação e Proximidade encontrada nesse período. Contrariamente ao esperado, a correlação Observação X Catação não é significativa, mesmo nos períodos em que a correlação de Observação com Proximidade o é.

Assim como em Ottoni et al. (2005), Observação está significativamente correlacionado com a Frequência de Quebra de Cocos – e também, no presente com o tempo de atividade do Quebrador no sítio - em todos os períodos (Tabela 16). A principal diferença dos dois estudos é que em Ottoni et al (2005) não havia correlação entre Frequência e

Proficiência - e portanto a correlação significativa entre Observação e Proficiência levou à conclusão de que os Observadores escolhem os Alvo com base na proficiência do mesmo. No presente estudo, o índice de Proficiência está significativamente correlacionado com Frequência de Quebra de Cocos em todos os três períodos (A: $p_r = 0,001$, $Tau\ Kr = 0,667$; B: $p_r = 0,001$, $Tau\ Kr = 0,618$; C: $p_r = 0,001$, $Tau\ Kr = 0,507$), estando a Proficiência também correlacionada com o Ranking de Idade, e com Deslocamento.(Apêndice B). Assim, os Quebradores mais proficientes, são também os mais assíduos, e os que dominam os sítios de quebra, e portanto não temos que afirmar para o presente estudo que a escolha do Alvo se baseia na proficiência do mesmo.

Cabe lembrar, também, que a Frequência de Quebra de Cocos pode estar sendo enviesada como consequência do Deslocamento, que leva a uma maior frequência de Quebra de Cocos por alguns indivíduos em detrimento da frequência de outros. Evidentemente são observados os Quebradores disponíveis para o mesmo, assim, se a disponibilidade de Alvos está sendo enviesada pelo domínio do sítio, e se nenhum outro fator estiver influenciando, a correlação entre Observação e Hierarquia Social pode ser viés do Deslocamento (o qual também está correlacionado com Hierarquia Social como visto na Figura 12). Curiosamente, no período A Observação não correlaciona significativamente com Deslocamento, porém correlaciona com Hierarquia Social e no período C o oposto é verdadeiro – Observação está significativamente correlacionado com Deslocamento, porém não com Hierarquia Social. No período B (amostra maior), Observação está significativamente correlacionado com ambas as variáveis: Deslocamento e Hierarquia Social (Tabela 16).

De forma geral as correlações mostram que ao longo do ano os Alvos de Observação foram os Quebradores mais assíduos (Frequência de Quebra de Cocos), que permanecerem mais tempo quebrando cocos (Tempo de Quebra de Cocos), mais proficientes e mais

produtivos. Isto confirma a prevalência de situações propícias para aprender com os outros e para comer restos de cocos.

4. Discussão

A proposta inicial do estudo aqui apresentado era replicar as análises de Ottoni et al. (2005) – as quais foram feitas *post-hoc*, com base nos dados coletados por Resende (2004), agora com refinamentos metodológicos como o Evento Focal - que permitiu um análise mais integral dos episódios de quebra de cocos, do início ao fim – e o uso de filmadoras, que possibilitaram coleta de dados mais detalhados. No entanto, ao longo da análise dos dados, tornou-se evidente que o comportamento de quebra de cocos havia sofrido mudanças na sua distribuição demográfica - tanto entre sexos quanto entre faixas etárias- e nos aspectos da quebra em si, como a proficiência dos indivíduos. Espelhando essas mudanças, as correlações entre a observação de co-específicos (nosso foco de estudo) e as demais variáveis sociais e de habilidades na quebra aqui apresentadas diferem do descrito por Ottoni et al. (2005). Propomos então, algumas hipóteses acerca (1) da história do comportamento de quebrar cocos no grupo ao longo dos quinze anos de estudo contínuo no P.E.T., (2) dos aspectos finais da quebra de cocos e (3) dos meios de transmissão desse comportamento. O Apêndice A apresenta dados compilados de estudos anteriores que embasam a argumentação a seguir.

4.1 Aparecimento e difusão da quebra de cocos

A distribuição dos episódios de quebra de cocos entre as faixas etárias diferiu ao longo de vários estudos feitos com a mesma população do Parque Ecológico do Tietê (P.E.T.). O primeiro estudo realizado no P.E.T. concluiu que juvenis eram quebradores mais ativos do que adultos e subadultos, juntos (Ottoni; Mannu, 2001). Resende (2004) encontrou para

juvenis uma Taxa de Quebra - frequência de episódios de quebra de cocos dividida pelos meses de atividade – superior à encontrada para adultos, corroborando os dados de Mannu (2002). Já os resultados aqui apresentados não diferenciam, de forma significativa, os grupos etários quanto à frequência de quebrar cocos, apesar dos dados apontarem no sentido inverso dos estudos anteriores, ou seja, adultos/subadultos como quebradores mais assíduos do que juvenis.

Atualmente, todos os adultos do grupo do P.E.T. (com a exceção da fêmea Cisca e do migrante X) são proficientes na quebra de cocos, enquanto que durante o primeiro período (agosto/1997 a setembro/1998) de coleta de dados, Mannu (2002) registrou a proficiência na quebra (obter sucesso na ruptura de ao menos um coco) por todos os juvenis e subadultos (juvenis: Joaquim, Quinzinho, Pedro, Edu e Eli; subadultos: João, Márcio e Janete) e por quatro dos sete adultos (Suspeito, Meire, Medeiros e Bisqui); os outros três adultos do grupo (Ana, Física e David) e o infante (Frank) manipularam ferramentas sem sucesso na quebra. Em março de 2000, quando Resende (2004) iniciou sua coleta de dados, com a exceção de Física, todos três adultos inexperientes haviam adquirido proficiência na quebra de cocos, assim como o Frank, então um juvenil.

Em retrospectiva notamos que as diferenças que vemos ao longo de mais de uma década de estudos no P.E.T. poderia evidenciar um caso de recente disseminação do comportamento de quebra de cocos pelo grupo. Como dito na Introdução é muito difícil identificar o início de uma inovação comportamental e portanto podemos apenas especular. Existem, a nosso ver, duas hipóteses para o início do comportamento de usar pedras como ferramentas para quebrar cocos no grupo de macacos-prego do P.E.T.:

- 1) dentre os indivíduos introduzidos no P.E.T.⁶ algum (ou alguns) era oriundo de uma população selvagem de macacos-pregos quebradores de cocos

⁶ O grupo de macacos-prego do P.E.T. foi formado espontaneamente após alguns indivíduos – vindos de apreensões do IBAMA – fugirem da ilha fluvial onde eram mantidos cativos e passaram a habitar a área de

(possivelmente *Cebus libidinosus*) e adquiriu o comportamento em seu grupo de origem, ou

- 2) o comportamento resultou de uma inovação por um dos integrantes do grupo estudado, quando este passou a habitar a área de preservação, onde encontramos as palmeiras *Syagrus romanzoffiana*.

A quebra de cocos se disseminou pelos integrantes do grupo e, como consequência, vemos hoje este comportamento em um grupo de macacos-prego com alguma hibridação, porém predominantemente constituído por *Cebus nigrinus*⁷.

Carecemos de dados para poder inferir que indivíduo teria sido o “inovador” ou o “disseminador” do comportamento de quebra no grupo, dado que o comportamento já havia se disseminado por todos os integrantes (mesmo que nem todos tivessem adquirido proficiência no mesmo). Podemos, no entanto, fazer duas suposições: (1) que o indivíduo em questão era um juvenil, ou socialmente próximo dos juvenis, pois esses eram os indivíduos mais ativos na época; e (2) que era de baixa hierarquia social, segundo os dados apresentados a seguir. Dentre os indivíduos mais ativos no estudo de Mannu (2002) estavam Quinzinho (N = 87), Pedro (N = 80), Eli (N = 77), Frank (N = 44) e Suspeito (N = 39), a maioria dos quais eram juvenis e infantes e de baixa hierarquia social, segundo dados de Hierarquia de Ferreira (2004)⁸; Suspeito é exceção, sendo um adulto, socialmente central no grupo.

É possível que o comportamento tenha começado a se difundir pouco antes do primeiro estudo no P.E.T., realizado por Mannu (2002), e que então a quebra de cocos se encontrasse na “fase de Transmissão”, segundo a classificação de Huffman (1996). Na época - assim como durante o estudo de Resende (2004) - juvenis eram os principais manipuladores

preservação, que hoje corresponde à sua área de uso. As ilhas onde eram mantidos carecem de palmeiras e portanto não supomos que o comportamento possa ter sido surgido no período em que passaram cativos.

⁷ Apesar de existirem diversos estudos longitudinais com populações selvagens de *Cebus nigrinus* não há registro de uso de ferramentas de forma espontânea e disseminada por grupos desta espécie.

⁸ Dados extraídos a partir da Figura 4.3 de Ferreira (2004), que estudou a estrutura social do grupo do Parque Ecológico do Tietê entre 1999-2001. A Figura apresenta a Hierarquia do grupo antes da mudança de macho “alfa” e da “revolução das fêmeas”.

de “martelos”, muitas vezes de forma inexperiente, tentando romper o endosperma e obtendo, ocasionalmente, sucesso. Como descrito na Tabela 11 (Resultados), diferenças na proficiência dos indivíduos, na época do estudo de Resende (2004), eram mais acentuadas e seriam então mais perceptíveis para co-específicos, como relatado por Ottoni et al. (2005). Além disso, a frequência de quebra e a proficiência dos sujeitos na tarefa não estavam significativamente correlacionadas entre si e, assim, a escolha do alvo de observação – naquela época pouco correlacionada com outros fatores como proximidade social, idade ou hierarquia social – estava sendo direcionada, principalmente, pela proficiência do quebrador (alvo).

À medida que a o comportamento entra na “fase de Tradição” o padrão: ‘juvenis aprendem observando adultos’ se tornaria predominante, e de fato vemos isto no presente estudo, no qual a observação por coespecíficos está significativamente correlacionada com idade. Atualmente, os indivíduos mais proficientes são também os mais ativos, e nesta situação, “regras simples” como ‘seguir o macho dominante’ ou ‘seguir a mãe’ no presente cenário, seriam possivelmente suficientes para a observação de quebradores proficientes, mantendo as oportunidades de *scrounging* e de aprendizagem socialmente mediada. Correlações significativas de observação com hierarquia e com proximidade social, assim como as análises de frequências individuais, vêm corroborar isto.

Para o grupo selvagem de *Cebus libidinosus* estudado por Ramos-da-Silva (2008) não se encontrou correlação significativa entre observação e proximidade social e nem entre observação e *ranking* de hierarquia, o que está de acordo como os dados publicados por Ottoni et al, (2005). De modo semelhante ao verificado nos demais estudos, a matriz de Observação se correlacionou significativamente com a de Frequência e com a de Proficiência. Descontando o efeito da frequência, a proficiência deixou de se correlacionar significativamente com observação, no entanto o controle complementar – descontando a

proficiência - anulou a correlação entre observação e frequência, o que mostra que nesta população, também, frequência e proficiência estão correlacionadas entre si.

4.2 Diferenças de gênero na Quebra de Cocos e a hipótese do *display* sexual

O primeiro estudo do uso de ferramentas para quebrar cocos realizado no P.E.T. (Ottoni; Mannu, 2001; Mannu, 2002), descreveu machos como sendo Quebradores mais ativos do que fêmeas. Este dado foi corroborado por Ramos-da-Silva (2008) para uma população selvagem de *Cebus libidinosus* estudados em Gibués, Piauí e pelos dados referentes ao período C do presente estudo. Em contrapartida, nos outros dois períodos (A e B) do presente estudo, assim como no estudo realizado no P.E.T. entre março 2000 e julho 2002 (Resende, 2004) - não foram encontradas diferenças significativas entre os sexos quanto à frequência de uso de ferramentas.

É possível que a maior atividade por machos, no uso de ferramentas para quebrar cocos, seja o padrão de macacos-prego, e que o encontrado para o grupo do P.E.T. seja um desvio da “normalidade”, resultante das condições na qual esses macacos vivem: com provisionamento e ausência de predadores terrestres. Se este for o caso, a diferença entre gêneros quanto à frequência do uso de ferramentas em macacos-prego seria oposta ao observado em chimpanzés do Parque Nacional Taï (Costa do Marfim), nos quais fêmeas são quebradoras mais assíduas e mais eficientes do que machos (Boesch; Boesch, 1984). Boesch e Boesch (1984) argumentam que cada sexo se especializou em um tipo de forrageio - a quebra de cocos por fêmeas e a caça por machos – originando assim uma “divisão de trabalho” entre sexos, processo que seria mantido pela transferência recíproca dos alimentos. As diferenças no uso de ferramentas entre chimpanzés machos e fêmeas corresponderiam às diferenças na sociabilidade e na habilidade motora de cada gênero: os machos estão mais interessados nas

interações sociais e têm mais dificuldade de aprender a regular a força com que devem acertar o coco com o martelo.

Para o grupo selvagem de *Cebus libidinosus*, Ramos-da-Silva (2008) observou que fêmeas foram menos ativas na quebra de cocos de palmeiras (piaçava, catuli, catulé) do que os machos, porém mais ativas na quebra de outros frutos encapsulados, mas fáceis de serem rompidos. Neste caso, a dificuldade de processar o fruto com o uso de ferramentas estaria diferenciando as atividades de quebra entre os gêneros. De fato, a quebra de cocos é uma atividade árdua, já que requer que o macaco levante martelos de pedra 33-44% da própria massa corporal, no caso de macacos-prego selvagens quebrando cocos mais duros do cerrado (Fragaszy et al., 2004a). Não sabemos o peso exato dos macacos do P.E.T. para calcularmos a proporção entre a massa dos martelos e a massa corporal, mas podemos fazer uma estimativa com base nos dados de Fragaszy et al. (2004a) - assumindo 3,7Kg e 2,5Kg para machos e fêmeas adultos, respectivamente - e utilizando o peso do martelo escolhido preferencialmente (1,3Kg) no estudo de Falótico (2006). Segundo esta estimativa grosseira, os macacos do P.E.T. levantam 35-52% o peso do próprio corpo na quebra de cocos de *Syagrus romanzoffiana*, menos duros do que os cocos do cerrado; em ambos os casos, a quebra requer um esforço considerável por parte dos indivíduos

Assim, é possível que a dificuldade de quebrar cocos, em termos de força necessária, seja o fator determinante na diferença entre sexos quanto ao uso dessa ferramenta, como visto em populações selvagens. A presença de fêmeas quebradoras, tanto no P.E.T. quanto em populações selvagens indica que não se trata de uma limitação cognitiva, que impossibilite as fêmeas de aprender essa técnica. A alta frequência com que fêmeas do P.E.T., em particular, utilizam essas ferramentas nos leva a supor que neste grupo existam alguns "facilitadores". Primeiramente, por ser um grupo provisionado, os macacos tem mais tempo disponível para engajar em atividades manipulativas. Em segundo lugar, a falta de predadores terrestres no

P.E.T. significa que fêmeas, geralmente mais receosas do que machos, podem vir aos sítios de quebra de cocos no chão, sem se expor, ou aos seus filhotes, a grandes riscos de predação. Por fim, o coco de *Syagrus romanzoffiana* é relativamente fácil de quebrar, comparável aos frutos encapsulados quebrados por fêmeas selvagens (Ramos-da-Silva, 2008), e portanto não estaria limitando a atividade das fêmeas, como possivelmente ocorre com a quebra de cocos duros do cerrado, para as fêmeas selvagens.

Dentre os machos, mais ativos como quebradores e alvos de observação, o macho dominante parece ter um papel especial: David foi o quebrador mais ativo e o principal alvo de observação por co-específicos, sendo observado em 77% dos episódios de quebra de cocos por ele executado (30.7% dos eventos observacionais). A preferência pelo macho dominante como alvo de observação, assim como a grande atividade como quebrador, foi descrito também por Ramos-da-Silva (2008) para o grupo selvagem de macacos-prego; já nos estudos de Mannu (2002) e Resende (2004), o macho dominante do grupo do P.E.T. – na época o Bisqui - não estava entre os quebradores mais ativos. Quanto à observação, Bisqui foi pouco observado por co-específicos no período de 1997-1999 (Mannu, 2002) – em 10% dos eventos observacionais – já em 2000-2002 (Resende, 2004) ele foi o segundo mais freqüente alvo de observação, sendo observado em 14.5 % dos eventos observacionais.

Quanto aos observadores co-específicos, é interessante notar que estes, em chimpanzés, se limitam, quase que exclusivamente, a filhotes observando suas mães, como consequência da estrutura social do grupo durante o forrageamento. Apesar de, entre os macacos-prego, os observadores serem geralmente mais novos do que os alvos de observação, peculiarmente, no presente trabalho, encontramos para o grupo de macacos do P.E.T., uma quantidade relativamente alta de observação por indivíduos adultos: 40% dos eventos observacionais. Destes observadores adultos, a maioria dos casos (71%; N= 49 eventos observacionais) corresponde a fêmeas adultas observando quebradores machos adultos, o que

nos leva a considerar a hipótese de que o comportamento de quebrar cocos exercer, no caso dos macacos-prego, também um papel de *display* sexual. Em contrapartida, para o período entre 2000-2002, apenas 9,5% dos Eventos Observacionais contavam com observadores adultos (Ottoni et al., 2005; Resende, 2004) e dos 13 eventos de observação por adultos, em 9 os observadores eram fêmeas (não sabemos se elas estavam observando machos nestas ocasiões, e/ou se estavam no cio). Cabe lembrar que no anos que precedem o nosso estudo, a menor atividade por adultos minimizaria uma suposta função de *display* sexual.

A quebra de cocos como *display* sexual permite ao macho (1) fornecer um alimento, cuja difícil obtenção depende da técnica em questão, (2) exibir seu *fitness* como bom provedor para filhotes e o grupo - a tolerância à presença de jovens como *scroungers* seria, nesse caso favorecida, e (3) mostrar sua força dado o esforço envolvido na quebra de cocos; neste caso esperaríamos ver machos usando martelo mais pesado, ou manipulando a ferramenta mais vigorosamente na presença de fêmeas, por exemplo.

O período A (junho e julho de 2007) destoou dos demais períodos pela quase que exclusiva (91% das observações por co-específicos) atividade de fêmeas como observadoras e machos, como alvos de observação em eventos de quebra de cocos. Mesmo havendo registros de fêmeas no cio observando a quebra de cocos em todos os períodos, no período A, essas ocorrências foram relativamente mais frequentes (30% dos eventos observacionais) do que nos demais períodos (B e C, respectivamente 4,6% e 5,3% dos eventos observacionais). As cópulas ocorridas nos meses em questão resultaram na gestação de 4 filhotes (Alice, Cacao, Jota e Vlad), que nasceram nos meses de outubro e novembro. Dado que os meses de agosto à novembro foram os meses de maior disponibilidade de cocos para a quebra, as fêmeas aproveitaram ao máximo este alimento rico em energia ao longo de toda a gestação. Se há coordenação entre o ciclo reprodutivo das fêmeas e a frutificação da palmeira (*Syagrus romanzoffiana*) não podemos determinar, com base nos dados que temos coletados; futuros

estudos no P.E.T., com dados fenológicos e monitoramento do cio e cópulas poderão elucidar esta questão.

Vem ao encontro da hipótese do *display* sexual por machos o fato de dois machos adultos do grupo da pista de Cooper migrarem para o grupo principal, nos meses de junho e julho, simultaneamente ao início da disponibilidade de cocos e de fêmeas em ciclo. Por fim, uma observação interessante do presente estudo foi o monopólio dos sítios de quebra de cocos: um acontecimento relativamente freqüente (13% dos episódios de Quebra de Cocos terminaram com o deslocamento do quebrador do sítio por um co-específico) e que mostra certa competição pela oportunidade de usar o sítio. O macho dominante (David) foi o principal monopolizador do sítio, porém machos e fêmeas não se diferenciaram quanto à freqüência de deslocar um co-específico do sítio. O período C – no qual machos foram significativamente mais ativos na quebra do que fêmeas, e no qual David participou muito pouco na atividade de quebra – machos foram deslocados mais freqüentemente do que fêmeas. Não está claro como, ou se o deslocamento, de co-específicos dos sítios estaria associado à função de *display* sexual pelos machos ou seria apenas uma monopolização da fonte de alimento.

4.3 Sobre as oportunidades de aprender com os co-específicos: o que os estudos nos mostram acerca das influências sociais na aprendizagem do comportamento de quebrar cocos?

O presente estudo, assim como o estudo de Ramos-da-Silva (2008), com uma população selvagem de *Cebus libidinosus*, encontrou uma correlação significativa entre observação e o desempenho do quebrador (proficiência), corroborando o descrito por Ottoni, et al. (2005). Este resultado mostra que os alvos de observação são modelos potenciais

adequados, a partir dos quais indivíduos ingênuos poderiam aprender observacionalmente. O fato da grande maioria das situações de observação serem acompanhadas de *scrounging* favorece a hipótese de que o *scrounging* estaria mediando a observação (Ottoni et al., 2005); o mesmo foi descrito por Ramos-da-Silva (2008).

Cabe lembrar que o *scrounging* não precisa ser o único mecanismo mediando a observação, macacos-pregos são por natureza inquisitivos e motivados a observar a manipulação de co-específicos, especialmente uma atividade barulhenta e conspícua como a quebra de cocos. É interessante relatar que o rompimento do fruto produz um som específico que pode ser reconhecido pelo ouvido treinado, o que sugere a possibilidade dos macacos-pregos poderem, a certa distância, identificar um fruto sendo rompido, e se, de fato estiverem avaliando qual o melhor quebrador, o som de cocos quebrando poderia ser um dos meios de obter informação sobre esta proficiência.

Se as oportunidades de comer cocos forem muito díspares entre indivíduos, por consequência da proficiência dos mesmos, é possível que haja uma escolha de quebradores em função dos melhores alvos de *scrounging* e consequentemente alvos de observação, como encontrado por Ottoni et al (2005) para o grupo do P.E.T. 6 anos antes. Isto pode ser especialmente importante na fase de disseminação do comportamento (fase de *Transmissão*): interessados em um alimento novo, indivíduos ingênuos buscam as melhores chances de comer coco e, incidentalmente, se expõem a situações propícias para a aprendizagem. Sem dúvida, ‘quem observar’ ou ‘de quem filar’ depende das relações sociais e de tolerância entre os indivíduos. Assim, situações corriqueiras como ‘estar junto à mãe’ – quando conferem boas condições para fazer *scrounging* - refletem condições ainda mais propícias para a aprendizagem já que observar indivíduos socialmente próximos é fácil dado a tolerância natural que acompanha estas situações. Com uma menor vigilância social o indivíduo pode voltar mais atenção para a atividade de quebra em si.

Macacos-prego são tolerantes a proximidade de co-específicos, particularmente de filhotes, porém eventualmente de adultos também. A transferência de alimentos exemplifica esta tolerância e ocorre de forma diferenciada quando a comida sendo transferida consiste de restos de cocos ou quando se trata de outros tipos de alimentos - tanto obtidos por forrageamento “naturalístico”, quanto por aprovisionamento. Diferente do descrito pra o *scrounging* de cocos – que parece ser mais generalizado - a transferência de demais alimentos ocorre de forma mais restrita, entre fêmeas e seus filhotes, e ocasionalmente entre outros indivíduos, usualmente aparentados. A transferência de alimentos entre indivíduos, como vista em macacos-pregos, pode ter sido selecionado pelos benefícios que gera como um “reservatório de informação” (Galef; Laland, 2005, p. 495) sobre quais alimentos seriam comestíveis.

No *scrounging* imediato de restos de cocos, infantes e juvenis foram mais tolerados do que os adultos, conseguindo “filar” coco em 85% e 84% dos Eventos Observacionais, em comparação com os 60% de sucesso dos adultos. Na transferência de outros itens alimentares também existe uma maior tolerância a indivíduos mais novos, porém nota-se uma clara diferença entre a tolerância a infantes e a juvenis: quando foram retirar comida diretamente da mão adulto, aos infantes foi cedido o alimento em 64% dos episódios, enquanto que aos juvenis, isso ocorreu em 30% dos episódios de transferência de alimento.

Além disso, a situação descrita a seguir (de um macho migrante que adquiriu o comportamento de quebrar cocos) nos leva a supor que a observação próxima não é fundamental para a transmissão do comportamento de quebra entre os indivíduos, e que outras influências sociais podem estar mediar esta transmissão. O registro de *scrounging* fora do contexto imediato da quebra de cocos (*Scrounging* Mediato) indica que o *scrounging* pode estar mediando outras formas de aprendizagem socialmente enviesada que não por observação direta do comportamento, como o “realce de local” (*local enhancement*). Esta “produção

excessiva” de cocos e o aparente “desperdício” que resulta em muitos restos de cocos nos sítios geram duas consequências importantes. Primeiramente, atua reforçando a visita ao sítio, pela recompensa alimentar que a mesma proporciona. Segundo, possibilita que mesmo indivíduos periféricos, como os que migram de outro grupo, adquiram o comportamento de quebra também. Este seria o caso do macho Z, que migrou para o grupo quando já subadulto e aprendeu a quebrar coco, passando pelas mesmas etapas de aquisição que os infantes e juvenis. Por ser um novo integrante do grupo, Z não era tolerado próximo aos sítios de quebra, durante um episódio, portanto, suas oportunidades de aprender com os outros estavam, provavelmente, mais restritas ao realce de estímulo/local, com poucas de observação próxima.

O realce de estímulo, no caso da quebra de coco, diz respeito às possibilidades que um indivíduo tem de aprender o comportamento em decorrência de elementos atrativos do local, seja ter visto ou ouvido outro indivíduo no local, ou visto os efeitos da ação que outros indivíduos deixaram sobre o local. Alimentar-se de restos de coco após o quebrador ter se afastado do sítio, por exemplo, favoreceria essa modalidade de aprendizagem socialmente mediada.

Assim, os sítios de quebra servem como um “atelier” onde estão dispostos os elementos físicos necessários para o uso de pedras como ferramentas percussivas na produção deste alimento. Atraídos pelas oportunidades de comer restos de cocos, os macacos são expostos aos estímulos do local, como a presença de “martelos” de pedra, a superfície rígida da bigorna, cocos - quebrados e intactos, e a conjunção destes elementos no mesmo espaço. Mesmo uma aprendizagem por tentativa-e-erro, neste contexto, não se configuraria como uma aprendizagem exclusivamente individual, já que os elementos ali presentes foram agregados como consequência das ações de indivíduos proficientes na quebra de cocos.

No modelo teórico apresentado por Laland et al. (2000), o endosperma do coco, como recurso alimentar, representaria o que chamam de *nicho construído*, já que antes do comportamento de quebra de cocos realizado por alguns, o recurso em questão não se encontrava disponível para os outros macacos-prego. Os sítios de quebra de cocos são a *herança ecológica* que o comportamento de indivíduos experientes deixa, e com a qual indivíduos ingênuos interagem. A interação das predisposições inatas do animal com as *affordances*⁹ do meio podem levar à aquisição do comportamento de quebra por um indivíduo ingênuo; e quando as *affordances* são decorrentes da *herança ecológica*, trata-se de uma aprendizagem socialmente mediada. Sendo a quebra de cocos um comportamento compartilhado por membros de um mesmo grupo, de longa duração e que depende de contribuições sociais para ser aprendido, podemos considerá-lo uma tradição comportamental, segundo a definição de Frigaszy e Perry (2003). Vários dos aspectos da quebra de cocos aqui estudados aparentemente constituem mecanismos proximais que favorecem a perpetuação de uma tradição comportamental.

O papel da observação na aprendizagem requer futuras investigações científicas. É possível que a observação, além de motivar a visita ao sítio de quebra, forneça informação sobre elementos do comportamento de quebra – como padrões motores, sequência de associação de elementos, dentre outros – auxiliando na aquisição do comportamento. Experimentos futuros poderão melhor elucidar como essa aprendizagem ocorre, enquanto estudo naturalísticos poderão ajudar a compreender a dinâmica das interações sociais que ocorrem no contexto do uso de ferramentas, dinâmica essa que, associada aos padrões de desenvolvimento ontogenético do comportamento, favorece a caracterização do uso de ferramentas como uma tradição comportamental.

⁹ Qualidades do meio (ou de um objeto) que definem a(s) ação(ões) que um indivíduo pode, potencial, executar no meio (ou em/com um objeto) (Gibson, 1977 apud Reed, 1996).

Referências Bibliográficas

- ALTMAN, J. Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 223-265, 1974.
- ANDERSON, J. R. Use of objects as hammers to open nuts by capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Folia Primatologica**, v. 54, p.138-145, 1990.
- BECK, B. B. **Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals**. New York: Garland, 1980. 307 p.
- BOESCH, C.; BOESCH, H. Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. **Behaviour**, v. 89, n.3, p.265-286, 1983.
- BOESCH, C.; BOESCH, H. Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. **Journal of Human Evolution**, v. 13, p.415-440, 1984.
- BOX, H. O. **Primate Behaviour and social ecology**. London: Chapman and Hall, 1984. 288 p.
- BREUER, T; NDOUNDOU-HOCKEMBAL, M.; FISHLOCK, V. First observation of tool use in wild gorillas. **PLoS Biology**, v.3, n. 11, e380 (1-3), 2005.
- BYRNE, R. W.; RUSSON, A. E. Learning by imitation: a hierarchical approach. **Behavioral and Brain Sciences**, v. 21, n.5, p. 667-684, 1998.
- COUSSI-KORBEL, S.; FRAGASZY, D. M. On the relation between social dynamics and social learning. **Animal Behaviour**, v.50, p.1441-1553, 1995.
- FALÓTICO, T. **Estudo experimental do uso de ferramentas para a quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (Cebus apella) em semi-liberdade**. 2006. 119p. Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.
- FERREIRA, R. G. **Coalitions and social dynamics of a semi-free ranging Cebus apella group**. 2003. 159 p. Tese (Doctor of Philosophy) - University of Cambridge, Reino Unido, 2003.
- FERREIRA, R.; RESENDE, B.; MANNU, M. OTTONI, E. B.; IZAR, P. Bird predation and prey-transfer in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) **Neotropical Primates**, v.10, n.2, August 2002.
- FRAGASZY, D. M.; IZAR, P.; VISALBERGHI, E.; OTTONI, E. B.; OLIVEIRA, M. G. Wildcapuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. **American Journal of Primatology**, v.64, p.359-356, 2004a.

- FRAGASZY, D. M.; PERRY, S. Towards a biology of traditions. In: _____ **The Biology of Traditions, Models and Evidence**. Cambridge: Cambridge: University Press, 2003. p.1-32.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E. Recognizing a swan: socially-biased learning. **Psychologia**, v. 44, p.82-98, 2001.
- FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E.; FEDIGAN, L. **The Complete Capuchin**. Cambridge University Press, UK, 2004b. 339 p.
- GALEF, B.G. Imitation in animals: history, definition and interpretation of data from the psychological laboratory. In: ZENTALL, T. R.; GALEF, B. G. (Eds.) **Social learning: psychological and biological perspectives**. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, 1988. p.3-28.
- GALEF, B.G.; LALAND, K.N. Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. **Biosciences**, v.55, p.489-499, 2005.
- GIBSON, J. J. The theory of affordances. In: SHAW, R.; BRANSFORD, J. (Eds.), *Perceiving, acting, and knowing: Toward an ecological psychology*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1977. p. 67-82.
- GOULD, J.; GOULD, C. The Animal Mind. Nova York: Scientific American Library, 1994, 236 p.
- HELMERIJK, C. Models of, and test for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at group level. **Animal Behaviour**, v.39, p.1013-1029, 1990a.
- HELMERIJK, C. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. **Journal of Theoretical Biology**, v.143, p.405-420, 1990b.
- HEYES, C. Imitation, culture and cognition. **Animal Behaviour**, v. 46, p.999-1010, 1993.
- HEYES, C.; GALEF, B. G. Jr. **Social learning in animals: the roots of culture**. San Diego, CA: Academic press, 1996. 411 p.
- HINDE, R.; FISHER, J. Further observations on the opening of milk bottles by birds. **British Birds**, v.44, p. 393-396, 1951.
- HIRATA, S.; MYOWA, M.; MATSUZAWA, T. Use of leaves as cushions to sit on wet ground by wild chimpanzees. **American Journal of Primatology**, v. 44, p. 215-220, 1998.
- HUFFMAN, M. A., Stone-play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: transmission of a non-adaptive behavior. **Journal of human evolution**, v.13, p. 725-735, 1984.

- HUFFMAN, M A. Acquisition of innovative cultural behaviors in nonhuman primates: a case study of stone-handling, a socially transmitted behavior in Japanese macaques. In: HEYES, C. M.; GALEF Jr., B. G. **Social learning in animals: the roots of culture**. San Diego, CA: Academic Press, 1996. p. 267-286.
- HUFFMAN, M. A.; HIRATA, S. Biological and ecological foundation of primate behavioral traditions. In: FRAGASZY, D. M.; PERRY, S. **The Biology of Traditions, Models and Evidence**. Cambridge: Cambridge: University Press, 2003. p. 267-296.
- HUFFMAN, M. A.; QUIATT, D.; Stone handling by Japanese macaques (*Macaca fuscata*): implications for tool use of stone. **Primates**, v. 27, p. 427-437, 1986.
- INOUE-NAKAMURA, N.; MATSUZAWA, T. Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). **Journal of Comparative Psychology**, v. 111, n.2, p.159-173, 1997.
- ITANI, J.; NISHIMURA, A. The study of infrahuman culture in Japan. In: SYMPOSIA OF THE FOURTH INTERNATIONAL CONGRESS OF PRIMATOLOGY, ed. E.W. Menzel Jr., Basel: Karger. 1973. p. 20-26.
- IZAR, P. (1994). **Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em semi-cativeiro**. 1994. 143 p. Dissertação (Mestrado em Psicologia) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.
- IZAWA, K.; MIZUNO, A. Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). **Primates**, v.18, n. 4, p.773-792, 1977.
- KING, B. J. Social information transfer in monkeys, apes and hominids. **Yearbook of Physical Anthropology**, v. 34, p. 97-115, 1991.
- KUMMER, H; GOODALL J. Conditions of innovative behavior in primates. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B 308, p. 203-214, 1985.
- LALAND, K.M.; ODILING-SMEE, F. J.; FELDMAN, N. W. Niche construction, biological evolution and cultural change. **Behavioral and Brain Science**, v. 23, p. 131-146, 2000.
- LEFEBVRE, L. Culturally transmitted feeding behaviour in primates: evidence for accelerating learning rates. **Primates**, v. 36, p. 227-239, 1995.
- LORENZI, *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum, Nova Odessa, xviii+370 p., 1992.
- MANNU, M. **O uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-liberdade: descrição e demografia**. 2002. 143 p. Dissertação

- (Mestrado em Psicologia) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.
- MANNU, M.; OTTONI, E. B. The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. **American Journal of Primatology**, v. 70, p. 1-10, 2008.
- MATSUZAWA, T. Field Experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild In: WRANGHAM, R. W.; MCGREW, W. C.; DE WAAL, F. B. M.; HELTNE, P. G. (Eds.) **Chimpanzee Cultures**. Cambridge MA: Harvard University Press, 1994. p. 351-370.
- MCGREW, W. C. **Chimpanzee material culture**. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 296 p.
- MOURA, A. C. A.; LEE, P. Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. **Science**, v. 306, p.1909, 2005.
- NISHIDA, T. Local traditions and cultural transmission. In: SMUTS, B. B.; CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M.; WRANGHAM, R. W.; STRUHSAKER, T. T. **Primate societies**. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1987. p. 462-474.
- NOWAK, R. M. **Walker's Primates of the World**. Baltimore and London: The John Hopkins University Press, 1999. 232 p.
- OTTONI, E. B.; IZAR, P. Capuchin Monkey tool use: overview and implications. **Evolutionary anthropology**, v. 17, p.171-178, 2008.
- OTTONI, E. B.; MANNU, M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) Spontaneously use tools to crack open nuts. **International Journal of Primatology**, v. 22, n.3, p. 347-357, 2001.
- OTTONI, E. B.; RESENDE, B. D.; IZAR, P. Watching the best nutcracking: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about other's tool using skills. **Animal Cognition**, v.8, n. 4, p. 215-219, 2005.
- RAMOS-DA-SILVA, E. D. **Escolha de alvos coespecíficos na observação do uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus libidinosus*) selvagens**. 2008. 103 p. Dissertação (Mestrado em Psicologia) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.
- READER, S; LALAND, K. Primate innovation: sex, age, and social rank differences. **International Journal of Primatology**, v. 22, n.5, 2001.
- REED, E. **Encountering the world**. New York: Oxford, 1996, 224 p.

- RESENDE, B. D. **Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em situação de semi-liberdade**. 2004. 126 p. Tese (Doutorado em Psicologia) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- RESENDE, B. D.; MANNU, M.; IZAR, P.; OTTONI, E. B. Interaction between capuchins and coatis: nonagonistic behaviors and lack of predation. **International Journal of Primatology**, v.25, n.6, 2004.
- RESENDE, B. D.; OTTONI, E. B. Ontogeny of nutcracking behaviour in a semifree-ranging group of tufted capuchin monkeys. In: **XIXth Congress of the International Primatology Society, 2002, Abstracts..., 2002, p. 319-320**.
- RESENDE, B. D.; OTTONI, E. B.; FRAGASZY, D. M. Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young capuchin monkeys (*Cebus apella*): a Perception-Action perspective. **Developmental Science**, v. 11, n. 6, p.828-840, 2008.
- RILLING, J.K.; INSEL, T.R. The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. **Journal of Human Evolution**, v. 37, p. 191–223, 1999.
- SAKURA, O.; MATSUZAWA, T. Flexibility of wild chimpanzee nut-cracking behaviour using stone hammers and anvils: an experimental analysis. **Ethology**, v. 87, p. 237-248, 1991.
- SHETTLEWORTH, S. J. **Cognition, Evolution, and Behavior**. New York: Oxford University Press, 1998. 704 p.
- STRUHSAKER, T. T.; LELAND, L. Palm-nut smashing by *Cebus a. apella* in Colômbia. **Biotropica**, v. 9, p. 124-126, 1977.
- SUGIYAMA, Y. Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. **Evolutionary anthropology**, v.6, p. 23-27, 1997.
- TAIRA, J. T.; VERDERANE, M. P.; OTTONI, E. B.; IZAR, P. Exploração das palmeiras *Euterpe edulis e Anchontophoenix cunninghamiana* por duas populações de macacos-prego (*Cebus apella*). **Anais de Etologia**, v.20, p. 326, 2002.
- TERKEL, J. Cultural transmission in the black rat: pine cone feeding. **Advances in the study of behaviour**, v. 24, p. 119-154, 1996.
- TOMASELLO, M.; CALL, J. **Primate Cognition**. Oxford University Press, Oxford, 1997. 528 p.
- VAN SCHAIK, C. P.; DEANER, R. O.; MERRILL, M. The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. **Journal of Human Evolution**, v.36, p.719–741, 1999.

- VAN SCHAIK, C. P.; PRADHAN, G. A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition. **Journal of Human Evolution**, v. 44, n. 6, p. 645-664, 2003.
- VISALBERGHI, E. Tool use in *Cebus*. **Folia Primatologica**, v.54, p.146-154, 1990.
- VISALBERGHI, E.; ADDESSI, E.; TRUPPA, V.; SPAGNOLETTI, N.; OTTONI, E.B.; IZAR, P.; FRAGASZY, D. M. Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys. **Current Biology**, v.19, p. 213-217, 2009.
- VISALBERGHI, E.; FRAGASZY, D. M. Food-washing behaviour in tufted capuchin monkeys (*Cebus paella*) and crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*). **Animal Behaviour**, v. 40, p. 829-836, 1990.
- VISALBERGHI, E.; FRAGASZY, D. M.; OTTONI, E. B.; IZAR, P.; OLIVEIRA, M. G.; ANDRADE, F. R. D. Characteristics of hammer Stones and anvils used by wild bearded 87 capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. **American Journal of Physical Anthropology**, v.132, p. 426-444, 2007.
- WESTERGAARD, G. C.; FRAGASZY, D. M. The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Journal of Comparative Psychology**, v. 101, n.2, p.159-168, 1987.
- WHITEN, A.; BOESCH, C. The cultures of chimpanzees. **Scientific American**, v. 284, n. 1, p. 60-67, 2001.
- WHITEN, A.; BYRNE, R. W. Tactical deception in primates. **Behavioral and Brain Sciences**, v. 11, p. 233-273, 1988.
- WHITEN, A.; GOODALL, J.; MCGREW, W. C.; NISHIDA, T.; REYNOLDS, V.; SUGIYAMA, Y.; TUTIN, C. E. G.; WRANGHAM, R. W.; BOESCH, C. Cultures in chimpanzees. **Nature**, v. 399, p. 682-685, 1999.
- WHITEN, A.; HAM, R. On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: Reappraisal on a century of research. **Advanced in the study of behaviour**, v. 21, p. 239-283, 1992.
- ZENTALL, T. An analysis of imitative learning in animals. In: HEYES, C.; GALEF, B. G. Jr. **Social learning in animals: the roots of culture**. San Diego, CA: Academic press, p. 221-237, 1996.

Apêndice A

Indicadores de Desempenho na Quebra de Cocos

Os índices apresentados neste apêndice foram elaborados para descrever de forma mais precisa o desempenho do uso de ferramentas para quebrar cocos, tendo em vista uma melhor compreensão do desenvolvimento do uso desta ferramenta. Por serem medidas minuciosas da eficiência da quebra de cocos, não foram considerados como critério para escolha de Alvo de Observação, já que estariam além do que se esperaria ser perceptível para os co-específicos. Foram calculados, para cada episódio de Quebra de Cocos: 1) Taxa de golpes por cocos quebrados (GCQ), 2) Taxa de golpes bem sucedidos (Taxa GS), 3) Taxa de cocos quebrados por cocos atingidos (Taxa CS), 4) Taxa de cocos quebrados por minuto (Taxa CQT).

3.9.1. Taxa de golpes por cocos quebrados (GCQ)

O cálculo desta taxa foi feito para cada episódio de Quebra Proficiente, com base na equação abaixo:

$$GCQ = \frac{\text{Frequência total de } \textit{Golpear com martelo}^{10}}{\text{Soma de } \textit{Coco Quebra}^{11}}$$

Os adultos aplicaram em média 2,5 golpes por coco quebrado (Desv.Pad = $\pm 2,1$), enquanto os juvenis necessitam 10,8 golpes em média (Desv.Pad = $\pm 13,8$), para quebrar um coco; a variância individual, entre episódios foi grande (Figura I). Além disso, quanto mais novo o indivíduo, maior foi o número de golpes necessários: Angélica (4,5-5 anos de idade) aplicou desde 1,5 até 19,5 golpes (em média 5,72); Chuchu em seus dois episódios Proficientes necessitou 15 golpes (1 ano 11 meses) e 9 golpes (2 anos e 1 mês) e Jabá (1 ano e 4 meses) em seus dois episódios Proficientes 29,5 e 53 golpes. Entre os indivíduos adultos, a diferença foi mínima, e como existe uma grande variância, não há como distingui-los com base neste critério.

¹⁰ Soma de *Bater com martelo no coco*, *Bater com martelo na bigorna* e *Bater com martelo indeterminado* como definidos no Etograma da Tabela 2.3 do Material e Métodos

¹¹ Efeitos do golpe sobre o coco, como descritos na Tabela 2.4 do Material e Métodos

Figura I: Taxa de golpes por coco quebrado para (A) adultos e (B) juvenis. A linha preta indica a mediana; * e ° representam episódios *outliers*.

3.9.2. Taxa de golpes bem sucedidos (Taxa GS)

Dividindo-se a frequência total de golpes bem sucedidos - categoria comportamental *Bater com martelo no coco* (BMC) – pela frequência absoluta de golpes atribuídos (BMC +

BMB + BMI), obtivemos a Taxa GS; novamente considerando-se apenas os episódios de Quebra Proficiente.

Entre os adultos a Taxa de golpes bem sucedidos (GS) variou pouco de um Quebrador para outro; os indivíduos desta faixa etária demonstraram uma Taxa alta, em média 0,95. Já os juvenis que realizaram Quebra Proficiente mostraram grande variação entre si, com Taxas GS médias de 0,92 (Angélica), 0,66 (Chuchu) e 0,32 (Jabá) (Figura II).

Figura II: Taxa de golpes bem sucedidos (GS). A linha preta indica a mediana; * e ° representam episódios *outliers*.

3.9.3. Taxa de cocos quebrados por cocos atingidos (Taxa CS)

Essa Taxa foi calculada com base na equação a seguir:

$$CS = \frac{\text{Soma de } \textit{Coco Quebra}^{12} \text{ (CQ)}}{\text{Soma de } \textit{Coco Quebra}, \textit{Coco Move} \text{ e } \textit{Coco Não Quebra} \text{ (CQ + CM + CNQ)}}$$

A Taxa de cocos quebrados por cocos atingidos (CS) apresentou uma maior variação entre os indivíduos, sendo 0,58 a taxa média de todos os episódios. Mesmo os indivíduos que

¹² Efeitos do golpe sobre o coco, como descritos na Tabela 2.4 (Material e Métodos)

acertaram todos (ou virtualmente todos) os golpes no coco (Taxa GS), conseguiram rompê-lo em média apenas metade das vezes. A da Taxa CS entre episódios de um mesmo indivíduo também foi grande como indica a Figura III.

Figura III: Taxa de cocos quebrados por cocos atingidos (CS). A linha preta indica a mediana.

3.9.4. Taxa de cocos quebrados por minuto (Taxa CQT)

Calculamos também o número de cocos quebrados em função do tempo de manipulação da ferramenta pelo Quebrador em cada episódio, obtendo assim a Taxa de cocos quebrados por minuto (Taxa CQT):

$$\text{CQT} = \frac{\text{Soma de } \textit{Coco Quebra}^{13} \text{ em um dado episódio}}{\text{Duração total do respectivo episódio}}$$

Essa taxa também apresentou alta variância individual, e em média, os macacos quebraram dois cocos por minuto de uso da ferramenta.

¹³ Efeitos do golpe sobre o coco, como descritos na Tabela 2.4 (Material e Métodos)

Figura IV: Taxa de cocos quebrados por minuto (CQT). A linha preta indica a mediana; * e ° representam episódios *outliers*.

Apêndice B

Resultados das correlações utilizando o programa MatrixtesterPrj (Hemelryk, 1990a; Hemelryk, 1990b). Cada tabela se refere a um dos períodos de análise: A (junho e julho 2006), B (agosto-novembro 2006) e C (dezembro 2006 – março 2007). Os números representam o nível de significância p_r . Consideramos significativas as correlações com p_r inferior a 0,05 indicado por ■.

Período

A

Observação	Proximidade 1m	Ranking de Idade	Frequência de QC	Proficiência	Produtividade	Deslocamento	Hierarquia Social	Scrouning Imediato
Observação	0,083	0,062	0,001	0,038	0,005	0,053	0,007	0,003
Proximidade 1m		0,977	0,796	0,959	0,945	0,609	0,172	0,122
Ranking de Idade			0,002	0,002	0,001	0,001	0,08	0,071
Frequência de QC				0,001	0,001	0,001	0,027	0,001
Proficiência					0,001	0,004	0,153	0,066
Produtividade						0,001	0,073	0,005
Deslocamento							0,306	0,048
Hierarquia Social								0,008
Scrouning Imediato								

Período B

Observação	Proximidade 1m	Ranking de Idade	Frequência de QC	Proficiência	Produtividade	Deslocamento	Hierarquia Social	Scrouning Imediato
Observação	0,009	0,007	0,001	0,001	0,001	0,001	0,008	0,001
Proximidade 1m		0,499	0,168	4,22	0,531	0,108	0,199	0,014
Ranking de Idade			0,001	0,001	0,001	0,001	0,005	0,013
Frequência de QC				0,001	0,001	0,001	0,013	0,001
Proficiência					0,001	0,001	0,081	0,001
Produtividade						0,001	0,036	0,001
Deslocamento							0,001	0,001
Hierarquia Social								0,009
Scrouning Imediato								

Período C

Observação	Proximidade 1m	Ranking de Idade	Frequência de QC	Proficiência	Produtividade	Deslocamento	Hierarquia Social	Scrouning Imediato
Observação	0,513	0,017	0,001	0,001	0,001	0,001	0,051	0,001
Proximidade 1m		0,993	0,752	0,916	0,946	0,735	0,619	0,659
Ranking de Idade			0,009	0,001	0,001	0,033	0,001	0,034
Frequência de QC				0,001	0,001	0,001	0,027	0,001
Proficiência					0,001	0,004	0,055	0,001
Produtividade						0,001	0,011	0,001
Deslocamento							0,053	0,001
Hierarquia Social								0,059
Scrouning Imediato								

Apêndice C

Tabelas contendo dados de três estudos realizados no Parque Ecológico do Tietê – a saber, Mannu (2002), Resende (2004) e o presente – a partir das quais foram feitas as comparações presentes na Discussão.

1997-1999		Mannu (2002)					
Sujeito	Sexo	Faixa	Frequência		Alvo	Observador	Rank
		Etária	de QC	Proficiência			Hierarquia ¹⁴
Bisqui	M	Adu	22	0,286	7	0	25
Meire	F	Adu	8	0,125	2	3	24
Suspeito	M	Adu	39	0,267	8	1	21
Ana	F	Adu	3	0	0	2	21
Medeiros	M	Adu	5	0,4	2	1	20
Eli	M	Juv/SAdu	77	0,104	8	5	19
Márcio	M	SAdu	12	0,077	4	0	15
Janete	F	SAdu/Adu	33	0,303	4	7	14
Joaquim	M	Juv/SAdu	21	0,16	2	3	14
Edu	M	Juv	12	0,083	1	1	9
Física	F	Adu	3	0	0	2	9
Pedro	M	Juv/SAdu	80	0,112	12	6	8
Manoel	M	Inf	12	0	0	4	8
Lobato	M	Juv	14	0	0	0	7
Quinzinho	M	Juv/SAdu	87	0,299	3	5	5
Vavá	F	Juv	4	0	0	1	4
Darwin	M	Inf	0	-	-	1	3
Frank	M	Inf/Juv	44	0,1	3	4	2
Quimico	M	Inf	1	0	0	0	2
Cisca	F	Inf	12	0	0	3	1
João	M	SAdu/Adu	11	0,273	4	2	-
David	M	Adu	4	0	1	0	-

¹⁴ Dados extraídos a partir da Figura 4.3 de Ferreira (2004), que estudou a estrutura social do grupo do Parque Ecológico do Tietê entre 1999-2001. A Figura apresenta a Hierarquia do grupo antes da mudança de macho “alfa” e da “revolução das fêmeas”.

2000-2002		Resende (2004)						
Sujeito	Sexo	Faixa	Frequência				Observador	Rank
		Etária	de QC	Proficiência	Alvo			Hierarquia
Bisqui	M	Adu	33	0,515	19	0	14	16
Eli	M	Adu	35	0,571	17	1	13	14,5
Janete	F	Adu	17	0,353	13	2	12	14,5
Ana	F	Adu	6	0,333	1	1	11	18,5
Medeiros	M	Adu	15	0,333	2	0	10	18,5
Suspeito	M	Adu	23	0,522	3	0	9	18,5
Pedro	M	SAdu	11	0,545	3	3	9	13
Física	F	Adu	0	-	-	6	8	18,5
Edu	M	Juv/Sadu	62	0,387	24	6	8	12
Manuel	M	Juv	1	0	0	11	7	8
Lobato	M	Juv	54	0,592	9	9	6	10,5
Darwin	M	Juv	95	0,221	11	16	5	6,5
Vavá	F	Juv/Adu	64	0,5	16	25	4	10,5
Cisca	F	Juv/Adu	14	0	1	4	3	9
Quimico	M	Juv	78	0,064	10	15	3	6,5
Joana	F	Inf/Juv	29	0	2	12	2	5
Fractal	F	Inf/Juv	1	0	0	1	1	4
Ada	F	Inf/Juv	15	0	0	7	1	3
Janeiro	M	Inf/Juv	5	0	0	13	1	2
Filó	F	Inf/Juv	2	0	0	6	1	1
Frank	M	Juv	9	0,555	-	-	-	

2006-2007				Presente estudo					
Sujeitos	Sexo	Faixa Etária	Frequência		Alvo	Observador	Rank		
			de QC	Proficiência			Hierarquia	Rank Hierarquia	Rank Idade
David	M	Adu	52	0,981	39	0	Sítio 9	Social 19	17
Física	F	Adu	0	-	-	10	7	18	17
Medeiros	M	Adu	48	0,958	13	5	3	17	17
Ana	F	Adu	17	0,765	6	0	4	16	17
Suspeito	M	Adu	38	0,974	11	5	7	15	17
Cisca	F	Adu	35	0,857	18	13	5	14	15
Frida	F	Adu	3	0,000	0	16	7	13	10
Claudia	F	Juv	1	0,000	0	8	8	12	9
Filó	F	Adu	23	0,522	4	9	6	11	12
Edu	M	Adu	4	1,000	0	0	5	10	14
Darwin	M	SAdu	20	0,800	6	2	6	9	13
Farofa	M	Inf	1	0,000	0	0	6	9	3
Cacá	F	Inf	3	0,000	0	4	6	8	4
Chuchu	M	Juv	27	0,074	11	25	1	7	8
Jabá	M	Juv	21	0,095	6	11	5	7	6
Vavá	F	Adu	20	0,900	5	6	2	6	15
Amora	F	Juv	7	0,000	0	3	6	5	7
Angélica	F	Juv	17	0,647	3	3	3	5	11
Vicki	M	Inf	4	0,000	0	22	6	5	5
Flufi	M	Inf	2	0,000	0	4	6	4	2
Janete	F	Adu	10	0,900	3	6	4	4	17
X	M	Adu	4	0,000	1	6	4	4	15
Joaquim	M	Adu	10	1,000	6	6	6	3	16
Pedro	M	Adu	11	1,000	2	0	8	2	16
Z	M	Adu	18	0,944	4	2	6	1	15