Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia
Departamento de Psicologia Experimental

**Comportamento alimentar e propriedades físicas dos
alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus
nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP.**

Mariana Dutra Fogaça

São Paulo

2014

Mariana Dutra Fogaça

Título: Comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP.

(Versão Original)

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

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Patrícia Izar

Co-orientador: Barth Wright

São Paulo

2014

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

Catálogo na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Fogaça, Mariana Dutra.

Comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP / Mariana Dutra Fogaça; orientadora Patrícia Izar. - São Paulo, 2014.

80 f.

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

1. Macaco-prego 2. *Sapajus nigritus* 3. Comportamento animal 4. Propriedades físicas 5. Morfologia I. Título.

QL737.P925

Nome: Fogaça, Mariana Dutra

Título: Comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP.

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

Aprovado em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

In memoriam:

À minha prima Eliana.

NO MEIO DO CAMINHO

No meio do caminho tinha uma pedra
tinha uma pedra no meio do caminho
tinha uma pedra
no meio do caminho tinha uma pedra.

Nunca me esquecerei desse acontecimento
na vida de minhas retinas tão fatigadas.
Nunca me esquecerei que no meio do caminho
tinha uma pedra
tinha uma pedra no meio do caminho
no meio do caminho tinha uma pedra.

Carlos Drummond de Andrade

AGRADECIMENTOS

Ao Departamento de Psicologia Experimental (IP-USP).

Às agências de fomento CNPq, pela bolsa de doutorado a mim concedida, e FAPESP, pelo auxílio à pesquisa concedido à Profa. Dra. Patrícia Izar, que permitiram que essa pesquisa fosse realizada.

Ao Instituto Florestal e ao diretor do Parque Estadual Carlos Botelho, José Luis Camargo Maia, por permitirem que essa pesquisa fosse realizada, ao manter esse importante remanescente de Mata Atlântica e por permitir o desenvolvimento desta nas dependências do parque.

À minha orientadora Patrícia Izar, pelas observações, por me apoiar nas minhas decisões, por lidar com minha teimosia, por respeitar minhas limitações e me guiar no descobrimento da melhor maneira de superá-las e de me ensinar a reconhecer que algumas são intransponíveis, mas que sempre há uma maneira de lidar com elas para que não me limitem. Ao longo de oito anos de convivência, da orientação de um trabalho de conclusão de curso, de um mestrado e um doutorado em que esteve presente em todas as etapas, se interessando e acompanhando diversos momentos relevantes na minha vida, tenho certeza que me viu crescer como pessoa e como pesquisadora e seus ensinamentos vão além do que podem ser observados nesta tese; mas, acima de tudo, obrigada pela confiança.

Ao meu co-orientador Barth Wright, por sempre discutir sobre o tema com os olhos radiantes, por ter me dito que meus dados são lindos quando eu duvidei. Por me emprestar valioso equipamento (não só financeiramente) e confiar a mim sua difícil manutenção. Pela paciência com meu inglês, principalmente quando eu mandava e-mail, nervosa com o equipamento, pedindo ajuda e querendo resolver tudo pro dia seguinte. Por me receber na Universidade de Kansas City e na sua casa. Por se disponibilizar para discussões, análises e pedidos de socorro. Pelas dicas sobre a vida. E, sobretudo obrigada pela fé depositada em mim.

À Profa. Dra. Briseida Dôgo de Resende e ao Prof.Dr. Maurício Talebi, presentes na banca da qualificação, pelas importantes considerações. À Bri, que sempre me inspira com seu ponto de vista da ciência.

Ao Prof. Dr. Peter Lucas, por toda inspiração que me proporciona com seus trabalhos, mas principalmente por responder todos os meus e-mails pacientemente, inclusive quando mandei o nome de alguns recursos em português.

Ao Prof. Dr. Lee, por, mesmo sem me conhecer pessoalmente, se dispor a me ajudar com tanta gentileza e solicitude.

Ao equipamento, por ter me tornado uma pessoa bem menos ansiosa, mais segura de mim mesma e flexível, enfim, por mudar minha maneira de ver o mundo.

À equipe de suporte técnico da National Instruments do Brasil, pela imensa paciência ao me ajudar, especialmente ao Guilherme e ao Jailton.

Ao irmão da Rachel e ao Reginaldo, pelas tentativas.

À Gi Zago, pelo carinho, pelas conversas, pelo apoio.

Aos funcionários do Departamento de Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo, Sônia, Ari e Luis, por cuidarem das minhas pendências com atenção.

Aos assistentes de campo Renato e, em especial, ao Nerci e ao Benjamim, pela ajuda eficiente e concentrada.

Ao Edmilson, por disponibilizar sua casa e, assim, proporcionar um final de coleta de dados mais agradável e confortável.

Aos funcionários do Parque Estadual Carlos Botelho, especialmente os porteiros Bejamim, Derci, Douglas, Fernando, Edmilson, que sempre ficavam de olho se iríamos voltar, ajudaram na busca por assistentes de campo e casa e foram bons companheiros de conversa, e ao Seu Natanael e sua família, que sempre se demonstraram tão solícitos.

À Meiry, Natália, Luíza, Irene, Marcelo e Lucas, pela companhia no campo, pelo entusiasmo e disposição pra ajudar nas filmagens e coletas de frutos; em especial à Meiry, à Natália e à Luíza. Com certeza foram momentos inesquecíveis de convivência.

Ao Lucas e ao Zé, por terem ido buscar a caminhonete.

À Gaia e à Zoe, à Luíza e à Carolina, por serem especialistas em manter meu nível de cortisol dentro dos parâmetros normais, bem abaixo do esperado pra quem estava fazendo o doutorado.

À Bruna, pelos cafés e ouvidos toda vez que corria para São Miguel porque algo tinha dado errado no equipamento.

À Natasha, ao Élcio e à Ingrid, pelo apoio.

À Maria Elisa, pelo empréstimo do escritório e telefone quando tinha problemas no equipamento e por ter ido comigo bater de porta em porta à procura de um assistente de campo.

À Maria Elisa e ao Arthurantônio, pela colaboração para montar a casa de campo.

À Kristin, por me receber com muito afeto, ser inacreditavelmente receptiva e me levar para um delicioso tour. Ao Fenn, por tão pequeno já ser capaz de ensinar sobre a vida, e a Chloe e Curly por “falar” português comigo.

À Bia, Olívia e Massao por terem “cedido” os doces da Alemanha para eu escrever a tese.

A todos os companheiro da pós, Priscila, Fernanda, Marcos, Olívia, Bia, Michelli, Luíza, Irene, Marcelo, MariXá, MariLee, Anna Penna, Julia, Lucas, Luiz, Carlos, Clara, Bianca, Camila, Thiago, Rachel, Zé, Renata, Laura, Alessandra, Marina, Gabriela, Leandro, Marina, Tânia, Altay, Ana Karina, Jú, Lia, Marco e Natália.

Aos professores das disciplinas da pós, obrigada pelo compartilhamento do conhecimento.

À Olívia e à Bia, pela amizade imensa que foi construída junto com essa tese, nesse período com tantos percalços que vocês não só passaram e superaram ao meu lado, mas junto comigo; com muito café e muita conversa, mas também com muitas risadas. Obrigada por compartilhar comigo tantos planos e sonhos que construímos e vamos continuar vivendo juntas.

Ao Alex, que pode nem saber, mas me deu um conselho um dia, que levarei por toda minha vida acadêmica.

Ao Guilherme, pelo apoio incondicional; por me ouvir falar de cada artigo que me entusiasmava, por saber o nome de todos os macacos-prego do meu trabalho, por sempre estar empolgado com o projeto mesmo quando eu me questioneei.

Aos meus amados pais que sempre me apoiaram e não fizeram diferente nessa fase, participando ativamente do processo, ajudando a montar a casa de campo, aprendendo a mexer no equipamento, afinal vai que...

A todos que estiveram do meu lado e me apoiaram nessa etapa difícil da minha vida, mas também muito feliz e com grande retorno acadêmico e pessoal.

E por último, mas não menos importante, aos macacos-prego do PECB, por serem animais tão estimulantes.

SUMÁRIO

Lista de figuras	i
Lista de Tabelas	ii
Resumo	v
Abstract	vi
Capítulo 1: Apresentação da tese	01
1: Introdução	01
2: Método	03
2.1: Área de estudo	03
2.2: Animais em estudo: a espécie <i>Sapajus nigratus</i> e a população do PECB	04
2.3: Coleta de dados	11
2.3.1: Propriedades físicas dos alimentos e forma de medi-las.	12
2.3.2: Caracterização do processamento dos recursos alimentares	14
Capítulo 2: Efeito da idade sobre comportamento alimentar e propriedades físicas dos recursos consumidos.	17
1: Introdução	17
2: Metodologia	21
3: Resultados	25
3.1: Descrição do padrão de alimentação	25
3.2 Descrição das propriedades físicas conforme a idade	29
3.3 Relação entre comportamento alimentar e classe etária	31
3.4 Relação entre comportamento alimentar e recurso alimentar	33
3.5 Diferenças na duração da alimentação	34
3.6 Relação entre tempo empregado em mastigação com os valores de resistência à fratura para cada recurso.	36
4 Discussão	38
5 Conclusão	43
Capítulo 3: Relação entre propriedades físicas dos alimentos e morfologia do aparato mastigatório dos gêneros irmãos <i>Sapajus</i> e <i>Cebus</i>	45
1. Introdução	45
2. Métodos	48
2.1 Espécies estudas	48
2.1.1Morfologia de <i>Sapajus nigratus</i>	48

2.1.2 Morfologia de <i>Sapajus apella</i>	49
2.1.3 Morfologia de <i>Cebus olivaceus</i>	50
2. 2 Procedimentos	52
3 Resultados	52
3.1. Comparação entre o valor máximo de resistência à fratura	52
4 Discussão	54
5 Conclusão	55
4. Referências bibliográficas	57

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1: Apresentação da tese

FIGURA 1: Equipamento usado para analisar as propriedades físicas dos alimentos --15

Capítulo 2: Efeito da idade sobre comportamento alimentar e propriedades físicas dos recursos consumidos

FIGURA 2.1: Indivíduo adulto de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho apresentando o comportamento mordida com pós-canino (MPC). -----22

FIGURA 2.2: Indivíduo adulto de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho apresentando o comportamento puxa com incisivo (PI). -----22

LISTAS DE TABELAS

Capítulo 2: Efeito da idade sobre comportamento alimentar e propriedades físicas dos recursos consumidos.

TABELA 2.1 - Definições dos comportamentos alimentares analisados para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, estudada entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012-----24

TABELA 2.2- Relação das espécies utilizadas como recurso alimentar pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB entre Agosto de 2011 e Setembro de 2012----- 26

TABELA 2.3 - Estatística descritiva para os valores de resistência à fratura para os recursos utilizados pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. N=774 -----27

TABELA 2.4 - Estatística descritiva dos valores de elasticidade para os recursos utilizados pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. N = 107 -----27

TABELA 2.5- Porcentagem de tempo despendido para cada categoria comportamental para as três categorias, para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. “Des+For” significa deslocar e forragear-----28

TABELA 2.6 - Kruskal-Wallis para frequência de comportamentos para machos adultos, fêmeas adultas e jovens para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. “Des+For” significa deslocar e forragear-----28

TABELA 2.7 - Porcentagem de o tempo de forrageamento despendida em cada tipo de recurso alimentar para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----29

TABELA 2.8 - Kruskal-Wallis para a frequência da utilização de cada recurso alimentar para machos adultos, fêmeas adultas e jovens, de uma população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----29

TABELA 2.9- Estatísticas descritivas das propriedades físicas dos alimentos utilizados para cada categoria etária, por uma população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----30

TABELA 2.10 - Kruskal-Wallis para resistência à fratura e elasticidade dos recursos utilizados para macho adulto, fêmea adulta e jovem para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----31

TABELA 2.11 - Resultados do Kruskal-Wallis entre comportamento agrupado (oral, oral-manual, mastigação e outros) por categoria etária (macho adulto, fêmea adulta e jovem), para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre os meses Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----34

TABELA 2.12- Kruskal-Wallis para os comportamentos agrupados (oral, oral-manual, mastigação, outros) para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre os meses Agosto de 2010 e Setembro de 2012- - -----35

TABELA 2.13 Kruskal-Wallis da frequência de mastigação e duração dos episódios de alimentação para machos adultos, fêmeas adultas e jovens para população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----35

TABELA 2.14:- Estatísticas descritivas para diferença na duração do episódio de alimentação e do tempo gasto mastigando o alimento para as categorias macho adulto, fêmea adulta e jovem, para população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----36

TABELA 2.15 - Estatística descritiva do tempo de duração do episódio de alimentação (s) e da proporção do tempo gasto em mastigação (%) por recurso utilizado pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, nos meses ente Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----36

TABELA 2.16 - Kruskal-Wallis do tempo de duração para processamento e ingestão por recurso alimentar utilizado e frequência de mastigação (%) pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----37

TABELA 2.17- Correlação de Spearman para tempo dedicado à mastigação (%) e valor de resistência à fratura (J/m^2), para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre o período de Agosto de 2010 e Setembro de 2012 -----37

TABELA 2.18- Relação entre a porcentagem do tempo despendido em mastigação em um episódio alimentar com o valor máximo de resistência à fratura (J/m^2), encontrado para o determinado recurso, para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) no Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 ---- -----38

Capítulo 3: Relação entre propriedades físicas dos alimentos e morfologia do aparato mastigatório dos gêneros irmãos *Sapajus* e *Cebus*.

TABELA 3.1: Valores máximos de resistência à fratura, encontrados para os recursos utilizados pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*S. apella*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001 -----53

TABELA 3.2: Teste t para os valores máximos de resistência à fratura população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*S. apella*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001 -----54

TABELA 3.3: Teste t para os valores máximos de resistência à fratura população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*Cebus olivaceus*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001 -----54

RESUMO

Fogaça, M. D. (2014). Comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

O modelo de demanda da dieta é baseado na premissa de que a morfologia desenvolve-se em resposta à pressão evolutiva causada pelos desafios dos componentes da dieta. Dessa forma, o estudo da ecologia alimentar é importante para entender a adaptação morfológica crânio-facial. Este modelo prevê que ou os tecidos com maior demanda mecânica, independente da frequência de uso, ou os alimentos consumidos com maior frequência, seriam a força seletiva primária na seleção de características morfológicas relacionadas à mastigação. Por essa perspectiva, as propriedades físicas dos alimentos são a principal pressão seletiva para diversas características anatômicas. As propriedades físicas dos alimentos referem-se às características externas e internas que dizem respeito a tamanho, forma e textura de superfície e refletem a resistência dos recursos à fragmentação, medida por resistência à fratura (*toughness*) e módulo de elasticidade (*elastic modulus*). A barreira causada pelas características físicas dos alimentos também pode levar à seleção de estratégias comportamentais para superá-la, como o uso dos dentes de maneira mais eficiente ou o processamento de alimentos antes da ingestão. Essas estratégias comportamentais podem, portanto, garantir acesso a um alimento, mesmo que o animal não tenha especializações anatômicas para ingeri-lo. Alguns autores têm sugerido que diferenças na dieta entre adultos e jovens estariam relacionadas às propriedades físicas dos alimentos, podendo ser reflexo das diferenças etárias no aparato mastigatório do indivíduo, ou da experiência deste com comportamentos que permitam acessar um recurso de alta demanda mecânica. Neste trabalho, foram coletados dados sobre comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por uma população de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre Agosto de 2010 a Setembro de 2012. Com esses dados analisamos se havia diferenças, entre adultos e jovens, no comportamento alimentar e /ou nos valores das propriedades físicas dos recursos consumidos e comparamos os valores máximos de resistência à fratura com duas outras populações de macacos-prego (*S. apella* e *Cebus olivaceus*), com dados cedidos pelo Dr. Barth Wright. No PECB, os valores máximos de resistência à fratura e de elasticidade foram encontrados para o recurso folha de palmeira *Euterpe edulis* (38868,7 J/m²; 21494,01 MPa, respectivamente). Não houve diferença significativa entre adultos e jovens no consumo de recursos com alto valor de propriedades físicas assim como no comportamento alimentar apresentado para acessar os recursos. Além disso, encontramos que *S. nigritus* consome alimentos com valores significativamente maiores de resistência à fratura (média = 6903J/m²) do que *S. apella* (média = 1758J/m²) e *C. olivaceus* (média = 1347J/m²). Nossos resultados fornecem evidências de que o aparato

mastigatório da espécie *S. nigritus* é adaptado a uma dieta com recursos de altos valores de resistência à fratura que são maiores do que encontrado para as outras duas espécies de macacos-prego. Além disso, os dados encontrados aqui demonstram que as propriedades físicas dos alimentos não causam a diferença na dieta encontrada entre diferentes classes etárias, mas determinam o padrão de comportamento alimentar encontrado para acessar cada recurso.

Palavras chaves: macaco-prego, *Sapajus nigritus*, comportamento animal, propriedades físicas, morfologia.

ABSTRACT

Fogaça, M. D. (2014). Feeding behaviour and physical properties of foods eaten by the black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*), in Carlos Botelho State Park, SP. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

The demand model diet is based on the premise that the morphology develops in response to evolutionary pressure caused by the challenges of diet components. Thus, the study of feeding ecology is important in understanding the morphological craniofacial adaptation. This model predicts that 1) or tissues with increased mechanical demands, regardless of frequency of use, or 2) the most frequently consumed foods would be the force selective primary in the selection of morphological features related to feeding. From this perspective, the food mechanical properties in shaping the craniodental anatomy of primates has been well established. The physical properties of foods refer to external and internal characteristics that relate to size, shape and surface texture and reflect the resistance to fragmentation of resources, measured by toughness and elastic modulus. The limit caused by the physical characteristics of foods can also lead to the selection of behavioral strategies to overcome - there, like the use of the teeth more efficiently or processing of foods before ingestion. These behavioral strategies can therefore guarantee access to food, even if the animal does not have anatomical specializations to ingest it. Some authors have suggested that differences in diet between adults and juveniles are related to the physical properties of food, may be a reflection of age differences in the masticatory apparatus of the individual, or experience with this behavior which permit access a resource with high mechanical demand. This work has been collected data on dietary behavior and physical properties of food consumed by a population of capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) in Statue Park Carlos Botelho, SP, from August 2010 to September 2012. With these data we analyzed whether there were differences in behavior and / or physical property values of the consumed resources among adults and juveniles and we compared the maximum values of fracture resistance with two other groups of capuchin monkeys (*Cebus olivaceus* and *S. apella*) with data provided by Dr .Barth Wight. The maximum value of toughness (38868.7 J / m²) and elastic modulus (21494.01 MPa) were found for leaf palm *Euterpe edulis*. There was no significant difference between adults and youth in the consumption of resources with high value of physical properties as well as feeding behavior appears to access the resources. *S. nigritus* eat foods with significantly higher values of fracture resistance (mean = 6903 J/m²) than *S. apella* (mean = 1758 J/m²) and *C. olivaceus* (mean = 1347 J/m²). Our results provide evidence that the masticatory apparatus of the species *S. nigritus* is adapted to a diet with high toughness. We also concluded that the foods with high mechanical demands. In addition, our data demonstrate that the physical properties of the food does not cause a difference in the

diet found between adult and juveniles, but show that determine the pattern of feeding behavior found to access each feature.

Keywords: Black capuchin monkeys, *Sapajus nigritus*, animal behavior, physical properties, morphology.

Capítulo 1: Apresentação da tese

1. Introdução

O macaco-prego (*Sapajus* sp.) é um dos primatas mais comuns do Neotrópico (Freese & Oppenheimer, 1981), devido à grande variedade e adaptabilidade de comportamento (Fragaszy, Visalberghi, & Robison, 1990). Contudo, apesar de serem macacos frequentes e com distribuição ampla (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004), há poucos estudos de longo prazo sobre a alimentação e estes não cobrem toda a área geográfica de distribuição do macaco-prego (Terborgh, 1983; Fragaszy, et al., 2004).

Macacos-prego são famosos por terem uma dieta onívora (Fragaszy, et al., 2004), mas composta majoritariamente por frutos e insetos e, assim, são considerados frugívoros-insentívoros (Norconk, Wright, Conklin-Brittain, & Vinyard., 2008).

Analisando estudos que divulgam os constituintes da dieta, nota-se uma vasta variação de plantas e animais consumidos (Izawa, 1979 – *S. apella*; Terborgh, 1983 – *S. apella*; Chapman & Fedigan, 1990 – *S. capucinus*; Brown & Zunino, 1990 – *S. apella*; Fedigan, 1990 – *S. capucinus*; Galetti & Pedroni, 1994 – *S. apella*; Izar, 1999 – *S. nigritus*; Rimoli, 2001 – *S. nigritus*, Panger, Perry, Rose, Gros-Louis, Vogel, Mackinnon, & Baker, 2003, Fragazy, et al. 2004 – revisão, Chalk, 2011 – *S. libidinosus*). Freese & Oppenheimer (1981) encontraram mais de 50 famílias de plantas consumidas pelo gênero e Janson & Boinski (1992) mostram que macacos-prego podem se alimentar de até 17 taxa de artrópodes.

Comportamentos manipulativos e destrutivos permitem o acesso a recursos alternativos em período de escassez de frutos, como sementes (*S. apella* - Galetti & Pedroni, 1994), frutos de palmeiras (*S. apella* – Terborgh, 1983, Spironelo, 1991; Wright, 2004), bromélias (*S. nigritus* - Brown & Zunino, 1990; Izar, 1999, Taira, 2007)

e meristema apical da palmeira *Euterpe edulis* (Taira, 2007; Brocardo, Gonçalves, Zipparro & Galetti, 2010)

O estudo da ecologia alimentar do macaco-prego é importante para entender suas adaptações morfológicas (Bock & von Wahlert, 1965). Tradicionalmente, essa ponte entre a ecologia e a morfologia era feita analisando-se as características morfológicas de mandíbula, dente e crânio e relacionando-as com a ecologia do animal em estudo, a partir de classificações gerais de dieta (como frugívoro, onívoro, etc). Essa abordagem causa um viés para o alimento mais consumido pela espécie, sugerindo que as adaptações refletem os alimentos mais frequentemente utilizados pela espécie (Kay, 1975).

Estudos posteriores (Rosenberger, 1992; Anapol e Lee, 1994) sugerem que as adaptações morfológicas do aparato mastigatório refletem, na realidade, o uso de alimentos alternativos utilizados em época de escassez de recursos mais utilizados (alimentos de reserva – Marshall & Wrangham, 2007), que são mecanicamente mais desafiadores (Wright; Wright, Chalk, Verderane, Frigaszy, Visalberghi, Izar....& Vinyard, 2009). Wright (2004) mostrou que esse modelo é verdadeiro para a espécie *S. apella*, que se utiliza de alimentos de reserva mecanicamente desafiadores.

Além disso, tem sido sugerido que as variáveis que explicam a relação entre a morfologia crânio-facial e a dieta são as propriedades físicas dos alimentos. Durante a mastigação, as propriedades físicas do alimento causam estresse e pressão nos dentes, podendo levar à deformação destes durante a vida dos indivíduos e ser responsáveis, ao menos em parte, pela seleção de especializações de aparato mastigatório resistentes à pressão e ao estresse causado pelo recurso alimentar específico (Lucas & Teaford, 1994; Lucas, 2004). Evidência disso é que, mesmo entre espécies do mesmo gênero, com dieta

similar, algumas diferenças sutis em itens alimentares podem estar relacionadas a diferenças no aparato mastigatório. Por exemplo, dentre as espécies dos gêneros irmãos *Cebus* e *Sapajus*, o macaco-prego *S. apella* possui músculos temporais e masseter mais fortes que o cairara *C. olivaceus*, provavelmente em função da exploração, por macacos-prego, de recursos alternativos com alto grau de dureza, em épocas de escassez de frutos carnosos, enquanto os cairaras encontram recursos alternativos de baixo grau de dureza (Wright, 2004, 2005).

Dessa forma, espécies do gênero *Sapajus* são excelentes para investigar a relação entre propriedades físicas dos alimentos e morfologia, já que são forrageadores que frequentemente usam estratégias destrutivas com foco em alimentos de alta qualidade e mecanicamente desafiadores (Izawa, 1979; Terborgh, 1983; Jason & Boinski, 1992; Anapol & Lee, 1994; Fragaszy, et al., 2004; Wright, 2005; Gunst, Boinski, & Fragaszy, 2008, 2010).

2. Método

2.1 Área de estudo

Os grupos de macacos-pregos estudados habitam o Parque Estadual Carlos Botelho, PECB, uma área de 37.797,43ha de proteção localizada na Serra de Paranapiacaba, entre os municípios de São Miguel Arcanjo, Capão Bonito, Sete Barras e Tapiraí, no estado de São Paulo. O PECB faz parte do contínuo ecológico de Paranapiacaba que foi declarado pela UNESCO como um dos Sítios de Patrimônio Mundial Natural (2000), que é composto também por outras reservas: Parque Estadual do Alto da Ribeira (PETAR) e Parque Estadual Intervales, a Estação Ecológica de Xitué e a Área de Proteção Ambiental (APA) da Serra do Mar e outras unidades de

conservação próximas como o Parque Estadual de Jacupiranga. Formam juntos mais de 300 mil hectares de Mata Atlântica (Instituto Florestal, 2008).

O terreno é caracterizado por morros e morretes paralelos, com rios formando uma densa rede de drenagem pertencente à bacia hidrográfica do Rio Paranapanema. O clima é subtropical úmido sem déficit hídrico (Domingues Silva, & Vellardi, 1987). A precipitação média anual é 1683 mm, com maiores níveis de precipitação entre setembro e março (precipitação média de 1740 mm), e com menor nível de precipitação em julho (média de 73 mm). A temperatura média anual é de 19°C, com uma média de 22°C em janeiro, mês mais quente, e de 15°C em julho, mês mais frio (Dias, 2005).

A cobertura vegetal é considerada como Floresta Latifoliada Pluvial Tropical, não perturbada ou pouco perturbada (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). As famílias predominantes da vegetação são: Myrtaceae, Orchidaceae, Lauraceae, Asteraceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Fabaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Mimosaceae, Monimiaceae, Myrsinaceae e Bromeliaceae (Dias, 2005; Lima, Dittrich, Souza, Salino, Breier, & Aguiar, 2011). Estima-se que 53,5% das espécies arbóreas, 64% das espécies de palmeiras e 74,4 das espécies das bromélias presentes na Mata Atlântica sejam endêmicas (Instituto Florestal, 2008).

Apesar da grande diversidade da flora, o estudo de Izar, Verderane, Peternelli-dos-Santos, Mendonça-Furtato, Presotto, Tokuda, Visalberghi, & Fragaszy (2012) indicou que a disponibilidade de frutos para a população de macaco-prego do PECB, comparando com outras populações já estudadas, não é alta.

Os possíveis predadores para os macacos-prego no PECB são a onça pintada (*Panthera onca*), onça-parda (*Puma concolor*), irara (*Eira barbara*) e o gavião-pega

macaco (*Spizaetus tyrannus*). A fauna também conta com as espécies de primatas *Aloutta fusca* e *Brachyteles arachnoides* (Beisiegel, 1999).

2.2 Animais em estudo: a espécie *Sapajus nigrinus* e a população do PECB.

A taxonomia dos popularmente conhecidos como macacos-prego passou por revisão ampla nos últimos anos. Segundo recentes trabalhos baseados em dados morfológicos (Silva Jr., 2001) e moleculares (Lynch-AlfaroBoubli, Olson, Di Fiore, Wilson, Gutierrez-Espeleta, Chiou....& Alfaro., 2011), as espécies do gênero *Cebus* foram reclassificadas. Oito subespécies, que eram classificadas como as formas robustas do gênero *Cebus*, pertencem agora ao gênero *Sapajus* (*S. apella*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosus*, *S. cay*, *S. nigrinus*, *S. robustus*, *S. xanthosternus* e *S. flavius*). Assim, a espécie em estudo desse trabalho passou a ser nomeada como *Sapajus nigrinus*.

Os macacos-prego (*Sapajus* sp.) são primatas de porte médio, com presença de “topete”, (pelagem arrepiada no topo da cabeça) e cauda semi-preênsil, e apresentam dimorfismo sexual (Nowak, 1991).

As espécies do gênero *Sapajus* são frugívoro-insetívoras, mas podem ser consideradas onívoras. Sua dieta é constituída principalmente por frutos maduros, mas são extremamente flexíveis e sua dieta pode conter sementes, flores, brotos, insetos e meristema da palmeira *Euterpe edulis* (Terborgh, 1983; Brown & Zunino, 1990; Nowak, 1991; Galetti & Pedroni, 1994; Zhang, 1995; Izar, 1999; Spironelo, 2001; Taíra, 2007). Dedicam a maior parte do seu tempo a atividades de forrageamento e quanto mais tempo gasto em forrageamento, menos tempo é dedicado à locomoção (Izawa, 1979; Zhang, 1995; Izar, 1999) e em interações sociais (Santos, 2010). As interações sociais ocorrem durante o descanso (Freeland, 1976; Izawa, 1979; Izar, 1999).

Macacos-prego (*Sapajussp.* e *Cebus sp.*) possuem caninos e pré-molares longos e robustos, incisivos largos e quadrados e seus molares e caninos são densamente esmaltados (Swindler, 2002). A mandíbula do macaco-prego possui adaptações para vigorosos movimentos de puxar o alimento, assim como para mastigá-lo. A mandíbula é longa e profunda. Diferentemente da maioria dos Platyrrhini, os gêneros tem uma larga taxa de músculos temporais (Anapol & Lee, 1994; Daegling, 1992). As espécies do gênero *Sapajus* possuem um conjunto de características cranianas e mandibulares peculiares que são adaptações para geração e dissipação de forças mastigatórias necessárias para fraturar tecidos de alta demanda mecânica. Comparados com *Cebus*, possuem a face mais ortognática e músculo masseter posicionado mais anteriormente, resultando em vantagem mecânica (Anton, 1996; Wright, 2005).

Além disso, existem diferenças interespecíficas no aparato mastigatório, associadas ao consumo de alimentos mecanicamente desafiadores durante o desenvolvimento de cada indivíduo (Corner & Richtsmeier, 1991; Materson, 1997).

A espécie *S. nigritus* possui coloração marrom escura tendendo ao preto, lábios mais escuros do que seu corpo, apresentam padrões de coloração branca na face contrastando com o topete e o resto do corpo, o topete preto e evidente (Hill, 1960, Fragaszy, et al., 2004, Vilanova, Silva, Grelle, Marroig, Cerqueira, 2005). É encontrada na Argentina, no Paraguai e no Brasil. No Brasil, ocorre nas regiões de Mata Atlântica, nas regiões Sul (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e Sudeste (Minas Gerais, Espírito do Santo, Rio de Janeiro e São Paulo) (Vilanova, et al., 2005; Fragaszy, et al., 2004; Rylands, Kierulff, & Mitternmeier, 2005).

A população de macacos-prego do contínuo ecológico de Paranapiacaba começou a ser estudada pela Dra. Patrícia Izar em 1995, no Parque Estadual de

Intervales. Nesse estudo, a pesquisadora, com observações indiretas, foi capaz de concluir que a dieta dos animais em estudo era composta principalmente por polpa de frutos, enquanto em época de escassez destes, o item bromélia era usado como principal recurso alternativo. Os animais apresentaram o padrão de expandir ou diminuir sua área explorada de acordo com a distribuição dos recursos alimentares, levando à conclusão deque o tamanho da área de uso do grupo erarelacionado à disponibilidade de frutos no habitat (Izar, 1999).

Em 2001, a pesquisadora retomou a pesquisa de macacos-prego no contínuo, dessa vez já na área do Parque Estadual Carlos Botelho, onde a pesquisa é mantida até os dias de hoje, sendo uma das poucas e importantes áreas de estudo em longo prazo da espécie. O tema da pesquisa foi a socioecologia dos macacos-prego. Seus resultados apoiama hipótese de que a abundância e a distribuição de alimentos determinam a variação de padrões das relações sociais entre fêmeas de primatas. Além disso, demonstraram que os macacos-prego do PECB vivem em grupos do tipo multi-macho, multi-fêmea com tamanho variável entre um (machos solitários) e vinte indivíduos (Izar, 2004).

Os trabalhos a seguir, realizados com a mesma população do PECB, foram conduzidos sob a oreintação da Dra Patrícia Izar:

Entre 2003 e 2006, dois trabalhos foram realizados com esta população. O trabalho de Nakai (2007) observou que os grupos de macacos-prego dividiam-se em subgrupos de tamanhos e composição variáveis, organizando-se em sociedades de fissão-fusão. Como achou uma relação diretamente proporcional entre tamanho de subgrupo e padrão da oferta de alimento, conclui-se que essa organização dá-se devido às fontes de frutos não serem suficientes para sustentar o grupo. Dessa forma, esse

estudo mostrou evidências que os macacos-prego do PECB reagem às variações ecológicas, ajustando o tamanho do grupo.

Nesse mesmo período, Taira (2007) encontrou que o consumo do meristema apical da palmeira *Euterpe edulis* estava relacionado com a baixa disponibilidade de frutos. Além disso, os macacos selecionavam o meristema a ser extraído de acordo com um balanço ótimo entre custo de extração e benefício, medido em termos do tamanho do palmito obtido. O consumo de recurso dá-se com o uso de uma técnica de forrageamento extrativo que envolve aprendizagem.

Entre 2006 e 2008, foi conduzido um estudo com um grupo dessa população, Pimenta, a fim de investigar a orientação espacial dos macacos-prego. Os resultados sugerem que possuem capacidade de memorizar a localização das fontes alimentares ao mostrar que se deslocam em maior velocidade e linearidade para fontes de alimento conhecidas, e o uso de atalhos (Presotto, 2009, Presotto e Izar, 2010).

Ainda entre 2006 e 2008, conduzi um estudo sobre a escolha de árvores de dormir utilizados pelo grupo Pimenta, demonstrando que as espécies de árvores mais usadas como árvore de dormir foram *Copaifera langsdorffii* e *Attalea dubia*, sendo a segunda relacionada com noites de baixa temperatura ambiente e do vento. Também mostra preferência por árvores altas e com grande DAP, por sítios localizados entre 820 e 840 metros de altitude e em encostas e topos de morro. Contudo, os sítios e árvores preferidos estão distribuídos por toda a área de uso e são pouco reutilizados; e como consequência, o grupo dorme perto da área explorada para forrageamento durante o dia. Assim, a localização do sítio de dormir não parece afetar a rota diária do grupo (Fogaça, 2010).

Entre 2007 e 2008, Santos (2010), num estudo com o grupo Pimenta, mostrou que as fêmeas e os infantes preferem frutos ricos em carboidratos, enquanto os machos preferem as folhas, e os jovens invertebrados que são importantes fontes de proteínas e gordura. Concluindo que a teoria da demanda nutricional é a que melhor explica o comportamento alimentar dos jovens no PECB.

Também entre 2007 e 2008, as taxas de hormônios do grupo Pimenta foram acompanhadas e os resultados mostraram picos de metabólitos de glicocorticóides (MGC) do macho alfa no período de acasalamento e durante o final do período de gravidez da fêmea adulta grávida. Já o outro macho, os jovens e os infantes apresentaram um pico de MC durante a baixa disponibilidade de frutos. Dessa forma, esse trabalho sugere que os fatores importantes para a variação de glucocorticóides para adultos é a reprodução enquanto para os demais membros do grupo é a disponibilidade de alimentos ricos em energia (Moreira, 2010).

Entre 2010 e 2012, Mendonça-Furtado (2012) acompanhou três grupos da população de macacos-prego do PECB acompanhando as taxas hormonais e não encontrou efeito significativo sobre a variação mensal dos níveis basais de MFGs, mas encontrou picos deste, para todos os indivíduos do grupo, quando havia fêmeas em período proceptivo e cópulas.

Ainda entre 2009 e 2012, Tokuda (2013) coletou dados genéticos de três grupos de macacos-prego do PECB, e seus dados indicaram que ambos os sexos dispersam. Ainda, confirmou que as fêmeas adultas, pouco afiliativas, não formam fortes relações sociais entre si e que os machos adultos estabelecem fracas relações sociais. As relações sociais dessa população podem ser classificadas como tolerantes e são caracterizadas pela baixa frequência de catação e de interações agonísticas. Essas relações sociais

fracas, entre indivíduos do mesmo sexo, podem ser explicadas pelo baixo grau de parentesco/familiaridade. Dessa forma, concluiu que as fêmeas podem migrar e mantêm suas relações afiliativas mais fortes com seus filhos e com o macho dominante.

Em 2012, em um estudo analisando os dados de longo prazo do PECB, Izar, et al., (2012) mostraram que existe variação na dieta que reflete a sazonalidade da disponibilidade de frutos, os macacos-pregos gastam mais tempo forrageando por frutos na estação chuvosa do que na seca e que a disponibilidade de frutos para os macacos-prego do PECB não é alta se comparada a outras populações já estudadas.

Esses estudos mostram o padrão de comportamento diário para essa população que passa a maior parte do tempo de atividades forrageando, seguido dos comportamentos deslocando-se, deslocar+forragear, descansando e pouco tempo em comportamentos sociais (Santos, 2010; Fogaça, 2010; Taira, 2007).

Um dos grupos de macacos-prego, objeto desse estudo, é denominado Pimenta e é composto por 15 indivíduos, sendo dois machos adultos, cinco fêmeas adultas, oito jovens. O outro grupo é denominado Testa e é composto por 21 indivíduos, sendo quatro machos adultos, um macho subadultos, seis fêmeas adultas, duas fêmeas subadultas e oito jovens. O terceiro grupo é denominado Pitoco, composto por 16 indivíduos sendo três machos adultos, um sub-adulto, quatro fêmeas adultas e sete jovens. Os grupos já estavam habituados. O grupo Pimenta está em estudo desde 2001 e o grupo Testa e Pitoco desde 2009, pela equipe coordenada pela Dra. Patrícia Izar. Outros dois grupos (Marrom e X) foram observados e acompanhados, contudo, não conseguimos determinar sua composição. Os indivíduos adultos eram reconhecidos individualmente através de características como cicatrizes e pelagem (coloração e topete). O topete foi muito usado no reconhecimento entre adultos e jovens, já que os

jovens não o possuem. Machos adultos possuem topetes maiores e são mais robustos, enquanto fêmeas possuem topete, contudo menores, mesmo quando o topete da fêmea adulta é grande ela é menor e menos robusta que o macho.

2.3 Coleta de dados.

As idas ao campo ocorreram 10 dias por mês entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012, totalizando 530 horas de contato com os animais. Deste houve um aproveitamento, para scans, de 320 horas, 2014 varreduras. O grupo denominado Pimenta foi acompanhado por um total de 215 horas, seguido pelo grupo Testa (tempo total de contato = 163), grupo Marrom (tempo total de contato = 120 horas) e o grupo Pitoco 15 (tempo total de contato = 82 horas), e grupo X (tempo total de contato = 30 horas).

A coleta de dados foi realizada por mim e, devido à necessidade de se analisar os recursos alimentares em menos de 24 horas (mais detalhes abaixo), também por uma equipe treinada por mim, para potencializar o esforço amostral. A equipe foi composta por duas estagiárias que ajudaram na coleta em dois períodos diferentes (entre Abril de 2011 e Abril de 2012, e entre Maio de 2012 e Agosto de 2012). Elas foram treinadas com meu acompanhamento a seguir o grupo, realizar filmagem e fazer coletas dos recursos conforme a metodologia explicitada aqui. Foi verificada a concordância entre observadores para a coleta de dados sobre comportamento e reconhecimento dos indivíduos durante o período de treinamento, realizando a conferência dos dados coletados simultaneamente. As transcrições de dados, as análises dos recursos a coleta de dados dos vídeos foram feitos exclusivamente por mim.

Para a localização dos grupos de estudo, foi percorrida uma rede de trilhas, pré-existent, até o encontro com qualquer um dos grupos da população de macacos-prego

da área estudada. A partir do encontro com um grupo de macaco-prego, este era acompanhado até o anoitecer. Durante o dia coletavam-se dados comportamentais (pelo método descrito abaixo), eram feitos filmes para análise posterior (mais detalhes no capítulo 3 desta tese) e coletavam-se recursos alimentares descartados pelos animais (mais detalhes abaixo). No dia seguinte, o acompanhamento começava um pouco antes do amanhecer, ou seja, antes dos macacos acordarem, isso para evitar que se perdesse o grupo e tivesse que recomeçar o trabalho de procura, assim como para coletar dados sobre alimentação ao longo de todo o dia.

2.3.1 Propriedades físicas dos alimentos e formas de medi-las.

As propriedades físicas dos alimentos referem-se às suas características externas e internas. Características externas dizem respeito a tamanho, forma e textura de superfície (por exemplo, viscosidade e aspereza). As características internas descrevem o material de composição do alimento em termos da física mecânica e refletem a resistência dos recursos à fragmentação. As características internas são, portanto, mensuradas por propriedades físicas como a resistência à fratura (*toughness*) e o módulo de elasticidade (*elastic modulus*) (Strait, 1997).

Quando uma força é aplicada a um objeto sólido, este se deforma. Em mecânica isso é chamado de deformação. Se esta deformação continua, o objeto quebra. Dessa forma, testes precisam ser capazes de registrar a força aplicada e a deformação causada. Para isso podemos controlar a força aplicada e observar a deformação ou o contrário. Controlar a deformação permite uma observação mais eficiente da taxa de crescimento da superfície de ruptura (Lucas, 2004).

A elasticidade é a resistência deformante de um determinado item, ou seja, a curva de tensão-deformação em que o item regressa à sua forma original, ou, ainda,

mede a rigidez do item. A elasticidade é normalizada pelas dimensões do espécime (Lucas, Beta, Darvell, Dominy, Essackjee, Lee, Osorio...& Yuen. 2001; Lucas, 2004).

Para o teste de flexão de três pontos, em que se corta o espécime em viga, a elasticidade é descrita numericamente pelo módulo Young, que é obtido pela equação:

$$E = \frac{(F/x)_{\text{cor}} S^3}{48 I} \quad (\text{Vicent, 1992}).$$

Onde (F/x) é a rigidez corrigida do feixe, S é o espaço exterior da plataforma, I é o momento de inércia do espécime, sendo $I = B(largura) \times D(profundidade)/48$ para espécimes retangulares ou $I = r^4/4$ para espécimes circulares, onde r = raio.

Para os tecidos em que se encontra dificuldade em cortá-los em vigas, pode-se usar o teste de compressão, em que se comprime o tecido entre duas placas. Uma curva de tensão/deformação é produzida (Lucas, et al. 2001). Neste teste o módulo de

Young é derivado da seguinte equação:

$$E = \frac{(F/x) L}{BW} \quad (\text{Vicent, 1992}).$$

Onde F/x é a inclinação tangente da parte mais reta da curva em Newtons/m, L é o comprimento da medida de tensão, B é a largura da amostra e W é a altura.

Resistência à fratura é a resistência do tecido em se quebrar. É medida como a força necessária para criar uma nova fenda (Vicente, 1992; Lucas, 2004). Tem sido medida como a força necessária para cortar através de uma dada área da secção transversal e tem sido medida com sucesso, tanto em campo, quanto em laboratório (Lucas, Darvell, Lee, Yuen, Choong, 1995; Darvell, Lee, Yuen, & Lucas, 1996; Hill & Lucas, 1996; Lucas, et al., 2001 Kinzey & Norconk 1990, Wright, 2004, Chalk, 2011).

A resistência à fratura pode ser testada usando sete diferentes testes (Lucas, et al., 2001, Lucas, 2004). Esta propriedade é calculada usando a seguinte equação:

$$R = \frac{U}{BD} \text{ (in J/m}^2\text{)}$$

; onde L é a medida de energia da força, B é a largura do espécime e D é a profundidade do espécime.

2.3.2 Caracterização do processamento dos recursos alimentares.

Para o teste de propriedades físicas, os alimentos coletados foram dispostos em sacos herméticos até o momento do teste; cada saco continha o alimento e informações sobre a coleta, como a identificação do indivíduo que estava comendo e a hora. Os testes de propriedades físicas dos alimentos foram realizados dentro do prazo máximo de 24 horas depois da coleta, já que estas mudam muito rápido devido à decomposição que é acelerada em ambiente úmido, como é o caso da área de estudo (Lucas, Peter & Arrandale, 1994). Apenas coletamos os alimentos que foram, em parte, processados pelos animais, e depois descartados, pois, por exemplo, dentre os frutos disponíveis em uma árvore, nem todos são escolhidos pelos animais, o que pode ser reflexo da escolha por determinadas texturas e, assim, determinadas propriedades físicas. Contudo, houve recursos, como a raiz, que os indivíduos não descartavam nenhuma parte e dessa foram não tiveram suas propriedades físicas medidas.

Os alimentos coletados foram analisados com um equipamento portátil, projetado por Darvell, Yuen, & Lucas (1996) e aperfeiçoado por Lucas, Beta, Darvell, Dominy, Essackjee, Lee, Osorio....& Yuen. (2001) que é similar ao Instron™, usado para testar grandes objetos (Figura 1.1).

Figura 1.1: Equipamento usado para analisar as propriedades físicas dos alimentos.

Com o equipamento portátil, medimos as seguintes propriedades físicas do alimento: resistência à fratura e o módulo de elasticidade. O teste foi feito em quatro etapas: 1) cortamos os alimentos em pequenos cubos e/ou retângulos, em casos em que os animais se utilizaram apenas de um tecido do fruto, por exemplo, e aplicamos o teste apenas a este tecido (Williams, Wright, DenTruong, Daubert, & Vinyard, 2005); 2) calibramos o equipamento com as células de 10 ou 100 Newtons (as células são sensíveis para medir a taxa de pressão e estresse de deformações extremamente pequenas); 3) é medida a força de tensão e compressão, com o uso de diferentes peças do equipamento e 4) o computador com o software lê as informações geradas pelo equipamento. A propriedade resistência à fratura é dada em Joules/m² e é obtida com o valor em Newton fornecido pelo equipamento e com os valores da área do fragmento de alimento testado que fornecemos ao computador. A propriedade, módulo de elasticidade, é dada em MPa e é a razão entre pressão e tensão (Wright, 2004).

Para a maioria dos tecidos, o teste da tesoura foi usado para determinar o valor de resistência à fratura, enquanto para determinar o valor de elasticidade foi usado o

bend de três pontos, o teste empurrar ou o teste puxar. Os testes foram escolhidos levando em consideração características dos tecidos, como descrito por Lucas (2004).

Uma vez que os valores das propriedades físicas variam conforme o sentido das fibras dos tecidos (Lucas, Darvell, Lee, Yuen, & Choong, 1995), é muito importante levar em consideração como o animal processou o alimento para realizar o corte no teste no mesmo sentido que os dentes do macaco cortou o recurso. Dessa forma, esse trabalho utilizou os dados coletados pelos métodos de observação no campo e nos vídeos para testar os tecidos no mesmo sentido que cortado pelos animais. Por exemplo, a folha da bromélia foi processada paralelamente à direção das fibras com a denteição anterior, e verticalmente com a denteição posterior. Como resultado, este tecido foi testado tanto paralelamente quando perpendicularmente à direção da fibra.

Capítulo 2: Efeito da idade sobre comportamento alimentar e propriedades físicas dos recursos consumidos por *S. nigritus*.

1. Introdução.

As diferenças de dieta entre grupos, e mesmo entre indivíduos de um mesmo grupo, observadas em diversas espécies de primatas, têm sido tradicionalmente associadas às variações na disponibilidade do alimento do ambiente ou às diferenças na necessidade nutricional de cada indivíduo (Janson & van Schaik, 1993; Frigaszy & Boinski, 1995; Hanya, 2003; Gunst, et al., 2008). Alguns autores, no entanto, têm sugerido que essas diferenças estão relacionadas às propriedades físicas dos alimentos, podendo ser reflexo das diferenças etárias e de sexo no aparato mastigatório do indivíduo, ou da experiência deste com comportamentos que permitam acessar um recurso de alta demanda mecânica (Cole, 1992; Lucas, 2004; Perry & Jimenez, 2006). Os indivíduos que (1) não atingiram desenvolvimento completo do aparato mastigatório (Lucas, 2004) ou tamanho corporal que o habilite ao acesso (Frigaszy & Bard, 1997), e/ou (2) que não possuem técnicas especializadas ou não são eficientes na execução dessas técnicas (Frigaszy & Boinski, 1995) ou, ainda, (3) a combinação desses fatores (Perry & Jimenez, 2006), não poderiam acessar os mesmos recursos que os demais indivíduos, ou não na mesma proporção. Assim, espera-se que jovens e adultos de uma espécie de primata apresentem estratégias alimentares diferentes diante de recursos difíceis de acessar, com, por exemplo, altos valores de resistência à fratura e elasticidade, levando a uma diferença na dieta, e/ou na eficiência do consumo de determinados recursos e/ou diferenças no comportamento de processamento do recurso.

Há poucos estudos que quantificam as propriedades físicas dos alimentos e as relacionam com a dieta em diferentes estágios do desenvolvimento do indivíduo. Como

resultado, pouco se sabe sobre as demandas mecânicas reais para o indivíduo em diferentes estágios da ontogenia. Robl (2008), estudando variações na dieta entre jovens e adultos de parauacu (*Pithecia pithecia*), no Parque Natural de Brownsberg, Suriname, concluiu que ambos, jovens e adultos, são capazes de acessar recursos com valores similares de resistência à dureza e elasticidade e que a diferença na dieta é reflexo da inabilidade dos jovens. Da mesma maneira, Van Schaik, Van Noordwijk, & Vogel (2009) encontraram, para jovens e adultos de orangotangos (*Pongo pigmaeus wurmbii*; *Pongo pigmaeus morio* e *Pongo abelli*), de populações de Borneu, Sumatra, Kalimantan e Sabah, valores equivalentes de resistência à dureza, ainda que a dieta das fêmeas adultas fosse mais diversificada do que de seus infantes (Jaeggi, Dunkel, Van Noordwijk, Wich, Sura, & Van Schaik, 2010). McGraw, Vick, & Daegling (2011) observaram que, tanto adultos, quanto jovens de mangabeis (*Cercocebus atys atys*- Floresta de Tai, China) se alimentam da semente da espécie *Sacoglottis gabonensis*, recurso que apresentou maior demanda mecânica dentre os recursos utilizados. Contudo, foi encontrada uma diferença na frequência do comportamento relacionado com a quebra desse fruto (mordida isométrica).

Entre os macacos do Novo Mundo, Raguet-Schofield (2010) observou, em bugios (*Alouatta palliata* - Nicarágua), que todas as classes etárias consomem alimentos como mesmo perfil de resistência à fratura e elasticidade. Da mesma forma, Terborgh (1993) e Gunst, et al. (2008, 2010a, 2010b) encontraram, para macacos-prego, o consumo de frutas das palmeiras (*Astrocaryum* sp. e *Maximiliana maripa*) em diferentes classes etárias. Contudo, os autores dos dois estudos concluem que as propriedades físicas desse alimento restringem o acesso de jovens de *Sapajus apella* ao recurso, já que não são capazes de processar o recurso alimentar mesma forma que os adultos. Os autores sugerem que a eficiência do forrageamento desse recurso alimentar está em

desenvolvimento em jovens. Em concordância, Chalk (2009) não encontrou diferenças nas propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*S. libidinosus*, Piauí, Brasil) de diferentes fases ontogenéticas, mas sim no comportamento de acesso ao recurso.

Em relação às estratégias comportamentais, tem se demonstrado que diversas espécies de primatas utilizam técnicas para acessar recursos alimentares que seriam inacessíveis considerando apenas as características crânio-morfológicas (Corner & Richtsmeier, 1991; Cole, 1992; Masterson, 1997). Por exemplo, Kinzey e Norconk (1990) estudaram duas espécies simpátricas, o macaco-aranha (*Ateles paniscus*) e o cuxiú (*Chiropotes satanas*), na Reserva Natural de Raleighvallen-Voltzberg, na Venezuela. As duas espécies apresentam diferenças relevantes na anatomia crânio-facial (Kay, 1975), ainda assim, apresentam sobreposição de recursos explorados nas suas dietas. Os autores sugerem que macacos-aranha e cuxiús evitam a competição por esses alimentos empregando estratégias comportamentais relacionadas à dureza dos alimentos. Cada espécie de macaco alimenta-se dos mesmos recursos em diferentes fases de maturação; de diferentes tecidos do mesmo item alimentar e usa diferentes técnicas de processamento do alimento. O macaco-aranha alimenta-se do recurso em fase mais avançada de maturação e apresenta duas estratégias: remover a parte mole (que pode ser o pericarpo e/ou o endocarpo) com os incisivos e descartar a parte dura do fruto (que pode ser o endocarpo e/ou a semente) ou engolir o fruto inteiro sem romper a parte dura que passa pelo trato digestivo sem ser metabolizada. Já o cuxiú consegue remover o endocarpo duro usando os caninos especializados e mastigar a semente (Kinzey & Norconk, 1990).

Essas últimas técnicas são registradas em espécies e grupos em que há tolerância entre adultos e jovens, o que permite a realização de *scrounging* (consumo de sobras de

alimento obtido/processado por outro;) e transferência direta de alimentos dos adultos para os jovens (Izawa, 1980; Janson, 1985; Perry & Rose, 1994; Frigaszy, et al., 1997a; 1997b; observação pessoal). Além dos estudos em vida livre, estudos experimentais também relatam que macacos-prego transferem alimentos para os mais jovens e que estes, quando iniciam o comportamento, preferem comidas de difícil acesso (Frigaszy, et al., 1997b). A tolerância também permite que os jovens despendam tempo na investigação de restos, o que poderia permitir acesso às informações sobre métodos de forrageamento extrativista (Gunst, et al., 2008). Essas interações facilitariam a aquisição de toda uma gama de alimentos e de complexos comportamentos apresentados para acesso a estes (Frigaszy, et al., 1994; Perry, Panger, Rose, Baker, Gros-Louis, Jack, MacKinnon, Manson, Fedigan, & Pyle, 2003; Agostine & Visalberghi, 2005). Corroborando a hipótese de que a eficiência em acessar recursos aumenta com o desenvolvimento do indivíduo, estudos mostram que aos três anos um macaco-prego já consegue a mesma taxa de sucesso para forragear as presas de invertebrado utilizadas como recurso pelos adultos (Janson, 1985; Janson & Boinski, 1992), e que, aos cinco anos, jovens são capazes de procurar e consumir larvas em bambus (Gunst, et al., 2008 e 2010a). Dessa forma, Gunst, et al. (2008) sugerem que a eficiência nos comportamentos extrativistas atinge seu ápice entre os 3 e 5 anos do indivíduo, período em que ocorre a erupção dos pré molares e caninos (Galliari, 1985), e outras diferenciações relacionadas à mastigação, que podem ser associadas com o aumento do uso do aparato mastigatório para processar comidas mecanicamente desafiadoras (Corner & Richtsmeier, 1991; Cole, 1992; Masterson, 1997).

As evidências relacionadas aqui mostram que jovens e adultos (machos e fêmeas) de primatas diferem na estratégia de alimentação e que essas diferenças são, em parte, atribuídas às propriedades físicas dos alimentos.

Assim, nosso objetivo neste capítulo foi descrever as propriedades físicas dos recursos alimentares utilizados pela população de macacos-prego (*S. nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) e verificar se há diferenças no processamento dos recursos entre indivíduos jovens, machos adultos e fêmeas adultas. Partindo da hipótese de que as propriedades físicas dos alimentos são um fator limitante do acesso aos recursos alimentares, prevemos que os jovens não se alimentarão de recursos com alta demanda mecânica ou o farão empregando estratégias comportamentais diferentes das de adultos, como se alimentar em menor frequência de determinados recursos ou usar em maior frequência comportamentos para liberar o produto comestível do tecido com alta demanda mecânica e/ou diminuir o tamanho, uma vez que as propriedades físicas estão diretamente relacionadas com o tamanho do recurso (Zinner, 1999), ou ainda gastando mais tempo no processamento.

2. Metodologia.

Para podermos analisar a proporção de tempo gasto na atividade de forrageio, e deste, a proporção gasta com cada recurso alimentar, os comportamentos foram registrados pelo método de amostragem de varredura (*scan sampling*), que consiste em anotar a atividade realizada por cada membro do grupo em um intervalo de tempo pré-determinado (Setz, 1991; Colling, 1993). A observação foi realizada durante 1 minuto, a intervalos de 5 minutos, durante todo o tempo de contato com o grupo, sendo registrado apenas o primeiro comportamento apresentado por cada indivíduo. Na varredura, foram registrados a identidade dos indivíduos visualizados, sua atividade (forrageamento, deslocamento, repouso e outros) e o item alimentar consumido (bromélias, invertebrados, frutos, folhas, flores e outros). Para as análises foi atribuído para cada varredura o valor 1, dessa forma, num “scan” com mais de um indivíduo visualizado, cada indivíduo e/ou comportamento representou uma proporção. Para as análises os

animais foram categorizados em machos adultos, fêmeas adultas e jovens, a identificação foi realizada como explicitado no capítulo 1. Posteriormente realizamos o teste qui-quadrado para verificar se houve diferenças de atividades e dieta das diferentes categorias.

Para a caracterização do processamento dos recursos alimentares, foram coletados dados sobre o comportamento alimentar dos animais pelo método “scan focal” (Altmann, 1974) por filmagem, em que se registrou o indivíduo que se alimentava, o alimento processado, como esse alimento foi processado e como o indivíduo o obteve. A ordem dos indivíduos observados foi oportunística, porém, para evitar que fossem registrados apenas indivíduos mais fáceis de serem observados, sempre que possível não se filmou o mesmo indivíduo em seguida, procuramos filmar todos os indivíduos visualizados e só então retornar ao primeiro indivíduo. Contudo, houve dias em que ficamos apenas com alguns indivíduos do grupo durante todo o dia, nessa situação filmavam-se apenas estes. As filmagens utilizadas foram as que compreendiam um episódio completo de forrageamento, do início do processamento até o termino, quando não havia mais o recurso ou este era descartado.

Para a transcrição das filmagens, os comportamentos alimentares foram classificados em: mordida com incisivo (MI), mordida com pós-canino (MPC – figura 2.1), mordida com canino (MC), mordida contínua pós-canino (MCPC), mordida contínua incisivo (MCI), colocar na boca (CB), puxa com incisivo (PI – figura 2.2), puxar com as mãos e os incisivos (PMI), puxar com as mãos e pós-canino (PMPC), puxar com os membros superiores (PMS), processamento com os dedos (PD), manipulação (MM), pular (P), empurrar com os membros superiores (EMS), mastigação (M), olhar (O), cuspir (C) e outros (OUTROS). As definições podem ser acompanhadas na tabela 2.1. Os diversos comportamentos de ingestão (MI, MPC, MC, MCPC, MCI,

CB) podem coincidir com a mastigação. As análises dos 138 vídeos foram feitas usando o software Observer XT 11, as análises foram feitas utilizando os códigos de comportamento aqui apresentados e todos os comportamentos, com exceção da mastigação, foram medidos como pontuais e excludentes, enquanto a mastigação foi medida como comportamento com duração.

Figura 2.1: Indivíduo adulto de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho apresentando o comportamento mordida com pós-canino (MPC).

Figura 2.2: Indivíduo adulto de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho apresentando o comportamento puxa com incisivo (PI).

Como alguns desses comportamentos não foram empregados para todos os recursos ou todos os indivíduos, para as análises qualitativas agrupamos os

comportamentos, ficando um grupo de ingestão do alimento denominado de comportamento oral (MI, MPC, MC, MCPC, MCI), um grupo de comportamento de processamento denominado oral-manual (CB, PI, PMI, PMPC, PMS, PD, MM, P, EMS), um grupo apenas com o comportamento de mastigação (M) e outro com os demais comportamentos (M, O, C e outros).

Tabela 2.1 - Definições dos comportamentos alimentares analisados para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, estudada entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Nome	Sigla	Descrição
Mordida de incisivo	MI	Usar os dentes incisivos superiores e inferiores em direção contrária para quebrar o tecido do recurso alimentar
Mordida com o pós-canino	MPC	Usar os dentes pós-caninos superiores e inferiores em direção contrária para quebrar o tecido do recurso alimentar
Mordida com canino	MC	Usar os dentes caninos superiores e inferiores em direção contrária para quebrar o tecido do recurso alimentar
Mordida contínua com pós-canino	MCPC	Usar os dentes pós-caninos superiores e inferiores em direção contrária para quebrar o tecido do recurso alimentar repetidamente sem retirar o alimento
Mordida contínua com o incisivo	MCI	Usar os dentes incisivos superiores e inferiores em direção contrária para quebrar o tecido do recurso alimentar repetidamente sem retirar o alimento
Colocar na boca	CB	Colocar o recurso alimentar diretamente na boca
Puxar com incisivo	PI	Posicionar o alimento entre os incisivos superiores e inferiores para puxar-lo em direção contrária à posição do alimento
Puxar com as mãos e incisivo	PMI	Posicionar o alimento entre os incisivos superiores e inferiores e com a mão segurar a outra ponta do alimento e então realizar movimento contrário.
Puxar com as mãos e pós-canino	PMPC	Posicionar o alimento entre os incisivos superiores e inferiores e com a mão segurar a outra ponta do alimento para realizar movimento contrário.
Puxar com os membros superiores	PMS	Segurar com a mão e realizar movimento de modo a fazer força contrária à posição do alimento
Processamento com os dedos	PD	Manusear com os dedos o recurso alimentar
Manipulação	MM	Manusear o recurso
Pular	P	Fazer força com o corpo contra o recurso
Empurrar com os membros superiores	SEM	Usar os membros superiores para fazer força contra o alimento
Mastigação	M	Usar o movimento da mandíbula para quebrar o tecido do recurso
Olhar	O	Olhar em direção do alimento à procura de algo
Cuspir	C	Jogar, usando a língua e ar, o alimento para fora da boca
Outros	Outros	Qualquer comportamento que não se encaixe na definição dos comportamentos listados
Pegar	P	Fazer <i>scrounging</i>

As análises estatísticas, utilizando os valores das propriedades físicas e os valores de frequência dos comportamentos apresentados, foram feitas utilizando o software SPSS 13. A identificação dos recursos alimentares foi feita com base na obra Árvores Brasileiras 1 e 2 (Lorenzi, 1992, 1998).

3. Resultados.

3.1 Descrição do padrão de alimentação.

Foi registrado o consumo de 47 recursos alimentares diferentes pela população de macacos-prego do PECB, sendo, destes, 29 categorizados como frutos (12 frutos carnosos, dois secos e 15 desconhecidos), quatro recursos na categoria folha (diversas espécies de Bromeliaceae, Orquidaceae, *Euterpe edulis* e *Bambusa* sp.), dois na categoria de brotos (*Bambusa* sp. e *Dicksonia sellowiana*), quatro tipos identificados de flores e oito recursos na categoria outros alimentos (tabela 2.2). Para resistência à fratura, foram realizados 774 testes em tecidos de 29 diferentes recursos, destes alguns eram diferentes partes da mesma espécie (*Euterpe edulis*, *Tibouchina mutabilis*). Os valores de resistência à fratura variaram de 71,5 a 38868,7 J/m² (tabela 2.3). Já para elasticidade, foram realizados 107 testes em tecidos de 12 recursos diferentes, e os valores variaram de 0,02 a 21494,01 MPa (tabela 2.4). Tanto o valor máximo de resistência à fratura, quanto o valor máximo de elasticidade foram encontrados para o recurso folha de palmeira *E. edulis*. O valor mínimo, tanto de resistência à fratura, quanto de elasticidade, foi encontrado para o recurso fruto carnoso (Myrtaceae – *Myrcia crassifolia*).

Todos os indivíduos gastaram mais tempo forrageando do que nos demais comportamentos (tabela 2.5). Os machos adultos despenderam mais tempo no comportamento forragear (58,27%; $\chi^2 = 99$; gl = 3; $p \leq 0,01$), seguido pelas fêmeas

(57,53%; $\chi^2 = 100$; gl = 2; $p \leq 0,01$) e pelos jovens (52,32%; $\chi^2 = 98$; gl = 3; $p \leq 0,01$)

(tabela 2.5 e 2.6).

Tabela 2.2- Relação das espécies utilizadas como recurso alimentar pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB entre Agosto de 2011 e Setembro de 2012

Parte	Família	Gênero/espécie	Nome popular
Folhas	Bambusoideae	<i>Bambusa sp.</i>	Bambu
	Orchidaceae	-----	Orquídeas
	Bromeliaceae	-- -----	Bromélias
	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	Palmito
Frutos	Myrtaceae	<i>Myrciaria rivularis</i>	"Guamirim"
	Myrtaceae	<i>Myrciaria sp.</i>	"Uva"
	Myrtaceae	<i>Myrciaria sp.</i>	"Uva-amarela"
	Myrtaceae	-----	"Gota"
	Myrtaceae	<i>Myrcia crassifolia</i>	"Pimenta"
	Myrtaceae	-----	"Buriti"
	Myrtaceae	<i>Psidium rufum</i>	"Araça-roxo"
	Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i>	"Fruto vermelha"
	Myrtaceae	<i>Plinia sp.</i>	"Laranja de mico"
	Myrtaceae	<i>Eugenia sonderiana</i>	"Fruto roxo"
	Areaceae	<i>Attaleia dubia</i>	"Babaçu"
	Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	"Abiurana"
	Leguminosae	-----	-----
	Rutaceae	<i>Esenbeckia febrifuga</i>	"Uruticum"
Broto			Desconhecido (15)
	Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Samambaiçu
Flor	Bambusoideae	<i>Bambusa sp.</i>	Bambu
	Bromeliaceae		"Banana"
Outros	Melastomataceae	<i>Tibouchina mutabilis</i>	"Maracá da Serra"
			Desconhecido (2)
	Leguminosa-caesalpinoideaea	<i>Caesalpinia férrea</i>	"Pau-ferro"
	Melastomataceae	<i>Tibouchina mutabilis</i>	"Maracá da Serra"
	Bambusoideaea	<i>Bambusa sp.</i>	Bambu
	Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Samambaiçu
	Areaceae	<i>Euterpe edulis</i>	Palmito
			Desconhecido (3)

Tabela 2.3 - Estatística descritiva para os valores de resistência à fratura para os recursos consumidos pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. N=774

Recursos	Bromeliaceae	Leguminosiaea	<i>Atalleia dubia</i>	<i>E. edulis</i> -pecíolo	Frutos - carnosos	<i>D. sellowiana</i>	<i>E. edulis</i> - meristema	Orchedaceae
N	406	18	87	36	163	19	39	6
Máximo	8171,50	15511,00	26328,90	38868,70	9535,70	9790,60	16106,50	1909,50
Mínimo	180,90	15511,00	117,50	1220,50	71,50	630,70	78,07	1009,50
Média	1811,43	5855,99	8487,81	11306,16	1641,79	2881,03	4015,09	1231,92
Desvio padrão	1106,15	5509,92	6856,16	10243,56	1184,67	3028,98	3694,01	347,93
Mediana	1559,25	2451,95	6521,2	7143,15	1540,65	2094,4	2909,7	1066,45

Tabela 2.4 - Estatística descritiva dos valores de elasticidade para os recursos consumidos pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. N = 107

	<i>E. edulis</i> - pecíolo	Epífitas	Broto de <i>Bambusa. sp</i>	Fruto - carnosos	<i>Bambusa sp.</i>	<i>E. edulis</i> - meristema	Inflorescência
N	10	42	5	37	2	9	2
Máximo	21494,01	400,42	1,17	9,62	1206,28	1811,44	0,21
Mínimo	13,43	0,02	0,38	0,02	436,2	5,35	0,12
Média	4308,51	60,04	0,71	1,71	821,24	630,4	0,16
Desvio Padrão	7026,7	91,47	0,39	2,62	544,53	737,24	0,06
Mediana	680,94	21,63	0,54	0,55	821,24	81,87	0,16

Tabela 2.5- Porcentagem de tempo despendido para cada categoria comportamental para as três categorias, para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. “Des+For” significa deslocar e forragear

	Comportamento			
	Descanso (%)	Deslocamento (%)	Des+For (%)	Forrageamento (%)
Macho	0,72	29,48	11,53	58,27
Fêmea	0,00	30,66	11,80	57,53
Jovem	3,91	36,49	7,28	52,32

Tabela 2.6 - Kruskal-Wallis para frequência de comportamentos para machos adultos, fêmeas adultas e jovens para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012. “Des+For” significa deslocar e forragear

Comportamento	Macho		Fêmea		Jovem	
	N	Rank	N	Rank	N	Rank
Descanso	1	1	NA	NA	4	2,5
Deslocamento	29	28	31	28	36	29,5
Des+for	12	7,5	12	6,5	7	8
Forrageamento	58	71,5	58	72,5	52	73,5

A composição da dieta foi similar entre macho adulto, fêmea adulta e jovem. Dentre o tempo gasto em forrageamento, todos os indivíduos despenderam mais tempo se alimentando de epífitas (macho adulto = 35,29%; $\chi^2 = 98$ gl = 5; $p \leq 0,01$; fêmea adulta = 48,45%; $\chi^2 = 99$; gl = 5; $p \leq 0,01$; jovem = 42,44%; $\chi^2 = 99$; gl = 4; $p \leq 0,01$). O segundo recurso mais consumido pelos machos adultos foi o meristema apical da palmeira *E. edulis* (27,45%), recurso pouco usado pelas fêmeas adultas (4,87%) e pelos jovens (0,35%). O segundo recurso mais utilizado pelas fêmeas adultas foi o pecíolo da palmeira *E. edulis* (20,97%), recurso utilizado com frequência semelhante por machos adultos (19,57%) e jovens (18,12%). O segundo recurso mais usado pelos jovens foi o fruto carnoso (27,58%), utilizado tanto pelas fêmeas adultas (13%) quanto por machos adultos (13,48%) em proporções similares (tabelas 3.7 e 3.8).

Tabela 2.7 - Porcentagem do tempo de forrageamento despendida em cada tipo de recurso alimentar para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

	Recursos					
	Fruto Carnoso (%)	Epífitas (%)	Pecíolo <i>E. edulis</i> (%)	Meristema <i>E. edulis</i> (%)	Insetos (%)	Outros (%)
Macho	13,48	35,29	19,57	27,45	1,74	2,48
Fêmea	13,00	48,45	20,97	4,87	11,82	0,89
Jovem	27,58	42,44	18,12	0,35	3,78	7,73

Tabela 2.8 - Kruskal-Wallis para a frequência da utilização de cada recurso alimentar para machos adultos, fêmeas adultas e jovens, de uma população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Recursos	Macho		Fêmea		Jovem	
	N	Rank	N	Rank	N	Rank
Fruto Carnoso	13	11	13	25	28	44,5
Epífita	35	82	48	76,5	42	79,5
Pecíolo de <i>E. edulis</i>	20	27,5	21	42	18	21,5
Meristema de <i>E. edulis</i>	27	51	5	4	NA	NA
Inseto	2	1,5	12	12,5	4	2,5
Outros	2	3,5	1	1	8	8,5

3.2 Descrição das propriedades físicas dos alimentos consumidos conforme a classe etária.

Todas as classes sexo-etárias consumiram o pecíolo da folha da palmeira *Euterpe edulis*, o recurso com maior valor de resistência à fratura e elasticidade registrado no PECB. Os jovens consumiram o item com maior valor máximo de resistência à fratura (38868,70 J/m² - pecíolo de *E. edulis*), seguidos pelas fêmeas adultas (29731,20 J/m² - pecíolo de *E. edulis*) e os machos adultos consumiram o item com valor máximo mais baixo entre as três categorias (26328,9 J/m² - fruto carnoso da palmeira *A. dubia*). Para a propriedade elasticidade, fêmeas adultas foram a classe que consumiu o item de valor máximo (21494,01 MPa – pecíolo de *E. edulis*), seguidas por jovens (2114,57MPa – pecíolo de *E. edulis*) e por machos adultos (1811,44 MPa – *E. edulis*) (tabela 2.9).

Tabela 2.9- Estatísticas descritivas das propriedades físicas dos alimentos utilizados para cada categoria etária, por uma população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

	Resistência à fratura (J/m²)						Elasticidade (Mpa)					
	N	Máximo	Mínimo	Média	Desvio Padrão	Mediana	N	Máximo	Mínimo	Média	Desvio Padrão	Mediana
Macho	151	26328,90	78,07	4068,2 6	5133,64	1769,70	20	1811,44	0,48	332,72	560,22	61,09
Fêmea	124	29731,20	145,00	4217,7 7	6079,12	1940,90	15	21494,01	0,38	1899,93	5646,54	3,20
Jovem	143	38868,70	277,50	2345,2 0	4201,83	1465,55	16	2114,57	0,83	351,81	576,44	96,66

Houve uma tendência das fêmeas utilizarem recursos com maiores valores de resistência à fratura e dos jovens utilizarem recursos com menores valores de resistência à fratura ($\chi^2 = 10,37$; $gl = 2$; $p = 0,06$; tabela 2.10), mas os valores de elasticidade não diferiram entre jovens e adultos (macho e fêmea) ($\chi^2 = 3,73$; $gl = 2$; $p = 154$; tabela 2.10).

Tabela 2.10 - Kruskal-Wallis para resistência à fratura e elasticidade dos recursos utilizados para macho adulto, fêmea adulta e jovem para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

	Resistência à fratura (J/m ²)		Elasticidade (MPa)	
	N	Rank	N	Rank
Macho	151	218,03	20	26,45
Fêmea	124	227,65	15	20,4
Jovem	142	183,10	16	30,68

3.3 Relação entre comportamento alimentar e classe etária.

Empregamos uma categorização dos comportamentos alimentares (de processamento e ingestão dos recursos) mais detalhada para uma análise descritiva. Para a análise estatística, devido ao tamanho amostral, reunimos em categorias mais abrangentes. As categorias para análises descritivas encontram-se, com suas definições, na tabela 2.1.

Os jovens apresentaram em maior frequência os comportamentos: mordida com o pós-canino (MPC) e mordida com incisivo (MI), ambos os comportamentos usados para a ingestão do alimento. Seguidos por colocar na boca (CB), mastigar (M) e puxar com as mãos e incisivo (PMI). Os jovens apresentaram comportamento de ingestão em maior quantidade para seis (flor de Bromeliaceae, pecíolo de palmeira *E. edulis*, fruto carnoso, Areaceae, Orchidaceae e meristema apical da palmeira *E. edulis*) enquanto para

os demais cinco (*T. mutabilis*, raiz, *D. sellowiana*, Bromeliaceae e broto de *Bambusa*sp.) usaram mais comportamentos de processamento/obtenção.

Ao utilizar o recurso de maior valor máximo de resistência à fratura encontrado (pecíolo da palmeira *E. edulis*), os jovens apresentaram mais os comportamentos mordida com pós-canino (MPC), cuspir (C), mordida contínua com o pós-canino (MCPC), mordida com o incisivo (MI), puxar com as mãos e o incisivo (PMI) e mastigar (M). Quatro (MPC, MCPC, MI, M) dos seis comportamentos mais apresentados, inclusive o mais apresentado, foram de ingestão, e apenas um foi de processamento (PMI).

As fêmeas adultas apresentaram com maior frequência os comportamentos: mordida com o pós-canino (MPC) e mordida com o incisivo (MI). Dos doze recursos avaliados, o único que não apresentou como principal comportamento uma categoria de ingestão, e sim de manipulação, foi o recurso samambaiaçu (*D. sellowiana*). A sequência para comportamento do recurso com maior valor máximo de resistência à fratura (pecíolo da palmeira *E. edulis*) foi: mordida com pós-canino (MPC), cuspir (C), mordida contínua com o pós-canino (MCPC), puxar com as mãos e incisivo (PMI), mastigar (M) e mordida com o incisivo (MI), sequência semelhante à usada pela categoria jovem, contudo usou-se menos mordida com o incisivo (MI) e mais o comportamento de ingestão de puxar com as mãos e incisivo (PMI).

Os machos adultos apresentaram com maior frequência os comportamentos: mordida com o pós-canino (MPC), puxar com o incisivo (PI) e colocar na boca (CB). Dos dez recursos analisados, os machos adultos apresentaram mais comportamento de ingestão para seis (flor de bromélia, folha de juçara, fruto, maracá da serra, urucum e babaçu), e em quatro de processamento (palmito, pau-fumo, raiz e bromélia). A

sequência de comportamento apresentado para consumo do recurso com maior valor máximo de resistência à fratura (pecíolo da palmeira *E. edulis*) foi: mordida com pó-canino (MPC), cuspir (C), puxar com o incisivo (PI), mastigar (M), mordida com o incisivo (MI) e mordida contínua com o pós-canino (MCPC).

3.4 Relação entre comportamento alimentar e recurso alimentar.

O comportamento mais apresentado para o recurso fruto carnoso foi o mesmo para as três categorias (colocar na boca – CB).

Para o recurso meristema apical da palmeira *E. edulis*, o comportamento mais apresentado pelas fêmeas adultas e pelos jovens foi de ingestão (jovens - mordida com incisivo - MI e fêmeas adultas - mordida com pós-canino - MPC). Já os machos adultos apresentaram em maior frequência um comportamento de processamento (puxar com o incisivo- PI).

Os jovens e os machos adultos apresentaram maior frequência de comportamento de processamento para os recursos: caule de *T. mutabilis*, raiz e Bromeliaceae, enquanto as fêmeas adultas apresentaram mais o comportamento de ingestão. Já o broto de *Bambusa* sp. foi um recurso mais manipulado pelos jovens do que pelas fêmeas adultas. O recurso *D. sellowiana* foi um recurso que exigiu maior frequência de comportamento relacionado ao processamento.

Os recursos com maiores valores máximos de resistência à fratura foram: o pecíolo da palmeira *E. edulis* (38868,7 J/m²), o fruto da palmeira *A. dubia* (26328,9 J/m²) e o meristema apical da palmeira *E. edulis* (16106,5 J/m²) (tabela 3.3). Para o pecíolo de *E. edulis* todos os indivíduos apresentaram em maior frequência um comportamento de ingestão. Já para fruto, que foi utilizado apenas pelos adultos (machos e fêmeas), o comportamento mais apresentado foi de processamento. Para o

meristema apical da palmeira *E. edulis* o comportamento mais frequente foi diferente entre macho adulto, fêmea adulta e jovem; o macho adulto gastou mais tempo em processamento enquanto fêmea adulta e jovem em ingestão, refletindo a forma de acesso de cada classe etária, já que os machos adultos foram os que mais apresentaram o comportamento extrativo de acesso ao recurso enquanto as fêmeas adultas e os jovens utilizam mais do recurso por *scrounging*.

Ao aplicar o teste Kruskal-Wallis, não houve diferença significativa entre a frequência dos comportamentos (oral, oral-manual, mastigação e outros) entre as classes sexo-etárias (machos adultos, fêmeas adultas e jovens) (tabela 2.11).

Tabela 2.11 - Resultados do Kruskal-Wallis entre comportamento agrupado (oral, oral-manual, mastigação e outros) por categoria etária (macho adulto, fêmea adulta e jovem), para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre os meses Agosto de 2010 e Setembro de 2012

	Oral	Oral-manual	Mastigação	Outros
Chi-quadrado	0,98	4,57	1,73	2,94
Gl	2,00	2,00	2,00	2,00
P	0,61	0,10	0,42	0,23

Ao aplicar o teste Kruskal-Wallis, houve diferença significativa entre a frequência dos comportamentos (oral e oral-manual) apresentados para cada recurso (χ^2 oral = 19,47; gl = 5; $p \leq 0,05$; χ^2 oral-manual = 26,71; gl = 5; $p \leq 0,01$; tabela 2.12).

3.5 Diferenças na duração da alimentação.

Não houve diferença significativa entre o tempo consumido para processar e ingerir os alimentos entre as classes etárias: macho adulto, fêmea adulta e jovem (χ^2 = 4,3; gl = 2; $p = 0,12$; tabela 2.13), nem no tempo despendido em mastigação em cada episódio (χ^2 = 2,54; gl = 2; $p = 0,29$; tabela 2.13). Contudo, os machos adultos tiveram episódios de alimentação mais longos (184,77 s) do que as fêmeas adultas (157,95s) e

os jovens (123,77s), e as fêmeas adultas passaram mais tempo mastigando em cada episódio (55,08%) do que machos adultos (49,10%) e jovens (46,83%) (tabela 2.14).

Tabela 2.12- Kruskal-Wallis para os comportamentos agrupados (oral, oral-manual, mastigação, outros) para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre os meses Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Recurso		N	Rank
Oral	Meristema de <i>E. edulis</i>	20	70,83
	Epífitas	41	39,45
	Outros	11	51,82
	Fruto Carnoso	6	38,83
	Broto de <i>Bambusasp.</i>	4	56,00
	Pecíolo de <i>E. edulis</i>	22	63,59
	Total	104	
Oral-manual	Meristema de <i>E. edulis</i>	20	90,58
	Epífitas	41	44,44
	Outros	14	73,04
	Fruto Carnoso	20	57,25
	Broto de <i>Bambusasp.</i>	4	56,75
	Pecíolo de <i>E. edulis</i>	20	55,60
	Total	119	
Mastigação	Meristema de <i>E. edulis</i>	21	68,90
	Epífitas	40	57,49
	Outros	14	52,86
	Fruto Carnoso	17	62,97
	Broto de <i>Bambusasp.</i>	4	49,38
	Pecíolo de <i>E. edulis</i>	23	60,24
	Total	119	
Outros	Meristema de <i>E. edulis</i>	9	29,22
	Epífitas	16	23,91
	Outros	5	32,00
	Fruto Carnoso	12	30,46
	Broto de <i>Bambusasp.</i>	3	35,33
	Pecíolo de <i>E. edulis</i>	20	43,40
	Total	65	

Tabela 2.13Kruskal-Wallis da frequência de mastigação e duração dos episódios de alimentação para machos adultos, fêmeas adultas e jovens para população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Sujeitos	Duração de episódio (s)		Mastigação (%)	
	N	Rank	N	Rank
Macho	53	75,44	91	108,13
Fêmea	60	71,39	109	119,81
Jovem	26	55,69	25	101,04

Tabela 2.14:- Estatísticas descritivas para diferença na duração do episódio de alimentação e do tempo gasto mastigando o alimento para as categorias macho adulto, fêmea adulta e jovem, para população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB para o período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012.

	Duração Episódio (s)				Duração Mastigação %			
	N	Média	Desvio padrão	Mediana	N	Média	Desvio padrão	Mediana
Macho	50	184,77	234,44	117,05	44	49,10	32,09	47,68
Fêmea	57	157,95	211,74	102,54	53	55,08	26,89	55,98
Jovem	23	123,77	140,61	62,03	22	46,83	32,82	41,74

Os macacos gastaram, em média, mais tempo para processar e consumir o recurso meristema apical da palmeira *E. edulis* (336,95s – $\chi^2 = 1186$; gl = 7; $p \leq 0,01$; tabelas 2.15 e 2.16) e, em segundo lugar, da samambaiçu (*D. sellowiana* – 211,37s). Os animais despenderam mais tempo, em média, em mastigação (proporcional ao tempo gasto em todo o episódio) para o recurso pecíolo e meristema apical da palmeira *E. edulis* (69,37% e 65,90% respectivamente - $\chi^2 = 389$; gl = 7; $p \leq 0,01$).

Tabela 2.15 - Estatística descritiva do tempo de duração do episódio de alimentação (s) e da proporção do tempo gasto em mastigação (%) por recurso utilizado pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, nos meses ente Agosto de 2010 e Setembro de 2012

	N	Duração do episódio (s)			Mastigação (%)		
		Máximo	Média	Desvio Padrão	Máximo	Média	Desvio Padrão
Meristema de <i>E. edulis</i>	23	1556,99	336,95	405,32	99,28	65,90	31,92
Bromeliaceae	37	448,88	95,13	82,47	98,40	43,48	29,83
Fruto Carnoso	22	548,01	168,31	149,69	78,53	37,26	22,22
Pecíolo de <i>E. edulis</i>	24	363,86	123,52	79,44	97,40	69,37	23,25
Raiz	3	77,36	70,99	8,77	40,78	20,73	17,37
<i>D. sellowiana</i>	5	326,26	211,37	82,38	69,30	48,16	18,84
Broto de <i>Bambusasp.</i>	4	389,82	144,89	164,39	93,61	55,24	39,02
Orchedaceae	2	43,48	35,97	10,62	78,43	50,53	39,46

Tabela 2.16 - Kruskal-Wallis do tempo de duração para processamento e ingestão por recurso alimentar utilizado e frequência de mastigação (%) pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Recurso	Duração do episódio (s)		Mastigação (%)	
	N	Rank	N	Rank
Meristema de <i>E. edulis</i>	337	1019	66	288,5
Bromeliaceae	95	155	43	80
Fruto Carnoso	168	555,5	37	40
Pecíolo de <i>E. edulis</i>	124	264,5	69	356
Raiz	71	72	21	11
<i>D. sellowiana</i>	211	745	48	125,5
Broto de <i>Bambusasp.</i>	145	399	55	228
Orchidaceae	36	18,5	51	175

3.6 Relação entre tempo empregado em mastigação com os valores de resistência à fratura para cada recurso.

Apesar de não encontrarmos uma correlação entre tempo dedicado à mastigação e o valor de resistência à fratura (tabela 2.17), o recurso em que os animais em estudo gastaram mais tempo em mastigação, proporcionalmente ao tempo do episódio, foi também o recurso que apresentou maior valor de resistência à fratura (tabela 2.18).

Tabela 2.17- Correlação de Spearman para tempo dedicado à mastigação (%) e valor de resistência à fratura (J/m²), para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre o período de Agosto de 2010 e Setembro de 2012

		Mastigação (%)	Resistência à fratura (J/m ²)
Mastigação (%)	Coefficiente de correlação	1,00	0,09
	P	.	0,87
	N	6,00	6,00
Resistência à fratura (J/m ²)	Coefficiente de correlação	0,09	1,00
	P	0,87	.
	N	6,00	6,00

Tabela 2.18- Relação entre a porcentagem do tempo despendido em mastigação em um episódio alimentar com o valor máximo de resistência à fratura (J/m^2), encontrado para o determinado recurso, para a população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*) no Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012

Recursos	Mastigação (%)	Resistência à fratura (J/m^2)
<i>A.dubia</i>	2,5762	26328,9
Bromeliaceae		8171,5
Pecíolo de <i>E. edulis</i>	62,06	38868,7
Fruto Carnoso	32,76	9535,7
Orchidaceae	56,35	1909,5
Meristema de <i>E. edulis</i>	43,2	16106,5
<i>D. sellowiana</i>	34,27	9790,6

4. Discussão.

Neste trabalho, testamos a hipótese de que as propriedades físicas dos alimentos limitariam o acesso de indivíduos jovens a recursos alimentares, os quais, portanto, não se alimentariam (ou se alimentariam em menor frequência do que adultos), ou gastariam mais tempo para se alimentar de recursos com alta demanda mecânica ou ainda o fariam empregando estratégias comportamentais diferentes das de adultos, gastando mais tempo em processamento e/ou mastigação.

Os macacos-prego do PECB se alimentaram de recursos com valores de resistência à fratura e elasticidade variáveis, incorporando diversos recursos com alto valor dessas propriedades, embora tenham dedicado mais tempo a um recurso (Bromeliaceae) que não foi o que apresentou maior ou menor valor de resistência à fratura ou elasticidade. Esse resultado confirma a hipótese de que espécies do gênero *Sapajus* possuem morfologia do aparato mastigatório adaptado a processar alimentos com altas demandas mecânicas, o que permite que esses animais ampliem sua dieta em épocas de baixa disponibilidade de recursos (Chalk, 2009; Wright, 2004).

No entanto, ao contrário do esperado, adultos e os jovens se alimentaram de recursos com valores similares de propriedades físicas e praticamente todos os recursos consumidos pelos adultos estavam disponíveis para os jovens após o desmame. Resultados similares foram encontrados para *S. libidinosus* no Piauí por Chalk (2011), para qual também não foi encontrado diferença significativa nos valores das propriedades físicas dos alimentos consumidos por jovens e adultos. Também ao contrário do esperado a partir de estudos conduzidos com outras espécies de macacos-prego, *S. libidinosus*, no Piauí (Chalk, 2011), *C. capucinus*, na Costa Rica (O'Malley & Fedigan, 2005), e *C. olivaceus* na Venezuela (Fragaszy, 1990), e também com uma espécie de bugio (*A. palliata* – Raguet-Schofield, 2010), na população estudada do PECB os jovens não gastaram mais tempo em forrageamento do que machos e fêmeas adultos. Como a hipótese é que os jovens, por ser menos eficientes no forrageamento balanceariam seu ganho energético gastando mais tempo nesta atividade (Chalk, 2011, Fragaszy, 1990a), podemos inferir que, para essa população, os jovens não aumentam seu tempo de forrageamento para compensar sua possível inabilidade de acessar recursos.

No entanto, se o tempo de forrageamento não diferiu entre jovens e adultos, houve variação no tempo dedicado a cada item alimentar. De fato, diversos estudos com o gênero *Sapajus* têm mostrado que a diferença na dieta entre adultos e jovens não é devida à inclusão ou à exclusão de alimentos, mas ao consumo em proporção diferentes dos recursos (Chalk, 2011; MacKinnon, 2006; Agostini & Visalberghi, 2005; Fragaszy & Boinski, 1995). No PECB, a dieta da população foi muito diversificada, corroborando estudos anteriores (Fogaça, 2009; Izar, 2004). Embora todos tenham dedicado mais tempo ao consumo do recurso Bromeliaceae, o tempo dedicado aos demais recursos

variou, corroborando resultados anteriores (Santos, 2010) e favorecendo a hipótese deste estudo.

Apesar de adultos e jovens consumirem o alimento de maior resistência à fratura e elasticidade (pecíolo da palmeira *E. edulis*), o alimento com menor resistência à fratura e elasticidade (frutos carnosos) foi mais consumido por jovens, o que pode indicar que apesar de se alimentar de recursos com alta demanda mecânica, os jovens concentram seu esforço no forrageamento dos recursos com baixos valores das propriedades físicas.

Estudos que relacionam a idade dos indivíduos com mudanças nas propriedades físicas dos alimentos consumidos, em outros gêneros de primatas, também encontraram resultados similares. Robl (2008) demonstrou que as diferenças na dieta entre classe etária de parauaçu (*Pithecia pithecia*) são devidas à inabilidade dos jovens em acessar certos alimentos e não a diferenças dos valores das propriedades físicas dos alimentos. Mesmo para espécies do Velho Mundo, como os orangotangos (*Pongo* sp.), encontrou-se que as dietas de adultos e jovens são comparáveis em valores das propriedades físicas (van Schaik, et al., 2009). McGraw, et al. (2011) acharam que tanto jovens, quanto adultos de mangabeis (*Cecocobus atys*) conseguem consumir a noz mecanicamente desafiadora *Sacoglottis* sp.

Esses estudos, juntamente com os resultados encontrados aqui, evidenciam que as propriedades físicas dos alimentos consumidos são amplamente similares em todas as fases ontogenéticas em diversas espécies de primatas, o que pode indicar um padrão da ordem. Contudo, estudos adicionais devem ser conduzidos para testar adequadamente essa hipótese.

Assim, se adultos e juvenis são capazes de processar alimentos com as mesmas demandas físicas, espera-se que sejam capazes de gerar as mesmas forças com o aparato mastigatório e, portanto, sugiro que as diferenças ontogenéticas na morfologia crânio-facial encontradas nessa espécie possam não representar adaptações para acessar alimentos mecanicamente desafiadores, mas para aumentar a eficiência da alimentação no adulto. O que estaria de acordo com diversos estudos com macaco-prego que demonstram a diferença na eficiência na alimentação entre adultos e juvenis (Rapaport & Brown, 2008; Ottoni & Izar, 2008; Gunst, et al., 2008; Boinski, Quatrone, Sughrue, Selvaggi, Henry, Stickler, & Rose, 2003; Fragaszy, et al., 2004; Gunst, et al., 2010a, 2010b;).

Uma forma de superar a barreira mecânica dos recursos seria otimizando o uso dos comportamentos de processamento e ingestão. Assim, apesar da diferença no uso de cada comportamento alimentar entre os jovens e adultos não ter sido significativa, todos os indivíduos usaram em alta frequência o comportamento de morder com pós-canino, o que pode estar relacionado com os altos valores de resistência à fratura e elasticidade, já que, devido a características morfológicas, essa é a região da boca que pode inferir mais força do que a região pré-canina (Cole, 1992; Taylor & Vinyard, 2009; Wright, 2005; Constantino, 2007). Comportamentos que envolvem o processamento do recurso, como “processar com os dedos” e “puxar com os membros superiores”, também foram empregados em alta frequência por todos os indivíduos, o que é indicativo de estratégias para lidar com alta demanda mecânica.

Novamente, apesar dos comportamentos não deferirem significativamente entre as classes de idade (macho adulto, fêmea adulta e jovem), o comportamento de ingestão foi o mais empregado pelas fêmeas adultas, seguidas pelos machos adultos, enquanto os jovens foram os indivíduos que mais usaram comportamentos de processamento para

obtenção dos recursos. Essa pode ser a estratégia apresentada para ultrapassar a barreira mecânica dos recursos alimentares. Eles utilizariam comportamentos manuais-orais para quebrar os tecidos *a priori*, livrando o aparato mastigatório da carga mecânica demasiada. Essa hipótese é confirmada ao analisar a técnica de obtenção do recurso com maiores valores máximos de propriedades físicas, o pecíolo de *E. edulis*. Para acessar esse recurso, os jovens novamente são os que utilizam mais comportamentos manual-oral. Nesse mesmo recurso, os jovens utilizaram mais os dentes pós-caninos do que os adultos. Essa estratégia é eficiente, porque o uso de dentição posterior, devido às características morfológicas, pode aumentar a força que a mandíbula é capaz de realizar contra o recurso (Cole, 1992; Taylor & Vinyard, 2009; Yamashita, 2003; Wright, 2005; Constantino, 2007). Estratégia parecida foi encontrada para dois grupos de *S. libidinosus*, numa região de ecótono Cerrado/Caatinga, onde os jovens tenderam a utilizar mais dos dentes pós-caninos (Chalk, 2011).

Os comportamentos apresentados para obtenção de frutos carnosos, com maior frequência de comportamento oral, não diferiram entre adultos e jovens, indicando que o recurso de baixo valor de propriedades físicas não exigiu estratégias comportamentais para que pudesse ser consumido por diferentes faixas etárias.

Os comportamentos alimentares se apresentaram significativamente diferentes para os recursos de alto valor das propriedades físicas, como o pecíolo e meristema apical de *E. edulis* e para espécimes da família Bromeliaceae. Portanto, sugerimos que o recurso, e não a fase de desenvolvimento do indivíduo, determina o comportamento apresentado.

Outra estratégia para superar a barreira causada pela demanda mecânica seria mastigar por mais tempo, como encontrado para dois grupos de macacos-prego (*S.*

libidinosus) no Piauí (Chalk, 2011). Contudo, no presente estudo, não houve diferença significativa no tempo do episódio de alimentação nem no tempo dedicado à mastigação o que indica que esta não é usada como estratégia pelos jovens pra superar as demandas mecânicas. Essa diferença entre as populações pode ser explicada por outras características da população. Chalk (2011) argumenta que um fator que pode levar os jovens a se alimentar com episódios mais longos é o padrão de se alimentar no centro do grupo e perto dos outros indivíduos, o que permitiria dedicar mais tempo ao forrageamento, em detrimento de tempo dedicado à vigilância.

5. Conclusão.

Esse estudo descreveu os valores médios e máximos das propriedades físicas resistência à fratura e elasticidade dos recursos alimentares consumidos por uma população de macaco-prego (*S. nigritus*) no PECB, num período que encobriu a época de escassez e de disponibilidade de alimentos. Os valores indicam alta demanda mecânica. Como estudos prévios mostraram diferenças na dieta de adultos e jovens tanto para o gênero (Garber 1987, Fragaszy & Boinski, 1995; Janson & van Schaik, 1993. Agestuna, 2001; Hayna, 2003; Rothman, et al., 2008. Gunst, et al., 2008), quando para esta população (Santos, 2010), e é conhecida uma diferença ontogenética na morfologia crânio-facial do gênero que poderia levar a menor capacidade de aplicação de força (Constantino, 2007; Wright, 2005; Taylor & Vinyard, 2009; Cole, 1992), nós testamos a hipótese que as propriedades físicas dos alimentos poderiam ser a pressão seletiva que causasse essa diferença.

Contrariando as expectativas, não houve efeito da idade nos valores médios e máximos das propriedades físicas, sugerindo que jovens de *S. nigritus* podem processar todos os recursos utilizados por adultos. As diferenças na proporção de tempo

despendido em cada recurso alimentar entre adultos e jovens poderiam ser explicadas pela necessidade de adquirir eficiência em complexos comportamentos extrativos (McArthur & Pianka, 1966; Fragaszy & Boinski, 1995) ou atingir o tamanho corporal necessário (Frasgazy & Bard, 1996) para produzir a força essencial ao acesso de alimentos velado por tecidos com altos valores de resistência à fratura e elasticidade. Outra explicação para as diferenças na dieta encontrada entre jovens e adultos é a necessidade nutricional (Raubenheimer, Simpson, & Mayntz, 2009) e/ou eficiência no forrageamento (Gunst, et al., 2008, 2010a, 2010b).

Os dados encontrados aqui demonstram que as propriedades físicas dos alimentos não causam a diferença na dieta encontrada entre diferentes classes etárias, mas mostram que determinam o padrão de comportamento alimentar encontrado para acessar cada recurso. Assim, podemos inferir que as diferenças de habilidade de acesso aos recursos nas diferentes fases ontogenéticas sejam uma melhor explicação para a variação da dieta entre jovens e adultos do que capacidade de superar a demanda mecânica.

Capítulo 3: Relação entre propriedades físicas dos alimentos e morfologia do aparato mastigatório dos gêneros irmãos *Sapajus* e *Cebus*

1. Introdução.

O aparato mastigatório dos mamíferos (constituído pelos dentes, ossos da mandíbula e músculos da mastigação) se envolve no processamento de alimentos assim que o recurso é inserido na boca, para ser mecanicamente reduzido, antes de passar pelo sistema gastrointestinal para absorção dos nutrientes (Lucas, 2004). Essa parte inicial do processamento de alimentos é dividida em três: 1) a ingestão, 2) a mastigação e 3) a deglutição (Hiemae, 2000). A ingestão é a parte do processo em que se usa o dente para extrair/separar o alimento para poder mastigar (Hiemae & Cropton, 1985); é o comportamento mais variável das três fases do processo e é responsável por minimizar significativamente os desafios mecânicos do alimento para o animal (Norconk, Wright, Conklin-Brittain & Vinyard, 2007). Depois de inserido o alimento na boca, começa a mastigação. Essa etapa consiste em um padrão rítmico e consecutivo de movimentos da mandíbula, que literalmente causa a quebra do alimento entre os molares superiores e inferiores (Lucas, 2004). O último comportamento envolvido no processamento do alimento pelo aparato mastigatório é a deglutição, que é um comportamento estereotipado e coordenado, porque começa voluntariamente e termina como um reflexo (Lucas, 2004).

A demanda mecânica aplicada ao aparato mastigatório durante a ingestão e mastigação de alimentos pode ser dividida em produção e dispersão da força e trabalho da mandíbula e da língua (Lucas, 2004; Norconk, et al., 2008; Vinyard, et al., 2003). A força gerada na mordida é muito importante para o sucesso da quebra do alimento. A pré-disposição de produzir essa força, e resistir ao estresse do atrito entre o alimento e a

arcada dentária, durante a alimentação, tem um impacto importante na morfologia do aparato mastigatório (Bouvier, 1986; Daegling, 1992; Anapol & Lee, 1994; Wright, 2004, 2005).

Vários estudos mostram que as propriedades físicas dos alimentos influenciam os movimentos da mandíbula, a magnitude do estresse do atrito entre o alimento e a mandíbula durante mastigação, o ciclo de mastigação e a sequência de mastigação (*Macaca fascicularis* e *Galago crassicaudatus* - Hylander, 1979; *Papio anubis*, *Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, *Aotus trivirgatus*, *Otolemur crassicaudatus* e *O. garnettii* – Hylander, Ravosa, Ross, Wall & Johnson, 2000; *Homo sapiens sapiens* – Agrawal, Lucas, Bruce & Prinz, 1997 e 1998; *Lemur catta* - Vinyard, Wall, Williams, Johnson & Hylander, 2006). Assim, pode-se dizer que as propriedades físicas da dieta do animal estão diretamente envolvidas com a demanda mecânica aplicada no aparato mastigatório durante ingestão e mastigação (Norconk, et al., 2008).

O modelo de demanda da dieta é baseado na premissa de que a morfologia desenvolve-se em resposta à pressão evolutiva causada pelos desafios dos componentes da dieta. Assim, os tecidos com maior demanda mecânica, independente da frequência de uso, seriam a força seletiva primária na seleção da morfologia crânio-facial (Rosenberger, 1992). Em contraste, Kay (1975) argumenta que são os alimentos que integram ao menos 45% da dieta anual, a força evolutiva que desempenha um papel central na geração e manutenção de características morfológicas relacionadas à mastigação.

Wright (2004) demonstrou que *S. apella* usa uma ampla variedade de recursos alimentares com valores altos e baixos de resistência à fratura, contudo, sugere que os valores mais altos são os que justificariam as características crânio-mofológicas

adaptadas para alimentos de alta demanda mecânica. Makedonska, Wright & Strait (2012) são os primeiros a realmente demonstrar a integração entre as propriedades físicas dos alimentos e características morfológicas relacionadas à alimentação para *S. apella*, *S. libidinosus*, *S. nigritus*, *C. olivaceus* e *C. albifrons*. Os autores também sugerem que as características que permitem realizar e suportar alta força mecânica foram selecionadas por alimentos de reserva.

Portanto, para descrever a variação mecânica na dieta é importante entender: 1) as adaptações para alimentação do aparato mastigatório (Norconk, et al 2008), 2) as características mecânicas dos recursos e 3) a proporção de uso de cada recurso.

Considerando-se a filogenia, sabe-se que o clado do gênero *Sapajus* teria se originado no sul de sua distribuição, na Mata Atlântica, onde a espécie ainda reside e onde a presente pesquisa foi desenvolvida, e que durante a radiação do Pleistoceno, novas espécies, dentro do gênero *Sapajus*, mudaram-se para o norte e seus crânios começaram a se assemelhar ao das espécies do gênero *Cebus* (Lynch-Alfaro, et al. 2011). Outro estudo demonstrou que os crânios das espécies amazônicas são mais assemelhados uns aos outros, mesmo pertencendo a gêneros diferentes e que o crânio da espécie *S. libidinosus* aparece com formato intermediário de crânio entre as espécies da Mata Atlântica e da Amazônia, sugerindo que os recursos alimentares poderiam estar fortemente ligados à seleção evolutiva no aparato mastigatório (Cárceles, Molero, Carotenuto, Passaro, Sponchiado, Melo & Raia, 2013).

Nossa hipótese é que *S. nigritus* e *S. apella*, as duas espécies mais próximas evolutivamente, utilizem recursos com valores das propriedades físicas mais próximas entre si do que *C. olivaceus*, a espécie mais distante, e que os aparatos mastigatórios reflitam o uso de recursos desafiadores mecanicamente, confirmando que a espécie mais

primitiva (*S. nigrinus*) tenha uma dieta com maiores valores de propriedades físicas. Assim, temos como objetivo neste capítulo investigar (1) o que a diferença no aparato mastigatório e a resistência à fratura dos alimentos podem nos dizer sobre a evolução entre as duas espécies do gênero *Sapajus* (*S. apella* e *S. nigrinus*) e a espécie *C. olivaceus*, ainda, (2) se espécies mais próximas exploram tecidos com propriedades físicas similares.

2. Método.

2.1 Espécies estudadas.

2.1.1 Morfologia de *Sapajus nigrinus*.

A espécie *S. nigrinus* é considerada a mais primitiva do gênero (Goldfuss, 1809, apud Cáceres, et al., 2013). Estudos têm demonstrado que essa espécie possui características morfológicas que proporcionariam adaptação a uma maior gama de recursos alimentares, incluindo itens mecanicamente desafiadores (Materson, 2001; Silva, 2001; Wright, et al., 2009; Cáceres, et al., 2013, Raia, 2013), o que seria condizente com a oferta sazonal de alimentos em sua área de distribuição (Cáceres et al., 2013).

Entre as características morfológicas, destaca-se a tendência ao maior prognatismo encontrado em relação às espécies *S. robustus* e *S. libidinosus* (Materson, 2001), e às espécies *S. apella* e *S. cay* e todas as espécies do gênero *Cebus* (Silva, 2011), devido à presença de crânio maior e arcada dentária mais larga.

Além dessas características, a espécie *S. nigrinus* apresenta focinho mais alongado, crânio mais estreito, músculo temporal localizado mais próximo à arcada dentária e dentes maiores do que as espécies amazônicas do mesmo gênero (Cáceres, et

al, 2013), o que permite lidar com uma vasta gama de recursos alimentares (Wright, et al., 2009).

2.1.2 Morfologia de *Sapajus apella*.

A espécie *S. apella* é considerada a última a ter sofrido especiação no gênero (Cárceles, et al., 2013). Contudo, também é conhecida por seu hábito alimentar com presença de recursos exigentes mecanicamente. Entre as características morfológicas que se relacionam com este hábito alimentar, encontra-se a presença de crânio robusto (Rosenberger, 1992; Anapol & Lee, 1994; Wright, 2004).

Norconk, et al. (2008), estudando animais de vida livre, mostraram que entre as espécies *S. apella*, *Chiropotes satanas*, *Cacajao melanocephalus*, *Pithecia pithecia* e *Cebus albifrons*, a espécie *S. apella*, apresenta maior capacidade em produzir força com o primeiro molar, canino e incisivos. Ainda neste trabalho, Norconk, et al. (2008) fizeram um índice com a robustez biomecânica de aparatos mastigatórios, usando as variáveis produção de força, resistência e função dental, e acharam que *S. apella* exibe um dos maiores níveis, ficando abaixo apenas de *Chiropotes satanas* e *Cacajao melanocephalus*, que são comedores de sementes. Contudo, *S. apella* não apresentou, na dieta, alimentos com o maior valor para média de resistência à fratura, o que pode significar que a robustez de mandíbula não está diretamente associada com a média de resistência à fratura da dieta, mas sim com o uso de alimentos de reserva, já que para esta espécie, o recurso considerado alimento de reserva apresentou um dos maiores valores de máximo de resistência à fratura (Wright, 2004).

Num estudo comparando diversas espécies de Platyrrhini, *Ateles paniscus*, *Chiropotes satanas*, *Pithecia pithecia*, *Alouatta seniculus*, *Saimiri sciureus*, *Saguinus Midas*, *Cebus olivaceus* e *Sapajus nigritus*, Anapol & Lee (1994) encontraram que a

espécie *S. apella* possui a maior área dos dentes pós-caninos entre as espécies de estudadas; característica que pode ajudar a dissipar altas forças, causadas nos molares durante a alimentação (Kay, 1975; Rosenberger, 1992). Essa espécie também possui a maior linha de incisivo, maior área do canino e músculo temporal localizado mais alto (Anapol & Lee, 1994), o que permite produzir e suportar altas cargas mecânicas na dentição anterior (Janson & Boinski, 1992; Anapol & Lee, 1994).

Materson (1997), em um estudo comparativo de formato de crânio entre as espécies *Cebus albifrons*, *Sapajus apella*, *Cebus capucinus* e *Cebus olivaceus*, encontrou que *S. apella* difere do gênero *Cebus*, principalmente na largura facial, na profundidade e largura do corpo mandibular, e na sínfise mandibular, características que foram associadas com uma dieta composta de alimentos com alta demanda mecânica, especialmente como frutos de palmeiras (Izawa, 1979; Terborgh, 1983).

Em uma comparação entre os crânios de *S. apella* e *C. albifrons*, foi constatado que a espécie *S. apella* tem um aparato mastigatório com maior resistência na flexão e torção parasagital (Cole, 1992), característica associada a dietas que causam grande estresse na mandíbula para *Australopithecus robustus* (Hylander, 1988). Essa resistência também é associada a outras características presentes, como largo forame zigomático, em *S. apella* (Materson, 1996).

Um estudo mais recente, comparando as espécies *S. apella*, *C. olivaceus*, *C. albifrons* e *C. capucinus*, mostrou que a espécie *S. apella* possui uma mandíbula mais robusta (Byron, 2009), o que seria uma adaptação a uma dieta com presença de alimentos com maior demanda mecânica (Taylor & Vinyard, 2009). Corroborando esses resultados, Silva (2001) encontrou que *S. apella* possui arcadas dentárias mais largas,

aumentando o prognatismo, e um crânio em tamanho absoluto maior comparado com a espécie *S. libidinosus*.

Embora a espécie *S. apella* apresente diversas características crânio-morfológicas derivadas, essa espécie é capaz de explorar uma gama ampla de recursos alimentares que variam muito nos valores de resistência à fratura e elasticidade (Wright, 2004, 2005).

2.1.3 Morfologia de *Cebus olivaceus*.

A espécie *C. olivaceus* é descrita como sendo um importante predador de sementes no Suriname; onde despende mais tempo consumindo sementes (14% dos episódios de alimentação) do que a espécie *S. apella* (9.0%) (Mittermeier & van Roosmalen, 1981). Corroborando esse resultado, estudos com esmalte e dentina dos dentes de *C. olivaceus* mostraram que são característicos de uma dieta que inclui alimentos com alta demanda mecânica (Teaford & Robinson, 1989; Ungar, 1990).

Essa espécie também possui a segunda maior linha de incisivo, segunda maior área do canino e músculo temporal localizado mais alto (Anapol & Lee, 1994), o que permite produzir e suportar altas cargas mecânicas na dentição anterior (Janson & Boinski, 1992; Anapol & Lee, 1994). Assim como para *S. apella*, o corpus é relativamente raso e mais largo, o que sugere alta frequência de uso da dentição anterior (Hyland, 1988).

Em um estudo de formato de crânio comparando dimorfismo sexual e diferenças interespecíficas entre quatro espécies de macacos-prego (*Cebus albifrons*, *Sapajus apella*, *Cebus capucinus* e *Cebus nigrivittatus*), a espécie *C. olivaceus* encontra-se mais próxima das espécies do gênero *Sapajus* do que as demais espécies do gênero *Cebus*, tendo um crânio amplo e mandíbula e a sínfise mandibular mais estreitos (Masterson,

1996), contudo, as características encontradas ainda são indicativas de que possuem uma dieta mecanicamente menos desafiadora que a espécie *S. apella*, em termos de processamento com os incisivos e caninos e mastigação com os pós-caninos.

2.2 Procedimentos.

O método usado para coleta de dados sobre as características físicas dos recursos utilizados pela população de macacos-prego desse estudo foi descrito no capítulo 1.

Posteriormente, foi realizado um *bootstrep*, para aproximar a variância dos conjuntos de dados, com os valores máximos de resistência à fratura de cada recurso medido, para cada espécie comparada e em seguida o teste estatístico T, considerando variâncias desiguais, usando o software Systat 11.0, para comparar os valores de máximo resistência à fratura com os dados cedidos pelo Dr. Barth Wrigth, da Universidade da Cidade de Kansas, EUA, para as espécies *S. apella* e *C. olivaceus*, coletados entre Julho a Dezembro de 2000, na reserva Montanha da Tartaruga na Guiana usando a mesma metodologia para coleta e análise dos recursos alimentares que utilizados nesta tese.

3. Resultados.

3.1. Comparação entre o valor máximo de resistência à fratura.

Para essa análise, foram utilizadas amostras de 15 valores máximos de resistência à fratura para *S. libidunosus*, 17 valores para *C. olivaceus* e 27 valores para *S. nigritus* (tabela 3.1), para a realização do *bootstrep*.

Encontramos que a espécie *S. nigritus* (média dos valores máximos de resistência à fratura = 6903,69J/m²; variância = 70059939) utiliza alimentos com valores significativamente maiores de resistência à fratura do que *S. apella* (média dos valores máximos de resistência à fratura = 1758,36J/m²; variância = 4185617,48; t =

2,03; $p \geq 0,00$; tabela, 3.2) e *C. olivaceus* (média dos valores máximos de resistência à fratura = 1347,88 J/m²; variância = 746919,74; $t = 2,04$; $p \geq 0,00$; tabela, 3.3).

Tabela 3.1- Valores máximos de resistência à fratura, encontrados para os recursos utilizados pela população de macaco-prego (*Sapajus nigritus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*S. apella*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001

Resistência à fratura (J/m ² -máximo)	Família	Nome Científico	Nome Popular
3559,0	Myrtaceae	<i>Myrcia crassifolia</i>	Pimenta
2289,9	Myrtaceae	<i>Myrciaria rivularis</i>	Guamirin
2326,1	Myrtaceae		Gota
2126,7	Myrtaceae	<i>Psidium rufum</i>	Araçá Roxo
7425,7			Fruto seco
2771,9			Fruto 2
694,1			Fruto 3
9535,7	Myrtaceae	<i>Plinia</i> sp.	Laranja de mico
2227,0	Myrtaceae	<i>Myrciaria</i> sp.	Uva amarela
3413,3	Myrtaceae	<i>Myrciaria</i> sp.	Uva
2403,0			Fruto Amarelo
5172,6	Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	Grude
2626,2			Frutão
4588,3	Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i>	Fruta vermelha
1198,9	Myrtaceae	<i>Eugenia sonderiana</i>	Fruto roxo
4705,1	Myrtaceae		Buriti
26328,9	Areaceae	<i>Atalleia dubia</i>	Babaçu
15511,0	Leguminosae		Leguminosa
8171,5	Bromeliaceae	diversas	Bromélia
1909,5	Orchidaceae	diversas	Orquídea
1920,0	Bromeliaceae		Inflorescência
5979,6			Jibóia
16106,5	Areaceae	<i>Euterpe edulis</i>	Meristema de Palmito
38868,7	Areaceae	<i>Euterpe edulis</i>	Folha de Palmito
9790,6	Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Samambaiçu
1554,8	Rutaceae	<i>Esenbeckia febrifuga</i>	Ariticu
2822,0	Leguminosae- Caesalpinoideae	<i>Caesalpina férrea</i>	Pau-ferro
15612,7	Bambusoideae	<i>Bambusa</i> sp.	Bambu

Tabela 3.2 - Teste t para os valores máximos de resistência à fratura população de macaco-prego (*Sapajus nigrinus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*S. apella*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001

	<i>S. apella</i>	<i>S. nigrinus</i>
Média	1758,36	6903,69
Variância	4186317,48	70059939
N amostral	14	30
Diferença da média	0	
Gl	36	
t inicial	-3,17	
P(T<=t) unicaudal	0,00	

Tabela 3.3- Teste t para os valores máximos de resistência à fratura população de macaco-prego (*Sapajus nigrinus*), do Parque Estadual Carlos Botelho – PECB, no período entre Agosto de 2010 e Setembro de 2012 e para a população de macacos-prego (*Cebus olivaceus*) da Guiana, cedidos por Barth Wright, coletados entre Abril a Dezembro de 2001

	<i>C. olivaceus</i>	<i>S. nigrinus</i>
Média	1347,88	6903,69
Variância	746919,74	70059939
N amostral	17	30
Diferença da média	0	
Gl	30	
t inicial	-3,60	
P(T<=t) unicaudal	0,00	

4. Discussão.

Apesar de tradicionalmente se afirmar que as características morfológicas são reflexo da pressão evolutiva causada pelos recursos utilizados com maior frequência, (Jolly, 1970; Kinzey, 1974), estudos recentes corroboram o modelo baseado na premissa de que o principal item alimentar a desempenhar um papel evolutivo na morfologia crânio-facial é o recurso de maior demanda mecânica independente da frequência de uso, muitas vezes alimentos considerados alimentos de reserva (Wright, 2004; 2005; Makedonska, et al., 2012). Nesse estudo, a população de macacos-prego representantes de uma espécie com características morfológicas indicativas de habilidade de se alimentar de recursos com alta demanda mecânica (Materson, 2001; Silva, 2001; Wright, et al., 2009; Cáceres, et al., 2013), utilizaram uma gama ampla de

alimentos com valores altos e baixos de resistência à fratura, com valores máximos maiores do que o encontrado para *S. apella* e *C. olivaceus*, sugerimos que os valores máximos são os que justificariam as características adaptadas para alimentos de alta demanda mecânica, já que o recurso que representa mais que 45% da composição da sua dieta (bromélias) não é o com maiores valores de propriedades físicas.

Nossos resultados também apóiam a teoria que a morfologia crânio-facial da espécie *S. nigritus* seria mais adaptado a ambientes instáveis (Cárceres, et al., 2013), contando portanto, com características que o preparasse para se utilizar de recursos com maior variação nas diferentes propriedades físicas do que *Cebus* ou outras espécies amazônicas do gênero *Sapajus*.

Dessa forma, usando a resistência à fratura, um importante variável para acessar os desafios encontrados pelo animal (Lucas, et al., 2000), o presente trabalho contribui ao descrever os valores máximos de resistência à fratura dos alimentos consumidos por uma população de macacos-prego (*S. nigritus*) e ao compará-los com outras duas espécies (*S. apella* e *C. olivaceus*) ao servir como evidência para dois modelos recentes que explicariam a relação do aparato mastigatório, as propriedades físicas consumidas e a distribuição geográfica.

5. Conclusão.

Em conclusão, esse trabalho fornece evidências de que o aparato mastigatório da espécie *S. nigritus* é adaptado a uma dieta com recursos de altos valores de resistência à fratura. Esses resultados apóiam as teorias de que alimentos com altas demandas mecânicas são a principal força evolutiva para seleção e manutenção de características morfológicas relacionado à alimentação.

4. Referências Bibliográficas.

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(4), 335-351.

Agrawal, K. R., Lucas, P. W.; Bruce, I. C., & Prinz, J. F. (1997). Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Archs oral Biol.* 42 (1), 1-9.

Agrawal, K. R., Lucas, P. W.; Bruce, I. C., & Prinz, J. F. (1998). Food properties that influence neuromuscular activity during human mastication. *Journal Dent. Res.* 77 (11), 1931-1938.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49, 227-265.

Anapol, F. & Lee, S. (1994). Morphological adaptation to diet in platyrrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology* 94(2), 239-261.

Anton, S. C. (1996). Cranial adaptation to a high attrition diet in Japanese macaques. *International Journal of Primatology* 17(3), 401-427.

Beisiegel, B. M. (1999). *Contribuição ao Estudo da História Natural do Cachorro do Mato (*Cerdocyon thous*) e do Cachorro Vinagre (*Speothos venaticus*)*. (Tese de Doutorado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.

Bock, W. J., & von Wahlert, G. (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution*. 19 (3), 269-299.

Boinski, S., Quatrone, R. P., Sughrue, K., Selvaggi, L., Henry, M., Stickler, C. M. & Rose, L. M. (2003). Do brown capuchins socially learn foraging skills? In: Frigaszy, D. M., & Perry, S. (eds) *The biology of tradition: Models and evidence*. Cambridge University Press, Cambridge, pp (365-390).

Brocardo, C. R., Gonçalves, H. S., Zipparro, V. B., & Galetti, M. (2010). Predation of adult palms by Black capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Primates*. 17 (2), 70-74.

Brown, A. D., & Zunino, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia Primatologica*. 54, 187-195.

Byron, C. D. (2009). Cranial Suture Morphology and its Relationship to Diet in *Cebus*. *Journal of Human Evolution* 57 (6), 649-655. DOI: [10.1016/j.jhevol.2008.11.006](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.11.006)

Cácere, N., Molero, C., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., & Raia, P. (2013). Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*. 40, 1-12.

Chalk, J. (2011). *The effects of Feeding Strategies and Food Mechanics on the Ontogeny of Masticatory Function in the Cebus libidinosus Cranium*. (Dissertação de Mestrado). Washington University.

Chapman, C. A., & Fedigan, L. M. (1990). Dietary differences between neighboring *Cebus capucinus* groups: local traditions, food availability or responses to food profitability? *Folia Primatologica*. 54, 177-186.

Cole, T. M. (1992). Postnatal heterochrony of the masticatory apparatus in *Cebus apella* and *Cebus albifrons*. *Journal of Human Evolution* 23(3), 253-282.

Colling, N. E. (1993). *Introduction to Primate Behavior*. Kendall/Hunt Publishing Company, USA, 105 p.

Corner, B. D. & Richtsmeier, J. T. (1991). Morphometric analysis of craniofacial growth in *Cebus apella*. *American Journal of Physical Anthropology* 84, 323-342.

Daegling, D. J. (1992). Mandibular Morphology and Diet in the Genus *Cebus*. *International Journal of Primatology*, 13(5), 545-570.

Darvell, B. W., Lee, P. K. D., Yuen, T. D. B., & Lucas, P. W. (1996). A Portable Fracture Toughness Tester for Biological Materials. *Measurement Science Technology* 7: 954-962.

Dias, A. C. (2005). Composição Florística, Fitossociologia, Diversidade de Espécies Arbóreas e Comparações de Métodos de Amostragem na Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual Carlos Botelho, SP, Brasil. (Tese de Doutorado em Recursos Florestais) Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiróz”, Universidade de São Paulo, SP, 184 p.

Domingues, E. N.; Silva, D. A., & Vellardi, A. C. V. (1987). Correlações Topogeomorfológicas, Geológicas e de Declividades do Parque Estadual de Carlos Botelho - SP. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*, 41, 377-420.

Fedigan, L. M. (1990). Vertebrate predation in *Cebus capucinus*: meat eating in a neotropical monkey. *Folia Primatologica*. 54, 196-205.

Fogaça, M. D. (2009). *Escolha de Árvore de Dormida e sua influência na rota diária de um grupo de Cebus nigritus, no Parque Estadual Carlos Botelho, SP*. (Dissertação de Mestrado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP. Recuperado de <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-30112009-144109/pt-br.php>

Fragaszy, D. M. (1990). Sex and age differences in the organization of behavior in wedge-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. *Behavioral Ecology* 1(1), 81-94.

Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. & Robison, J. G. (1990). Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatologica* 54, 114-118.

Fragaszy, D. M., Vitale, A. F., & Ritchie, B. (1994). Variation among juvenile capuchins in social influences on exploration. *American Journal of Primatology* 32(4), 249-260.

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, 683-701.

Fragaszy, D., Visalberghi, E., & Galloway, A. (1997a). Infant tufted capuchin monkeys' behaviour with novel foods: Opportunism, not selectivity. *Animal Behaviour* 53, 1337-1343.

Fragaszy, D. M., Feuerstein, J. M., & Mitra, D. (1997b). Transfers of food from adults to infants in tufted capuchins (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* 111(2), 194-200.

Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin – The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press, United Kingdom.

Freese, C.H. & Oppenheimer, J.R.. (1981). In: Coimbra-Filho, A.F.; Mittermeier, R.A.. *Ecology and Behavior of Neotropical Primates - I*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, PP (331-391).

Freeland, W.S. (1976). Social Behavior of the Wild Black-Capped Capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21, 443-467.

Freese, C. H. & Oppenheimer, J. R. (1981). The capuchin monkey, genus *Cebus*. pp (331-390) In: Coimbra-Filho, A. F. & Mittermeier (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Galetti, M., & Pedroni, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 10, 27-39.

Galliari, C. A. (1985). Dental eruption in captive-born *Cebus apella*: From birth to 30 months old. *Primates* 26, 506-510.

Gunst, N., Boinski, S., & Fragaszy, D. M. (2008). Acquisition of foraging competence in wild brown capuchins (*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. (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(11), 960-973.

- Hanya, G., Noma, N., & Agetsuma, N. (2003). Altitudinal and seasonal variations in the diet of Japanese macaques in Yakushima. *Primates* 44(1), 51-59.
- Hiiemae, K. M. & Crompton, A. W. (1985). Mastication, food transport, and swallowing. In: Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F. & Wake, D. B. *Functional vertebrate morphology*. Belknap Press of Harvard University. pp(262-290)
- Hiiemae K. M. (2000). Feeding in mammals. In: Schwenk, K. *Feeding. Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. Acad. Press, San Diego, CA, pp (411-448).
- Hill, D. (1960). *Primates, comparative anatomy and taxonomy*. IV. Cebidae. Parte A. Edimburg University Press.
- Hill, D., & Lucas, P. W. (1996). Toughness and Fiber Content of Major Leaf Foods of Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) in Yakushima. *American Journal of Primatology* 38, 221-231.
- Hylander, W. L. (1979). The functional significance of primate mandibular form. *Journal of morphology*. 160, pp (223-240).
- Hylander, W. L. (1988). Implications of *in vivo* experiments for interpreting the functional significance of "robust" australopithecine jaws. In: F. E. Aldine (ed.) *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines*, New York.
- Hylander, W. L., Ravosa, M. J., Ross, C. F., Wall, C. E., & Johnson. (2000). Symphyseal fusion and jaw-adductor muscle force: an EMG study. *American Journal of Physical Anthropology*. 112, 469-492.
- Instituto Florestal (2008). Parque Estadual Carlos Botelho: São Paulo: Instituto Florestal.
- Izar, P. (1999). *Aspectos de Ecologia e Comportamento de um Grupo de Macacos-Prego (Cebus apella) em Área de Mata Atlântica, SP*. (Tese de Doutorado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.
- Izar, P. (2004). Female Social Relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic Forest: An Analysis Through Ecological Models of Primate Social Evolution. *Behaviour*, 141, 71-99.
- Izar, P., Verderane, M., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtato, O., Presotto, A. Tokuda, M., Visalberghi, E. & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigrinus*. *American Journal of Primatology*. 74, 315-331.
- Izawa, K. (1979). Food and feeding behavior of wild black-capuchin (*Cebus apella*). *Primates*. 20, 57-76.
- Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin monkey (*Cebus apella*). *Primates* 21, 443-467.

- Jaeggi, A. V., Dunkel, L. P., Van Noordwijk, M. A., Wich, S. A., Sura, A. A. L., & Van Schaik, C. P. (2010). Social learning of diet and foraging skills by wild immature Bornean orangutans: Implications for culture. *American Journal of Primatology* 72(1), 62-71.
- Janson, C. (1985). Aggressive competition and individual food-consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18(2), 125-138.
- Janson, C. H., & Boinski, S. (1992). Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates - the case of the Cebines. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4), 483-498.
- Janson, C. H. e VanSchaik, C. P. (1993). Ecological Risk Aversion in Juvenile Primates: Slow and Steady Wins the Race. In: Pereira, M. & Fairbanks, L. (Eds.) *Juvenile Primates*, New York: Oxford University Press, PP (62-73).
- Jolly, C. (1970). The seed-eaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man*. 5 (1), 5-26.
- Kay, R. F. (1975). The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43, 195-216.
- Kinzey, W. G. (1974). Ceboid models for the evolution of hominoid dentition. *Journal Human Evolution*. 3, 499-514.
- Kinzey, W. G., & Norconk, M. A. (1990). Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology* 81(1), 5-15.
- Lima, R. A. F.; Dittrich, V. A. de O.; Souza, V. C.; Salino, A.; Breier, T. B. & Aguiar, O. T. (2011). Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropical*. 11 (4). 173-214.
- Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil* (Vol. 1). São Paulo: Nova Odessa Plantarum.
- Lorenzi, H. (1998). *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil* (Vol. 2). São Paulo: Nova Odessa Plantarum.
- Lucas, P. W., & Teaford, M. F. (1994). Functional morphology of colobine teeth. In: David, A. G. & Oates, J. F. *Colobine monkeys: their ecology, behavior and evolution*. Cambridge University Press.
- Lucas, P. W., Peters, C. R., & Arrandale, S. R. (1994). Seed-breaking Forces Exerted by Orangutans with their Teeth in Captivity and a New Technique for Estimating Forces Produced in the Wild. *American Journal of Physical Anthropology* 94, 365-378.

Lucas, P. W., Darvell, B. W., Lee, P. C., Yuen, T. D. B., & Choong, M. F. (1995). The toughness of plant cell walls. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 348, 363-372.

Lucas, P. W., Beta, T., Darvell, B. W., Dominy, N. J., Essackjee, H.C., Lee, P. K. D., Osorio, D., Ramsden, L., Yamashita, N., & Yuen, T. D. B. (2001). Field kit to Characterize Physical, Chemical and Spatial Aspects of Potential Primate Foods. *Folia Primatologica* 72, 11-25.

Lucas, P. W. (2004). *Dental functional morphology: How teeth work*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lynch-Alfaro, J.W., Boubli, JP, Olson, L.E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutierrez-Espeleta, G.A., Chiou, K.L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M., Farias, I., Janson, C., & Alfaro, M.E. (2011). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*. 39, 272-288.

Lynch Alfaro, J. W., Silva JR, J. de S., & Rylands, A. (2012). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*. 0, 1-14.

Makedonska, J, Wright, B. W., & Strait, D. S. (2012). The Effect of Dietary Adaption on Cranial Morphological Integration in Capuchins (Order Primates, Genus *Cebus*). *PLoS ONE* 7(10), e40398.

Masterson, T. J. (1997). Sexual dimorphism and interspecific cranial form in two capuchin species: *Cebus albifrons* and *C. apella*. *American Journal of Physical Anthropology* 104(4), 487-511. doi:10.1371/journal.pone.0040398.

Masterson, T. J., & Hartwig, W. C. (1998). Degrees of sexual dimorphism in *Cebus* and other New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 107(3), 243-256.

Masterson, T. J. (2001). Geographic cranial variation among three subspecies of *Cebus apella*. *American Journal of Primatology* 52, 46-47.

Marshall, A. J. & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology* 28, 1219-1235.

McGraw, W. S., Vick, A. E., & Daegling, D. J. (2011). Sex and age differences in the diet and ingestive behaviors of sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) in the Tai forest, Ivory Coast. *American Journal of Physical Anthropology* 144(1), 140-153.

Mendonça-Furtado, O. de. (2012). *Medidas de metabólitos de cortisol em macacos-prego (Gênero Sapajus): análise comparativa entre populações para investigação de fatores estressores*. (Tese de Doutorado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.

Mittermeier, R. A., & Van Roosmalen, M. G. M. (1981). "Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys." *Folia Primatologica* 36 (1-2), 1-39.

Moreira, C. M., (2010). *Análise endócrino-comportamental dos macacos-prego (Cebus nigritus) que habitam o Parque Estadual Carlos Botelho*. (Dissertação de Mestrado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.

Nakai, E. S. (2007). *Fissão-fusão em Cebus nigritus: Flexibilidade Social com Estratégia de Ocupação de Ambientes Limitantes*. (Dissertação de Mestrado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

Norconk, M. A., Wright, B. W., Conklin-Brittain, N. L., & Vinyard, C. (2008). Mechanical and nutritional properties of food as factors in platyrrhine dietary adaptations. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (eds) *South American primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer, New York, pp (279-319).

Nowak, R. M. (1991). *Walker's mammals of the world*. 5^o ed., London: The Johns Hopkins University Press, pp (450-452).

Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of Floristic Differentiation Among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica*, 32, 793-810.

O'Malley, R. C., & Fedigan, L. (2005). Variability in food-processing behavior among white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa national park, Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology* 128(1), 63-73.

Otoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology* 17(4), 171-178.

Panger, M. A., Perry, S., Rose, L., Gros-Louis, J., Vogel, E., Mackinnon, K. C., & Baker, M. (2003). Cross-site differences in foraging behavior of white-faced capuchin monkey (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology* 119, 52-66.

Perry, S., & Rose, L. (1994). Begging and transfer of coati meat by white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *Primates* 35(4), 409-415.

Perry, S., Panger, M., Rose, L. M., Baker, M., Gros-Louis, J., Jack, K., MacKinnon, K. C., Manson, J., Fedigan, L., & Pyle, K. (2003). Traditions in wild white-faced capuchin monkeys. In: Frigaszy, D., & Perry, S. (eds) *The biology of traditions: Models and evidence*. Cambridge University Press, Cambridge, pp (391-425).

Perry, S., & Jimenez, J. (2006). The effects of food size, rarity, and processing complexity on white-faced capuchins' visual attention to foraging conspecifics. In: Hohman, G., Robbins, M., & Boesch, C. (eds) *Feeding ecology in apes and other*

primates: Ecological, physical, and behavioral aspects. Cambridge University Press, Cambridge, pp (203-234).

Presotto, A. (2009). *Mapas cognitivos de primatas: análise de movimentos e rotas de (Cebus nigritus) apoiada por sistema de informação geográfica*. (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo.

Presotto, A. & Izar, P. (2010). Spatial reference of Black capuchin monkeys in Brazilian Forest: egocentric or allcentric? *Animal Behavior*. 80,125-132.

Raguet-Schofield, M. L. (2010). *The ontogeny of feeding behavior of Nicaraguan mantled howler monkey (Alouatta palliata)*. (Tese de Doutorado), University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL

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(4), 189-201.

Raubenheimer, D., Simpson, S. J., & Mayntz, D. (2009). Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 23, 4-16.

Rimolí, J. (2001). *Ecologia dos macacos-prego (Cebus apella nigritus, Goldfuss, 1809) na Estação ecológica de Caratinga (MG): implicações para a conservação de fragmentos de Mata Atlântica*. (Tese de Doutorado) – Universidade Federal do Pará, Belém.

Rylands, A. B., Keirulff, C. M., & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Lundiana* 6, 97-110.

Robl, N. (2008) *Ontogenetic resource partitioning in white faced sakis (Pithecia pithecia)*. (Dissertação de Mestrado), Kent State University, Kent, OH.

Rosenberger, A. L., (1992). [Evolution of feeding niches in New World monkeys](#). *American Journal of Physical Anthropology* 88 (4), 525-562.

Santos, L. C. P. (2010). *Diferenças sexo/estárias no Forragemanto de Cebus nigritus em Área de Mata Atlântica*. (Dissertação de Mestrado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP. Recuperado de <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-19032010-143949/pt-br.php>

Setz, E. Z. F. (1991). Métodos de Qualificação de Comportamento de Primatas em Estudos de Campo, p. 441-435. In: Rylands, A. B. & Bernander, A. T. A *Primatologia no Brasil*-3. Belo Horizonte, MG, Fundação Biodiversitas, 565p.

Silva, Jr. J. de S. (2001). *Especiação nos macacos-pregos e cairaras, gênero Cebus Erxleben, 1777 (Primates Cebidae)*. (Tese de Doutorado), Universidade Federal do Rio de Janeiro.

- Spironello, W. R. (1991). Importância de frutos de palmeiras (*Palmae*) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. *A Primatologia no Brasil*. 3, 285-296.
- Spironello, W. R. (2001). The Brown Capuchin Monkey (*Cebus apella*): Ecology and Home Range Requirements in Central Amazonia. pp. (271-283). In: Bierregard, R. O. (ed.), *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation Forest*. London: Yale University Press, 315p.
- Strait, S. G. (1997). Tooth Use and Physical Properties of Food. *Evolutionary Anthropology* 199-211.
- Swindler, D.R. (2002). *Primate Dentition: An Introduction to the Teeth of Non-human Primates*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. pp(96-116).
- Taira, J. T. (2007). *Consumo do Palmito Jussara (*Euterpe edulis*) por macacos-prego (*Cebus nigrurus*): Estratégia de Forrageamento Ótimo ou Requite de um Gourmet?* (Dissertação de Mestrado) Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.
- Taylor, A. B., & Vinyard, C. J. (2009). Jaw-muscle fiber architecture in tufted capuchins favors generating relatively large muscle forces without compromising jaw gape. *Journal of Human Evolution* 57(6), 710-720.
- Teaford, M. F. & Robinson, J. G. (1989). Seasonal or ecological differences in diet and molar microwear in *Cebus nigrivittatus*. *American Journal of Physical Anthropology* 80, 391-401.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World primates: A study of comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tokuda, M. (2012). *Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigrurus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo*. (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo.
- Ungar, P. S. (1990). Incisor microwear and feeding behavior in *Alouatta seniculus* and *Cebus olivaceus*. *American Journal of Primatology* 20, 43-50.
- Van Schaik, C. P., Van Noordwijk, M. A., & Vogel, E. R. (2009). Ecological sex differences in wild orangutans. In: Wich, S. A., Atmoko, S. S. U., Setia, T. M. & Van Schaik, C. P. (eds). *Orangutans: Geographic variation in behavioral ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford, pp (255-277).
- Vicent, J. F. V. (1992). *Biomaterials*. Oxford Press.
- Vinyard CJ, Wall CE, Williams SH, Johnson KR, Hylander WL (2006) Masseter electromyography during chewing in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *American Journal of Physical Anthropology* 130(1), 85-95.

- Vilanova, R., Silva, Jr., J.; Grelle, C. E. V.; Marroig, G.; & Cerqueira, R. (2005). Limites Climáticos e Vegetacionais das Distribuições de *Cebus nigrinus* e *Cebus robustus* (Cebinae, Platyrrhini). *Neotropical Primates*, 1(13), 14-19.
- Williams, S. H., Wright, B. W., Den Truong, V., Daubert, C. R., & Vinyard, C. J. (2005). Mechanical properties of foods used in experimental studies of primate masticatory function. *American Journal of Primatology* 67(3), 329-346.
- Wright, B. W. (2004). *Anatomy in a Community of Six Neotropical Primates in Guyana, South America*. (Tese de Doutorado). University of Illinois, Urbana-Champaign.
- Wright, B. W. (2005). Craniodental biomechanics and dietary toughness in the genus *Cebus*. *Journal of Human Evolution* 48(5), 473-492.
- Wright, B. W., Wright, K. A., Chalk, J., Verderane, M. P., Fragaszy, D., Visalberghi, E., Izar, P., Ottoni, E. B., Constantino, P., & Vinyard, C. (2009). Fallback Foraging as a Way of Life: Using Dietary Toughness to Compare the Fallback Signal Among Capuchins and Implications For Interpreting Morphological Variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 687-699.
- Yamashita, N. (2003). Food procurement and tooth use in two sympatric lemur species. *American Journal of Physical Anthropology* 121(2), 125-133.
- Zhang, S. Y. (1995). Activity and Ranging Patterns in Relation to Fruit Utilization by Brown Capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 1(16), 489-507.
- Zinner D. (1999). Relationship between feeding time and food intake in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and the value of feeding time as predictor of food intake. *Zoo Biology* 18, 495-505.