**Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia**

MARIANA MASCARENHAS WINANDY

O período juvenil em macacos-prego (*Sapajus* sp.): ontogenia das relações sociais e do forrageamento

Versão corrigida

São Paulo
2012

MARIANA MASCARENHAS WINANDY

O período juvenil em macacos-prego (*Sapajus* sp.):
ontogenia das relações sociais e do forrageamento

Versão corrigida

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Dr^a Patrícia Izar

São Paulo
2012

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

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

Winandy, Mariana Mascarenhas.

O período juvenil em macacos-prego (*Sapajus* sp.): ontogenia das relações sociais e do forrageamento / Mariana Mascarenhas Winandy; orientador Patrícia Izar. -- São Paulo, 2012.

170 f.

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

1. Primatas (não humanos) 2. Cebus 3. Ontogenia 4. Comportamento de forrageamento animal 5. Comportamento social animal I. Título.

QL737.P9

FOLHA DE APROVAÇÃO

Mariana Mascarenhas Winandy

O período juvenil em macacos-prego (*Sapajus* sp.):
ontogenia das relações sociais e do forrageamento

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo para
a obtenção do título de Mestre em Psicologia.

Área de Concentração: Psicologia Experimental –
Comportamento Animal.

Dissertação defendida e aprovada em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Agradecimentos

Agradeço, em primeiro lugar, à Patrícia, pelo carinho, pela confiança, por todo o conhecimento transmitido e pela incrível paciência.

À Briseida, que tantas vezes cruzou o meu caminho profissional e teve um papel crucial na minha trajetória. Foi você quem me trouxe para o mundo da primatologia! Obrigada pela oportunidade, por todo o apoio, pelas aulas, pela amizade, e por participar da minha banca, mais uma vez.

À Michele, pela amizade, pelas conversas e companheirismo em Natal, por me ensinar muito sobre macacos-prego e por participar da banca de qualificação com tantas boas sugestões.

Aos professores da graduação do Instituto de Biociências, que tanta informação me passaram, e também aos professores do Instituto de Psicologia Eduardo Ottoni, César Ades, Emma Otta, Fernando Ribeiro, Vera Bussab, por tanto ajudarem nas diferentes fases do trabalho e pelo fascínio contagiante por este campo do conhecimento que é a Etologia.

A Liliane e Sayuri, por permitirem a realização deste trabalho no Parque Ecológico do Tietê, e aos guardas do Parque, Romeu, Marcos, “Padre”, entre outros, pela ajuda e pela segurança.

À Capes pela bolsa de Mestrado.

A Marina, Camila e Bianca pela amizade, pelas conversas, pelos dados, pelas viagens e por tanto me ensinarem. E aos outros colegas da pós-graduação, Luiz (obrigada pelos ótimos papos e por ajudar a passar o tempo nos dias de tédio em que os macacos não apareciam para quebrar coco!), Olívia, Tiago, Lucas, Mari, Caio, Andréa, Clara, e também os não-macacólogos Lia, Altay, José Henrique, Marco, César, Renata, Leo, Anna Karina, Bia, Raquel...

Às estagiárias Marcela, Dani e Marília por toda a ajuda com o trabalho, e a Mônica pela ajuda com as primeiras transcrições.

Às professoras de Natal, Renata, Fívia e Maria Emília, e aos alunos Wall, Diego, Felipe e Luiza, por nos receberem na missão de estudos, e também aos colegas de missão Vivi, Samira, Sandra, Samai, Carla, Rafael.

A todos os colegas de faculdade, por tudo o que passamos juntos, e em particular às queridas amigas Carla, Karen, Verena, por me aturarem até hoje.

Às minhas queridas irmãs Dri e Cris, sem as quais não posso nem mesmo imaginar a minha vida.

À Tânia Maria, pela linda capa e pela ajuda com questões informáticas.

A Theo e Nessie, pela companhia e por me aceitarem como humana de estimação.

Aos macacos, é claro, sem os quais não haveria este trabalho.

Aos meus pais, que sempre me apoiaram em todas as minhas decisões e indecisões, obrigada por todo o carinho, ajuda e paciência.

E a quaisquer pessoas que eu tenha porventura esquecido de mencionar, minhas sinceras desculpas e

MUITO OBRIGADA!

Resumo

WINANDY, M. M. (2012). **O período juvenil em macacos-prego (*Sapajus* sp.): ontogenia das relações sociais e do forrageamento.** 2012. Dissertação de Mestrado – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

Primates apresentam maturação tardia em relação a outros mamíferos, com infância e, particularmente, juventude prolongadas. Duas hipóteses para explicar esta característica da ordem são a hipótese da necessidade de aprendizagem, que aponta a necessidade de aquisição de habilidades sociais ou de forrageamento como fator-chave, e a hipótese de aversão a riscos, segundo a qual primatas apresentam crescimento lento de modo a reduzir suas taxas metabólicas, uma vez que sofrem com a competição por alimento com indivíduos adultos devido à baixa posição hierárquica ou a uma menor eficiência no forrageamento. O presente trabalho analisou o desenvolvimento comportamental de jovens macacos-prego (*Sapajus* sp.) de um grupo que vive em semi-liberdade no Parque Ecológico do Tietê, São Paulo, de outubro de 2007 a maio de 2010. Os dados foram obtidos com os métodos Focal de Varredura e Todas as Ocorrências. Os resultados mostram uma hierarquia de dominância, de modo geral, herdada da mãe entre as fêmeas e dependente de idade entre os machos. O grande número de indivíduos com pouca participação em interações agonísticas e de díades sem relações de dominância e o baixo número de coalizões, que envolveram principalmente indivíduos dominantes, sugerem um mecanismo de evitação de conflitos por parte dos subordinados. Ao longo do desenvolvimento, houve uma redução na agressão sofrida pelos jovens, sugerindo que esse mecanismo de evitação é aprendido ao longo do desenvolvimento. As relações afiliativas de proximidade e catação dependeram fortemente do parentesco entre os indivíduos e de sua posição hierárquica, sendo que nas relações de proximidade houve também efeito da idade, com jovens mantendo-se próximos entre si. Jovens fêmeas investiram mais na construção e manutenção de redes afiliativas, por meio da catação, do que os jovens machos, e foram mais toleradas. O orçamento de atividades e o comportamento alimentar diferiram entre as categorias etárias, porém houve pouca influência do sexo. Houve evidências de sincronia de atividades entre os jovens e seus vizinhos mais próximos, porém as diferenças na dieta entre jovens e adultos sugerem que a aprendizagem social não foi o principal fator influenciando o comportamento alimentar dos jovens. Sua maior dedicação a recursos de fácil obtenção (frutos) do que a recursos mais difíceis de obter (invertebrados) indica menor eficiência no forrageamento. A menor dedicação a alimentos provisionados, por sua vez, sugere desvantagem na competição intra-grupo. O comportamento dos jovens no grupo estudado dá suporte ao modelo de aversão a riscos, embora haja evidências de que a aquisição de habilidades sociais e de forrageamento seja um fator importante no seu desenvolvimento.

Palavras-chave: primatas neotropicais, macaco-prego, ontogenia, forrageamento, relações sociais

Abstract

WINANDY, M. M. (2012). **The juvenile period in tufted capuchin monkeys (*Sapajus* sp.): ontogeny of social relationships and foraging behavior** 2012. Dissertação de Mestrado – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2012.

Primates exhibit delayed maturation in comparison to other mammals, with a long juvenile period. Two attempts to explain this characteristic are the “needing to learn” hypothesis, which points towards the need to acquire social or foraging skills as important challenges for juveniles, and the “juvenile risk aversion” hypothesis, according to which primates have slow growth rates in order to reduce metabolic rates, because they have a disadvantage in the competition for resources against adults, due to lower hierarchical position or to less foraging efficiency. The present work analyses the behavioral development of juvenile capuchin monkeys (*Sapajus* sp) from a semi-free-ranging group at Parque Ecológico do Tietê (PET), São Paulo, Brazil, from October 2007 to May 2010. Data was obtained using “scan sampling” and “all occurrences” methods. Results show that the dominance hierarchy was mostly inherited from the mother, for juvenile females, and age-related, for males. The large number of individuals with little or no participation in agonistic interactions and of 0x0 ties, and the low number of coalitions, which involved mostly dominant individuals, suggest that a conflict-avoidance mechanism is being used by subordinates. There was a reduction in the aggression suffered by juveniles through time, suggesting that this mechanism is learned throughout the development. Affiliative relationships were highly dependent on kinship and hierarchical position, and in proximity there was also an effect of age, with juveniles close to one another. Juvenile females invested more in building and maintaining social networks, through grooming, than male juveniles, and were more tolerated in proximity. The activity budget and feeding behavior differed among age categories, but there was little influence of sex. There was evidence of synchrony of activities between juveniles and individuals in proximity, but differences in diet between juveniles and adults suggest that social learning was not the main influence on juveniles' foraging behavior. They allocated more foraging time to resources easy to obtain (fruits) than to more difficult to obtain resources (invertebrates), which indicates they are less efficient in foraging. They also dedicated less time to provisioned food, suggesting a disadvantage in intra-group competition. The behavior of the juveniles observed in this study supports the risk aversion model, although there are evidences that the acquisition of social and foraging skills also plays an important role on their development.

Keywords: neotropical primates, capuchin monkeys, ontogeny, foraging, social relationships

Sumário

Agradecimentos	iii
Resumo	iv
Abstract	v
1. Introdução	8
1.1 O ciclo de vida dos primatas e o período juvenil.....	8
1.1.1 Por que os primatas têm o desenvolvimento tão lento?.....	9
1.2 Forrageamento	13
1.3 Relações Sociais	15
1.3.1 Sistemas sociais e sua relação com o ciclo de vida	15
1.3.2 Hierarquia de dominância	16
1.3.3 Relações de proximidade	18
1.3.4 Catação.....	18
1.4 O macaco-prego.....	20
1.4.1 Taxonomia e Distribuição	20
1.4.2 Descrição.....	22
1.4.3 Desenvolvimento	23
1.4.4 Alimentação	24
1.4.5 Sistema social.....	25
2. Objetivos.....	29
3. Metodologia.....	32
3.1 Local de estudo	32
3.2 Grupo de estudo	34
3.3 Coleta de dados	38
3.4 Variáveis.....	41
3.4.1 Estrutura Social do Grupo.....	41
3.4.2 Orçamento de atividades.....	42
3.4.3 Dieta.....	43
3.4.4 Forrageamento	43
3.5 Análise	44
4. Resultados	49
4.1 Orçamento de Atividades e de forrageamento	49
4.1.1 Orçamento de atividades	49
4.1.2 Padrões de forrageamento	53
4.1.3 Itens alimentares e procedência do alimento	58
4.2 Influência do comportamento de outros indivíduos	66
4.2.1 Jovem e vizinho mais próximo	67
4.2.2 Jovem e mãe.....	69
4.2.3 Jovem e macho dominante.....	71
4.3 Relações sociais	73
4.3.1 Dominância	73
4.3.2 Proximidade	82
Contato	82
Um metro	91

Dez metros	109
4.3.3 Catação.....	120
4.4 Análise mês a mês do desenvolvimento dos jovens	126
5. Discussão	129
5.1 Mesmo com o provisionamento, há diferenças no comportamento alimentar de jovens e adultos? Em caso afirmativo, que fatores estão por trás dessas diferenças?	129
5.3.1 Diferenças encontradas no forrageamento.....	129
5.3.2 Há evidências de aprendizagem social do forrageamento?	131
5.3.3 As diferenças no forrageamento podem ser explicadas por menor força ou habilidade dos jovens?.....	132
5.3.4 Os resultados suportam a hipótese de evitação de riscos?.....	135
5.3.5 Jovens e adultos possuem diferentes demandas nutricionais?.....	135
5.2 Como são as relações sociais dos jovens? A idade é o principal fator determinante no desenvolvimento dessas relações?	136
5.2.1 Relações de dominância.....	137
5.2.2 Proximidades.....	141
5.2.3 Catação.....	144
6. Conclusões	148
Referências	150
APÊNDICE A – Relações de catação de cada um dos jovens do grupo, por bloco de meses, obtidas a partir das Árvores Orientadas de Caminhos mais Curtos.....	159
APÊNDICE B – Envolvimento dos jovens em interações agonísticas	168
APÊNDICE C – Envolvimento dos jovens em interações de catação.....	172
APÊNDICE D – Comportamentos que apresentaram diferença entre as categorias etárias no orçamento de atividades.....	174
APÊNDICE E – Comportamentos de forrageamento que apresentaram diferença entre as categorias etárias	179
APÊNDICE F – Alimentos explorados que apresentaram diferença entre as categorias etárias.....	182

1. Introdução

1.1 O ciclo de vida dos primatas e o período juvenil

A teoria do ciclo de vida (*life history*) investiga variáveis que afetam características espécie-específicas do desenvolvimento de um indivíduo, por exemplo: tempo de gestação, idade de desmame, idade da primeira reprodução, intervalos entre nascimentos, tamanho da ninhada, e expectativa de vida (van Schaik e Deaner, 2003). Em mamíferos, as variações interespecíficas nessas características são fortemente correlacionadas, de modo que se costuma classificar o ciclo de vida dos mamíferos em um contínuo, dos ciclos mais “rápidos” (altas taxas de natalidade, rápido desenvolvimento e vida curta) aos mais “lentos” (baixas taxas de natalidade, desenvolvimento lento e vida longa) (Kappeler *et al.*, 2003; van Schaik e Deaner, 2003). Um dos principais fatores que influenciam essa variação é o tamanho corporal (Pagel e Harvey, 1993). De modo geral, animais maiores possuem um ciclo de vida mais lento, enquanto animais menores encontram-se no outro extremo do contínuo “rápido-lento”, mas as características do ciclo de vida permanecem correlacionadas quando os efeitos do tamanho corporal são removidos (Purvis *et al.*, 2003).

O ciclo de vida dos primatas está entre os mais lentos dentre todos os mamíferos (Kappeler *et al.*, 2003). Além de apresentarem alta expectativa de vida e poucos filhotes por ano para seu tamanho, primatas possuem o mais longo período juvenil entre os mamíferos de porte semelhante (Pereira e Fairbanks, 1993a).

A Biologia define o período de juventude em termos de capacidade de sobrevivência e reprodução do indivíduo: um animal juvenil é capaz de sobreviver às próprias custas, sem a provisão dos pais, mas ainda não é sexualmente maduro (Pereira, 1993). Este período é, muitas vezes, considerado um “limbo” entre a independência dos cuidados maternos e a reprodução.

O longo período de desenvolvimento dos primatas impõe custos consideráveis para o animal, não apenas por adiar a reprodução, mas também por estender a fase de vida mais vulnerável (Joffe, 1997), uma vez que primatas juvenis apresentam taxas de mortalidade mais altas e são mais suscetíveis à predação e à falta de alimento do que adultos (Janson e van Schaik, 1993). Em função desses custos, muitos pesquisadores têm se dedicado a tentar elucidar quais seriam os benefícios do longo período de imaturidade, que teriam levado à seleção deste ciclo de vida ao longo da evolução do grupo.

De acordo com Mumby e Vinicius (2008), a teoria do ciclo de vida postula que a idade de maturação de uma determinada espécie é dada por um dilema adaptativo entre crescimento e reprodução, isto é, entre as vantagens de maturar e se reproduzir cedo, com menor risco de morrer sem se reproduzir, e as vantagens de terminar o crescimento tarde, como tamanho corporal maior, maior posição na hierarquia, menor risco de predação, entre outras. Primatas teriam maturação tardia porque estão expostos a menores taxas de mortalidade e menor risco de morte antes da reprodução do que outros mamíferos, o que favoreceria investimento prolongado no crescimento.

A teoria parece explicar bem o longo período juvenil, porém, além de maturação tardia, os primatas também possuem baixas taxas de crescimento juvenil, de modo que esse crescimento longo não resulta em adultos muito grandes (Charnov e Berrigan, 1993; Mumby e Vinicius, 2008). Segundo Charnov e Berrigan (1993), essas baixas taxas de crescimento são a causa direta dos outros aspectos do ciclo de vida dos primatas. Considerando que grande tamanho corporal é vantajoso (por reduzir o risco de predação e conferir vantagens competitivas), por que o longo período de crescimento dos primatas não resulta num tamanho corporal maior?

1.1.1 Por que os primatas têm o desenvolvimento tão lento?

Existem diversas hipóteses que tentam responder esta pergunta. Algumas delas têm como premissa um orçamento energético limitado, e diferentes ontogenias seriam diferentes estratégias para lidar com isso. Este é o caso da hipótese de evitação de risco (“*juvenile risk aversion*”) (Janson e van Schaik, 1993), segundo a qual, em primatas, taxas de crescimento baixas evoluíram como uma resposta adaptativa que reduz as necessidades energéticas durante o crescimento. A vida em grupo da maioria dos primatas reduz o risco de mortalidade por predação, mas aumenta a competição por alimento. Juvenis têm menor tamanho corporal e menor habilidade no forrageamento do que adultos e, portanto, saem perdendo na competição, o que leva a uma ingestão menor de nutrientes ou ao consumo de alimentos mais pobres.

Janson e van Schaik (1993) fizeram uma revisão de estudos sobre forrageamento de jovens primatas de diversas espécies, e demonstraram que eles forrageiam por mais tempo que os adultos, o que, segundo os autores, seria um indício de menor eficiência no comportamento, e sofrem mais com a escassez de alimento. Os autores sugerem que o crescimento lento reflete um risco periódico de morrer de fome. Taxas de crescimento mais baixas equivalem a taxas metabólicas mais baixas e, portanto, a uma menor demanda

energética.

No entanto, alguns primatas apresentam baixas taxas de crescimento e não vivem em grandes grupos, como o gibão *Hylobates lar* (Mumby e Vinicius, 2008). Além disso, Garber e Leigh (1997) apontam que variações nas taxas de crescimento em calitriquídeos não estão relacionadas com a competição por alimento, muito rara nessas espécies; elas estão altamente correlacionadas a padrões do ciclo de vida e do sistema social.

Outra hipótese para o longo período de crescimento dos primatas é a do crescimento limitado pelo cérebro (“*brain growth constraint*”). Ela postula que o cérebro mais desenvolvido da ordem é um órgão metabolicamente caro, e o lento crescimento seria um modo de compensar esse custo. Esta hipótese encontra apoio nas altas correlações entre tamanho do cérebro (relativo ao tamanho corporal) e atributos do ciclo de vida, como a expectativa de vida, entre ordens de mamíferos – quando excluídos os morcegos (van Schaik e Deaner 2003). Ross (2003) demonstrou que, entre primatas, o crescimento na fase juvenil é lento e esta fase é mais longa em espécies com cérebros relativamente grandes (mas não houve correlação entre o tamanho do cérebro e a fase infantil). Segundo Smith *et al.* (1994) e Godfrey *et al.* (2003), a idade em que a dentição se completa é um bom índice da taxa de maturação de uma espécie, e quanto menor o cérebro, mais rápido o desenvolvimento da dentição, sendo possível fazer previsões sobre a maturação dentária a partir do tamanho do cérebro.

A complexidade social, fruto da vida em grupos sociais grandes, é considerada por muitos pesquisadores como a principal pressão seletiva para o aumento no tamanho do cérebro dos primatas (Byrne e Whiten, 1988; Dunbar, 2003). Porém, não se verifica aumento da cognição em todos os animais que vivem em grupos grandes. Segundo van Schaik e Deaner (2003), isto ocorre porque as adaptações cognitivas dependem do tecido neural, que é muito custoso. Eles apresentam um modelo em que o ciclo de vida atua como um filtro: as mesmas pressões seletivas que levam a um aumento de cognição – e, portanto, de cérebro – em espécies com ciclo lento não o fazem em espécies com ciclo de vida rápido. O ciclo de vida lento, portanto, precederia o aumento do cérebro.

Segundo estudo de Mumby e Vinicius (2008), os strepsirrinos possuem uma constante de crescimento mais próxima à dos primatas antropóides do que à de outros mamíferos (apesar de grande variação entre espécies), sugerindo que o crescimento lento é um caractere primitivo dos primatas, e não consequência do cérebro maior dos antropóides mais derivados. Walker *et al.* (2006) também apresentaram resultados que contradizem a hipótese do crescimento limitado pelo cérebro: eles encontraram fatores diferentes afetando a extensão do

período juvenil (dieta, expectativa de vida e densidade populacional), tamanho do cérebro (tamanho da área de vida) e razão entre o córtex e o resto do cérebro (tamanho de grupo). Além disso, segundo Leigh (2004), não há relação direta entre tamanho do cérebro e maturação em primatas, pois o período de crescimento do cérebro é independente da idade de maturação. Isto sugere, segundo o autor, que a idade de maturação e o tamanho do cérebro têm uma correlação positiva devido a altas taxas de crescimento do cérebro em espécies que atingem a maturidade mais tarde.

Leigh apresenta uma terceira hipótese para explicar as baixas taxas de crescimento dos primatas: dilemas adaptativos (*“trade-offs”*) metabólicos da mãe. Fêmeas de espécies com maturação relativamente tardia podem arcar com os custos metabólicos do crescimento rápido do cérebro de seu filhote, durante a gestação ou a lactação, devido ao maior tamanho corporal e a outras consequências da maturação tardia, como habilidades sociais, alta (ou pelo menos estável) posição hierárquica, e maior proficiência no forrageamento. Por outro lado, fêmeas de espécies que amadurecem relativamente mais cedo produzem descendentes com cérebros que crescem por longos períodos após o nascimento, reduzindo os custos para a mãe.

Altas taxas de cuidado alomaterno também reduzem os custos reprodutivos para a mãe: segundo Garber e Leigh (1997), o cuidado cooperativo característico do sistema social dos calitriquídeos permite às fêmeas deste táxon ter um maior número de filhotes, com parto de gêmeos e até duas ninhadas por ano. Ross (1991) chega a afirmar que, em espécies do Novo Mundo, cuidado alomaterno comum parece ser um pré-requisito para altas taxas de crescimento pós-natal. Porém, em seu trabalho de 2003, ela conclui que, embora o cuidado alomaterno possa aumentar a taxa de crescimento dos infantes e permitir o desmame mais cedo, isto não resulta em maturação mais cedo do que em espécies sem este tipo de cuidado (de tamanho corporal e peso cerebral semelhantes). Isto se deve à relação entre a taxa de crescimento juvenil e o tamanho do cérebro. A autora não encontrou relação entre alocação e tamanho do cérebro.

Por fim, a teoria da “necessidade de aprendizagem” (*“needing to learn”*) chama a atenção para a alta plasticidade comportamental dos primatas. O prolongamento da juventude estaria associado a uma complexidade do ambiente físico ou social no qual o animal está inserido, que gera grande quantidade de informações, o que por sua vez requer um longo período de aprendizagem (Joffe, 1997). Para alguns autores, a necessidade de aquisição de habilidades sociais foi a principal pressão para o prolongamento da juventude: O’Brien (1992) e Joffe (1997) afirmam que o desenvolvimento de relações afiliativas é essencial para que primatas juvenis sejam incorporados à rede social do grupo em que vivem, e é neste período

que os animais são inseridos na hierarquia e fazem alianças. Outros autores apontam a necessidade de aquisição de habilidades de forrageamento como mais crucial na ontogenia dos primatas: segundo Gunst *et al.* (2008), a duração do período juvenil depende de padrões de forrageamento que exigem aprendizagem de uma grande quantidade de informações e/ou habilidades para que seja alcançada a competência adulta.

Joffe (1997) defende que habilidades de forrageamento são adquiridas mais fácil e rapidamente pelos imaturos do que as habilidades sociais, tendo por base estudos que sugerem que jovens atingem a mesma competência no forrageamento que os indivíduos maduros muito antes de chegar ao tamanho adulto (Boinski e Fragaszy, 1989: *Saimiri sciureus*; Janson e van Schaik, 1993: *Cebus albifrons*, *Cercopithecus aethiops*). Se a aprendizagem do forrageamento for o fator crucial, o tempo para desenvolver uma técnica de forrageamento complexa deve diferir do tempo de crescimento e desenvolvimento físico. Isto significa que, pelo menos, alguns componentes do forrageamento requerem refinamento da técnica, e esses componentes deveriam atingir a forma madura depois do corpo (Gunst *et al.*, 2008). Isto ocorre com a extração de larvas de besouro em talos de bambu por jovens *S. apella* (Gunst *et al.*, 2008; 2010a): níveis adultos de proficiência só foram alcançados aos cinco anos de idade ou mais, e além disso os jovens dedicaram mais tempo que adultos ao forrageamento por alimentos mais fáceis de obter, mas também dedicaram cada vez mais tempo ao longo do desenvolvimento ao forrageamento por larvas, muito embora eles raramente obtivessem larvas com seus esforços.

As hipóteses não são mutuamente excludentes, e nem são fáceis de distinguir na prática (Gunst *et al.*, 2008). Por exemplo, a necessidade de adquirir habilidades de forrageamento ao longo do período juvenil é um dos fatores que levam ao maior risco de morte por inanição nesta fase da vida, segundo Janson e van Schaik (1993), o que se encaixa na hipótese de evitação de risco. A hipótese de dilemas adaptativos metabólicos da mãe e a hipótese de evitação de riscos também podem se confundir; o desenvolvimento de filhotes de mico-de-cheiro (*Saimiri* sp) impõe altos custos para a mãe, pois há comparativamente pouco cuidado alomaterno e rápidos crescimento pré-natal e crescimento do cérebro logo após o nascimento. Garber e Leigh (1997) supõem que, neste gênero, a seleção atuou contra intervalos curtos entre partos, resultando em filhotes relativamente grandes e que se desenvolvem neurologicamente logo após o nascimento. Isso poderia facilitar a independência precoce na alimentação, reduzindo os efeitos da competição por alimento.

Qualquer que tenha sido a pressão seletiva para o prolongamento da juventude nos primatas, ele é característico do ciclo de vida dos primatas. Não obstante, esta fase da vida foi

negligenciada na pesquisa primatológica até recentemente (Pereira e Fairbanks, 1993a), e ainda há poucos trabalhos específicos sobre ela (Pereira e Leigh, 2003). O estudo da ecologia e do desenvolvimento comportamental na fase juvenil (em particular, o desenvolvimento do forrageamento e das relações sociais) é necessário para que se possam testar e aprimorar os modelos, e também é importante para a criação de programas efetivos de conservação (Blomquist *et al.*, 2009), pois precisamos entender a influência de diferentes padrões de desenvolvimento no ciclo de vida, e que partes do ciclo de vida, quando sob impacto, causam declínio da população.

1.2 Forrageamento

O comportamento de forrageio envolve a localização, obtenção, processamento e ingestão de alimentos. A dieta dos primatas, em geral, é dividida em três categorias principais: frutos, folhas e fauna (mais comumente, insetos e aracnídeos), e as espécies que se especializaram, ao longo da evolução, em uma dessas dietas costumam ser denominadas frugívoras, folívoras ou insetívoras, respectivamente (Fleagle, 1999). Os recursos alimentares explorados pelos primatas podem variar bastante em sua distribuição e disponibilidade no tempo e no espaço: podem ser encontrados em porções pequenas ou em porções grandes que podem alimentar muitos indivíduos; ser concentrados e monopolizáveis ou distribuídos de maneira esparsa pelo ambiente; estar disponíveis ao longo do ano inteiro, apenas em determinadas estações e por alguns meses do ano, ou somente a cada dois ou três anos (Fleagle, 1999).

Durante a infância, os mamíferos obtêm sua nutrição através do leite materno. À medida que se desenvolvem e tornam-se capazes de obter e digerir outros tipos de alimento, passam a depender cada vez menos dessa fonte alimentar (Lee, 1997). A partir do desmame, os jovens são responsáveis por obter seu próprio alimento. Porém, isto pode representar uma redução na energia obtida: Fragaszy e Bard (1997) encontraram uma desaceleração no crescimento após o desmame em *Sapajus* sugestiva de uma redução na obtenção de nutrientes, mas não podemos descartar a hipótese de inércia filogenética, uma vez que, em *Saimiri* (gênero considerado grupo-irmão de *Cebus* e *Sapajus* – Hugot, 1998; Fleagle, 1999; Perelman *et al.*, 2011), também ocorre desaceleração do crescimento, que se mantém, mesmo em condições de abundância de alimento (Pereira e Leigh, 2003).

Assim como as habilidades sociais, também as habilidades manipulativas necessárias para o forrageamento de primatas precisam ser adquiridas ao longo da juventude (Joffe,

1997). Diversos estudos demonstram que a eficiência dos juvenis no forrageamento é menor que a dos adultos (Janson e van Schaik, 1993; Agostini e Visalberghi, 2005). No estudo de Resende (2004), sobre a ontogenia de comportamentos manipulativos de macacos-prego, realizado no Parque Ecológico do Tietê com o mesmo grupo estudado no presente trabalho, os macacos só conseguiram obter sucesso no uso de ferramentas para quebra de cocos após os dois anos de idade, e ainda em taxas muito inferiores às dos adultos (ver também Mannu, 2002). O grupo usa ferramentas para quebra de coco espontaneamente (Mannu, 2002; Resende, 2004; Resende *et al.*, 2008; Ottoni e Izar, 2008).

No trabalho de Verderane (2005) sobre o desenvolvimento de infantes, também no Parque Ecológico do Tietê, alguns filhotes começaram a ingerir alimentos sólidos já no segundo mês de vida, e no terceiro todos já ingeriam este tipo de alimento. A partir do quinto mês, os infantes dedicaram a mesma proporção de tempo que os adultos ao forrageamento. Isto pode ter relação com a farta disponibilidade de alimento no ambiente, de fácil obtenção e processamento. No entanto, a autora afirma que este resultado não significa que os infantes estejam ingerindo os mesmos alimentos, nem obtendo a mesma quantidade de energia que os adultos, e levando-se em consideração que os infantes ainda contam com a amamentação como fonte de alimento, é provável que boa parte do seu tempo de forrageamento não resulte em ingestão.

Janson e van Schaik (1993) afirmam que a menor competência dos juvenis deve-se, em parte, ao menor tamanho e força, mas em grande parte deve-se à falta de experiência (que pode melhorar as habilidades dos juvenis de diversas formas, como por meio de observação, tentativa e erro ou prática). Segundo os autores, *Cebus albifrons* atingem o mesmo sucesso dos adultos com 2-3 anos de idade, pelo menos dois anos antes de atingirem tamanho adulto. Entretanto, diferentes alimentos podem representar desafios diferentes. Gunst *et al.* (2010b) compararam classes etárias de *S. apella* no Suriname no forrageamento do fruto da palmeira *Maximiliana maripa*, e verificaram que os jovens atingem o nível de proficiência dos adultos por volta dos três anos de idade, embora exibissem todos os comportamentos de forrageamento usados pelos adultos aos dois anos. Já na extração de larvas de besouro em talos de bambu (Gunst *et al.*, 2008; 2010a), os jovens só alcançaram níveis adultos de proficiência após os cinco anos de idade (idade adulta), não descartando a possibilidade de que tamanho e força de um adulto sejam necessários para atingir máxima proficiência nesta atividade.

De acordo com MacKinnon (2006), há quatro teorias para explicar diferenças nas taxas de ingestão, escolha de alimentos e métodos de obtenção e processamento entre juvenis e

adultos. A primeira tem por base a hipótese de evitação de risco (Janson e van Schaik, 1993) que, como já mencionado, considera o lento crescimento uma estratégia para reduzir os riscos de inanição, fruto da competição por recursos com os adultos. As estratégias de forrageamento dos jovens devem sofrer influência dessa competição, e os recursos explorados devem ser distribuídos de forma mais esparsa no ambiente. A segunda hipótese sugere que as diferenças nos padrões alimentares dependem muito das oportunidades de aprendizagem social (Visalberghi e Adessi, 2003), e a dieta dos imaturos deve se assemelhar à dieta dos indivíduos com os quais mantêm relações de proximidade. A terceira atribui as diferenças à falta de força ou habilidade dos imaturos para explorar determinados recursos, que seriam consumidos apenas pelos adultos. Segundo Janson e van Schaik (1993) e Gunst *et al.* (2008), a menor eficiência juvenil no forrageamento seria expressa por maior tempo dedicado a este comportamento, proporcionalmente, e maior dependência de alimentos de fácil obtenção para suprir suas necessidades metabólicas. A quarta e última hipótese parte do pressuposto que as diferenças se devem a demandas nutricionais diversas; os imaturos podem, por exemplo, necessitar de uma dieta mais rica em energia ou proteínas para custear o crescimento corporal e do cérebro.

1.3 Relações Sociais

1.3.1 Sistemas sociais e sua relação com o ciclo de vida

De acordo com Kappeler e van Schaik (2002), uma sociedade ou “sistema social” é um conjunto de co-específicos que interagem regularmente entre si. São reconhecidos três aspectos dos sistemas sociais: organização social (descreve o tamanho, composição sexual e coesão espaço-temporal da sociedade, como uni-macho ou multi-macho), sistema de acasalamento (com um componente social – que descreve interações sociais, como casais que se acasalam – e um componente genético – que só pode ser determinado por análise genética) e estrutura social (referente aos padrões de interação social e as relações resultantes entre os membros de uma sociedade). Relações de dominância, proximidade e catação são aspectos da estrutura social de um grupo.

Conforme sugerido pelas pesquisas com calitriquídeos já mencionadas (Ross, 1991), há uma influência mútua entre o sistema social e o ciclo de vida. Por exemplo, a maturação de machos do bugio *Alouatta caraya* varia conforme a organização social, sendo mais rápida em grupos uni-macho do que em grupos multi-macho (Blomquist *et al.*, 2009). Plavcan (2001)

descreveu fenômeno semelhante: a maioria das espécies em que há dimorfismo sexual devido a um crescimento mais rápido dos machos (“estirão”) vive em grupos uni-macho, enquanto as que alcançam dimorfismo através de um período de crescimento mais longo para machos do que para fêmeas (“bimaturismo”) tendem a viver em grupos multi-macho. O bimaturismo reduz a competição intra-sexual de machos até o indivíduo adquirir as habilidades sociais necessárias para formar alianças e conseguir melhores posições na hierarquia (Garber e Leigh, 1997).

Um efeito do ciclo de vida no sistema social é o fato de que a razão do tempo de amamentação para o tempo de gestação é um forte preditor de vulnerabilidade ao infanticídio (Kappeler *et al.*, 2003), uma vez que fêmeas com longos períodos de amamentação tendem a ter amenorréia pós-parto. Em primatas, esta razão é uma das mais altas entre mamíferos, portanto primatas devem sofrer mais com esse risco, e isto trará consequências para a organização social, a estrutura social (van Schaik, 1997) e o sistema de acasalamento (Izar *et al.*, 2009).

Outro efeito, desta vez do sistema social sobre o ciclo de vida: a posição hierárquica afeta a atividade reprodutiva (Kappeler *et al.*, 2003; Altmann e Alberts, 2005), tanto indiretamente, devido ao acesso diferencial a recursos, quanto diretamente, como pela inibição da reprodução de subordinados que ocorre em calitriquídeos (Ross, 1991). Em algumas espécies, como babuíños (*Papio cynocephalus*) (Altmann e Alberts, 2005), rhesus (*Macaca mulatta*) e macacos japoneses (*Macaca fuscata*), foi verificado que as filhas de fêmeas dominantes começam a se reproduzir mais cedo do que jovens fêmeas com mães subordinadas. Outras espécies, no entanto, não exibem este efeito; é o caso dos macacos *bonnet* (*Macaca radiata*), espécie em que as fêmeas dão à luz pela primeira vez com a mesma idade (revisão feita por Rubenstein, 1993).

1.3.2 Hierarquia de dominância

Dominância pode ser definida como “uma relação interindividual inferida a partir de relações assimétricas entre esses indivíduos” (Izar, 1994). Essa dominância pode ser inferida a partir do resultado de disputas, nas quais vemos o indivíduo dominante ameaçar, por exemplo, enquanto o indivíduo subordinado adota uma postura de submissão e evitação de conflitos, e costuma se refletir em maior acesso a recursos (alimento, fêmeas proceptivas, locais de descanso) pelos indivíduos dominantes. Desde que Schjelderup-Ebbe (1922) introduziu o conceito de hierarquia de dominância para descrever comportamentos agressivos unidirecionais entre díades de galinhas domésticas, este conceito tem sido considerado uma

característica fundamental da organização social de animais em geral.

Uma hierarquia de dominância pode ser linear ou parcial (Izar *et al.*, 2006). Em uma hierarquia linear, relações de dominância podem ser estabelecidas entre todas as díades do grupo. Os membros podem ser alinhados e todas as relações podem ser expressas mostrando um número $N-1$ de relações de dominância, sendo N o número de indivíduos do grupo. Por exemplo, dado um grupo com três indivíduos, A, B, e C, se A domina B e B domina C, então A domina C (*transitividade*) e as relações inversas nunca ocorrem, e a hierarquia pode ser descrita como $A > B > C$. Numa hierarquia parcial, não é possível estabelecer relações entre todos os indivíduos; por exemplo, em um grupo com cinco indivíduos no qual A domina B e C, B domina D, e C domina E, e não é possível estabelecer relações entre B e C, ou entre B e E. Neste exemplo, a hierarquia também pode ser descrita utilizando um número de relações $N-1$, com a linhagem partindo de um único indivíduo e se bifurcando, mas também podem ocorrer hierarquias parciais nas quais ocorrem linhagens independentes, e portanto o número de interações descritas é menor do que $N-1$ (por exemplo, em um caso em que $A > B > C$ e $D > E$) (Ferreira, 2003).

As relações de dominância dentre os indivíduos de um grupo podem variar ao longo de três dimensões (Sterck *et al.*, 1997). A primeira delas vai de igualitária a despótica; em uma sociedade despótica, as relações de dominância são claras e, muitas vezes, formam uma hierarquia linear, enquanto em uma sociedade igualitária as relações são pouco claras (quando podem ser distinguidas) e não-lineares. A segunda dimensão vai de individualista a nepotista; em hierarquias nepotistas, fêmeas aparentadas tendem a ter posições próximas umas das outras, como resultado da formação de coalizões entre parentes. Já em hierarquias individualistas, fêmeas aparentadas têm posições independentes. A terceira dimensão é a tolerância; quanto maior a tolerância, menor a gravidade das interações agonísticas (ainda que continuem sendo comuns), ameaças direcionadas a indivíduos dominantes tornam-se mais frequentes, e comportamentos que promovem a coesão do grupo (como a reconciliação) aumentam.

É fundamental compreender essas características do grupo social para estudar o desenvolvimento das relações sociais no período juvenil. Por exemplo, em cercopitecóides, que formam sociedades despóticas e nepotistas, as filhas assumem posição hierárquica imediatamente inferior à de suas mães, e participações de fêmeas adultas nas disputas de imaturos parecem reforçar uma hierarquia entre os jovens semelhante à de suas mães (O'Brien e Robinson, 1993).

1.3.3 Relações de proximidade

A distância entre dois indivíduos de um grupo depende da relação custo/benefício da proximidade: maior proximidade em relação a outros indivíduos pode reduzir a probabilidade de predação (Hamilton, 1971), mas aumenta a competição direta por recursos (Robinson, 1981). Além disso, as relações de proximidade de um indivíduo também refletem outras relações sociais (Janson, 1990), de modo que indivíduos dominantes podem ocupar locais privilegiados, enquanto subordinados posicionam-se em função da agressividade ou tolerância direcionada a eles.

Fortes relações afiliativas entre machos em espécies patrifocais e entre fêmeas em espécies matrifocais são expressas por associação espacial frequente e por interações de catação (Strier, 1993). Como, geralmente, apenas os indivíduos de um dos sexos permanecerão em seu grupo natal, as relações sociais dos imaturos também devem variar segundo os padrões de dispersão. De acordo com estudos com espécies de primatas do Velho Mundo com filopatria de fêmeas (ver revisão por O'Brien e Robinson, 1993), fêmeas jovens interagem preferencialmente com imaturos aparentados, e é mais provável que fêmeas adultas formem coalizões com uma jovem fêmea contra uma fêmea não aparentada, e menos provável que direcione agressão a um jovem que seja seu parente próximo. Em espécies matrifocais, as fêmeas crescem em meio a seus grupos familiares e suas redes sociais, e tendem a estabelecer fortes relações afiliativas com fêmeas aparentadas, enquanto as associações entre machos e parentes do sexo feminino tendem a enfraquecer ao longo do tempo (ver, por exemplo, Kapsalis e Berman, 1996: *Macaca mulatta*; Silk *et al.*, 1999: *Papio cynocephalus ursinus*). A situação oposta ocorre em espécies patrifocais (Strier, 1993: *Brachyteles arachnoides*; Stevenson, 1996: *Lagothrix lagotricha*), em que machos fortalecem os laços afiliativos com os machos adultos do grupo à medida que crescem. Em ambos os casos, no entanto, os jovens exibem fortes associações com indivíduos da mesma idade (Strier, 1993; Izar, 1994).

Outros fatores, como a atração por indivíduos dominantes e por filhotes, podem influenciar as relações de proximidade (Robinson, 1981; Izar, 1994; Ferreira, 2003). As relações de proximidade dos imaturos também podem influenciar suas oportunidades de aprendizagem social; quanto mais tempo dois indivíduos permanecerem próximos, maior a probabilidade de que um adquira informação do outro (Visalberghi e Adessi, 2003; Resende *et al.*, 2004b; Agostini e Visalberghi, 2005; Santos, 2009).

1.3.4 Catação

A catação, ou *grooming*, é um comportamento de limpeza em que o indivíduo usa suas

mãos e/ou boca para examinar sua própria pelagem (auto-catação) ou a de outro indivíduo em busca de sujeira ou ectoparasitas. Segundo Dunbar (1991), a catação em primatas não humanos possui duas funções: uma função imediata, que é manter o pêlo dos animais livre de parasitas, e uma função social, de estabelecer e/ou reforçar vínculos entre indivíduos. De acordo com o modelo de Seyfarth (1977) para explicar relações de catação entre fêmeas de primatas, enquanto qualquer indivíduo poderia ser escolhido para a remoção de parasitas, nem todos os indivíduos são igualmente atraentes como parceiros sociais; indivíduos dominantes ou com relações mais próximas de parentesco devem ser os parceiros de catação mais desejados. Isto foi o que o autor verificou em quatro espécies de cercopitecóides: rhesus (*Macaca mulatta*), babuíno “gelada” (*Theropithecus gelada*), babuíno da savana (*Papio cynocephalus*) e “stump-tailed macaque” ou “macaco de rabo curto” (*Macaca arctoides*).

No entanto, as relações de catação podem ser mais complexas: por exemplo, fêmeas com infantes costumam receber mais catação do que quando estão sem estes. Izar (1994) aponta que os indivíduos podem buscar diferentes parceiros de catação dependendo de seus objetivos (como tolerância para aproximar-se de infantes ou um aliado em futuras brigas), que podem variar em função da faixa etária, sexo ou posição hierárquica dos envolvidos, e também de uma preferência individual ou sentimento de apego.

Entre fêmeas jovens e adultas, as relações sociais podem ser assimétricas devido aos diferentes benefícios para cada participante. Em díades não-aparentadas de *Cebus capucinus*, jovens iniciaram mais sessões de catação do que adultas, e as adultas interromperam as interações com jovens com mais frequência ou não reciprocaram (O'Brien, 1993). Entre parentes próximas, jovens catam suas mães mais do que recebem catação delas, mas recebem mais seu apoio em interações agonísticas do que fornecem.

Além do papel de formar ou fortalecer alianças entre indivíduos, Dunbar (1991) considera que a catação tem um papel importante na manutenção do grupo, como meio de reduzir tensões geradas pela competição entre os indivíduos e de manter laços afiliativos, através de uma rede em que cada indivíduo cata alguns parceiros, que por sua vez catam mais alguns parceiros cada um. Por todas essas características, quanto maior o tamanho do grupo, maior deve ser a importância dessas interações, a fim de manter a coesão grupal.

Dunbar (1991) sugeriu que a função da catação seria diferente para primatas do Velho Mundo e do Novo Mundo: para primatas neotropicais, a principal função seria a higiene, enquanto, para primatas do Velho Mundo, as funções sociais seriam mais importantes. Além disso, o autor afirmava que “apenas espécies do Velho Mundo parecem exibir estratégias sociais complexas, como formação de coalizões e enganação tática”. Di Bitetti (1997), porém,

refutou essa hipótese a partir de um estudo com *Sapajus nigritus* na Argentina, no qual demonstrou que as relações de catação sofrem efeito das relações de dominância, de sexo e de *status* reprodutivo das fêmeas, indicando que o comportamento tem função social na espécie, e o mesmo foi demonstrado em diversos outros estudos sobre as funções sociais da catação em *Cebus* e *Sapajus* (O'Brien, 1993; O'Brien e Robinson, 1993; Izar, 1994, 2004; Ferreira, 2003; Verderane, 2005). Além disso, os macacos-prego exibem relações sociais complexas, incluindo formação de coalizões (Ferreira, 2003; Fragaszy *et al.*, 2004; Verderane, 2005).

1.4 O macaco-prego

1.4.1 Taxonomia e Distribuição

Os gêneros *Cebus* e *Sapajus*, até recentemente agrupados juntos no gênero *Cebus*, pertencem à ordem Primata, família Cebidae, sendo classificados junto com os micos-de-cheiro (*Saimiri* sp) na sub-família Cebinae (Hugot, 1998; Fleagle, 1999; Wilson e Reeder, 2005).

Tradicionalmente, as espécies que constituíam o gênero *Cebus* eram agrupadas em dois grupos: grácil ou sem “topete” (*C. capucinus*, *C. nigrivittatus* e *C. albifrons*) e robusto ou com “topete” (até o início deste século representado por uma única espécie, *C. apella*) (Fleagle, 1999). O “topete” refere-se a um tufo de pêlos no alto da cabeça dos indivíduos adultos, de coloração mais escura em comparação com o restante do corpo. O nome popular “macaco-prego” refere-se aos animais pertencentes ao segundo grupo, que o possuem. Classificações mais recentes (Wilson e Reeder, 2005; Silva Júnior, 2005; Rylands e Mittermeier, 2009; Lynch Alfaro *et al.*, 2011) incluem uma quarta espécie de *Cebus* sem topete (popularmente denominados caiararas), *C. kaapori*.

O macaco-prego habita boa parte da América do Sul, incluindo Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, Brasil, Argentina, Guiana Francesa, Guiana e Suriname (Fragaszy *et al.* 2004) (Figura 1). No Brasil, ocupa biomas tão variados quanto a Amazônia, o Cerrado, a Caatinga e a Mata Atlântica.

No início deste século, quatro subespécies de *C. apella* (*apella*, *libidinosus*, *xanthosternus* e *nigritus*) foram elevadas à categoria de espécie (Wilson e Reeder, 2005). Silva Jr. (2005) realizou uma extensa revisão do gênero, e dividiu as espécies com topete e sem topete em dois subgêneros: *Cebus* Erxleben, 1777, e *Sapajus* Kerr, 1792, respectivamente. Ele também aboliu subespécies, reconhecendo sete espécies no subgênero

adotada em trabalhos recentes (por exemplo, Izar *et al.*, 2011).

O gênero *Sapajus*, que corresponde à denominação popular macaco-prego, compreende então oito espécies (Rylands e Mittermeier, 2009; Lynch Alfaro *et al.*, 2011; Izar *et al.*, 2011):

- *Sapajus apella*, encontrado na Amazônia oriental, a leste dos rios Negro e Purus;
- *S. macrocephalus*, da Amazônia ocidental, a oeste dos rios Negro e Purus;
- *S. libidinosus*, das áreas de vegetação aberta do Brasil central, entre os rios Araguaia e São Francisco, e Região Nordeste, à esquerda do rio São Francisco;
- *S. cay*, das áreas de vegetação aberta do Paraguai, sudeste da Bolívia e Brasil central, a oeste do rio Araguaia, ocorrendo também no Pantanal Matogrossense e noroeste da Argentina;
- *S. xanthosternus*, do leste do Brasil, entre os rios São Francisco e Jequitinhonha;
- *S. robustus*, da Mata Atlântica, entre os rios Jequitinhonha e Doce;
- *S. nigritus*, da Mata Atlântica do sudeste e sul do Brasil, estendendo-se desde a margem direita do rio Doce até o Rio Grande do Sul e nordeste da Argentina; e
- *S. flavius*, da Mata Atlântica dos estados da Paraíba, Pernambuco e Alagoas (Oliveira e Langguth, 2006, mas ver Ferreira *et al.*, 2009 sobre a ocorrência de *S. flavius* em áreas de Caatinga no Rio Grande do Norte).

1.4.2 Descrição

Os macacos-prego são animais de porte médio e corpo robusto, apresentando ligeiro dimorfismo sexual: machos adultos pesam de 3,5 a 3,9 kg, enquanto fêmeas variam de 2,5 a 3,0 kg. O tamanho corpóreo, da cabeça aos pés, varia de 30 a 56 cm, e a cauda, semi-preênsil, mede de 30 a 50 cm (Verderane, 2005).

Possuem hábitos diurnos e são geralmente arborícolas e quadrúpedes, podendo ocorrer bipedalismo e terrestrialidade facultativos (Fragaszy *et al.*, 2004). A coloração da pelagem varia entre o amarelo-mostarda e o marrom escuro, sendo mais clara no ventre e mais escura nos membros e na cauda. O topete é negro, exceto em *S. flavius*. Em uma mesma área geográfica, e dentro de um mesmo grupo, há grande variação interindividual na coloração da pelagem e formato do topete, o que permite o reconhecimento individual com facilidade para pesquisadores acostumados.

O dimorfismo sexual inclui a morfologia dos caninos e a presença, nos machos, de uma crista sagital na sutura interparietal do crânio (Miranda, 2008). Durante os primeiros meses de vida, o clitóris das fêmeas e o pênis dos machos possuem aproximadamente o mesmo

tamanho, o que dificulta a identificação do gênero dos infantes (Ferreira, 2003).

1.4.3 Desenvolvimento

O desenvolvimento de macacos dos gêneros *Cebus* e *Sapajus* é lento em comparação com outros primatas neotropicais (MacKinnon, 2006). Considerando uma expectativa de vida de 40 anos, cerca de 3% do total de sua vida corresponde à infância e 10% ao período juvenil (Fragaszy e Bard, 1997). São bastante altriciais no nascimento; vão adquirir controle de postura, preensão e locomoção mais tarde que infantes do grupo-irmão *Saimiri*, e mesmo mais tarde do que algumas espécies de cercopitecóides.

A juventude estende-se da idade de desmame, que ocorre em média aos dezoito meses em macacos-prego (Verderane, 2005) (em condições de cativeiro, costuma ocorrer mais cedo, por volta de um ano e dois meses – Fragaszy e Bard, 1997), até a idade da maturidade sexual, evidenciada pela primeira reprodução do indivíduo, o que pode variar de acordo com condições demográficas e ecológicas. Para os machos, a primeira reprodução normalmente ocorre aos 7-8 anos, embora haja registros de machos reproduzindo-se pela primeira vez aos 4,5 anos na ausência de outro macho adulto no grupo. As fêmeas reproduzem-se pela primeira vez entre cinco e sete anos, sendo que fêmeas em cativeiro atingem a maturidade sexual cerca de dois anos antes que fêmeas selvagens (Carosi *et al.*, 2005).

A emergência da dentição definitiva tem um papel importante na independência alimentar (Fragaszy e Bard, 1997). O último dente de leite de filhotes de macaco-prego emerge, em média, aos cinco meses de idade, e o primeiro dente permanente, com um ano e oito meses. O último dente permanente (terceiro molar) emerge, em média, aos três anos e três meses de idade (Smith *et al.*, 1994). O primeiro molar surge por volta de um ano e dois meses de vida, um pouco antes da média de idade no desmame (Fragaszy e Bard, 1997). Em *Saimiri sciureus*, para comparação, o último dente de leite emerge, em média, aos dois meses de idade; o primeiro dente permanente, aos quatro meses e meio, e o último, pouco antes do segundo ano de vida (Smith *et al.*, 1994). O desmame, nesta espécie, ocorre por volta dos seis meses de idade, e a primeira reprodução, aos dois anos e meio (Ross, 2003).

O período de amamentação, em macacos-prego, é longo, resultando em indivíduos relativamente grandes – mais de 50% do peso adulto – no desmame (Fragaszy e Bard, 1997). Isto indica que indivíduos menores e com dentição mais incompleta provavelmente não seriam forrageadores eficientes para sobreviver por sua própria conta, ainda que suas habilidades motoras desenvolvam-se cedo; em cativeiro, os infantes exibem todas as formas básicas de manipulação de objetos observadas nos adultos a partir dos seis meses de idade

(Adams-Curtis e Frigaszy, 1994). Após o desmame, verifica-se uma redução na taxa de crescimento: antes é de pouco mais de 1kg/ano, ou 40% do peso adulto por ano, e depois é de 0,3kg/ano ou cerca de 12% do peso adulto – cerca de um terço da taxa de crescimento no período infantil (Fragaszy e Bard, 1997).

1.4.4 Alimentação

O macaco-prego é classificado como frugívoro-insetívoro. Forrageia de modo oportunístico, alimentando-se principalmente da polpa de frutos maduros e complementando sua dieta com invertebrados, brotos, flores, sementes ou mesmo vertebrados, como aves e pequenos mamíferos. Utiliza técnicas extrativas para obtenção de itens alimentares encapsulados, como larvas de insetos em galhos secos ou ninhos e meristema de palmeiras, além do uso espontâneo de ferramentas (uso de pedras para quebrar cocos, por exemplo) tanto em cativeiro quanto em populações selvagens (nas espécies *S. libidinosus*, *S. xanthosternus* e *S. flavius*) e em semi-liberdade (Ottoni e Izar, 2008). Esta forma de obtenção de alimento confere uma vantagem adaptativa, por tornar a dieta desses animais mais flexível, mas representa um grande desafio para os imaturos, pois requer o domínio de técnicas complexas para que a extração do alimento seja bem sucedida. O macaco-prego possui o maior cérebro em relação ao tamanho do corpo dentre os primatas não-humanos, com muitas circunvoluções na superfície, e esta complexidade neural provavelmente está relacionada com suas estratégias de forrageamento (Fragaszy *et al.*, 2004).

Os altos níveis de tolerância social, característicos dos macacos-prego (Izar, 1994; Fragaszy *et al.*, 2004), podem permitir que um indivíduo prove um novo alimento do outro e, assim, aprenda a comê-lo (Visalberghi e Addessi, 2003). Os infantes obtêm parte dos alimentos sólidos que consomem de indivíduos mais velhos por meio de partilha direta (pegar diretamente da mão ou boca do outro indivíduo) ou *scrounging* (pegar alimento derrubado ou descartado por outro indivíduo), especialmente alimentos de difícil obtenção, como endosperma de coco (Verderane, 2005; Coelho, 2009). Em um estudo recente com o grupo do Parque Ecológico do Tietê, na maior parte dos episódios de transferência de alimento (64% dos episódios observados), adultos transferiram alimento para infantes, e em 30% dos episódios a transferência se deu entre adultos e juvenis. Cerca de 70% dos casos ocorreram entre parentes – 57,5% entre mãe e filho, 5,3% entre irmãos e 8% entre parentes de primeiro grau (avós ou tias) (Coelho, 2009).

De acordo com Fragaszy e Bard (1997), pegar comida dos outros é, provavelmente, uma fonte de nutrientes pouco importante para os jovens macacos-prego. As autoras compararam o

desenvolvimento em macacos-prego com o desenvolvimento em chimpanzés. Embora o período de amamentação, em relação à expectativa de vida, seja mais longo para chimpanzés, após o desmame os filhotes ainda são, proporcionalmente, muito menores. Porém, um jovem chimpanzé recebe uma grande parte do seu alimento de sua mãe. Fragazy e Bard apontam que, talvez, haja uma relação inversa entre o desenvolvimento do filhote na idade de desmame e a extensão da tolerância dos adultos em relação a jovens partilharem seu alimento.

O macaco-prego forrageia em um contexto social (Visalberghi e Adessi, 2003). Experimentos em laboratório demonstraram que a presença de co-específicos alimentando-se incentiva o indivíduo a comer também, ainda que o alimento seja diferente, e influencia na aceitação de itens novos (nunca antes oferecidos). Também indicam que o interesse dos imaturos pelo alimento que o outro indivíduo come é maior quando este alimento é desconhecido (Visalberghi e Fragazy, 1995; Galloway *et al.*, 2005; Visalberghi e Adessi, 2000). Resende (2004) e Coelho (2009) estudaram o desenvolvimento do comportamento da quebra de coco no grupo do Parque Ecológico do Tietê, e encontraram evidências de aprendizagem socialmente mediada: a presença de indivíduos quebrando cocos é um fator de atração para os imaturos, e jovens com mães que são grandes “quebradoras” tendem a se tornar grandes “quebradores”, também.

Pesquisas em habitat natural indicam que jovens macacos-prego buscam os mesmos alimentos nos mesmos locais que adultos, utilizam as mesmas ações para capturar ou processar itens alimentares e alcançam uma dieta muito similar à dos adultos em termos de tipo e quantidade de comida. (Fragazy *et al.*, 2004). Agostini e Visalberghi (2005), que estudaram as influências sociais na aquisição de padrões de forrageamento por juvenis de *S. nigritus* na Argentina, concluíram que a proporção de cada item alimentar na dieta (percentual do tempo de forrageamento) não variou conforme a idade (de fato, o sexo do indivíduo foi melhor preditor do comportamento alimentar do que a idade, com fêmeas adultas e imaturas forrageando mais por frutos, folhas e brotos de bambu e machos adultos e imaturos consumindo mais vertebrados e invertebrados), porém os juvenis gastam mais tempo para obter os alimentos devido à falta de habilidade.

“Tornar-se um forrageador proficiente é um dos mais importantes desafios para um jovem macaco-prego” (Fragazy *et al.*, 2004, página 122).

1.4.5 Sistema social

A estrutura social é descrita como multi-macho/multi-fêmea com filopatria de fêmeas, enquanto machos emigram quando estão próximos de atingir a maturidade sexual, por volta

dos 5 anos de idade (Janson, 1985; O'Brien, 1993; mas ver Izar, 2004 para variabilidade de dispersão sexual no gênero). O tamanho do grupo varia de 3 a 30 indivíduos em populações selvagens (Lynch e Rímoli, 2000). As interações sociais são complexas, com hierarquia de dominância, formação de coalizões e alianças, catação, reconciliação e partilha de alimentos entre membros do grupo (Janson, 1985; Di Bitetti, 1997; Ferreira, 2003; Fragaszy *et al.*, 2004; Verderane, 2005). Grande tolerância social em relação aos imaturos é característica (Fragaszy *et al.* 2004), e os indivíduos apresentam tendência a coordenar suas atividades no tempo e no espaço (Visalberghi e Addessi, 2003; Santos, 2009).

Embora, na maioria das populações estudadas, os grupos permaneçam coesos, Izar (2004) observou eventos de fissão e fusão em grupos de *S. nigritus* em períodos de pouca disponibilidade de alimento, e Nakai (2007) encontrou correlação entre o tamanho dos subgrupos e a oferta de alimento. Izar *et al.* (2011) fizeram uma comparação entre *S. nigritus* e *S. libidinosus* quanto às condições ecológicas e o comportamento social, e verificaram que muitas características da organização social e da estrutura social, como coesão de grupo, padrões de dispersão e relações entre as fêmeas, diferem conforme as variações nas condições ecológicas, como previsto pelos modelos socioecológicos (Wrangham, 1980; Sterck *et al.*, 1997). Por sua vez, o sistema de acasalamento não variou em resposta a características ecológicas, sendo provavelmente uma característica bastante conservativa no gênero.

No período fértil, as fêmeas não exibem entumescimento na região genital, mas exibem um comportamento típico de seguir e solicitar a atenção do macho que costuma durar por volta de quatro dias (Carosi *et al.*, 2005; Izar *et al.*, 2009). Também podem ocorrer cópulas fora deste período. As fêmeas costumam seguir o macho dominante durante o período proceptivo e, embora seja necessário realizar análises genéticas para ter certeza, em geral ele é o provável pai de todos os filhotes (Izar *et al.*, 2009). A gestação dura por volta de 160 dias, e nascimentos podem ocorrer durante todo o ano, mas, em muitos estudos, há um pico de nascimentos no período chuvoso, quando a disponibilidade de alimentos é maior (Fragaszy *et al.*, 2004).

Há um macho e uma fêmea dominantes. A posição do macho alfa baseia-se na idade e tamanho corpóreo. Nas espécies do gênero *Cebus*, o macho dominante é substituído a cada quatro ou cinco anos, de maneira geral, mas em macacos-prego ele costuma manter sua posição durante muitos anos (Fragaszy *et al.*, 2004). Há evidências de que as fêmeas herdem a posição hierárquica de suas mães (Verderane, 2005).

Há competição direta por recursos concentrados, e indivíduos dominantes podem

monopolizá-los (Ferreira *et al.*, 2007). Segundo Janson (1990), o macho e a fêmea dominantes ocupam uma posição privilegiada, no centro e à frente do grupo, enquanto os imaturos ocupam uma posição também central mas mais para trás e os indivíduos adultos de baixa posição hierárquica têm um posicionamento periférico. Os indivíduos dominantes também são figuras de atração para outros membros do grupo: o padrão de proximidade social (segundo Ferreira, 2003 e O'Brien e Robinson, 1993) parece ser mais dependente de hierarquia, para adultos, e necessidades semelhantes, no caso dos jovens, do que de parentesco. Na análise das proximidades entre indivíduos, Izar (1994) encontrou agrupamentos de jovens.

Izar (1994) estudou as relações sociais entre os indivíduos de um outro grupo de macacos-prego que habitava uma ilha no Parque Ecológico do Tietê. Em seu trabalho, a competição por alimento foi observada apenas no momento de fornecimento de alimentação no cocho, e o restante do dia simulava um grande período de descanso. A autora observou, também, ausência de interações agressivas, que atribuiu a uma estrutura de evitação entre os membros do grupo, especialmente desenvolvida no semi-cativeiro devido à previsibilidade da disponibilidade de recursos alimentares. Ainda em seu trabalho, a classe etária que sofreu mais deslocamentos foram os juvenis, e a que sofreu menos deslocamentos foi a de infantes. Em uma população de *S. nigritus* em liberdade, Izar (2004) também verificou que a maioria dos episódios de agressão partiu de fêmeas adultas e foi direcionada aos juvenis, e um resultado semelhante foi obtido por Verderane (2010) em seu estudo com *S. libidinosus*. Esses dados indicam que a inserção na hierarquia ocorre ao longo do período juvenil, quando a tolerância dos adultos diminui.

Uma característica que diferencia os macacos-prego dos macacos de espécies cercopitecóides com filopatria de fêmeas é a catação: em *Cebus* e *Sapajus*, indivíduos dominantes catam subordinados com maior frequência do que o inverso (O'Brien, 1993; Izar, 1994) e, em muitos estudos, a fêmea dominante é o indivíduo que mais realiza o comportamento (O'Brien, 1993; Verderane, 2005). Porém, Izar (1994) chama a atenção para o fato de que o indivíduo que recebe a catação tem muitas vezes um papel ativo, se aproximando de outro indivíduo e deitando-se na sua frente, solicitando a catação. É possível que isto explique a alta taxa de realizar catação dos dominantes.

Entretanto, no mesmo trabalho, Izar (1994) observou que a distribuição da catação obedeceu a preferências individuais, e não a relações de dominância. Machos adultos e fêmeas adultas foram os maiores catadores do grupo, catando-se reciprocamente e aos infantes, que nunca cataram nenhum outro indivíduo. Juvenis, independentemente de sexo, não foram parceiros atraentes para catação. Resultados similares foram encontrados por

Verderane (2005), que estudou o desenvolvimento das relações sociais de infantes do grupo de macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê com o qual o presente trabalho foi realizado: imaturos na idade de desmame, por exemplo, não realizaram catação em outros indivíduos, nem estavam inseridos na hierarquia do grupo, sendo bastante tolerados pelos adultos.

Em um dos poucos trabalhos que abordam o processo de estabelecimento das relações sociais ao longo da juventude, O'Brien e Robinson (1993) compararam padrões de agressão, catação e associação espacial de fêmeas juvenis de *Cebus olivaceus* e dos mesmos indivíduos dez anos depois, e verificaram que as relações sociais desenvolvidas na juventude persistem na idade adulta, e que as relações de catação estabelecidas pelas jovens fêmeas passam a refletir relações de proximidade também, o que sugere uma relação entre catação e tolerância. Ferreira (2003) verificou que os indivíduos que recebem mais catação, independentemente da idade, têm maiores índices de proximidade.

Os macacos-prego são de interesse particular para pesquisadores por apresentarem comportamentos até recentemente considerados exclusivos dos primatas antropóides, como o uso de ferramentas. No entanto, embora haja uma extensa literatura sobre *Cebus* e *Sapajus*, muitas informações generalizadas para os gêneros provêm de estudos com poucas espécies e em habitats de floresta, e é possível que não sejam verdadeiras para ambos os gêneros ou para todas as espécies ou populações.

Apesar da importância de pesquisas sobre o período juvenil em primatas, ainda há poucos trabalhos específicos sobre ele (Pereira e Leigh, 2003). As características dos macacos-prego (desenvolvimento lento e longo, uso de técnicas de forrageamento complexas e dependentes de aprendizagem, relações sociais complexas e ocorrência de aprendizagem socialmente mediada) os tornam um bom objeto de estudo para investigação dos fatores que determinam os padrões de forrageamento, a compreensão da ontogênese das relações sociais, e também o teste e aprimoramento dos modelos para explicar o prolongamento da juventude característico da ordem.

2. Objetivos

O presente trabalho teve como objetivo analisar o desenvolvimento de macacos-prego durante a juventude, em regime de semi-liberdade, com ênfase nas relações sociais e na aquisição de habilidades de forrageamento.

Pesquisas anteriores indicam que o comportamento de infantes e adultos é muito diferente nesses dois aspectos (Izar, 1994; Verderane, 2005), e que a transição para os padrões adultos ocorre ao longo do período juvenil (O'Brien e Robinson, 1993; Joffe, 1997). Faz-se necessário estudar como ocorre esta transição, e esses estudos são fundamentais para testar e aprimorar os modelos existentes para explicar a extensão do período juvenil, característica da ordem. O estudo do comportamento durante a juventude, como o realizado no presente trabalho, permite que se investigue se as previsões da hipótese de necessidade de aprendizagem e da hipótese de evitação de riscos se confirmam, mas não permite o teste das hipóteses de crescimento limitado pelo cérebro ou dos dilemas metabólicos da mãe.

Este trabalho também teve como objetivo dar continuidade a estudos prévios sobre a estrutura social (Ferreira, 2003; Verderane, 2005) e o desenvolvimento de filhotes, hoje jovens e adultos, do grupo de macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê (Verderane, 2005; Carminatti, 2009). A hierarquia das fêmeas passou por períodos de instabilidade; eu procurei verificar se ela permaneceu estável desde o fim da coleta de dados de Verderane (2005), e se a relação entre a posição hierárquica de mães e filhas se manteve.

Os objetivos específicos de minha pesquisa foram: 1) Comparar animais de diferentes categorias etárias quanto ao orçamento de atividades, à dieta e aos comportamentos utilizados durante o forrageamento; 2) Investigar se os jovens sincronizam seu comportamento com outros indivíduos, e, em caso afirmativo, se esta sincronia ocorre principalmente com indivíduos mais próximos ou com outros indivíduos, como a mãe ou o macho dominante, independente de proximidade; 3) Descrever as relações hierárquicas do grupo como um todo e as interações agonísticas envolvendo os jovens em particular; 4) Descrever as relações de proximidade entre os indivíduos do grupo, com ênfase nas relações dos jovens; e 5) Estudar as relações de catação dos jovens.

A partir dessas ações, procurei responder às seguintes perguntas:

Mesmo com o provisionamento, há diferenças no comportamento alimentar de jovens e adultos? Em caso afirmativo, que fatores estão por trás dessas diferenças?

A resposta será dada em função das quatro hipóteses para explicar o comportamento de

forrageamento dos jovens (MacKinnon, 2006):

- Segundo a hipótese de aprendizagem social do forrageamento (Visalberghi e Adessi, 2003), deve haver sincronia de atividades entre indivíduos próximos. A dieta dos imaturos deve assemelhar-se à dieta dos indivíduos com os quais eles mantêm relações de proximidade, e não deve haver grandes diferenças no forrageamento entre as categorias etárias.

- Caso as diferenças encontradas entre as categorias etárias se devam à falta de força ou de habilidade, os jovens devem dedicar proporcionalmente mais tempo ao forrageamento e ser mais dependentes de alimentos de fácil obtenção (Janson e van Schaik, 1993; Gunst *et al.*, 2008). No Parque Ecológico do Tietê, espera-se que consumam mais alimentos provisionados e frutos. No caso de haver necessidade de aprendizagem, os jovens devem dedicar-se a atividades de forrageamento complexo, embora obtenham pouco alimento com este comportamento.

- De acordo com a hipótese de evitação de risco (Janson e van Schaik, 1993), as estratégias de forrageamento dos jovens são influenciadas pela competição por alimento. Espera-se que os jovens sejam alvos frequentes de interações agonísticas, principalmente em contexto alimentar, e explorem itens distribuídos de maneira esparsa no ambiente, menos monopolizáveis, como invertebrados. No Parque, eles devem ter menos acesso ao alimento provisionado. Os jovens também devem dedicar mais tempo ao forrageamento do que os adultos, devido à menor proficiência.

- Para o presente trabalho, não foi feita uma análise do conteúdo nutricional dos itens que compõem a dieta dos indivíduos. Porém, se o comportamento alimentar de jovens e adultos difere devido às necessidades nutricionais, os itens consumidos devem diferir quanto ao conteúdo nutricional, independentemente de sua disponibilidade. Invertebrados são ricos em proteínas, enquanto altas necessidades energéticas seriam supridas mais facilmente com frutos, ricos em carboidratos (Janson e van Schaik, 1993). De acordo com Santos (2009), os jovens necessitam de uma dieta rica em proteínas, necessárias para o crescimento estrutural (novos tecidos), de modo que é esperado que os jovens forrageiem mais por invertebrados.

Como são as relações sociais dos jovens? A idade é o principal fator determinante no desenvolvimento dessas relações?

A hierarquia de dominância do grupo passou por períodos de instabilidade. As relações entre os indivíduos se mantiveram desde o trabalho de Verderane (2005)? A posição dos jovens na hierarquia depende principalmente do tamanho e idade dos indivíduos (Ferreira, 2003), ou o padrão nepotista identificado por Verderane (2005) se confirma?

Os jovens não devem ser parceiros de catação atraentes, devido à baixa posição hierárquica (Seyfarth, 1977; O'Brien, 1993). Porém, se a posição hierárquica for influenciada também pela posição da mãe (Verderane, 2005), filhos de fêmeas dominantes devem ser, também, mais dominantes e parceiros de catação mais atraentes do que filhos de fêmeas subordinadas, e os jovens devem aumentar sua participação em interações de catação à medida que crescem.

Pela característica de filopatria de fêmeas, as relações de machos e fêmeas jovens devem ser diferentes (Strier, 1993): é esperado que jovens fêmeas mantenham relações mais fortes de catação e proximidade com membros de sua matrilinea, que devem apoiá-las em conflitos intra-grupo, do que os jovens machos. Por este motivo, fêmeas aparentadas devem ter posições próximas na hierarquia, enquanto esta relação não é esperada para os machos.

Sendo vítimas frequentes de agressão (Izar, 2004; Verderane, 2010), os jovens devem ter taxas de proximidade menores que outros membros do grupo. Após o desmame, os indivíduos mais jovens devem sofrer mais agressão, e à medida que crescem a agressão sofrida deve diminuir, por subirem na hierarquia ou por aprenderem a evitar conflitos. Para os indivíduos mais dominantes, junto com a redução na agressão sofrida a proximidade a outros indivíduos deve aumentar ao longo do desenvolvimento. Já os subordinados devem manter-se pouco próximos ou afastar-se ainda mais dos outros indivíduos, para evitar agressão (O'Brien e Robinson, 1993).

3. Metodologia

3.1 Local de estudo

O Parque Ecológico do Tietê (PET) está localizado na zona leste da cidade de São Paulo, SP, na várzea do rio Tietê, e possui uma área de 1 400 ha que inclui espaços de lazer abertos ao público e áreas de conservação. O grupo estudado vive em regime de semi-liberdade (isto é, não tem sua locomoção restrita por barreiras físicas) numa área de 19,5 ha. (Figura 2), na qual há três lagoas, algumas construções de alvenaria e uma área de reflorestamento, de acesso restrito, com eucaliptos, vegetação arbustiva e árvores frutíferas, incluindo amoreiras (*Morus nigra*), laranjeiras (*Citrus sinensis*), goiabeiras (*Psidium guayava*) e jaboticabeiras (*Myrciaria cauliflora*), frutos consumidos pelos macacos-prego. Também há palmeiras jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), cujos cocos são quebrados regularmente pelos indivíduos do grupo com auxílio de pedras utilizadas como martelo e bigorna para consumo do endosperma ou de larvas que se encontram no interior, embora neste ambiente a obtenção de alimento não seja um fator limitante (Mannu, 2002; Resende, 2004; Resende *et al.*, 2008; Ottoni e Izar, 2008; Coelho, 2009).

Figura 2: Vista aérea do trecho do PET ocupado pelo grupo estudado (fonte: GoogleEarth)

Além de macacos-prego, o parque abriga animais como bugios (*Alouatta sp*), quatis (*Nasua nasua*), catetos (*Tayassu tajacu*), capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*), cotias (*Dasyprocta aguti*), e antas (*Tapirus terrestris*), que vivem em condições similares às do nosso grupo de estudo e eventualmente interagem com os macacos, além de uma grande variedade de aves, como urubus (*Caragyps atratus*), pombos (*Columbia livia*), carcarás (*Polyborus plancus*), gavião carrapateiro (*Mivalgo chimachima*), quiri-quiri (*Falco sparverius*), cardeais (*Paroaria coronata*), biguás (*Phalacrocorax brasilianus*) e garças (*Ardea alba*), entre outros (Izar, 1994; Verderane 2005). Não há predadores naturais de macacos-prego na área, mas eventualmente lagartos teiú (*Tupinambis sp.*), urubus e falconiformes eliciam vocalizações de alarme (obs. pessoal), embora não haja evidências de que sejam predadores.

Os macacos têm alimentação aprovionada diariamente, e também forrageiam livremente pelo ambiente. O momento em que o alimento aprovionado é disponibilizado costuma ser marcado por altos níveis de interações agonísticas, e adultos dominantes têm mais acesso a este recurso (Izar, 1994; Ferreira, 2003; Ferreira *et al.*, 2008). De acordo com Ferreira (2003), não há alimentos concentrados e monopolizáveis não aprovionados no local, porém as bigornas utilizadas para a quebra de coco também podem ser consideradas um recurso monopolizável (Resende, com. pessoal).

Pode-se dizer que não há outros grupos de macacos-prego na área para competir por recursos (embora existam grupos de machos emigrados do grupo principal vivendo fora da área de reflorestamento que, quando adentram esta área, costumam ser expulsos pelo grupo), mas há competição direta e indireta, tanto por alimentos aprovionados quanto por alimentos do ambiente, com a grande população de quatis que habita a área. As interações entre as duas espécies, entretanto, nem sempre são agonísticas: também foram observados episódios de brincadeira e catação interespecíficos (obs. pessoal; Resende *et al.*, 2004a).

O regime anual de chuvas da região pode ser dividido em uma estação chuvosa (outubro a março) e uma estação seca (abril a setembro) (Verderane, 2005). Ferreira *et al.* (2008) relatou que não houve diferenças sazonais no orçamento de atividades nem nas taxas de interações agonísticas, provavelmente devido ao aprovionamento. A Figura 3 mostra a precipitação mensal durante os anos em que o presente estudo foi realizado; pode-se observar que, no período chuvoso entre 2009 e 2010, ocorreram chuvas excepcionalmente fortes, particularmente no mês de janeiro de 2010, que resultaram no alagamento de boa parte da área do Parque e queda de várias árvores.

Figura 3: Precipitação mensal no Estado de São Paulo, medida na Estação Meteorológica do IAG-USP entre 2007 e 2010. Dados disponíveis online no site <http://www.estacao.iag.usp.br/Boletins>

3.2 Grupo de estudo

A população estudada foi fundada por animais provenientes de apreensões do Ibama e da Polícia Ambiental, soltos na área na década de 1980. Dentre eles estavam os quatro animais mais velhos do grupo atualmente (os machos Suspeito e Medeiros e as fêmeas Ana e Física). As áreas de captura desses indivíduos fundadores e suas espécies (dentro do subgênero *Sapajus*) são desconhecidas; a coloração da pelagem sugere que o grupo é híbrido de *S. apella*, *S. nigritus* e *S. libidinosus* (Ferreira, 2003).

O grupo é estudado desde 1995 e está habituado à presença de observadores. Os animais são reconhecidos individualmente a partir de características físicas e comportamentais, e a data de nascimento é conhecida para todos os indivíduos nascidos a partir de 2001. Ao longo do período de coleta de dados do presente estudo, o número de indivíduos variou entre 26 e 32 indivíduos. No total, foram 16 adultos (7 machos e 9 fêmeas), 18 jovens (8 machos, 9 fêmeas e 1 indefinido) e 18 infantes (6 machos, 6 fêmeas e 5 indefinidos), com os indivíduos que mudaram de categoria etária incluídos em ambas as categorias. Alguns machos que emigraram do grupo viviam fora da área de reflorestamento, sozinhos ou em grupos de machos. Encontros entre esses grupos de machos e o grupo principal costumavam ser agonísticos. O grupo principal era dominante e expulsava esses grupos de machos da área de

reflorestamento. Eventualmente, porém, alguns desses machos eram ignorados ou mesmo interagiam pacificamente com os indivíduos do grupo principal, podendo acompanhá-lo por alguns dias. Esses indivíduos não foram incluídos no presente estudo.

A Tabela 1 mostra todos indivíduos do grupo durante o período de coleta de dados (entre outubro de 2007 e maio de 2010) e a categoria etária à qual pertencem. Os imaturos foram considerados juvenis a partir do mês seguinte à última observação de amamentação deste filhote. As fêmeas foram consideradas adultas a partir da primeira concepção – calculada subtraindo-se o tempo de gestação, cerca de 160 dias, do nascimento de sua primeira cria. Machos foram considerados adultos após os seis anos de idade.

Entre todos os 18 jovens estudados, 9 eram fêmeas, 8 eram machos e um era, provavelmente, um macho, mas desapareceu antes que seu sexo fosse confirmado. Apenas cinco indivíduos foram classificados como jovens e estiveram presentes no grupo durante todo o período de coleta: os machos Vicky e Flufi e as fêmeas Cacá, Amora e Jabá. Quatro indivíduos mudaram de categoria etária, de infante para jovem, mas estiveram presentes no grupo e foram jovens durante mais de 50% do tempo: Alice, Fritz, Cuca e Fleur, todas fêmeas. Portanto, apesar de ao todo ter sido observado o mesmo número de machos e fêmeas jovens, os dados coletados apresentam um viés para as fêmeas.

O critério para dar nomes aos infantes, desde 2001, é utilizar a mesma inicial do nome de sua mãe, de modo que fosse fácil entender que Filó e Frida, por exemplo, são filhas de Física, e que Angélica, Amora, Acácio e Alice são filhos de Ana. Quando as fêmeas da segunda geração começaram a ter seus próprios filhotes (Filó foi a primeira, em 2006), passaram a ser utilizadas como as duas primeiras letras do nome do infante a primeira letra do nome da mãe e uma outra letra de seu nome que a diferenciasse de sua mãe e irmãs. Assim, o nome dos filhos de Filó iniciam-se com Fl (Flufi, Fleur, Floyd); os nomes dos filhos de Claudia, netos de Cisca, começam com Cl (Click, Cloro), e os nomes dos filhos de Frida começam com Fr (Fritz, Frapê). Quando Angélica teve seu primeiro filhote, em 2009, decidimos adotar a letra G como inicial de seu nome (Gorila), uma vez que o nome de Angélica começa com as mesmas duas letras do nome de sua mãe, e Angélica possuía duas irmãs jovens (Amora e Alice), que logo estariam tendo seus próprios filhotes. Enquanto o grupo já tinha vários indivíduos com nomes começando com a letra A, não tinha nenhum indivíduo com a letra G nem M ou L, e ficou resolvido que os filhotes de Angélica, Amora e Alice seria nomeados utilizando essas iniciais, respectivamente.

Tabela 1: Relação dos Indivíduos que compõem o grupo de estudo, ao longo do período de coleta de dados. O sinal / indica mudança de categoria etária; + indica óbito ou desaparecimento; ← indica imigração para o grupo; → indica emigração

Indivíduo	Abreviação	Nascimento	Categoria etária	Sexo	Observações
Davi	Davi		Adulto	macho	macho dominante
Suspeito	Sus	FUNDADOR	Adulto	macho	castrado
Medeiros	Med	FUNDADOR	Adulto	macho	castrado
Xis	Xis		Adulto	macho	→ jan/2008
Zê	Ze		Adulto	macho	→ dez/2007
Darwin	Dar		Adulto	macho	→ dez/2007
Abelha	Abe		Adulto	macho	← abr/2009, vindo de uma das ilhas do Parque. Primeiras interações pacíficas (catação por machos juvenis) observadas em julho
Ana	Ana	FUNDADOR	Adulto	fêmea	
Física	Fis	FUNDADOR	Adulto	fêmea	
Janete	Jan		Adulto	fêmea	talvez irmã de Davi
Cisca	Cis	1997	Adulto	fêmea	filha de Física
Vavá	Vava	1997	Adulto	fêmea	filha de Janete
Filó	Filo	30/05/2001	Adulto	fêmea	filha de Física; + jan/2010
Frida	Frid	13/09/2002	Adulto	fêmea	filha de Física
Claudia	Cla	08/10/2002	Adulto	fêmea	filha de Cisca
Angélica	Ang	15/12/2002	Juvenil / Adulto	fêmea	filha de Ana
Chuchu	Chu	02/11/2004	Juvenil	macho	filho de Cisca; → dez/2007
Amora	Amo	03/04/2005	Juvenil	fêmea	filha de Ana
Cacá	Caca	28/11/2005	Juvenil	fêmea	filha de Cisca
Vicky	Vic	10/10/2005	Juvenil	macho	filho de Vavá
Jabá	Jaba	18/08/2005	Juvenil	fêmea	filha de Janete; desapareceu em nov/2007 e reapareceu alguns meses depois
Flufi	Flu	20/02/2006	Juvenil	macho	filho de Filó
Cacau	Cau	17/10/2006	Juvenil	macho	filho de Cisca; + 19/12/2008
Vlad	Vla	28/10/2006	Juvenil	macho?	filho de Vavá; + mar/2008. Sexo não confirmado.
Alice	Ali	09/11/2006	Infante / Juvenil	fêmea	filha de Ana
Fritz	Frit	18/03/2007	Infante / Juvenil	fêmea	filha de Frida
Click	Cli	25/09/2007	Infante / Juvenil	macho	filho de Claudia; + jan/2010
Cuca	Cuca	09/10/2007	Infante / Juvenil	fêmea	filha de Cisca
Vito	Vito	06/11/2007	Infante	?	filho de Vavá; + fev/2008
Juli	Juli	09/11/2007	Infante	?	filho de Janete; + nov/2007
Acácio	Aca	20/02/2008	Infante / Juvenil	macho	filho de Ana
Fleur	Fle	29/01/2008	Infante / Juvenil	fêmea	filha de Filó
Val	Val	22/09/2008	Infante / Juvenil	fêmea	filha de Vavá
Caju	Caju	26/10/2008	Infante / Juvenil	macho	filho de Cisca
Frapê	Fra	07/12/2008	Infante	macho	filho de Frida
Floyd	Flo	16/01/2009	Infante / Juvenil	macho	filho de Filó; ainda mamava em jan/2010, quando ela desapareceu
Cloro	Clo	07/09/2009	Infante	?	filho de Claudia; + jan/2010
Gorila	Gor	12/11/2009	Infante	fêmea	filha de Angélica
Vodka	Vod	15/11/2009	Infante	macho	filho de Vavá
Jambo	Jam	12/12/2009	Infante	?	filho de Janete; + 4/1/2010
Aveia	Ave	08/01/2010	Infante	?	filho de Ana
Careca	Car	07/03/2010	Infante	?	filho de Cisca

No mês de janeiro de 2010, três indivíduos desapareceram: a fêmea adulta Filó (que à época ainda estava amamentando seu filhote, Floyd), o juvenil Click, e o infante Cloro, irmão de Click. Não se sabe a data exata nem as circunstâncias desses desaparecimentos, mas é provável que tenham relação com as fortes chuvas que ocorreram nesse mês.

O macho dominante anterior, Bisqüi, ocupou o posto de janeiro de 1998 (após a morte do macho dominante anterior, devido a picadas de abelhas) até sua morte, em setembro de 2003 (Ferreira, 2003; Verderane, 2005). Davi imigrou para o grupo em dezembro de 2003, tornando-se o macho dominante, sem disputas agonísticas, e, embora seja necessário fazer análises genéticas para ter certeza, é o provável pai de todos os filhotes concebidos desde então.

A hierarquia das fêmeas do grupo, diferentemente, passou por períodos de instabilidade. Durante o trabalho de Ferreira (2003), a fêmea dominante, Meire, um dos fundadores do grupo, morreu em trabalho de parto. Sua filha, Janete, assumiu o posto de fêmea dominante por um curto período, de fevereiro a julho de 2002. Seguiu-se um período de aumento na frequência de episódios agonísticos, causado principalmente por conflito entre fêmeas; Cisca mudou de categoria etária, tornando-se adulta, e Janete foi ameaçada e atacada por uma coalizão entre Ana, Física e Cisca. Após este período, Janete se afastou do centro do grupo, e Ana, que era a segunda na hierarquia das fêmeas, assumiu a posição alfa, com Física e Cisca, mãe e filha, empatadas no segundo lugar (Falótico *et al.*, 2003; Verderane, 2005). Em dezembro de 2002, houve uma nova reversão na hierarquia das fêmeas, após a qual Física passou a ocupar o posto de fêmea alfa, assim permanecendo até o fim do período de coleta de dados de Verderane (2005). O último filhote de Física, Farofa, nasceu em 2006 e morreu antes de completar um ano de idade, de modo que Física é a única fêmea que, aparentemente, parou de ter crias no grupo.

Ferreira (2003) concluiu que as relações de dominância obedeceram uma ordem de tamanho/idade, em que indivíduos mais velhos dominaram os mais novos nas disputas, machos dominaram fêmeas dentro de uma mesma faixa etária, e não houve indícios de herança materna de posição hierárquica. Porém, Verderane (2005) observou que a ascensão ou queda de posição hierárquica das fêmeas implicava na ascensão ou queda de suas filhas também, adultas e juvenis, e também dos filhos juvenis. Assim, quando Ana assumiu o posto de fêmea dominante, sua filha juvenil Ada também subiu de posto. A queda de Janete se refletiu na queda de sua filha, Vavá. Quando Física tornou-se dominante, sua filha, Cisca, passou a ocupar o segundo lugar na hierarquia das fêmeas. Filó, filha juvenil de Física que antes tinha uma posição bastante baixa, também subiu e chegou a dominar Ada, mais velha do

que ela. Um jovem macho filho de Física, Químico, também subiu na hierarquia e chegou a dominar outro jovem macho dois anos mais velho do que ele, tornando-se o juvenil mais dominante do grupo. Nas brigas entre infantes, o resultado obedeceu a ordem de dominância das mães dos envolvidos.

3.3 Coleta de dados

Os dados foram coletados entre outubro de 2007 e maio de 2010 (mas as análises de proximidades e de Todas as Ocorrências incluíram dados coletados desde julho de 2007). Dois dias por semana, o grupo era seguido das 9hs às 16hs, ou a partir do momento em que o grupo era encontrado. Houve interrupções ao longo do período de coleta: em fevereiro e dezembro de 2008 e janeiro de 2009 não houve dados coletados, e entre março e abril de 2009 e em janeiro de 2010 houve vários dias sem observações (no primeiro caso, porque a pesquisadora participou de uma missão de estudos fora do Estado, e no segundo caso, por causa do clima).

No ano de 2007, o registro do número de horas em campo e de observação do grupo foi incompleto. A partir de 2008, foram contabilizadas 376h10min de observação do grupo. As horas em campo sem observar o grupo e o tempo de observação de apenas um ou dois indivíduos, separados do resto do grupo, não foram contados. Devido a mudanças na composição do grupo, o período de coleta foi dividido em sete blocos de meses (Tabela 2).

Tabela 2: Divisão dos blocos de meses em relação à composição do grupo estudado. I/J ou J/A indica transição entre categorias etárias. O sinal * indica nascimento; + indica óbito ou desaparecimento; ← indica imigração para grupo; → indica emigração.

Bloco	Intervalo de tempo	N de indivíduos	Horas de observação	Alterações em relação ao bloco anterior
1	junho a dezembro de 2007	31 (com Juli)		
2	janeiro a julho de 2008	26 (com Vito)	76h35	→ Xis, Zê, Darwin e Chuchu; Alice I/J; + Vito e Juli; * Fleur e Acácio
3	agosto a dezembro de 2008	26	57h35	+ Vlad; * Val e Caju (set e out); Cuca I/J; Fritz I/J (set)
4	janeiro a junho de 2009	27	62h40	Fleur I/J; + Cacau; * Frapê e Floyd
5	julho a setembro de 2009	28	71h50	Click I/J; ← Abelha; Angélica J/A
6	outubro a dezembro de 2009	32	36h40	* Cloro; Acácio I/J; Val I/J; * Gorila e Vodka; * Jambo
7	janeiro a maio de 2010	30	70h50	+ Filó, Click, Cloro e Jambo; Floyd I/J; Caju I/J; * Aveia e Careca

Os dados foram coletados utilizando os seguintes métodos (Altmann, 1974; Setz, 1991):

- **Tempo-Focal ou Focal de Varredura:** um indivíduo do grupo, de cada vez, foi observado por um período de 5 minutos, e a cada minuto foi registrado 1) o comportamento executado por ele no momento do registro; 2) quais indivíduos estavam em contato, até 1

metro (o que representaria uma relação afiliativa) e até 10 metros de distância (o que representa contato visual) do indivíduo-focal; e 3) o comportamento realizado pelo indivíduo mais próximo ao indivíduo-focal e, sempre que possível, o comportamento do macho dominante e da mãe do indivíduo-focal. Comportamentos com menos de dez segundos de duração não foram considerados – assim, por exemplo, se um animal se locomovia e parava por cinco segundos para se coçar, voltando a se locomover em seguida, o comportamento registrado era “locomoção”. Apenas um comportamento era registrado a cada minuto de observação (o primeiro observado naquele minuto).

A ordem dos indivíduos observados foi previamente estabelecida, por meio de um sorteio; no início da coleta de dados, uma lista era sorteada quando todos os indivíduos da lista anterior haviam sido observados; a partir de 2009 (quando ingressei no mestrado), passaram a ser sorteadas duas listas, uma para o período da manhã (até as 12hs) e outra para o período da tarde (a partir das 12h01). Quando o indivíduo sorteado não era encontrado por dez minutos, era feita a observação do indivíduo seguinte, após a qual o anterior era procurado novamente; caso o indivíduo não pudesse ser encontrado até o término da lista, seu focal era descartado. Havendo perda de contato visual entre o observador e o animal-focal por mais de um minuto, o registro em questão era descartado, exceto em situações nas quais o indivíduo não havia sido encontrado quando era o próximo da lista e seu focal não pôde ser feito no mesmo dia; nesses casos, foi mantido o focal incompleto. A Tabela 3 mostra o número de registros focais por bloco de observação.

Tabela 3: Número de focais e tempo total de focais por bloco de observação

Período	Número de focais	Tempo focais (minutos)
Bloco 1	163	815
Bloco 2	270	1350
Bloco 3	165	825
Bloco 4	222	1110
Bloco 5	259	1295
Bloco 6	129	645
Bloco 7	281	1405
Total	1489	7445

Em cada amostra focal em que o indivíduo estava forrageando, foi identificado o tipo de alimento procurado ou consumido e os comportamentos de forrageamento realizados para obtê-lo (neste caso, foram registrados todos os comportamentos de forrageamento observados, independentemente de duração).

A partir desses registros, foi elaborado um orçamento de atividades, para fins de comparação do percentual de tempo dedicado a diferentes comportamentos entre as categorias etárias. A Tabela 4 mostra o número de focais e o tempo total de registros focais por indivíduo.

Tabela 4: Número de focais e tempo total de focais por indivíduo. (i) indica infantes; (j) indica jovens; (a) indica adultos e / indica transição de faixa etária

Indivíduo	Blocos em que esteve presente no grupo	Número de focais	Tempo focais (minutos)
Davi (a)	1 a 7	60	300
Suspeito (a)	1 a 7	57	285
Medeiros (a)	1 a 7	59	295
Xis (a)	1	14	70
Zê (a)	1	5	25
Darwin (a)	1	2	10
Abelha (a)	5 a 7	16	80
Ana (a)	1 a 7	60	300
Física (a)	1 a 7	54	270
Janete (a)	1 a 7	60	298
Cisca (a)	1 a 7	53	265
Vavá (a)	1 a 7	58	290
Filó (a)	1 a 7	44	220
Frida (a)	1 a 7	59	295
Claudia (a)	1 a 7	58	290
Angélica (j/a)	1 a 7	56	279
Chuchu (j)	1	3	15
Amora (j)	1 a 7	53	265
Cacá (j)	1 a 7	49	245
Vicky (j)	1 a 7	59	295
Jabá (j)	1 a 7	49	245
Flufi (j)	1 a 7	57	285
Cacau (j)	1 a 3	14	70
Vlad (j)	1 e 2	9	45
Alice (i/j)	1 a 7	58	290
Fritz (i/j)	1 a 7	54	269
Click (i/j)	1 a 6	45	224
Cuca (i/j)	1 a 7	50	250
Vito (i)	1 e 2	7	35
Juli (i)	1	1	5
Acácio (i/j)	1 a 7	48	240
Fleur (i/j)	1 a 7	48	240
Val (i/j)	3 a 7	34	170
Caju (i/j)	3 a 7	31	155
Frapê (i)	4 a 7	33	165
Floyd (i/j)	4 a 7	33	165
Cloro (i)	6	6	30
Gorila (i)	6 e 7	12	60
Vodka (i)	6 e 7	12	60
Jambo (i)	6	0	0
Careca (i)	7	2	10
Aveia (i)	7	8	40
Total		1490	7445

- **Todas as Ocorrências:** este método foi utilizado para registrar episódios de catação e interações agonísticas (ameaças, perseguições, deslocamentos e coalizões) entre quaisquer membros do grupo. Foram registrados, sempre que possível, os indivíduos envolvidos e o contexto das interações. As observações foram feitas simultaneamente às observações focais; como registrou-se apenas a ocorrência dos comportamentos (não foi registrado, por exemplo, tempo de duração), não foi necessário interromper a observação focal. Os dados obtidos por este método forneceram informações relativas à estrutura social do grupo. Também foram registradas todas as ocorrências de amamentação, cios e cópulas.

Os dados foram registrados em um gravador digital e, posteriormente, transcritos para planilhas no programa Microsoft Excel.

3.4 Variáveis

3.4.1 Estrutura Social do Grupo

Para estabelecer as relações de dominância e de catação entre os membros do grupo, foram utilizadas as seguintes variáveis (Verderane, 2005):

- Interações agonísticas: os indivíduos envolvidos nas interações agonísticas foram classificados como agente ou receptor, ou como vitorioso ou derrotado (dependendo do contexto) em cada interação registrada pelos métodos de observação focal e todas as ocorrências ao longo dos períodos de observação. Esses dados foram colocados em uma matriz com os agentes nas linhas e os receptores nas colunas, em que foram registradas quantas vezes cada indivíduo dominou cada indivíduo. A partir destes registros, foram descritas as relações de dominância.

- Proximidade: as relações de proximidade foram obtidas pelo método focal de varredura. Os dados foram organizados em três matrizes (uma para contato, a segunda para 1m e a terceira para até 10m) com tempo nas linhas e os indivíduos nas colunas; para cada minuto do focal, colocou-se o número 1 na coluna correspondente ao animal-focal e nos indivíduos que se encontravam próximos a ele; nas colunas correspondentes a indivíduos que se encontravam a distâncias maiores, colocou-se o número 0.

- Catação: episódios de catação entre dois indivíduos do grupo foram registrados pelo método Todas as Ocorrências ao longo dos períodos de observação. Os episódios que ocorreram durante os focais também foram registrados como ocorrências. A partir dos dados coletados, também foi construída uma matriz com agentes nas linhas e receptores nas colunas,

indicando quantas vezes cada indivíduo efetuou catação em cada um dos outros indivíduos.

- Comportamento de outros indivíduos: os dados foram organizados em matrizes com o comportamento do indivíduo-focal nas linhas e o comportamento do vizinho mais próximo, mãe ou macho dominante nas colunas. As categorias comportamentais utilizadas para esta comparação foram Interação Social; Brincadeira Motora; Descanso; Locomoção; Vigiar / Observar; Forragear; Vocalizar e Outros.

3.4.2 Orçamento de atividades

A Tabela 5 lista as categorias comportamentais utilizadas no registro das observações de animal-focal.

Tabela 5: Etograma das categorias comportamentais registradas pelo método animal focal

Comportamento	Descrição
Forrageamento	Procurar, processar ou ingerir alimento
Locomoção	Deslocar-se pelo chão ou pelas árvores
Descanso	O indivíduo encontra-se parado deitado ou sentado, dormindo ou em posição relaxada
Vigiar / Observar	Olhar fixamente para alguém ou em determinada direção, em posição alerta. Neste estudo, não foi discriminado o quê o animal observa (se encaixam nesta categoria tanto vigiar contra predadores quanto observar coespecíficos)
Vocalizar	O indivíduo encontra-se parado e vocalizando
Brincadeira motora	O indivíduo – geralmente infante ou juvenil – solitariamente realiza movimentos repetitivos e estereotipados, pulando, rolando ou se balançando em galhos de árvores ou cipós
Brincadeira social	Dois os mais indivíduos se envolvem em atividade de perseguição ou simulação de luta, mordendo, empurrando, puxando ou segurando o outro
Efetuar catação	Limpar a pelagem de outro indivíduo utilizando as mãos ou a boca
Receber catação	Ter sua pelagem limpa por outro indivíduo
Agonismo	O indivíduo está envolvido em uma interação agonística, seja ameaçando, batendo ou perseguindo outro indivíduo, seja sendo ameaçado ou perseguido ou apanhando
Corte, cópula ou monta	Comportamentos sexuais; inclui a postura e vocalizações típicas de fêmeas no período fértil (Carosi <i>et al</i> , 2005) e o comportamento de montar na parte traseira de outro indivíduo e realizar movimentos pélvicos
Ser carregado	Imaturo é transportado por sua mãe ou outro indivíduo
Amamentar	Fêmea lactante permite acesso aos mamilos
Mamar	Infante mama em sua mãe ou outra fêmea lactante
Outros	Comportamentos observados com frequência muito baixa, como coçar e auto-catação

Os dados coletados foram organizados em uma matriz com os indivíduos nas linhas e as categorias comportamentais nas colunas, e a proporção de registros em que o indivíduo realizava cada comportamento, em relação ao total de registros do indivíduo, foi registrada nas células.

3.4.3 Dieta

Assim como para as categorias comportamentais, os dados relativos aos itens alimentares foram organizados em uma matriz com indivíduos nas linhas e alimentos nas colunas, e a proporção de registros de forrageamento em que o indivíduo explorava cada item alimentar foi registrada nas células. Os itens foram classificados como provisionados ou obtidos no ambiente.

O provisionamento consiste de frutos (principalmente mamão e banana, mas incluindo também abóbora, cenoura, pepino, laranja, coco e maçã), “polenta” (alimento sólido feito com fubá, ovos e ração canina), milho (disponibilizado para as antas, mas bastante consumido pelos macacos), sementes (principalmente semente de girassol, disponibilizada para pássaros) e, com menor frequência, batata, mandioca, ovo cozido e ração animal. Eventualmente (especialmente em dias de grande visita ao Parque), os macacos saem da área restrita e são alimentados por visitantes, recebendo principalmente pão e alimentos industrializados (sendo os mais comuns salgadinhos e biscoitos).

Os alimentos obtidos no ambiente incluem frutos (sendo os mais comuns laranja, mexerica, goiaba e amora), invertebrados (larvas encapsuladas em troncos ou galhos, insetos adultos e aranhas), pequenos vertebrados capturados por eles, como aves e roedores (comportamento pouco frequente, porém, quando ocorre, atrai grande interesse de outros indivíduos do grupo), coco jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), folhas verdes, flores (particularmente malvavisco, *Malvaviscus arboreus*; em geral, os macacos arrancam a flor, mordem a base para sugar o néctar e então descartam, mas às vezes comem os estames cheios de pólen ou outras partes da flor) e, ocasionalmente, uma espécie de aguapé, planta aquática abundante na área (*Eichhornia* sp.).

Todos os alimentos explorados pelos macacos foram registrados, e classificados posteriormente nas seguintes categorias: Polenta (provisionado); Frutos (provisionado); Milho (provisionado); Sementes (provisionado); Outros (provisionado); Não identificado (provisionado); Invertebrados (do ambiente); Frutos (do ambiente); Coco (do ambiente); Folhas (do ambiente); Galho (do ambiente); Aguapé (do ambiente); Outros (do ambiente); e Não identificado (do ambiente).

3.4.4 Forrageamento

A Tabela 6 mostra as categorias comportamentais utilizadas no registro das observações de animal-focal. As categorias foram criadas com base no trabalho de Agostini e Visalberghi (2005), e adaptadas aos comportamentos realizados pelos indivíduos observados ao longo do

período de observação.

Tabela 6: Etograma dos comportamentos de forrageamento registrados pelo método animal focal

Comportamento	Descrição
Cheirar	Aproximar o rosto e cheirar alimento ou objeto
Lamber	Lamber alimento ou objeto
Examinar visualmente	Olhar ao redor; examinar folhas
Examinar manualmente	Introduzir dedos em buraco, por exemplo
Tocar / Manipular	Segurar alimento ou objeto, investigando
Forrageamento percussivo	Bater levemente em um substrato ou objeto com as pontas dos dedos
Pegar / Arrancar	Pegar alimento. Inclui arrancar fruto da árvore
Morder	Morder alimento ou objeto (em geral, enquanto segura com as mãos)
Mastigar	Mastigar alimento, sem que haja ingestão (observador percebe que o indivíduo cospe o que estava mastigando)
Quebrar	Partir alimento ou objeto, por exemplo, um galho
Rasgar / Abrir	Por exemplo, rasgar casca de árvore, ou separar partes de um objeto (como um coco quebrado), buscando alimento no interior
Bater	Bater no alimento ou objeto, ou o objeto contra um substrato
Esfregar	Esfregar alimento ou objeto contra um substrato ou entre as mãos
Carregar	Deslocar-se carregando alimento
Capturar invertebrado em movimento	Pegar inseto voando
Ingerir	Engolir depois de mastigar, ou engolir líquido
Quebrar coco	Utilizar ferramentas para quebrar coco, tendo ou não sucesso

Também estes dados foram organizados em uma matriz com indivíduos nas linhas e comportamentos nas colunas. A proporção de registros em que o indivíduo realizava cada comportamento foi registrada nas células.

As figuras 4 a 6 ilustram alguns dos comportamentos de forrageamento observados.

3.5 Análise

As análises estatísticas foram realizadas através do programa SPSS 13.0 para Windows.

A fim de verificar se houve associações significativas entre comportamentos realizados simultaneamente pelos jovens e pelos indivíduos mais próximos a eles, e pelos jovens e pelo macho dominante ou a mãe, foi feita análise de Qui-quadrado.

Para ver se houve diferenças significativas no orçamento de atividades, dieta e comportamentos utilizados durante o forrageamento entre machos e fêmeas e entre as três categorias etárias, foram realizadas análises GLM. Foi feita uma análise para todo o período de coleta, na qual os indivíduos que mudam de categoria etária tiveram apenas parte dos seus registros utilizados, referentes à categoria etária na qual o indivíduo passou o maior número

de blocos, e também uma análise para cada bloco, separadamente. Quando verificada diferença, o teste *post-hoc* de Bonferroni foi utilizado. Comportamentos que só são realizados por uma categoria etária (mamar, amamentar, ser transportado) foram excluídos da análise GLM.

A hierarquia de dominância foi analisada através do método Árvore Orientada de Dominância (Izar *et al.* 2006). A análise das relações de catação foi feita com Árvore Orientada de Caminhos mais Curtos (Izar *et al.* 2005). Já as relações de proximidade foram analisadas com Árvore Geradora Mínima (Izar *et al.* 2005).

Os três métodos baseiam-se na Teoria dos Grafos, e produzem representações gráficas das relações entre indivíduos de um grupo nas quais cada vértice representa um indivíduo e os arcos que unem os vértices, relações entre dois desses indivíduos (como “dominar”, “fazer catação em” ou “estar próximo a”). As árvores foram geradas a partir dos dados coletados durante o período de observação, previamente transcritos e organizados em matrizes quadradas ($n \times n$) em que os indivíduos estão representados nas colunas e linhas e as caselas apresentam a frequência da interação para aquele par de indivíduos (*valores de similaridade*).

Figura 4: A fêmea adulta Ana pega alimento a provisionado

Figura 5: Ana ingere o alimento

Figura 6: Ana carrega o alimento

No caso das relações de proximidade, o valor de similaridade utilizado foi o índice de Jaccard, representado por $S_j (XY)$ e calculado a partir da fórmula $S_j = a / a+b+c$, onde a = número de observações em que os indivíduos X e Y estavam próximos um do outro, b = número de observações em que X estava presente e Y não, c = número de observações em que Y estava presente e X não. A Árvore Geradora Mínima é construída a partir de uma matriz de *dissimilaridade*, obtida através da fórmula $1/S_j$, de modo que o comprimento do arco é inversamente proporcional à frequência de interação entre dois indivíduos. A Árvore mostra as relações mais fortes do grupo. $S_j (XY)$ é igual a $S_j (YX)$, ou seja, as relações são simétricas (recíprocas entre as díades), por isso a Árvore Geradora Mínima não é orientada. Foi feita uma árvore para cada bloco de meses. Foram realizados os testes estatísticos não-paramétricos de Kruskal-Wallis e de Mann-Whitney, para verificar se a média do índice de Jaccard varia de acordo com o sexo e a idade dos indivíduos. Para cada árvore, foi determinado, também, o Grau dos Vértices (GV), para comparação do número de conexões de indivíduos de diferentes faixas etárias. O Grau do Vértice é dado pelo número de arcos ligados a ele.

Nas árvores orientadas, as relações são assimétricas. A Árvore Orientada de Caminhos mais Curtos mostra as interações de catação de cada indivíduo, sendo uma árvore construída para as interações nas quais o indivíduo realizou a catação e outra para as interações nas quais o indivíduo recebeu catação. As árvores de catação mostradas neste trabalho mostram as informações de ambas. Nesta representação, também, o comprimento do arco é inversamente proporcional à frequência de interação entre dois indivíduos. Já na Árvore Orientada de Dominância, o comprimento do arco não é relevante. Os indivíduos são ordenados a partir do número de indivíduos que dominam. Esta Árvore assume transitividade nas interações (ou seja, se A domina B e B domina C, A domina C). Para cada bloco, foi feita uma árvore de catação para cada jovem. Já para as relações de dominância do grupo, foi feita uma única Árvore Orientada de Dominância para todo o período de coleta de dados, devido ao alto número de indivíduos que participaram de poucas interações agonísticas.

Foi realizado um teste de correlação de Pearson para verificar se há relação entre tamanho da matrilinea e o número de parceiros de catação dos jovens.

Eu pretendia realizar uma análise de *cluster* para verificar se ocorreram blocos de desenvolvimento ao longo do período juvenil, como fez Verderane (2005) para estudar o desenvolvimento dos infantes. Contudo, em função do N variável de sujeitos a cada mês e de não haver observações de nenhum indivíduo durante todo o período juvenil, não foi feita estatística para evidenciar se há blocos de desenvolvimento. O desenvolvimento dos jovens foi descrito a partir de gráficos que ilustram a frequência com que cada comportamento foi

observado para cada um dos jovens, por mês de idade, dos 12 aos 48 meses.

4. Resultados

4.1 Orçamento de Atividades e de forrageamento

4.1.1 Orçamento de atividades

A comparação do orçamento de atividades de adultos, jovens e infantes, obtido a partir das observações focais feitas entre outubro de 2007 e maio de 2010, indica que “forrageamento” foi o comportamento mais observado em todas as categorias etárias, e que o tempo dedicado ao forrageamento pelos juvenis foi maior em comparação com infantes e adultos, ultrapassando 50% de seu orçamento de atividades (Figura 7).

Figura 7: Proporção de comportamentos observados em relação ao total de registros por categoria etária
 * a categoria “Outros” inclui comportamentos pouco frequentes, como urinar, corte, monta e auto-catação.

A análise GLM mostrou diferenças significativas para categorias etárias, na proporção de registros focais dedicada a **forragear** ($F = 19,921$; $p = 0,000$; $gl = 2$; poder observado =

1,000; $\eta = 0,579$), **brincar** ($F = 24,147$; $p = 0,000$; $gl = 2$; poder obs = 1,000; $\eta = 0,625$), **descansar** ($F = 7,020$; $p = 0,003$; $gl = 2$; poder obs = 0,899; $\eta = 0,326$), **locomoção** ($F = 12,439$; $p = 0,000$; $gl = 2$; po = 0,992; $\eta = 0,462$), **vigiar/observar** ($F = 23,309$; $p = 0,000$; $gl = 2$; po = 1,000; $\eta = 0,616$) e **vocalizar** ($F = 5,592$; $p = 0,009$; $gl = 2$; po = 0,818; $\eta = 0,278$).

De acordo com o teste de Bonferroni, os jovens dedicaram significativamente mais tempo ao forrageamento que adultos ($p = 0,000$) e infantes ($p = 0,000$), mas entre essas duas categorias não houve diferença significativa. Infantes brincaram mais que jovens ($p = 0,000$) e adultos ($p = 0,000$), e jovens brincaram mais que adultos ($p = 0,000$).

Adultos descansaram mais que infantes ($p = 0,002$). Adultos e jovens e jovens e infantes não diferiram significativamente. Adultos também se locomoveram mais do que infantes ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,012$), e infantes e jovens não diferiram significativamente. Entretanto, as taxas relativamente baixas de locomoção apresentadas pelos infantes podem estar relacionadas com o fato de que “ser transportado” foi considerada uma categoria comportamental à parte. Infantes foram observados sendo carregados por outros indivíduos em 28% do tempo (Figura 7). Pelo mesmo motivo, o tempo de descanso dos infantes pode estar subestimado.

Adultos realizaram o comportamento de vigiar/observar com mais frequência do que jovens ($p = 0,000$) e infantes ($p = 0,000$), e jovens e infantes não diferiram. Infantes tiveram apenas tendência a vocalizar mais do que adultos ($p = 0,080$), e não houve diferença entre infantes e jovens ou entre jovens e adultos.

Analisando os blocos de meses separadamente, houve diferença entre as categorias etárias em forrageamento no Bloco 1 ($F = 8,949$; $p = 0,002$; $gl = 2$; po = 0,948; $\eta = 0,472$), no qual jovens forragearam mais que adultos ($p = 0,002$) e infantes ($p = 0,046$); no Bloco 2 ($F = 4,876$; $p = 0,020$; $gl = 2$; po = 0,734; $\eta = 0,339$), com jovens forrageando mais que infantes ($p = 0,021$); no Bloco 3 ($F = 10,887$; $p = 0,001$; $gl = 2$; po = 0,978; $\eta = 0,521$), em que adultos forragearam mais que infantes ($p = 0,017$) e jovens forragearam mais que infantes ($p = 0,000$); no Bloco 4 ($F = 14,285$; $p = 0,000$; $gl = 2$; po = 0,996; $\eta = 0,576$), no qual jovens forragearam mais que adultos ($p = 0,000$) e infantes ($p = 0,002$); no Bloco 5 ($F = 5,107$; $p = 0,015$; $gl = 2$; po = 0,765; $\eta = 0,317$), em que jovens forragearam mais que adultos ($p = 0,016$); e no Bloco 7 ($F = 14,698$; $p = 0,000$; $gl = 2$; po = 0,997; $\eta = 0,572$), em que jovens forragearam mais que adultos ($p = 0,000$) e infantes ($p = 0,011$).

Houve diferença significativa em brincar no Bloco 1 ($F = 8,227$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,929$; $\eta = 0,451$), em que adultos brincaram menos que jovens ($p = 0,009$) e infantes ($p = 0,000$), e infantes tenderam a brincar mais do que jovens ($p = 0,085$); no Bloco 2 ($F = 12,614$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,990$; $\eta = 0,570$), em que infantes brincaram mais do que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,015$); no Bloco 3 ($F = 4,558$; $p = 0,023$; $gl = 2$; $po = 0,707$; $\eta = 0,313$), em que jovens brincaram mais que adultos ($p = 0,021$); no Bloco 5 ($F = 8,677$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,945$; $\eta = 0,441$), em que adultos brincaram menos que jovens ($p = 0,006$) e infantes ($p = 0,002$); no Bloco 6 ($F = 8,475$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,943$; $\eta = 0,414$), em que adultos brincaram menos que jovens ($p = 0,001$) e infantes ($p = 0,005$); e no Bloco 7 ($F = 13,819$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,995$; $\eta = 0,557$), no qual infantes brincaram mais que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,000$), e jovens tenderam a brincar mais do que adultos ($p = 0,069$).

Quanto à proporção de tempo dedicada ao descanso, houve diferença apenas no Bloco 2 ($F = 5,204$; $p = 0,016$; $gl = 2$; $po = 0,763$; $\eta = 0,354$), em que adultos descansaram mais que jovens ($p = 0,024$).

Em relação à locomoção, houve diferença no Bloco 2 ($F = 7,934$; $p = 0,003$; $gl = 2$; $po = 0,918$; $\eta = 0,455$) infantes se deslocaram menos do que adultos ($p = 0,002$) e jovens ($p = 0,009$); no Bloco 5 ($F = 4,670$; $p = 0,020$; $gl = 2$; $po = 0,725$; $\eta = 0,298$), adultos se locomoveram significativamente mais que jovens ($p = 0,022$); no Bloco 6 ($F = 7,801$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,923$; $\eta = 0,394$), adultos se locomoveram mais do que jovens ($p = 0,048$) e infantes ($p = 0,005$); e no Bloco 7 ($F = 5,132$; $p = 0,015$; $gl = 2$; $po = 0,767$; $\eta = 0,318$), adultos se locomoveram mais que infantes ($p = 0,010$).

Quanto aos comportamentos de vigiar/observar, houve diferença significativa no Bloco 1 ($F = 7,809$; $p = 0,003$; $gl = 2$; $po = 0,916$; $\eta = 0,438$), em que adultos vigiaram mais que jovens ($p = 0,025$) e infantes ($p = 0,014$); no Bloco 2 ($F = 16,068$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,998$; $\eta = 0,628$), em que adultos vigiaram mais que jovens ($p = 0,017$) e infantes ($p = 0,000$), e jovens tenderam a vigiar mais que infantes ($p = 0,075$); no Bloco 3 ($F = 6,542$; $p = 0,007$; $gl = 2$; $po = 0,860$; $\eta = 0,395$), em que adultos vigiaram mais que jovens ($p = 0,037$) e infantes ($p = 0,026$); no Bloco 4 ($F = 4,615$; $p = 0,022$; $gl = 2$; $po = 0,716$; $\eta = 0,305$), em que infantes vigiaram menos que adultos ($p = 0,004$) e tenderam a vigiar menos que jovens ($p = 0,067$); no Bloco 5 ($F = 4,817$; $p = 0,018$; $gl = 2$; $po = 0,739$; $\eta = 0,305$), no qual adultos tenderam a vigiar mais que infantes ($p = 0,082$); no Bloco 6 ($F = 4,524$; $p = 0,022$; $gl = 2$; $po = 0,716$; $\eta = 0,274$), em que adultos vigiaram mais que jovens ($p = 0,013$); e no Bloco 7 ($F = 13,617$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,995$; $\eta = 0,553$), em que adultos vigiaram mais que jovens (p

= 0,001) e infantes ($p = 0,003$).

O comportamento de vocalizar apresentou diferença entre as categorias etárias apenas no Bloco 7 ($F = 16,653$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,999$; $\eta = 0,602$), em que infantes vocalizaram mais que jovens ($p = 0,049$) e adultos ($p = 0,002$). No Bloco 7 houve, também, diferença significativa quanto ao comportamento de catação ($F = 5,831$; $p = 0,009$; $gl = 2$; $po = 0,821$; $\eta = 0,346$), realizado com maior frequência por adultos que por jovens ($p = 0,021$).

A análise GLM de todos os dados coletados também mostrou diferenças significativas no orçamento, entre os dois sexos, para os comportamentos **brincar** ($F = 6,244$; $p = 0,018$; $gl = 1$; $po = 0,676$; $\eta = 0,177$) e **vocalizar** ($F = 7,332$; $p = 0,011$; $gl = 1$; $po = 0,744$; $\eta = 0,202$), e tendência em **descansar** ($F = 3,573$; $p = 0,069$; $gl = 1$; $po = 0,447$; $\eta = 0,110$). Indivíduos do sexo masculino foram observados brincando mais frequentemente que os do sexo feminino (Figura 8). Machos também tenderam a descansar mais que fêmeas, e as fêmeas vocalizaram mais que os machos.

Figura 8: Proporção de comportamentos observados em relação ao total de registros de machos e fêmeas

Machos brincaram significativamente mais que fêmeas no Bloco 6 ($F = 4,517$; $p = 0,044$; $gl = 1$; $po = 0,532$; $\eta = 0,158$) e no Bloco 7 ($F = 17,080$; $p = 0,000$; $gl = 1$; $po = 0,977$;

$\eta = 0,437$). Houve diferença no comportamento de vocalizar apenas no Bloco 7 ($F = 17,619$; $p = 0,000$; $gl = 1$; $po = 0,980$; $\eta = 0,445$), no qual, ao contrário do resultado encontrado na análise para todo o período de coleta de dados, machos vocalizaram mais que fêmeas.

Houve efeito de sexo e idade para **brincar** ($F = 4,689$; $p = 0,017$; $gl = 2$; $po = 0,742$; $\eta = 0,244$) e **vigiar/observar** ($F = 4,729$; $p = 0,017$; $gl = 2$; $po = 0,746$; $\eta = 0,246$). A categoria sexo/etária que mais realizou o comportamento vigiar/observar foi a dos machos adultos, e a que menos o realizou foi a das fêmeas infantis. Brincar foi observado com maior frequência em infantis do sexo masculino, e com menor frequência em machos adultos.

No Bloco 1 houve diferença em brincar ($F = 7,296$; $p = 0,004$; $gl = 2$; $po = 0,896$; $\eta = 0,422$), mais realizado por fêmeas infantis e menos por machos infantis e adultos de ambos os sexos, e tendência em vigiar/observar ($F = 3,282$; $p = 0,059$; $gl = 2$; $po = 0,556$; $\eta = 0,247$), mais realizado por machos adultos e menos por machos infantis.

No Bloco 7 o GLM mostrou diferença em brincar ($F = 5,676$; $p = 0,010$; $gl = 2$; $po = 0,810$; $\eta = 0,340$), mais realizado por machos infantis e menos por adultos de ambos os sexos, e em vocalizar ($F = 24,234$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,688$): fêmeas infantis (apenas um indivíduo no período) foi a categoria que mais realizou o comportamento, menos realizado por machos e fêmeas adultos e machos infantis.

Nos outros blocos, não houve diferenças entre as categorias sexo/etárias.

A fim de averiguar se o menor tempo de forrageamento de infantis em relação aos jovens seria um efeito da exclusão do comportamento de mamar, foi feita uma outra análise GLM na qual este comportamento era somado ao forrageamento. Mesmo assim, jovens ainda forragearam significativamente mais do que infantis ($F = 16,169$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,471$; Bonferroni $p = 0,000$). De fato, não houve nenhuma alteração nos resultados da análise com a inclusão de “mamar” no forrageamento dos infantis.

4.1.2 Padrões de forrageamento

As observações de forrageamento envolveram principalmente os comportamentos “ingerir” (37% do total das observações de forrageamento), “examinar visualmente” (23%) e “morder” (16%) (Figura 9).

Figura 9: Proporção de padrões de forrageamento em relação ao total de registros de forrageamento de cada categoria etária

A análise GLM mostrou diferenças significativas em relação aos comportamentos **examinar visualmente** ($F = 3,789$; $p = 0,035$; $gl = 2$; $po = 0,642$; $\eta = 0,213$), **examinar manualmente** ($F = 4,526$; $p = 0,020$; $gl = 2$; $po = 0,724$; $\eta = 0,244$), **morder** ($F = 37,164$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,726$), **bater** ($F = 3,546$; $p = 0,042$; $gl = 2$; $po = 0,611$; $\eta = 0,202$), **esfregar** ($F = 3,400$; $p = 0,048$; $gl = 2$; $po = 0,592$; $\eta = 0,195$) e **ingerir** ($F = 10,871$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,983$; $\eta = 0,437$), e tendência em **outros** ($F = 3,219$; $p = 0,055$; $gl = 2$; $po = 0,567$; $\eta = 0,187$).

O teste de Bonferroni não mostrou diferenças significativas para examinar visualmente nem examinar manualmente. Infantes ingeriram significativamente menos do que jovens ($p = 0,009$) e adultos ($p = 0,000$), e jovens e adultos não diferiram. O comportamento de morder foi realizado em frequências maiores por infantes que por jovens ($p = 0,000$) ou adultos ($p = 0,000$), e mais realizado também por jovens que por adultos ($p = 0,001$). Jovens realizaram o comportamento de bater o alimento contra um substrato mais que adultos ($p = 0,020$) e infantes ($p = 0,013$). Jovens também esfregaram o alimento mais que adultos ($p = 0,005$) e

infantes ($p = 0,010$). A frequência de ambos os comportamentos não diferiu entre infantes e adultos. Segundo o teste de Bonferroni, jovens realizaram outros comportamentos de forrageamento mais que adultos ($p = 0,033$) e tenderam a realizá-los mais que infantes ($p = 0,055$).

A análise pelos blocos de meses mostrou diferença para examinar manualmente apenas no Bloco 6 ($F = 4,000$; $p = 0,033$; $gl = 2$; $po = 0,653$; $\eta = 0,267$), em que infantes examinaram manualmente mais que jovens ($p = 0,023$) e adultos ($p = 0,020$); e no Bloco 7 ($F = 133,520$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,924$), novamente com infantes examinando manualmente mais que jovens ($p = 0,000$) e adultos ($p = 0,000$).

As categorias etárias diferiram quanto ao comportamento morder no Bloco 1 ($F = 56,871$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,870$), em que infantes morderam mais que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,000$); no Bloco 2 ($F = 26,632$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,747$), em que infantes morderam mais que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,000$), e jovens tenderam a morder mais que adultos ($p = 0,054$); no Bloco 3 ($F = 12,726$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,990$; $\eta = 0,586$), em que infantes morderam mais que jovens ($p = 0,006$) e adultos ($p = 0,000$) e jovens mais que adultos ($p = 0,050$); no Bloco 4 ($F = 15,597$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,998$; $\eta = 0,598$), em que infantes morderam mais que jovens ($p = 0,000$) e adultos ($p = 0,000$); no Bloco 5 ($F = 13,770$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,995$; $\eta = 0,567$), no qual infantes morderam mais que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,002$); e no Bloco 7 ($F = 14,826$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,997$; $\eta = 0,574$), em que adultos morderam menos que jovens ($p = 0,001$) e infantes ($p = 0,000$).

Houve diferença em mastigar no Bloco 2 ($F = 3,621$; $p = 0,048$; $gl = 2$; $po = 0,593$; $\eta = 0,287$), em que infantes mastigaram mais que adultos ($p = 0,043$); e no Bloco 7 ($F = 5,060$; $p = 0,016$; $gl = 2$; $po = 0,761$; $\eta = 0,315$), em que infantes mastigaram mais que jovens ($p = 0,001$) e adultos ($p = 0,001$).

Quanto ao comportamento de bater, houve diferença no Bloco 2 ($F = 3,158$; $p = 0,067$; $gl = 2$; $po = 0,532$; $\eta = 0,260$), em que jovens realizaram o comportamento mais que adultos ($p = 0,011$); e tendência no Bloco 5 ($F = 3,184$; $p = 0,062$; $gl = 2$; $po = 0,546$; $\eta = 0,233$), não significativa no teste de Bonferroni.

Esfregar não apresentou diferenças significativas em nenhum bloco.

Já ingerir apresentou diferenças no Bloco 1 ($F = 4,333$; $p = 0,030$; $gl = 2$; $po = 0,671$; η

= 0,338), em que adultos ingeriram mais que infantes ($p = 0,019$); no Bloco 2 ($F = 7,631$; $p = 0,004$; $gl = 2$; $po = 0,904$; $\eta = 0,459$), em que infantes ingeriram menos que adultos ($p = 0,002$) e jovens ($p = 0,020$); no Bloco 4 ($F = 4,3333$; $p = 0,027$; $gl = 2$; $po = 0,687$; $\eta = 0,292$), em que infantes ingeriram menos que jovens ($p = 0,018$) e adultos ($p = 0,003$); no Bloco 5 ($F = 4,930$; $p = 0,018$; $gl = 2$; $po = 0,746$; $\eta = 0,320$), em que adultos ingeriram mais que infantes ($p = 0,008$); e no Bloco 7 ($F = 8,027$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,927$; $\eta = 0,422$), em que jovens ingeriram menos que adultos ($p = 0,001$).

Houve diferença para o comportamento de quebrar no Bloco 2 ($F = 19,010$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,679$), em que infantes quebraram mais que adultos ($p = 0,000$) e jovens ($p = 0,000$); e no Bloco 3 ($F = 4,770$; $p = 0,022$; $gl = 2$; $po = 0,720$; $\eta = 0,346$), em que infantes realizaram o comportamento mais que adultos ($p = 0,050$) e tenderam a fazê-lo mais que jovens ($p = 0,071$).

Em relação à categoria “outros comportamentos”, houve diferença no Bloco 3 ($F = 4,015$; $p = 0,036$; $gl = 2$; $po = 0,640$; $\eta = 0,308$) e no Bloco 5 ($F = 5,164$; $p = 0,015$; $gl = 2$; $po = 0,767$; $\eta = 0,330$), não significativas no teste de Bonferroni,

A análise GLM para todo o período de coleta mostrou diferenças significativas nos padrões de forrageamento entre machos e fêmeas (Figura 10) apenas para **examinar manualmente** ($F = 6,113$; $p = 0,020$; $gl = 1$; $po = 0,665$; $\eta = 0,179$), comportamento mais realizado por fêmeas.

Houve diferença em morder no Bloco 1 ($F = 16,672$; $p = 0,001$; $gl = 1$; $po = 0,970$; $\eta = 0,495$), em que machos realizaram o comportamento mais que fêmeas; em quebrar no Bloco 2 ($F = 5,917$; $p = 0,026$; $gl = 1$; $po = 0,634$; $\eta = 0,247$), em que machos quebraram mais, e tendência a machos quebrarem mais no Bloco 4 ($F = 4,021$; $p = 0,058$; $gl = 1$; $po = 0,481$; $\eta = 0,161$); em bater no Bloco 2 ($F = 5,786$; $p = 0,027$; $gl = 1$; $po = 0,624$; $\eta = 0,243$), mais frequente em fêmeas; em pegar no Bloco 5 ($F = 6,477$; $p = 0,019$; $gl = 1$; $po = 0,680$; $\eta = 0,236$), mais frequente em machos; em examinar manualmente apenas no Bloco 7 ($F = 220,740$; $p = 0,000$; $gl = 1$; $po = 1,000$; $\eta = 0,909$), em que fêmeas o fizeram mais que machos; em mastigar no Bloco 7 ($F = 7,763$; $p = 0,011$; $gl = 1$; $po = 0,759$; $\eta = 0,261$), mais frequente em machos; e em “outros” no Bloco 3 ($F = 10,164$; $p = 0,005$; $gl = 1$; $po = 0,854$; $\eta = 0,361$), mais realizados por fêmeas.

Figura 10: Proporção de padrões de forrageamento em relação ao total de registros de forrageamento por sexo

Houve efeito de sexo e idade para **examinar manualmente** ($F = 6,465$; $p = 0,005$; $gl = 2$; $po = 0,871$; $\eta = 0,316$), mais frequente em fêmeas infantis e menos em machos infantis; para **tocar/manipular** ($F = 4,080$; $p = 0,028$; $gl = 2$; $po = 0,676$; $\eta = 0,226$), mais frequente em machos infantis e menos em machos adultos e fêmeas infantis ; para **pegar/arrancar** ($F = 6,145$; $p = 0,006$; $gl = 2$; $po = 0,853$; $\eta = 0,305$), mais frequente em fêmeas adultas, menos em fêmeas infantis; e em **esfregar** ($F = 7,077$; $p = 0,003$; $gl = 2$; $po = 0,901$; $\eta = 0,336$), mais frequente em fêmeas jovens e menos em fêmeas adultas.

Na análise por blocos, houve diferença em morder no Bloco 1 ($F = 8,244$; $p = 0,003$; $gl = 2$; $po = 0,923$; $\eta = 0,492$), em que macho infante (havia apenas um no bloco) foi a categoria etária que mais realizou o comportamento, e fêmeas adultas, os indivíduos que menos o fizeram, e no Bloco 2 ($F = 4,763$; $p = 0,022$; $gl = 2$; $po = 0,720$; $\eta = 0,346$), em que fêmeas infantis morderam mais e machos adultos, menos.

Houve diferença também em quebrar, mais realizado por machos infantis e menos por machos adultos no Bloco 2 ($F = 6,606$; $p = 0,007$; $gl = 2$; $po = 0,857$; $\eta = 0,423$). Fêmeas jovens bateram mais que fêmeas adultas e machos de todas as idades no Bloco 2 ($F = 3,158$; p

= 0,067; gl = 2; po = 0,532; η = 0,260), e no Bloco 5 (F = 4,383; p = 0,026; gl = 2; po = 0,693; η = 0,294) fêmeas infantas bateram mais, e machos e fêmeas adultos e machos infantas bateram menos.

Houve tendência a machos infantas realizarem mais o comportamento de tocar/manipular, e machos jovens e adultos e fêmea infante (havia apenas uma no bloco, Val) o realizarem menos, no Bloco 5 (F = 3,371; p = 0,054; gl = 2; po = 0,571; η = 0,243). No Bloco 5 também houve diferença em pegar/arrancar (F = 3,466; p = 0,050; gl = 2; po = 0,584; η = 0,248), comportamento mais realizado por machos infantas e menos pela fêmea infante.

No Bloco 6, machos adultos esfregaram mais, e machos jovens e infantas e fêmeas adultas o fizeram menos (F = 6,717; p = 0,017; gl = 2; po = 0,698; η = 0,234). No Bloco 7, a única fêmea infante (Gorila) examinou manualmente com mais frequência, e adultos de ambos os sexos e machos infantas o fizeram menos (F = 140,755; p = 0,000; gl = 2; po = 1,000; η = 0,928). No mesmo bloco, machos infantas mastigaram mais e machos adultos e a fêmea infante mastigaram menos (F = 7,174; p = 0,004; gl = 2; po = 0,895; η = 0,395).

Houve diferença quanto a “outros comportamentos” no Bloco 3 (F = 4,015; p = 0,036; gl = 2; po = 0,640; η = 0,308), em que foram mais realizados por fêmeas infantas e menos por machos de todas as idades e fêmeas adultas, e no Bloco 5 (F = 8,098; p = 0,002; gl = 2; po = 0,927; η = 0,435), em que machos adultos os realizaram mais e machos jovens e infantas e fêmeas adultas e infantas o fizeram menos.

4.1.3 Itens alimentares e procedência do alimento

Os itens alimentares consumidos e explorados nas observações focais de forrageamento foram separados entre provisionados e disponíveis no ambiente (Figura 11).

A análise GLM mostrou diferenças significativas nos itens alimentares explorados (Figura 12), entre as categorias etárias, em **“outros alimentos provisionados”** (F = 5,870; p = 0,006; gl = 2; po = 0,847; η = 0,236), **invertebrados** (F = 6,116; p = 0,005; gl = 2; po = 0,862; η = 0,244), **frutos do ambiente** (F = 3,810; p = 0,031; gl = 2; po = 0,658; η = 0,167), **folha** (F = 21,776; p = 0,000; gl = 2; po = 1,000; η = 0,534) e **galho** (F = 11,350; p = 0,000; gl = 2; po = 0,989; η = 0,374), e apontou tendência em **frutos provisionados** (F = 2,735; p = 0,078; gl = 2; po = 0,508; η = 0,126).

Figura 11: Proporção da procedência do item alimentar em relação ao total de observações de forrageamento por infantes, juvenis, fêmeas adultas e machos adultos

Figura 12: Proporção de itens alimentares em relação ao total de observações de forrageamento, por categoria etária. (A) indica alimentos obtidos no ambiente, e (P) indica alimentos aprovisionados.

Infantes exploraram folhas com maior frequência que jovens ($p=0,000$) e adultos ($p=0,000$), que não diferiram entre si. O mesmo ocorreu com galhos: infantes exploraram este item mais frequentemente que jovens ($p=0,006$) e adultos ($0,000$), que não diferiram entre si.

Invertebrados foram mais explorados por adultos do que por infantes ($p=0,004$), mas não houve diferença significativa entre adultos e jovens ou jovens e infantes. Adultos também dedicaram-se mais a “outros alimentos providos” (categoria que reúne os itens mais raramente fornecidos por funcionários do parque, como ovo, e itens industrializados fornecidos por visitantes do parque) do que jovens ($p=0,014$) ou infantes ($p=0,028$), e jovens e infantes não diferiram entre si.

Em relação ao consumo de frutos, o teste de Bonferroni apontou apenas tendências: adultos tenderam a consumir mais frutos providos do que infantes ($p=0,076$), e jovens tenderam a consumir mais frutos do ambiente do que adultos ($p=0,076$).

Analisando os blocos de meses separadamente, houve diferença em relação a frutos do ambiente no Bloco 2 ($F = 7,214$; $p = 0,005$; $gl = 2$; $po = 0,887$; $\eta = 0,445$), em que jovens dedicaram mais tempo que adultos ($p = 0,002$) e infantes ($p = 0,018$), e no Bloco 6 ($F = 3,672$; $p = 0,042$; $gl = 2$; $po = 0,613$; $\eta = 0,250$), para o qual o teste de Bonferroni mostrou apenas tendência de infantes dedicarem-se mais a este item do que jovens ($p = 0,080$).

Houve diferença para folha no Bloco 2 ($F = 6,539$; $p = 0,007$; $gl = 2$; $po = 0,853$; $\eta = 0,421$), em que infantes dedicaram mais tempo a folhas que jovens ($p = 0,018$) e adultos ($p = 0,005$), e no Bloco 7 ($F = 7,366$; $p = 0,004$; $gl = 2$; $po = 0,903$; $\eta = 0,401$), no qual infantes dedicaram-se mais a folhas do que jovens ($p = 0,002$) e adultos ($p = 0,001$).

Em relação a galho, houve diferença no Bloco 2 ($F = 16,729$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 0,999$; $\eta = 0,650$), em que infantes também dedicaram mais tempo a galho que jovens ($p = 0,001$) e adultos ($p = 0,000$); no Bloco 3 ($F = 32,394$; $p = 0,000$; $gl = 2$; $po = 1,000$; $\eta = 0,783$), no qual infantes dedicaram mais tempo a galho que jovens ($p = 0,000$) e adultos ($p = 0,000$), e jovens dedicaram mais tempo que adultos ($p = 0,015$); no Bloco 5 ($F = 8,894$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,949$; $\eta = 0,459$), em que infantes dedicaram-se mais a galhos do que jovens ($p = 0,004$) ou adultos ($p = 0,001$); e no Bloco 7 ($F = 9,130$; $p = 0,001$; $gl = 2$; $po = 0,955$; $\eta = 0,454$), em que adultos dedicaram-se menos a galho do que infantes ($p = 0,007$) e jovens ($p = 0,004$).

“Outros alimentos providos” apresentaram diferença no Bloco 2 ($F = 5,562$; $p = 0,013$; $gl = 2$; $po = 0,788$; $\eta = 0,382$), para o qual o teste de Bonferroni não mostrou

diferenças significativas, e no Bloco 5 ($F = 5,246$; $p = 0,014$; $gl = 2$; $po = 0,774$; $\eta = 0,333$), no qual houve mais observações de adultos explorando estes itens do que de jovens ($p = 0,019$) ou infantes ($p = 0,014$).

Nenhuma diferença significativa foi verificada entre os sexos para todo o período de coleta (Figura 13), mas houve diferença na análise por blocos para galho, mais explorado por machos do que por fêmeas no Bloco 2 ($F = 15,976$; $p = 0,001$; $gl = 1$; $po = 0,965$; $\eta = 0,470$); para coco no Bloco 3 (machos dedicaram mais tempo de forrageamento ao endosperma de coco do que fêmeas; $F = 4,516$; $p = 0,048$; $gl = 1$; $po = 0,520$; $\eta = 0,201$). Também houve tendência a machos dedicarem-se mais a coco que fêmeas no Bloco 4; $F = 4,290$; $p = 0,051$; $gl = 1$; $po = 0,506$; $\eta = 0,170$); para frutos do ambiente, mais explorados por fêmeas que por machos no Bloco 4 ($F = 7,477$; $p = 0,0$; $gl = 1$; $po = 0,741$; $\eta = 0,263$); e para invertebrados no Bloco 6, mais explorados por machos do que por fêmeas ($F = 6,804$; $p = 0,016$; $gl = 1$; $po = 0,703$; $\eta = 0,236$).

Figura 13: Proporção de itens alimentares em relação ao total de observações de forrageamento, por sexo. (A) indica alimentos obtidos no ambiente, e (P) indica alimentos provisionados.

Houve efeito de sexo e idade para “**outros alimentos do ambiente**” ($F = 7,326$; $p = 0,002$; $gl = 2$; $po = 0,919$; $\eta = 0,278$), mais explorados por machos infantes e menos por fêmeas infantes.

Na análise por blocos, houve diferenças no Bloco 2 para “outros alimentos provisionados” ($F = 4,867$; $p = 0,020$; $gl = 2$; $po = 0,729$; $\eta = 0,351$), mais explorados por machos adultos e menos por machos infantes, e para galho ($F = 6,265$; $p = 0,009$; $gl = 2$; $po = 0,837$; $\eta = 0,410$), mais explorado por machos infantes e menos por fêmeas jovens. Também houve diferença no Bloco 7, no qual fêmeas infantes foram a categoria etária que mais explorou endosperma de coco (havia apenas Gorila no período), e machos infantes foram a categoria que menos explorou este alimento ($F = 4,088$; $p = 0,031$; $gl = 2$; $po = 0,663$; $\eta = 0,271$).

Foi realizada uma análise dos alimentos ingeridos, separadamente. A Figura 14 mostra a procedência do alimento ingerido.

Figura 14: Proporção da procedência do item alimentar em relação ao total de observações de ingestão por infantes, juvenis, fêmeas adultas e machos adultos

A fim de investigar os efeitos da competição por alimentos no acesso a itens provisionados, foi feita a comparação da procedência dos itens consumidos pelo macho dominante Davi, que revelou um viés para o consumo de alimentos provisionados mais acentuado que o da média dos machos adultos (Figura 15).

Figura 15: Proporção da procedência do item alimentar em relação ao total de observações de ingestão do macho dominante

A Tabela 7 mostra a proporção de alimentos aprovigionados e do ambiente na dieta das fêmeas adultas e dos jovens do grupo. As fêmeas adultas que apresentaram as proporções mais elevadas de alimento aprovigionado na dieta foram Ana e Janete. Entre os jovens com o maior viés para alimentos aprovigionados, estão os filhos de Ana, Angélica, Amora, Alice e Acácio, e Jabá, filha de Janete.

Tabela 7: Proporção de alimentos ingeridos por fêmeas adultas, em laranja, e jovens, em azul:

	Aprovigionado	do Ambiente
Janete	90,91%	9,09%
Física	58,62%	41,38%
Ana	92,06%	7,94%
Cisca	67,39%	32,61%
Vavá	48,15%	51,85%
Filó	76,36%	23,64%
Frida	66,35%	33,65%
Claudia	70,37%	29,63%
AngélicaA	45,45%	54,55%
AngélicaJ	86,67%	13,33%
Cacá	48,00%	52,00%
Vicky	46,58%	53,42%
Amora	75,71%	24,29%
Jabá	72,50%	27,50%
Flufi	54,05%	45,95%
Alice	89,33%	10,67%
Cacau	90,00%	10,00%
Fritz	63,41%	36,59%
Click	100,00%	0,00%
Cuca	45,45%	54,55%
Acácio	83,33%	16,67%
Fleur	76,92%	23,08%
Val	0,00%	100,00%
Caju	50,00%	50,00%
Floyd	64,29%	35,71%
TOTAL	67,10%	32,90%

As análises estatísticas dos alimentos consumidos foram prejudicadas pelo N reduzido de observações de ingestão de cada um dos itens. A análise GLM mostrou diferenças significativas na dieta (Figura 16), entre as categorias etárias, na ingestão de **milho** ($F = 3,389$; $p = 0,049$; $gl = 2$; $po = 0,589$; $\eta = 0,201$), porém o teste de Bonferroni não mostrou diferenças significativas). Também houve diferença na ingestão de **frutos do ambiente** ($F = 5,035$; $p = 0,0014$; $gl = 2$; $po = 0,770$; $\eta = 0,272$), para a qual o teste de Bonferroni mostrou apenas tendência (jovem mais que adulto; $p = 0,065$). Houve tendência a diferença entre as categorias etárias na ingestão de **coco** ($F = 3,016$; $p = 0,066$; $gl = 2$; $po = 0,536$; $\eta = 0,183$), para a qual o teste de Bonferroni não mostrou diferenças significativas.

Figura 16: Proporção de itens alimentares em relação ao total de observações de ingestão, por categoria etária. (A) indica alimentos obtidos no ambiente, e (P) indica alimentos aprobevisionados.

Houve diferença entre os sexos (Figura 17) apenas em relação a **frutos do ambiente** ($F = 4,511$; $p = 0,043$; $gl = 1$; $po = 0,535$; $\eta = 0,143$), mais consumido por fêmeas que por machos. Houve apenas tendência na análise de sexo e idade para **coco** ($F = 3,099$; $p = 0,061$; $gl = 2$; $po = 0,548$; $\eta = 0,187$): fêmeas infantis consomem mais, fêmeas jovens menos.

Figura 17: Proporção de itens alimentares em relação ao total de observações de ingestão, por sexo. (A) indica alimentos obtidos no ambiente, e (P) indica alimentos a provisionados.

A análise GLM por blocos não revelou diferenças significativas nos Blocos 1, 3 e 7, nem entre categorias etárias nem entre os sexos.

No Bloco 2, a análise GLM revelou diferença significativa entre as categorias etárias para “outros alimentos a provisionados” ($F = 4,404$; $p = 0,033$; $gl = 2$; poder observado = 0,660; $\eta = 0,386$), mais consumidos por adultos e menos por infantes, porém a significância não apareceu no teste de Bonferroni.

No Bloco 4, a análise revelou diferença significativa, tanto para idade ($F = 5,432$; $p = 0,013$; $gl = 2$, $po = 0,786$; $\eta = 0,352$) quanto para sexo ($F = 25,894$; $p = 0,000$; $gl = 2$, $po = 0,998$; $\eta = 0,564$) e para a análise conjunta de sexo e idade ($F = 5,156$; $p = 0,016$; $gl = 2$, $po = 0,763$; $\eta = 0,340$) para frutos do ambiente (mais consumidos por fêmeas infantes e menos por jovens machos, embora os jovens tenham sido a categoria etária que mais consumiu o alimento. Entre machos e fêmeas, as fêmeas consumiram mais do que os machos). Porém, a diferença também não foi significativa na análise de Bonferroni (o fato de haver apenas um infante do sexo feminino no período, com alta proporção de ingestão de frutos do ambiente, deve ter prejudicado a análise).

No Bloco 5, houve diferença significativa entre os sexos para “outros alimentos do ambiente” ($F = 8,941$; $p = 0,007$; $gl = 2$, $po = 0,814$; $\eta = 0,299$), mais consumidos por fêmeas no período, e entre categorias etárias para frutos aprovizionados ($F = 4,212$; $p = 0,029$; $gl = 2$, $po = 0,674$; $\eta = 0,286$), mais consumidos infantes por do que por adultos ($p = 0,016$ no teste de Bonferroni) e com tendência a ser mais consumido por infantes do que por jovens ($p = 0,093$).

No Bloco 6, houve diferença significativa na análise conjunta de sexo e idade para milho ($F = 4,763$; $p = 0,043$; $gl = 1$, $po = 0,542$; $\eta = 0,209$), mais consumido por machos adultos e menos por machos infantes.

4.2 Influência do comportamento de outros indivíduos

Foram feitos 1 180 registros do comportamento do vizinho mais próximo, 335 da mãe do juvenil-focal e 212 do macho dominante, simultaneamente ao registro do comportamento do juvenil-focal (Tabela 8). Como havia mais fêmeas jovens do que machos jovens ao longo do período de coleta de dados, o número de observações de fêmeas foi maior que o número de observações de machos.

Tabela 8: Número de registros do comportamento do vizinho mais próximo, da mãe e do macho dominante simultaneamente ao registro do comportamento do juvenil-focal

Indivíduo	Número de observações do comportamento simultaneamente ao juvenil-focal	Juvenil-focal fêmea	Juvenil-focal macho
Vizinho mais próximo	1180	773	407
Mãe	335	241	94
Macho dominante	212	134	78

O comportamento dos jovens coincidiu com o do vizinho mais próximo em 71% das observações, com o comportamento realizado pela mãe (independentemente de ela ser ou não o indivíduo mais próximo ao juvenil-focal) em 58% das observações, e com o comportamento do macho dominante (independentemente de ele ser ou não o indivíduo mais próximo ao juvenil-focal) em metade das observações (Figura 18).

Comportamento do jovem em relação ao de outros indivíduos

Figura18: Comparação entre o comportamento do jovem-focal e o comportamento do vizinho mais próximo, da mãe e do macho dominante

4.2.1 Jovem e vizinho mais próximo

Foi realizada uma análise de Qui-quadrado para verificar se houve associações significativas entre os comportamentos dos jovens e dos outros indivíduos. A hipótese nula de ausência de associação foi rejeitada quando o resíduo ajustado foi maior que 2 e o esperado, maior ou igual a 1.

Segundo o teste Qui-quadrado, houve associações significativas entre o comportamento realizado pelo jovem e o comportamento realizado simultaneamente pelo indivíduo mais próximo a ele ($p = 0,000$) (Tabela 9).

Tabela 9: Frequência observada dos comportamentos do indivíduo mais próximo em relação ao comportamento exibido pelo jovem, frequência esperada e resíduo ajustado. Associações significativas (r.a. > 2 e esperado ≥ 1) estão realçadas em amarelo.

			Jovem								Total
			Interação social	Brincad. motora	Descanso	Locom.	Vigiar/ Obs.	Forrag.	Vocalizar	Outros	
Ind. mais próx.	Interação social	Observado	185	1	4	5	7	35	0	0	237
		Esperado	37,4	1,0	12,5	29,8	16,6	135,2	1,4	2,4	236,0
		Res. ajustado	29,4	,0	-2,8	-5,4	-2,7	-14,7	-1,3	-1,8	
	Brincad. motora	Observado	0	0	0	0	0	4	0	0	4
		Esperado	,6	,0	,2	,5	,3	2,3	,0	,0	4,0
		Res. ajustado	-,9	-,1	-,5	-,8	-,5	1,7	-,2	-,2	
	Descanso	Observado	0	0	43	6	4	31	1	6	91
		Esperado	14,4	,4	4,8	11,4	6,4	51,9	,5	,9	91,0
		Res. ajustado	-4,3	-,7	18,6	-1,8	-1,0	-4,6	,6	5,5	
	Locom.	Observado	0	1	6	72	24	56	1	0	160
		Esperado	25,3	,7	8,5	20,1	11,2	91,3	1,0	1,6	160,0
		Res. ajustado	-5,9	,4	-,9	13,3	4,3	-6,1	,0	-1,4	
	Vigiar/ Obs.	Observado	0	0	1	5	14	19	2	1	42
		Esperado	6,6	,2	2,2	5,3	2,9	24,0	,3	,4	42,0
		Res. ajustado	-2,9	-,4	-,9	-,1	6,8	-1,6	3,6	,9	
	Forrag.	Observado	0	3	6	58	31	519	2	4	623
		Esperado	98,6	2,7	33,0	78,3	43,7	356,0	3,7	6,4	622,0
		Res. ajustado	-15,8	,3	-7,1	-3,6	-2,9	19,3	-1,3	-1,4	
	Vocalizar	Observado	0	0	0	1	0	3	1	0	5
		Esperado	,8	,0	,3	,6	,4	2,9	,0	,1	5,0
		Res. ajustado	-1,0	-,1	-,5	,5	-,6	,1	5,6	-,2	
	Outros	Observado	0	0	2	0	1	1	0	1	5
		Esperado	,8	,0	,3	,6	,4	2,9	,0	,1	5,0
		Res. ajustado	-1,0	-,1	3,5	-,8	1,1	-1,7	-,2	4,2	
Total		Observado	185	5	62	147	82	668	7	12	1168
		Esperado	185,0	5,0	62,0	147,0	82,0	666,0	7,0	12,0	1166

A tendência à sincronia de atividades entre indivíduos próximos foi confirmada: excetuando-se as categorias pouco observadas “brincadeira motora”, “vocalizar” e “outros”, todos os comportamentos realizados pelos jovens apresentaram associação com o mesmo comportamento, realizado pelo indivíduo mais próximo. Convém notar que, para a categoria “interação social”, esta associação é óbvia; sempre que o jovem estava interagindo socialmente, o indivíduo mais próximo estava interagindo com ele.

Também foi realizada uma análise da qual foram excluídas as observações em que a

mãe ou o macho dominante eram o indivíduo mais próximo, e as associações significativas foram exatamente as mesmas: sincronia de atividades em “interação social” (resíduo ajustado = 27,7), “descanso” (resíduo ajustado = 16,3), “locomção” (resíduo ajustado = 10,5), “vigiar/observar” (resíduo ajustado = 5,5), “forragear” (resíduo ajustado = 17,9), e vigiar/observar enquanto o indivíduo mais próximo se desloca (resíduo ajustado = 4,6).

Analisando separadamente jovens machos e fêmeas, o Qui-quadrado também apontou associações significativas para ambos os sexos ($p = 0,000$ nos dois casos), entre o comportamento realizado pelo jovem e o comportamento do indivíduo mais próximo. Verificou-se a mesma tendência a sincronia de atividades nas duas análises, e as associações encontradas foram as mesmas encontradas na análise de todos os jovens. Na análise dos machos, houve associação significativa para a realização simultânea de “interação social” (resíduo ajustado = 18,2), “descanso” (resíduo ajustado = 9,7), “locomção” (resíduo ajustado = 7,7), “vigiar/observar” (resíduo ajustado = 5,5) e “forragear” (resíduo ajustado = 12,7), e também houve associação entre o jovem macho vigiar/observar enquanto o indivíduo mais próximo se locomove (resíduo ajustado = 2,8). As fêmeas apresentaram associação significativa para a realização simultânea de “interação social” (resíduo ajustado = 23,2), “descanso” (resíduo ajustado = 16,1), “locomção” (resíduo ajustado = 10,8), “vigiar/observar” (resíduo ajustado = 4,3) e “forragear” (resíduo ajustado = 14,9), e também entre a jovem fêmea vigiar/observar enquanto o outro se locomove (resíduo ajustado = 3,4).

4.2.2 Jovem e mãe

O teste Qui-quadrado mostrou associações significativas entre o comportamento realizado pelo jovem e o comportamento realizado simultaneamente por sua mãe ($p = 0,000$), com grande sincronia de atividades, especialmente em forrageamento, interação social e locomção (Tabela 10).

Excluindo da análise as observações em que a mãe era o indivíduo mais próximo, a associação entre comportamentos iguais se manteve, porém houve modificações na significância das associações entre comportamentos diferentes: surgiu a associação entre o jovem interagir socialmente enquanto sua mãe descansa, e desapareceu a associação entre vigiar/observar enquanto a mãe se desloca (Tabela 11).

Tabela 10: Frequência observada dos comportamentos da mãe em relação ao comportamento exibido pelo jovem, frequência esperada e resíduo ajustado. Associações significativas (r.a. > 2 e esperado ≥ 1) estão realçadas em amarelo.

			Jovem						Total
			Interaçã o social	Descanso	Locom.	Vigiar/ Obs.	Forrag.	Outros	
Mãe	Interação social	Observado	18	1	2	2	11	0	34
		Esperado	2,9	2,0	7,0	2,1	18,6	1,1	34,0
		Res. ajustado	9,7	-8	-2,2	-,1	-2,8	-1,1	
	Descanso	Observado	7	12	2	2	22	4	49
		Esperado	4,3	3,0	10,3	3,1	27,3	1,6	50,0
		Res. ajustado	1,5	5,8	-3,1	-,7	-1,6	2,0	
	Locom.	Observado	0	3	48	10	29	2	92
		Esperado	8,0	5,5	18,9	5,8	50,3	3,0	92,0
		Res. ajustado	-3,5	-1,3	8,8	2,1	-5,2	-,7	
	Vigiar/ Obs.	Observado	0	0	1	1	2	2	6
		Esperado	,5	,4	1,2	,4	3,3	,2	6,0
		Res. ajustado	-,8	-,6	-,2	1,1	-1,1	4,2	
	Forrag.	Observado	4	2	16	6	114	2	144
		Esperado	12,6	8,7	29,9	9,1	79,2	4,8	144,0
		Res. ajustado	-3,4	-3,1	-3,8	-1,4	7,7	-1,7	
	Outros	Observado	0	2	0	0	5	0	7
		Esperado	,6	,4	1,4	,4	3,8	,2	7,0
		Res. ajustado	-,8	2,6	-1,4	-,7	,9	-,5	
	Total	Observado	29	20	69	21	183	10	332
		Esperado	29,0	20,0	69,0	21,0	183,0	11,0	333,0

Tabela 11: Frequência observada dos comportamentos da mãe em relação ao comportamento exibido pelo jovem, frequência esperada e resíduo ajustado, apenas nas observações em que ela não era o indivíduo mais próximo. Associações significativas (r.a. > 2 e esperado ≥ 1) estão realçadas em amarelo.

			Jovem						Total
			Interação Social	Descanso	Locom.	Vigiar/ Obs.	Forrag.	Outros	
Mãe	Interação Social	Observado	4	0	2	3	5	0	14
		Esperado	1,0	,7	2,5	1,1	7,9	,7	14,0
		Res. ajustado	3,1	-,9	-,4	1,9	-1,6	-,9	
	Descanso	Observado	7	5	1	2	18	4	37
		Esperado	2,8	2,0	6,8	3,0	21,3	1,8	38,0
		Res. ajustado	2,9	2,4	-2,8	-,7	-1,2	1,9	
	Locom.	Observado	0	2	19	7	22	2	52
		Esperado	3,9	2,8	9,4	4,1	29,2	2,5	52,0
		Res. ajustado	-2,4	-,5	4,1	1,7	-2,4	-,4	
	Vigiar/ Obs.	Observado	0	0	2	0	1	1	4
		Esperado	,3	,2	,7	,3	2,2	,2	4,0
		Res. ajustado	-,6	-,5	1,7	-,6	-1,3	1,9	
	forrag	Observado	3	1	10	3	57	1	75
		Esperado	5,6	4,0	13,5	6,0	42,1	3,6	75,0
		Res. ajustado	-1,5	-2,0	-1,4	-1,6	4,5	-1,8	
	Outros	Observado	0	2	0	0	3	0	5
		Esperado	,4	,3	,9	,4	2,8	,2	5,0
		Res. ajustado	-,6	3,5	-1,1	-,7	,2	-,5	
	Total	Observado	14	10	34	15	106	8	188
		Esperado	14,0	10,0	34,0	15,0	106,0	9,0	189,0

Analisando separadamente jovens machos e fêmeas, o Qui-quadrado também apontou associações significativas, para ambos os sexos ($p = 0,000$ nos dois casos), entre o comportamento realizado pelo jovem e o comportamento da mãe.

Os machos apresentaram associação significativa para a realização simultânea de “interação social” (resíduo ajustado = 4,0), “descanso” (resíduo ajustado = 2,6), “locomção” (resíduo ajustado = 4,1) e “forragear” (resíduo ajustado = 3,9). Na análise apenas das observações em que a mãe não era o indivíduo mais próximo, a única associação que se mantém é “forragear” (resíduo ajustado = 2,7), e aparece uma associação entre interagir socialmente enquanto a mãe descansa (resíduo ajustado = 3,0).

As fêmeas apresentaram associação significativa para a realização simultânea dos mesmos quatro comportamentos, “interação social” (resíduo ajustado = 9,3), “descanso” (resíduo ajustado = 5,1), “locomção” (resíduo ajustado = 7,8) e “forragear” (resíduo ajustado = 6,3), e também entre a jovem fêmea vigiar/observar enquanto a mãe se locomove (resíduo ajustado = 2,6), que não apareceu para os machos. Analisando apenas os episódios em que a mãe não era o indivíduo mais próximo, a associação “interagir/interagir” desaparece, permanecendo a associação significativa para a realização simultânea de “descanso” (resíduo ajustado = 3,5), “locomção” (resíduo ajustado = 4,0) e “forragear” (resíduo ajustado = 3,5). A associação entre vigiar/observar enquanto a mãe se desloca teve resíduo ajustado = 2,0.

4.2.3 Jovem e macho dominante

Também houve associações significativas entre o comportamento realizado pelo jovem e o comportamento realizado simultaneamente pelo macho dominante, segundo o teste Qui-quadrado ($p = 0,000$) (Tabela 12). Ainda verifica-se a tendência a sincronia de atividades entre jovens e o macho dominante, embora os valores do resíduo ajustado sejam menores.

As análises Qui-quadrado só para jovens machos também mostraram associações significativas ($p = 0,000$), que ocorreram para a realização simultânea de “vigiar/observar” (resíduo ajustado = 3,9) e “forragear” (resíduo ajustado = 3,9), e também para interagir socialmente quando Davi descansa (resíduo ajustado = 2,8). Na análise apenas das observações em que Davi não era o indivíduo mais próximo, no entanto, a única associação significativa foi a realização simultânea de “forrageamento” (resíduo ajustado = 3,1).

O Qui-quadrado também mostrou associações significativas para as jovens fêmeas ($p=0,000$), na realização simultânea de “interação social” (resíduo ajustado = 5,0), “descanso” (resíduo ajustado = 4,8), “locomção” (resíduo ajustado = 3,7) e “forragear” (resíduo ajustado

= 3,9). Considerando apenas observações em que Davi não era o indivíduo mais próximo, “interação social” (resíduo ajustado = 5,6), “locomção” (resíduo ajustado = 3,1) e “forragear” (resíduo ajustado = 2,6) se mantiveram.

Tabela 12: Frequência observada dos comportamentos do macho dominante em relação ao comportamento exibido pelo jovem, frequência esperada e resíduo ajustado. Associações significativas (r.a. > 2 e esperado ≥ 1) estão realçadas em amarelo.

			Jovem						Total
			Interação social	Descanso	Locom.	Vigiar/Obs.	Forrag.	Outros	
Davi	Interação social	Observado	10	1	5	1	19	1	37
		Esperado	3,5	1,4	4,0	2,1	25,0	1,0	37,0
		Res. ajustado	4,0	-,4	,6	-,9	-2,3	-,1	
	Descanso	Observado	6	6	1	2	19	0	34
		Esperado	3,2	1,3	3,7	1,9	22,9	1,0	34,0
		Res. ajustado	1,8	4,6	-1,6	,1	-1,6	-1,1	
	Locom.	Observado	1	0	11	2	24	4	42
		Esperado	4,0	1,6	4,6	2,4	28,3	1,2	42,0
		Res. ajustado	-1,7	-1,4	3,6	-,3	-1,6	2,9	
	Vigiar/Obs.	Observado	1	0	3	3	7	1	15
		Esperado	1,4	,6	1,6	,8	10,1	,4	15,0
		Res. ajustado	-,4	-,8	1,2	2,5	-1,8	,9	
	Forrag.	Observado	2	0	3	4	73	0	82
		Esperado	7,7	3,1	8,9	4,6	55,3	2,3	82,0
		Res. ajustado	-2,8	-2,3	-2,7	-,4	5,3	-2,0	
	Outros	Observado	0	1	0	0	1	0	2
		Esperado	,2	,1	,2	,1	1,3	,1	2,0
		Res. ajustado	-,5	3,4	-,5	-,3	-,5	-,2	
	Total	Observado	20	8	23	12	143	6	212
		Esperado	20,0	8,0	23,0	12,0	143,0	6,0	212,0

Analisando apenas os episódios em que Davi não era o indivíduo mais próximo, a associação significativa para a realização simultânea de “descansar” desaparece, devido ao baixo número de observações (Tabela 13).

Tabela 13: Frequência observada dos comportamentos do macho dominante em relação ao comportamento exibido pelo jovem, frequência esperada e resíduo ajustado, apenas nas observações em que ele não era o indivíduo mais próximo. Associações significativas (r.a. > 2 e esperado ≥ 1) estão realçadas em amarelo.

			Jovem						Total
			Interação social	Descanso	Locom.	Vigiar/ Obs.	Forrag.	Outros	
Davi	Interação social	Observado	9	0	4	1	13	1	28
		Esperado	2,4	,7	3,4	1,5	19,3	,7	28,0
		Res. ajustado	4,9	-,9	,4	-,4	-2,8	,3	
	Descanso	Observado	3	4	1	2	20	0	30
		Esperado	2,5	,8	3,7	1,6	20,6	,8	30,0
		Res. ajustado	,3	4,0	-1,6	,4	-,3	-1,0	
	Locom.	Observado	1	0	11	2	25	4	43
		Esperado	3,6	1,1	5,2	2,3	29,6	1,1	43,0
		Res. ajustado	-1,6	-1,2	3,1	-,2	-1,7	3,1	
	Vigiar/ Obs.	Observado	1	0	3	1	10	0	15
		Esperado	1,3	,4	1,8	,8	10,3	,4	15,0
		Res. ajustado	-,3	-,7	1,0	,2	-,2	-,7	
	Forrag.	Observado	2	0	4	4	60	0	70
		Esperado	5,9	1,9	8,5	3,7	48,1	1,9	70,0
		Res. ajustado	-2,1	-1,7	-2,1	,2	3,9	-1,7	
	Outros	Observado	0	1	0	0	2	0	3
		Esperado	,3	,1	,4	,2	2,1	,1	3,0
		Res. ajustado	-,5	3,3	-,6	-,4	-,1	-,3	
	Total	Observado	16	5	23	10	130	5	189
		Esperado	16,0	5,0	23,0	10,0	130,0	5,0	189,0

4.3 Relações sociais

4.3.1 Dominância

Entre o mês de junho de 2007 e maio de 2010, foram registradas ao todo 487 interações agonísticas (ameaças, agressões ou deslocamentos) entre membros do grupo, sendo 447 interações a partir de janeiro de 2008 – em 376 horas e 10 minutos de observação do grupo, resultando numa taxa de 0,0198 interações por minuto ou 1,2 interações agonísticas por hora de observação.

Do total de 487, excluindo-se 49 episódios em que houve coalizão (pois é possível que um ou mais dos agentes não ameaçasse determinado receptor sozinho), em apenas 274 foi possível ter certeza da identidade do agente e do receptor, e a distribuição destes episódios nos blocos de meses pode ser observada na Tabela 14.

Tabela 14: Número de episódios agonísticos observados, nos quais os indivíduos foram identificados, por bloco de meses, e de horas de observação

Bloco	Número de episódios	Horas de observação
1	14	~
2	33	76h35
3	33	57h35
4	30	62h40
5	50	71h50
6	32	36h40
7	82	70h50
Total	274	376h10

Cada indivíduo do grupo participou, em média, de 5,37 interações agonísticas, mas a maioria dos agentes (88%) das interações agonísticas foram indivíduos adultos, enquanto os indivíduos que sofreram ameaça ou deslocamentos foram os jovens em 56% dos casos (Figura 19).

Figura 19: Proporção do total de interações agonísticas em que as diferentes classes sexo-etárias participaram como agentes e como receptores

Convém atentar ao fato de que um único macho adulto, o dominante Davi, foi o agente em 76 interações e receptor em apenas uma ocasião (na qual uma fêmea adulta, Cisca, o perseguiu logo após Davi ameaçar o infante Caju, seu filho). Portanto, depois do macho dominante, as fêmeas adultas são os principais agentes das interações agonísticas.

A análise utilizando ANOVA não revelou diferenças significativas entre machos e fêmeas no papel de agentes ou receptores em interações agonísticas, mas houve diferença entre categorias etárias, tanto para agentes ($F=6,047$; $p=0,004$; $gl=51$) quanto para receptores ($F=10,194$; $p=0,000$; $gl=51$). O teste de Bonferroni mostrou que adultos são agentes significativamente mais frequentes que infantes ($p=0,004$), e há uma tendência ($p=0,054$) a adultos serem agentes com maior frequência que os jovens também, sendo que infantes e jovens não diferiram significativamente entre si. E no papel de receptor estão os jovens, significativamente mais que adultos ($p=0,003$) e infantes ($p=0,000$), que não diferiram entre si.

A figura 20 mostra a Árvore Orientada de Dominância do grupo. Os infantes (Vito, Juli, Frapê, Cloro, Gorila, Vodka, Jambo, Aveia e Careca) e Caju e Floyd, que foram infantes durante a maior parte do período de coleta, não entraram na análise.

O número de relações de dominância encontrado foi 242. O número de empates zero-a-zero (díades sem relações de dominância) foi 331. Houve dois empates acima de zero (Claudia e Cacá e Abelha e Vicky) e duas circularidades, realçadas na árvore em amarelo. Podemos ver que a fêmea Física, fêmea dominante durante trabalhos anteriores (Verderane, 2005), caiu na hierarquia, e o posto foi ocupado por sua filha mais velha, Cisca. Claudia, filha de Cisca, ocupa o segundo lugar na hierarquia das fêmeas. Frida, outra filha de Física, ocupa o terceiro lugar, ficando acima de sua irmã mais velha Filó e da mãe. De modo geral, os jovens têm posição hierárquica inferior à maioria dos adultos, e jovens machos têm posição mais elevada do que jovens fêmeas. Cacá, filha de Cisca, é a fêmea juvenil mais dominante.

O macho adulto Zê não participa da árvore, nem como agente nem como receptor. Ele foi ameaçado em pelo menos 4 ocasiões, entre julho e outubro de 2007, porém sempre por mais de um indivíduo; por isso essas observações não foram contabilizadas.

Figura 20: Árvore Orientada de Dominância. As setas partem do indivíduo dominante para o subordinado, e os números à esquerda indicam o número de indivíduos dominados. Nomes em uma caixa azul indicam machos; nomes em uma caixa vermelha indicam fêmeas; caixas preenchidas indicam jovens. A caixa laranja corresponde a um jovem cujo sexo não pôde ser determinado. Circularidades estão realçadas em amarelo.

A Tabela 15 mostra o número de vértices que cada indivíduo possui na Árvore Orientada de Dominância, o número de indivíduos dominados por ele, o número de indivíduos que o dominaram e a diferença entre número de indivíduos subordinados e dominantes em relação a ele. É possível perceber que a posição mais baixa de Física na hierarquia, em relação a trabalhos anteriores, deve-se ao fato de dominar menos indivíduos, pois ela não foi o receptor em nenhuma interação.

Tabela 15: Número de vértices que cada indivíduo apresentou e de subordinados (ameaçados ou deslocados por ele) e dominantes (indivíduos que o ameaçaram ou deslocaram) em relação a ele, e a diferença entre subordinados e dominantes

Indivíduo	Vértices	Indivíduos dominados	Indivíduos dominantes	Dominados - Dominantes
Davi	28	27	2	25
Cisca	27	26	2	24
Suspeito	26	25	2	23
Claudia	25	24	3	21
Frida	22	21	4	17
Ana	21	20	5	15
Medeiros	18	17	6	11
Filó	18	17	4	13
Xis	17	16	6	10
Janete	17	16	7	9
Física	17	16	0	16
Vavá	17	16	6	10
Vicky	16	15	12	3
Flufi	14	13	13	0
Cacá	9	8	14	-6
Chuchu	8	7	0	7
Click	8	7	14	-7
Angélica	7	6	15	-9
Fritz	7	6	18	-12
Amora	4	3	22	-19
Alice	4	3	22	-19
Acácio	4	3	22	-19
Jabá	3	2	14	-12
Val	2	1	20	-19
Zê	1	0	0	0
Darwin	1	0	5	-5
Abelha	1	0	24	-24
Cuca	1	7	13	-6
Fleur	1	0	22	-22
Cacau	1	0	14	-14
Vlad	1	0	14	-14

Na Tabela 16 podemos ver a ordem hierárquica do grupo, obtida a partir do número de vértices apresentados na Árvore. A diferença entre o número de indivíduos subordinados e o número de indivíduos dominantes foi utilizada para resolver os empates.

Tabela 16: Ordem hierárquica do grupo

Posição	Ordem segundo o Número de Vértices	Usando a diferença para resolver empates
1	Davi	Davi
2	Cis	Cis
3	Sus	Sus
4	Cla	Cla
5	Frid	Frid
6	Ana	Ana
7	Med / Filo	Filó
8	Xis / Jan / Fis / Vava	Med
9	Vic	Fis
10	Flu	Xis / Vava
11	Caca	Jan
12	Chu / Cli	Vic
13	Ang / Frit	Flu
14	Amo / Ali / Aca	Caca
15	Jaba	Chu
16	Val	Cli
17	Ze / Dar / Abe / Cuca / Fle / Cau / Vla	Ang
18		Frit
19		Amo / Ali / Aca
20		Jaba
21		Val
22		Ze
23		Dar
24		Cuca
25		Cau / Vla
26		Fle
27		Abe

O contexto das interações agonísticas foi classificado em três categorias: “alimentar”, “deslocamento” (indivíduo subordinado abre passagem para um indivíduo dominante ou é ameaçado por estar no caminho ou por aproximar-se durante o deslocamento) e “infante” (indivíduo é ameaçado ou agredido por estar próximo de uma fêmea com infante, ou ao ameaçar ou se aproximar de um infante). Para realizar uma análise do contexto, foram considerados também os episódios nos quais apenas um dos indivíduos envolvidos – agente ou receptor – foi identificado.

Foi possível identificar o contexto de 173 interações agonísticas em que o agente foi identificado. Destas, 58,4% (N=101) ocorreram em contexto alimentar, 21,4% (N=37) em contexto de deslocamento, e 20,2% (N=35) foram relacionadas a infantes. A Figura 21 mostra o contexto dos episódios em que cada categoria etária foi agente da interação. Os dois episódios em que infantes dominaram outro indivíduo ocorreram em contexto de deslocamento. O contexto alimentar foi responsável por metade dos episódios em que fêmeas adultas foram o agente da interação, menos do que para machos adultos e jovens, enquanto as interações relacionadas a infantes corresponderam a um terço deles.

Figura 21: Contexto dos episódios agonísticos do ponto de vista do agente, por categoria sexo/etária

A análise GLM mostrou que houve diferença significativa entre categorias etárias quanto ao contexto dos episódios agonísticos nos quais o indivíduo era o agente, tanto em episódios relacionados a infantes ($F = 3,930$; $p = 0,038$; $gl = 2$; poder obs = 0,630; $\eta = 0,304$) quanto em episódios relacionados à locomoção ($F = 5,823$; $p = 0,011$; $gl = 2$; poder obs = 0,808; $\eta = 0,393$), e houve tendência também para os episódios que ocorreram em contexto alimentar ($F = 3,381$; $p = 0,057$; $gl = 2$; poder obs = 0,562; $\eta = 0,273$). Adultos foram agentes em episódios relacionados a infantes com maior frequência que jovens (Bonferroni $p = 0,008$). Infantes foram agentes em episódios de deslocamento com maior frequência que jovens ($p = 0,027$) e adultos ($p = 0,005$), embora tenham sido feitas apenas duas observações

em que infantes foram agentes de agressão. Jovens tenderam a ser agentes em contexto alimentar com maior frequência que infantes ($p = 0,055$). Não houve diferenças significativas entre os sexos nem ao analisar conjuntamente sexo e idade.

Foi possível identificar o contexto de 177 interações agonísticas em que o receptor foi identificado. Destas, 63,35% ($N=112$) ocorreram em contexto alimentar, 20,3% ($N=36$) em contexto de deslocamento e 16,4% ($N=29$) foram relacionadas a infantes. A Figura 22 mostra o contexto dos episódios em que cada categoria etária foi receptor da interação

Figura 22: Contexto dos episódios agonísticos do ponto de vista do receptor, por categoria sexo/etária

A análise GLM dos episódios agonísticos nos quais o indivíduo era o receptor mostrou que houve diferença significativa entre os sexos no contexto de deslocamento ($F = 4,358$; $p = 0,046$; $gl = 1$; poder obs = 0,522; $\eta = 0,135$): fêmeas foram vítimas de agressão neste contexto com maior frequência do que machos. Também houve diferença entre categorias etárias, em contexto alimentar ($F = 3,921$; $p = 0,032$; $gl = 2$; poder obs = 0,658; $\eta = 0,219$). Infantes foram vítima de agressão proporcionalmente menos em contexto alimentar do que jovens (Bonferroni $p = 0,041$) e adultos ($p = 0,050$). Não houve diferenças significativas ao analisar conjuntamente sexo e idade.

Foram observados 49 episódios de coalizão entre macacos do grupo. Tanto o(s) indivíduo(s) apoiado(s) quanto o(s) apoiador(es) foram identificados em 44 desses episódios.

Desses, 56,81% dos episódios (n=25) envolveram jovens. Em 48% (n=12) destes episódios, os jovens apoiaram indivíduos em interações agonísticas, e em outros 48% (n=12) eles foram apoiados. Em um episódio, tanto quem apoiou quanto quem foi apoiado eram juvenis – Flufi apoiou sua irmã mais nova, Fleur, no cocho de alimentação, contra a também juvenil Jabá. As outras 24 coalizões foram entre jovens e adultos.

Em 2 episódios envolvendo os mesmos indivíduos, não foi possível identificar se o juvenil apoiou ou era apoiado, mas o outro indivíduo era sua avó (o jovem Vicky e sua avó Janete ameaçaram o macho adulto subordinado Abelha).

Dos 44 episódios de coalizão, 52,27% (n=23) envolveram a fêmea dominante Cisca, sua mãe Física ou um de seus filhos. Incluindo as irmãs de Cisca, Frida e Filó, a porcentagem sobe para 70,45% (n=31).

Cisca foi apoiadora em 6 episódios (apoiou parentes – seus filhos - em 4 deles) e foi apoiada em 3 (nos três por uma de suas filhas mais velhas – a jovem Cacá em duas ocasiões e Claudia em uma – e em uma delas também por Davi). Física foi apoiadora em 4 episódios (apoiou parentes em duas ocasiões – seu neto Flufi e sua filha Frida; em uma outra, ameaçou o macho subordinado Zê em apoio à infante Alice, e na outra apoiou o jovem Vicky contra um indivíduo não identificado) e foi apoiada em 5 (por parentes em 3 – a filha Filó em um, Filó e Flufi em outro, e no outro pelo neto Floyd; nos outros dois episódios, foi apoiada por adultos não aparentados – Ana e Medeiros, que, assim como ela, estão entre os indivíduos fundadores do grupo).

O macho dominante Davi foi apoiador em 9 episódios (em 3 deles, apoiou um jovem contra outro jovem, e em 4 apoiou um ou mais indivíduos adultos contra outro adulto ou, em dois casos, contra o jovem Vicky) e foi apoiado em 6 (em 5 por outros indivíduos adultos e em um pelo jovem Acácio, contra a jovem Fritz).

Em relação aos 25 episódios envolvendo jovens, jovens fêmeas foram apoiadoras em 4 episódios (em dois deles, duas jovens fêmeas – Amora e Alice – ajudaram a mãe, Ana), e foram apoiadas em 3 (a infante Alice, que foi ajudada por Física contra o macho adulto Zê, e a fêmea Fritz em dois episódios). Jovens machos apoiaram em 8 episódios e foram apoiados em 9.

Coalizões entre jovens e suas mães totalizaram 11 episódios (44% dos 25 episódios envolvendo juvenis). Entre jovens e parentes (mãe, irmãos ou avós), o total foi de 17 episódios

(68% dos 25 episódios envolvendo juvenis), incluindo os dois com Vicky e Janete em que não foi possível identificar quem era apoiador e quem era apoiado.

Os jovens foram apoiados pela mãe em 4 episódios e pela avó em apenas 1 (Flufi, por Física). Apoiaram a mãe em 7 episódios (em dois deles, duas jovens irmãs, Alice e Amora, apoiaram Ana) e a avó em 1 (Flufi, que apoiou Física). Em 1 episódio, Flufi apoiou a mãe Filó e a avó Física. Jovens foram apoiados/apoiaram irmãos em apenas 1 episódio (no qual Flufi apoiou a jovem irmã Fleur contra Jabá).

Foram apoiados por outros indivíduos que não a mãe, avó ou irmãos em 6 episódios (em 3 deles, pelo macho dominante), e apoiaram outros indivíduos que não mãe, avó ou irmãos em 2 episódios (em apenas 1 deles, o macho dominante; no outro, o jovem Vicky apoiou a fêmea adulta Frida contra a fêmea adulta Ana).

A fêmea dominante Cisca participou de 3 episódios de coalizão com jovens, sempre com seus filhos.

4.3.2 Proximidade

Contato

A análise das Árvore Geradoras Mínimas representando as relações mais fortes de contato do grupo, para cada período (Figuras 23 a 29), indica que interações entre parentes são fortes, principalmente entre membros da família da fêmea dominante Cisca (cujos nomes começam com a letra C). Fêmeas adultas sempre aparecem ligadas a seus infantes, exceto Filó e sua filha Fleur no Bloco 1 (Figura 23). A família da fêmea Vavá forma um grupo nos primeiros períodos (Figuras 23 e 24), mas, após a morte do infante Vito, o jovem Vicky não aparece ligado à mãe ou à irmã infante Val (Figuras 25, 26 e 27). A família “V” volta a se aproximar após o nascimento de Vodka (Figura 28). Indivíduos da família “A” (Ana e seus filhos) costumam aparecer ligados a outros membros da família, mas não formam um grupo.

Embora tenham relações de contato fortes com parentes, os jovens também apresentam algumas relações de contato fortes com outros jovens não aparentados, chegando a formar grupos de jovens no Bloco 3 (Cacau, Fritz, Alice, Cuca, Cacá, Jabá, Vicky e Flufi) (Figura 25), no Bloco 5 (Flufi, Vicky, Jabá, Fleur e Alice, e Fritz, Cuca, Cacá e Amora) (Figura 27), no Bloco 6 (Val, Vicky, Alice, Amora, Click e Fritz) (Figura 28) e no Bloco 7 (Acácio, Flufi, Vicky, Fritz e Floyd) (Figura 29). Vicky aparece sempre ligado a Flufi, exceto nos blocos 1 e 6. Ao longo do período de estudo, houve duas díades de fêmeas irmãs jovens: Cuca e Cacá e Amora e Alice. Cuca e Cacá apareceram ligadas uma à outra apenas no Bloco 5 (Figura 27), e

Amora e Alice, nos blocos 4 e 6.

O único juvenil que aparece ligado a Davi, nas árvores, é Alice, e somente na árvore que corresponde ao último bloco (Figura 29).

Nos primeiros blocos, a fêmea adulta Física aparece ligada ao macho dominante Davi. A partir do Bloco 5, ela passa a ligar-se apenas a Suspeito ou Janete. No Bloco 7, além de ligar-se a Janete, Física liga-se a seus netos Flufi e Fleur, filhos de Filó.

Figura 23: Árvore Geradora Mínima do Bloco 1 para relações de contato. Em amarelo estão indicados os juvenis. Matrilineas são identificadas pela inicial dos nomes.

Figura 24: Árvore Geradora Mínima do Bloco 2 para relações de contato

Figura 25: Árvore Geradora Mínima do Bloco 3 para relações de contato

Figura 27: Árvore Geradora Mínima do Bloco 5 para relações de contato

Figura 28: Árvore Geradora Mínima do Bloco 6 para relações de contato

Figura 29: Árvore Geradora Mínima do Bloco 7 para relações de contato

Em relação ao Grau do Vértice (Tabela 17), Davi e Cisca apresentam os maiores valores, chegando a 5 indivíduos ligados diretamente no Bloco 1 (Figura 23) (o valor médio de Davi é $GV = 3,71$; o de Cisca é $GV = 3,14$), seguidos pelos infantes, que apresentaram a média $GV = 2,13$, contra $GV = 1,76$ dos jovens, $GV = 1,90$ das fêmeas adultas e $GV = 1,67$ dos machos adultos. Os valores dos jovens são, em geral e na média, mais baixos que os dos infantes e da maioria dos adultos – exceto os machos periféricos Xis, Zê, Darwin e Abelha. Dentre os jovens, o maior valor foi o apresentado por Flufi no Bloco 7 ($GV = 4$). Ele apresenta a média mais elevada na categoria ($GV = 2,14$), seguido por Vicky com média $GV = 2,00$.

Tabela 17: Grau do Vértice por indivíduo, para cada bloco, para as relações de contato. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	5	4	3	4	2	4	4	3,71
Suspeito	2	2	1	1	2	2	2	1,71
Medeiros	2	1	1	1	1	1	2	1,29
Xis	1	~	~	~	~	~	~	1
Zê	1	~	~	~	~	~	~	1
Darwin	1	~	~	~	~	~	~	1
Abelha	~	~	~	~	1	1	1	1
Ana	2	3	3	3	1	1	1	2
Física	3	4	1	2	1	1	3	2,14
Cisca	5	2	3	3	3	2	4	3,14
Janete	1	1	1	2	2	1	2	1,43
Vavá	2	1	1	2	1	1	2	1,43
Filó	2	2	1	2	3	2	~	2
Frida	2	1	1	2	2	1	2	1,57
Claudia	2	4	1	2	1	2	1	1,86
Angélica	2	1	1	2	2	1	1	1,43
Vicky	1	3	2	2	1	3	2	2
Chuchu	3	~	~	~	~	~	~	3
Flufi	1	2	1	2	3	2	4	2,14
Cacá	2	2	2	1	3	1	2	1,86
Amora	2	1	1	2	1	1	2	1,43
Jabá	4	1	2	1	2	2	1	1,86
Cacau	1	1	3	~	~	~	~	1,67
Vlad	1	1	~	~	~	~	~	1
Alice	1	2	3	1	1	2	1	1,57
Fritz	1	2	3	3	1	1	2	1,86
Click	1	1	3	1	1	3	~	1,67
Cuca	1	1	3	2	3	1	1	1,71
Vito	3	3	~	~	~	~	~	3
Juli	2	~	~	~	~	~	~	2
Fleur	2	3	3	1	2	1	1	1,86
Acácio	1	1	3	1	3	2	1	1,71
Val	~	~	2	1	2	3	1	1,8
Caju	~	~	1	2	2	5	1	2,2
Frapê	~	~	~	2	5	3	2	3
Floyd	~	~	~	4	2	2	2	2,5
Cloro	~	~	~	~	~	2	~	2
Gorila	~	~	~	~	~	3	3	3
Vodka	~	~	~	~	~	3	3	3
Jambo	~	~	~	~	~	2	~	2
Aveia	~	~	~	~	~	~	3	3
Careca	~	~	~	~	~	~	1	1

Em relação ao índice de Jaccard (Tabela 18), fêmeas adultas e infantas apresentaram os índices mais elevados, enquanto machos adultos (excetuando-se o dominante Davi), a fêmea adulta Janete e jovens apresentaram índices mais baixos. O valor médio do índice dos infantas foi 0,02, enquanto o de jovens e adultos foi 0,01. Observando-se indivíduos que mudaram de categoria etária ao longo do período de estudo, podemos notar que, de modo geral, quando um infante torna-se juvenil seu índice diminui. Já a fêmea Angélica, que passou para a fase

adulta, teve um aumento no índice de Jaccard após o nascimento de seu primeiro filhote, no Bloco 6.

Tabela 18: Média do índice de Jaccard por indivíduo, para cada bloco, para as relações de contato. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Suspeito	0	0	0	0	0	0	0	0
Medeiros	0,01	0	0	0,01	0	0	0	0
Xis	0	/	/	/	/	/	/	0
Zê	0	/	/	/	/	/	/	0
Darwin	0	/	/	/	/	/	/	0
Abelha	/	/	/	/	0	0	0	0
Ana	0,01	0,03	0,01	0,01	0	0	0,03	0,01
Física	0,01	0,01	0,01	0,01	0	0	0,01	0,01
Cisca	0,03	0,02	0,02	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02
Janete	0,01	0	0	0	0	0,01	0	0
Vavá	0,02	0,01	0,03	0,02	0,01	0,04	0,03	0,02
Filó	0	0,03	0,01	0,02	0,01	0,01	/	0,01
Frida	0,01	0	0	0,02	0	0	0	0,01
Claudia	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01
Angélica	0	0,01	0	0	0	0,03	0,02	0,01
Vicky	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Chuchu	0,01	/	/	/	/	/	/	0,01
Flufi	0	0	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Cacá	0,01	0	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Amora	0	0	0	0	0	0	0	0
Jabá	0,01	0	0,01	0	0	0,01	0	0
Cacau	0,01	0	0,01	/	/	/	/	0,01
Vlad	0,01	0	/	/	/	/	/	0
Alice	0,01	0,01	0,01	0	0	0,01	0	0
Fritz	0,01	0	0,01	0,01	0,01	0	0	0,01
Click	0,03	0,01	0,01	0	0,01	0,01	/	0,01
Cuca	0,02	0,02	0,01	0	0,01	0	0,01	0,01
Vito	0,01	0,01	/	/	/	/	/	0,01
Juli	0,01	/	/	/	/	/	/	0,01
Fleur	0,03	0,03	0,02	0	0,01	0	0	0,01
Acácio	0,03	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0	0,02
Val	/	/	0,03	0,02	0,01	0,02	0	0,02
Caju	/	/	0,01	0,01	0,02	0,02	0	0,02
Frapê	/	/	/	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01
Floyd	/	/	/	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01
Cloro	/	/	/	/	/	0,02	/	0,02
Gorila	/	/	/	/	/	0,03	0,02	0,03
Vodka	/	/	/	/	/	0,04	0,03	0,03
Jambo	/	/	/	/	/	0,01	/	0,01
Aveia	/	/	/	/	/	/	0,03	0,03
Careca	/	/	/	/	/	/	0,02	0,02

A comparação da média do índice de Jaccard para contato não revelou diferença significativa entre os sexos em nenhum dos blocos nem na média geral, mas houve diferença entre as categorias etárias nos blocos 1 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6,536$; gl = 2; p = 0,038) e 7 ($\chi^2 = 9,826$; gl = 2; p = 0,007), e também na média geral ($\chi^2 = 21,161$; gl = 2; p = 0,000), e houve

tendência nos blocos 2 ($\chi^2 = 5,451$; gl = 2; p = 0,066), 3 ($\chi^2 = 5,455$; gl = 2; p = 0,065), 4 ($\chi^2 = 5,519$; gl = 2; p = 0,063), 5 ($\chi^2 = 5,660$; gl = 2; p = 0,059) e 6 ($\chi^2 = 5,558$; gl = 2; p = 0,062).

O teste de Mann-Whitney não mostrou diferenças significativas entre jovens e adultos, apenas uma tendência no Bloco 4 a adultos apresentarem índices maiores que jovens ($Z = -1,749$; p = 0,080). Infantes apresentaram índices superiores aos adultos no Bloco 5 ($Z = -2,170$; p = 0,030) e na média geral ($Z = -3,578$; p = 0,000), e tendência no Bloco 1 ($Z = -1,924$; p = 0,054). Infantes apresentaram índices maiores que os jovens nos blocos 1 ($Z = -2,602$; p = 0,009), 2 ($Z = -2,284$; p = 0,022), 3 ($Z = -2,485$; p = 0,013), 4 ($Z = -2,081$; p = 0,037), 6 ($Z = -2,531$; p = 0,011) e 7 ($Z = -3,161$; p = 0,002) e na média geral ($Z = -4,214$; p = 0,000), e tendência no Bloco 5 ($Z = -1,739$; p = 0,082).

Analisando a média geral sem repetir indivíduos em diferentes categorias etárias (mantendo os dados dos indivíduos que mudaram de categoria etária apenas relativos à categoria em que passaram o maior número de blocos), também não houve diferença entre os sexos, mas a diferença entre as categorias etárias se manteve (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 17,158$; gl = 2; p = 0,000): o índice de infantes foi maior que o dos adultos (Mann-Whitney $Z = -3,432$; p = 0,001) e de jovens ($Z = -3,642$; p = 0,000), enquanto jovens e adultos não diferiram.

Um metro

A análise das Árvore Geradoras Mínimas do grupo representando as relações mais fortes de proximidade a 1m, para cada período, (Figuras 30 a 36) indica que, assim como nas relações de contato, os jovens não apresentam relações fortes com o macho dominante. Davi liga-se mais frequentemente a adultos ou infantes; as únicas jovens ligadas a ele são Cacá, no Bloco 1 (Figura 30), e Alice, no Bloco 2 (Figura 31).

Vicky mantém-se ligado a Flufi, exceto nos blocos 1 (Figura 30) e 6 (Figura 35). Os jovens não-aparentados apareceram menos agrupados do que em contato, mas houve formação de grupos no Bloco 3 (Cacá, Jabá, Vicky e Flufi) (Figura 32), no Bloco 4 (Fritz, Cuca, Cacá e Amora) (Figura 33), no Bloco 5 (Ali, Vic, Flu, Fle e Jabá e Fritz, Cuca, Cacá e Amora) (Figura 34) e no Bloco 6 (Val, Vicky, Click, Alice e Amora e Acácio, Fleur, Caju, Flufi e Jabá) (Figura 35). Cuca e Cacá aparecem ligadas uma à outra nos blocos 2 (quando Cuca ainda era infante), 4, 5 e 7. Amora e Alice aparecem ligadas nos blocos 4, 6 e 7. Os indivíduos da família “C”, da fêmea Cisca, permanecem próximos. Já os da família “V” aparecem mais dispersos do que nas Árvore Geradoras Mínimas de contato, ligando-se uns aos outros apenas no Bloco 7 (Figura 36). O mesmo ocorre com os indivíduos da família “A”. A relação de proximidade entre mãe e infante nem sempre é a mais forte; as fêmeas aparecem

ligadas a seus infantes com menor frequência.

No Bloco 1 (Figura 30), os machos Zê, Xis e Chuchu, que emigraram entre os blocos 1 e 2, aparecem ligados entre si. Outro macho que emigrou na mesma época, Darwin, não se liga a eles, ocupando uma posição mais central. Física ocupa uma posição mais central no início do período de coleta de dados. Nos blocos 2, 3 e 4 aparece ligada a Davi, e a partir do Bloco 5 (Figura 34), ocupa uma posição mais periférica.

Figura 30: Árvore Geradora Mínima do Bloco 1 para relações de proximidade até 1m

Figura 31: Árvore Geradora Mínima do Bloco 2 para relações de proximidade até 1m

Figura 32: Árvore Geradora Mínima do Bloco 3 para relações de proximidade até 1m

Figura 33: Árvore Geradora Mínima do Bloco 4 para relações de proximidade até 1m

Figura 34: Árvore Geradora Mínima do Bloco 5 para relações de proximidade até 1m

Figura 35: Árvore Geradora Mínima do Bloco 6 para relações de proximidade até 1m

Figura 36: Árvore Geradora Mínima do Bloco 7 para relações de proximidade até 1m

Nas AGMs de 1 metro, o papel aglutinador dos infantes aparece mais do que em contato: os infantes apresentaram os GVs mais elevados, sendo os maiores valores o de Vito no Bloco 2 (GV = 6) (Tabela 19), o de Val (já juvenil) no Bloco 6 (GV = 6) e o de Frapê, nos blocos 5 e 6 (GV = 5 nos dois blocos). A média da categoria foi GV = 2,5, contra GV = 2,18 dos machos adultos, GV = 1,59 das fêmeas adultas e GV = 1,92 dos jovens.

Nesta distância, os adultos apresentam GVs mais baixos que os jovens – exceto o macho dominante Davi, a fêmea dominante Cisca e o macho Zê, que apresentou um grande número de ligações no Bloco 1, o único bloco no qual estava no grupo (GV = 4). Ele reuniu os indivíduos periféricos Xis, Janete e Jabá e jovem macho Chuchu que, embora fosse filho da fêmea dominante Cisca e tivesse um índice de Jaccard relativamente alto (Tabela 20), estava prestes a emigrar. Além do GV = 6 de Val no Bloco 6, os maiores valores entre os jovens foram o de Flufi no Bloco 5 (G = 4) e o de Cacá no Bloco 1 (GV = 4).

Tabela 19: Grau do Vértice por indivíduo, para cada bloco, para as relações de 1m. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	1	4	4	3	2	2	3	2,71
Suspeito	1	2	2	1	2	1	1	1,43
Medeiros	1	1	1	1	1	1	2	1,14
Xis	1	~	~	~	~	~	~	1
Zê	4	~	~	~	~	~	~	4
Darwin	3	~	~	~	~	~	~	3
Abelha	~	~	~	~	1	1	1	1
Ana	3	2	2	2	1	2	1	1,86
Física	2	1	1	1	1	1	2	1,29
Cisca	3	2	3	2	2	2	3	2,43
Janete	2	1	1	2	1	1	2	1,43
Vavá	2	1	2	1	3	1	2	1,71
Filó	1	1	1	2	2	1	~	1,33
Frida	1	1	1	1	3	1	1	1,29
Claudia	1	1	1	3	2	4	2	2
Angélica	1	1	1	1	1	1	1	1
Vicky	2	2	3	2	1	2	2	2
Chuchu	1	~	~	~	~	~	~	1
Flufi	1	2	2	2	4	2	2	2,14
Cacá	4	1	1	2	3	1	3	2,14
Amora	3	1	1	2	1	1	2	1,57
Jabá	2	1	2	1	1	2	1	1,43
Cacau	3	1	2	~	~	~	~	2
Vlad	2	2	~	~	~	~	~	2
Alice	2	3	1	2	1	2	1	1,71
Fritz	3	3	2	2	1	1	2	2
Click	3	3	3	2	1	2	~	2,33
Cuca	1	3	2	3	3	1	1	2
Vito	1	6	~	~	~	~	~	3,5
Juli	2	~	~	~	~	~	~	2
Fleur	1	2	3	1	2	1	2	1,71
Acácio	~	2	4	2	2	3	1	2,33
Val	~	~	2	2	2	6	2	2,8
Caju	~	~	2	3	2	3	2	2,4
Frapê	~	~	~	3	5	5	1	3,5
Floyd	~	~	~	3	3	1	3	2,5
Cloro	~	~	~	~	~	1	~	1
Gorila	~	~	~	~	~	4	3	3,5
Vodka	~	~	~	~	~	3	4	3,5
Jambo	~	~	~	~	~	2	~	2
Aveia	~	~	~	~	~	~	4	4
Careca	~	~	~	~	~	~	1	1

Para proximidades até 1m, os maiores índices de Jaccard corresponderam aos infantes, principalmente, e também ao macho dominante Davi e à fêmea dominante Cisca. O valor médio para os infantes foi 0,03, enquanto para jovens e adultos foi 0,02. O macho Zê e o jovem macho Chuchu também apresentaram índices elevados no único bloco em que estiveram presentes, antes de emigrar. O macho imigrante Abelha apresentou o menor índice,

seguido pelos machos Medeiros e Suspeito e pela fêmea Janete (e seu infante, Juli). Os jovens e as fêmeas adultas apresentaram índices intermediários, e novamente podemos observar que o índice de Angélica se eleva após o nascimento de seu primeiro filhote.

Tabela 20: Média do índice de Jaccard por indivíduo, para cada bloco, para as relações de 1m. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	0,02	0,04	0,04	0,02	0,03	0,04	0,03	0,03
Suspeito	0,02	0,01	0,01	0	0,02	0,01	0,02	0,01
Medeiros	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
Xis	0,02	/	/	/	/	/	/	0,02
Zê	0,04	/	/	/	/	/	/	0,04
Darwin	0,02	/	/	/	/	/	/	0,02
Abelha	/	/	/	/	0	0	0	0
Ana	0,02	0,04	0,02	0,01	0	0,01	0,04	0,02
Física	0,03	0,02	0,02	0,01	0	0,02	0,01	0,02
Cisca	0,03	0,04	0,04	0,02	0,03	0,04	0,05	0,04
Janete	0,03	0	0	0,01	0,01	0,02	0	0,01
Vavá	0,02	0,02	0,04	0,03	0,03	0,05	0,04	0,03
Filó	0,02	0,03	0,02	0,03	0,02	0,02	/	0,02
Frida	0,02	0,02	0,01	0,03	0,01	0,02	0,01	0,02
Claudia	0,04	0,03	0,02	0,02	0,02	0,05	0,02	0,03
Angélica	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,04	0,04	0,02
Vicky	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,04	0,02	0,03
Chuchu	0,04	/	/	/	/	/	/	0,04
Flufi	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01	0,02
Cacá	0,03	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,03	0,02
Amora	0,02	0,02	0,01	0,02	0	0,01	0,02	0,01
Jabá	0,03	0,01	0,01	0	0,01	0,02	0	0,01
Cacau	0,04	0,02	0,03	/	/	/	/	0,03
Vlad	0,03	0,02	/	/	/	/	/	0,02
Alice	0,04	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
Fritz	0,03	0,03	0,03	0,01	0,02	0,03	0,01	0,02
Click	0,03	0,04	0,03	0,02	0,02	0,04	/	0,03
Cuca	0,03	0,03	0,04	0,02	0,03	0,03	0,03	0,03
Vito	0,02	0,03	/	/	/	/	/	0,03
Juli	0,01	/	/	/	/	/	/	0,01
Fleur	0,01	0,04	0,03	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02
Acácio	0	0,04	0,04	0,01	0,02	0,04	0,02	0,03
Val	/	/	0,04	0,03	0,03	0,05	0,02	0,04
Caju	/	/	0,02	0,02	0,04	0,06	0,03	0,03
Frapê	/	/	/	0,03	0,03	0,05	0,01	0,03
Floyd	/	/	/	0,05	0,03	0,04	0,02	0,03
Cloro	/	/	/	/	/	0,05	/	0,05
Gorila	/	/	/	/	/	0,04	0,04	0,04
Vodka	/	/	/	/	/	0,05	0,05	0,05
Jambo	/	/	/	/	/	0,02	/	0,02
Aveia	/	/	/	/	/	/	0,05	0,05
Careca	/	/	/	/	/	/	0,04	0,04

A comparação da média do índice de Jaccard para distâncias de 1 metro não revelou diferença significativa entre os sexos em nenhum dos blocos nem na média geral, mas houve diferença entre as categorias etárias nos blocos 2 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 8,951$; gl = 2; p =

0,011), 5 ($\chi^2 = 7,365$; gl = 2; p = 0,025) e 6 ($\chi^2 = 6,933$; gl = 2; p = 0,031) e na média geral ($\chi^2 = 10,587$; gl = 2; p = 0,005). O teste de Mann-Whitney mostrou que, nos blocos 5 (Z = -2,390; p = 0,017) e 6 (Z = -2,315; p = 0,021) e na média geral (Z = -2,900; p = 0,004), os índices dos infantes foram significativamente maiores que os dos adultos, e, nos blocos 2 (Z = -3,149; p = 0,002), 5 (Z = -2,545; p = 0,011), 6 (Z = -2,379; p = 0,017) e 7 (Z = -2,228; p = 0,026) e na média geral (Z = -2,634; p = 0,008), os índices dos infantes foram significativamente maiores que os dos jovens. Jovens e adultos não diferiram significativamente.

Analisando a média geral sem repetir indivíduos em diferentes categorias etárias, também não houve diferença entre os sexos, mas a diferença entre as categorias etárias se manteve (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 8,776$; gl = 2; p = 0,012): o índice de infantes foi maior que o dos adultos (Mann-Whitney Z = -2,606; p = 0,009) e de jovens (Z = -2,462; p = 0,014), enquanto jovens e adultos não diferiram.

A Tabela 21 mostra as médias do índice de Jaccard dos jovens, por bloco de meses, em relação aos parentes mais próximos (mãe, avó e irmãos) e a não-parentes.

Tabela 21: Média do índice de Jaccard dos jovens em relação a parentes e não-parentes, para cada bloco, para as relações de proximidade até 1m.

	Bloco 1		Bloco 2		Bloco 3		Bloco 4		Bloco 5		Bloco 6		Bloco 7	
	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes
Angélica	0,05	0,01	0,02	0,02	0,03	0	~	~	~	~	~	~	~	~
Cacá	0,04	0,03	0,03	0,01	0,01	0,01	0,09	0,01	0,1	0,01	0,04	0,02	0,14	0,00
Chuchu	0,04	0,04	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vicky	0,02	0,02	0,05	0,02	0,09	0,02	0,03	0,02	0,04	0,02	0,11	0,03	0,06	0,01
Amora	0,03	0,02	0,05	0,01	0,02	0,01	0,03	0,02	0,01	0	0,03	0	0,05	0,01
Jabá	0,05	0,03	0	0,01	0	0,01	0,04	0	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,00
Flufi	0,01	0,02	0,05	0,01	0,07	0,01	0,03	0,01	0,05	0,02	0,02	0,02	0,04	0,01
Cacau	0,05	0,03	0,03	0,01	0,05	0,02	~	~	~	~	~	~	~	~
Vlad	0,03	0,03	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Alice	~	~	0,06	0,02	0,05	0,01	0,04	0,01	0,01	0,01	0,03	0,01	0,03	0,00
Fritz	~	~	~	~	0,03	0,03	0,06	0,01	0,03	0,02	0,09	0,02	0,02	0,01
Cuca	~	~	~	~	0,06	0,03	0,05	0,02	0,08	0,02	0,05	0,02	0,10	0,01
Fleur	~	~	~	~	~	~	0,02	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,06	0,01
Click	~	~	~	~	~	~	~	~	0,06	0,01	0,05	0,04	~	~
Acácio	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,05	0,04	0,05	0,01
Val	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,15	0,04	0,06	0,02
Caju	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,11	0,01
Floyd	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,02	0,02
MÉDIA	0,03	0,03	0,04	0,01	0,04	0,02	0,04	0,01	0,04	0,01	0,06	0,02	0,06	0,01

Com exceção de Jabá, todos os jovens apresentaram médias maiores em relação a parentes ou, em poucos casos, iguais às apresentadas com não-parentes. A média é maior em relação a parentes em todos os blocos exceto o Bloco 1.

A Tabela 22 mostra as médias do índice de Jaccard dos jovens, por bloco de meses, em relação a outros jovens, adultos e infantes.

Tabela 22: Média do índice de Jaccard dos jovens em relação a outros jovens, adultos e infantes, para cada bloco, para as relações de proximidade até 1m.

	Bloco 1			Bloco 2			Bloco 3			Bloco 4			Bloco 5			Bloco 6			Bloco 7		
	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos
Angélica	0,02	0,01	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0	0,01	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Cacá	0,04	0,02	0,03	0,02	0,02	0,01	0,03	0,01	0	0,01	0,05	0,01	0,03	0,04	0,01	0,02	0,03	0,02	0,03	0,04	0,03
Chuchu	0,06	0,01	0,04	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vicky	0,04	0,01	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,01	0,04	0,03	0,01	0,06	0,04	0,03	0,02	0,03	0,01
Amora	0,03	0,01	0,02	0,01	0,03	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02	0,03	0,02	0,01	0,01	0	0,02	0	0	0,02	0,02	0,01
Jabá	0,03	0,02	0,04	0,02	0	0	0,02	0	0	0	0	0,01	0,01	0	0,01	0,03	0,01	0,01	0,00	0,00	0
Flufi	0,05	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02	0,03	0,01	0,03	0,02	0,01	0,04	0,02	0,01	0,04	0,02	0	0,03	0,01	0
Cacau	0,03	0,04	0,04	0,02	0,01	0,02	0,03	0,03	0,02	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vlad	0,04	0,02	0,03	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Alice	~	~	~	0,03	0,02	0,02	0,04	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0	0,03	0	0	0,01	0,01	0,01
Fritz	~	~	~	~	~	~	0,03	0,03	0,02	0,01	0,02	0,01	0,03	0,03	0,01	0,04	0,02	0,02	0,02	0,00	0,01
Cuca	~	~	~	~	~	~	0,03	0,06	0,04	0,02	0,05	0,01	0,05	0,06	0,01	0,02	0,06	0,02	0,03	0,04	0,02
Fleur	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,01	0,01	0,01	0,03	0,03	0	0,03	0,02	0,01	0,04	0,01	0
Click	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,02	0,02	0,01	0,07	0,04	0,01	~	~	~
Acácio	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,05	0,07	0,03	0,02	0,04	0,01
Val	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,07	0,06	0,04	0,02	0,03	0,02
Caju	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,04	0,04	0,02
Floyd	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,03	0,02	0,01
MÉDIA	0,04	0,02	0,03	0,02	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,01	0,03	0,03	0,01	0,04	0,03	0,01	0,02	0,02	0,01

Cuca e Acácio tiveram médias mais elevadas em relação a infantes, porém a maioria dos jovens apresentou índices maiores em relação a outros jovens. As médias em relação aos adultos foram as mais baixas, exceto no Bloco 1.

A fim de verificar a influência dos infantes nas relações de proximidade, foram feitas Árvore Geradoras Mínimas para proximidade de até 1m excluindo-se esta faixa etária (Figuras 37 a 43).

Houve poucas diferenças em comparação com as AGMs de 1m com os infantes. As árvores aumentaram um pouco de tamanho nos blocos 2 (Figura 38), 3 (Figura 39), 4 (Figura 40), 6 (Figura 42) e 7 (Figura 43), o que, além dos valores elevados dos GV's dos infantes, é evidência de que os infantes unem os indivíduos. Nos blocos 1 (Figura 37) e 5 (Figura 41), entretanto, o tamanho das árvores diminuiu.

As famílias continuam bastante próximas. Os indivíduos da família “A” aparecem mais ligados uns aos outros sem os infantes na análise, embora, no Bloco 7 (Figura 43), Amora (ligada a Alice) separe-se do grupo familiar sem a presença do infante Aveia. Já a fêmea Vavá aparece isolada de seus filhos, até Val tornar-se juvenil no bloco 6 e ligar-se a Vavá e a Vicky.

Figura 37: Árvore Geradora Mínima do Bloco 1 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Figura 38: Árvore Geradora Mínima do Bloco 2 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Figura 39: Árvore Geradora Mínima do Bloco 3 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Figura 40: Árvore Geradora Mínima do Bloco 4 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Figura 41: Árvore Geradora Mínima do Bloco 5 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Figura 42: Árvore Geradora Mínima do Bloco 6 para relações de proximidade até 1m, excluindo-se os infantes

Tabela 23: Grau do Vértice por indivíduo, para cada bloco, para as relações de 1m sem os infantes. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	1	6	5	2	3	2	3	3,14
Suspeito	1	2	2	1	2	1	1	1,43
Medeiros	1	2	1	1	1	1	2	1,29
Xis	1	~	~	~	~	~	~	1
Zê	4	~	~	~	~	~	~	4
Darwin	2	~	~	~	~	~	~	2
Abelha	~	~	~	~	~	1	1	1
Ana	2	2	3	2	1	2	2	2
Física	2	1	1	3	1	1	2	1,57
Cisca	3	2	3	2	2	2	2	2,29
Janete	1	1	1	2	1	1	2	1,29
Vavá	2	2	2	1	3	3	2	2,14
Filó	1	1	2	3	2	1	~	1,67
Frida	1	1	1	3	3	2	1	1,71
Claudia	1	2	1	3	3	3	2	2,14
Angélica	2	1	1	1	1	3	2	1,57
Vicky	2	2	3	1	1	2	2	1,86
Chuchu	2	~	~	~	~	~	~	2
Flufi	1	2	2	2	4	2	2	2,14
Cacá	4	1	1	3	3	1	3	2,29
Amora	3	1	1	1	1	1	2	1,43
Jabá	2	1	2	1	1	2	1	1,43
Cacau	3	2	2	~	~	~	~	2,33
Vlad	2	3	~	~	~	~	~	2,5
Alice	~	3	2	4	1	2	1	2,17
Fritz	~	~	2	2	3	2	2	2,2
Click	~	~	~	~	1	3	~	2
Cuca	~	~	~	1	2	1	1	1,25
Fleur	~	~	~	1	2	1	3	1,75
Acácio	~	~	~	~	~	3	1	2
Val	~	~	~	~	~	5	3	4
Caju	~	~	~	~	~	~	2	2
Floyd	~	~	~	~	~	~	3	3

Dez metros

A análise das Árvores Geradoras Mínimas do grupo, representando as relações mais fortes de proximidade até 10m, para cada período, (Figuras 44 a 50) indicou que as matrilineas aparecem bem agrupadas. Os indivíduos da família “C” permanecem próximos uns aos outros, exceto pelo Bloco 6 (Figura 49). A família “V”, assim como nas Árvores de contato, permanece próxima quando Vito ou Vodka estão presentes; sem esses infantes, Vicky não se liga a outros membros da família. Já a família “A” aparece mais ligada do que a 1m ou em contato, embora Ana apareça isolada de seus filhos nos blocos 5 e 6 e ligada apenas ao infante Acácio no Bloco 4 (Figura 47).

Não se formaram grandes grupos de jovens, como ocorreu em contato ou a 1m, porém houve relações de proximidade entre jovens não aparentados, com formação de grupos menores (Vlad, Vicky, Chuchu, Cacá e Cacau no Bloco 1, Figura 44; Flufi, Cacá, Cacau e Alice no Bloco 2, Figura 45; Cacau, Vicky e Flufi no Bloco 3, Figura 46; Fleur, Fritz e Alice no Bloco 4, Figura 47; Click, Frapê, Acácio e Fleur no Bloco 6, Figura 49; e Caju, Floyd, Fleur, Fritz e Flufi no Bloco 7, Figura 50). Podemos observar que essas relações de proximidade entre jovens não-aparentados ocorrem entre jovens do mesmo sexo, excetuando-se as ligações entre Click e Fleur no Bloco 6 e entre Fritz e Flufi no Bloco 7. Nas Árvore Geradoras Mínimas de proximidade até 10m, Davi aparece ligado a infantes e jovens com maior frequência do que em contato e até 1m.

Vicky aparece ligado a Flufi apenas nos blocos 4 e 5. Amora liga-se a Alice nos blocos 4, 5, 6 e 7. Cuca e Cacá estão ligadas apenas no Bloco 7. Física liga-se a Davi até o Bloco 4. A partir do Bloco 5, ela se distancia de Davi e aparece mais próxima de indivíduos periféricos, como Janete.

Figura 44: Árvore Geradora Mínima do Bloco 1 para relações de proximidade até 10m

Figura 45: Árvore Geradora Mínima do Bloco 2 para relações de proximidade até 10m

Figura 46: Árvore Geradora Mínima do Bloco 3 para relações de proximidade até 10m

Figura 47: Árvore Geradora Mínima do Bloco 4 para relações de proximidade até 10m

Figura 48: Árvore Geradora Mínima do Bloco 5 para relações de proximidade até 10m

Figura 49: Árvore Geradora Mínima do Bloco 6 para relações de proximidade até 10m

Figura 50: Árvore Geradora Mínima do Bloco 7 para relações de proximidade até 10m

Os infantes e o macho e a fêmea dominantes agem novamente como aglutinadores, apresentando os maiores GVs (Tabela 24). Os mais elevados foram o do infante Caju no Bloco 6 (GV = 5), do infante Frapê no Bloco 5 (GV = 5) e da fêmea dominante Cisca no Bloco 7 (GV = 5). O maior índice apresentado pelos jovens foi GV = 4 (Flufi nos blocos 2 e 5, Cacá e Angélica no Bloco 1, Caju no Bloco 7). No Bloco 1 (Figura 44), Angélica une os indivíduos periféricos. A média dos infantes foi GV = 2,16, contra GV = 1,69 dos machos adultos, GV = 1,71 das fêmeas adultas e GV = 2,03 dos jovens.

Tabela 24: Grau do Vértice por indivíduo, para cada bloco, para as relações de 10m sem os infantes. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	3	4	3	2	2	3	3	2,86
Suspeito	1	2	1	1	3	2	1	1,57
Medeiros	1	2	2	1	1	1	2	1,43
Xis	1	~	~	~	~	~	~	1
Zê	2	~	~	~	~	~	~	2
Darwin	1	~	~	~	~	~	~	1
Abelha	~	~	~	~	1	1	1	1
Ana	2	3	1	2	1	1	1	1,57
Física	3	1	1	1	1	1	1	1,29
Cisca	3	2	2	3	3	2	5	2,86
Janete	2	2	1	2	1	4	1	1,86
Vavá	2	1	3	1	1	1	2	1,57
Filó	1	2	1	1	3	1	~	1,5
Frida	1	1	1	2	1	1	2	1,29
Claudia	1	1	4	2	1	3	2	2
Angélica	4	1	2	1	2	2	1	1,86
Vicky	2	2	2	3	1	3	2	2,14
Chuchu	2	~	~	~	~	~	~	2
Flufi	3	4	2	3	4	1	1	2,57
Cacá	4	1	1	1	2	1	2	1,71
Amora	1	1	1	3	1	2	2	1,57
Jabá	1	1	1	1	2	2	2	1,43
Cacau	2	2	3	~	~	~	~	2,33
Vlad	2	2	~	~	~	~	~	2
Alice	3	2	3	2	3	1	2	2,29
Fritz	3	2	2	1	3	1	2	2
Click	2	4	3	2	1	3	~	2,5
Cuca	2	2	2	3	2	1	1	1,86
Vito	1	2	~	~	~	~	~	1,5
Juli	1	~	~	~	~	~	~	1
Fleur	2	1	2	1	2	2	2	1,71
Acácio	1	2	3	2	1	1	2	1,71
Val	~	~	2	2	2	2	1	1,8
Caju	~	~	1	3	2	5	4	3
Frapê	~	~	~	3	5	4	2	3,5
Floyd	~	~	~	3	2	2	2	2,25
Cloro	~	~	~	~	~	2	~	2
Gorila	~	~	~	~	~	2	2	2
Vodka	~	~	~	~	~	3	3	3
Jambo	~	~	~	~	~	1	~	1
Aveia	~	~	~	~	~	~	3	3
Careca	~	~	~	~	~	~	1	1

O macho e a fêmea dominantes e os infantes tiveram os índices de Jaccard mais elevados, e Claudia, segunda na hierarquia das fêmeas, teve o segundo maior valor entre as fêmeas adultas. A fêmea Janete e seus filhos Jabá, Juli e Jambo tiveram os menores índices (Tabela 25). Excetuando-se esses extremos, os jovens apresentaram índices mais elevados do que os adultos, e machos e fêmeas adultos não diferiram. A média do índice dos jovens foi

0,11, enquanto a média dos infantes foi 0,10 e a dos adultos, 0,09. O índice de Angélica, no entanto, novamente aumentou após ela tornar-se mãe. O índice de Física era um dos mais altos entre as fêmeas adultas nos blocos 1, 2 e 3, e a partir do bloco 4 passa a ser um dos menores. No Bloco 7, a única fêmea adulta com média dos índices de Jaccard menor que a de Física foi Janete.

Tabela 25: Média do índice de Jaccard por indivíduo, para cada bloco, para as relações de proximidade até 10m. Os jovens estão realçados em amarelo.

	Bloco 1	Bloco 2	Bloco 3	Bloco 4	Bloco 5	Bloco 6	Bloco 7	Média geral
Davi	0,11	0,13	0,14	0,13	0,13	0,18	0,16	0,14
Suspeito	0,07	0,08	0,07	0,06	0,1	0,12	0,08	0,08
Medeiros	0,1	0,09	0,12	0,09	0,1	0,06	0,06	0,09
Xis	0,08	/	/	/	/	/	/	0,08
Zê	0,06	/	/	/	/	/	/	0,06
Darwin	0,07	/	/	/	/	/	/	0,07
Abelha	/	/	/	/	0,08	0,11	0,06	0,08
Ana	0,08	0,08	0,1	0,05	0,07	0,04	0,1	0,07
Física	0,11	0,09	0,09	0,07	0,07	0,05	0,06	0,08
Cisca	0,11	0,11	0,12	0,13	0,16	0,14	0,16	0,13
Janete	0,05	0,03	0,04	0,02	0,04	0,04	0,02	0,03
Vavá	0,08	0,05	0,08	0,08	0,09	0,08	0,11	0,08
Filó	0,07	0,1	0,09	0,11	0,13	0,08	/	0,1
Frida	0,11	0,08	0,05	0,12	0,11	0,15	0,1	0,1
Claudia	0,11	0,11	0,14	0,11	0,1	0,17	0,12	0,12
Angélica	0,07	0,06	0,05	0,07	0,1	0,14	0,12	0,09
Vicky	0,11	0,12	0,12	0,12	0,15	0,15	0,13	0,13
Chuchu	0,1	/	/	/	/	/	/	0,1
Flufi	0,09	0,11	0,1	0,12	0,14	0,12	0,11	0,11
Cacá	0,11	0,08	0,06	0,13	0,15	0,13	0,14	0,11
Amora	0,08	0,08	0,07	0,08	0,06	0,07	0,09	0,08
Jabá	0,09	0,06	0,02	0,03	0,05	0,06	0,03	0,05
Cacau	0,1	0,09	0,13	/	/	/	/	0,11
Vlad	0,09	0,06	/	/	/	/	/	0,07
Alice	0,1	0,12	0,12	0,07	0,1	0,08	0,08	0,09
Fritz	0,12	0,1	0,14	0,1	0,14	0,1	0,11	0,12
Click	0,07	0,13	0,14	0,11	0,11	0,16	/	0,12
Cuca	0,06	0,12	0,13	0,12	0,14	0,12	0,13	0,12
Vito	0,04	0,04	/	/	/	/	/	0,04
Juli	0,01	/	/	/	/	/	/	0,01
Fleur	0,03	0,1	0,11	0,1	0,14	0,13	0,12	0,1
Acácio	0,03	0,08	0,13	0,1	0,15	0,15	0,14	0,11
Val	/	/	0,07	0,1	0,14	0,13	0,12	0,11
Caju	/	/	0,03	0,14	0,16	0,18	0,15	0,13
Frapê	/	/	/	0,13	0,17	0,18	0,15	0,15
Floyd	/	/	/	0,13	0,14	0,14	0,14	0,14
Cloro	/	/	/	/	/	0,16	/	0,16
Gorila	/	/	/	/	/	0,13	0,14	0,14
Vodka	/	/	/	/	/	0,08	0,15	0,11
Jambo	/	/	/	/	/	0,02	/	0,02
Aveia	/	/	/	/	/	/	0,1	0,1
Careca	/	/	/	/	/	/	0,11	0,11

Em distâncias de 10 metros, houve diferença significativa nas médias do índice de

Jaccard entre os sexos nos blocos 4 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 4,198$; gl = 1; p = 0,040) e 6 ($\chi^2 = 4,340$; gl = 1; p = 0,037), com machos apresentando índices maiores que fêmeas. Houve diferença significativa entre as categorias etárias apenas no bloco 5 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 9,662$; gl = 2; p = 0,008), no qual infantes apresentaram índices mais elevados que adultos (Mann-Whitney Z = -2,879; p = 0,004) e jovens (Z = -2,032; p = 0,042).

A análise sem repetir indivíduos em categorias etárias diferentes não apresentou diferenças significativas (nem segundo o teste de Kruskal-Wallis, nem segundo o teste de Mann-Whitney).

A Tabela 26 mostra as médias do índice de Jaccard dos jovens, por bloco de meses, em relação aos parentes mais próximos (mãe, avó e irmãos) e a não-parentes.

Tabela 26: Média do índice de Jaccard dos jovens em relação a parentes e não-parentes, para cada bloco, para as relações de proximidade até 10m.

	Bloco 1		Bloco 2		Bloco 3		Bloco 4		Bloco 5		Bloco 6		Bloco 7	
	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes	Parentes	Não Parentes
Angélica	0,10	0,06	0,09	0,05	0,09	0,04	~	~	~	~	~	~	~	~
Cacá	0,17	0,09	0,11	0,07	0,08	0,06	0,24	0,11	0,27	0,12	0,19	0,12	0,29	0,09
Chuchu	0,14	0,10	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vicky	0,13	0,10	0,09	0,13	0,18	0,12	0,06	0,13	0,14	0,15	0,21	0,14	0,20	0,11
Amora	0,12	0,08	0,14	0,07	0,08	0,07	0,12	0,07	0,12	0,05	0,17	0,05	0,22	0,05
Jabá	0,07	0,09	0,07	0,06	0	0,03	0,11	0,02	0,12	0,04	0,09	0,06	0,08	0,02
Flufi	0,08	0,09	0,15	0,1	0,16	0,1	0,15	0,12	0,18	0,14	0,16	0,12	0,14	0,10
Cacau	0,19	0,08	0,14	0,07	0,19	0,12	~	~	~	~	~	~	~	~
Vlad	0,12	0,08	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Alice	~	~	0,13	0,12	0,17	0,11	0,12	0,06	0,15	0,09	0,14	0,07	0,22	0,04
Fritz	~	~	~	~	0,12	0,14	0,23	0,08	0,19	0,13	0,16	0,09	0,14	0,10
Cuca	~	~	~	~	0,2	0,11	0,19	0,1	0,23	0,12	0,2	0,11	0,22	0,10
Fleur	~	~	~	~	~	~	0,1	0,1	0,14	0,14	0,17	0,12	0,19	0,10
Click	~	~	~	~	~	~	~	~	0,2	0,11	0,22	0,15	~	~
Acácio	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,14	0,15	0,19	0,12
Val	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,18	0,13	0,16	0,10
Caju	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,25	0,12
Floyd	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,17	0,12
MÉDIA	0,12	0,09	0,11	0,08	0,13	0,09	0,15	0,09	0,17	0,11	0,17	0,11	0,19	0,09

Com exceção de Jabá, de Flufi no primeiro bloco, de Fritz no Bloco 3 (o primeiro dela como juvenil), e de Acácio no Bloco 6 (seu primeiro como juvenil), todos os índices foram maiores para indivíduos aparentados, em comparação com não-parentes.

A Tabela 27 mostra as médias do índice de Jaccard dos jovens, por bloco de meses, em

relação a outros jovens, adultos e infantes.

Tabela 27: Média do índice de Jaccard dos jovens em relação a outros jovens, adultos e infantes, para cada bloco, para as relações de proximidade até 10m.

	Bloco 1			Bloco 2			Bloco 3			Bloco 4			Bloco 5			Bloco 6			Bloco 7		
	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos	Jovens	Infantes	Adultos
Angélica	0,07	0,03	0,09	0,06	0,06	0,05	0,06	0,04	0,04	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Cacá	0,15	0,07	0,11	0,09	0,09	0,06	0,07	0,06	0,05	0,12	0,19	0,12	0,14	0,22	0,12	0,12	0,17	0,11	0,14	0,17	0,13
Chuchu	0,16	0,03	0,11	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vicky	0,14	0,06	0,11	0,12	0,13	0,12	0,12	0,13	0,13	0,15	0,14	0,09	0,16	0,19	0,12	0,19	0,16	0,11	0,15	0,16	0,1
Amora	0,11	0,04	0,09	0,07	0,09	0,08	0,07	0,07	0,07	0,08	0,07	0,08	0,07	0,06	0,07	0,06	0,04	0,08	0,08	0,10	0,09
Jabá	0,12	0,03	0,1	0,06	0,05	0,06	0,04	0,01	0,02	0,03	0,01	0,04	0,06	0,02	0,05	0,08	0,04	0,06	0,02	0,01	0,04
Flufi	0,14	0,05	0,09	0,11	0,11	0,1	0,1	0,12	0,1	0,14	0,14	0,09	0,15	0,21	0,11	0,15	0,13	0,1	0,14	0,10	0,08
Cacau	0,13	0,07	0,11	0,1	0,09	0,07	0,15	0,13	0,12	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Vlad	0,13	0,04	0,09	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~
Alice	~	~	~	0,13	0,12	0,11	0,13	0,12	0,1	0,08	0,06	0,07	0,1	0,1	0,1	0,11	0,07	0,06	0,07	0,10	0,08
Fritz	~	~	~	~	~	~	0,14	0,15	0,13	0,11	0,16	0,07	0,15	0,22	0,11	0,14	0,07	0,07	0,14	0,10	0,1
Cuca	~	~	~	~	~	~	0,12	0,16	0,12	0,12	0,16	0,09	0,15	0,23	0,1	0,14	0,16	0,1	0,14	0,16	0,11
Fleur	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,12	0,12	0,07	0,16	0,16	0,11	0,18	0,12	0,09	0,15	0,11	0,09
Click	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,12	0,16	0,09	0,2	0,17	0,11	~	~	~
Acácio	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,18	0,17	0,12	0,14	0,18	0,12
Val	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,19	0,13	0,09	0,14	0,13	0,09
Caju	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,16	0,19	0,13
Floyd	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	~	0,16	0,16	0,11
MÉDIA	0,13	0,05	0,1	0,09	0,09	0,08	0,1	0,1	0,09	0,11	0,12	0,08	0,13	0,16	0,1	0,14	0,12	0,09	0,12	0,13	0,1

Angélica apresentou índice maior em relação a adultos no Bloco 1, mas no Bloco 2 foi maior em relação a jovens e infantes e, no Bloco 3, em relação a jovens.

Quase todos os jovens tiveram índices maiores em relação a outros jovens, na maioria dos blocos - exceto Cuca, Click, Val e Caju, mais próximos a infantes em todos os blocos; Acácio, mais próximo a jovens no Bloco 6 e a infantes no Bloco 7; e Fritz, que ficou mais próximo a infantes nos blocos 3, 4 e 5 e a jovens nos blocos 6 e 7. As médias em relação a adultos foram as menores.

4.3.3 Catação

Entre o mês de junho de 2007 e maio de 2010, foram registradas 806 interações de catação entre os membros do grupo estudado, cuja distribuição nos blocos de meses pode ser observada na Tabela 28.

Tabela 28: Número de episódios de catação observados por bloco de meses e taxa de episódios por hora de observação

Bloco	Número de episódios	Horas de observação	Episódios por hora
1	100	~	~
2	99	76h35	1,29
3	88	57h35	1,53
4	104	62h40	1,66
5	183	71h50	2,55
6	82	36h40	2,24
7	150	70h50	2,12
Total	806	376h10	2,14

Não houve diferenças significativas entre os sexos quanto a receber catação, segundo a análise ANOVA, porém verificou-se diferença quanto a efetuar catação ($F=5,426$; $p=0,007$; $gl=51$): as fêmeas realizam catação em outros indivíduos significativamente mais do que os machos.

Com relação às categorias etárias, houve diferenças significativas tanto em relação ao agente ($F=11,281$; $p=0,000$; $gl=51$) quanto ao receptor ($F=9,378$; $p=0,000$; $gl=51$). Adultos foram agentes com maior frequência que jovens ($p=0,002$) e infantes ($p=0,000$), e receptores com maior frequência que jovens ($p=0,001$) e infantes ($p=0,002$), também. Jovens e infantes não diferiram (Figura 51).

Figura 51: Proporção do total de episódios de catação em que as diferentes classes sexo-etárias participaram como agentes e como receptores

Convém explicar que apenas um episódio de catação realizada por um infante foi observado: o infante Frapê começou a fazer catação em um macho adulto (Medeiros) simultaneamente a sua irmã juvenil, que já realizava o comportamento há alguns minutos.

Cisca foi a catadora mais frequente, com 147 observações. O segundo maior catador foi Física (98 episódios), e empatados em terceiro lugar estão Davi e Claudia (71). Davi foi o indivíduo catado com maior frequência: 94 episódios. Cisca, em segundo lugar, recebeu catação em 65 episódios. Em terceiro lugar esteve seu filho, Caju, com 40.

Com relação aos parceiros de catação, os jovens realizaram catação em adultos em 50,36% dos episódios, jovens em 23,36% e infantes em 26,28%. Eles recebem catação, principalmente, de parentes próximos de sua matrilinea (mãe, avó ou um irmão mais velho), e realizaram catação em parentes próximos (mãe ou irmãos mais novos) em metade dos episódios observados (Figura 52).

Quem faz catação nos jovens

Quem recebe catação dos jovens

Figura 52: Proporção dos parceiros de catação dos jovens por relação de parentesco; agentes (à esquerda) e receptores (à direita)

As relações de catação de cada um dos jovens do grupo, por bloco de meses, podem ser vistas no Apêndice A. As relações foram obtidas a partir das Árvores Orientadas de Caminhos mais Curtos. Nas árvores, observa-se que nenhum jovem apresentou relações de catação apenas com indivíduos não aparentados. O único jovem cuja mãe não apareceu como catadora é Fleur. Com 8 exceções (Cacá no Bloco 3, Fleur nos blocos 4, 5 e 6, Fritz no Bloco 6, Jabá no Bloco 5, Val no Bloco 6 e Vicky no Bloco 4), em todos os blocos houve ao menos um parente do sexo feminino (mãe, irmã, tia ou avó) como parceiro de catação.

No Bloco 7, após a morte de Filó, sua mãe Física e sua irmã Frida apareceram como catadoras de Floyd (que era infante até então) e fazendo e recebendo catação de Flufi (ambas já haviam aparecido, antes, como catadoras dele). Física também fez e recebeu catação de

Fleur, o que não havia sido observado antes.

As fêmeas jovens apresentaram um número maior de parceiros de catação em comparação com os machos jovens (Tabela 30). A média do número de parceiros das fêmeas é de 8,89 indivíduos, enquanto os machos apresentaram a média de 4,88. Podemos notar que todos os jovens machos têm um número de catadores maior ou igual ao número de receptores. Das 9 jovens fêmeas, 6 apresentaram um número de receptores maior que o de catadores e três apresentaram um número menor. Angélica, a jovem mais velha, teve o maior número de parceiros, mesmo considerando-se apenas o período anterior à sua primeira concepção. O segundo maior número de parceiros foi o de Cacá, filha da fêmea dominante Cisca. Dentre os indivíduos que foram jovens durante todo o período de estudo (Amora, Cacá, Jabá, Vicky e Flufi), Jabá apresentou o menor número de parceiros, e Amora o segundo menor número.

Tabela 30: Número de parceiros de catação dos jovens

	Indivíduos	Parceiros	Catadores	Receptores
Fêmeas	Alice	8	4	6
	Amora	7	5	6
	Cacá	13	6	10
	Cuca	8	6	3
	Fleur	10	8	4
	Fritz	11	5	9
	Jabá	5	3	4
	Val	3	2	1
	Angélica (jovem)	15	6	13
	Angélica (adulta)	10	6	9
	Angélica (total)	19	9	16
Machos	Acácio	6	4	3
	Cacau	2	2	0
	Caju	3	2	1
	Chuchu	1	1	1
	Click	3	2	2
	Floyd	2	2	0
	Flufi	10	7	6
	Vicky	12	11	5
	Vlad	1	1	0

Segundo o teste de correlação de Pearson, o número de parceiros de catação de cada indivíduo jovem não refletiu o número de parceiros potenciais segundo o tamanho das matrilineas ($r = 0,058$; $p = 0,819$; $n = 18$). A Tabela 31 mostra o número de parentes pela linhagem materna dos jovens (mãe, avó, tias e irmãos) e o número de parceiros de catação de cada jovem. Os infantes Juli e Jambo não foram considerados.

Tabela 31: Número de parentes pela mesma matrilinea presentes durante o período juvenil e número de parceiros de catação de cada indivíduo

Indivíduos	Parceiros de catação	Número de parentes
Alice	8	5
Amora	7	5
Cacá	13	10
Cuca	8	10
Fleur	10	6
Fritz	11	5
Jabá	5	2
Val	3	4
Angélica (J)	15	4
Acácio	6	5
Cacau	2	9
Caju	3	8
Chuchu	1	8
Click	3	5
Floyd	2	5
Flufi	10	6
Vicky	12	6
Vlad	1	4

O teste foi repetido apenas com indivíduos que eram jovens em três blocos ou mais de observação (Tabela 32), e continuou não havendo correlação significativa.

Um problema para a comparação do número de parceiros de catação entre machos e fêmeas é que a maioria dos indivíduos que foram jovens durante três ou mais blocos de meses era fêmea (8 fêmeas, de um total de 11 indivíduos, Tabela 32), enquanto 6 dos 7 que foram jovens por apenas um ou dois blocos foram machos (Tabela 33). Jovens observados só por um ou dois blocos tiveram um número relativamente mais baixo de parceiros, o que pode ser a causa da diferença no número de parceiros entre machos e fêmeas.

Tabela 32: Número de parentes pela mesma matrilinea presentes durante o período juvenil e número de parceiros de catação, dos indivíduos classificados como jovens por três blocos ou mais

Indivíduos	Número de parentes	Parceiros de catação	Catadores	Receptores
Alice	5	8	4	6
Amora	5	7	5	6
Cacá	10	13	6	10
Cuca	10	8	6	3
Fleur	6	10	8	4
Fritz	5	11	5	9
Jabá	2	5	3	4
Angélica (J)	4	15	6	13
Cacau	9	2	2	0
Flufi	6	10	7	6
Vicky	6	12	11	5

Tabela 33: Número de parentes pela mesma matrilinea presentes durante o período juvenil e número de parceiros de catação, dos indivíduos classificados como jovens por apenas um ou dois blocos

Indivíduos	Número de parentes	Parceiros de catação	Catadores	Receptores
Val	4	3	2	1
Acácio	5	6	4	3
Caju	8	3	2	1
Chuchu	8	1	1	1
Click	5	3	2	2
Floyd	5	2	2	0
Vlad	4	1	1	0

Dividindo o número de parceiros de catação pelo número de blocos de observação de cada indivíduo (Tabela 34), a diferença entre machos e fêmeas diminui. A média das fêmeas passa a ser de 1,83 parceiro de catação por bloco, e a dos machos, 1,79. Angélica continua sendo o indivíduo com o maior número de parceiros. O macho Acácio, classificado como jovem apenas nos blocos 6 e 7, e o macho Caju, jovem apenas no Bloco 7, passam a ocupar o segundo lugar. O macho Cacau e o provável macho Vlad (que não foi contado na média dos machos) foram os únicos que tiveram menos parceiros de catação do que Jabá; nenhum deles realizou catação em nenhum indivíduo.

Tabela 34: Média de parceiros de catação dos jovens por bloco

	Indivíduos	Média Parceiros por bloco	Média Catadores por bloco	Média Receptores por bloco
Fêmeas	Alice	1,33	0,67	1
	Amora	1	0,71	0,86
	Cacá	1,86	0,86	1,43
	Cuca	1,6	1,2	0,6
	Fleur	2,5	2	1
	Fritz	2,2	1	1,8
	Jabá	0,71	0,43	0,57
	Val	1,5	1	0,5
	Angélica (J)	3,75	1,5	3,25
Machos	Acácio	3	2	1,5
	Cacau	0,67	0,67	0
	Caju	3	2	1
	Chuchu	1	1	1
	Click	1,5	1	1
	Floyd	2	2	0
	Flufi	1,43	1	0,86
	Vicky	1,71	1,57	0,71
	Vlad	0,5	0,5	0

Nem todos os indivíduos com menor número de blocos de observação apresentou um número menor de parceiros que indivíduos observados por mais tempo. Angélica, por

exemplo, permaneceu entre os jovens por 4 dos 7 blocos de observação e apresentou o triplo do número de parceiros de catação que Jabá, que foi juvenil durante todo o tempo de coleta. As relações de catação de ambas no Bloco 4 podem ser vistas nas Figuras 53 e 54.

Figura 53: Relações de catação de Angélica no Bloco 4

Figura 54: Relações de catação de Jabá no Bloco 4

4.4 Análise mês a mês do desenvolvimento dos jovens

Em função do N muito variável de sujeitos a cada mês, não foram feitas análises estatísticas para evidenciar se há blocos de desenvolvimento, apenas uma descrição qualitativa do desenvolvimento. O comportamento dos jovens, de 12 a 48 meses de idade, foi organizado em gráficos com a taxa de ocorrência do comportamento por mês de idade. Os gráficos podem ser vistos nos Apêndices B a F.

As taxas de envolvimento dos jovens em interações agonísticas (número de episódios de agonismo observados a cada mês em função do tempo de observação do grupo) estão no Apêndice B. Primeiramente, foi feito um gráfico incluindo brigas, ameaças, coalizões e deslocamentos, para os episódios em que cada jovem foi o agente (Figura 55), e outro para os episódios em que foi o receptor (Figura 56). Observando a linha da média, vemos uma tendência a aumentar a participação como agente ao longo do desenvolvimento. A participação como receptor se mantém mais constante, com uma leve tendência a aumentar.

Foi feito um outro gráfico com a participação no papel de receptor excluindo os episódios em que houve apenas deslocamentos (Figura 57), a fim de verificar se os jovens passam a ser menos ameaçados à medida que crescem. A tendência a aumentar é menos pronunciada; a regressão linear da média fica praticamente horizontal. Mas há um *outlier*, o jovem macho Vicky, que é a maior vítima de agonismo (e também é um agressor frequente). Removendo-o da análise, surge uma clara tendência à diminuição da participação em episódios agonísticos no papel da vítima (Figura 58).

Os gráficos mostrando o envolvimento dos jovens em interações de catação (número de episódios de catação observados a cada mês em função do tempo de observação do grupo) estão no Apêndice C. A participação no papel de catador, praticamente não realizado por

infantes, é baixa no início da juventude e tende a aumentar ao longo do desenvolvimento (Figura 59). Já a participação como receptor tende a diminuir, segundo a regressão linear da média (Figura 60). Os indivíduos mais jovens entre os juvenis apresentam as maiores taxas para receber catação; a partir do terceiro ano de idade (24 meses), elas parecem se estabilizar, e os maiores valores correspondem a pouco mais da metade dos maiores valores apresentados no segundo ano de vida (12 a 24 meses).

Foram feitos gráficos mês a mês, também, para os comportamentos que apresentaram diferenças significativas entre as categorias etárias na análise GLM. O baixo N de observações de cada comportamento por mês por indivíduo fez com que a linha do gráfico variasse muito, indo de zero a um de um mês para o outro. Porém, a linha da média e a regressão linear ainda apontam tendências interessantes.

O Apêndice D corresponde aos gráficos de comportamentos que apresentaram diferença significativa entre categorias etárias na análise GLM do orçamento de atividades (forragear, brincar, descanso, locomoção e vigiar). Os valores representam a proporção de observações de cada comportamento, em cada mês, em relação ao total de observações focais do indivíduo naquele mês.

O comportamento de brincar (Figura 61), mais comum entre os infantes, diminui ao longo do tempo, embora alguns indivíduos (como o macho Flufi) continuem apresentando o comportamento com frequência. Já o comportamento de vigiar/observar, mais comum em adultos, aumenta ao longo do desenvolvimento (Figura 62). O deslocamento se mantém constante, embora pareça diminuir no quarto ano de vida (36 a 48 meses), se observarmos a média e os valores mais altos exibidos pelos indivíduos (Figura 63). Descansar, comportamento com baixa frequência de modo geral, mas que apresenta picos em que os indivíduos só foram observados descansando, por conta do baixo N de observações, também parece diminuir no quarto ano (Figura 64). O comportamento de forragear, que é mais exibido por jovens do que por adultos e infantes, parece aumentar ao longo do tempo (Figura 65). Observando a média, entretanto, a impressão é de que a frequência do comportamento, mais baixa nos primeiros meses, aumenta a princípio, e depois volta a diminuir a partir do 42º mês.

Os gráficos de comportamentos realizados durante o forrageamento estão no Apêndice E. Os valores representam a proporção de observações de cada comportamento, em cada mês, em relação ao total de observações focais do mês nas quais o indivíduo forrageava.

Ao contrário do que seria esperado segundo as análises GLM, que mostraram que infantes são a categoria etária que menos ingere alimento proporcionalmente ao tempo gasto em forrageamento, o comportamento de ingerir parece diminuir ao longo da juventude (Figura

66). Observando a média, vemos que ele diminui no quarto ano, mais precisamente a partir do 40º mês, e os indivíduos apresentam menos extremos (1, que indica que em todas as observações de forrageamento o indivíduo estava ingerindo, e 0, nenhuma).

O comportamento de morder, mais frequente em infantes, diminui ao longo do período juvenil (Figura 67). Já o comportamento de examinar visualmente, à procura de frutos, invertebrados ou outro alimento, parece aumentar (Figura 68).

No Apêndice F estão os gráficos com os alimentos ingeridos ou explorados (em relação ao total de observações focais nas quais o indivíduo forrageava).

O forrageamento por invertebrados, mais realizado por adultos segundo a análise GLM, aumenta ao longo do tempo (Figura 69). Já a proporção de frutos do ambiente diminui (Figura 70), enquanto a de frutos provisionados se mantém estável (Figura 71). Folha, item mais explorado pelos infantes, teve uma ocorrência muito baixa entre os jovens, e tende a diminuir (Figura 72). Já galho, também mais explorado por infantes, teve uma ocorrência maior, mas também tende a diminuir (Figura 73).

Devido ao N muito reduzido, não foi feita uma análise mês a mês dos alimentos ingeridos.

5. Discussão

5.1 Mesmo com o provisionamento, há diferenças no comportamento alimentar de jovens e adultos? Em caso afirmativo, que fatores estão por trás dessas diferenças?

5.3.1 Diferenças encontradas no forrageamento

Em concordância com o descrito na literatura (Janson e van Schaik, 1993; Fragaszy e Boinski, 1995; Agostini e Visalberghi, 2005; Verderane, 2005; Santos, 2009; Verderane, 2010), os jovens dedicaram uma maior proporção do orçamento de atividades ao forrageamento do que adultos e infantes. Este resultado é uma evidência a favor da hipótese de que os jovens são menos eficientes no forrageamento do que os adultos, mas também pode ser efeito de uma maior demanda energética ou de um menor acesso a fontes alimentares de qualidade devido à competição intra-grupo.

Embora não tenha havido itens alimentares explorados apenas por adultos, houve variação na dieta de acordo com a idade. Apesar da diferença ser pequena, jovens dedicam mais tempo ao forrageamento por frutos do que por invertebrados, ao contrário dos adultos.

Do total de tempo gasto pelos adultos em forrageamento, 26% foram dedicados a invertebrados, 23% a frutos e 17% a milho. Já o forrageamento dos jovens consistiu em 25% dedicado a frutos, 22% a invertebrados e 17% a milho.

Houve poucas diferenças significativas entre as categorias etárias quanto aos itens ingeridos, provavelmente devido ao N reduzido de observações de ingestão de cada item. Todas as categorias etárias ingeriram menos invertebrados do que frutos, o que pode ter como causas tanto o fato de o forrageamento por invertebrados resultar em menos alimento ingerido por tempo de forrageamento quanto um desvio de observação: apenas quando o observador tinha certeza da ingestão o comportamento foi registrado, e é mais fácil observar se houve ingestão de frutos do que de invertebrados. A proporção de frutos na dieta dos jovens é maior que na dieta dos adultos, e a diferença é maior na ingestão do que no tempo gasto em forrageamento.

Em relação à proporção de alimentos provisionados na dieta, todas as categorias etárias parecem comer mais alimento provisionado (ao contrário do que ocorreu ao analisar a procedência de todos os itens explorados no forrageamento), e em proporções semelhantes. Talvez, em parte, isso se deva à maior dificuldade, ao observar o forrageamento por itens do ambiente, de verificar se o indivíduo conseguiu ingerir o alimento. Porém, de fato o alimento

aprovisionado não necessita de muita manipulação e é mais fácil de ingerir, de modo que resulta em maiores taxas de ingestão por tempo de forrageamento.

A proporção de alimentos provisionados no tempo de forrageamento aumenta com a idade, de um quarto do tempo de forrageamento dos infantes para um terço do forrageamento dos jovens, chegando a quase metade do tempo gasto em forrageamento pelos adultos. Este fenômeno se deve principalmente ao forte efeito dos itens “Folha” e “Galho”, que juntos somam 40% dos itens explorados pelos infantes, mas não são ingeridos. Infantes exploraram folhas e galhos com frequência muito maior, e também morderam e mastigaram (sem ingerir) mais. Nesta categoria etária, em que os indivíduos ainda recebem leite materno e não dependem tanto dos alimentos que obtêm para sua sobrevivência, o forrageamento confunde-se com comportamento exploratório. Além disso, uma possível motivação para morder objetos seria diminuir o incômodo gerado pelo nascimento dos dentes, na fase infantil (Resende, com. pessoal).

Pode haver, também, efeito de uma monopolização dos alimentos provisionados – concentrados e monopolizáveis, em contraste com os alimentos do ambiente – pelos adultos. Embora a diferença não seja significativa, adultos dedicaram mais tempo ao forrageamento por frutos provisionados do que os jovens, que por sua vez consumiram mais frutos do ambiente do que os adultos. Além disso, alimentos provisionados mais raros, como ovo ou batata, cedidos pelos tratadores, ou comida industrializada (sanduíches, biscoitos e salgadinhos) dos visitantes do Parque, foram consumidos, principalmente, pelos adultos. É muito provável que, por haver grande competição por esses itens, os indivíduos dominantes os monopolizem.

No estudo de Santos (2009) com uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus nigritus*), os jovens consumiram mais invertebrados e menos frutos do que os adultos. A diferença em relação aos resultados do presente trabalho pode ser atribuída à abundância de alimentos observada no PET, que permitiria aos jovens ter acesso a fontes de alimento de mais fácil obtenção, enquanto nas áreas com populações selvagens árvores frutíferas são um recurso monopolizável, e os jovens teriam de buscar fontes alternativas de alimento. A população estudada por Santos habita uma área pobre em frutos, onde a maior parte da dieta consiste em alimentos com baixo valor nutricional, como a base foliar de bromélias (ver também Nakai, 2007; Izar *et al.*, 2011).

Ainda que a dieta dos jovens tenha diferido entre essas duas populações, a aqui estudada e a estudada por Santos (2010), em ambas os adultos dedicam-se mais aos itens alimentares monopolizáveis que os jovens, sugerindo que a dieta dos jovens pode ser afetada pela

competição intragrupo por alimento.

Embora as diferenças não tenham sido significativas, comparando a proporção dos itens no forrageamento de machos e fêmeas, as fêmeas dedicam mais tempo a frutos e a invertebrados, porém a diferença desaparece ao considerar apenas os alimentos ingeridos. A semelhança na dieta de indivíduos de ambos os sexos encontrada no PET difere do relatado para populações selvagens de *Cebus* e *Sapajus* (Fragaszy e Boinsky, 1995; Agostini e Visalberghi, 2005; Gunst *et al.*, 2008; Verderane, 2010). No entanto, muitos dos trabalhos citados consideraram o tempo gasto no forrageamento, sem atentar para o que os indivíduos, de fato, estavam ingerindo. As diferenças encontradas foram atribuídas a demandas nutricionais diferentes entre os sexos, em função dos maiores custos reprodutivos das fêmeas (Wrangham, 1980; Sterck *et al.*, 1997), ou a uma menor eficiência das fêmeas devido à diferença de tamanho corporal (Fragaszy e Boinsky, 1995). Os resultados encontrados no PET parecem favorecer a segunda hipótese. Contudo, Fragaszy e Boinsky (1995) apontam que as similaridades no forrageamento de adultos e jovens do mesmo sexo, que elas encontraram em seu estudo com *Cebus olivaceus*, sugerem que as causas da variação não dependem de tamanho corporal ou experiência, pois estão presentes antes das diferenças em tamanho e necessidades metabólicas. Verderane (2010) lembra que é possível que fêmeas adultas e jovens dediquem mais tempo à alimentação por motivos diferentes (adultas pelo custo reprodutivo e jovens por menor eficiência e/ou aversão ao risco). De qualquer modo, quaisquer que sejam as causas das diferenças entre os sexos, elas parecem mascaradas pelas condições do PET, possivelmente devido à abundância de alimento.

5.3.2 Há evidências de aprendizagem social do forrageamento?

Os resultados apóiam parcialmente a hipótese de aprendizagem social do forrageamento (Visalberghi e Adessi, 2003). A previsão de que haveria grande sincronia de atividades entre indivíduos próximos foi confirmada. Jovens realizaram o mesmo comportamento que o macho dominante em metade das observações, o mesmo comportamento que a mãe em 58% das observações e o mesmo comportamento que o indivíduo mais próximo em 71% das observações. Excetuando os comportamentos de menor frequência, cujos valores esperados eram abaixo de 1, a sincronia de atividades com o indivíduo mais próximo foi significativa para todas as categorias comportamentais.

Em relação ao forrageamento, foi encontrada uma associação significativa para realização simultânea do comportamento em todas as análises, tanto em relação ao indivíduo mais próximo quanto em relação à mãe e ao macho dominante. Não parece, entretanto, que os

jovens sincronizem suas atividades preferencialmente com adultos, como o macho dominante ou a mãe, pois neste caso não deveria haver muitas diferenças significativas no orçamento de atividades entre as categorias etárias.

O comportamento de jovens fêmeas foi mais sincronizado com o comportamento da mãe e do macho dominante do que o de jovens machos. Isto pode ter sido resultado do maior número de observações de fêmeas jovens do que machos, devido à demografia do grupo durante o período de estudo, mas é possível que as fêmeas mantenham seu comportamento mais sincronizado com o de outros indivíduos do grupo de modo geral, em comparação com os jovens machos, que deverão emigrar. Também é possível, no entanto, que esta relação se dê pelo fato de fêmeas jovens ficarem mais próximas de Davi do que machos jovens; nas Árvores Geradoras Mínimas para contato e proximidade até 1m, os únicos jovens que apareceram ligados a Davi foram do sexo feminino.

Santos (2009) também encontrou grande sincronia de atividades entre imaturos de um grupo de *Sapajus nigrinus* e o vizinho mais próximo, porém esta sincronia era mais forte quando o macho dominante era o indivíduo mais próximo. Assim como nos resultados apresentados aqui, Santos verificou que infantes permanecem mais próximos ao macho dominante. Jovens também permaneceram próximos do macho dominante, porém a distâncias maiores – como também foi observado no presente trabalho.

Outra previsão segundo a hipótese de aprendizagem social do forrageamento era que a dieta entre as categorias etárias deveria ser semelhante, porém foram encontradas diferenças no presente estudo. Visalberghi e Addessi (2000) demonstraram que os macacos-prego, em cativeiro, apresentam tendência a sincronia de atividades no ato de comer, mas não comem necessariamente os mesmos alimentos ao mesmo tempo. Embora tenha observado sincronia de atividades e de dieta, Santos também observou diferenças na dieta entre categorias etárias, de modo que a aprendizagem social não parece ser o fator determinante na estratégia alimentar dos imaturos.

5.3.3 As diferenças no forrageamento podem ser explicadas por menor força ou habilidade dos jovens?

Esta hipótese previa que os jovens dedicariam maior tempo ao forrageamento do que os adultos, o que se confirmou. Esse resultado está de acordo com o relatado em outros trabalhos. Em relação a *S. nigrinus*, Santos (2009) observou que os jovens despenderam em alimentação cerca de 20% a mais do que o tempo necessário para suprir suas demandas energéticas, com base no peso e tamanho corpóreo. O autor concluiu que os jovens foram

menos eficientes na localização e processamento de alimentos que os adultos. Fragaszy e Boinski (1995) observaram que jovens *C. olivaceus* passam mais tempo forrageando porque são menos eficientes que os adultos na busca e obtenção de alimentos. Como uma parcela significativa da dieta de *S. libidinosus* foi de alimentos que exigem alto grau de processamento antes da ingestão, Verderane (2010) afirma que as diferenças no tempo gasto em forrageamento entre jovens e adultos observadas em seu trabalho, ou pelo menos parte delas, podem ser atribuídas à eficiência.

Também era previsto que os jovens seriam mais dependentes de alimentos de fácil obtenção, no caso do PET, alimentos aprovionados e frutos. No caso do PET, esta previsão se confirmou apenas parcialmente: os jovens consumiram mais frutos do que os adultos, e uma proporção maior de frutos em relação a invertebrados, porém os itens aprovionados, que são de mais fácil obtenção que os itens não-aprovionados, corresponderam a uma menor proporção da sua dieta.

No caso de haver necessidade de aprendizagem no forrageamento, os jovens deveriam dedicar-se a atividades de forrageamento complexo, ainda que obtenham pouco alimento com este comportamento. Comparando-se a dieta de jovens e adultos no PET, os jovens ingeriram mais frutos e menos invertebrados do que os adultos. Em relação ao tempo gasto no forrageamento por invertebrados, a proporção do item na dieta dos adultos foi 4,33 vezes menor, enquanto a proporção na dieta dos jovens foi 7,33 vezes menor que no tempo gasto em forrageamento. Em relação ao número absoluto de observações focais, o número de observações em que os adultos forrageavam por invertebrados foi 8,38 vezes maior do que o número de observações de ingestão deste item, e, no caso dos jovens, o número de observações foi 16,52 vezes maior. Estes resultados mostram que, de fato, os adultos são mais proficientes no forrageamento de invertebrados do que os jovens.

Nos gráficos mês a mês, a regressão linear da frequência de “Forragear” aumenta. Isto parece contraditório com o resultado das análises comparativas entre as classes etárias, que mostraram que os jovens forrageiam mais que os adultos. Porém, observando a média, a impressão é de que a frequência do comportamento, mais baixa nos primeiros meses, aumenta a princípio, e depois volta a diminuir a partir do 42º mês. Este fenômeno dá suporte à hipótese da necessidade de aprendizagem no forrageamento. Ao término da infância, pode ser que os jovens forrageiem mais por alimentos de fácil obtenção, e que o forrageamento por itens mais difíceis de obter ou processar aumente gradualmente, embora os jovens obtenham pouco alimento com esses esforços. À medida que a proficiência no forrageamento por esses itens

aumenta, o tempo dedicado ao forrageamento pode diminuir. No trabalho de Gunst *et al.* (2008), os jovens dedicaram mais tempo que os adultos ao forrageamento por alimentos mais fáceis de obter, mas também dedicaram cada vez mais tempo ao longo do desenvolvimento ao forrageamento por larvas em talos de bambu, muito embora eles raramente obtivessem larvas com seus esforços. As autoras afirmam que, quando a aprendizagem do forrageamento for um fator crucial, o tempo para desenvolver a forma madura e eficiente de uma técnica de forrageamento complexa deve diferir do tempo de crescimento e desenvolvimento físico. Isto significa que pelo menos alguns componentes do forrageamento extrativo requerem refinamento da técnica, e esses componentes deveriam atingir a forma madura depois do corpo. Em outro trabalho, Gunst *et al.* (2010a) contam que, embora os comportamentos utilizados na detecção e extração das larvas, como cheirar e quebrar, façam parte do repertório desde a infância, a seleção de substratos adequados aos quais direcionar esses comportamentos depende da idade do indivíduo, e aumenta gradualmente de acordo com a idade e experiência. A proficiência máxima só foi atingida aos 6 anos de idade, depois de atingido o tamanho adulto. Adultos imigrantes possuíam baixa eficiência neste tipo de forrageamento, especialmente na detecção das larvas, apontando a importância da prática mesmo para os indivíduos com as capacidades físicas plenamente desenvolvidas.

Outro resultado que dá suporte a esta hipótese é a frequência de ingestão ao longo da juventude. Ao contrário do que seria esperado segundo as análises GLM, que mostraram que infantes são a categoria etária que menos ingere alimento proporcionalmente ao tempo gasto em forrageamento, o comportamento de ingerir parece diminuir ao longo da juventude. Observando a média, vemos que ele diminui no quarto ano, mais precisamente a partir do 40º mês, e os indivíduos apresentam menos extremos. Isto pode indicar que eles estão se dedicando mais a forrageamento mais difícil, que resulta em menos ingestão.

O item alimentar que mais exige em termos de força ou aprendizagem é o uso de ferramentas na quebra de coco, que já foi estudado nesta população em vários outros trabalhos (Mannu, 2002; Resende, 2004; Resende *et al.*, 2008; Ottoni e Izar, 2008; Coelho, 2009). Estes trabalhos mostram que os jovens não obtêm sucesso neste comportamento antes dos 36 meses de idade (Mannu, 2002), embora manipulem cocos e pedras desde a infância. Resende *et al.* (2008) relatam que, uma vez que os jovens começavam a bater objetos nos sítios de quebra, eles o faziam com frequência maior que os adultos, e que, mesmo quando já eram capazes de realizar a quebra, continuaram a exibir comportamentos não eficientes que não foram exibidos pelos adultos, como bater o coco contra a bigorna ou posicionar outros objetos sobre ela. Os autores afirmam que o bater é um comportamento presente no repertório precocemente,

enquanto o ato de posicionar o coco sobre a bigorna e soltá-lo consiste no maior desafio a ser superado para atingir a quebra proficiente. A habilidade para quebrar cocos utilizando ferramentas requer mais que a aquisição da sequência adequada de ações; requer também um refinamento dessas ações, o que exige anos de prática.

5.3.4 Os resultados suportam a hipótese de evitação de riscos?

De acordo com as previsões do modelo, os jovens foram as principais vítimas das interações agonísticas, e a maioria dos episódios agonísticos ocorreu em contexto de forrageamento. Isso mostra que os jovens, de fato, sofrem com a competição direta por alimentos, e outros estudos tiveram o mesmo resultado (Izar, 1994; Ferreira, 2003; Ferreira *et al.*, 2008; Santos, 2009; Verderane, 2010).

A hipótese também previa que jovens tivessem desvantagem na competição com os adultos devido a um forrageamento menos eficiente. Como já foi demonstrado, os jovens do PET dedicaram mais tempo ao forrageamento do que os adultos, o que é um indício de menor proficiência, e dentre as observações de forrageamento eles ingeriram menos do que os adultos. Além disso, os jovens dedicaram mais tempo ao forrageamento por frutos do que por invertebrados, enquanto no forrageamento dos adultos a proporção se inverte. A captura de invertebrados, particularmente quando encapsulados, requer técnicas extrativas complexas e dependentes de aprendizado, de forma que frutos são um item de mais fácil obtenção. A maior dedicação a este recurso é mais uma evidência de menor proficiência no forrageamento. Também já foi demonstrado que jovens são menos proficientes no forrageamento por invertebrados que adultos, que obtêm quase o dobro de alimento por tempo de forrageamento.

Outra previsão era que os jovens teriam menos acesso a itens concentrados do que os adultos, devido à competição, e dedicariam mais tempo de forrageamento a itens mais esparsos e menos monopolizáveis. Os resultados apontam para um efeito da competição no acesso a alimentos aprovionados, mais consumidos por adultos (e pelo macho dominante, em particular) do que por jovens. Em especial os alimentos aprovionados mais raros (categoria “outros alimentos aprovionados”) são significativamente mais consumidos pelos adultos.

Com base nas observações, o comportamento de forrageamento dos jovens no Parque Ecológico do Tietê parece apoiar fortemente a hipótese de evitação de riscos.

5.3.5 Jovens e adultos possuem diferentes demandas nutricionais?

Esta questão não pôde ser diretamente investigada no presente estudo, devido a

limitações metodológicas. Porém, os dados aqui apresentados parecem contradizer o que foi encontrado em trabalhos anteriores; Santos (2009) afirmou que os jovens necessitam de mais proteínas em sua dieta, devido ao crescimento corporal, e em seu trabalho os jovens dedicaram mais tempo ao forrageamento por invertebrados, confirmando a hipótese de diferentes demandas metabólicas.

É possível que a abundância de alimento do PET e que os diferentes alimentos provisionados (como a polenta) sejam suficientes para prover toda a proteína de que os jovens necessitam, sem que eles precisem dedicar-se mais a itens ricos nesse nutriente do que os adultos, de modo que não podemos afirmar que os jovens não têm demandas nutricionais diferentes dos adultos. O que vemos, no entanto, é que essas diferenças em potencial não parecem ser determinantes para o comportamento de forrageamento dos jovens, no grupo estudado.

5.2 Como são as relações sociais dos jovens? A idade é o principal fator determinante no desenvolvimento dessas relações?

Foi encontrado grande nepotismo nas relações hierárquicas e afiliativas dos jovens macacos-prego do PET. Os resultados indicam que a hierarquia de dominância é, de modo geral, herdada da mãe, entre as fêmeas, e dependente de idade (e, provavelmente, de tamanho corporal), entre os machos. As relações afiliativas de proximidade e catação foram fortemente dependentes da posição hierárquica e da relação de parentesco existente entre os indivíduos, de modo que o grupo apresenta grande nepotismo. Este efeito de parentesco não foi observado no trabalho de Ferreira (2003), que descreveu uma hierarquia de dominância baseada em idade e tamanho corporal e não encontrou maior proximidade ou catação entre díades aparentadas do que não aparentadas. Desde o trabalho de Ferreira (2003), o grupo tornou-se maior, desde então, e a competição intra-grupal por recursos talvez tenha tornado-se mais forte. Além disso, o tamanho das matrilineas, e com ele o número de indivíduos aparentados disponíveis para interação, aumentou.

Mudanças na demografia do grupo são uma possível explicação para os resultados diferentes em estudos com a mesma população. Strier (2009) chama a atenção para o efeito das variações demográficas no comportamento dos indivíduos, que só pode ser investigado se compararmos grupos com diferentes perfis demográficos ou após anos de estudos com grupos que sofreram alterações na demografia. Strier cita sua experiência com um grupo de muriquis do Norte (*Brachyteles hypoxanthus*), cujo número de membros passou de 23 para 89 ao longo

de 25 anos de estudo. Em relação ao que foi descrito para o mesmo grupo no passado, os indivíduos são hoje menos coesos, e novos comportamentos, como o uso frequente do solo, estão sendo observados.

Ao longo dos anos, tanto o tamanho do grupo de macacos-prego do PET quanto o número de indivíduos aparentados no grupo (que foi fundado por indivíduos não aparentados provenientes de apreensões do Ibama e da Polícia Ambiental) vieram aumentando, e os trabalhos realizados com esses indivíduos estão começando a mostrar os efeitos dessa mudança no comportamento. Em relação ao trabalho de Verderane (2005), os filhotes observados por Carminatti (2009) passaram a ficar distantes de suas mães mais cedo (no terceiro mês de idade, contra o sétimo mês no trabalho de Verderane). Carminatti atribui isso ao fato de haver mais irmãos mais velhos no período de seu trabalho, e nota que irmãos apareceram ligados nas AGMs.

5.2.1 Relações de dominância

Apesar da alta taxa de interações agonísticas, houve um grande número de indivíduos que participaram de poucas interações e de díades sem relações de dominância (maior do que o número de díades com relação de dominância). Isto sugere que o agonismo é concentrado em poucos indivíduos, e que indivíduos subordinados podem apresentar um mecanismo de evitação de conflitos (Ferreira, 2003).

A taxa de 1,2 episódios agonísticos por hora de observação é alta em comparação com outros trabalhos com o gênero *Sapajus*. Foi mais alta, embora a diferença tenha sido proporcionalmente pequena, do que o descrito por Ferreira (2003) para o mesmo grupo. A autora encontrou uma média de 0,9 episódios agonísticos por hora. Uma explicação que ela apresenta para essa alta taxa de interações agonísticas é a natureza altamente concentrada dos recursos alimentares: a maioria dos episódios foi observada durante o forrageamento por alimento provisionado. Outra explicação seria um grupo maior do que o que seria um tamanho ótimo, devido à possibilidade de emigração limitada e à pouca ou nenhuma necessidade de proteção contra predadores.

Janson (1985) descreveu uma taxa de 0,33 episódios por hora em um grupo de *Sapajus apella* de vida livre. Ele estudou um grupo pequeno, de 15 indivíduos, que vivia em uma área onde a necessidade de se proteger contra predadores possivelmente inibia níveis mais altos de agressão, como forma de manter o grupo coeso, e além disso o grupo apresentava uma hierarquia de dominância totalmente linear, um fenômeno incomum entre macacos-prego, o que contribui para baixas frequências de disputas. Izar *et al.* (2011) descrevem uma taxa de

apenas 0,15 episódios agonísticos por hora para um grupo de *Sapajus nigritus*, em um ambiente com baixa disponibilidade de frutos, em que os animais se alimentam principalmente de recursos de baixo valor nutricional, que não compensariam o custo da competição para monopolizá-los.

Verderane (2010) comparou um grupo aprovisionado e um grupo não-aprovisionado de *Sapajus libidinosus*, e encontrou uma frequência de interações agonísticas quatro vezes maior no grupo aprovisionado: 2,2 episódios por hora de observação, contra 0,6 episódios. Ela admite que a taxa pode ter sido maior no grupo aprovisionado devido ao maior tamanho do grupo, que resultaria em mais competição por recursos, mas argumenta que o fato de a maior parte das agressões no grupo aprovisionado ocorrer em função desse alimento sugere que o aprovisionamento foi responsável pela diferença, e que estudos como os de Ferreira *et al.* (2008) e Izar (1994), que relatam picos de agressão durante a distribuição de alimento aprovisionado em grupos de *Sapajus* sp em semi-liberdade, dão suporte a este argumento. Além disso, Verderane afirma que a alta taxa de disputas por sítios de quebra indica que o uso de ferramentas reforça a competição direta intra-grupo. A taxa de episódios agonísticos dos dois grupos foi maior que as registradas para populações de macacos-prego que não utilizam ferramentas (Janson, 1985: *S. apella* na Amazônia; Nakai, 2007 e Izar *et al.*, 2011: *S. nigritus* na Mata Atlântica).

Assim como no trabalho de Verderane (2010), a maioria das disputas registradas no PET ocorreu em contexto alimentar, principalmente alimento aprovisionado e acesso a bigornas, recursos mais concentrados. Este parece ser o padrão geral de primatas: recursos ricos e concentrados, sejam raros ou abundantes, resultam em competição direta (Izar, 1994; Sterck *et al.*, 1997; Izar, 2004; Ferreira, 2003, Ferreira *et al.*, 2008; Verderane, 2010). O aprovisionamento de alimento induziu muitas oportunidades de competição, podendo ser a explicação para a alta taxa de agonismo (Ferreira *et al.*, 2008; Verderane, 2010).

A fêmea dominante ocupa o segundo posto hierárquico, logo abaixo do macho dominante, Davi, e acima de todos os outros machos adultos (tendo, inclusive, dominado Davi em pelo menos uma situação, em que o ameaçou e perseguiu após ele ter ameaçado seu filhote, Caju). Isto difere dos resultados de Ferreira (2003) e Verderane (2005), em que os machos do grupo tenderam a dominar fêmeas dentro de uma mesma faixa etária. Esta relação entre machos e fêmeas, no entanto, foi observada no presente trabalho nas relações de dominância dos jovens: jovens machos foram, em média, dominantes em relação a jovens fêmeas, independentemente de idade ou da posição hierárquica de suas mães, e o macho juvenil mais dominante foi o mais velho (Vicky), se não considerarmos Chuchu, filho de

Cisca, que esteve presente no grupo apenas no primeiro bloco de meses.

Houve efeito da posição da mãe na hierarquia das fêmeas. A antiga fêmea dominante, Física, perdeu seu posto para sua filha mais velha, Cisca. A filha mais velha de Cisca, Claudia, ocupou o segundo posto na hierarquia das fêmeas, e a segunda mais velha, Cacá, foi a fêmea juvenil dominante. Isto sugere nepotismo nas relações hierárquicas, de acordo com o que foi relatado por Verderane (2005), para o mesmo grupo, e por O'Brien e Robinson (1993) para *Cebus olivaceus*.

A posição mais baixa de Física na hierarquia, em relação a trabalhos anteriores, deve-se ao fato de dominar menos indivíduos, pois ela não foi o receptor em nenhuma interação. As outras filhas de Física (Frida e Filó) não perderam posições na hierarquia junto com a mãe (ao contrário do padrão observado por Verderane em 2005), tendo, inclusive, posição mais elevada que esta. A perda de posições de Física pode ter um caráter diferente das alterações na hierarquia das fêmeas observadas nos trabalhos anteriores; enquanto as alterações anteriores na hierarquia ocorreram entre fêmeas não-aparentadas, e após um evento extraordinário (a morte de uma fêmea dominante), a última mudança na hierarquia ocorreu entre membros da mesma família, mãe e filha. Física é um dos quatro indivíduos mais velhos do grupo. Sua idade é desconhecida, mas é possível que seja bastante avançada. Um indício disto é que ela teve seu último filhote há mais de seis anos. É possível que tenha perdido posições devido à idade avançada, mas sem que outras fêmeas a desafiassem, de modo que sua filha Cisca herdou o posto de fêmea dominante.

Apesar da posição intermediária de Ana entre as fêmeas adultas, sua filha Angélica, que passou de jovem a adulta durante o período de coleta de dados, foi a mais subordinada das fêmeas adultas, ficando abaixo da juvenil Cacá. Seus três filhos jovens, Amora, Alice e Acácio, ficaram empatados na hierarquia, e houve circularidade nas relações entre eles. Angélica dominou diretamente Amora, que por sua vez dominou Alice, que dominou Acácio (obedecendo à ordem de nascimento), porém Acácio (o único macho) dominou diretamente Amora.

Os jovens ocupam postos hierárquicos inferiores aos dos adultos, em média. Jovens foram os principais receptores e, excetuando-se o macho dominante, as fêmeas foram agentes na maioria das interações agonísticas. Isto está de acordo com dados da literatura para populações selvagens, em que a maioria das agressões é direcionada de fêmeas adultas para jovens (Izar, 2004; Verderane, 2010). Uma explicação possível para isso provém da hipótese da competição local por recursos (Silk, 1983 *apud* O'Brien, 1993), segundo a qual, em grupos de fêmeas filopátricas, uma fêmea adulta pode tentar diminuir a competição por recursos para

ela e seus descendentes direcionando agressão a juvenis não aparentados. Isto está de acordo com a teoria de seleção de parentesco (Hamilton, 1964; Silk, 2002). Sob estas condições, as relações afiliativas entre adultos e juvenis devem ocorrer principalmente dentro de matrilineas (o que não foi encontrado no estudo de O'Brien, 1993).

Infantes foram vítima de agressão proporcionalmente menos em contexto alimentar do que jovens e adultos, e participaram menos de interações agonísticas de modo geral, o que mostra que são mais tolerados.

No desenvolvimento mês a mês, verifica-se uma tendência à diminuição da participação em episódios agonísticos no papel da vítima. Isto é uma evidência a favor da tese de que os jovens subordinados aprendem a evitar conflitos. O'Brien e Robinson (1993) verificaram uma correspondência entre baixa posição hierárquica e declínio no envolvimento em interações agonísticas ao longo do desenvolvimento em *Cebus olivaceus*, o que indica que, no período juvenil, as fêmeas aprendem a evitar agressões. Porém, também é possível que eles se tornem mais dominantes ao longo do tempo; a participação dos jovens em episódios agonísticos no papel de agente aumentou ao longo do tempo.

O jovem macho Vicky apresentou o maior índice de participação em episódios agonísticos entre os jovens, e ele foi tanto o jovem que mais foi agente quanto o que mais foi receptor dessas interações. Ele era o macho mais velho entre os jovens, excluindo Chuchu que emigrou ao final do primeiro bloco de observações. Talvez seu alto índice de participações em interações agonísticas tenha a ver com o fato de que irá emigrar em breve, o que só poderá ser confirmado posteriormente. No entanto, não foi observado nenhum episódio em que Chuchu foi ameaçado, mas isso talvez tenha relação com o fato de ser filho da fêmea dominante.

O número de coalizões observado foi muito baixo, e a fêmea dominante e seus parentes próximos estavam envolvidos em cerca de 70% deles. Isto indica que a formação de coalizões pode ter grande influência na manutenção da posição hierárquica dos membros desta matrilinea.

O'Brien e Robinson (1993), em *C. olivaceus*, verificaram que a fêmea alfa foi quem mais formou coalizões com juvenis, e deu apoio preferencialmente a jovens aparentadas e de alta posição hierárquica. Outras fêmeas adultas raramente formaram coalizões com suas filhas (eles observaram apenas relações entre fêmeas). Eu encontrei um resultado diferente: as coalizões mais frequentes foram entre parentes, e Cisca apoiou apenas seus filhos. Já Física apoiou outros jovens não aparentados – Alice e Vicky.

No trabalho de Ferreira *et al.* (2008), com este mesmo grupo, não foi encontrado nepotismo nas coalizões. Mas ela também não havia verificado nepotismo nas relações

hierárquicas. As mudanças na demografia do grupo desde então, com aumento no tamanho do grupo e no número de indivíduos aparentados, parecem ser a explicação para as diferenças encontradas.

A alta participação de jovens machos e a baixa participação das jovens fêmeas, apesar de haver mais tempo de observação de fêmeas juvenis do que de machos juvenis, não era esperada. Em uma espécie com filopatria de fêmeas, seria esperado o contrário: uma vez que os machos emigram, fêmeas deveriam investir mais em associações (Strier, 1993).

Outro fato curioso foi que, em quase todos os casos, os jovens apoiaram parentes, mas os apoiadores foram mais variados (metade era parente e metade não). Uma possível explicação seria o altruísmo recíproco (Trivers, 1971), e os indivíduos poderiam formar alianças com os jovens esperando que, futuramente, eles retribuam o favor.

O baixo número de coalizões e a alta participação de indivíduos dominantes também apóia a hipótese de evitação de conflitos pelos indivíduos subordinados.

5.2.2 Proximidades

As relações de proximidade dos jovens não diferem muito das dos adultos, porém há grandes diferenças em relação aos infantes.

Os infantes e os adultos dominantes foram os indivíduos mais “populares”, com maiores índices de Jaccard e GVs. Este resultado está de acordo com o relatado na literatura (por exemplo, Janson, 1990; Izar, 1994; Ferreira, 2003). Os maiores índices de proximidade dos indivíduos dominantes são interpretados como sendo causados pela atração exercida pelos indivíduos dominantes, que possuem maior acesso a recursos e são parceiros atraentes para a formação de coalizões, e ao mesmo tempo por um mecanismo de evitação de agressão por menor proximidade a outros indivíduos por parte dos indivíduos subordinados (Janson, 1990; O'Brien e Robinson, 1993, 1991; Ferreira, 2003).

Nas relações mais próximas (contato e até 1m), o macho dominante Davi liga-se com maior frequência a indivíduos de posição hierárquica relativamente alta (embora não necessariamente os mais dominantes) e, ocasionalmente, infantes. Isto indica que pode haver baixa tolerância à proximidade espacial de indivíduos subordinados, que mantêm-se afastados dos dominantes para evitar agressões (Janson, 1990; O'Brien e Robinson, 1993). Exceto pelas jovens fêmeas Alice e Cacá, Davi não se liga a jovens, em proximidades até 1m.

O trabalho de Ferreira (2003) com o mesmo grupo também mostrou seletividade nas menores proximidades, com maior tolerância a jovens fêmeas do que a jovens machos. Como a espécie tem fêmeas filopátricas, é esperado que as fêmeas tenham mais a ganhar em

construir uma rede afiliativa (Strier, 1993).

Os jovens apresentam índice de Jaccard baixo para contato e 1m, mas, para 10m, seus índices são, em média, maiores que os índices dos indivíduos adultos (excetuando-se os dominantes). Isto, junto com o fato de que jovens não aparecem ligados ao macho dominante a menores proximidades mas aparecem nas Árvores de proximidade até 10m, indica que os jovens permanecem próximos a outros indivíduos, porém são pouco tolerados a curtas distâncias.

Em geral, as Árvores mostraram os jovens muito próximos à sua mãe e irmãos, e, com menor frequência, a outros jovens não aparentados. Grupos de jovens próximos uns aos outros foram mais comuns nas Árvores de menores distâncias – contato e até 1m. Isto indica que estas árvores refletem indivíduos que interagem entre si com frequência, provavelmente parceiros de brincadeiras. No estudo de Resende (2004b) sobre as relações de brincadeira dos jovens, realizado com o mesmo grupo do presente trabalho, as relações de proximidade dos jovens machos foram iguais às suas relações de brincadeira. As jovens fêmeas não formaram subgrupos.

Para distâncias maiores (até 10m), embora ainda houvesse associações fortes entre jovens não aparentados do mesmo sexo, não houve a formação de grandes grupos de jovens. Este resultado difere dos trabalhos de Izar (1994) com outro grupo em semi-liberdade e de Ferreira (2003) e Resende (2004b), com o mesmo grupo do presente estudo, que encontraram agrupamentos de jovens. Porém, no estudo de Carminatti (2009), também realizado com este grupo, indivíduos da mesma família apareceram ligados entre si, formando “pequenos agrupamentos familiares”, e não houve a formação de grandes grupos de jovens.

Entretanto, no presente trabalho os jovens apresentaram índices de Jaccard maiores em relação a outros jovens do que a adultos ou infantes nas relações de proximidade até 10m. Esses resultados indicam que, mesmo que não apareçam grupos de jovens nas AGMs, eles ficam mais próximos entre si do que a indivíduos de outras categorias etárias. As Árvores mostram apenas as relações mais fortes, então, um jovem pode estar frequentemente próximo a outros jovens mas, caso apresente uma relação mais forte (por exemplo, com sua mãe ou um irmão mais novo), a proximidade com outros jovens será mascarada.

O GV é um índice de popularidade. Quanto maior o GV de um indivíduo, mais parceiros o têm como sua relação mais forte de proximidade; ele é o foco desses indivíduos. Já o índice de Jaccard é um índice de relações consistentes; quanto maior o índice de Jaccard de uma díade, mais frequentes são as associações entre esses dois indivíduos. Cada indivíduo pode ter relações fortes com um ou vários outros macacos.

Portanto, para contato e 1 metro, jovens foram menos populares (GV menor) que infantes e adultos dominantes, e só foram mais populares que machos adultos periféricos. Em geral, jovens e adultos têm relações com a mesma intensidade, apenas infantes têm relações mais intensas de contato e 1 metro (segundo as médias do índice de Jaccard). Essas diferenças dos jovens não são tão fortes a 10 metros; o GV deles passa a ser quase o mesmo dos infantes e as diferenças de Jaccard entre as classes etárias diminuem. Isto é esperado, pois os infantes diferem mesmo nas relações íntimas de contato e 1 metro, devido à relação com cuidadores, principalmente a mãe.

O jovem macho Vicky, o mais velho e mais dominante entre os jovens, manteve-se mais próximo a outros jovens do que a indivíduos aparentados. Ele ficou próximo a seus irmãos infantes Vito (cujo sexo não foi identificado) e Vodka (macho), mas não à irmã Val. Ele associou-se com grande frequência a outro jovem macho, Flufi, ao longo de todo o período de estudo. Nas AGMs de até 10m, os jovens aparecem ligados principalmente a outros jovens do mesmo sexo.

É possível que os machos jovens mantenham relações próximas com outros machos jovens e emigrem juntos, o que deve reduzir riscos de predação ou competição. No primeiro bloco, três machos que emigraram na mesma época (os adultos Zê e Xis e o jovem Chuchu) aparecem próximos entre si.

O macho dominante também manteve relações fortes de proximidade com outros machos: Suspeito, o segundo na hierarquia de machos, e Medeiros, com uma posição intermediária na hierarquia. Ambos estão entre os indivíduos mais velhos do grupo. Izar (1994) também encontrou relações de proximidade (e de catação) fortes entre machos adultos, que atribuiu a um contexto de alianças. No presente estudo, Davi formou coalizão com outro macho adulto em apenas um episódio, o que vai contra esta hipótese; porém, os machos adultos parecem ser os principais envolvidos nos conflitos entre grupos (obs. pessoal).

As duas díades de fêmeas jovens aparentadas presentes no grupo (Cacá e Cuca e Amora e Alice) aparecem ligadas com frequência. Aparentemente, as fêmeas investem mais nas relações afiliativas com parentes próximos do que os machos, porém não houve díades aparentadas de machos jovens que permitissem comparação (exceto por Chuchu e Cacau no Bloco 1 e Flufi e Floyd no Bloco 7, que não aparecem ligados).

Física aparece ligada ao macho dominante e teve altos índices de proximidade nos primeiros blocos, e ao longo do período de estudo foi tornando-se mais periférica. No Bloco 7, após a morte de Filó, Física aparece ligada a filhos dela, o que não acontecia antes.

Janete e seus filhos (a jovem Jabá e os infantes Juli e Jambo, que viveram pouco tempo)

têm os menores índices de proximidade do grupo. Janete é um caso particular; ela muitas vezes não se desloca junto com o grupo, permanecendo isolada por dias ou mesmo semanas. Sua filha Jabá algumas vezes permanece com ela, e outras vezes fica com o grupo. Janete também é a única fêmea adulta que não apresenta comportamento de corte direcionado ao macho dominante durante o cio. Talvez isto ocorra por eles serem aparentados, como forma de evitação de incesto (não se sabe quem era a mãe de Davi). Este fenômeno pode estar relacionado com a baixa sobrevivência de seus filhotes.

A fêmea Angélica, que passou para a fase adulta, teve um aumento no índice de Jaccard após o nascimento de seu primeiro filhote, e apareceu nas árvores mais próxima a indivíduos dominantes do que antes. A atração dos infantes e seu papel aglutinador já foram descritos em diversos estudos (Izar, 1994; Ferreira, 2003; Verderane, 2005) e foram confirmados neste trabalho. Para mães primíparas, isto se reflete em um aumento na tolerância. Isto também poderia explicar a queda nos índices de proximidade de Física, que não tem mais filhotes.

5.2.3 Catação

Adultos foram agentes e receptores com maior frequência que jovens e infantes. Isto significa que a catação ocorre, principalmente, entre adultos. Os indivíduos dominantes foram parceiros de catação mais atraentes. Assim como nos estudos anteriores com o grupo (Ferreira, 2003; Verderane, 2005), a fêmea dominante foi o indivíduo que mais realizou o comportamento. Os indivíduos dominantes também foram os receptores de catação mais frequentes, sendo o macho dominante o indivíduo catado na maioria dos episódios. Esse efeito de dominância nas relações de catação está de acordo com outros trabalhos com *Cebus* e *Sapajus* (Di Bitetti, 1997; O'Brien, 1993; O'Brien e Robinson, 1993; Izar, 1994, 2004; Ferreira, 2003; Verderane, 2005), e obedece ao modelo de Seyfarth (1977), que afirma que indivíduos dominantes ou com relações mais próximas de parentesco devem ser os parceiros de catação mais desejados.

Efeito semelhante foi encontrado entre os jovens, de acordo com o encontrado por O'Brien e Robinson (1993): a fêmea dominante entre os jovens, Cacá, foi a catadora mais frequente (40 episódios) e teve o segundo maior número de parceiros, depois de Angélica. Porém, os maiores receptores foram Vicky (28 episódios) e Flufi (16 episódios), machos dominantes entre os jovens. Angélica, a mais velha na categoria etária, teve o maior número de parceiros, mesmo considerando-se apenas o período anterior à sua primeira concepção. Jabá teve o menor número de parceiros e foi a mais subordinada entre os indivíduos que foram jovens durante todo o período de coleta.

Não houve relação entre tamanho da matrilinea e número de parceiros de catação. No trabalho de Verderane (2005) sobre estilos de cuidado materno, realizado com o mesmo grupo do presente estudo, o tamanho da matrilinea não foi um fator determinante no desenvolvimento social dos infantes. A variável mais importante foi o status social (afiliativo e hierárquico) da mãe: tanto os resultados de disputas entre infantes quanto suas relações de catação refletiram a posição hierárquica e a rede de catação de suas mães.

Os jovens foram a categoria etária que menos se envolveu em interações de catação. Sua posição hierárquica menos definida pode explicar por que são parceiros pouco atraentes, mas outra explicação possível seria um interesse por outras atividades nesta faixa etária. Segundo Dunbar (1991), quando é necessário investir uma grande quantidade de tempo à busca por alimento, o tempo gasto em interações sociais é sacrificado. O autor se referia ao tempo dedicado às atividades por diferentes grupos, dependendo da disponibilidade de alimento. Porém, também podemos aplicar este modelo a diferenças entre indivíduos de um mesmo grupo; os jovens gastam mais tempo em forrageamento, portanto faz sentido que eles dediquem menos tempo às interações sociais. Ou eles podem dar preferências a outras relações sociais, como a brincadeira, que poderia ajudar a formar vínculos afiliativos com indivíduos de idade semelhante – Resende *et al.* (2004b) mostraram que as relações de proximidade dos jovens refletem as relações de brincadeira, e O'Brien e Robinson (1993) mostraram que as relações afiliativas formadas durante a juventude, pelo menos entre fêmeas, se mantêm na vida adulta.

É possível que a diminuição no número de parceiros de catação ocorra antes da transição para o período juvenil; Carminatti (2009) verificou que todos os infantes, durante seu estudo, pararam de receber catação de outros indivíduos que não suas mães a partir do 13º mês de idade, assim permanecendo até o 18º mês (quando deixaram de participar do estudo). Dois infantes (Alice e Fritz) pararam ainda antes, no 11º mês.

As jovens fêmeas apresentaram um número maior de parceiros de catação do que os machos, e em geral têm um maior número de catados do que de catadores, enquanto os machos têm mais indivíduos catadores do que catados. Jovens receberam catação, principalmente, de parentes próximos de sua matrilinea (mãe, avó ou um irmão mais velho), mas distribuíram catação igualmente entre parentes e não-parentes, o que pode indicar que os jovens possuem um papel mais ativo como catadores do que como receptores de catação. Isto poderia explicar a diferença entre machos e fêmeas quanto ao número de indivíduos catados e catadores: fêmeas seriam mais ativas neste comportamento do que os machos, como uma estratégia para estabelecer relações sociais, o que está de acordo com o esperado para uma

espécie com fêmeas filopátricas (Strier, 1993; O'Brien e Robinson, 1993). Ferreira (2003) verificou que os indivíduos que recebem mais catação, independentemente da idade, têm maiores índices de proximidade, indicando que a catação pode facilitar a tolerância à proximidade espacial por outros membros do grupo.

O único jovem cuja mãe não aparece como catadora é Fleur, segundo filhote de Filó. Durante a infância, Filó e Fleur foram a única díade mãe-infante a não aparecer ligada na Árvore Geradora Mínima de contato. Isto confirma a impressão que tive durante a coleta de dados, de que Filó foi uma mãe pouco cuidadora em relação a Fleur. Fleur foi vista sendo carregada por outros indivíduos que não sua mãe em 30 episódios (em 10 deles, pelo irmão Flufi), o maior número dentre todos os infantes. Filó foi mais cuidadora em relação a Floyd, seu terceiro (e último) filhote.

No trabalho de Verderane (2005), Filó ainda era imatura, mas sua mãe, Física, foi a mãe mais permissiva (ou menos cuidadora), e é possível que Filó tivesse estilo de cuidado semelhante ao de sua mãe. Carminatti (2009) verificou diferenças no cuidado direcionado a filhotes do sexo feminino e do sexo masculino, com os machos sendo amamentados por mais tempo e fêmeas mantendo-se mais próximas às suas mães. A combinação dos dois fatores poderia explicar o menor cuidado direcionado a Fleur.

No Bloco 7, após a morte de Filó, sua mãe Física e sua irmã Frida aparecem como catadoras de Floyd (que era infante até então) e fazendo e recebendo catação de Flufi (ambas já haviam aparecido, antes, como catadoras dele). Física também faz e recebe catação de Fleur, o que não havia sido observado antes. Isto pode ser considerado cuidado alomaterno para com os imaturos órfãos.

O grande nepotismo nas relações de catação dos jovens do PET difere dos resultados de O'Brien e Robinson (1993) com *C. olivaceus* e de Ferreira (2003), com o mesmo grupo, que não encontraram relações de catação preferencialmente entre díades aparentadas.

A taxa de catação de 2,14 episódios por hora de observação foi bem maior que o relatado em outros estudos com *Sapajus* sp. Em seu trabalho comparando um grupo provisionado e um grupo não-provisionado de *S. Libidinosus*, Verderane (2010) encontrou uma taxa de 1,4 episódios por hora no grupo provisionado, cinco vezes maior que a taxa do grupo não-provisionado. A autora também encontrou taxas mais elevadas de interações agonísticas no grupo provisionado que no não-provisionado. É possível que as altas taxas de catação sejam uma forma de compensar as altas taxas de interações agonísticas, de modo a manter o grupo coeso. Dunbar (1991) aponta que, além do papel de formar ou fortalecer alianças entre indivíduos, a catação tem um papel importante na manutenção do grupo, como

meio de reduzir tensões geradas pela competição e de manter laços afiliativos.

As altas taxas de catação também podem ser uma forma de adquirir parceiros para coalizões. Para testar isso, seria preciso fazer uma análise de correlação entre parceiros de catação e de coalizão, o que o baixo N de episódios de coalizão não permitiu. Porém, justamente o fato de coalizões não serem frequentes neste grupo parece refutar esta hipótese. Outra explicação seria maior tempo disponível para interagir socialmente, graças à fartura de alimento (Dunbar, 1991; Santos, 2009).

6. Conclusões

– Há evidências de que a aprendizagem seja um fator importante, tanto no desenvolvimento do forrageamento quanto das relações sociais, porém a hipótese de necessidade de aprendizagem não dá conta de explicar todas as peculiaridades do comportamento durante o período juvenil.

– A hierarquia de dominância observada durante o período de estudo é, de um modo geral, herdada da mãe entre as fêmeas e dependente de idade entre os machos.

– As altas taxas de interações agonísticas observadas neste grupo podem ser atribuídas ao provisionamento, que resulta em recursos alimentares ricos e monopolizáveis.

– O grande número de indivíduos com pouca participação em interações agonísticas e de díades sem relações de dominância, assim como o baixo número de coalizões e o fato de que a maioria destas envolveu indivíduos dominantes, sugerem um mecanismo de evitação de conflitos por parte dos indivíduos subordinados. A redução na participação em episódios agonísticos no papel de vítima ao longo do período juvenil sugere que esse mecanismo de evitação seja aprendido ao longo do desenvolvimento.

– As relações afiliativas de proximidade e catação dependeram fortemente do parentesco entre os indivíduos e de sua posição hierárquica, sendo que nas relações de proximidade houve também efeito da idade, com jovens mantendo-se próximos entre si.

– Jovens fêmeas investem mais na construção e manutenção de redes afiliativas, por meio da catação, do que os jovens machos, e são mais toleradas em proximidade, de acordo com o que seria esperado segundo o padrão de dispersão de machos.

– As altas taxas de catação observadas no grupo podem ser uma estratégia para compensar as frequentes interações agonísticas, de modo a manter a coesão do grupo. Outra explicação seria maior tempo disponível para interagir socialmente, graças à fartura de alimento.

– Diferenças em relação a estudos anteriores (Ferreira, 2003; Ferreira *et al.*, 2008) podem ser atribuídas a mudanças na demografia do grupo ao longo dos anos, com aumento no número de indivíduos e no tamanho das matrilineas.

– O orçamento de atividades e o comportamento alimentar diferiram entre as categorias etárias, porém houve pouca influência do sexo.

– Jovens dedicam mais tempo ao forrageamento, o que é indicativo de menor proficiência. Eles também dedicam mais tempo a recursos de fácil obtenção, como frutos, e menos tempo a invertebrados. Isto reforça a influência de menor proficiência no

forrageamento dos jovens, e contradiz a hipótese de diferentes demandas nutricionais.

– Os resultados apóiam parcialmente a hipótese de aprendizagem social do forrageamento; houve sincronia de atividades entre os jovens e seus vizinhos mais próximos, porém as diferenças etárias sugerem que a aprendizagem social não é o principal fator influenciando o comportamento alimentar dos jovens.

– A menor dedicação dos jovens a alimentos aprovionados, por sua vez, sugere que estes alimentos sejam monopolizados pelos adultos, enquanto os jovens precisam buscar alimentos mais esparsamente distribuídos, devido à competição intra-grupo. Este resultado, juntamente com o fato de que jovens foram as maiores vítimas de interações agonísticas, demonstram que os jovens têm desvantagem na competição por alimento.

– As evidências dão sustentação à hipótese de evitação de riscos de Janson e van Schaik (1993), ao sugerir um efeito de dominância nas estratégias alimentares de jovens e adultos e pela menor proficiência dos jovens. Entretanto, os jovens não deram preferência aos itens distribuídos de maneira mais esparsa pelo ambiente, e sim aos itens de mais fácil obtenção, indicando que, nas condições ambientais do Parque Ecológico do Tietê, a estratégia de forrageamento dos jovens sofre influências simultâneas da competição por alimento com os adultos e da falta de força ou habilidade necessárias para um forrageamento eficiente, resultando em uma escolha intermediária entre o ideal segundo cada um dos fatores.

Referências

- Adams-Curtis, L., & Fragaszy, D.M. (1994).** Development of manipulation in capuchin monkeys during the first 6 months. *Developmental Psychobiology*, **27**: 123–136.
- Agostini, I. & Visalberghi, E. (2005).** Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, **65**: 335–351.
- Altmann, J. (1974).** Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, **49**: 223–265.
- Altmann, J. & Alberts, S. C. (2005).** Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behav Ecol Sociobiol*, **57**: 490–501.
- Antonow-Schlorke, I.; Schwab, M.; Cox, L. A.; Li, C.; Stuchlik, K.; Witte, O. W.; Nathanielsz, P. W. & McDonald, T. J. (2011).** Vulnerability of the fetal primate brain to moderate reduction in maternal global nutrient availability. *PNAS*, **108**(7): 3011–3016.
- Blomquist, G. E.; Kowalewski, M. M. & Leigh, S. R. (2009).** Demographic and morphological perspectives on life history evolution and conservation of New World monkeys. Em *South American Primates* (eds. Garber, P. A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J. C.; Heymann, E. W. & Strier, K.), pp. 117–138. Springer, New York.
- Boinski, S. & Fragaszy, D. M. (1989).** The ontogeny of foraging in squirrel monkeys, *Saimiri oerstedii*. *Animal Behaviour*, **37**: 415–428.
- Byrne, R. & Whiten, A. (1988).** Machiavellian Intelligence. Oxford: Oxford University Press.
- Carminatti, M. O. F. (2009).** Efeitos da paridade da mãe e do sexo do filhote sobre o estilo de cuidado materno e desenvolvimento de filhotes de macacos-prego (*Cebus sp.*). Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Carosi, M.; Linn, G. S. & Visalberghi, E. (2005)** The sexual behavior and breeding system of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Advances in the study of behavior*, **35**: 105–149.
- Charnov, E. L. & Berrigan, D. (1993).** Why do primates have such long lifespans and so few babies? *Evolutionary Anthropology*, **1**: 191–194. doi:10.1002/evan.1360010604.
- Coelho, C. G. (2009).** Observação por co-específicos e influências sociais na spendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos por macacos-prego (*Cebus sp.*) em semi-liberdade. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Di Bitetti, M. S. (1997).** Evidence for an important social role of allogrooming in a

platyrrhine primate. *Animal Behaviour*, **54**: 199–211.

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

Dunbar, R. I. M. (2003). Why are apes so smart? Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 285–298. The University of Chicago Press.

Falótico, T.; Verderane, M. P.; Resende, B. D.; Ottoni, E. B.; Izar, P. (2003). Rank reversal in females' hierarchy in semi-free ranging capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Revista de Etologia (suplemento)*, **5**: 158.

Ferreira, R. G. (2003). Coalitions and social dynamics of a semi-free ranging *Cebus apella* group. Dissertation submitted to the University of Cambridge for the degree of Doctor of Philosophy.

Ferreira, R. G.; Lee, P. C. & Izar, P. (2008). Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. *Folia Primatologica*, **79**: 463–475.

Ferreira, R. G.; Jerusalinsky, L.; Silva, T. C. F.; Fialho, M. S.; Roque, A. A.; Fernandes, A. & Arruda, F. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. *Primates*, **50**: 357–362.

Fleagle, J. G. (1999). Primate Adaptation and Evolution. San Diego, California: Elsevier Academic Press.

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

Fragaszy, D. M. & Bard, K. (1997). Comparison of development and life history in Pan and Cebus. *International Journal of Primatology*, **18**(5): 683–700.

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

Galloway, A. T.; Adessi, E.; Fragaszy, D. & Visalberghi, E. (2005). Social Facilitation of Eating Familiar Food in Tufted Capuchins (*Cebus apella*): does it involve behavioral coordination?. *International Journal of Primatology*, **26**(1): 181–189.

Garber, P. A. & Leigh, S. R. (1997). Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica*, **68**: 1–22.

Godfrey, L. R.; Samonds, K. E.; Jungers, W. L. & Sutherland, M. R. (2003). Dental development and primate life histories. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 177–203. The University of Chicago Press.

Gunst, N.; Boinski, S. & Fragaszy, D. M. (2008). Acquisition of foraging competence in

wild brown capuhins (*Cebus apella*), with special reference to conspecifics' foraging artefacts as an indirect social influence. *Behaviour*, **145**: 195–229.

Gunst, N.; Boinski, S. & Fragaszy, D. M. (2010a). Development of skilled detection and extraction of embedded prey by wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella apella*). *Journal of Comparative Psychology*, **124**(2): 194–204.

Gunst, N.; Leca, J. B.; Boinski, S. & Fragaszy, D. M. (2010b). The ontogeny of handling hard-to-process food in wild brown capuchins (*Cebus apella apella*): evidence from foraging on the fruit of *Maximiliana maripa*. *American Journal of Primatology*, **72**: 960–973.

Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behavior: I and II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**: 1–52.

Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**: 295–311.

Hugot, J. P. (1998). Phylogeny of neotropical monkeys: The interplay of morphological, molecular, and parasitological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**(3): 408–413.

IAG-USP (2007). Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP. Seção Técnica do Serviço Meteorológico – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo, v. 11, 2007. ISSN 1415-4374

IAG-USP (2008). Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP. Seção Técnica do Serviço Meteorológico – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo, v. 12, 2008. ISSN 1415-4374

IAG-USP (2009). Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP. Seção Técnica do Serviço Meteorológico – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo, v. 13, 2009. ISSN 1415-4374

IAG-USP (2010). Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG-USP. Seção Técnica do Serviço Meteorológico – Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências Atmosféricas da Universidade de São Paulo, v. 14, 2010. ISSN 1415-4374

Izar, P. (1994). Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em semi-cativeiro. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

Izar, P. (2004). Female relationships of *Cebus apella nigrinus* in a Southeastern Atlantic Forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, **141**: 71–99.

Izar, P.; Japyassú, H. F. & Alberts, C. C. (2005). Métodos da Teoria dos Grafos para análise quantitativa do comportamento. Em *Etologia: uma perspectiva histórica e tendências contemporâneas* (eds. Garcia, A.; Tukumar, R. S. & Borloti, E. B.), pp. 249–258. Vitória: Ed. Multiplicidade.

- Izar, P.; Ferreira, R. G. & Sato, T. (2006).** Describing the organization of dominance relationships by dominance-directed tree method. *American Journal of Primatology*, **68**: 189–207.
- Izar, P.; Stone, A.; Carnegie, S. & Nakai, E. S. (2009).** Sexual selection, female choice and mating systems. Em *South American Primates* (eds. Garber, P. A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J. C.; Heymann, E. W. & Strier, K.), pp. 157–189. Springer, New York.
- Izar, P.; Verderane, M. P.; Peternelli-dos-Santos, L.; Mendonça-Furtado, O.; Presotto, A.; Tokuda, M.; Visalberghi, E. & Fragaszy, D. M. (2011).** Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, **73**: 1–17.
- Janson, C.H. (1985).** Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **18**: 125–138.
- Janson, C.H. (1990).** Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **40**: 910–921.
- Janson, C. H. & van Schaik, C. P. (1993).** Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 57–73. Nova York: Oxford University Press.
- Joffe, T. H. (1997).** Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates. *Journal of Human Evolution*, **32**: 593–605.
- Kappeler, P. M. & van Schaik, C. P. (2002).** Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, **23**(4): 707–740.
- Kappeler, P. M.; Pereira, M. E. & van Schaik, C. P. (2003).** Primate life histories and socioecology. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 1–20. The University of Chicago Press.
- Kapsalis, E. & Berman, C. M. (1996).** Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): I. Criteria for kinship. *Behaviour* **133**: 1209–1234.
- Lee, P. C. (1997).** The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*, **5**: 87–96.
- Leigh, S. R. (2004).** Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* **62**: 139–164.
- Lynch, J.W. & Rímoli, J. (2000).** Demography and social structure of group of *Cebus apella nigritus* (Goldfuss, 1809, Primates/Cebidae) at Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. *Neotropical Primates*, **8**: 44–49.
- Lynch Alfaro, J. W.; Boubli, J. P.; Olson, L. E.; Di Fiore, A.; Wilson, B.; Gutiérrez-Espeleta, G. A.; Chiou, K. L.; Schulte, M.; Neitzel, S.; Ross, V.; Schwochow, D.;**

- Nguyen, M. T.; Farias, I.; Janson, C. H. & Alfaro, M. E. (2011). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02609.x
- MacKinnon, K. C. (2006). Food choice by juvenile capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in a tropical dry forest. Em *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation* (eds. Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. & Luecke, L.). Springer, New York, pp. 349–365.
- Mannu, M. (2002). Uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego em condições de semi-liberdade: descrição e demografia. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Martin, R. D. (2003). Foreword. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. xi-xx. The University of Chicago Press.
- Miranda, C. L. (2008). Desenvolvimento do dimorfismo sexual em espécies de macacos-prego, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará.
- Mumby, H. & Vinicius, L. (2008). Primate growth in the slow lane: A study of inter-species variation in the growth constant A. *Evol Biol* **35**: 287–295, doi: 10.1007/s11692-008-9040-9.
- Nakai, E. S. (2007). Fissão-fusão em *Cebus nigritus*: flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- O'Brien, T. G. (1993). Asymmetries in grooming interactions between juvenile and adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **46**: 929–938.
- O'Brien, T. G. & Robinson, J. G. (1993). Stability of social relationships in female wedge-capped capuchin monkeys. Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 197–210. Nova York: Oxford University Press.
- Oliveira, M. M. & Langguth, A. (2006). Rediscovery of Marcgrave's capuchin monkey and designation of a neotype for *Simia flavia* Schreber, 1774 (Primates, Cebidae). *Boletim do Museu Nacional*, **523**: 1–16.
- Otoni, E. B. & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, **17**: 171–178.
- Pagel, M. D. & Harvey, P. H. (1993). Evolution of the juvenile period in mammals. Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 28–37. Nova York: Oxford University Press.
- Pereira, M. E. (1993). Juvenility in Animals. Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 17–27. Nova York: Oxford University Press.

- Pereira, M. E. & Fairbanks, L. A. (1993a).** What are juvenile primates all about? Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 3–12. Nova York: Oxford University Press.
- Pereira, M. E. & Fairbanks, L. A., eds. (1993b).** Juvenile primates: life history, development and behavior. Nova York: Oxford University Press.
- Pereira, M. E. & Leigh, S. R. (2003).** Modes of primate development. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 149–176. The University of Chicago Press.
- Perelman, P.; Johnson, W. E.; Roos, C.; Seuánez, H. N.; Horvath, J. E.; Moreira, M. A. M.; Kessing, B.; Pontius, J.; Roelke, M.; Rumpler, Y.; Schneider, M. P. C.; Silva, A.; O'Brien, S. J. & Pecon-Slattery, J. (2011).** A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, **7**(3): e1001342. doi:10.1371/journal.pgen.1001342
- Plavcan, J. M. (2001).** Sexual dimorphism in primate evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, **44**: 25–53.
- Purvis, A.; Webster, A. J.; Agapow, P. M.; Jones, K. E. & Isaac, N. J. B. (2003).** Primate life histories and phylogeny. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 25–40. The University of Chicago Press.
- Rapaport, L. G. & Brown, G. R. (2008).** Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology*, **17**: 189–201.
- Resende, B. D. (2004).** Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em situação de semiliberdade. Tese de doutorado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Resende, B. D.; Mannu, M.; Izar, P. & Ottoni, E. B. (2004a).** Interaction between capuchins and coatis: nonagonistic behaviors and lack of predation. *International Journal of Primatology*, **25**(6): 1213–1224.
- Resende, B. D.; Izar, P. & Ottoni, E. B. (2004b).** Social play and spatial tolerance in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, **6**(1): 55–61.
- 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.
- Riveros, M. & Ferreira, C. (2001).** Comportamiento alimentario de una tropa de *Pithecia pithecia* (mono viudo cara blanca), en una isla del Embalse de Guri, estado Bolívar. *Ecotropicos*, **14** (2): 57–64.
- Robinson, J.G. (1981).** Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour*, **29**: 1036–1056.

- Ross, C. (1991).** Life history patterns of New World monkeys. *International Journal of Primatology*, **12**(5): 481–501.
- Ross, C. (2003).** Life history, infant care strategies, and brain size in primates. Em *Primate life histories and socioecology* (eds. Kappeler, P. M. & Pereira, M. E.), pp. 266–284. The University of Chicago Press.
- Rubenstein, D. I. (1993).** On the evolution of juvenile life-styles in mammals. Em (M. Pereira & L. Fairbanks, eds.) *Juvenile primates*, pp.38–56. Nova York: Oxford University Press.
- Rylands, A. B. & Mittermeier, R. A. (2009).** The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. Em *South American Primates* (eds. Garber, P. A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J. C.; Heymann, E. W. & Strier, K.), pp. 23–54. Springer, New York.
- Santos, L. P. C. (2009).** Diferenças sexo/etárias do Forrageamento de *Cebus nígrittus* em área de Mata Atlântica. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922).** Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, **88**: 225–252.
- Setz, E. Z. F. (1991).** Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo. *A primatologia no Brasil*, **3**: 441–435.
- Seyfarth, R. M. (1977).** A model of social grooming among adult female monkeys. *J. Theor. Biol.*, **65**: 671–698.
- Silk, J. B.; Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L. (1999).** The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi reserve, Botswana. *Behaviour*, **136**: 679–703.
- Silk, J. B. (2002).** Kin selection in primate groups. *International Journal of Primatology*, **23**(4): 849–875.
- Silva Júnior, J. S. (2005).** Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, **42**: 11–12.
- Smith, B. H.; Crummet, T. L. & Brandt, K. L. (1994).** Ages of eruption of primate teeth: A compendium for aging individuals and comparing life histories. *Yearbook of Physical Anthropology*, **37**: 177–231.
- Stammati, M, Sabbatini, G. & Visalberghi, E. (2008).** An experimental analysis of ingestion rates in an omnivorous species. *American Journal of Primatology*, **70**: 510–513.
- Strier, K. B. (1993).** Growing up in a patrifocal society: sex differences in the spatial relations of immature muriquis. Em *Juvenile primates* (eds. M. Pereira & L. Fairbanks), pp. 139–147. Nova York: Oxford University Press.

- Strier, K. B. (2009).** Seeing the forest through the seeds: mechanisms of primate behavioral diversity from individuals to populations and beyond. *Current Anthropology*, **50**(2): 213–228.
- Sterck, E. H. M.; Watts, D. P. & van Schaik, C. P. (1997).** The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**: 291–309.
- Stevenson, P. L. (1996).** Proximal spacing between individuals in a group of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) in Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, **19**(2): 299–311.
- Trivers, R. L., 1971.** The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, **46**: 35–57.
- van Schaik, C. P. & Kappeler, P. M. (1997).** Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Primate social evolution*, **264**: 1687–1694.
- van Schaik, C. P. & Deaner, R. O. (2003).** Life history and cognitive evolution in primates. Em *Animal social complexity – intelligence, culture, and individualized societies* (eds. de Waal, F. B. M. & Tyack, P. L.), pp. 5–25. Harvard University Press.
- Verderane, M. P. (2005).** Estilos de cuidado materno e desenvolvimento das relações sociais de infantes de macacos-prego, *Cebus apella*, de 0 a 18 meses de idade. Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Verderane, M. P. (2010).** Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono Cerrado/Caatinga. Tese de doutorado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Visalberghi, E. & Frigaszy, D. (1995).** The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: the role of social context. *Animal Behaviour*, **49**: 1089–1095
- Visalberghi, E. & Addessi, E. (2000).** Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, **60**: 69–76.
- Visalberghi, E. & Addessi, E. (2003).** Food for thought: social learning about food in capuchin monkeys. Em *The Biology of Traditions* (eds. D. M. Fragaszy & S. Perry), pp. 187–212. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vogel, E. R. (2005).** Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: the effects of contest competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**: 333–344.
- Walker, R; Burger, O.; Wagner, J. & von Rueden, C. R. (2006).** Evolution of brain size and juvenile periods in primates. *Journal of Human Evolution*, **51**: 480–489.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (eds) (2005).** Mammal species of the world: a taxonomic and

geographic reference. Third edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
Disponível online no site <http://www.bucknell.edu/msw3/>

Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**: 262–300.

APÊNDICE A – Relações de catação de cada um dos jovens do grupo, por bloco de meses, obtidas a partir das Árvores Orientadas de Caminhos mais Curtos

Relações de catação de Acácio no Bloco 6

Relações de catação de Acácio no Bloco 7

Relações de catação de Alice no Bloco 2

Relações de catação de Alice no Bloco 3

Relações de catação de Alice no Bloco 4

Relações de catação de Alice no Bloco 5

Relações de catação de Alice no Bloco 6

Relações de catação de Alice no Bloco 7

Relações de catação de Angélica (já adulta, grávida) no Bloco 5

Relações de catação de Angélica (adulta, com infante) no Bloco 6

Relações de catação de Angélica (adulta, com infante) no Bloco 7

Relações de catação de Cacá no Bloco 1

Relações de catação de Cacá no Bloco 2

Relações de catação de Cacá no Bloco 3

Relações de catação de Cacá no Bloco 4

Relações de catação de Cacá no Bloco 5

Relações de catação de Cacá no Bloco 6

Relações de catação de Cacá no Bloco 7

Relações de catação de Cacau nos Blocos 1 e 2

Relações de catação de Cacau no Bloco 3

Relações de catação de Caju no Bloco 7

Relações de catação de Chucho no Bloco 1

Relações de catação de Click no Bloco 5

Relações de catação de Click no Bloco 6

Relações de catação de Cuca no Bloco 3

Relações de catação de Cuca no Bloco 4

Relações de catação de Cuca no Bloco 5

Relações de catação de Cuca no Bloco 7

Relações de catação de Fleur no Bloco 4

Relações de catação de Fleur no Bloco 5

Relações de catação de Fleur no Bloco 6

Relações de catação de Fleur no Bloco 7

Relações de catação de Floyd no Bloco 7

Relações de catação de Flufi no Bloco 1

Relações de catação de Flufi no Bloco 2

Relações de catação de Jabá no Bloco 1

Relações de catação de Jabá no Bloco 2

Relações de catação de Jabá no Bloco 4

Relações de catação de Val no Bloco 6

Relações de catação de Jabá no Bloco 5

Relações de catação de Jabá no Bloco 6

Relações de catação de Jabá no Bloco 7

Relações de catação de Val no Bloco 7

Relações de catação de Vicky no Bloco 1

Relações de catação de Vicky no Bloco 2

Relações de catação de Vicky no Bloco 3

Relações de catação de Vicky no Bloco 4

Relações de catação de Vicky no Bloco 5

Relações de catação de Vicky no Bloco 6

Relações de catação de Vicky no Bloco 7

Relações de catação de Vlad no Bloco

APÊNDICE B – Envolvimento dos jovens em interações agonísticas

Agente de agressão por mês de idade

Figura 55: Taxas de envolvimento dos jovens em interações agonísticas, no papel de agente, por mês de idade

Receptor de agressão por mês de idade

Figura 56: Taxas de envolvimento dos jovens em interações agonísticas, no papel de receptor, por mês de idade

Receptor de agonismo (sem deslocamentos) por mês de idade

Figura 57: Taxas de envolvimento dos jovens em interações agonísticas, no papel de receptor, excluindo-se os episódios em que houve apenas deslocamento, por mês de idade

Receptor de agonismo (sem deslocamentos e sem Vicky)

por mês de idade

Figura 58: Taxas de envolvimento dos jovens em interações agonísticas, no papel de receptor, excluindo-se os episódios em que houve apenas deslocamento e os dados do jovem macho Vicky, por mês de idade

APÊNDICE C – Envolvimento dos jovens em interações de catação

Agente de catação por mês de idade

Figura 59: Taxas de envolvimento dos jovens em interações de catação, no papel de agente, por mês de idade

Receptor de catação por mês de idade

Figura 60: Taxas de envolvimento dos jovens em interações de catação, no papel de receptor, por mês de idade

APÊNDICE D – Comportamentos que apresentaram diferença entre as categorias etárias no orçamento de atividades

Brincar por mês de idade

Figura 61: Frequência do comportamento “brincar” no total de observações de cada jovem, por mês de idade

Vigiar/Observar por mês de idade

Figura 62: Frequência do comportamento “vigiar/observar” no total de observações de cada jovem, por mês de idade

Deslocamento por mês de idade

Figura 63: Frequência do comportamento “deslocamento” no total de observações de cada jovem, por mês de idade

Descansar por mês de idade

Figura 64: Frequência do comportamento “descansar” no total de observações de cada jovem, por mês de idade

Forragear por mês de idade

Figura 65: Frequência do comportamento “forragear” no total de observações de cada jovem, por mês de idade

APÊNDICE E – Comportamentos de forrageamento que apresentaram diferença entre as categorias etárias

Ingerir
por mês de idade

Figura 66: Frequência do comportamento "ingerir" no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Morder

por mês de idade

Figura 67: Frequência do comportamento “morder” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Examinar Visualmente por mês de idade

Figura 68: Frequência do comportamento “examinar visualmente” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

APÊNDICE F – Alimentos explorados que apresentaram diferença entre as categorias etárias

Invertebrados por mês de idade

Figura 69: Frequência do item “invertebrado” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Frutos do ambiente por mês de idade

Figura 70: Frequência do item “frutos do ambiente” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Frutos a provisionados por mês de idade

Figura 71: Frequência do item “frutos a provisionados” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Folha por mês de idade

Figura 72: Frequência do item “folha” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade

Galho

por mês de idade

Figura 73: Frequência do item “galho” no total de observações de forrageamento cada jovem, por mês de idade