UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

CLARA DE SOUZA CORAT

**Fatores sociais e cognitivos na difusão de novos
padrões comportamentais em macacos-prego
(*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional da Serra
da Capivara – PI.**

São Paulo

2017

CLARA DE SOUZA CORAT

**Fatores sociais e cognitivos na difusão de novos
padrões comportamentais em macacos-prego
(*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional da Serra
da Capivara – PI.**

*Tese apresentada para o Instituto de Psicologia
da Universidade de São Paulo para a obtenção
do título de Doutor em Ciências.*

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Prof. Dr. Eduardo B. Ottoni

Co-orientador: Prof. Dr. Rachel L; Kendal

São Paulo

2017

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
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Corat, Clara de Souza

Fatores sociais e cognitivos na difusão de novos padrões comportamentais em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional da Serra da Capivara ? PI. / Clara de Souza Corat; orientador Eduardo Benedicto Ottoni; co-orientadora Rachel Kendal. -- São Paulo, 2017.

128 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2017.

1. Aprendizagem social. 2. Estratégias de aprendizagem social. 3. Macacos-prego. 4. Cultura cumulativa. 5. Viéses de transmissão social. I. Ottoni, Eduardo Benedicto, orient. II. Kendal, Rachel, co-orient. III. Título.

NOME: Clara de Souza Corat

TÍTULO: Fatores sociais e cognitivos na difusão de novos padrões comportamentais em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional da Serra da Capivara – PI.

*Tese apresentada para o Instituto de Psicologia
da Universidade de São Paulo para a obtenção
do título de Doutor em Ciências.*

Aprovado em: ____ / ____ / ____

Banca Examinadora:

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Agradecimentos

Aos meus pais, por sempre terem acreditado em mim, por todo o apoio e carinho incondicional, sem os quais o caminho até aqui seria impossível.

Ao me orientador, Prof. Dr. Eduardo Ottoni, por ter apresentado os, incríveis, macacos-prego, pela confiança e pela paciência de me orientar e ensinar muito, me ajudando a crescer como pessoa e profissional.

À minha co-orientadora, Rachel Kendal, por embarcado nessa pesquisa comigo. Pelas constantes palavras tranquilizadoras, reforçadoras e positivas. Pela orientação, pelas conversas enriquecedoras e por ter me acolhido em Durham.

À Kamila, pelo amor, apoio constante, paciência, amizade e atenção. Por todo o encorajamento durante todos esses anos de doutorado, pelas conversas desafiantes e enriquecedoras. Pelo incentivo para que eu seguisse o meu sonho. Por dividir comigo essa e tantas outras jornadas.

À Camila, por ter me orientado, ajudado e ensinado muito. Pela companhia, amizade e apoio ao longo de toda a minha carreira acadêmica. Pelas conversas de todo o tipo, brainstorms e cervejas. Sem você esta pesquisa não teria nem saído da minha cabeça para o papel.

Ao Tiago, pela companhia e orientação no campo. Pelas críticas e sugestões na qualificação.

Ao Noel, pela engenhosidade e paciência no desenvolvimento e construção das caixas-problema.

Ao Chico, por ter me ensinado tudo que sei sobre a caatinga e a Serra da Capivara, pelos desafios que passamos juntos no campo, pelas conversas e histórias, pela companhia e por cuidar de mim em São Raimundo Nonato e no campo.

Ao George, pela assistência no campo, pelas conversas, pela companhia e pelos churrascos.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Etologia Cognitiva e laboratórios vizinhos, pela troca de experiências, conversas, discussões, auxílios e momentos de diversão: Irene, Marcelo, Mari Dutra, Natália, Michelle, Noemi, Renata, Marcola, Jarka, Henrique, Ricko, Denise, Andrés, Zé, Lucas, Kamila, Iatan, Tiago, Grazi.

Aos meus amigos de SJC, pelas conversas e diversão. E em especial ao Rennó, por estar sempre por perto, mesmo que tão longe, e ser um grande amigo e confidente por tanto tempo.

À minha irmã, Cristina, por ter acreditado em mim e por ser além de irmã, uma grande amiga.

Ao Will Hoppitt por sempre tirar as minhas dúvidas em relação à NBDA.

Aos amigos, adestradores positivos, por terem me recebido de braços abertos e estarem sempre me ensinando muito. Em especial a Cris Sakura, pela amizade e por estar sempre pronta para me ajudar e me orientar.

À FAPESP e ao CNPq pela concessão de bolsa e auxílio de pesquisa.

Ao Parque Nacional da Serra da Capivara, às guariteiras e aos funcionários do Parque por todo o apoio.

À Fumdam, pelo apoio logístico.

Ao ICMBio pela concessão da autorização para a realização da pesquisa de campo no Parque Nacional da Serra da Capivara.

Resumo

A aprendizagem social (AS) é a aprendizagem facilitada pela observação ou interação com outro indivíduo ou com produtos produzidos pelo mesmo. Para aprender socialmente, animais, humanos e não-humanos, possuem estratégias para utilizar ou não informações socialmente disponíveis, definindo quando e de quem copiar o comportamento. Um tema discutido atualmente é cultura cumulativa (CC) em animais não-humanos: a capacidade de uma população acumular aperfeiçoamentos de técnicas ao longo do tempo por meio da AS. Este estudo teve como objetivos investigar (1) se os macacos-prego são capazes de aprender socialmente aprimoramentos de técnicas já estabelecidas; (2) quais vieses de transmissão social e estratégias de AS são utilizadas pelos macacos-prego; e (3) examinar a influência de 4 fatores cognitivos (ensino, linguagem, imitação e prossocialidade) e 4 fatores sociais (scrounging, monopolização do recurso pelos dominantes, falta de atenção para o comportamento de inovadores de baixo status social e conservadorismo comportamental) na difusão de novos comportamentos e argumentar como esses fatores afetariam o desenvolvimento de uma CC simples. Para atingir estes objetivos apresentamos duas caixas-problema para um grupo de macacos-prego selvagens: uma com três estágios de dificuldade progressivos (caixa-problema de alimentos) e a outra com dois (caixa-problema de suco). Estas caixas-problema tinham como finalidade introduzir novos comportamentos no grupo e induzir aprimoramentos de técnicas já estabelecidas. Com relação ao primeiro objetivo (1), utilizando a *Network-based diffusion analysis* nós identificamos a AS por observação próxima do estágio mais complexo da caixa-problema de suco. Com isso inferimos que os macacos-prego são capazes de adquirir, através da AS, técnicas mais complexas e eficientes de uso de ferramentas. Isso somado com o aprendizado observacional, nos permite afirmar que estes macacos-prego possuem a capacidade de reconhecer que um comportamento sendo produzido por outro indivíduo é mais eficiente que o próprio, e a flexibilidade para mudar para este comportamento alternativo. A respeito do segundo objetivo (2), ao analisar os vieses de transmissão social nós encontramos que os indivíduos tendem a observar preferencialmente os indivíduos mais proficientes e os indivíduos subordinados e que machos subordinados observam mais os coespecíficos que machos dominantes. Por fim (3), a respeito dos fatores sociais que afetam o desenvolvimento da CC, encontramos que os indivíduos dominantes tendem a monopolizar os recursos. A monopolização, contudo, não parece ter interferido negativamente na AS de aprimoramentos de técnicas. É possível que a grande tolerância que os macacos-prego têm com seus coespecíficos compense a influência negativa que a monopolização dos recursos poderia gerar. Não encontramos evidências de que os outros fatores sociais influenciaram negativamente a AS, e com isso, o desenvolvimento da CC. Em relação aos fatores cognitivos, não encontramos evidências de ensino, prossocialidade ou comunicação significativa e não pudemos avaliar a ocorrência de emulação ou imitação. Podemos concluir que esses fatores não são necessários para a AS de aprimoramentos de técnicas. Para aprender socialmente um aprimoramento de técnica que está além da capacidade de inovação individual, contudo, é provável que mecanismos com maior fidelidade de AS, como a emulação, sejam necessários. Acreditamos que caso a emulação seja suficiente para o desenvolvimento de uma CC simples em animais não humanos, os macacos-prego tem o potencial para desenvolvê-la. Já que (i) eles possuem a capacidade de reconhecer um comportamento mais eficiente e a flexibilidade de mudança de comportamento, (ii) evidências em cativeiro apontam que macacos-prego podem emular um comportamento e (iii) as populações tendem a ser tolerantes.

Abstract

Social learning (SL) is learning that is facilitated by the observation of, or interaction with, another individual or its products. When learning socially, animals, both human and non-human, employ strategies to access and use (or not) socially provided information. These strategies define when and from whom to copy a behaviour. A topic that is currently being discussed is the occurrence of cumulative culture (CC) in non-human animals: the population capacity to accumulate technical/behavioural improvements over time through SL. The objectives of this study were to investigate (1) whether monkeys are able to socially learn improvements of established techniques; (2) which social transmission biases and SL strategies were used by the capuchin monkeys; (3) the influence of 4 cognitive factors (learning, language, imitation and prosociality) and 4 social factors (scrounging, tendency of dominant individuals to monopolize resources, lack of attention to low-status inventors and conservative behaviour) in the diffusion of new behaviours and then argue how these factors would affect the development of a simple CC. We presented a group of capuchin monkeys with two puzzle boxes, one with three progressively complex stages (food-box) and other with two stages (juice-box). These puzzle boxes were developed to introduce new behaviours into the repertory of the group and induce improvements of established techniques. Regarding our first goal (1), by using the Network-based diffusion analysis we identified the occurrence of SL by close observation of the most complex stage of the juice-box. Thereby we infer that capuchin monkeys can acquire, through SL, more complex and efficient techniques of tool use. This, together with observational learning, allows us to affirm that these monkeys have the capacity to recognize that a behaviour performed by another individual is more efficient than their own, and the flexibility to change to this alternative behaviour. About our second objective (2), the social transmission biases, we found that individuals tend to observe more the most proficient individuals and subordinate individuals and that subordinate males observe more than dominant males. Lastly (3), regarding the social factors, we found that dominant individuals tend to monopolize the resources. Monopolization, however, does not seem to have negatively interfered with the SL of technical improvements. It is possible that the increased tolerance that capuchin monkeys have regarding their conspecifics compensates the negative influence that the monopolization could generate. We found no evidence that the other social factors influenced negatively the diffusion of information, and thus the development of CC. Regarding the cognitive factors, we did not find evidence of teaching, prosociality or significant communication. We could not evaluate the occurrence of emulation or imitation. Thus, we can conclude that these factors are not necessary for the SL of simple technical improvements. Observational learning is enough for this learning to occur. To socially learn a technical improvement that is beyond the capacity of individual innovation, however, it is likely that mechanisms with higher SL fidelity, such as emulation, are necessary. Considering that capuchin monkeys can (i) recognize that a behaviour is more efficient than their own and the flexibility change to that behaviour, (ii) that there is evidence, in captivity, that capuchin monkeys can emulate behaviours and (iii) that populations tend to be tolerant. If emulation is sufficient for the development of a simple CC in non-human animals, we believe that capuchin monkeys have the potential to develop it.

Lista de Figuras

Figura 1- Mapa da localização do Parque Nacional da Serra da Capivara.....	24
Figura 2 - Caixa-problema de alimentos. (a) Esquema da caixa-problema: visão frontal (sem o dispensador superior e o coletor inferior). HS= haste do compartimento superior; HC= haste do compartimento central; PI= pedal do compartimento inferior; (b) Foto da caixa-problema (com o dispensador superior e o coletor inferior em acrílico branco).	28
Figura 3 - Esquema da caixa-problema: Estágio 1. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado; (c) Visão frontal do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado.	28
Figura 4 - Esquema da caixa-problema: Estágio 2. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado; (c) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado (apenas a HS é puxada): a recompensa do Estágio 2 é perdida; (d) Visão frontal do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado.	29
Figura 5 - Esquema da caixa-problema: Estágio 3. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema solucionado; (c) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado (apenas as hastes são puxadas): a recompensa do Estágio 3 é perdida; (d) Visão frontal do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema solucionado.	30
Figura 6 - Fotos da caixa-problema de suco.	34
Figura 7 - Macaco-prego utilizando uma vareta na caixa-problema de suco.	35
Figura 8 - Direita: tampa da caixa-problema sendo aberta pela doutoranda; esquerda: tampa da caixa-problema já aberta e sendo retirada por um macaco-prego.....	36
Figura 9 - Redes sociais de proximidade (0m, até 1m e até 5m) do Grupo da Jurubeba; N= 43.	43
Figura 10 - Rede social de coalimentação do Grupo da Jurubeba; N= 43.	44
Figura 11 - Rede social de catação do Grupo da Jurubeba; N= 43.....	45
Figura 12 - Redes sociais de observação (0m, até 1m e até 5m) de CAE1, CSE1 e CSE2; N= 43.	46

Figura 13 - Redes sociais de scrounging (geral e na presença do manipulador) de CAE1, CSE1 e CSE2; N= 43.	47
Figura 14 - Rede proximidade à 0m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.	60
Figura 15 - Rede observação à 0m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.	60
Figura 16 - Rede observação à 0m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.	61
Figura 17 - Correlação entre a taxa de observações recebidas e a proficiência.....	73
Figura 18 – Taxa média de observações recebidas durante a Etapa 1 de indivíduos informados em relação à tarefa de CSE1 e durante a Etapa 2 de indivíduo inocentes em relação à tarefa de CSE2.	75
Figura 19 - Tempo médio de manipulação na presença de indivíduos ingênuos, informados e na ausência de indivíduos.....	86
Figura 20 - Taxa média de aproximações da caixa-problema, com e sem chamados de comida, 1 minuto após a resolução da tarefa.....	88
Figura 21 - Correlação entre a taxa de scrounging e a taxa de observação realizada por indivíduos ingênuos.	93
Figura 22 - Correlação entre a taxa de scrounging e a taxa de observação recebida por indivíduos informados.....	93
Figura 23 - Tempo (s) médio que cada categoria hierárquica permaneceu próximo (1m) e manipulou a caixa-problema.	95
Figura 24 – Macacos-prego participando do Teste de preferência.....	124

Lista de tabelas

Tabela 1 - Nome, sexo, faixa etária e categoria hierárquica dos indivíduos do grupo da Jurubeba. * = macho dominante; ! = desapareceu.	26
Tabela 2 - Etograma: comportamentos que foram observados durante o experimento com a caixa-problema de alimentos.....	33
Tabela 3 - Etograma: comportamentos que foram observados durante o experimento com a caixa-problema de suco.	38
Tabela 4 - Etograma: comportamentos observados na coleta de dados por meio de amostragem Focal e Todas as Ocorrências.	40
Tabela 5 - Ordem de difusão do comportamento de CAE1 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.	53
Tabela 6 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 1 da Caixa de Alimentos. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de scrounging.	54
Tabela 7 - Ordem de difusão do comportamento de CSE1 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.	55
Tabela 8 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 1 da Caixa de Suco. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de scrounging.....	57
Tabela 9 - Ordem de difusão do comportamento de CSE2 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.	58
Tabela 10 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 2 da Caixa de Suco. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de scrounging.	59
Tabela 11 – Parâmetros utilizados na análise da estratégia de aprendizagem social “Observar indivíduos mais proficientes”.	73
Tabela 12 - Frequência absoluta de episódios de solução da tarefa, chamados de comida e aproximações da caixa-problema para cada indivíduo informado.	88
Tabela 13 – Classificação hierárquica, dos indivíduos do grupo da Jurubeba, de acordo com o I&SI ranking (Vries, 1998) e a categoria hierárquica.....	123

Sumário

CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO.....	14
1.1 Aprendizagem Social.....	15
1.2 Os Macacos-prego.....	18
1.3 Estudos com macacos-prego sobre a aprendizagem social	19
1.4 Objetivos deste estudo.....	21
 CAPÍTULO 2: METODOLOGIA GERAL.....	 23
2.1 Parque Nacional da Serra da Capivara.....	24
2.2 Grupo da Jurubeba.....	25
2.2.1 Classificação hierárquica do grupo.....	25
2.3 Habituação do grupo e esforço de campo.....	27
2.4 Experimentos.....	27
2.4.1 Caixa-problema de alimentos (CA).....	27
2.4.1.1 Procedimento (CA).....	30
2.4.1.2 Coleta dos dados experimentais (CA).....	32
2.4.2 Caixa-problema de suco (CS).....	34
2.4.2.1 Procedimento (CS).....	36
2.4.2.2 Coleta dos dados experimentais (CS).....	36
2.5 Coleta dos dados sociais.....	39
2.6 Redes sociais.....	41
 CAPÍTULO 3: IDENTIFICANDO A APRENDIZAGEM SOCIAL.....	 48
3.1 Introdução.....	49
3.2 Metodologia – Os parâmetros utilizados em nossa análise.....	51
3.2.1 Dados de difusão.....	51
3.2.2 Redes sociais utilizadas.....	51
3.2.3 Variáveis individuais.....	52
3.3 Resultados.....	52
3.3.1 Caixa de Alimentos – Etapa 1.....	52
3.3.2 Caixa de Suco.....	55
3.3.2.1 Etapa 1.....	55

3.3.2.2 Etapa 2.....	57
3.4 Discussão.....	61
CAPÍTULO 4: VIÉSES DE TRANSMISSÃO SOCIAL.....	65
4.1 Introdução.....	66
4.2 Viéses de transmissão social e resultados.....	68
4.2.1 Transmissão social com viés de estado.....	68
4.2.1.1 Observar quando subordinado.....	68
4.2.2 Transmissão social com viés de modelo.....	69
4.2.2.1 Observar “amigos”.....	69
4.2.2.2 Observar indivíduos mais velhos.....	70
4.2.2.3 Viés baseado no sucesso do modelo.....	71
4.2.2.3.1 Observar indivíduos mais proficientes.....	71
4.2.2.3.2 Observar se melhor.....	74
4.2.2.3.3 Observar indivíduos dominantes.....	76
4.3 Discussão.....	77
CAPÍTULO 5: FATORES QUE INFLUENCIAM O DESENVOLVIMENTO DA CULTURA CUMULATIVA.....	79
5.1 Introdução.....	80
5.1.1 Tradições comportamentais e cultura em animais não humanos..	80
5.1.2 Cultura cumulativa em animais não-humanos.....	81
5.2 Fatores que influenciam o desenvolvimento da cultura cumulativa e resultados.....	85
5.2.1 Ensino.....	85
5.2.2 Comunicação.....	87
5.2.3 Imitação ou Emulação.....	89
5.2.4 Prosocialidade.....	90
5.2.5 <i>Scrounging</i>	92
5.2.6 Monopolização dos recursos por indivíduos dominantes.....	94
5.2.7 Falta de atenção aos indivíduos subordinados.....	95
5.2.8 Comportamento conservador e conformação com a recompensa.....	96
5.3 Discussão.....	97

CAPÍTULO 6: CONCLUSÃO.....	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	107
APÊNDICE A - Categorias Hierárquicas.....	121
APÊNDICE B - Teste de preferência.....	123
APÊNCIDE C - Script base utilizado nas <i>Network-based diffusion analysis</i>	125

CAPÍTULO 1:

INTRODUÇÃO

1.1 A Aprendizagem social

A constatação de que diversos animais adquirem habilidades e conhecimentos através da cópia e observação de coespecíficos tem sido foco de pesquisas desde os tempos de Darwin. Nas últimas décadas, contudo, o tema “aprendizagem social” recebeu atenção, sem precedentes, de diversos campos da ciência animal, ciências sociais e humanidades (Hoppitt & Leland, 2013).

A definição de aprendizagem social mais comumente utilizada é “aprendizagem que é influenciada pela observação ou interação com outro indivíduo ou com produtos produzidos pelo mesmo” (Heyes, 1994). Essa definição, contudo, é carente de especificidade, pois o termo “influenciado” pode se encaixar em diversos contextos sociais, inclusive aqueles que inibem o aprendizado. Neste estudo nós utilizamos a definição apresentada por Hoppitt e Laland (2013), “aprendizagem social é a aprendizagem facilitada pela observação ou interação com outro indivíduo ou com produtos produzidos pelo mesmo”. Essa definição restringe a aprendizagem a formas de interação social que geram influências positivas naquele que está aprendendo.

Já na década de 1870, Darwin e seus seguidores, em uma tentativa de se contrapor à ideia que animais eram máquinas comandadas por seus instintos, afirmavam que tanto o comportamento de animais não-humanos quanto humanos era resultado de uma combinação dos instintos com a experiência de vida, sendo que a imitação teria um papel fundamental na construção da última. A imitação seria a ponte entre o “instinto animal” e a “razão humana” (Darwin, 1871) *apud* (W. Hoppitt & Laland, 2013). Para Romanes (1884 *apud* W. Hoppitt & Laland, 2013), demonstrações de aprendizagem social em animais não-humanos forneciam evidências das origens evolutivas da cognição humana, e a imitação seria a maneira como animais e crianças refinavam seus instintos.

No começo do século vinte, contudo, Thorndike (1911 *apud* W. Hoppitt & Laland, 2013) conduziu experimentos em cativeiro para testar a imitação em animais não-humanos. Em seus experimentos ele treinava um indivíduo para se tornar proficiente em executar uma ação ou solucionar uma tarefa e então o utilizava como “demonstrador” para um coespecífico observar. O pesquisador colocava um animal, em um compartimento adjacente, para observar um coespecífico experiente, o “demonstrador” (modelo), solucionar a tarefa de uma caixa-problema. Em seguida era

dada ao observador a oportunidade de solucionar a tarefa e sua performance era comparada com a de indivíduos em condições de controle (e.g. sem demonstrador, com um demonstrador não treinado ou com um demonstrador que impedido de realizar o comportamento/ação). Este modelo de experimento serviu como molde para uma longa linhagem de experimentos sobre aprendizagem social. Thorndike constatou que animais não eram capazes de imitar seu coespecíficos, o que iniciou um debate e uma série de pesquisas que continuam até hoje (W. Hoppitt & Laland, 2013).

Diversos estudos, no campo da aprendizagem social, foram realizados ao longo das décadas subsequentes, e, em geral, eles evidenciaram que os animais aprendiam a nova tarefa/ação proposta, mas não por imitação – considerada rara em espécies não-humanas (para uma revisão ver Shettleworth, 2001). Estas pesquisas constataram que a aquisição do novo comportamento ocorria por outras formas de aprendizagem social, que não a imitação, ou simplesmente por tentativa e erro (aprendizagem associal). Com isso, ao longo das últimas duas décadas, diversos autores tentaram desenvolver uma classificação para os mecanismos utilizados para a aprendizagem social (Andrew Whiten & Ham, 1992; Heyes, 1994; Zentall, 1996; Michael Tomasello & Call, 1997; R. W. Byrne & Russon, 1998), contudo, há pouco consenso em relação à terminologia. Hoppitt e Laland (2013), no capítulo 4 de seu livro “Social Learning: na introduction to mechanisms, methods and models” revisam diversos mecanismos de aprendizagem social. Aqui nós iremos abordar apenas os quatro mais relevantes para este estudo:

1. Realce de estímulo ou de local – quando a atenção de um indivíduo é atraída para um local ou objeto pela ação ou produtos da ação de um coespecífico, aumentando a probabilidade do indivíduo entrar em contato com aquele local ou objeto (Heyes, 1994). Esta atração, no entanto, não produz nenhum tipo de aprendizado específico, simplesmente coloca o indivíduo em uma posição melhor para aprender sozinho (Call & Carpenter, 2002);
2. Emulação – quando, após observar o modelo interagir com objetos em seu ambiente, um observador realizar qualquer ação que produza um efeito similar naqueles objetos (Custance, Whiten, & Fredman, 1999);

3. Imitação – quando, após observar o modelo realizar uma nova ação, ou uma sequência/combinção de ações, um observador realiza a mesma ação ou sequência/combinção de ações (Richard W. Byrne, 2002);
4. Ensino – quando um indivíduo (tutor) modifica o seu comportamento, ou chama a atenção para um comportamento, na presença de um indivíduo observador ingênuo (aprendiz). O comportamento do tutor ou encoraja/pune o comportamento do aprendiz, ou lhe fornece uma experiência ou exemplo. Como resultado o aprendiz adquire conhecimento ou uma habilidade, mais cedo, ou de maneira mais rápida ou eficiente do que ele aprenderia de outra maneira (Caro & Hauser, 1992).

Historicamente o estudo da aprendizagem social ocorre de duas maneiras diferentes: 1) estudos tradicionais em laboratório/cativeiro, que realizam experimentos com a metodologia da díade “modelo-observador” e condições de controle; e 2) estudos de campo dos comportamentos naturais dos animais. Os experimentos laboratoriais introduzem o rigor científico e o controle de variáveis, porém possuem pouca validade ecológica e nos dizem pouco a respeito de como, ou mesmo se, a aprendizagem social se desenvolve em populações naturais. Estes estudos nos mostram se uma espécie tem a capacidade para um tipo particular de aprendizagem social, mas não se ocorre naturalmente. Já nos estudos naturalísticos, é difícil estabelecer, apenas através da observação, se a difusão de um comportamento foi resultado de aprendizagem social ou somente aprendizagem associal. Deste modo, também é difícil investigar os mecanismos e estratégias que os indivíduos utilizam para aprender socialmente (W. Hoppitt & Laland, 2013).

O meio termo entre estas duas opções é conduzir experimentos com populações selvagens (experimentos de campo). Nestes estudos podemos observar inovações e a difusão de novos comportamentos em um contexto social natural ao introduzir caixas-problema no ambiente habitado por grupos de animais livres (R. L. Kendal, Galef, & Schaik, 2010). Nos experimentos de campo dificilmente podemos utilizar metodologias similares àsquelas utilizadas em laboratório, como a tradicional díade “modelo-observador” e suas variações - múltiplos demonstradores e um observador, um modelo e diversos observadores. Dependendo da habituação dos animais e do desenho experimental pode ser viável treinar um ou mais indivíduos do grupo, mas separar os indivíduos em díades controladas seria impraticável. Para

estudar a aprendizagem social e os padrões de difusão de novos comportamentos em experimentos com grupos selvagens uma metodologia mais viável é a “livre difusão”. Onde não há controle sobre a estrutura social do grupo e a difusão é apenas monitorada. Nesta metodologia podemos ou não treinar um indivíduo para ser proficiente na tarefa e servir como modelo (R. L. Kendal, Galef, et al., 2010).

1.2 Os Macacos-prego

Os macacos-prego (*Sapajus spp.*) são primatas neotropicais que habitam florestas tropicais, mangues e o semiárido. Seu habitat se estende desde o norte da América do Sul ao norte da Argentina (Dorothy Fragaszy, Izar, Visalberghi, Ottoni, & de Oliveira, 2004). Em 2012, Alfaro et al. realizaram uma revisão do gênero *Cebus*, onde todos os macacos-prego estavam reunidos, e os reclassificaram em dois gêneros: os de topete (ou robustos), pertencentes ao gênero *Sapajus* e os sem topete (ou gráceis) que permaneceram no gênero *Cebus*. Com isso diversos estudos anteriores à reclassificação se referem aos dois gêneros como *Cebus*.

Estudos naturalísticos com macacos-prego (*Sapajus spp.*) semi-livres e selvagens foram (e seguem) importantes para o avanço da nossa compreensão das dinâmicas de aprendizagem em contexto social e para as reivindicações de tradições comportamentais¹ (C. G. Coelho, 2015). As múltiplas diferenças regionais no uso de ferramentas sugerem a existência tradições comportamentais em grupos de macacos-prego (Ottoni & Izar, 2008).

O uso de pedras para quebrar frutos encapsulados por macacos-prego selvagens é um comportamento que já foi observado em diversas populações, direta ou indiretamente (Ottoni & Izar, 2008). Duas populações, contudo, se destacam pelos estudos de longa duração: uma na Fazenda da Boa Vista, localizada no município de Gilbués – PI (dois grupos) (Dorothy Fragaszy et al., 2004) e uma no Parque Nacional da Serra da Capivara, localizado no município de São Raimundo Nonato – PI (quatro grupos) (Falotico, 2011; Mannu & Ottoni, 2009), sendo que estes locais de encontram a 320km de distância um do outro. Além disso, nos grupos de macacos-prego do

¹ Tradições comportamentais são comportamentos adquiridos de indivíduos inovadores por meio da aprendizagem por um grupo, ou alguns indivíduos do mesmo, e que persistem no repertório comportamental ao longo das gerações daquele grupo (FRAGASZY; PERRY, 2003)

Parque Nacional da Serra da Capivara, e até o momento apenas neste local, foram encontradas outras potenciais tradições relacionadas ao uso de ferramentas percussivas: pedras para amolecer o solo e cavar, pedras para pulverizar seixos e, em apenas um dos grupos, pedras arremessadas durante o *display* sexual das fêmeas (Falótico & Ottoni, 2013).

Além das tradições com o uso de ferramentas percussivas, os macacos-prego da Serra da Capivara possuem outra, possível, tradição: o uso de varetas. Estes grupos utilizam varetas como sondas em fendas de rochas, para desalojar presas, como lagartos, ou adquirir mel/cera (Falótico & Ottoni, 2014; Mannu & Ottoni, 2009). Os macacos-prego utilizam varetas já disponíveis no ambiente (muitas vezes descartada por outro indivíduo), contudo, na maior parte das vezes eles as fabricam antes e durante a utilização. A modificação da vareta durante a sua utilização sugere que há um processo de aprendizado envolvido na manufatura e modificação de ferramentas mais eficientes e adequadas para cada situação (Falótico & Ottoni, 2014). Existe um viés social no uso de varetas nestes grupos de macacos-prego, quase todo o uso de varetas é realizado por machos (97% dos episódios observados por Falótico e Ottoni, 2014), contudo, ainda não está claro qual a razão para as fêmeas não utilizarem varetas com a mesma frequência.

1.3 Estudos com macacos-prego sobre a aprendizagem social

Estudos a respeito da capacidade de aprendizagem social de macacos-prego (*Cebus spp.* e *Sapajus spp.*) são realizados desde a década de 1990 (D. Fragaszy & Visalberghi, 2004). A maioria dos experimentos chegaram à conclusão de que macacos-prego não imitavam e eram limitados à mecanismos simples de aprendizagem social, como a facilitação social, facilitação de resposta e o realce de local (D. M. Fragaszy & Visalberghi, 2001; D. Fragaszy & Visalberghi, 2004). Custance et al. (1999), Fredman e Whiten (2008) e Dindo et al. (2008; 2009), contudo, encontraram evidências de que macacos-prego utilizam mecanismos mais complexos para aprender socialmente, possivelmente, inclusive, a emulação (Renner, Abramo, Hambright, & Phillips, 2017).

Dindo e colaboradores (2009) foram os primeiros a realizar um experimento, utilizando uma caixa-problema, com a metodologia de livre difusão com macacos-

prego em cativado. A caixa-problema utilizada poderia ser solucionada com duas técnicas distintas (“tarefa de duas ações”). Os autores treinaram, separadamente, os machos-alfa de dois grupos de macacos-prego cativos, um com a técnica “levantar” e outro com a técnica “deslizar” a porta da caixa-problema. Em uma primeira fase estes indivíduos serviram de modelo para cada um dos grupos, onde eles foram capazes de monopolizar a caixa-problema pelos primeiros cinco dias, demonstrando e semeando uma alternativa em cada grupo - não houve possibilidade de *scrounging*² durante a fase de observação pois na aproximação de indivíduos ingênuos o aparato era removido. Na fase subsequente, de livre difusão, 13 dos 14 chimpanzés do grupo “levantar” realizaram essa ação, enquanto 8 dos 11 chimpanzés que observaram o modelo deslizar a porta também o fizeram; os demais indivíduos não resolveram a tarefa. Embora a maioria dos indivíduos tenha eventualmente descoberto a técnica alternativa, inicialmente todos os indivíduos solucionaram a tarefa por meio da técnica semeada no grupo, o que nos leva a supor que os indivíduos aprenderam por observação e, possivelmente, por emulação.

Coelho (2015) realizou um estudo similar ao de Dindo et al. (2009), porém com dois grupos selvagens de macacos-prego – sendo um deles o mesmo grupo aqui estudado. A pesquisadora inseriu uma caixa-problema que poderia ser solucionada utilizando duas técnicas: levantar uma placa ou puxar uma haste. Ambas as opções davam as mesmas recompensas. Inicialmente, em ambos os grupos, Coelho tentou afastar um indivíduo do grupo e treiná-lo a realizar uma das técnicas, contudo, a tentativa não foi bem-sucedida. Desta forma a autora optou por inserir a caixa-problema com uma das opções de solução desabilitada, uma em cada grupo, até que 10% do grupo tivesse resolvido a tarefa ao menos uma vez. A partir de então a pesquisadora iniciou a etapa de livre difusão, disponibilizando a caixa com ambas as alternativas habilitadas para os grupos. Para avaliar a ocorrência de aprendizagem social foram utilizadas novas metodologias de identificação de aprendizagem social (*Network-based Diffusion Analysis*: Franz & Nunn, 2009 e *Option-bias*: Kendal, Kendal, Hoppitt, & Laland, 2009), concebidas para estudar a aprendizagem social em populações selvagens. Coelho encontrou que os macacos-prego de ambos os grupos aprenderam socialmente através da observação próxima do manipulador.

² Consumo de alimentos obtidos pela manipulação de outro indivíduo.

1.4 Objetivos deste estudo

Inicialmente nossa pesquisa teve como propósito reproduzir uma forma simples de cultura cumulativa (assunto abordado no capítulo 5), replicando, com uma caixa-problema diferente, o estudo realizado por Dean et al. (2012; ver capítulo 5). Tomando, contudo, como sujeitos os indivíduos de um grupo de macacos-prego selvagens da Serra da Capivara – os quais, além de viverem em grupos sociais com tamanho e composição diferente das encontradas em cativeiro, apresentam um repertório manipulativo complexo (até onde conhecemos, o mais complexo para macacos-prego).

Para que conseguíssemos reproduzir uma forma simples de cultura cumulativa nós precisávamos induzir os macacos-prego a aprimorar (aumentando a complexidade ou eficiência) cumulativamente, diversas vezes, técnicas de obtenção de alimento. Sendo que a cada novo aprimoramento a dificuldade de ocorrência de inovação individual, sem aprendizagem social das etapas anteriores, teria que aumentar. Nossa primeira caixa-problema (descrita no capítulo 2) tinha este objetivo, possuindo três estágios de complexidade e eficiência progressivos. Ela se diferenciava da utilizada por Dean et al. (2012) por exigir, a nosso ver, manipulações mais condizentes com o repertório comportamental dos macacos-prego³.

Os macacos-prego, porém, não avançaram além do primeiro estágio desta caixa-problema. Por isso elaboramos uma segunda caixa-problema, com apenas dois estágios de complexidade e eficiência progressivos. Com isso, não poderíamos observar mais do que um aprimoramento de técnica e não poderíamos reproduzir uma forma simples de cultura cumulativa.

Desta forma, tivemos que mudar nosso objetivo principal. Nosso estudo tem como propósito principal atual investigar a influência de fatores sociais e cognitivos na difusão de novos comportamentos em um grupo de macacos-prego selvagens da Serra da Capivara. Para isso nós definimos três objetivos para esta Tese:

(1) investigar se os macacos-prego são capazes de aprender socialmente aprimoramentos de técnicas já estabelecidas;

³ A caixa-problema de Dean et al. (2012), como descrita no capítulo 5, exigia que os indivíduos (crianças, chimpanzés e macacos-prego cativos) deslizassem portas, apertassem botões e girassem discos. Elas ações nos parecem condizentes com o repertório comportamental de crianças, mas não com o de chimpanzés e macacos-prego.

(2) investigar quais vieses de transmissão social e estratégias de aprendizagem social são utilizadas pelos macacos-prego;

(3) e, por fim, examinar a influência de oito fatores - 4 cognitivos e 4 sociais - na difusão de novos comportamentos e, com base na literatura, argumentar como esses fatores afetariam o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples por macacos-prego.

Os capítulos principais desta Tese estão divididos de acordo com estes objetivos. Em todos estes capítulos apresentamos uma introdução mais específica a respeito do assunto ali tratado, a metodologia utilizada para atingir cada objetivo, os resultados encontrados e realizamos uma discussão sobre os mesmos. No Capítulo 3 abordamos o primeiro objetivo, no Capítulo 4 o segundo e no Capítulo 5 o terceiro. Já no Capítulo 2 apresentamos a metodologia geral da coleta de dados e, por fim, no Capítulo 6 exibimos conclusões de nosso estudo.

CAPÍTULO 2:

METODOLOGIA GERAL

2.1 Parque Nacional da Serra da Capivara

Realizamos a nossa pesquisa no Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC), localizado nos municípios de São Raimundo Nonato e Coronel José Dias, no sudeste do estado do Piauí (coordenadas: 08°26'50" a 08°54'23"S e 42°19'47" a 42°45'51"W) (Figura 1). O parque possui uma área de 129.953 ha e situa-se no Domínio Morfo-Climático da Caatinga.

Figura 1- Mapa da localização do Parque Nacional da Serra da Capivara.

A região do PNSC é caracterizada por um clima semi-árido quente com seca invernal, com temperatura média anual de 28°C. A temperatura geralmente varia entre 12°C e 35°C em junho (mês mais frio do ano) e entre 22°C e 48°C durante os meses mais quentes (agosto a novembro). A estação das chuvas pode se estender de outubro a maio, com chuvas comumente curtas e localizadas. A precipitação média anual é 689mm (+/- 200mm), mas essa média pode variar consideravelmente de um ano para outro (C. G. Coelho, 2015).

O parque é habitado por diversos grupos de macacos-prego. Nosso estudo foi realizado com um desses grupos, o Grupo da Jurubeba.

2.2 Grupo da Jurubeba

No decorrer o estudo o grupo da Jurubeba contou com um total de 64 indivíduos: 11 machos adultos, 17 fêmeas adultas, 5 machos juvenis, 10 fêmeas juvenis e 21 infantes (foram considerados infantes todos os indivíduos com tamanho pequeno demais para movimentar as hastes do Experimento 1 – v. abaixo) (Tabela 1). Durante o período de chuva (janeiro – março), porém, um subgrupo de 6 indivíduos (1 macho adulto, 3 fêmeas adultas, 1 fêmea juvenil e 1 infante) se manteve separado do grupo principal, ocorrendo eventuais encontros. Ao longo da coleta de dados o tamanho do grupo variou de 56 a 64 indivíduos, sendo que 6 infantes nasceram durante o período da coleta e uma fêmea adulta (Paçoca) desapareceu entre agosto e outubro/2015. O grupo foi provisionado ao longo da coleta de dados, os macacos receberam milho diariamente durante todo o período e receberam bananas a partir de maio/2015.

2.2.1 Classificação hierárquica do grupo

As hierarquias de dominância em macacos-prego são geralmente descritas como parciais (interações agressivas são infrequentes e a tolerância é proeminente), sendo um macho-alfa dominante sobre todo o restante dos membros do grupo (Dorothy Fragaszy et al., 2004). Segundo Reader e Laland (2001) em estudos com primatas o *ranking* hierárquico é comumente dividido de forma que hajam o mesmo número de indivíduos classificados como dominantes e subordinados – não há consenso, contudo, sobre como estes termos devem ser utilizados e o uso varia entre as espécies. Em nosso estudo utilizamos os dados sociais agonísticos para classificar os indivíduos do grupo em três categorias hierárquicas: dominantes, medianos ou subordinados (Tabela 1) – ver Apêndice A. Ao longo de toda a Tese utilizamos as categorias hierárquicas dos indivíduos quando as análises requeriam uma classificação hierárquica dos mesmos, seguindo os moldes dos estudos utilizados como base para as análises.

Tabela 1 - Nome, sexo, faixa etária e categoria hierárquica dos indivíduos do grupo da Jurubeba. * = macho dominante; ! = desapareceu.

Faixa Etária	Sexo	Categoria hierárquica	Indivíduo	Sigla
Adulto N= 28	Fêmea N= 17	Dominante N= 3	Clarinha	CLA
			Maissa	MAI
			Paçoca !	PAC !
		Mediano N= 10	Acácia	ACA
			Bianca	BIA
			Chica	CHI
			Punk	PUN
			Cristal	CRI
			Gadú	GAD
			Jane	JAN
			Perninha	PER
			Sandra	SAN
			Topetuda	TOP
		Subordinado N = 4	Dado	DAD
			Descabelada	DES
			Griga	GRI
			Olívia	OLI
	Macho N= 11	Dominante N= 7	Barba	BAR
			Bolinha *	BOL*
			Choquito	CHO
			Elvis	ELV
			Loirão	LOI
			Panaca	PAN
			Penteado	PEN
		Mediano N= 1	Tirinha	TIR
		Subordinado N= 3	Curioso	CUR
			Dunga	DUN
			Pelé	PEL
Juvenil N= 15	Fêmea N= 10	Mediano N= 8	Castanho	CAS
			Caveira	CAV
			Didi	DID
			Galego	GAL
			Ney	NEY
			Rose	ROS
			Sombra	SOM
			Zumbi	ZUM
		Subordinado N= 2	Crânio	CRA
			Skinny	SKI
	Macho N= 5	Mediano N= 3	Magrelo	MAG
			Costelo	COS
			Risco	RIS
		Subordinado N= 2	Duende	DUE
			Mini	MIN

2.3 Habituação do grupo e esforço de campo

Antes do presente estudo o grupo já havia sido estudado por Mannu e Ottoni (2009) e Coelho (2015). Apesar do estudo de C. Coelho ter sido realizado em 2012, este grupo não foi habitualmente acompanhado desde então. Desta forma, antes de realizarmos a coleta de dados iniciamos um período de reabilitação dos indivíduos à presença de humanos. O grupo foi acompanhado em suas rotas diárias pelo assistente de campo (F. Reinaldo) de setembro a dezembro/2014, sendo que a doutoranda também o acompanhou nos meses de setembro e novembro. Ao longo deste período foi possível realizar o reconhecimento individual dos indivíduos a serem estudados (adultos e juvenis). Esta etapa de habituação e identificação resultou em 60 dias de campo (40 dias com a doutoranda); totalizando um esforço de campo de aproximadamente 340 horas (180 horas com a doutoranda).

A coleta de dados com o grupo da Jurubeba (JB) foi realizada de janeiro a agosto de 2015 e de outubro a novembro de 2015; resultando em 170 dias de campo (132 dias onde os macacos foram encontrados), num total de aproximadamente 800 horas de esforço de campo (445 horas com o grupo).

2.4 Experimentos

2.4.1 Caixa-problema de alimentos (CA)

Para induzir a ocorrência de inovações de aprimoramento de técnicas no grupo de macaco-prego em estudo, decidimos desenvolver uma caixa-problema com três estágios de resolução com dificuldades progressivas (Figura 2). De forma que cada tarefa acumulasse aperfeiçoamentos ou complexidade de técnicas ou ações com relação à tarefa anterior.

Os estágios da caixa-problema teriam que funcionar da seguinte maneira: o primeiro teria que ser fácil o suficiente para que alguns indivíduos solucionassem a tarefa e outros aprendessem com estes; o segundo estágio teria que ser intermediário, para que apenas indivíduos que tivessem solucionado a tarefa do estágio anterior (por inovação ou aprendizagem social) fossem capazes de inovar para solucionar a tarefa deste; o terceiro estágio seria ainda mais complexo e somente os indivíduos que

tivessem solucionado a tarefa do segundo estágio (por inovação ou aprendizagem social) estariam aptos a inovar para solucionar a terceira tarefa.

Figura 2 - Caixa-problema de alimentos. (a) Esquema da caixa-problema: visão frontal (sem o dispensador superior e o coletor inferior). HS= haste do compartimento superior; HC= haste do compartimento central; PI= pedal do compartimento inferior; (b) Foto da caixa-problema (com o dispensador superior e o coletor inferior em acrílico branco).

No Estágio 1 (CAE1), da caixa-problema, os macacos tinham que puxar a haste do compartimento superior (HS), para receber uma recompensa de baixo valor (Figura 3).

Figura 3 - Esquema da caixa-problema: Estágio 1. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado; (c) Visão frontal do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado.

Para solucionar a tarefa do Estágio 2 (CAE2) os indivíduos tinham que puxar simultaneamente a haste do compartimento superior (HS) e a haste do compartimento central (HC) da caixa-problema - ou puxar a HC, mantê-la puxada e depois puxar a HS - para receber uma recompensa de valor intermediário e uma de baixo valor (Figura 4).

Figura 4 - Esquema da caixa-problema: Estágio 2. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado; (c) Visão lateral do mecanismo do Estágio 1 da caixa-problema solucionado (apenas a HS é puxada): a recompensa do Estágio 2 é perdida; (d) Visão frontal do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado.

Por fim, para solucionar a tarefa do Estágio 3 (CAE3) os macacos tinham que pressionar o pedal do compartimento inferior (PI), da caixa-problema antes de realizar a ação do E2, recebendo, neste caso, as recompensas de maior valor, de valor intermediário e de menor valor (Figura 5).

Figura 5 - Esquema da caixa-problema: Estágio 3. (a) Visão lateral do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema não solucionado; (b) Visão lateral do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema solucionado; (c) Visão lateral do mecanismo do Estágio 2 da caixa-problema solucionado (apenas as hastes são puxadas): a recompensa do Estágio 3 é perdida; (d) Visão frontal do mecanismo do Estágio 3 da caixa-problema solucionado.

Cada vez que as hastes retornavam à posição inicial (os macacos as soltavam a haste superior) a caixa-problema era automaticamente recarregada com os alimentos.

2.4.1.1 Procedimento (CA)

Antes de introduzir a caixa-problema de alimentos realizamos um teste de preferência para determinar entre amendoins, castanhas de caju e semente de girassol, qual a classificação de preferência (baixo valor, valor intermediário e alto valor) desses alimentos e assim distribuí-las nas devidas recompensas na caixa-problema. O resultado do teste de preferência foi amendoim > castanha de caju > semente de girassol; desta maneira, a recompensa do Estágio 1 (CAE1) era semente de girassol, a do Estágio 2 (CAE2) castanha de caju e a do Estágio 3 (CAE3), amendoim (ver Apêndice B).

Introduzimos a caixa-problema em março de 2015. Inicialmente apresentamos a caixa-problema com todas as recompensas de todos os estágios disponíveis (Etapa 1). Esta etapa durou 18 dias - aproximadamente 27 horas de experimento. Doze (12)

indivíduos solucionaram a tarefa do CAE1. Nenhum macaco solucionou as tarefas de CAE2 ou CAE3.

Para tentar estimular a resolução das tarefas dos estágios posteriores, retiramos a recompensa de CAE1. Isso, porém, apenas diminuiu o número de visitas à caixa-problema; desta maneira, decidimos substituir a recompensa de CAE1 por milho (menor valor de recompensa possível), o qual também estava disponível no ambiente (Etapa 2). Esta etapa durou 22 dias - aproximadamente 23 horas de experimento. Nesta etapa, o macho alfa (Bolinha) solucionou a tarefa de CAE2 quatro vezes, porém ele não manteve o comportamento e voltou a puxar somente a haste superior da caixa-problema (link para vídeo: <https://youtu.be/d45BtAsFfDI>).

Durante a visita de E. Ottoni ao campo percebemos que o desenho da caixa-problema poderia estar extinguindo o comportamento de “puxar a haste central”, já que a recompensa de E1 só era recebida quando a haste superior era puxada – nada acontecia quando apenas a haste central era puxada e os macacos quase não a utilizavam; isso poderia estar inibindo a utilização de ambas as hastes concomitantemente (CAE2). Realizamos uma modificação na caixa-problema: puxar a haste central (apenas) também fornecia a recompensa de CAE1; mas como não havia como fazer uma grande mudança na caixa-problema, esta recompensa só estava disponível caso a haste superior fosse puxada anteriormente. Após a modificação, retornamos à configuração da Etapa 1 do experimento por 7 dias – aproximadamente 11 horas de experimento. Apesar de aumentar a frequência com que os indivíduos puxavam a haste central, nenhum indivíduo solucionou a tarefa de E2.

Em uma terceira etapa (Etapa 3), decidimos simplificar os estágios da caixa-problema: unimos as duas hastes, eliminando CAE2; desta maneira os macacos receberiam a recompensa de CAE1 ao puxar qualquer uma das duas hastes (ou puxar a ligação entre elas) e receberiam a recompensa de CAE3 e CAE1 caso pisassem no pedal e puxassem qualquer uma das duas hastes. Os mesmos indivíduos que haviam solucionado a tarefa de CAE1, na Etapa 1, puxaram as hastes. Durante esta etapa um infante, e um macho adulto (Loirão) apenas duas vezes, começou a posicionar-se sobre o pedal enquanto outros indivíduos puxavam as hastes, ganhando a recompensa de CAE3 (link para vídeo: <https://youtu.be/9MRaC2vZWkw>). Os indivíduos que estavam puxando as hastes muitas vezes retiravam do infante parte da recompensa, e quando o infante não estava apertando o pedal, puxavam a haste

e rapidamente apertavam o pedal, para ver se recebiam algo, mas nunca apertaram o pedal e puxaram as hastes concomitantemente. Esta etapa durou 13 dias – aproximadamente 15h30 de experimento.

Depois de três dias da apresentação da Etapa 3, retornamos a caixa-problema à disposição da Etapa 2 (3 dias – 2h30), para observar se os indivíduos haviam percebido que as hastes podem ser movidas concomitantemente. Não houve modificação no comportamento dos indivíduos, então continuamos com a apresentação da caixa-problema na Etapa 3.

2.4.1.2 Coleta dos dados experimentais (CA)

As sessões experimentais foram filmadas e narradas pela pesquisadora, para posterior análise, por 3 câmeras concomitantemente: duas filmando em um raio de até 1m da caixa-problema (uma de cada lado da mesma) e outra filmando um raio de até 5m da caixa-problema a posterior análise. Além dos vídeos, foi registrada em áudio a aproximação e afastamento de indivíduos à caixa-problema, e a identidade de indivíduos que estavam a até 5m da caixa-problema e observando o macaco que estivesse na mesma. Destes vídeos tabulamos:

- Todo o contato de indivíduos com a caixa-problema;
- A identidade do indivíduo interagindo com a caixa-problema;
- A identidade dos indivíduos em contato, a 1m e dentro do raio de 5m do indivíduo interagindo com a caixa-problema e se os mesmos estão direcionando a cabeça para aquele indivíduo;
- Toda inspeção, manipulação bem-sucedida (consegue o alimento) e malsucedida das partes relevantes da caixa-problema, para a resolução das tarefas a cada estágio (Tabela 2);
- Ocorrências de agonismo, prossocialidade, comunicação e de *scrounging* próximas ou direcionadas ao, ou partindo do indivíduo interagindo com a caixa-problema (Tabela 2);

Tabela 2 - Etograma: comportamentos que foram observados durante o experimento com a caixa-problema de alimentos.

Comportamento	Descrição	Modificadores
Aproximação	Se deslocar na direção da caixa-problema estando dentro do raio de 1 metros da mesma	
Inspeção	Observar de perto, cheirar, tocar na caixa-problema	
Manipulação malsucedida	Manipulação incorreta das partes móveis da caixa-problema, sem receber recompensa	Haste superior Haste central Pedal
Manipulação bem-sucedida	Manipulação das partes móveis da caixa-problema na ordem correta e recebe recompensa	Haste superior Haste central Pedal
Prosocialidade	Entregar a recompensa adquirida da caixa-problema, ou parte dela, para outro indivíduo (sem este ter implorado ou usado comportamentos agressivos)	Recompensa CAE1 Recompensa CAE2 Recompensa CAE3
Agonismo	Balançar o corpo de trás para frente e para os lados, com a boca aberta, mostrando os dentes, podendo correr em direção ao alvo de ataque e usando qualquer parte do seu corpo para agredir	
<i>Scrounging</i>	Consumir o alimento obtido por outro indivíduo	Na presença do manipulador Na ausência do manipulador
Comunicação	Produzir chamado de comida	
Observação	Olhar (cabeça orientada para) o indivíduo que interage com a caixa-problema ou a manipulação da mesma	

2.4.2 Caixa-problema de suco (CS)

Como nenhum macaco chegou aos Estágios 2 e 3 da Caixa-problema de Alimentos, não poderíamos observar o acúmulo de aperfeiçoamentos ou complexidade de técnicas ou ações. Por este motivo decidimos desenvolver outra caixa-problema: a Caixa-problema de Suco (CS). Esta caixa era mais simples que a primeira, com apenas dois estágios, um dos quais requeria um comportamento que já pertence ao repertório comportamental dos macacos-prego: o uso de varetas como sonda (Falótico & Ottoni, 2014; Mannu & Ottoni, 2009) (Figura 7).

Figura 6 - Fotos da caixa-problema de suco.

No Estágio 1 (CSE1), da caixa-problema, os macacos tinham de inserir uma vareta (não disponibilizada) em um dos 4 buracos presentes na tampa (Figura 6) e retirar-la para conseguir acesso ao suco disponibilizado ao lamber a vareta – pouco suco era acessado a cada manipulação bem-sucedida. Ou seja, neste estágio os indivíduos tinham que utilizar a vareta como sonda (Figura 7).

Figura 7 - Macaco-prego utilizando uma vareta na caixa-problema de suco.

No Estágio 2 (CSE2), os macacos tinham que inserir uma vareta em um dos quatro furos da tampa e utiliza-la como alavanca, movimentando a vareta de modo que a tampa girasse em sentido anti-horário. Com isso a tampa poderia ser retirada e os indivíduos teriam acesso à amendoins (uma recompensa de alto valor e que só poderia ser obtida nesse estágio) e ao suco disponibilizado, o qual eles poderiam obter em maior volume, quando comparado ao Estágio 1, ao beber diretamente da caixa-problema - colocando a cabeça dentro ou utilizando a mão ou o rabo (Figura 8) (Link para vídeo: <https://youtu.be/LBpVRAY27CE>). Cada vez que a tampa era aberta nós nos dirigíamos à caixa-problema para fechá-la e assim reiniciar o experimento.

Figura 8 - Direita: tampa da caixa-problema sendo aberta pela doutoranda; esquerda: tampa da caixa-problema já aberta e sendo retirada por um macaco-prego.

2.4.2.1 Procedimento (CS)

Introduzimos uma caixa-problema de suco em outubro/2015 no grupo da Jurubeba. Inicialmente apresentamos a caixa-problema com a tampa travada (não podia ser girada), para que os indivíduos se habituassem a utilizar varetas como sonda para obter o suco (Etapa 1). Esta etapa durou 10 dias - aproximadamente 14h30 de experimento. Nesta etapa 17 indivíduos solucionaram a tarefa do CSE1.

Em seguida destravamos a tampa, desta maneira os indivíduos podiam girá-la para obter acesso a um maior volume de suco (Etapa 2). Esta etapa durou 20 dias - aproximadamente 24 horas de experimento. Nesta etapa 15 indivíduos solucionaram a tarefa do CSE2.

2.4.2.2 Coleta dos dados experimentais (CS)

As sessões experimentais foram filmadas e narradas, para posterior análise. Utilizamos uma câmera para filmar um raio de até 5m da caixa-problema e narramos a aproximação e afastamento de indivíduos à caixa-problema, e a identidade de indivíduos que estavam a até 5m da caixa-problema e observando o macaco que estivesse na mesma. Destes vídeos tabulamos:

- Todo o contato de indivíduos com as caixas-problema;

- Toda inspeção, manipulação bem-sucedida (consegue o suco/amendoim) e malsucedida das partes relevantes das caixas-problema, para a resolução das tarefas a cada estágio (Tabela 3);
- A identidade do indivíduo interagindo com as caixas-problema;
- A identidade dos indivíduos em contato, a 1m e dentro do raio de 5m do indivíduo interagindo com a caixa-problema e se os mesmos estão direcionando a cabeça para aquele indivíduo;
- Ocorrências de agonismo, prossocialidade, comunicação e de *scrounging* próximas ou direcionadas ao, ou partindo do indivíduo interagindo com a caixa-problema (Tabela 3);

Tabela 3 - Etograma: comportamentos que foram observados durante o experimento com a caixa-problema de suco.

Comportamento	Descrição	Modificadores
Aproximação	Se deslocar na direção do aparto experimental estando dentro do raio de 1 metros da mesma	
Inspeção	Observar de perto, cheirar, tocar na caixa-problema.	
Manipulação malsucedida	Manipulação incorreta de varetas ou da tampa das caixas-problemas, sem receber recompensa	Vareta Tampa
Manipulação bem-sucedida	Manipulação correta das varetas e da tampa das caixas-problema, recebe recompensa	Vareta Vareta e tampa
Prosocialidade	Entregar a recompensa adquirida das caixas-problema, ou parte dela, para outro indivíduo (sem este ter implorado ou usado comportamentos agressivos)	Recompensa CSE1 Recompensa CSE2
Agonismo	Balançar o corpo de trás para frente e para os lados, com a boca aberta, mostrando os dentes, podendo correr em direção ao alvo de ataque e usando qualquer parte do seu corpo para agredir	
<i>Scrounging</i>	Consumir o suco/amendoim obtido por outro indivíduo seja da vareta utilizada ou da caixa-problema	Na presença do manipulador Na ausência do manipulador
Comunicação	Produzir chamado de comida	
Observação	Olhar (cabeça orientada para) o indivíduo que interage com a caixa-problema ou a manipulação da mesma	

2.5 Coleta dos dados sociais

O grupo de macacos-prego foi acompanhado pela pesquisadora e assistente de campo ao longo de suas rotas diárias, durante os meses de janeiro – julho e outubro – novembro/2015, para a coleta de dados sociais, os quais utilizamos para construir as redes sociais do grupo. Para a coleta destes dados realizamos:

(1) Amostragens focais de minuto a minuto por cinco minutos, com um intervalo de no mínimo 5 minutos entre cada amostragem. Em cada amostragem foram registrados a identidade do animal focal, sua atividade (Tabela 4), os indivíduos que se encontravam em contato com o animal focal (e suas atividades) dentro do raio de 1 metro de distância do animal focal (e suas atividades) e aqueles dentro de um raio de 5 metros – medidas de proximidade entre os indivíduos. Devido à grande quantidade de indivíduos do grupo, o que dificultava a localização rápida de um indivíduo específico, a sequência dos indivíduos amostrados durante os focais foi determinada de forma semi-randômica. Gerávamos uma lista em ordem aleatória (sorteio) dos indivíduos a serem amostrados; ao iniciar a coleta, a doutoranda procurava por qualquer um dos cinco primeiros indivíduos da lista; tendo amostrado um deles, a “janela de amostragem” avançava e o primeiro macaco localizado entre os próximos cinco primeiros era então amostrado (C. G. Coelho, 2015);

(2) Todas as ocorrências de catação, coalimentação, vocalização de encontro, cio, cópula, comportamento agonístico e de brincadeira social (Altmann, 1974). Optamos por registrar estas ocorrências pelo fato de interações sociais representaram uma pequena parcela das atividades dos macacos-prego (aproximadamente 17% do tempo de amostragem – Falótico, 2011).

Tabela 4 - Etograma: comportamentos observados na coleta de dados por meio de amostragem Focal e Todas as Ocorrências.

Comportamentos	Descrição	Modificadores
Coalimentação	Indivíduos comendo e/ou bebendo quando em contato e até um metro de distância um do outro	
Catação (<i>grooming</i>)	Inspecionar e limpar o pelo de outro utilizando as mãos ou a boca	Catar Ser catado Autocatação
Agonismo	Balançar o corpo de trás para frente e para os lados, com a boca aberta, mostrando os dentes, podendo correr em direção ao objeto de ataque e usando qualquer parte do seu corpo para agredir	Ameaçar Perseguir Agredir
Brincadeira	Atividade motora aparentemente sem propósito, direcionada a outro indivíduo, onde padrões motores de outros contextos podem ser usados de maneira modificada e em sequência temporal alterada (Bekoff & Byers, 1981). Pode ser acompanhada da “expressão de brincadeira” (Boca relaxada e aberta, testa e sobrancelhas levantadas e orelhas retraídas (Weigel, 1979)). Pode envolver corrida, perseguição, mordidas, tapinhas ou apenas toques.	
Amamentação	Filhote suga mamilo de fêmea adulta	
Monta	Posição de copula dorsoventral, com ou sem penetração	Macho/macho Fêmea/fêmea Macho/fêmea
Corte	Display sexual característico de fêmeas no cio: vocalizações, expressões faciais e toques (Carosi & Visalberghi, 2002)	
Forrageamento	Busca ou manipulação de itens alimentares	Vasculhar folhas/pedras Descascar madeira Cavar com as mãos Bater alimento contra substrato Observar o chão

Ingestão de alimento	Ingerir item alimentar	
Ingestão de água	Ingerir água	
Uso de ferramenta	Utilizar pedras e varetas para acessar alimentos, abrir frutos encapsulados ou como display sexual	Pedra com duas mãos para cavar
		Pedra em uma mão como enxada para cavar
		Pedra com duas mãos para bater em objeto posicionado na superfície
		Pedra com uma mão para bater em objeto posicionado na superfície
		Vareta
		Pedra arremessada para display sexual
Deslocamento	Deslocamento horizontal ou vertical, pelo chão, árvores ou paredões de pedra, em postura quadrúpede, bípede, ou por saltos	
Descanso	Permanecer parado, sentado ou deitado, podendo o animal estar dormindo ou acordado.	
Observação	Olhar fixamente para outro(s) membro(s) do grupo ou olhar ao redor	De coespecífico Do ambiente

2.6 Redes sociais

Com os dados sociais e experimentais coletados nós construímos as redes sociais que utilizamos na análise de nossos dados. Nós construímos dois tipos de redes sociais com os nossos dados sociais, as de associação e as de interação; e dois tipos de redes sociais utilizando os dados experimentais, as de observação e de *scrounging*. Para gerar as redes sociais nós construímos matrizes de adjacência (ou

“sócio-matriz”), as quais contém colunas e linhas que definem indivíduos – os atores; sendo que os dados contidos na matriz descrevem as relações entre estes atores (Sueur, Jacobs, Amblard, Petit, & King, 2011).

As redes de associação construídas foram as redes de coalimentação, proximidade em contato, proximidade a até 1m e proximidade a até 5m. As três redes de proximidade social representam três níveis de tolerância diferentes, sendo que os níveis de proximidade menores requerem maior tolerância entre os indivíduos. Baseados nos dados das amostragens focais, calculamos os índices de associação de proporção simples (*simple ratio association indexes*) entre díades utilizando os dados das amostragens focais; para isso utilizamos o software SOCPROG (H. Whitehead, 2009). Índices de associação de proporção simples estimam a proporção de amostragens instantâneas em que os indivíduos foram vistos juntos, variando de 0 (díades nunca vistas juntas) a 1 (díades sempre vistas juntas). Para cada rede social de proximidade os índices de associação foram calculados e utilizados para construí-las (Figura 9).

Prox0m

Prox1m

Prox5m

Figura 9 - Redes sociais de proximidade (0m, até 1m e até 5m) do Grupo da Jurubeba; N= 43.

Já a coalimentação é um comportamento exige um nível de tolerância que admite a coordenação comportamental em espaço e tempo e permite, desta forma, o aprendizado de maiores detalhes de um comportamento, especialmente em relação à novos comportamentos de forrageamento (C. G. Coelho, 2015). A rede social de coalimentação foi construída com uma matriz que continha a frequência total de episódios de coalimentação entre cada díade, sendo que a matriz de coalimentação é simétrica (Figura 10).

Figura 10 - Rede social de coalimentação do Grupo da Jurubeba; N= 43.

. A rede de interação construída foi a rede de catação. Esta rede é naturalmente assimétrica (direcionada), onde um indivíduo tem o papel de catador e outro tem o papel de catado. A matriz da rede de catação foi construída de modo que o indivíduo na coluna era o catador (ator) do indivíduo da linha (receptor) e os dados contidos na matriz representam a frequência de ocorrência da interação (Figura 11).

Figura 11 - Rede social de catação do Grupo da Jurubeba; N= 43.

As redes de observação e *scrounging* foram construídas de maneira similar à rede de catação. Estas redes também são direcionadas, um indivíduo era o observador/*scrounger* e o outro o observado/*scrounged*. Construímos redes de observação com o observador a três distâncias diferentes do manipulador: em contato, a até 1m e a até 5m; durante a transcrição dos dados experimentais pudemos anotar a observação de manipulações bem-sucedidas e malsucedidas, desta forma, utilizaremos em algumas análises (ver capítulo 3) a quantidade total de observações e em algumas apenas observações de manipulações bem-sucedidas – a escolha vai depender do objetivo da análise. Nós obtivemos diferentes frequências de observação para cada tarefa solucionada nos experimentos, desta forma temos 3 redes de observação para a Etapa 1 da Caixa de Alimentos, mais 3 para a Etapa 1 da Caixa de Suco e outras 3 para a Etapa 2 da Caixa de Suco (Figura 12).

Figura 12 - Redes sociais de observação (0m, até 1m e até 5m) de CAE1, CSE1 e CSE2; N= 43.

No caso das redes de *scrounging*, as construímos utilizando duas medidas diferentes: *scrounging* na presença do manipulador (receptor do *scrounging/scrounged*) e o *scrounging* total (somando os episódios de *scrounging* na presença e ausência do manipulador). O *scrounging* realizado na presença do manipulador representa um alto nível de tolerância entre os indivíduos. O software UCINET 6.0 (Borgatti, Everett, & Freeman, 2002) foi utilizado para construir as redes de coalimentação, catação, observação e *scrounging* (Figura 13).

Figura 13 - Redes sociais de *scrounging* (geral e na presença do manipulador) de CAE1, CSE1 e CSE2; N= 43.

CAPÍTULO 3:

IDENTIFICANDO A APRENDIZAGEM SOCIAL

3.1 Introdução

Um dos desafios de estudos que se propõem a estudar a aprendizagem social é identificar sua ocorrência, que não pode ser deduzida por observação casual (W. Hoppitt & Laland, 2013). Uma abordagem matemática bastante utilizada em estudos de tradições humanas e presente em estudos teóricos de aprendizagem socialmente mediada em animais (vide Reader, 2004, para uma revisão) é a de análise de curvas de difusão (*Diffusion Curve Analysis*). Nesta abordagem o formato da curva de difusão era utilizado para inferir se a transmissão social era responsável pela difusão de um traço comportamental: uma curva de difusão com o formato em R indicava que a aprendizagem era associal, já uma curva com o formato em S indicava que a aprendizagem era social (W. Hoppitt & Laland, 2013). Diversos estudos, contudo, têm alertado para o fato de que essa abordagem analítica pode gerar falsos positivos e falsos negativos (W. Hoppitt, Boogert, & Laland, 2010a).

Uma abordagem recente - que empregamos neste estudo, proposta por Franz e Nunn (2009) e refinada por Hoppitt, Boogert e Laland (2010a), incorpora a complexidade social na qual os animais vivem e na qual a aprendizagem ocorre é a *Network-Based Diffusion Analysis*. Esta abordagem tem como principais pressupostos que as oportunidades de aprendizagem sociais são limitadas por uma rede social e que a probabilidade de aprendizagem a partir de um indivíduo qualificado é ditada pela força de ligação entre eles (Franz & Nunn, 2009). Ou seja, indivíduos que são intimamente associados são mais propensos a aprender um com o outro, do que com indivíduos com os quais tenham menor associação (Coussi-Korbel & Fragazy, 1995).

Os principais dados necessários para realizar a NBDA são a ordem ou tempo em que os indivíduos adquiriram o novo comportamento (i.e., quando solucionaram a tarefa) e uma rede social que descreva padrões de associação, proximidade, interação ou observação entre os indivíduos. Quando utilizamos redes de associação, supomos que indivíduos podem aprender um com o outro enquanto estão se associando, no nosso caso, em coalimentação; com as redes de proximidade - que englobam outras redes de associação, assumimos que indivíduos que estão espacialmente próximos com frequência vão aprender um com o outro mais facilmente que indivíduos espacialmente separados; nas redes de interação, julgamos que um padrão de interação pode ser preditor da taxa em que indivíduos aprendem um com o outro; e as redes de observação, que utilizam dados coletados durante a difusão do

comportamento, são uma maneira direta e poderosa de detectar e quantificar a transmissão social (W. J. E. Hoppitt, no prelo).

A NBDA proposta por Franz e Nunn (2009) era composta de dois modelos, um de aprendizagem associal, que assume que os indivíduos aprendem probabilisticamente independentemente de suas conexões sociais, e um de aprendizagem social, que assume que os indivíduos aprendem uns com os outros baseados na força da conexão entre eles. Na NBDA original a taxa de aprendizado do indivíduo era considerada como a mesma para todos os indivíduos, no caso do modelo de aprendizado associal, ou dependente da força de conexão entre os indivíduos, no modelo de aprendizado social. Já nas versões mais recentes da NBDA, refinadas por Hoppitt, Boogert e Laland (2010a), a taxa de aprendizado do indivíduo para o modelo de aprendizagem associal é baseada somente em variáveis individuais (e.g., sexo, idade, status social), e o modelo de aprendizagem social é modificado e combina as variáveis individuais com a força da conexão entre os indivíduos (rede social), passando a ser considerado um modelo de aprendizagem social e associal. Ambos os modelos são comparados com os dados observados de difusão do comportamento e métodos de máxima verossimilhança são utilizados para determinar a qual modelo os dados de difusão se ajustam melhor. O melhor ajuste e sua representatividade para os dados de difusão é identificado com o Critério de Informações Akaike (AIC) e o Peso de Akaike, respectivamente (Akaike, 1998) - um melhor ajuste para um dos modelos só pode ser identificado se a diferença entre o valor AIC deles é de pelo menos dois.

A NBDA tem sido usada em diversos estudos recentes sobre a aprendizagem social de animais não-humanos tanto em situações de cativeiro/laboratório (peixes: Atton, Hoppitt, Webster, Galef, & Laland, 2012; Webster, Atton, Hoppitt, & Laland, 2013 aves: Boogert, Nightingale, Hoppitt, & Laland, 2014, chimpanzés: Kendal et al., 2015; Watson et al., 2017) como de vida livre (chimpanzés: Hobaiter, Poisot, Zuberbühler, Hoppitt, & Gruber, 2014; lêmures: (R. L. Kendal, Custance, et al., 2010), Schnoell & Fichtel, 2012; aves: Aplin et al., 2012, 2015; Jones, Aplin, Devost, & Morand-Ferron, 2017; baleias: Allen, Weinrich, Hoppitt, & Rendell, 2013). Apesar de alguns estudos com grupos cativos (*Cebus apella*; Custance, Whiten, & Fredman, 1999; Dindo, Whiten, & de Waal, 2009; Crast, Hardy, & Frigaszy, 2010) e em semi-liberdade (*Sapajus spp.*; Coelho et al., 2015) de macacos-prego terem demonstrado que estes animais são capazes de aprender socialmente, ao nosso conhecimento, o

único estudo que já utilizou a NBDA para identificar a aprendizagem social em macacos-prego em vida livre foi o de Coelho (2015), o qual foi realizado utilizando uma caixa-problema com dois grupos de macacos-prego da Serra da Capivara.

3.2 Metodologia – Os parâmetros utilizados em nossa análise

3.2.1 Dados de difusão

A NBDA pode ser informada por dois tipos de dados a respeito da difusão do comportamento entre os indivíduos: a ordem de aquisição e o tempo de aquisição de cada indivíduo - Order of Acquisition Diffusion-Analysis ou OADA e Time of Acquisition Diffusion-Analysis ou TADA. Estes dados informam ao modelo quando um indivíduo passou do estado ingênuo para o estado informado. A TADA é mais sensível a um número pequeno de indivíduos e variáveis que não conseguimos controlar (monopolização da tarefa, *scrounging*, efeitos do *ranking* hierárquico), por isso decidimos utilizar a OADA, que não é tão afetada por estes aspectos (W. Hoppitt et al., 2010a).

3.2.2 Redes sociais utilizadas

Boogert et al. (2014) ressaltaram que é importante utilizar mais de uma rede social para investigar a difusão de um comportamento por um grupo. Devemos avaliar que contextos sociais podem auxiliar na difusão de um comportamento em particular (C. G. Coelho, 2015). Nós utilizamos, para realizar a NBDA de cada etapa de cada experimento, as redes sociais obtidas a partir dos dados sociais: coalimentação, catação, proximidade a 0m (prox 0m), proximidade a até 1m (prox 1m), proximidade a até 5m (prox 5m); e as redes obtidas a partir dados experimentais: observação a 0m (obs 0m), observação a até 1m (obs 1m), observação a até 5m (obs 5m), *scrounging* na presença do manipulador (*scrounging* presença) e *scrounging* geral.

Pelo fato da NBDA ser uma análise sensível a muitos valores nulos, construímos redes sociais utilizando apenas os indivíduos que solucionaram a tarefa. Como cada tarefa foi solucionada por um grupo de indivíduos diferentes, as redes sociais utilizadas são diferentes para cada uma. No caso das redes obtidas a partir dos dados experimentais, usamos os dados obtidos até o momento em que o último

indivíduo solucionou cada etapa de cada uma das caixas-problema, desta forma, construímos redes de observação e *scrounging* diferentes para cada tarefa solucionada.

3.2.3 Variáveis individuais

Utilizamos três variáveis de nível individual para informar o modelo associal para garantir que a taxa de difusão do comportamento foi consequência das oportunidades de aprendizagem social e não um artefato de variações de nível individual. As variáveis utilizadas foram: categoria hierárquica, chances de solucionar a tarefa (frequência de aproximação - 0m - da caixa antes de solucionar a tarefa) e frequência que cada indivíduo solucionou a tarefa (até o momento em que o último indivíduo solucionou). Utilizamos estas variáveis porque a categoria hierárquica pode influenciar na difusão de um comportamento (e.g. a monopolização da caixa-problema por indivíduos dominantes). Indivíduos subordinados – eventualmente informados – podem não se aproximar da caixa-problema na presença de dominantes, o que pode diminuir a velocidade da difusão, levando a erros na identificação da aprendizagem social (C. G. Coelho, 2015) (Apêndice C).

3.3 Resultados

3.3.1 Caixa de Alimentos – Etapa 1

Nesta etapa 12 indivíduos solucionaram a tarefa do Estágio 1 (puxar a haste superior): 11 machos adultos e 2 fêmeas adultas. Estes indivíduos realizaram, 1720 manipulações bem-sucedidas da haste superior até o momento em que o último indivíduo (DUN) solucionou a tarefa pela primeira vez.

Ao realizarmos a NBDA, utilizando as variáveis de nível individual (Tabela 5), não encontramos evidências de aprendizagem social para nenhuma rede social informada ao modelo. Ao contrário, a análise encontrou evidências de que a aprendizagem associal foi responsável pela difusão da resolução da tarefa. Quando o modelo social foi informado com as redes de observação à 0m e até 1m e com as redes de *scrounging*, a NBDA encontrou um melhor ajuste para o modelo de aprendizagem puramente associal. Quando o modelo social foi informado com as redes de observação até 5m e com as redes sociais (catação, coalimentação e

proximidades), a NBDA não entrou um ajuste significativamente melhor para um dos modelos (puramente associal ou social e associal) (Tabela 6). Além disso, o modelo puramente social explicou ao menos 68% (peso de Akaike) da difusão da tarefa de CAE1 para todas as redes informadas.

Tabela 5 - Ordem de difusão do comportamento de CAE1 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.

Indivíduos	Ordem de difusão	Categoria hierárquica	Freq. de contato com a caixa antes de solucionar	Freq. de manipulações bem-sucedidas até que o último indivíduo solucionasse
CHI	1	Mediano	2	4
TIR	2	Mediano	1	160
PAN	3	Dominante	6	497
BAR	4	Dominante	3	487
CHO	5	Dominante	4	1
TOP	6	Mediano	9	54
PEL	7	Subordinado	3	18
BOL	8	Dominante	23	177
ELV	9	Dominante	30	219
LOI	10	Dominante	44	1
CUR	11	Subordinado	9	101
DUN	12	Subordinado	11	1

Tabela 6 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 1 da Caixa de Alimentos. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de *scrounging*.

CAE1	Redes	Modelo puramente associal		Modelo social e associal	
		AIC	PAkaike	AIC	PAkaike
Redes Sociais	Coalimentação	39,97	0,69	41,62	0,31
	Catação	39,97	0,71	41,77	0,29
	Prox 0m	39,97	0,68	41,44	0,32
	Prox 1m	39,97	0,68	41,52	0,32
	Prox 5m	39,97	0,70	41,68	0,30
Redes de Observação	Obs 0m	39,97*	0,75	42,16	0,25
	Obs 1m	39,97*	0,75	42,15	0,25
	Obs 5m	39,97	0,70	41,71	0,30
Redes de <i>Scrounging</i>	<i>Scrounging</i> Presença	39,97*	0,76	42,24	0,24
	<i>Scrounging</i> Geral	39,97*	0,75	42,21	0,75

* indica um melhor encaixe de um modelo quando comparado ao outro (diferença de AIC de pelos menos 2 pontos). PAkaike (peso de Akaike) mostra a porcentagem da difusão que é descrita por cada modelo.

3.3.2 Caixa de Suco

3.3.2.1 Etapa 1

Nesta etapa, 11 machos adultos, 1 fêmea adulta e 5 machos juvenis solucionaram a tarefa do CSE1 (17 indivíduos). Até o momento em que o último indivíduo (PEN) solucionou a tarefa, os indivíduos realizaram no total 2455 manipulações bem-sucedidas da caixa problema (Tabela 7).

Tabela 7 - Ordem de difusão do comportamento de CSE1 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.

Indivíduos	Ordem de difusão	Categoria hierárquica	Freq. de contato com a caixa antes de solucionar	Freq. de manipulações bem-sucedidas até que o último indivíduo solucionasse
ELV	1	Dominante	2	252
MIN	2	Subordinado	1	66
CHO	3	Dominante	4	73
BAR	4	Dominante	2	213
BOL	5	Dominante	3	90
TIR	6	Mediano	2	400
COS	7	Mediano	4	178
PAN	8	Dominante	2	483
LOI	9	Dominante	3	225
PEL	10	Subordinado	2	135
CUR	11	Subordinado	2	7
MAG	12	Mediano	9	261
DES	13	Subordinado	3	8
RIS	14	Mediano	11	40
DUN	15	Subordinado	2	4
DUE	16	Subordinado	15	19
PEN	17	Dominante	18	1

Assim como para o CAE1, a NBDA não encontrou evidências de aprendizagem social para nenhuma rede social informada ao modelo. A análise encontrou evidências, porém, de que a aprendizagem associal foi responsável pela difusão quando o modelo social foi informado com a rede de proximidade social a 5m, com as

redes de observação e com a rede de *scrounging* na presença do manipulador. Já quando o modelo social foi informado com a rede de *scrounging* geral e com as redes sociais (catação, coalimentação e proximidades a 0 e 1m), a NBDA não entrou um encaixe significativamente melhor para um dos modelos (puramente associal ou social e associal) (Tabela 8). O modelo puramente associal explicou, em geral, a maior porcentagem da difusão do comportamento nesta tarefa (ao menos 63% - com exceção do modelo social informado pela rede de catação, pois não ocorreu catação entre os indivíduos que solucionaram a tarefa).

Tabela 8 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 1 da Caixa de Suco. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de *scrounging*.

CSE1	Redes	Modelo puramente associal		Modelo social e associal	
		AIC	PAkaike	AIC	PAkaike
Redes Sociais	Coalimentação	67,01	0,72	68,94	0,28
	Catação	0	0,5	0	0,5
	Prox 0m	67,01	0,69	65,36	0,31
	Prox 1m	67,01	0,63	68,03	0,37
	Prox 5m	67,01*	0,73	69,02	0,27
Redes de Observação	Obs 0m	67,01*	0,72	70,37	0,28
	Obs 1m	67,01*	0,86	70,57	0,14
	Obs 5m	67,01*	0,90	71,44	0,10
Redes de <i>Scrounging</i>	<i>Scrounging</i> Presença	67,01*	0,73	69,02	0,27
	<i>Scrounging</i> Geral	67,01	0,68	68,54	0,32

* indica um melhor encaixe de um modelo quando comparado ao outro (diferença de AIC de pelos menos 2 pontos). PAkaike (peso de Akaike) mostra a porcentagem da difusão que é descrita por cada modelo.

3.3.2.2 Etapa 2

Na Etapa 2, 15 dos 17 indivíduos que solucionaram a tarefa de CSE1, solucionaram a nova, mais complexa e mais eficiente tarefa, CSE2: 10 machos adultos e 5 machos juvenis. Eles realizaram 103 manipulações bem-sucedidas da

tarefa de CSE2 da caixa problema – até o momento em que o último indivíduo (CUR) solucionou a tarefa (Tabela 9).

Tabela 9 - Ordem de difusão do comportamento de CSE2 e as variáveis de nível individual utilizadas na NBDA.

Indivíduos	Ordem de aprendizado	Categoria hierárquica	Número de vezes que se aproximou da caixa (1m) antes de solucionar	Freq. manipulações bem-sucedidas até que o último indivíduo solucionasse
BOL	1	Dominante	1	25
CHO	2	Dominante	4	4
TIR	3	Mediano	1	3
PEN	4	Dominante	5	6
ELV	5	Dominante	1	13
RIS	6	Mediano	2	1
PAN	7	Dominante	2	27
LOI	8	Dominante	6	8
DUE	9	Subordinado	11	5
BAR	10	Dominante	2	6
MAG	11	Mediano	3	1
MIN	12	Subordinado	9	1
PEL	13	Subordinado	1	1
DUN	14	Subordinado	4	1
CUR	15	Subordinado	11	1

Ao realizarmos a análise (NBDA) para identificar a aprendizagem social, encontramos fortes evidências de aprendizagem social para três redes informadas ao modelo (Tabela 10). Quando o modelo social foi informado com a rede de proximidade social a 0m (Figura 14) e com as redes de observação a 0m (Figura 15) e até 1m (Figura 16), a NBDA encontrou um melhor encaixe para o modelo de aprendizagem social e associal. Estas redes explicaram 88%, 89% e 83%, respectivamente, da difusão do comportamento, quando comparados ao modelo puramente associal para cada uma das redes. Quando o modelo social foi informado com as redes de *scrounging*, rede de observação até 5m e com as redes sociais (catação, coalimentação e proximidades a 1 e 5m), a NBDA não entrou um encaixe

significativamente melhor para um dos modelos (puramente associal ou social e associal).

Tabela 10 - Resultados da NBDA para a tarefa do Estágio 2 da Caixa de Suco. O modelo social foi informado pelas redes sociais de coalimentação, catação, proximidades, pelas redes de observação e pelas redes de *scrounging*.

CSE2	Redes	Modelo puramente associal		Modelo social e associal	
		AIC	Akaike	AIC	Akaike
Redes Sociais	Coalimentação	55,80	0,69	57,43	0,31
	Catação	0	0,5	0	0,5
	Prox 0m	55,80	0,12	51,80*	0,88
	Prox 1m	55,80	0,54	56,15	0,46
	Prox 5m	55,80	0,68	57,34	0,32
Redes de Observação	Obs 0m	55,80	0,11	51,56*	0,89
	Obs 1m	55,80	0,17	52,61*	0,83
	Obs 5m	55,80	0,48	55,66	0,52
Redes de <i>Scrounging</i>	<i>Scrounging</i> Presença	55,80	0,64	56,99	0,36
	<i>Scrounging</i> Geral	55,80	0,50	55,77	0,50

* indica um melhor encaixe de um modelo quando comparado ao outro (diferença de AIC de pelos menos 2 pontos). PAkaike (peso de Akaike) mostra a porcentagem da difusão que é descrita por cada modelo.

Figura 14 - Rede proximidade à 0m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.

Figura 15 - Rede observação à 0m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.

Figura 16 - Rede observação à 1m dos indivíduos que solucionaram CSE2 (N = 15). A cor e o tamanho das esferas representam a ordem de aquisição do comportamento: mais escura e maior = primeiro, mais clara e menor = último.

Como encontramos resultados positivos para a aprendizagem social para mais de uma rede social utilizamos o teste QAP Correlation do UCINET, para verificar se existe correlação entre as redes sociais: Prox 0m X Obs 0m, Prox 0m X Obs 1m e Obs 0m X Obs 1m. Encontramos correlação significativa e forte ($r = +0,86$, $p < 0,01$) entre as redes de Obs 0m e Obs 1m como o esperado, já que a rede de observação a até 1m engloba a rede de observação a 0m. Contudo, não encontramos correlação significativa entre as redes de observação e a rede de proximidade a 0m (Obs 0m, $p = 0,08$; Obs 1m, $p = 0,07$).

3.4 Discussão

Investigamos a ocorrência de aprendizagem social em três tarefas de nossos experimentos utilizando a *Network-Based Diffusion Analysis*. A primeira tarefa investigada foi a do Estágio 1 da Caixa-problema de Alimentos - único estágio solucionado nesta caixa-problema, onde os macacos-prego tinham que puxar a haste superior da caixa-problema para receber a recompensa de baixo valor. Nós não encontramos evidências de que os macacos-prego aprenderam a solucionar essa

tarefa socialmente. Ao contrário, quando o modelo foi informado com as redes de observação a 0m e até 1m e redes de *scrounging* a NBDA indicou que a aprendizagem puramente associal foi responsável pela difusão do comportamento, ou seja, a análise indicou que os indivíduos não utilizaram as informações socialmente disponíveis para aprender a solucionar esta tarefa.

A segunda tarefa que disponibilizamos aos macacos foi a do Estágio 1 da Caixa-problema de Suco, onde os indivíduos utilizaram uma vareta para conseguir acesso ao suco (molhando a vareta no suco e a lambendo). Também não encontramos evidências da utilização de informações sociais para solucionar essa tarefa. Quando a NBDA foi informada pelas redes de observação, rede de proximidade a 5m e rede de *scrounging* na presença do manipulador, a análise indicou um melhor encaixe para o modelo de aprendizagem puramente associal. Este resultado já era esperado, considerando que o uso de varetas como sonda pertence ao repertório comportamental destes macacos-prego (Falótico & Ottoni, 2014; Mannu & Ottoni, 2009), desta forma, os indivíduos não precisaram aprender a utilizar a vareta, apenas adaptar o seu uso para o contexto da caixa-problema.

A terceira tarefa investigada nesse capítulo foi a do Estágio 2 da Caixa-problema de Suco, onde, após aprender a tarefa do Estágio 1, os indivíduos usaram uma vareta para girar e retirar a tampa da caixa-problema e ter acesso a todo o suco e a amendoins. Ao realizarmos a NBDA encontramos evidências de que a transmissão social de informação ocorreu. Quando o modelo social foi informado com a rede de proximidade a 0m e as redes de observação a 0 e até 1m a NBDA encontrou um melhor encaixe da difusão para o modelo de aprendizagem social e associal.

Os resultados obtidos com as redes de observação, assim como aqueles obtidos por Coelho (2015) para este mesmo grupo e os de Dindo et al. (2009) e Crast et al. (2010) para macacos-prego cativos, nos mostram que macacos-prego são capazes de adquirir novos comportamentos por observação de um coespecífico (aprendizagem observacional). No estudo de Coelho (2015) a aprendizagem por observação ocorreu entre 0 e 5m de distância do manipulador da caixa-problema, mas não de 5 a 10m, evidenciando que a distância entre o observador e o manipulador foi um fator importante para que o aprendizado ocorresse; em nosso experimento eliminamos a análise da distância entre 5 e 10m e focamos em distância mais próximas: 0m, até 1m e até 5m do manipulador. Ao encontrar a aprendizagem social para observações que ocorreram em contato e a até 1m metro do manipulador, mas

não a até 5 metros, ressaltamos que a observação próxima pode ser importante para o aprendizado de novos comportamentos manipulatórios.

Também encontramos, contudo, a ocorrência de aprendizagem social para a rede de proximidade a 0m e como não há correlação desta com as redes de observação próxima, podemos concluir que a alta proximidade social não funcionou como um agente facilitador da observação. Este resultado nos sugere que a observação não era necessária para a aprendizagem do comportamento de girar a vareta para abrir a tampa da caixa-problema, a alta proximidade social entre os indivíduos foi o suficiente para que o aprendizado ocorresse, possivelmente por meio de mecanismos como o realce de estímulo/local. É importante ressaltar, porém, que o uso de redes sociais de proximidade é uma maneira indireta de verificar a ocorrência de aprendizagem social (Hoppitt, no prelo). Já que no nosso caso a coleta de dados de proximidade não ocorreu durante o experimento, sendo os dados de observação uma medida direta e mais confiável de identificar a aprendizagem quando podemos controlar e monitorar o comportamento a ser aprendido (W. J. E. Hoppitt, no prelo). As redes sociais de associação (proximidade e coalimentação) são mais relevantes para, caso encontradas, supor como a estrutura social e as ligações entre indivíduos modela a aprendizagem social em situações não experimentais, as quais são difíceis de identificar e acompanhar em animais em vida livre (W. J. E. Hoppitt, no prelo). Os resultados positivos tanto das redes de observação próxima quanto da rede de proximidade nos mostra que a tolerância, assim como apontado por Coelho (2015), possui uma função importante na ocorrência de oportunidades da aprendizagem social em macacos-prego.

O uso da vareta como alavanca para girar a tampa da caixa-problema, retirá-la e ter acesso a uma recompensa melhor se constrói, como um aprimoramento, a partir do uso da vareta como sonda (obter a recompensa ao lamber a vareta inserida na caixa-problema). O resultado positivo para CSE2 nos mostra que os macacos-prego são capazes de adquirir, através da aprendizagem social, técnicas mais complexas e eficientes de uso de ferramentas. Isso somado com o aprendizado observacional, nos permite inferir que estes macacos-prego possuem a capacidade de reconhecer que um comportamento sendo produzido por outro indivíduo é mais eficiente que o próprio, e a flexibilidade para mudar para este comportamento alternativo.

Como obtivemos resultados positivos para a ocorrência de aprendizagem social pudemos abordar, no Capítulo 4, o segundo objetivo deste estudo: investigar os vieses de transmissão social utilizamos pelos macacos-prego para aprender socialmente. Por termos encontrado a aprendizagem social de um aprimoramento de técnica podemos averiguar, no Capítulo 5, nosso terceiro objetivo: examinar a influência de oito fatores - 4 cognitivos e 4 sociais - na difusão de novos comportamentos e, com base na literatura, argumentar como esses fatores afetariam o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples por macacos-prego.

CAPÍTULO 4:

VIÉSES DE TRANSMISSÃO SOCIAL

4.1 Introdução

Até recentemente a aprendizagem social era amplamente considerada como inerentemente adaptativa: os indivíduos estariam se beneficiando ao copiar outros, evitando os custos de tentativa e erro e adquirindo, mais rapidamente, informações importantes (W. Hoppitt & Laland, 2013). Atualmente entende-se que essa visão é muito simplista e que copiar os outros não é necessariamente uma receita para o sucesso, já que a informação adquirida pode estar desatualizada, ser enganosa ou inapropriada (Rendell et al., 2010).

A aprendizagem social é vantajosa quando sua frequência entre os indivíduos é baixa (Rendell et al., 2010). Desta maneira, a informação é adquirida primariamente de indivíduos que a adquiriram associalmente, ao explorar o ambiente (Boyd & Richerson, 1985; Giraldeau, Valone, & Templeton, 2002). A aprendizagem social se torna desvantajosa quando sua frequência aumenta e os indivíduos copiam outros copiadores (Rendell et al., 2010). Assim, para que a aprendizagem social seja adaptativa, os indivíduos devem utilizá-la seletivamente e explorar o ambiente através da aprendizagem associal em alguns momentos (Galef, 1995).

Segundo Hoppitt e Laland (2013), a seleção natural provavelmente favoreceu a existência de regras adaptativas específicas que ditam o contexto em que indivíduos devem utilizar a informação provida de coespecíficos⁴. Coussi-Korbel e Frigaszy (1995) introduziram o conceito de aprendizagem social direcionada, onde a identidade e características do demonstrador (manipulador) e observador, como o *ranking* hierárquico, idade, sexo, padrões de associação e outras, afetam a probabilidade da aprendizagem social. As regras e características que influenciam a utilização da aprendizagem social podem ser chamadas de “vieses de transmissão social” (Boyd & Richerson, 1985; Henrich & McElreath, 2003; Richerson & Boyd, 2005) ou “estratégias de aprendizagem social” (Laland, 2004; R. L. Kendal, Coolen, van Bergen, & Laland, 2005; R. L. Kendal et al., 2009).

Os vieses de transmissão social podem ser classificados em:

- Viés baseado em conteúdo - que se refere a cenários em que um indivíduo aprende socialmente um comportamento por que o

⁴ É importante ressaltar que os animais podem utilizar as regras (vieses e estratégias) de forma inconsciente (W. Hoppitt & Laland, 2013).

comportamento em si fornece uma vantagem adaptativa (Richerson e Boyd, 2005);

- Viés baseado em frequência – que se refere à aprendizagem social de um comportamento baseado na sua raridade ou no quanto é comum na população, p.ex. copiar a maioria, copiar o comportamento incomum (Richerson & Boyd, 2005);
- Viés baseado em modelo – que se refere à aprendizagem social de um comportamento baseado nos atributos observáveis do indivíduo demonstrando (exibindo) o comportamento, p.ex. copiar indivíduos mais velhos, copiar parentes, copiar amigos, copiar indivíduos bem-sucedidos (Richerson & Boyd, 2005);
- Viés baseado em estado – que se refere à aprendizagem social dependente do estado do indivíduo que está aprendendo, p.ex. copiar se incerto, copiar se insatisfeito (Rendell et al., 2010).

Em nosso estudo, exploramos o viés baseado em estado, abordando a estratégia “copiar quando subordinado”, e o viés baseado em modelo, com as estratégias “copiar indivíduos mais velhos”, “copiar amigos” e três variantes da estratégia “copiar indivíduos bem-sucedidos” (ver abaixo). Para investigar quais estratégias foram utilizadas pelos indivíduos durante a Etapa 2 do experimento com a Caixa de Suco usamos os dados de observação e manipulação obtidos durante os 10 primeiros dias desta etapa e as redes sociais obtidas a partir dos dados sociais e experimentais. Para avaliar cada estratégia, utilizamos conjuntos de dados e métodos de análise distintos; abaixo descrevemos cada estratégia, suas análises e resultados.

Devido ao nosso desenho experimental da caixa-problema de suco não podemos avaliar a ocorrência de imitação e emulação. Esta caixa-problema não exigia ações sequenciais ou bem definidas para a retirada da tampa – os indivíduos inseriam a vareta e a moviam erraticamente, sem um padrão definido, e eventualmente giravam a tampa na direção correta. Com isso, não conseguimos analisar em detalhe cada movimento realizado por cada manipulador, quais movimentos foram observados, efetivamente, pelo observador e quais movimentos esse observador realizou quando manipulou e solucionou a tarefa da caixa-problema. Desta forma, não podemos dizer que os indivíduos “copiaram” outro, como descrito por Laland (2004). Nós iremos

avaliar o uso das estratégias baseados apenas na observação realizada/recebida pelos indivíduos.

4.2 Viéses de transmissão social e resultados

4.2.1 Transmissão social com viés de estado

4.2.1.1 Observar quando subordinado

A estratégia “copiar quando subordinado” é uma estratégia com viés de transmissão baseada no estado do indivíduo – no caso, pertencer à categoria hierárquica de indivíduos subordinados. Esta estratégia foi proposta por Kendal et al. (2015), em um estudo realizado com chimpanzés, onde os autores encontraram que indivíduos subordinados e medianos utilizaram mais as informações sociais (observáveis) para aprender a solucionar a caixa-problema do que indivíduos dominantes.

Para investigar esta estratégia utilizamos as categorias hierárquicas dos indivíduos: dominantes, medianos e subordinados. Ou seja, não utilizamos cada díade (observador – observado) para determinar o dominante e o subordinado. Nós investigamos se, quando ingênuos, os indivíduos subordinados observavam (1m) mais frequentemente manipulações do que os indivíduos dominantes.

Realizamos uma análise utilizando o Modelo Linear Generalizado (GZLM), no qual a variável dependente era a “Taxa de observação realizada quando ingênuo” (frequência de observações realizadas/oportunidades de observação); idade, sexo e categoria hierárquica foram utilizados como fatores no modelo; e o tempo (s) que os indivíduos passaram próximos à caixa (1m) foi utilizado como *offset*⁵, para controlar para a monopolização da caixa-problema. Encontramos que o sexo (Wald Chi-Square = 28,9; $p < 0,001$) e a categoria hierárquica (Wald Chi-Square = 29,1; $p < 0,001$) como efeitos principais e a interação entre estes fatores (Wald Chi-Square = 8,8; $p = 0,12$) são preditores significativos da taxa de observação. Como encontramos que a interação entre os fatores é um preditor significativo, não podemos analisar cada fator separadamente. Para identificar quais categorias observaram mais realizamos um teste *posthoc* Bonferroni e encontramos que os machos subordinados e medianos

⁵ Um preditor “estrutural”, que se relaciona diretamente com a variável dependente.

observam mais do que os machos dominantes e que fêmeas, em geral (mesmo as dominantes), observam mais do que os machos dominantes. Não encontramos diferença na taxa de observação entre machos subordinados e medianos, entre estes e nenhuma categoria de fêmeas e entre as fêmeas em si.

Estes resultados nos permitem inferir que – ao comparar as categorias hierárquicas – ao menos os machos do grupo estudado utilizaram a estratégia “observar quando subordinado”. Desta forma, podemos supor que assim como os chimpanzés do estudo de Kendal et al. (2015), os machos de macacos-prego estudados utilizam a estratégia “copiar quando subordinado” para escolher quando aprender socialmente.

4.2.2 Transmissão social com viés de modelo

4.2.2.1 Observar “amigos”

Quando Laland (2004) propôs a estratégia “copiar de amigos”, uma forma de transmissão social com viés baseado no modelo, ele utilizou a definição de Trivers (1971) que diz que “amigos” são indivíduos que trocam atos altruísticos. Como atos altruísticos (p. ex., entregar alimento para outro indivíduo) são difíceis de serem observados, neste estudo consideramos como “amigos” indivíduos socialmente próximos uns dos outros e indivíduos que se associavam.

O uso dessa estratégia pode refletir apenas o fato de que indivíduos “amigos” são mais tolerantes uns com os outros e passam mais tempo na presença um do outro. Esta proximidade poderia facilitar o aprendizado (realce de estímulo/observação) entre estes indivíduos, quando comparado com indivíduos socialmente distantes (W. Hoppitt & Laland, 2013). O uso desta estratégia foi observado em peixes (Swaney, Kendal, Capon, Brown, & Laland, 2001; Griffiths, 2003).

Para investigar se os macacos utilizaram esta estratégia, correlacionamos as redes de proximidade a 0 e até 1m, rede de coalimentação e rede de catação com a rede de observação a 1m (ver Capítulo 2 para representações gráficas de cada rede social). Realizamos a correlação no programa Ucinet 6, utilizando a QAP correlation. Encontramos que todas as correlações com a rede de observação a 1m foram significativas, porém todas foram correlações fracas (coalimentação: Pearson=+0,087, $p=0,0067$; catação: Pearson=+0,1255, $p=0,0081$; proximidade a 0m: Pearson=+0,0858, $p=0,0016$; proximidade até 1m: Pearson=+0,0895, $p=0,0028$).

Estes resultados nos permitem inferir que os macacos-prego observaram mais os indivíduos com os quais eles eram socialmente próximos (redes de proximidade e coalimentação) ou com os quais eles se associavam (rede de catação). Em conjunto as 4 redes sociais, contudo, explicam apenas 6% (calculado utilizando a MR-QAP *Matrix Multiple Regression*) da variação encontrada na taxa de observação. Isto nos mostra que outras variáveis, que não a proximidade social ou associação são mais relevantes para a escolha do alvo de observação.

4.2.2.2 Observar indivíduos mais velhos

Essa estratégia foi proposta por Kirkpatrick e Dugatkin (1994), utilizando análise teóricas baseadas em relatos da aprendizagem social na escolha de parceiros por fêmeas de peixes – peixes mais novos copiam a escolha de parceiros de peixes mais velhos (Dugatkin & Godin, 1993). Mais recentemente observou-se, também, em outras espécies que indivíduos mais tendem prestar mais atenção em indivíduos mais velhos do que o contrário: pássaros (Kirkpatrick & Dugatkin, 1994; Biondi, Bó, & Vassallo, 2010), chimpanzés (Biro et al., 2003; Biro, Souza, & Matsuzawa, 2006; Horner, Proctor, Bonnie, Whiten, & Waal, 2010) e macacos-prego (*Sapajus spp.*; Coelho et al., 2015) – contudo, nos estudos de Horner et al. e Coelho et al. a classe etária não pode ser separada na análise da categoria hierárquica.

Assim como para a estratégia “observar quando subordinado”, não utilizamos cada díade (observador – observado) para determinar o mais velho e mais novo – não temos essa informação para todos os indivíduos do grupo. Nós separamos os indivíduos em adultos e juvenis. Investigamos se os macacos observam mais frequentemente as manipulações dos indivíduos adultos do que as manipulações dos indivíduos juvenis. Realizamos uma análise utilizando o Modelo Linear Generalizado (GZLM), no qual a variável dependente era a “Taxa de observação recebida” (frequência de observações recebidas/oportunidades de observação); idade e categoria hierárquica foram utilizados como fatores no modelo. Como nenhuma fêmea solucionou a tarefa de CSE2 não incluímos o sexo nesta análise. A proficiência foi utilizada como covariável no modelo, e o tempo (s) que os indivíduos passaram próximos à caixa (1m) foi utilizado como *offset*, para controlar para a monopolização da caixa-problema. Com o teste estatístico encontramos que a proficiência (Wald Chi-Square = 4,643; $p=0,031$) e a categoria hierárquica (Wald Chi-Square = 13,056; $p=0,001$) como efeitos principais são preditores significativos da taxa de observações

recebidas. Ou seja, a classe etária não se mostrou como um fator preditivo da taxa de observação recebida.

Diferentemente dos estudos de Horner et al. (2010) e Coelho et al. (2015) a nossa análise não mostrou interação entre a classe etária e categoria hierárquica – ou proficiência – e pudemos identificar que não houve diferença significativa na taxa de observação recebida entre os indivíduos mais velhos e mais novos. Desta forma, podemos afirmar que, ao contrário do encontrado por Coelho et al. (2015) para macacos-prego e Biro et al. (2003, 2006) e Horner et al. (2010) para chimpanzés, os indivíduos de nosso estudo não utilizaram a estratégia “copiar indivíduos mais velhos”.

4.2.2.3 *Viés baseado no sucesso do modelo*

A estratégia “copiar indivíduos bem-sucedidos” foi formalmente proposta por Laland (2004) e envolve um viés de transmissão baseado no modelo, mais especificamente no sucesso percebido do modelo (W. Hoppitt & Laland, 2013). Segundo Laland (2004), aprender socialmente será mais eficiente se os indivíduos adotarem, desproporcionalmente, o comportamento dos membros mais bem-sucedidos do grupo. Contudo, a definição de ser bem-sucedido pode variar. Em algumas situações o sucesso do indivíduo pode ser avaliado diretamente, ao se monitorar as recompensas recebidas por ele (Schlag, 1998) e então os indivíduos podem vir a utilizar estratégias como “copiar indivíduos proficientes” e “copiar se melhor”. Quando é difícil identificar o sucesso imediato, porém, os indivíduos podem se guiar por dicas indiretas de sucesso como a saúde, o sucesso reprodutivo e o prestígio do outro.

4.2.2.3.1 Observar indivíduos mais proficientes

A atenção seletiva a indivíduos mais proficientes na quebra de frutos encapsulados foi descrita em macacos-prego semi-livres (*Sapajus* spp.; Ottoni, Resende, & Izar, 2005; Coelho et al., 2015). Desta forma, nesta análise utilizamos como “medida” de sucesso dos indivíduos, a sua proficiência (frequência de manipulações bem-sucedidas/frequência total de manipulações). Apesar dos indivíduos obterem o suco ao utilizar a vareta apenas como sonda, sendo de certa forma bem-sucedidos, só consideramos como bem-sucedidos, nesta etapa do experimento, os episódios de manipulação onde os indivíduos retiraram a tampa da caixa-problema.

Para examinar esta estratégia averiguamos se os macacos tendem a observar (1m) mais frequentemente as manipulações de indivíduos mais proficientes (Tabela 11). Para isso utilizamos o GZLM usado na estratégia “observar indivíduos mais velhos”, o qual encontrou que a proficiência e a categoria hierárquica como efeitos principais são preditores significativos da taxa de observações recebidas, mas não a idade (Wald Chi-Square= 0,914; $p=0,339$).

Como a proficiência se mostrou um preditor significativo, realizamos um teste de correlação entre a proficiência e a taxa de observação recebida, o qual mostrou que existe uma correlação significativa positiva e moderada entre elas ($N= 15$; Pearson = 0,618; $p = 0,014$), indicando que os indivíduos que são mais observados também são os mais proficientes (Figura 17). Isso nos permite concluir que os macacos-prego de nosso estudo utilizaram a estratégia “observar indivíduos bem-sucedidos” para aprender a tarefa do CSE2, tendo a capacidade de perceber a proficiência relativa dos indivíduos do grupo, assim como aqueles investigados por Ottoni et al. (2005) e Coelho et al. (2015).

Tabela 11 – Parâmetros utilizados na análise da estratégia de aprendizagem social “Observar indivíduos mais proficientes”.

Indivíduos	Proficiência	Taxa de observação recebida	Categoria Hierárquica
CHO	0,60	1,03	Dominante
BAR	0,56	0,51	Dominante
PEN	0,45	0,75	Dominante
PEL	0,29	0,46	Subordinado
BOL	0,28	0,45	Dominante
LOI	0,26	0,52	Dominante
MIN	0,25	0,94	Subordinado
DUN	0,25	0,29	Subordinado
PAN	0,23	0,37	Dominante
ELV	0,21	0,42	Dominante
CUR	0,13	0,52	Subordinado
MHG	0,13	0,40	Mediano
RIS	0,08	0,19	Mediano
TIR	0,07	0,34	Mediano
DUE	0,07	0,50	Subordinado

Figura 17 - Correlação entre a taxa de observações recebidas e a proficiência.

4.2.2.3.2 Observar se melhor

A estratégia “copiar se melhor” se refere à quando indivíduos modificam seu comportamento – igualando ao demonstrado - se a recompensa do comportamento demonstrado é melhor que a recompensa recebida com seu próprio comportamento (Schlag, 1998). No caso do nosso experimento definimos que o “melhor” a ser observado era o comportamento de girar a vareta em sentido anti-horário e retirar a tampa da caixa-problema, já que este comportamento resultava em uma recompensa melhor. Este comportamento é melhor do que o uso de varetas como sonda, necessário para a tarefa de CSE1.

Para investigar o uso da estratégia “observar se melhor”, comparamos a taxa de observação recebidas (frequência de observações recebidas/oportunidades de observação) durante a Etapa 1, realizadas por indivíduos informados em relação à tarefa de CSE1 com a taxa de observação recebida durante a Etapa 2, realizadas por estes mesmos indivíduos, porém, quando ingênuos com relação à tarefa de CSE2 (comportamento mais complexo e com melhor recompensa). Deste modo pudemos avaliar se a taxa de observação realizada por indivíduos informados em relação à CSE1 foi maior quando os indivíduos se depararam com um comportamento que recebia uma recompensa melhor. Realizamos uma análise utilizando o Teste T pareado e não encontramos diferenças significativas entre as duas situações ($N= 15$; $t= 0,27$; $p= 0,741$) (Figura 18).

Figura 18 – Taxa média de observações recebidas durante a Etapa 1 de indivíduos informados em relação à tarefa de CSE1 e durante a Etapa 2 de indivíduo inocentes em relação à tarefa de CSE2.

A partir dos resultados obtidos, podemos inferir que os macacos-prego não utilizaram a estratégia “observar se melhor”. Ou seja, os indivíduos ingênuos não observaram mais os indivíduos que conseguiam recompensas melhores do que a que eles adquiriam da caixa problema. Isso nos permite supor que estes macacos-prego não foram capazes de diferenciar o valor da recompensa recebida por eles e por coespecíficos, uma capacidade necessária para a utilização desta estratégia (W. Hoppitt & Laland, 2013). Os indivíduos, contudo, aprenderam socialmente uma tarefa mais complexa e eficiente e não se conformaram com a recompensa de menor valor (ver Capítulo 5). Isto nos mostra que estes indivíduos, ingênuos à tarefa de CSE2, foram capazes de reconhecer que o comportamento dos indivíduos informados proporcionava uma recompensa melhor e tiveram a flexibilidade de modificar o seu comportamento para obter esta recompensa. Levando isto em consideração, acreditamos que os indivíduos conseguiram reconhecer os diferentes valores da recompensa, mas não levam este valor em conta quando escolhem observar ou não outros indivíduos. Possivelmente um estudo que consiga observar se os indivíduos estão de fato copiando (imitando/emulando) o comportamento observado poderá avaliar mais precisamente esta estratégia.

4.2.2.3.3 Observar indivíduos dominantes

No contexto de estudo de animais não humanos, a variável mais próxima de prestígio é o ranking hierárquico (Laland, 2004). Desta forma, indivíduos podem tender a observar e copiar mais os indivíduos mais dominantes do grupo, pois eles seriam indivíduos mais bem-sucedidos. Kendal et al. (2015), Boogert et al. (2006) e Horner et al. (2010) encontraram evidências do uso desta estratégia por chimpanzés e Coelho et al. (2015) as encontrou para macacos-prego semi-livres (*Sapajus spp.*).

Da mesma forma que para a estratégia “copiar quando subordinado”, para investigar se os macacos utilizaram a estratégia “observar indivíduos dominantes” utilizamos as categorias hierárquicas dos indivíduos: dominantes, medianos e subordinados. Averiguamos se os macacos tendem a observar mais frequentemente as manipulações de indivíduos dominantes.

Utilizamos o GZLM empregado nas estratégias “observar indivíduos proficientes” e “observar indivíduos mais velhos”. Encontramos neste teste estatístico que a proficiência e a categoria hierárquica (Wald Chi-Square = 13,056; $p=0,001$) são preditores significativos da taxa de observações recebidas. Realizamos um teste *posthoc* Bonferroni para verificar as diferenças entre as categorias hierárquicas e encontramos que os indivíduos subordinados são significativamente mais observados do que os indivíduos dominantes, mas não achamos diferenças entre indivíduos medianos e subordinados ou entre medianos e dominantes. Ao contrário do encontrado por Kendal et al. (2015), Boogert et al. (2006), Horner et al. (2010) e Coelho et al. (2015), nossos resultados nos mostram que os macacos-prego não utilizaram a “observar indivíduos dominantes” durante o nosso experimento, na verdade encontramos o inverso, eles observaram mais os indivíduos subordinados.

A maior taxa de observação recebida por indivíduos subordinados pode ser reflexo de uma maior tolerância por parte destes indivíduos, quando comparados à indivíduos dominantes – que conseguem monopolizar o recurso. Isto pode ter gerado mais oportunidades de observação próxima às manipulações dos indivíduos subordinado.

4.3 Discussão

Os resultados apresentados nesse capítulo indicam que diversos vieses de transmissão social, assim como diversas estratégias, podem ser responsáveis pela aprendizagem social deste grupo de macacos-prego. Nós pudemos investigar apenas dois vieses de transmissão neste estudo – baseado em estado e em modelo, e encontramos evidências do uso de ambos para o aprendizado da tarefa do Estágio 2 da caixa-problema de suco.

Com relação ao viés de transmissão baseado no estado do indivíduo, investigamos a estratégia “copiar se subordinado” e constatamos que, quando ingênuos, os machos subordinados e medianos do grupo observaram mais que os machos dominantes, corroborando o encontrado por Kendal et al. (2015) – os quais propuseram esta estratégia. Por conta do risco de interferência de indivíduos dominantes, o uso de informações sociais parece ser vantajoso para indivíduos subordinados. Os quais podem utilizar as informações adquiridas socialmente para obter o recurso mais rapidamente quando eles têm a chance de interagir com a caixa-problema, ao invés de gastar tempo aprendendo apenas por tentativa-e-erro (associalmente) e correr o risco de ser deslocado por um indivíduo dominante – não obtendo o recurso. Segundo Kendal et al (2015), chimpanzés subordinados e medianos, quando comparados à dominantes, utilizam a informação social e associal de forma estratégica; acreditamos que o mesmo pode ser válido para macacos-prego.

No estudo de Kendal e colaboradores não houve uma diferenciação entre o sexo dos indivíduos, ou seja, tanto machos quando fêmeas subordinados utilizaram mais as informações socialmente disponíveis que os dominantes. Em nosso estudo, encontramos uma diferença na taxa de observação realizada apenas entre machos subordinados/medianos e dominantes. Esse viés sexual, possivelmente, ocorreu porque machos subordinados são menos tolerados por indivíduos dominantes do que fêmeas em geral, tendo menos oportunidades de contato com a caixa-problema e tendo maior necessidade de adquirir informações socialmente.

Sobre os vieses de transmissão baseados em modelo, encontramos que os macacos tendem a observar indivíduos com os quais eles são socialmente mais próximos ou se associam. A proximidade e associação não parecem ser, contudo, as principais motivadoras da escolha do alvo de observação. Encontramos, também, que o sucesso do modelo, no sentido de proficiência, e o baixo *ranking* social como efeitos

principais foram preditores da frequência de observações recebidas por coespecíficos. Nossos resultados mostram que os indivíduos mais proficientes são os mais observados por seus coespecíficos, corroborando o encontrado por Coelho (2015) para este mesmo grupo de macacos-prego em um estudo realizado dois anos antes deste, e com o encontrado por Ottoni et al. (2005) e Coelho et al. (2015) para o aprendizado da quebra de cocos por macacos-prego semi-livres.

Tanto no estudo de Coelho (2015) quanto no de Coelho et al. (2015), contudo, a proficiência não foi o único preditor do alvo de observações. Coelho (2015) encontrou, correlacionado com a proficiência, o viés sexual para a escolha de observação, ou seja, os indivíduos mais observados eram os machos proficientes. Como em nosso estudo as fêmeas não solucionaram a tarefa, não pudemos analisar o efeito do sexo na aprendizagem social do grupo. Já no estudo de Coelho et al. (2015) foi encontrado um viés de idade correlacionado com a proficiência e um viés de categoria hierárquica, ou seja, os indivíduos mais observados eram os mais velhos proficientes e os mais dominantes. Nós não encontramos a idade como um efeito preditor significativo e, ao contrário do relatado por Coelho et al. (2015), encontramos que os indivíduos subordinados foram mais observados que os dominantes.

É importante lembrar que esses resultados devem ser interpretados com cuidado quando falamos de vieses de transmissão social ou estratégias de aprendizagem social, já que eles mostram que indivíduos observaram mais e quais foram preferencialmente observados, mas não oferecem uma medida direta de cópia do comportamento.

CAPÍTULO 5:

FATORES QUE INFLUENCIAM O DESENVOLVIMENTO DA CULTURA CUMULATIVA

5.1 Introdução

5.1.1 Tradições comportamentais e cultura em animais não humanos

Uma questão que vem sendo debatida nos últimos 30 anos é a possibilidade da ocorrência de cultura cumulativa em animais não-humanos. Para que animais não-humanos (e humanos) possam desenvolver uma cultura cumulativa, inicialmente, eles precisam ter a capacidade de aprender socialmente, possuir tradições e cultura.

Os comportamentos adquiridos por meio da aprendizagem social por um grupo, ou alguns indivíduos do mesmo, e que persistem no repertório comportamental ao longo das gerações, são considerados tradições comportamentais (D. M. Fragaszy & Perry, 2003). A existência de tradições comportamentais em animais não-humanos tem sido bastante investigada em diversos taxa de aves e mamíferos, como, por exemplo, o canto e o uso de ferramentas por aves (Bell, Trail, & Baptista, 1998; J. J. Price, 1998); diversos comportamentos - tanto de uso de ferramentas, quanto sociais – de chimpanzés (A. Whiten et al., 1999); a lavagem de batatas por macacos japoneses (Matsuzawa, 2003); o uso de ferramentas em orangotangos (van Schaik & Pradhan, 2003); alguns comportamentos sociais dos cairaras - *Cebus* (Perry et al., 2003); uso de ferramentas e dialetos vocais em baleias e golfinhos (Krützen et al., 2005; Rendell et al., 2010); o uso de ferramentas por macacos-prego – *Sapajus spp* (Otoni & Izar, 2008) e o uso de ferramentas por aves (Holzhaider, Hunt, & Gray, 2010).

A existência de processos culturais em animais não-humanos é polêmica. Grande parte da discussão gira em torno da definição de “cultura”, dos mecanismos de aprendizagem envolvidos e da qualidade das evidências necessárias para determinar se uma população é cultural (Lewis G. Dean, Vale, Laland, Flynn, & Kendal, 2014). Os antropólogos tradicionalmente utilizam o termo *cultura* com definições que remetem a comportamentos exclusivamente humanos, como linguagem, marcadores étnicos, sistemas morais complexos, religião (Tylor, 1871 *apud* Hill, 2009). Pesquisadores, como Laland, Hoppitt, de Waal, McGrew, Whiten e van Schaik, contudo, utilizam definições mais abrangentes, as quais apresentam dois aspectos principais: a cultura é construída a partir de informações socialmente transmitidas e é uma fonte tanto similaridades dentro de uma população, como de diferenças entre populações. Estes autores argumentam que outros animais também podem ser culturais (para uma revisão sobre o assunto ver o livro editado por Laland e Galef (2009), *The Question of Animal Culture*).

Muitos pesquisadores igualam a definição de cultura à de tradição, como Laland e Hoppitt (2003), por exemplo. Outros fazem distinções entre elas ao adicionar diferentes critérios para que um fenômeno possa ser classificado como cultural (Andrew Whiten & van Schaik, 2007). Neste estudo adotamos a definição operacional de cultura de Whiten e van Schaik (2007), segundo a qual para que populações sejam consideradas culturais, as mesmas precisam ter um padrão triplo de complexidade: (1) diversas tradições (ao menos duas), (2) tradições de diferentes tipos⁶ (p. ex. uso de ferramentas percussivas e de varetas) e (3) comunidades com perfis diferentes de tradições.

Os macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) têm a capacidade de aprender socialmente (ver Capítulo 3; Coelho, 2015) e o grupo estudado apresenta evidências sugestivas de ao menos três tradições percussivas e uma de uso de varetas, mostrando-se diferentes dos grupos, por exemplo, da Fazenda da Boa Vista. Desta maneira, acreditamos que podem ser classificados como culturais, da mesma maneira que os chimpanzés, orangotangos e cairaras citados por Whiten e van Schaik (2007).

5.1.2 Cultura cumulativa em animais não-humanos

Segundo diversos autores (Heyes, 1993; Michael Tomasello, Kruger, & Ratner, 1993; Michael Tomasello, 1994; Boyd & Richerson, 1996) uma característica exclusiva da cultura humana, diferenciando-a das dos animais não-humanos, é a capacidade de acumular aperfeiçoamentos de técnicas. Segundo Dean et al. (2014), para serem considerados como cultura cumulativa estes aperfeiçoamentos de técnicas culturais precisam ocorrer e ser transmitidos múltiplas vezes, com aumentos progressivos de complexidade e/ou eficiência.

Tomasello et al. (1993) afirmam que para que a cultura cumulativa ocorra, além da capacidade de inovação por parte de um indivíduo, é necessário que a informação seja transmitida de maneira fiel, para que traços culturais não sejam perdidos entre gerações. Isso cria oportunidades para que modificações no comportamento ou técnica sejam inovadas, acumulando complexidade ou eficiência (Michael Tomasello, 1994). Ao longo do tempo, repetidas modificações resultarão em comportamentos ou

⁶ Comportamentos aprendidos socialmente que diferem em técnica, mesmo que com o mesmo fim (p. ex. forrageamento, comunicação social)

técnicas muito complexas para serem inventadas por um único indivíduo (Michael Tomasello, 1994).

Análises teóricas realizadas por Lewis e Laland (2012) mostraram que, independente da taxa de inovação, a cultura cumulativa não pode ocorrer sem uma transmissão precisa. Ou seja, para que ela ocorra são necessários mecanismos de transmissão de alta fidelidade, como a imitação, ensino e linguagem. Caldwell e Millen (2009), porém, em um estudo com humanos, demonstraram que a aprendizagem social por emulação também pode resultar em acumulação de informações simples. Neste estudo os indivíduos precisavam construir aviões de papel e os participantes foram organizados de modo que eles poderiam conseguir informações por meio de imitação, emulação ou ensino. Os autores encontraram que todas as condições foram suficientes para que os participantes apresentassem aprendizagem cumulativa.

Pradhan et al. (2012) sugeriram que uma maior sociabilidade, e com isso uma maior oportunidade de aprendizagem social, pode ser o suficiente para que a cultura cumulativa ocorra. Já Marshall-Pescini e Whiten (2008) afirmam que a capacidade de um indivíduo de reconhecer que um comportamento sendo produzido por outro indivíduo é mais eficiente que o próprio, e a flexibilidade para mudar para este comportamento alternativo, são essenciais para o desenvolvimento da cultura cumulativa. Segundo os autores a presença destas capacidades indica a possibilidade da existência de, ao menos, formas simples de cultura cumulativa – em comparação à encontrada em humanos, cuja complexidade exigiria processos mais fiéis e refinados de reprodução do comportamento (Caldwell & Millen, 2008).

A partir de estudos naturalísticos com animais selvagens, alguns pesquisadores afirmaram que animais não-humanos mostram evidências de cultura cumulativa: chimpanzés (Boesch, 2003; Sanz & Morgan, 2007, 2009; Boesch, Head, & Robbins, 2009), cairaras (Perry et al., 2003), macaco-japonês (Leca, Gunst, & Huffman, 2007, 2010; Huffman, Nahallage, & Leca, 2008) e corvo-da-nova-caledônia (Hunt & Gray, 2003; Holzhaider et al., 2010). As evidências destes estudos são sugestivas, porém inconclusivas, falhando em apontar um ou mais dos seguintes requisitos: (1) evidências da inovação inicial, (2) evidência de aprendizado social dentro e (3) entre gerações e (4) evidência de que o comportamento/técnica está além da capacidade de inovação individual (para uma revisão, ver Lewis G. Dean et al., 2014).

Com a falta de evidências concretas de cultura cumulativa em animais não-humanos em vida livre, algumas pesquisas empíricas foram realizadas com primatas em cativeiro (Marshall-Pescini & Whiten, 2008; Hrubesch, Preuschoft, & Schaik, 2009; E. E. Price, Lambeth, Schapiro, & Whiten, 2009; Lehner, Burkart, & van Schaik, 2011; L. G. Dean et al., 2012; Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2013). Dentre essas, o estudo de Dean et al. (2012) foi o mais abrangente – explorando diversos aspectos que podem ser a base para o desenvolvimento da cultura cumulativa.

Dean et al. (2012) submeteram indivíduos de 3 espécies – macacos-prego, chimpanzés e humanos (crianças de 3 a 4 anos) - a uma tarefa envolvendo uma caixa-problema com três estágios de dificuldade progressiva, possibilitando a acumulação de aperfeiçoamentos a cada estágio. Os estágios tinham que ser solucionados sequencialmente e as recompensas de cada estágio eram progressivamente mais atraentes. No Estágio 1, os indivíduos tinham que empurrar uma porta horizontalmente para receber a recompensa de menor valor. No Estágio 2, para receber a recompensa de valor mediano, tinham que apertar um botão e empurrar um pouco mais a porta horizontalmente. Por fim, no Estágio 3, tinham que rodar um disco para poder empurrar ainda mais a porta horizontalmente para receber a recompensa de maior valor. A caixa-problema apresentava duas opções equivalentes de solução (“tarefa de duas ações”) para cada estágio.

No experimento, nem chimpanzés nem macacos-prego mostraram evidências de aprendizagem de “aperfeiçoamentos” cumulativos. Dentre os chimpanzés, após 30 horas de exposição à tarefa, apenas 1 indivíduo de 33 chegou ao Estágio 3 da caixa-problema, e quatro chegaram ao Estágio 2. Dentre os macacos-prego, depois de 53h, nenhum atingiu o Estágio 3 e apenas dois atingiram o Estágio 2. Já as crianças obtiveram um desempenho melhor do que o dos outros primatas com um tempo menor de exposição ao aparato (2,5h), com diversos indivíduos alcançando os estágios 2 e 3.

Neste estudo os autores resumiram o debate a respeito das capacidades cognitivas e condições sociais que estariam correlacionadas com o desenvolvimento de cultura cumulativa. Eles formularam hipóteses apontando quatro fatores cognitivos necessários, como facilitadores, para o desenvolvimento destes processos cumulativos: ensino, comunicação, imitação ou emulação e prossocialidade. Assim como hipóteses apontando quatro fatores da dinâmica social que atuariam contra o

desenvolvimento de cultura cumulativa: *scrounging*⁷, tendência dos dominantes a monopolizar os recursos, falta de atenção a inovadores com baixa posição na hierarquia social e comportamento conservador ou conformação com a recompensa.

O desempenho das crianças foi explicado com base nas evidências em favor dos fatores cognitivos, pois elas apresentaram ensino com comunicação (instruções verbais, principalmente), imitação e prossocialidade (altruísmo). As crianças que alcançaram o Estágio 3 receberam alguma dessas formas de suporte social. Não foram, no entanto, encontradas evidências, em nenhuma espécie, de que os fatores de dinâmica social acima indicados de fato inibam o desenvolvimento de uma cultura cumulativa.

Yamamoto e colaboradores (2013), contudo, encontraram recentemente evidências, em chimpanzés, da capacidade de reconhecimento de um comportamento mais eficiente e da flexibilidade de mudança de comportamento e, consequentemente, evidências da capacidade para o desenvolvimento de cultura cumulativa simples. Neste estudo, Yamamoto et al. (2013) forneceram à chimpanzés cativos um aparato contendo suco, com um furo. Os animais tinham acesso ao suco por meio de um canudo, também fornecido, utilizando a técnica de mergulhar o canudo e o lamber posteriormente (menos eficiente) ou utilizando a técnica de sugar o suco pelo canudo (mais eficiente). 4 dos 5 indivíduos que não tinham utilizado sozinhos a técnica mais eficiente a adquiriram depois de observar com proximidade indivíduos inovadores que a exibiram. Este resultado nos indica que com um desenho experimental mais simples e mais próximo ao repertório original da espécie, quando comparado ao de Dean et al. (2012), primatas não-humanos podem utilizar estratégias de aprendizagem que podem levar a formas simples de cultura cumulativa.

Como encontramos um resultado positivo para a aprendizagem social de um aperfeiçoamento de técnica (ver capítulo 3), indicando que os indivíduos do grupo estudado possuem a capacidade de reconhecer um comportamento mais eficiente e flexibilidade de mudança de comportamento, investigamos a seguir se este grupo de macacos-prego tem o potencial para o desenvolvimento de uma forma simples de

⁷ Em seu estudo Dean et al. (2012) diferenciaram o “roubo tolerado” do “*scrounging*”, pois segundo Giraldeau e Lefebvre (1987) o último poderia dificultar a aprendizagem socialmente mediada e desmotivar a produção de recursos. Neste estudo, utilizaremos o termo *scrounging* para ambos – o *scrounging* propriamente dito e o roubo tolerado, já que em macacos-prego essa diferença não é observada – os animais consomem sobras de alimentos obtidos por outros tanto na presença quanto na ausência dos mesmos.

cultura cumulativa. Para isso nos baseamos nos fatores apontados por Dean et al. - 4 cognitivos e 4 sociais – e investigamos a ocorrência de cada um durante a Etapa 2 do experimento com a Caixa de Suco. Utilizamos os dados obtidos durante os 10 primeiros dias desta etapa do experimento e para avaliar cada fator usamos conjuntos de dados e métodos de análise distintos. Abaixo definimos com mais detalhes cada um dos fatores, como realizamos a análise de cada um e seus respectivos resultados.

5.2 Fatores que influenciam o desenvolvimento da cultura cumulativa e resultados

5.2.1 Ensino

O ensino, assim como a imitação, é tido como uma capacidade exclusivamente humana (Boyd & Richerson, 1985; B. G. Galef, 1992; Michael Tomasello, 1994; Strauss & Ziv, 2012). Os primeiros estudos realizados com animais não-humanos a respeito de ensino utilizavam uma versão antropocêntrica do ensino (William J. E. Hoppitt et al., 2008), onde o “professor” precisava ter a intensão de ensinar e inferir o estado de conhecimento do “aluno” (Flynn, 2010) – dois aspectos não observáveis, os quais não conseguimos acessar apropriadamente em animais não-humanos.

Caro e Hauser (1992), por outro lado, apresentaram uma definição funcional de ensino (a qual utilizamos neste estudo):

“Podemos dizer que um indivíduo A (o “professor”) ensina se ele modificar o seu comportamento, com algum custo ou sem receber benefício imediato para si, apenas na presença de um indivíduo ingênuo, B (o “aluno”). Deste modo o comportamento de A ou encoraja ou pune o comportamento de B, ou promove uma experiência a B ou serve como exemplo a B. Como resultado, B ou adquire conhecimento, ou aprende uma habilidade mais rápido, mais cedo na vida ou de forma mais eficiente, ou, ainda, não aprende nada”.

Levando essa definição em consideração, a primeira coisa que precisaríamos observar em nosso estudo é a ocorrência de modificação no comportamento de indivíduos informados na presença de indivíduos ingênuos, ou seja, a facilitação do

aprendizado. Uma das maneiras que encontramos de avaliar essa facilitação de aprendizado foi investigar se o tempo que o “professor” (manipulador informado) leva para realizar as ações que recebem recompensas na caixa-problema diminui (i.e., realiza a manipulação mais lentamente), significativamente, na presença de indivíduos ingênuos (o que possibilitaria uma observação mais detalhada da ação realizada). Realizamos uma análise utilizando o GLM (General Linear Model) de medidas repetidas para comparar o tempo médio de manipulação na presença de indivíduos ingênuos, na presença de indivíduos informados e na ausência de indivíduos. Ao realizar a análise não encontramos diferenças significativas entre as situações ($F=0,035$; $p=0,9$), sendo que o tempo médio de manipulação quase não varia (Figura 19).

Figura 19 - Tempo médio de manipulação na presença de indivíduos ingênuos, informados e na ausência de indivíduos.

A partir deste resultado podemos inferir, corroborando o encontrado por Dean et al. (2012), que os indivíduos informados não modificaram, no sentido de velocidade, o seu comportamento na presença indivíduos ingênuos durante o nosso experimento. Além disso, ao longo de todo o período de experimento não pudemos identificar nenhum comportamento que pudesse indicar que um indivíduo estava facilitando de outra maneira o aprendizado de outro. Não podemos afirmar, contudo, que macacos-prego não modificam seu comportamento para facilitar o aprendizado de um

coespecífico, é possível que para a nossa tarefa isto não fosse necessário ou que os indivíduos não estivessem interessados em realizar esta facilitação.

5.2.2 Comunicação

Assim como o ensino, um sistema de comunicação complexo, como a linguagem, pode facilitar o desenvolvimento da cultura cumulativa, pois facilita a transmissão precisa de informações (M. Tomasello, 1999; Michael Tomasello, Carpenter, Call, Behne, & Moll, 2005; Carpenter, 2006). Macacos-prego possuem um rico repertório vocal, sendo que um dos sinais deste repertório é o chamado de comida (Dorothy Fragaszy et al., 2004).

Este chamado é basicamente utilizado para informar o grupo a respeito da existência e propriedades da comida (Di Bitetti, 2003), por exemplo, Pollick et al. (2005) relataram que fêmeas de macaco-prego realizam mais chamados na presença de grandes quantidades de comida, possivelmente para atrair coespecíficos para a comida. Estes chamados tendem a atrair outros indivíduos e não os repelir (Di Bitetti, 2003), consequentemente essa forma de comunicação pode auxiliar na aprendizagem social – e eventualmente em formas simples da cultura cumulativa - ao atrair a atenção de outros indivíduos para o local/objeto com o qual o emissor está interagindo.

Para investigar a ocorrência de comunicação entre os macacos-prego nós comparamos a taxa de aproximação de indivíduos à caixa-problema por 1 minuto depois de um chamado de comida – após a resolução da tarefa - com a taxa de aproximação de indivíduos por 1 minuto após a resolução da tarefa de CSE2 sem a emissão de chamado de comida. Realizamos uma análise utilizando o Teste T pareado para comprar as duas situações e encontramos diferenças significativas entre elas ($N=9$; $t = 5,608$; $p= 0,001$). A taxa de aproximação sem a emissão de chamados de comida foi maior do que a taxa de aproximação após chamados de comida (Figura 20). Além disso, a frequência de chamados de comida emitidos foi muito baixa, sendo que a quantidade máxima emitida por um indivíduo foi 8 e em toda a Etapa 2 do experimento foram emitidos apenas 35 chamados de comida (Tabela 12).

Figura 20 - Taxa média de aproximações da caixa-problema, com e sem chamados de comida, 1 minuto após a resolução da tarefa.

Tabela 12 - Frequência absoluta de episódios de solução da tarefa, chamados de comida e aproximações da caixa-problema para cada indivíduo informado.

Indivíduos	Soluções da tarefa	Chamados de comida	Aproximações após o chamado	Aproximações após a solução da tarefa
BAR	22	2	1	28
BOL	81	8	5	111
CHO	18	2	1	32
CUR	11	3	1	19
DUE	6	0	0	8
DUN	1	0	0	1
ELV	36	4	3	48
LOI	32	0	0	45
MAG	1	0	0	1
MIN	2	0	0	4
PAN	62	3	2	72
PEL	15	1	0	13
PEN	29	8	4	61
RIS	6	0	0	12
TIR	11	1	0	26
TOTAL	333	35	17	481

Assim como Dean et al. (2012) observou para macacos-prego e chimpanzés, em nosso experimento observamos a emissão de poucos chamados de comida, nos mostrando que os indivíduos não se comunicaram a respeito da caixa-problema ou da recompensa recebida durante nosso experimento. Considerando que os macacos-

prego utilizam estes chamados ao encontrar, por exemplo, árvores com frutas em suas rotas diárias ou o milho/banana provisionados (ambos apresentam grande quantidade de alimento), acreditamos que a falta de comunicação observada ocorreu porque o recurso (alimento/suco) era limitado e monopolizável. Segundo Di Bitetti e Janson (2001) o custo de emitir um chamado de comida pode ser alto, especialmente na presença de indivíduos dominantes que podem usurpar a comida. Desta forma, a frequência de chamados de comida encontrada pode indicar que os indivíduos estavam tentando evitar que outros se aproximassem e usurpassem ou realizassem *scrounging* da limitada recompensa conseguida.

5.2.3 Imitação ou Emulação

Segundo diversos autores, para que o processo de acumulação de aperfeiçoamento de técnicas e comportamentos ocorra é necessário que a informação seja transmitida de maneira fiel, o que dependeria de mecanismos de transmissão precisa de informação, como a imitação (Boyd & Richerson, 1985; B. G. Galef, 1992; Michael Tomasello, 1994; Lewis & Laland, 2012). Caldwell e Millen (2008), contudo, demonstraram que, em um estudo em laboratório com grupos de humanos, a aprendizagem social por emulação também pode resultar em acumulação de informações simples. A emulação, porém, pode não ser suficiente para a transmissão de comportamentos e manipulações muito complexas, como é o caso dos humanos, e nesses casos seria necessária a combinação de imitação e ensino.

A ocorrência de imitação e emulação em macacos-prego (*Cebus apella*) foi estudada por diversos autores com estudos experimentais em cativeiro. Até o momento não foram encontradas evidências de imitação (para uma revisão ver D. Frigaszy & Visalberghi, 2004) e alguns estudos relataram possíveis evidências de emulação (Custance et al., 1999; Fredman & Whiten, 2008; Dindo et al., 2008), contudo, os resultados não foram conclusivos.

Devido ao nosso desenho experimental da caixa-problema de suco não pudemos avaliar a ocorrência de imitação e emulação. Esta caixa-problema não exigia ações sequenciais ou bem definidas para a retirada da tampa – os indivíduos inseriam a vareta e a moviam erráticamente, sem um padrão definido, e eventualmente giravam a tampa na direção correta. Com isso, não conseguimos analisar em detalhe cada movimento realizado por cada manipulador, quais movimentos foram observados,

efetivamente, pelo observador e quais movimentos esse observador realizou quando manipulou e solucionou a tarefa do estágio 2 da caixa-problema de suco.

Já a caixa-problema de alimentos possuía um padrão bem definido de ações que seriam necessárias para solucionar cada estágio. No estágio 1 os indivíduos tinham que puxar apenas uma das hastes, podendo variar o membro (braço esquerdo, braço direito, perna direita, perna esquerda, rabo) utilizado para isto. No estágio 2 os indivíduos tinham que puxar ambas as hastes, sendo que a haste central poderia ser puxada primeiro e mantida assim enquanto a haste superior era puxada, mas não o contrário; além da possibilidade de variar os membros para cada puxar cada uma das hastes. No estágio 3 os macacos tinham que realizar a ação do estágio 2 e pisar em um pedal, também com a possibilidade de variar os membros. Isto nos permitiria analisar as ações que foram observadas e compara-las com aquelas realizadas após a observação, possibilitando a investigação da ocorrência de imitação e emulação. Nenhum indivíduo, contudo, passou do primeiro estágio da caixa-problema de alimentos e não encontramos evidências de aprendizagem social para a tarefa do estágio 1.

5.2.4 Prosocialidade

Prosocialidade pode ser definida como qualquer comportamento que atenda e alivie as necessidades ou melhore o bem-estar de outro indivíduo (Cronin, 2012). Diversos estudos investigaram a prosocialidade, no sentido de compartilhamento ativo de alimento, em primatas não-humanos (Silk et al., 2005; Jensen, Hare, Call, & Tomasello, 2006; Yamamoto & Tanaka, 2010; Massen, Berg, Spruijt, & Sterck, 2010; Horner, Carter, Suchak, & de Waal, 2011), sendo que encontramos resultados contraditórios a respeito da ocorrência da partilha de alimento dentro da mesma espécie.

Dois tipos de tarefas são comumente utilizados para avaliar as tendências prosociais de primatas para entregar alimento a coespecíficos: plataformas e fichas. Na tarefa com plataformas são apresentados aos indivíduos duas plataformas deslizantes. O indivíduo obtém a mesma quantidade de alimento ao utilizar qualquer uma das duas, porém, uma das opções fornece também alimento a um coespecífico. Na tarefa com as fichas, os indivíduos aprendem a associar diferentes fichas com diferentes padrões de distribuição de alimento: alimento para parceiro *versus* alimento para ninguém, alimento para ambos *versus* alimento para o indivíduo. Então é dada a

oportunidade do indivíduo escolher entre os padrões (fichas), determinando, desta forma, quem irá receber o alimento (Amici, Visalberghi, & Call, 2014).

Com relação aos macacos-prego (*Sapajus* sp.), alguns estudos, utilizando as tarefas descritas acima, evidenciam a ocorrência de prossocialidade - compartilhamento voluntário de alimento (F. B. M. de Waal, Leimgruber, & Greenberg, 2008; Lakshminarayanan & Santos, 2008; Takimoto, Kuroshima, & Fujita, 2010; Sabbatini, Vizioli, Visalberghi, & Schino, 2012; Suchak & Waal, 2012). Alguns estudos, contudo, utilizaram metodologia similar à utilizada nos estudos que encontraram prossocialidade porém controlando melhor as variáveis (ao utilizar grupos/situações controle, por exemplo), e encontram resultados conflitantes. Claidière et al. (2015) mostrou que os macacos-prego só eram prossociais se vissem/recebessem a recompensa após escolher realizar ou não o ato de altruísmo (possivelmente porque a recompensa à vista os distraia em relação à situação do coespecífico) e a pesquisa de Amici et al (2014) não encontrou evidências de prossocialidade entre os macacos-prego.

A prossocialidade é importante para o desenvolvimento da cultura cumulativa pois possibilita a cooperação entre indivíduos, aumentando a tolerância e a motivação comum entre os indivíduos (Michael Tomasello & Call, 1997; M. Tomasello, 1999; Michael Tomasello et al., 2005; M Tomasello & Moll, 2010). A tolerância gerada é importante para que os indivíduos ingênuos possam aprender com os informados (Michael Tomasello & Call, 1997). E a cooperação permite que indivíduos que possuem diferentes soluções para uma mesma tarefa possam combinar ou modificar essas soluções, as aperfeiçoando (M. Tomasello, 1999).

Como nosso experimento não foi desenvolvido para identificar especificamente a ocorrência de prossocialidade, consideramos que um evento prossocial ocorreu, assim como o definido por Dean et al. (2012), quando indivíduos entregaram voluntariamente a recompensa adquirida da caixa-problema, ou parte dela, para outro indivíduo (sem este ter implorado ou usado comportamentos agressivos) – a tolerância ao *scrounging* não foi considerada. Ao longo de todo o experimento não observamos nenhuma entrega de alimentos (ou de gravetos com suco) obtidos na caixa-problema durante todo o tempo de experimento. Pelo contrário, a pesquisadora observou mães se recusando entregar bananas para os filhotes em suas costas (nos momentos em que eles recebiam as provisões diárias). Desta forma, nosso estudo corrobora os resultados encontrados por Amici et al (2014), porém é importante

ressaltar um estudo apropriadamente direcionado para esta questão seria necessário para investigar mais a fundo a prossocialidade nesse grupo de macacos-prego.

5.2.5 *Scrounging*

Em nosso estudo definimos *scrounging* como o consumo de alimentos/suco obtido pela manipulação de outro indivíduo. Diversos estudos indicaram que o *scrounging* possui um efeito inibitório na aprendizagem social (Giraldeau & Lefebvre, 1987; D. Fragazy & Visalberghi, 1989; Beauchamp & Kacelnik, 1991) e consequentemente no desenvolvimento da cultura cumulativa. Contudo, estudos mais recentes com saguis (Caldwell & Whiten, 2003), orangotangos (Russon, 2003) e macacos-prego semi-livres (Resende, Ottoni, & Fragazy, 2008) apontam que o *scrounging* pode, na realidade, otimizar as possibilidades da aprendizagem observacional dos comportamentos.

Em nosso estudo avaliamos se o *scrounging* realizado pelos macacos interferiu negativamente na aprendizagem social da tarefa. Para investigar se o *scrounging* interferiu com a taxa de observação realizada por indivíduos ingênuos, nós averiguamos se os indivíduos que realizaram mais *scrounging* também foram aqueles que realizaram menos observações – ou seja, uma correlação negativa entre estes indivíduos. Realizamos um teste de correlação de Pearson e encontramos uma correlação significativa, positiva e fraca entre a taxa de observações realizadas e de *scrounging* realizados por indivíduos ingênuos (N=43; Pearson= +0,447; p=0,003) (Figura 21).

Figura 21 - Correlação entre a taxa de scrounging e a taxa de observação realizada por indivíduos ingênuos.

O *scrounging* se realizado por indivíduos informados poderia interferir negativamente na difusão do comportamento, caso os macacos mais observados também fossem os macacos que mais realizassem *scrounging*. Para avaliar isso realizamos um teste de correlação de Pearson e não encontramos uma correlação significativa entre a taxa de observação recebida e a de *scrounging* realizado por indivíduos informados ($N=15$; Pearson= -0,212; $p=0,449$) (Figura 22).

Figura 22 - Correlação entre a taxa de *scrounging* e a taxa de observação recebida por indivíduos informados.

Nossas análises nos permitem afirmar que, em nosso experimento, o *scrounging* não interferiu negativamente na taxa de observação de indivíduos ingênuos ou com a difusão do comportamento. Este resultado não corrobora os estudos que encontraram um efeito inibitório do *scrounging* (Giraldeau & Lefebvre, 1987; D. Fragasz & Visalberghi, 1989; Beauchamp & Kacelnik, 1991). Entretanto nossas análises, por hora, não nos permitem afirmar que o *scrounging* facilitou o aprendizado social, já que encontramos apenas uma correlação fraca em a taxa de observação e o *scrounging*.

5.2.6 Monopolização dos recursos por indivíduos dominantes

A monopolização de recursos, no caso da tarefa/caixa-problema, por indivíduos dominantes pode gerar tensões sociais (Lavalée, 1999). Desta forma, a informação passa para o grupo através de indivíduos entre os quais a tolerância é maior (Coussi-Korbel & Fragasz, 1995), o que pode resultar em uma difusão mais lenta do comportamento. Além disso, por conta da monopolização dos recursos, indivíduos subordinados informados (muitas vezes inovadores; Reader & Laland, 2001) podem ter oportunidades reduzidas de se aproximar do recurso (Lavalée, 1999), de solucionar a tarefa e de servir como modelo para o restante do grupo (Lonsdorf et al., 2016).

Para investigar esse fator nós comparamos as categorias hierárquicas (dominantes, medianos e subordinados) com relação ao tempo (s) de manipulação e ao tempo (s) de permanência próximo (1m) da caixa-problema. Realizamos duas Anovas de um fator, onde as variáveis dependentes eram o tempo de manipulação e o tempo de permanência e o fator, em ambas, era a categoria hierárquica.

O teste nos mostrou uma diferença significativa entre as categorias hierárquicas tanto para o tempo de manipulação ($F= 9,009$; $p=0,002$) quanto para o tempo de permanência ($F=19,461$; $p<0,001$) (Figura 4.2). Ao realizarmos um teste *posthoc* Bonferroni encontramos que indivíduos dominantes passaram mais tempo manipulando e próximos à caixa-problema do que indivíduos medianos e subordinados; não encontramos nenhuma diferença significativa entre indivíduos subordinados e medianos (Figura 23).

Figura 23 - Tempo (s) médio que cada categoria hierárquica permaneceu próximo (1m) e manipulou a caixa-problema.

Nossos resultados nos permitem afirmar que, durante o nosso experimento, os indivíduos dominantes monopolizaram a caixa-problema e seus recursos. Este resultado corrobora o encontrado por Coelho (2015) em um estudo realizado com caixa-problemas e com este mesmo grupo, e também corrobora o resultado de Dean et al. (2012) para os macacos-prego de seu estudo.

5.2.7 Falta de atenção aos indivíduos subordinados

Em uma revisão realizada por Reader e Laland (2001), os autores constataram que existem mais estudos que relatam inovações ocorrendo por parte de indivíduos subordinados do que estudos que relatam inovações ocorrendo por parte de indivíduos dominantes ou medianos⁸. Levando isso em consideração, a falta de atenção (observação) à indivíduos subordinados relatada por diversos estudos (Coussi-Korbel & Frigaszy, 1995; Boogert et al., 2006; Horner et al., 2010; C. Coelho et al., 2015; R. Kendal et al., 2015), pode inibir ou reduzir a velocidade da transmissão de informação caso a inovação ocorra por parte de um indivíduo subordinado - consequentemente o desenvolvimento de uma cultura cumulativa seria dificultado.

⁸ Reader e Laland (2001) utilizaram grupos (ou categorias) hierárquicas - assim como o utilizado nesse estudo - para realizar esta revisão: dominantes, medianos e subordinados.

Esse fator já foi investigado no Capítulo 4, quando tratamos da estratégia “observar indivíduos dominantes”. Como pudemos averiguar, os macacos-prego observam mais frequentemente os indivíduos subordinados quando comparados aos indivíduos dominantes (mas não existem diferenças significativas entre subordinados e medianos ou medianos e dominantes). Ou seja, os macacos prestaram mais atenção aos indivíduos subordinados do grupo do que aos dominantes, não ocorrendo falta de atenção aos subordinados. Este resultado contrasta com o encontrado por Coussi-Korbel & Fragazy (1995), Boogert et al. (2006), Horner et al., (2010), Coelho et al. (2015) e R. Kendal et al. (2015), e corrobora em parte o encontrado no estudo de Watson et al. (2017), onde os chimpanzés subordinados inovaram na resolução de uma caixa-problema e o comportamento difundiu pelo grupo a partir deles – neste experimento ocorreu um controle para que apenas os subordinados pudessem ser os modelos; em nosso estudo, constatamos uma maior taxa de observação recebida por subordinados mesmo com a possibilidade de ser observar indivíduos dominantes.

5.2.8 Comportamento conservador e conformação com a recompensa

Diversos estudos relataram que primatas não-humanos tendem a continuar utilizando o primeiro comportamento/solução que lhes fornece recompensa, mesmo quando uma alternativa com uma recompensa melhor está disponível (Marshall-Pescini & Whiten, 2008; Hrubesch et al., 2009; Andrew Whiten, McGuigan, Marshall-Pescini, & Hopper, 2009; Hopper, Schapiro, Lambeth, & Brosnan, 2011), ou seja, tendem a ser conservadores em suas ações (L. G. Dean et al., 2012) ou/e se conformam com a recompensa de menor valor recebida. Segundo os autores destes estudos a descoberta da solução inicial de uma tarefa que resulta em uma recompensa pode suprimir a descoberta ou utilização de uma solução mais eficiente e recompensadora. Isso inibiria adições cumulativas à solução ou melhorias de uma técnica (Dean et al., 2012), impedindo o desenvolvimento de uma cultura cumulativa.

Para averiguar a ocorrência deste fator nós verificamos se, após os indivíduos se tornarem informados sobre a tarefa de CSE2, a frequência de manipulações que resultavam na recompensa de maior valor era maior que a frequência de manipulações que resultavam na recompensa de menor valor. Realizamos um Teste T pareado e encontramos uma diferença significativa entre as duas manipulações ($t=2,607$; $p=0,021$), sendo que as manipulações que resultaram nas recompensas de menor valor (frequência média= 50,73) foram significativamente mais frequentes do

que as manipulações que resultaram na recompensa de maior valor (frequência média= 22,20).

Contudo, quando comparamos (Teste T pareado) o tempo de manipulação, após os indivíduos se tornarem informados sobre cada tarefa, entre a Etapa 1 (tampa travada) e a Etapa 2 (tampa destravada), nós encontramos que os indivíduos passaram significativamente mais tempo manipulando a caixa durante a Etapa 2 ($t = -3,363$; $p = 0,005$) (Etapa 1, tempo médio= 3,25s; Etapa 2, tempo médio= 10,09s). Além disso, quando comparamos entre a Etapa 1 e 2 o tempo de manipulação quando os macacos receberam a recompensa de menor valor, também encontramos que eles manipularam a caixa-problema por mais tempo durante a Etapa 2 ($t = -2,922$; $p = 0,011$) (Etapa 1, tempo médio= 3,24s; Etapa 2, tempo médio= 9,61s).

Estes resultados indicam que os macacos-prego não apresentaram um comportamento conservador ou se conformaram com a recompensa de menor valor. Os indivíduos foram mais persistentes, manipulando a caixa-problema por mais tempo, depois de aprender como obter a recompensa de maior valor. Possivelmente, porém, pela maior dificuldade encontrada em obter a recompensa de maior valor, na maior parte das manipulações, os indivíduos recorreram à recompensa de menor valor.

5.3 Discussão

Como encontramos neste grupo de macacos-prego a aprendizagem social de um aperfeiçoamento de técnica, inferimos que os indivíduos possuem o que parece ser o requisito mínimo para o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples: capacidade de reconhecer um comportamento mais eficiente e a flexibilidade de mudança de comportamento. Nosso estudo não pode ser considerado sobre a cultura cumulativa em si, já que não construímos uma caixa-problema que possibilitasse diversos aperfeiçoamentos de técnica, muito menos algum que estivesse além da capacidade de inovação individual. Pudemos, contudo, averiguar o potencial que este grupo tem para o desenvolvimento da cultura cumulativa ao examinar os fatores cognitivos e sociais apontados por Dean et al. (2012).

Dean et al. (2012) sugeriram quatro fatores sociais que poderiam agir contra a transmissão de comportamentos mais complexos e eficientes pela população:

tendência dos dominantes a monopolizar os recursos, *scrounging*, falta de atenção a inovadores com baixa posição na hierarquia social e comportamento conservador ou conformação com a recompensa. Em nosso estudo encontramos que de fato, os indivíduos dominantes tendem a monopolizar os recursos. Com isso, indivíduos subordinados podem ter chances reduzidas de acessar a informação (Lavalley, 1999), o que poderia diminuir a taxa de difusão do comportamento. O mesmo ocorreria caso a inovação ocorresse por parte de um subordinado, o qual teria oportunidades reduzidas de servir como modelo para o restante do grupo. Como os macacos-prego são muito tolerantes com infantes e juvenis (Ottoni et al., 2005), ao menos entre gerações, a monopolização de recursos por dominantes provavelmente não interferiria negativamente na aprendizagem social da tarefa mais complexa e eficiente, caso os dominantes sejam indivíduos informados.

Encontramos, porém, que os indivíduos subordinados foram mais observados do que os dominantes, ou seja, não houve falta de atenção a indivíduos com baixa posição hierárquica. Em contrapartida com a monopolização dos recursos, isso poderia aumentar a taxa de difusão caso uma inovação ocorresse por parte de um indivíduo subordinado – o que ocorre com maior frequência (Reader & Laland, 2001). Podemos, a partir dos resultados, afirmar que o *scrounging* realizados pelos indivíduos não inibiu a aprendizagem social e que os indivíduos não se conformaram com a recompensa ou apresentaram um comportamento conservador.

Desta forma, diferentemente de Dean et al. (2012) que não encontraram evidências de que os fatores sociais poderiam interferir negativamente com o desenvolvimento da cultura cumulativa por macacos-prego, nós encontramos um fator que poderia agir desta maneira: a monopolização de recursos por dominantes. E observamos que ao menos um fator social, na realidade, poderia auxiliar com o desenvolvimento: a maior atenção dada às manipulações de indivíduos subordinados.

Com relação aos fatores cognitivos, Dean et al. (2012) sugeriram quatro aos quais eles consideraram como necessários para o desenvolvimento de processos cumulativos: ensino, comunicação, imitação ou emulação e prossocialidade. Durante nosso experimento não encontramos evidências de ensino ou prossocialidade. Também não encontramos uma frequência de comunicação significativa, que pudesse indicar a intenção de atrair a atenção de coespecíficos, quando os animais obtinham recompensas da caixa-problema. Nós não pudemos avaliar a ocorrência de emulação ou imitação devido ao desenho experimental de nosso estudo. Estudos anteriores,

contudo, não encontraram evidências de imitação em macacos-prego (D. Frigaszy & Visalberghi, 2004) e alguns indicam evidências de emulação (Custance et al., 1999; Fredman & Whiten, 2008; Dindo et al., 2008).

Acreditamos que caso a emulação seja suficiente para o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples em animais não humanos - assim como observado para humanos (Caldwell & Millen, 2008), os macacos-prego tem o potencial para desenvolvê-la. Já que eles possuem a capacidade de reconhecer um comportamento mais eficiente e a flexibilidade de mudança de comportamento, evidências em cativeiro apontam que macacos-prego podem emular um comportamento (Custance et al., 1999; Fredman & Whiten, 2008; Dindo et al., 2008) e as populações tendem a ser tolerantes. Nenhum estudo realizado com animais não-humanos de vida livre, contudo, foi capaz de identificar um comportamento/técnica cultural que está além da capacidade de inovação individual (Lewis G. Dean et al., 2014). Além disso, nenhum estudo experimental com animais em cativeiro ou, como o nosso, em vida livre realizou até o momento a simulação desta situação ou da transmissão de informações entre gerações, como Yamamoto et al. (2013) fez com humanos.

CAPÍTULO 6:

CONCLUSÃO

Nosso estudo teve como propósito principal investigar a influência de fatores sociais e cognitivos na difusão de novos comportamentos em um grupo de macacos-prego selvagens da Serra da Capivara. Para isso nós definimos três objetivos para esta Tese: (1) investigar se os macacos-prego são capazes de aprender socialmente aprimoramentos de técnicas já estabelecidas; (2) investigar quais vieses de transmissão social e estratégias de aprendizagem social são utilizadas pelos macacos-prego; (3) e, por fim, examinar a influência de oito fatores - 4 cognitivos e 4 sociais - na difusão de novos comportamentos e, com base na literatura, argumentar como esses fatores afetariam o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples por macacos-prego.

Para alcançar estes objetivos realizamos experimentos, onde utilizamos a metodologia de livre difusão na apresentação de caixa-problemas - não interferimos na estrutura social e apenas observamos como os novos comportamentos são adquiridos pelos indivíduos do grupo. Estas caixas-problemas tinham como finalidade introduzir novos comportamentos no grupo e induzir aprimoramentos de técnicas já estabelecidas. A primeira caixa-problema que introduzimos foi a de alimentos, com três estágios de resolução com dificuldades e recompensas progressivas, de forma que cada tarefa acumulasse aperfeiçoamentos de complexidade de técnicas ou ações com relação à tarefa anterior. A segunda caixa-problema utilizada foi a de suco, mais simples que a primeira, com apenas dois estágios de resolução com dificuldades e recompensas progressivas. O comportamento necessário para a resolução do primeiro estágio, o uso de varetas como sonda, já era parte do repertório comportamental dos indivíduos.

Além dos experimentos, também coletamos dados sociais do grupo. Estes dados, juntamente com os dados de observação e *scrounging* coletados durante os experimentos, serviram para a construção de redes sociais (proximidade a 0m, até 1 e até 5m; catação e coalimentação) e para a definição dos grupos hierárquicos. Estas redes foram essenciais para que pudéssemos investigar se os indivíduos tinham adquirido os comportamentos socialmente ou associalmente.

Durante os experimentos 12 indivíduos solucionaram a tarefa do estágio 1 da caixa-problema de alimento, no qual eles tinham que puxar a haste superior da caixa. Com relação à caixa-problema de suco, 17 indivíduos solucionaram o primeiro estágio, onde eles utilizaram a vareta como sonda, e 15 destes chegaram ao estágio

2, onde eles usaram a vareta como alavanca para girar e retirar a tampa da caixa-problema.

Para identificar se os macacos-prego aprenderam socialmente estas tarefas utilizamos como ferramenta a *Network-based Diffusion Analysis* (Franz & Nunn, 2009; W. Hoppitt, Boogert, & Laland, 2010b). A análise encontrou evidências de aprendizagem social apenas para a tarefa do estágio 2 da caixa-problema de suco, quando o modelo de transmissão social foi informado com as redes de proximidade a 0m, observação a 0m e até 1m. Para as outras duas tarefas não encontramos evidências de aprendizagem social. Com a tarefa do estágio 1 da caixa-problema de suco, contudo, este resultado já era esperado, já que o uso de varetas como sonda pertence ao repertório comportamental destes macacos-prego (Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2014), e, desta forma, os indivíduos não precisaram aprender a utilizar a vareta, apenas adaptar o seu uso para o contexto da caixa-problema.

Os resultados positivos obtidos com as redes de observação, assim como aqueles obtidos por Coelho (2015) para este mesmo grupo e os de Dindo et al. (2009) e Crast et al. (2010) para macacos-prego cativos, nos mostram que macacos-prego são capazes de adquirir novos comportamentos por observação próxima de um coespecífico (aprendizagem observacional). Além disso, estes resultados indicam que a tolerância, assim como apontado por Coelho (2015), é importante para gerar oportunidades da aprendizagem social em macacos-prego.

Como a rede de proximidade a 0m não tem correlação significativa com as redes de observação, podemos concluir que a alta proximidade social não funcionou como um agente facilitador da observação. O resultado positivo da rede de proximidade sugere que, possivelmente, a observação não era necessária para a aprendizagem do comportamento de girar a vareta para abrir a tampa da caixa-problema, a alta proximidade social entre os indivíduos seria o suficiente para que o aprendizado ocorresse, possivelmente por meio de mecanismos como o realce de estímulo/local. É importante ressaltar, porém, que o uso de redes sociais de proximidade é uma maneira indireta de verificar a ocorrência de aprendizagem social (Hoppitt, no prelo).

Além disso, ao identificar a aprendizagem social alcançamos o primeiro objetivo deste estudo: investigar se os macacos-prego são capazes de aprender socialmente aprimoramentos de técnicas já estabelecidas. O uso da vareta como alavanca para girar a tampa da caixa-problema, retirá-la e ter acesso a uma recompensa melhor se

constrói, como um aprimoramento, a partir do uso da vareta como sonda. Desta forma, podemos inferir que os macacos-prego são capazes de adquirir, através da aprendizagem social, técnicas mais complexas e eficientes de uso de ferramentas. Isso somado com o aprendizado observacional, nos permite afirmar que estes macacos-prego possuem a capacidade de reconhecer que um comportamento sendo produzido por outro indivíduo é mais eficiente que o próprio, e a flexibilidade para mudar para este comportamento alternativo.

Como os macacos-prego aprenderam socialmente uma nova tarefa, pudemos investigar se os macacos-prego possuem vieses sociais para aprender – segundo objetivo deste estudo. Por conta de nosso desenho experimental, contudo, não foi possível afirmar que um indivíduo, de fato, copiou (imitação ou emulação) um coespecífico após observá-lo. Desta forma, realizamos esta investigação nos baseando apenas nos dados de observação coletados.

Nós investigamos apenas duas categorias de vieses de transmissão neste estudo – baseadas em estado e em modelo, e encontramos evidências para ambas. No caso do viés de estado, investigamos se quando subordinados, os indivíduos tendiam a observar mais. Constatamos que, quando ingênuos, os machos subordinados do grupo observaram mais que os machos dominantes. Desta forma, o uso de informações sociais parece ser mais vantajoso para indivíduos subordinados. Eles podem utilizar as informações adquiridas socialmente de forma estratégica para obter o recurso mais rapidamente quando eles têm a chance de interagir com a caixa-problema, ao invés de gastar tempo aprendendo apenas por tentativa-e-erro (associalmente) e correr o risco de ser deslocado por um indivíduo dominante – não obtendo o recurso.

Com relação aos vieses de transmissão baseados em modelo, encontramos que os indivíduos mais proficientes, e por isso mais bem-sucedidos, são os mais observados por seus coespecíficos. Corroborando o encontrado por Coelho (2015) para este mesmo grupo de macacos-prego e com o encontrado por Ottoni et al. (2005) e Coelho et al. (2015) para o aprendizado da quebra de cocos por macacos-prego semi-livres. Encontramos também que indivíduos subordinados foram mais observados que os dominantes, ao contrário do relatado no estudo de Coelho et al. (2015), onde indivíduos dominantes foram mais observados. Não pudemos observar a ocorrência de um viés sexual de observação, como o encontrado por Coelho (2015)

– machos proficientes eram mais observados, pois apenas os machos solucionaram a tarefa.

Como encontramos aprendizagem social de um aprimoramento de técnica pudemos avaliar se este grupo de macacos-prego tem o potencial para o desenvolvimento de uma forma simples de cultura cumulativa – terceiro objetivo deste estudo. Para isso investigamos a ocorrência de quatro fatores cognitivos apontados por Dean et al. (2012) como facilitadores do desenvolvimento destes processos cumulativos: ensino, comunicação, imitação ou emulação e prossocialidade; e quatro fatores da dinâmica social que atuariam contra o desenvolvimento de cultura cumulativa: *scrounging*, tendência dos dominantes a monopolizar os recursos, falta de atenção a inovadores com baixa posição na hierarquia social e comportamento conservador ou conformação com a recompensa.

Com relação aos fatores de dinâmica social, encontramos que os indivíduos dominantes tendem a monopolizar os recursos. Isso poderia fazer com que indivíduos subordinados tivessem chances reduzidas de acessar a informação – se fossem pouco tolerados por dominantes (Lavallee, 1999) ou caso a inovação ocorresse por parte de um subordinado, este teria oportunidades reduzidas de servir como modelo para o restante do grupo. A monopolização, contudo, não parece ter interferido negativamente na aprendizagem social de aprimoramentos de técnicas. É possível que a grande tolerância que os macacos-prego têm com seus coespecíficos (Otoni et al., 2005) compense a influência negativa que a monopolização dos recursos poderia gerar.

Não encontramos evidências de que os outros fatores da dinâmica social - *scrounging*, falta de atenção a inovadores com baixa posição na hierarquia social e comportamento conservador ou conformação com a recompensa - influenciaram negativamente a aprendizagem social, e com isso, o desenvolvimento da cultura cumulativa. Podemos, a partir dos resultados, afirmar que o *scrounging* realizado pelos indivíduos não inibiu a difusão do comportamento e que os indivíduos não se conformaram com a recompensa ou apresentaram um comportamento conservador.

Constatamos que os indivíduos subordinados foram mais observados do que os dominantes, ou seja, não houve falta de atenção a indivíduos com baixa posição hierárquica. Em contrapartida com a monopolização dos recursos, isso poderia aumentar a taxa de difusão caso uma inovação ocorresse por parte de um indivíduo subordinado. Esta atenção recebida pelos subordinados ressalta, novamente, a

importância da tolerância na aprendizagem social de macacos-prego. Já que esta tolerância pode ter gerado mais oportunidades de observação próxima às manipulações dos indivíduos subordinado.

Durante nosso experimento não encontramos evidências de ensino ou prossocialidade. Também não encontramos uma frequência de comunicação significativa - que pudesse indicar a intenção de atrair a atenção de coespecíficos - quando os animais obtinham recompensas da caixa-problema. Com o desenho experimental da caixa-problema de suco, não pudemos avaliar a ocorrência de emulação ou imitação. Já que esta caixa-problema não exigia ações sequenciais ou bem definidas para a retirada da tampa – os indivíduos inseriam a vareta e a moviam erraticamente, sem um padrão definido, e eventualmente giravam a tampa na direção correta. A caixa-problema de alimentos possuía um padrão bem definido de ações que seriam necessárias para solucionar cada estágio. Isto nos permitiria analisar as ações que foram observadas e compara-las com aquelas realizadas após a observação, possibilitando a investigação da ocorrência de imitação e ensino. Nenhum indivíduo, contudo, passou do primeiro estágio da caixa-problema de alimentos e não encontramos evidências de aprendizagem social para a tarefa do estágio 1.

A partir de nossos resultados, podemos concluir que esses fatores cognitivos - ensino, comunicação, imitação ou emulação e prossocialidade - não são necessários para a aprendizagem social de aprimoramentos de técnicas que estão dentro da capacidade de inovação individual. A aprendizagem observacional é o suficiente para que esse aprendizado ocorra. Não fomos capazes, contudo, de introduzir tarefas que gerariam um aprimoramento que está além da capacidade de inovação individual. Aprender socialmente um comportamento/técnica que está além da capacidade de inovação individual é, segundo Dean et al. (2014), fundamental para o desenvolvimento da cultura cumulativa. Neste caso é provável que mecanismos mais complexos e com maior fidelidade de aprendizagem social, como a emulação (Caldwell & Millen, 2008), sejam necessários.

Acreditamos que caso a emulação seja suficiente para o desenvolvimento de uma cultura cumulativa simples em animais não humanos - assim como observado para humanos (Caldwell & Millen, 2008), os macacos-prego tem o potencial para desenvolvê-la. Já que eles possuem a capacidade de reconhecer um comportamento mais eficiente e a flexibilidade de mudança de comportamento, evidências em

cativeiro apontam que macacos-prego podem emular um comportamento (Custance et al., 1999; Fredman & Whiten, 2008; Dindo et al., 2008) e as populações tendem a ser tolerantes.

Este estudo é o primeiro que se propôs a investigar o potencial para o desenvolvimento de cultura cumulativa, de forma experimental, em uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Acreditamos, contudo, que diversas questões precisam ser endereçadas para que possamos de fato determinar se os macacos-prego, e animais não-humanos em geral, podem desenvolver a cultura cumulativa.

Primeiramente, seria importante desenvolver uma caixa-problema, com um desenho experimental simples, que seja compatível com o repertório manipulatório dos macacos-prego e que possibilite diversos aprimoramentos de técnica. Estes aprimoramentos precisariam ser cada vez mais complexos e/ou eficientes, de modo que fossem progressivamente mais difíceis de inovar individualmente – sem utilizar conhecimentos adquiridos com os aprimoramentos anteriores. Acreditamos que o desenvolvimento desta caixa-problema é maior desafio para o estudo de cultura cumulativa em animais não-humanos, já que é muito difícil para nós, humanos, avaliar corretamente o quão difícil ou complexa é uma tarefa para outra espécie. Após o desenvolvimento e teste com grupos cativos desta caixa-problema – para avaliar a sua eficiência no alcance do objetivo – seria interessante replicar os moldes de nosso estudo utilizando, contudo, mais de um grupo de macacos-prego selvagens.

Seria interessante avaliar que outros fatores, além dos oito apontados por Dean et al. (2012), poderiam influenciar o desenvolvimento de uma cultura cumulativa e qual a real relevância deles para este desenvolvimento, como, por exemplo, a capacidade apontada por Yamamoto et al. (2013) – a capacidade de reconhecimento de um comportamento mais eficiente e da flexibilidade de mudança de comportamento.

Acreditamos que seria relevante realizar estudos que visem estudar cada fator isoladamente com populações selvagens, especialmente para se avaliar mais diretamente a ocorrência dos fatores cognitivos no contexto social natural. Além disso seria interessante investigar a ocorrência da aprendizagem social de aprimoramentos de técnicas e dos fatores sociais e cognitivos em situações que possibilitassem uma dinâmica social diferente da encontrada neste estudo, onde o recurso não é

monopolizável, por exemplo – ao se disponibilizar diversas caixas-problema ou a quantidade de alimento disponível para *scrounging* seja grande.

Referências Bibliográficas

- Akaike, H. (1998). Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. In *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (p. 199–213). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15
- Alfaro, J. W. L., Silva, J. D. E. S. E., & Rylands, A. B. (2012). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *sapajus* and *cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273–286. <https://doi.org/10.1002/ajp.22007>
- Allen, J., Weinrich, M., Hoppitt, W., & Rendell, L. (2013). Network-Based Diffusion Analysis Reveals Cultural Transmission of Lobtail Feeding in Humpback Whales. *Science*, 340(6131), 485–488. <https://doi.org/10.1126/science.1231976>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Amici, F., Visalberghi, E., & Call, J. (2014). Lack of prosociality in great apes, capuchin monkeys and spider monkeys: convergent evidence from two different food distribution tasks. *Proc. R. Soc. B*, 281(1793), 20141699. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1699>
- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J., Cockburn, A., Thornton, A., & Sheldon, B. C. (2015). Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*, 518(7540), 538–541. <https://doi.org/10.1038/nature13998>
- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J., Cole, E. F., Cockburn, A., & Sheldon, B. C. (2012). Individual personalities predict social behaviour in wild networks of great tits (*Parus major*). *Ecology Letters*, 16(11), 1365–1372.
- Atton, N., Hoppitt, W., Webster, M. M., Galef, B. G., & Laland, K. N. (2012). Information flow through threespine stickleback networks without social transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1745), 4272–4278. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1462>
- Beauchamp, G., & Kacelnik, A. (1991). Effects of the knowledge of partners on learning rates in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 41(2), 247–253.
- Bekoff, M., & Byers, J. A. (1981). A critical reanalysis of the ontogeny of mammalian social and locomotor play: An ethological hornet's nest. In K. Immelmann, G. W. Barlow, L. Petrinovich, & M. Main (Eds.), *Behavioral Development: The Bielefeld Interdisciplinary Project* (p. 296–337). CUP Archive.

- Bell, D. A., Trail, P. W., & Baptista, L. F. (1998). Song learning and vocal tradition in Nuttall's white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*, 55(4), 939–956. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0644>
- Biondi, L. M., Bó, M. S., & Vassallo, A. I. (2010). Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (Milvago chimango). *Animal Cognition*, 13(5), 701–710. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0319-8>
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C., & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition*, 6(4), 213–223. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0183-x>
- Biro, D., Souza, C., & Matsuzawa, T. (2006). Ontogeny and cultural propagation of tool use by wild chimpanzees at Bossou, Guinea: Case studies in nut cracking and leaf folding. In *Cognitive Development in Chimpanzees* (p. 476–508). Tokyo, Japan: Springer Verlag.
- Boesch, C. (2003). Is Culture a Golden Barrier Between Human and Chimpanzee? *Evolutionary Anthropology*, 12, 82–91. <https://doi.org/10.1002/evan.10106>
- Boesch, C., Head, J., & Robbins, M. M. (2009). Complex tool sets for honey extraction among chimpanzees in Loango National Park, Gabon. *Journal of Human Evolution*, 56(6), 560–569. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.04.001>
- Boogert, N. J., Nightingale, G. F., Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2014). Perching but not foraging networks predict the spread of novel foraging skills in starlings. *Behavioural Processes*, 109(Part B), 135–144. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.016>
- Boogert, N. J., Reader, S. M., & Laland, K. N. (2006). The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72(6), 1229–1239. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.02.021>
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Freeman, L. C. (2002). *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1996). Why culture is common, but cultural evolution is rare. *Proceedings of the British Academy*, 80, 77–93.
- Byrne, R. W., & Russon, A. E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *The Behavioral and Brain Sciences*, 21(5), 667–721.

- Byrne, Richard W. (2002). Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean? In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 31, p. 77–105). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(02\)80006-7](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(02)80006-7)
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2008). Experimental models for testing hypotheses about cumulative cultural evolution. *Evolution and Human Behavior*, 29(3), 165–171. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2007.12.001>
- Caldwell, C. A., & Whiten, A. (2003). Scrounging facilitates social learning in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Animal Behaviour*, 65(6), 1085–1092. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2145>
- Call, J., & Carpenter, M. (2002). Imitation in Animals and Artifacts. In K. Dautenhahn & C. L. Nehaniv (Eds.), *Imitation in animals and artifacts* (p. 211–228). Cambridge, MA, USA: MIT Press. Recuperado de <http://dl.acm.org/citation.cfm?id=762896.762906>
- Caro, T. M., & Hauser, M. D. (1992). Is There Teaching in Nonhuman Animals? *The Quarterly Review of Biology*, 67(2), 151–174.
- Carosi, M., & Visalberghi, E. (2002). Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: Changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Physical Anthropology*, 118(1), 11–24. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10083>
- Carpenter, M. (2006). Instrumental, social, and shared goals and intentions in imitation. In *Imitation and the Social Mind. Autism and Typical Development* (p. 315–330). London: The Guilford Press.
- Claidière, N., Whiten, A., Mareno, M. C., Messer, E. J. E., Brosnan, S. F., Hopper, L. M., ... McGuigan, N. (2015). Selective and contagious prosocial resource donation in capuchin monkeys, chimpanzees and humans. *Scientific Reports*, 5, srep07631. <https://doi.org/10.1038/srep07631>
- Coelho, C., Falotico, T., Izar, P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajusspp.*) | SpringerLink. *Animal Cognition*, 18, 911–919.
- Coelho, C. G. (2015). *Social dynamics and diffusion of novel behaviour patterns in wild capuchin monkeys (sapajus libidinosus) inhabiting the Serra da Capivara National Park*. (Tese de Doutorado em Psicologia Experimental). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Coussi-Korbel, S., & Frigaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50(6), 1441–1453. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80001-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80001-8)

- Crast, J., Hardy, J., & Fragaszy, D. (2010). Inducing traditions in captive capuchin monkeys (*Cebus apella*) - ScienceDirect. *Animal Behaviour*, 80(6), 955–964.
- Custance, D. M., Whiten, A., & Fredman, T. (1999). Social learning of an artificial fruit task in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(1), 13.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and the selection in relation to sex*. Londres: John Murray.
- de Vries, H. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50(5), 1375–1389. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80053-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80053-0)
- de VRIES, H. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55(4), 827–843. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0708>
- Dean, L. G., Kendal, R. L., Schapiro, S. J., Thierry, B., & Laland, K. N. (2012). Identification of the Social and Cognitive Processes Underlying Human Cumulative Culture. *Science*, 335(6072), 1114–1118. <https://doi.org/10.1126/science.1213969>
- Dean, Lewis G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., & Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: a comparative perspective. *Biological Reviews*, 89(2), 284–301. <https://doi.org/10.1111/brv.12053>
- Di Bitetti, M. S. (2003). Food-Associated Calls of Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella nigratus*) Are Functionally Referential Signals. *Behaviour*, 140(5), 565–592.
- Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 62(1), 47–56. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1730>
- Dindo, M., Thierry, B., & Whiten, A. (2008). Social diffusion of novel foraging methods in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1631), 187–193. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1318>
- Dindo, M., Whiten, A., & de Waal, F. B. M. (2009). Social facilitation of exploratory foraging behavior in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 71(5), 419–426. <https://doi.org/10.1002/ajp.20669>
- Dindo, M., Whiten, A., & Waal, F. B. M. de. (2009). In-Group Conformity Sustains Different Foraging Traditions in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *PLOS ONE*, 4(11), e7858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007858>

- Dugatkin, L. A., & Godin, J.-G. J. (1993). Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behavioral Ecology*, 4(4), 289–292. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.4.289>
- Falótico, T. (2011). *Uso de ferramentas por macacos-prego (Sapajus libidinosus) do Parque Nacional Serra da Capivara - PI* (Tese de Doutorado em Psicologia Experimental). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. Recuperado de <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-04112011-171428/pt-br.php>
- Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2013). Stone Throwing as a Sexual Display in Wild Female Bearded Capuchin Monkeys, *Sapajus libidinosus*. *PLoS ONE*, 8(11), e79535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079535>
- Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2014). Sexual bias in probe tool manufacture and use by wild bearded capuchin monkeys. *Behavioural Processes*, 108, 117–122. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.036>
- Flynn, E. (2010). Underpinning collaborative learning. In *Self and Social Regulation: Social Interaction and the Development of Social Understanding and Executive Functions* (p. 312–336). Oxford: Oxford University Press.
- Fragaszy, D. M., & Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. In *The Biology of Traditions: Models and Evidence* (p. 1–32). Cambridge University Press.
- Fragaszy, D. M., & Visalberghi, E. (2001). Recognizing a swan: socially-biased learning. *Psychology*, 44, 82–98.
- Fragaszy, D., & Visalberghi, E. (1989). Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 103(2), 159–170.
- Fragaszy, D., & Visalberghi, E. (2004). Socially biased learning in monkeys. *Learning & Behavior*, 32(1), 24–35.
- Fragaszy, Dorothy, Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & de Oliveira, M. G. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64(4), 359–366. <https://doi.org/10.1002/ajp.20085>
- Franz, M., & Nunn, C. L. (2009). Network-based diffusion analysis: a new method for detecting social learning. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb.2008.1824. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1824>
- Fredman, T., & Whiten, A. (2008). Observational learning from tool using models by human-reared and mother-reared capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 11(2), 295–309. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0117-0>

- Galef, B. G. (1992). The question of animal culture. *Human Nature*, 3(2), 157–178. <https://doi.org/10.1007/BF02692251>
- Galef, B. G. (1995). Why behaviour patterns that animals learn socially are locally adaptive. *Animal Behaviour*, 49(5), 1325–1334. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0164>
- Giraldeau, L.-A., & Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behaviour in pigeons. *Animal Behaviour*, 35(2), 387–394. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80262-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80262-2)
- Giraldeau, L.-A., Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1427), 1559–1566. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1065>
- Griffiths, S. W. (2003). Learned recognition of conspecifics by fishes. *Fish and Fisheries*, 4(3), 256–268. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00129.x>
- Henrich, J., & McElreath, R. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12(3), 123–135. <https://doi.org/10.1002/evan.10110>
- Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, 46(5), 999–1010. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1281>
- Heyes, C. M. (1994). Social Learning in Animals: Categories and Mechanisms. *Biological Reviews*, 69(2), 207–231. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1994.tb01506.x>
- Hill, K. (2009). Are nonhuman primates likely to exhibit cultural capacities like those of human? In K. N. Laland & B. G. Galef (Eds.), *The Question of Animal Culture* (p. 269–287). Harvard University Press.
- Hobaiter, C., Poisot, T., Zuberbühler, K., Hoppitt, W., & Gruber, T. (2014). Social Network Analysis Shows Direct Evidence for Social Transmission of Tool Use in Wild Chimpanzees. *PLOS Biology*, 12(9), e1001960. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001960>
- Holzhaider, J. C., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2010). The development of pandanus tool manufacture in wild New Caledonian crows. *Behaviour*, 147(5), 553–586. <https://doi.org/10.1163/000579510X12629536366284>
- Hopper, L. M., Schapiro, S. J., Lambeth, S. P., & Brosnan, S. F. (2011). Chimpanzees' socially maintained food preferences indicate both conservatism and conformity. *Animal behaviour*, 81(6), 1195–1202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.03.002>

- Hoppitt, W., Boogert, N. J., & Laland, K. N. (2010a). Detecting social transmission in networks. *Journal of Theoretical Biology*, 263(4), 544–555. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.01.004>
- Hoppitt, W., Boogert, N. J., & Laland, K. N. (2010b). Detecting social transmission in networks. *Journal of Theoretical Biology*, 263(4), 544–555. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.01.004>
- Hoppitt, W. J. E. (2017). The conceptual foundations of Network-Based Diffusion Analysis: choosing networks and interpreting results. *Philosophical Transactions B: Biological Sciences*. Recuperado de <http://eprints.whiterose.ac.uk/116649/>
- Hoppitt, W., & Laland, K. N. (Orgs.). (2013). *Social Learning: An Introduction to Mechanisms, Methods, and Models*. Princeton University Press. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/j.ctt2jc8mh>
- Hoppitt, William J. E., Brown, G. R., Kendal, R., Rendell, L., Thornton, A., Webster, M. M., & Laland, K. N. (2008). Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(9), 486–493. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.05.008>
- Horner, V., Carter, J. D., Suchak, M., & de Waal, F. B. M. (2011). Spontaneous prosocial choice by chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(33), 13847–13851. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111088108>
- Horner, V., Proctor, D., Bonnie, K. E., Whiten, A., & Waal, F. B. M. de. (2010). Prestige Affects Cultural Learning in Chimpanzees. *PLOS ONE*, 5(5), e10625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010625>
- Hrubesch, C., Preuschoft, S., & Schaik, C. van. (2009). Skill mastery inhibits adoption of observed alternative solutions among chimpanzees (Pan troglodytes). *Animal Cognition*, 12(2), 209. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0183-y>
- Huffman, M. A., Nahallage, C., & Leca, J.-B. (2008). Cultured monkeys: social learning cast in stones. *Current directions in psychological science*, 17(6), 410–414.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2003). Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 867–874. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2302>
- Jensen, K., Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2006). What's in it for me? Self-regard precludes altruism and spite in chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1589), 1013–1021. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3417>

- Jones, T. B., Aplin, L. M., Devost, I., & Morand-Ferron, J. (2017). Individual and ecological determinants of social information transmission in the wild. *Animal Behaviour*, 129(Supplement C), 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.011>
- Kendal, R., Hopper, L. M., Whiten, A., Brosnan, S. F., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Hoppitt, W. (2015). Chimpanzees copy dominant and knowledgeable individuals: implications for cultural diversity. *Evolution and Human Behavior*, 36(1), 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2014.09.002>
- Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., & Laland, K. N. (2005). Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 35, p. 333–379). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35008-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35008-X)
- Kendal, R. L., Custance, D. M., Kendal, J. R., Vale, G., Stoinski, T. S., Rakotomalala, N. L., & Rasamimanana, H. (2010). Evidence for social learning in wild lemurs (*Lemur catta*). *Learning & Behavior*, 38(3), 220–234. <https://doi.org/10.3758/LB.38.3.220>
- Kendal, R. L., Galef, B. G., & Schaik, C. P. V. (2010). Social learning research outside the laboratory: How and why? *Learning & Behavior*, 38(3), 187–194. <https://doi.org/10.3758/LB.38.3.187>
- Kendal, R. L., Kendal, J. R., Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2009). Identifying Social Learning in Animal Populations: A New “Option-Bias” Method. *PLoS ONE*, 4(8), e6541. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006541>
- Kirkpatrick, M., & Dugatkin, L. A. (1994). Sexual selection and the evolutionary effects of copying mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(6), 443–449. <https://doi.org/10.1007/BF00167336>
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(25), 8939–8943. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500232102>
- Lakshminarayanan, V. R., & Santos, L. R. (2008). Capuchin monkeys are sensitive to others’ welfare. *Current Biology*, 18(21), R999–R1000. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.057>
- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Learning & Behavior*, 32(1), 4–14.
- Laland, K. N., & Galef, B. G. (Eds.). (2009). *The Question of Animal Culture*. Harvard University Press.

- Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12(3), 150–159. <https://doi.org/10.1002/evan.10111>
- Lavallee, A. C. (1999). Capuchin (*Cebus apella*) Tool Use in a Captive Naturalistic Environment. *International Journal of Primatology*, 20(3), 399–414. <https://doi.org/10.1023/A:1020552821280>
- Leca, J.-B., Gunst, N., & Huffman, M. A. (2007). Japanese Macaque Cultures: Inter- and Intra-Troop Behavioural Variability of Stone Handling Patterns across 10 Troops. *Behaviour*, 144(3), 251–281.
- Leca, J.-B., Gunst, N., & Huffman, M. A. (2010). Indirect social influence in the maintenance of the stone-handling tradition in Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*, 79(1), 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.09.035>
- Lehner, S. R., Burkart, J. M., & van Schaik, C. P. (2011). Can captive orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) be coaxed into cumulative build-up of techniques? *Journal of Comparative Psychology*, 125(4), 446–455. <https://doi.org/10.1037/a0024413>
- Lewis, H. M., & Laland, K. N. (2012). Transmission fidelity is the key to the build-up of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367(1599), 2171–2180. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0119>
- Lonsdorf, E. V., Bonnie, K. E., Grim, M., Krupnick, A., Prestipino, M., & Whyte, J. (2016). Social influences on the spread of arbitrary conventions among capuchin monkeys. *Behaviour*, 153, 633–654.
- Mannu, M., & Ottoni, E. B. (2009). The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, 71(3), 242–251.
- Marshall-Pescini, S., & Whiten, A. (2008). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and the question of cumulative culture: an experimental approach. *Animal Cognition*, 11(3), 449–456. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0135-y>
- Massen, J. J. M., Berg, L. M. van den, Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2010). Generous Leaders and Selfish Underdogs: Pro-Sociality in Despotic Macaques. *PLOS ONE*, 5(3), e9734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009734>
- Matsuzawa, T. (2003). Koshima monkeys and Bossou chimpanzees: Long-term research on culture in nonhuman primates. In F. B. M. D. Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Harvard University Press.

- Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(4), 171–178. <https://doi.org/10.1002/evan.20185>
- Ottoni, E. B., Resende, B. D. de, & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition*, 8(4), 215–219. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0245-8>
- Perry, S., Baker, M., Fedigan, L., Gros-Louis, J., Mackinnon, K. C., Manson, J., ... Rose, L. (2003). Social conventions in wild capuchin monkeys: evidence for behavioral traditions in a neotropical primate. *Current Anthropology*, 44, 241–268.
- Pollick, A., Gouzoules, H., & de Waal, F. B. M. (2005). Audience effects on food calls in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 70, 1273–1281.
- Pradhan, G. R., Tennie, C., & van Schaik, C. P. (2012). Social organization and the evolution of cumulative technology in apes and hominins. *Journal of Human Evolution*, 63(1), 180–190. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.04.008>
- Price, E. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Whiten, A. (2009). A potent effect of observational learning on chimpanzee tool construction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1671), 3377–3383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0640>
- Price, J. J. (1998). Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 497–502. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0322>
- Reader, S. M. (2004). Distinguishing social and asocial learning using diffusion dynamics. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 90–104. <https://doi.org/10.3758/BF03196010>
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2001). Primate Innovation: Sex, Age and Social Rank Differences. *International Journal of Primatology*, 22(5), 787–805. <https://doi.org/10.1023/A:1012069500899>
- Rendell, L., Boyd, R., Cownden, D., Enquist, M., Eriksson, K., Feldman, M. W., ... Laland, K. N. (2010). Why Copy Others? Insights from the Social Learning Strategies Tournament. *Science*, 328(5975), 208–213. <https://doi.org/10.1126/science.1184719>
- Renner, E., Abramo, A. M., Hambright, M. K., & Phillips, K. A. (2017). Insightful problem solving and emulation in brown capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 20(3), 531–536. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1080-z>

- Resende, B. D., Ottoni, E. B., & Fragaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a Perception–action perspective. *Developmental Science*, 11(6), 828–840. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2008.00731.x>
- Richerson, P. J., & Boyd, R. (2005). *Not By Genes Alone*. Chicago. Recuperado de <http://www.press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/N/bo3615170.html>
- Russon, A. E. (2003). Developmental perspectives on great ape traditions. In D. M. Fragaszy & S. Perry (Orgs.), *The Biology of Traditions: Models and Evidence* (p. 329–364). Cambridge University Press.
- Sabbatini, G., Vizioli, A. D. B., Visalberghi, E., & Schino, G. (2012). Food transfers in capuchin monkeys: an experiment on partner choice. *Biology Letters*, 8(5), 757–759. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0534>
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2007). Chimpanzee tool technology in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. *Journal of Human Evolution*, 52(4), 420–433. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.11.001>
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2009). Flexible and Persistent Tool-using Strategies in Honey-gathering by Wild Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 30(3), 411–427. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9350-5>
- Schlag, K. H. (1998). Why Imitate, and If So, How?, : A Boundedly Rational Approach to Multi-armed Bandits. *Journal of Economic Theory*, 78(1), 130–156.
- Schnoell, A. V., & Fichtel, C. (2012). Wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*) use social information to learn new foraging techniques. *Animal Cognition*, 15(4), 505–516. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0477-y>
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61(2), 277–286. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1606>
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., ... Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437(7063), 1357–1359. <https://doi.org/10.1038/nature04243>
- Strauss, S., & Ziv, M. (2012). Teaching Is a Natural Cognitive Ability for Humans. *Mind, Brain, and Education*, 6(4), 186–196. <https://doi.org/10.1111/j.1751-228X.2012.01156.x>
- Suchak, M., & Waal, F. B. M. de. (2012). Monkeys benefit from reciprocity without the cognitive burden. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(38), 15191–15196. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213173109>

- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, 73(8), 703–719. <https://doi.org/10.1002/ajp.20915>
- Swaney, W., Kendal, J. R., Capon, H., Brown, C., & Laland, K. N. (2001). Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*, 62(3), 591–598.
- Takimoto, A., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Animal Cognition*, 13(2), 249–261. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0262-8>
- Thorndike, E. L. (1911). *Animal Intelligence*. New York: Macmillan.
- Tomasello, M. (1999). *The Cultural Origins of Human Cognition*. Harvard University Press.
- Tomasello, M., & Moll, H. (2010). The gap is social: Human shared intentionality and culture. In *Mind the gap: Tracing the origins of human universals* (p. 331–349). Berlin: Springer.
- Tomasello, Michael. (1994). The question of chimpanzee culture. In *Chimpanzee Cultures* (p. 301–377). Cambridge: Harvard University Press.
- Tomasello, Michael, & Call, J. (1997). *Primate Cognition*. Oxford University Press.
- Tomasello, Michael, Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(5), 675–691. <https://doi.org/10.1017/S0140525X05000129>
- Tomasello, Michael, Kruger, A. C., & Ratner, H. H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(03), 495–511. <https://doi.org/10.1017/S0140525X0003123X>
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35–57.
- Tylor, E. B. (1871). *Primitive Culture: Researches Into the Development of Mythology, Philosophy, Religion, Art, and Custom*. J. Murray.
- van Schaik, C. P., & Pradhan, G. R. (2003). A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition. *Journal of Human Evolution*, 44(6), 645–664. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(03\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(03)00041-1)

- Waal, F. B. M. de, Leimgruber, K., & Greenberg, A. R. (2008). Giving is self-rewarding for monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36), 13685–13689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807060105>
- Watson, S. K., Reamer, L. A., Mareno, M. C., Vale, G., Harrison, R. A., Lambeth, S. P., ... Whiten, A. (2017). Socially transmitted diffusion of a novel behavior from subordinate chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 79(6), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.22642>
- Webster, M. M., Atton, N., Hoppitt, W. J. E., & Laland, K. N. (2013). Environmental Complexity Influences Association Network Structure and Network-Based Diffusion of Foraging Information in Fish Shoals. *The American Naturalist*, 181(2), 235–244. <https://doi.org/10.1086/668825>
- Weigel, R. M. (1979). The Facial Expressions of the Brown Capuchin Monkey (*Cebus apella*). *Behaviour*, 68(3/4), 250–276.
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 765–778.
- Whitehead, Hal. (2008). *Analyzing Animal Societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: University of Chicago Press. Recuperado de <http://www.press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/A/bo5607202.html>
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., ... Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399(6737), 682–685. <https://doi.org/10.1038/21415>
- Whiten, Andrew, & Ham, R. (1992). On the Nature and Evolution of Imitation in the Animal Kingdom: Reappraisal of a Century of Research. *Advances in the Study of Behavior*, 21, 239–283.
- Whiten, Andrew, McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1528), 2417–2428. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0069>
- Whiten, Andrew, & van Schaik, C. P. (2007). The evolution of animal “cultures” and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 603–620. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1998>
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2013). Basis for Cumulative Cultural Evolution in Chimpanzees: Social Learning of a More Efficient Tool-Use Technique. *PLoS ONE*, 8(1), e55768. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055768>

- Yamamoto, S., & Tanaka, M. (2010). The influence of kin relationship and reciprocal context on chimpanzees' other-regarding preferences. *Animal Behaviour*, 79(3), 595–602. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.034>
- Zentall, T. (1996). An analysis of imitative learning in animals. In *Social learning in animals: the roots of culture*. San Diego, CA: Academic press.

Apêndice A – Categorias Hierárquicas

Para construir o ranking hierárquico nós utilizamos apenas as interações agonísticas em que 1) ambos os indivíduos foram identificados e 2) a reação do receptor da ação agonística (ameaça, investida, perseguição, agressão física) foi submissa (se afastar ou realizar a vocalização e/ou sorriso de submissão). Antes de construir o ranking hierárquico testamos o índice de linearidade (de Vries, 1995), para definir se o grupo estudado possui uma hierarquia linear. Ou seja, A é dominante em relação à B, e B em relação à C, logo, A é dominante em relação à C. Nós encontramos um grau baixo⁹, porém significativo, de linearidade hierárquica ($h' = 0,286$, $p < 0,01$ – 1000 permutações)¹⁰, o que nos permite definir linearmente o ranking hierárquico do grupo.

Existem diversos métodos para distribuir os indivíduos de um grupo em um ranking hierárquico. Whitehead (2008), contudo, argumenta que o método I&SI de Vries (1998) é a melhor metodologia para construir *rankings* contínuos. Nós utilizamos este método para definir o ranking hierárquico do grupo da Jurubeba (Tabela 13).

Para evitar problemas com a inversão de ranks ao longo do experimento pelos indivíduos nós os categorizamos. O primeiro quartil de indivíduos, de acordo com método de *rankeamento* “I&SI”, foi considerado como indivíduos dominantes, o último quartil de indivíduos foi considerado como subordinados e os indivíduos entre estes quartis foram considerados como medianos – definindo assim as categorias hierárquicas do grupo (Tabela 13). Segundo Coelho (2015), existem menos inversões de posições de ranking nos extremos (primeiro e último quartil), desta forma, a maior parte das inversões ocorre entre os indivíduos medianos. Ao mantermos um número maior de indivíduos na categoria de medianos, adotamos uma medida conservadora (Coelho, 2015). Além disso, segundo Reader e Laland (2001), em estudos com primatas o *ranking* hierárquico é comumente dividido de forma que hajam o mesmo número de indivíduos classificados como dominantes e subordinados.

⁹ A medida de linearidade (h') de Vries (1995) varia de 0 a 1, sendo 0 considerado não linear e 1 considerado completamente linear.

¹⁰ Utilizamos o software SOCPROG (H. Whitehead, 2009) para calcular tanto o índice de linearidade (h') quanto o I&SI ranking

Tabela 13 – Classificação hierárquica, dos indivíduos do grupo da Jurubeba, de acordo com o I&SI ranking (Vries, 1998) e a categoria hierárquica

Indivíduo	I&SI ranking	Categoria hierárquica
BOL	1	Dominante
LOI	2	
ELV	3	
MAI	4	
CHO	5	
PEN	6	
BAR	7	
PAN	8	
PAC	9	
CLA	10	
PER	11	Mediano
JAN	12	
COS	13	
GAD	14	
PUN	15	
CAV	16	
ZUM	17	
TIR	18	
TOP	19	
CRI	20	
RIS	21	
DID	22	
CAS	23	
MAG	24	
SAN	25	
ROS	26	
ACA	27	
SOM	28	
NEY	29	
GAL	30	
CHI	31	
BIA	32	
OLI	33	Subordinado
GRI	34	
DUE	35	
CRA	36	
MIN	37	
DUN	38	
DES	39	
DAD	40	
SKI	41	
CUR	42	
PEL	43	

APÊNDICE B – Teste de preferência

Antes de introduzir a caixa-problema de alimentos realizamos um teste de preferência para determinar entre amendoins, castanhas de caju e semente de girassol, qual a classificação de preferência (baixo valor, valor intermediário e alto valor) desses alimentos e assim distribuí-las nas devidas recompensas na caixa-problema. Para realizar este teste pareamos os alimentos dois a dois, colocando-os dentro de tubos de PVC presos à uma árvore (Figura B1). Realizamos um pareamento de alimentos por dia, com um total de seis dias de teste de preferência. Para controlar para a escolha de um lado (direita ou esquerda), ao invés da escolha pelo alimento, nós realizamos dois dias de teste com cada dupla de alimentos e invertemos o lado em que os alimentos eram oferecidos (em relação ao primeiro dia).

Figura 24 – Macacos-prego participando do Teste de preferência

Para avaliar a preferência dos indivíduos realizamos três análises utilizando o Teste T pareado. Nós encontramos que os indivíduos escolheram mais a castanha de caju que a semente de girassol ($N= 32$, $p<0,01$), preferiram o amendoim em relação à semente de girassol ($N= 30$, $p<0,01$) e optaram mais vezes pelo amendoim que pela castanha de caju ($N= 39$, $p=0,01$). Com isso podemos afirmar que o resultado do teste

de preferência foi amendoim > castanha de caju > semente de girassol; desta maneira, a recompensa do Estágio 1 (CAE1) era semente de girassol, a do Estágio 2 (CAE2) castanha de caju e a do Estágio 3 (CAE3), amendoim.

Apêndice C – Script base utilizado nas Network-based diffusion analysis

Criar objetos com as redes sociais que vou utilizar para realizar a análise

*##### Rede de Observação 0M
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede de Observação 1M
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede de Observação 5M
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede de Scrounging Presença
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede de Scrounging Geral
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede Colimentação
Conferir se a tabela está ok*

*### Rede Catação
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede Prox 0m
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede Prox 1m
Conferir se a tabela está ok*

*##### Rede Prox 5m
Conferir se a tabela está ok*

*#####
#####*

```
#####Criar as matrizes que contêm as variáveis de nível individual
```

```
## Rank de Hierarquia (feito no SOCPROG), dados na ordem em que os indivíduos  
aparecem nas matrizes das redes sociais
```

```
##Quantas vezes chegou na caixa antes resolver a tarefa
```

```
### Tem que agrupar todas essas coisas para colocar na função. Chamar a  
combinação de "asoc"
```

```
asoc<-cbind( )
```

```
#####  
#####  
#####
```

```
# Criar Objeto com o Tempo de difusão TADA, dados na ordem em que os  
indivíduos aparecem nas matrizes das redes sociais
```

```
timediffusionJB <- sort(c( ))
```

```
# Conferir se a tabela está ok  
timeALIMdiffusionJB
```

```
# Criar Objeto com a Ordem de difusão OADA, dados na ordem em que os  
indivíduos aparecem nas matrizes das redes sociais
```

```
orderdiffusion <- c( )
```

```
# Conferir se a tabela está ok  
orderdiffusion
```

```
#####  
#####SCRIP DA NBDA#####  
#####
```

```
# Utilizar o script mais atual
```



```
#####
##### OADA #####
#####
```

```
##### Criar uma oaData que contem os dados necessário para a OADA:
Tempdata <- oaData(assMatrix= , asoc=asoc, orderAcq= orderdiffusion,
groupid="JB",taskid="ALIM")
```

```
#####
#####Adicionando "pesos" individuais da transmissão social #####
#####
```

```
#Vezes que resolveu durante todo o tempo do experimento
```

```
Tempdata <-oaData(assMatrix= , asoc=asoc, orderAcq= orderdiffusion,
groupid="JB",taskid="ALIM", weights=c( ))
```

```
tempModel1<-addFit(oadata=TempData)
```

```
summary(tempModel1)
```