UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

ANDRÉS DAVID BALLESTEROS-ARDILA

Reuso e *Scrounging*: Influencias do Nicho de Desenvolvimento na Emergência do uso de Ferramentas de Percussão em Macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

SÃO PAULO-SP

2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Reuso e *Scrounging*: Influencias do Nicho de Desenvolvimento na Emergência do uso de Ferramentas de Percussão em Macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

(Versão Original)

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Profa. Dra. Briseida Dôgo de Resende

São Paulo

2019

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.

Catalogação na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Ballesteros Ardila, Andres David
Reuso e Scrounging: Influencias do Nicho de Desenvolvimento na Emergência do uso de Ferramentas de Percussão em Macacos-prego (Sapajus libidinosus) / Andres David Ballesteros Ardila; orientadora Briseida Dogo de Resende. -- São Paulo, 2019.
97 f.
Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2019.
1. Uso de ferramentas. 2. Quebra de cocos. 3. Reuso de ferramentas. 4. Scrounging. 5. Influencia social. I. Dogo de Resende, Briseida , orient. II.

Título.

Nome: Ballesteros Ardila, Andrés David.

Título: Reuso e *Scrounging*: Influencias do Nicho de Desenvolvimento na Emergência do uso de Ferramentas de Percussão em Macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

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

Aprovado em: / /

Banca Examinadora

Prof(a). Dr(a)._____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a)._____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a)._____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a)._____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a)._____

Instituição: _____ Assinatura: _____

A Cassandra, por você...

Agradecimentos

Em primeiro lugar, preciso agradecer à pessoa que com a sua ilimitada paciência, profunda compreensão, permanente apoio e orientação impediu que a motivação e o folego apagasse nos momentos mais difíceis deste processo, à Bri. Quando vejo em retrospectiva esse longo caminho percorrido na pós, é impossível não sentir o nó na garganta pensando no que significa para mim ter sido acolhido pela melhor orientadora do mundo e por uma das melhores pessoas que eu já conheci, você não tem sido apenas a orientadora que me guiou no processo de formação acadêmico; você tem sido, no sentido estrito mesmo do termo, um dos meus principais recursos de desenvolvimento, tenho ciência total que sua influência não só mudou a minha perspectiva do mundo psicológico, da pesquisa e da vida acadêmica, você impactou severamente a pessoa que sou e quero ser. Não sei o que será da minha vida depois do doutorado, mas quando tiver a possibilidade como professor, orientador ou o que for, prometo tentar emular a sua imagem toda vez que eu tiver a possibilidade de influir positivamente na vida de alguém. Este trabalho e a minha formação devem tudo a você, a gratidão será para sempre e a dívida incalculável.

Este projeto não seria possível sem o fundamental apoio da Família M; o acolhimento, carinho e cuidado da Maria, a amizade e o grande apoio na coleta de dados do Marcinho, o Marcos e o Claudio, o carinho e saudades serão permanentes.

Ao João, a Nalina e a Tati pelo apoio nas duas primeiras temporadas de coleta, agradeço muito a paciência comigo e os esforços realizados, o trabalho no campo sempre é melhor quando compartilhado com pessoas como vocês.

Às professoras e professores que tive durante este processo, em especial à Patrícia por permitir a coleta na BV, por apoiar intelectual e economicamente a execução do projeto e por suas valiosas contribuições na qualificação; à Miriam pela amizade, pelas valiosas discussões sobre modelos explicativos causais que viraram uma obsessão acadêmica e pelas valiosas contribuições na qualificação; ao Nicolas, nunca esquecerei daquele congresso em Mossoró em que a pesar das nossas dificuldades de comunicação descobri sua amizade, agradeço pelo acompanhamento e preocupação constante na execução do projeto, agradeço infinitamente pelo apoio para a realização

do último período de coleta, quando não havia mais esperanças você foi aquela mão amiga.

À Cassandra, tenho certeza que nem rodando milhões de simulações da minha vida você apareceria em qualquer outra, tenho a sorte de ter te encontrado na única dessas possibilidades, você apareceu para mudar por completo a minha vida, para me dar luz no momento de maior escuridão, para me apresentar o mundo real, o mundo das coisas importantes e para me ensinar a ser um parceiro incondicional. Te agradeço por virar as noites me ajudando no que for possível, me motivando a não desistir. Por você eu aceitaria a vida como ela é...

Aos meus pais, minhas irmãs e sobrinhos, por apoiar incondicionalmente as minhas escolhas, mesmo que elas têm me afastado de vocês.

Às muitas amizades e colegas que fiz nesse processo, conversas, cervejas e risadas devo a muitas pessoas, em especial à Irenita, Marcelito, Lucas, Noemi, a Nati e a Mari.

À especial amizade de três maravilhosas mulheres que me ofereceram apoio incondicional em diversos momentos: à Lulu: sua amizade é um dos maiores tesouros que ganhei da minha passagem no Brasil, você trouxe muita felicidade à minha existência, quanta saudade!!!; à Eveline, você é aquela amiga com quem a gente consegue questionar, reavaliar e reconstruir uma e mil vezes o que a gente é e qual o sentido dessa vida toda, sua presença na minha vida é transformadora, sempre, a cada interação você mexe com o que eu sou e quero ser; à Adriana, o acolhimento e as conversas intelectuais, as pseudo-intelectuais e as totalmente bizarras foram combustível permanente neste processo, você me trouxe paz, calma e alegria em todo momento.

Por fim, à CAPES, FAPESP e CNPq pelo suporte fundamental para a realização do trabalho.

Resumo

Ballesteros-Ardila, A. D. (2019). Reuso e *Scrounging*: Influencias do Nicho de Desenvolvimento na Emergência do uso de Ferramentas de Percussão em Macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Partindo das evidencias encontradas na literatura sobre o desenvolvimento do uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos encapsulados, propomos um projeto focalizando não apenas "quando" as alterações motoras aparecem, mas também na relação dessa trajetoria de mudança com duas possíveis vias de influencia do nicho ecológico sobre a trajetoria de mudança comportamental que da origem ao uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos encapsulados em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Em primatas, os aspectos físicos e sociais (isto é, artefatos: martelos, bigornas e restos de cocos, e o comportamento dos coespecíficos) canalizam as oportunidades individuais de aprendizagem, permitindo maiores níveis de manipulação de objetos apropriados em contextos apropriados para o surgimento do uso de ferramentas e facilitando a exploração de várias fontes de forrageamento. Por tanto, procuramos determinar o papel de duas variáveis específicas de influência de nicho construídas: reuso dos artefatos e scrounging, no processo de desenvolvimento do repertório manipulativo em um grupo silvestre de macacos-prego (Sapajus libidinosus). Especificamente: 1) Como é a trajetória de mudança na atração e reutilização de artefatos relacionados ao craqueamento de noz (martelos, bigornas e cascas de nozes) e como isso se relaciona com o surgimento de ferramentas de percussão; E, 2) Como relaciona-se o scrounging, no contexto da quebra de frutos, com a emergencia de habilidades manipulativas adequadas para a quebra de frutos encapsulados. Propomos uma pesquisa de campo longitudinal de uma população de macacos-prego livres no Brasil, através da observação naturalista. O resultados indicam que não só a idade está relacionada tanto com as mudanças na atração e reuso dos artefatos e com o *scrounging*, mas também que ambas variaveis estão relacionadas e podem estar em função das mudanças no repertorio manipulative exibido pelos individuos, de tal forma que não só os individuos mais velhos exibem maiores indices de reuso e menores indices de *scrounging*, como também os indices de variabilidade comportamental e proficiencia na quebra estão intimamente relacionados com os indices de reuso dos artefatos e *scrounging*.

Palavras chave: Uso de ferramentas, quebra de cocos, reuso de ferramentas, *scrounging*, nicho ecológico, desenvolvimento, influência social, artefatos, macaco-prego.

Abstract

Ballesteros-Ardila, A. D. (2014). Reuse and Scrounging: Ecological niche influences on emergence of nutcracking tool use in capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). PhD Thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Based on the evidence found in the literature on the development of the use of percussion tools for encapsulated fruit breakage, we propose a project focusing not only "when" motor alterations appear, but also on the relation of this trajectory of change with two possible ways of influencing the ecological niche on the trajectory of behavioral change that gives origin to the use of percussion tools to crack nuts in capuchin-monkeys (*Sapajus libidinosus*). In primates, physical and social aspects (ie, artifacts: hammers, anvils and remains of coconuts, and co-specific behavior) channel individual learning opportunities, allowing greater levels of manipulation of appropriate objects in appropriate contexts for the emergence of use of tools and facilitating the exploration of various foraging sources. Therefore, we sought to determine the role of two niche-specific variables constructed: artifact reuse and scrounging, in the process of developing the manipulative repertoire in a wild group of monkey-prey (*Sapajus libidinosu*s). Specifically: 1) How is the trajectory of change in the attraction and reuse of artifacts related to nut cracking (hammers, anvils and walnut shells) and how does this relate to the emergence of percussion behavior. And, 2) How scrounging is related, in the context of the fruit break, with the emergence of adequate manipulative skills for the breaking of encapsulated fruits. We propose a longitudinal field survey of a population of free monkey-natives in Brazil, through naturalistic observation. The results indicate that not only age is related both to changes in attraction and reuse of artifacts and to scrounging, but also that both variables are related and may be due to changes in the manipulative repertoire exhibited by individuals, such that not only do older individuals exhibit higher reuse rates and lower scrounging rates, but also the indices of behavioral variability and proficiency in the break are closely related to the artifact reuse indices and scrounging.

Keywords: tool use, nut-cracking, tool reuse, scrounging, ecological niche, development, social influence, artifacts, capuchin monkeys.

FIGURAS

CAPITULO II.

Figura 1. Distribuição dos sítios de quebra e das câmeras de filmagem no laboratório de campo.....32

Figura 2. Exemplo de bigornas.....32

Figura 3. Diagrama de dispersão da relação entre índice de reuso dos itens e idade em meses dos sujeitos.....41

Figura 4. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por idade em anos.....43

Figura 5. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por faixa etária.....46

Figura 6. Diagrama de dispersão da relação entre índice de reuso dos itens e índice de variabilidade.....49

Figura 7. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por índice de variabilidade.....51

Figura 8. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por proficiência de quebra.....54

CAPITULO III.

Figura 9. Distribuição dos sítios de quebra e das câmeras de filmagem no laboratório de campo.....64

Figura 10. Exemplo de bigornas.....64

Figura 11. Diagrama de dispersão da relação entre índice de Scrounging e idade em meses dos sujeitos.....71

Figura 12. BoxPlot da taxa de Scrounging por idade em anos.....72

Figura 13. BoxPlot da taxa de Scrounging por faixa etária.....73

Figura 14. Diagrama de dispersão da relação entre índice Scrounging e índice de variabilidade para todos os sujeitos.....75

Figura 15. Diagrama de dispersão da relação entre índice Scrounging e índice de variabilidade para os sujeitos menores de 6 anos.....75

Figura 16. BoxPlot da taxa de Scrounging por índice de variabilidade considerando todos os sujeitos.....76

Figura 17. BoxPlot da taxa de Scrounging por índice de variabilidade considerando os sujeitos menores de 6 anos.....77

Figura 18. BoxPlot da taxa de Scrounging por proficiência de quebra para todos os sujeitos.....79

TABELAS

Tabela 1. Períodos de coleta, esforço de campo e tempo de filmagem obtido.....33
Tabela 2. Indivíduos que participaram do estudo, sexo e data de nascimento.....34

Tabela 3. Catalogo comportamental para registro.....35

Tabela 4. Períodos de coleta, esforço de campo e tempo de filmagem obtido.....33
Tabela 3. Indivíduos que participaram do estudo, sexo e data de nascimento.....66

Tabela 4. Catalogo comportamental para registro.....67

SUMARIO

RESUMO.....8

ABSTRACT.....9

FIGURAS.....10

TABELAS.....12

SUMARIO.....13

INTRODUÇÃO.....15

CAPITULO I.....16

O desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego 19

Herança do nicho ecológico: Influência social no desenvolvimento de habilidades técnicas em primatas.....23

Influência social e uso de ferramentas de percussão em macacos-prego.....24

Problema de pesquisa.....26

CAPITULO II. Relação entre a trajetória de desenvolvimento manipulativo e o reuso dos artefatos de quebra em macacos-prego (*Sapajus spp*) 28

Método.....30

Laboratório de campo, cocos, martelos e bigornas.....31

Períodos de Coleta e Procedimento.....32

Participantes.....34

Registro comportamental.....35

Análise de dados.....*38*

Resultados

Reuso e idade.....38

Reuso e Variabilidade comportamental.....46

Reuso e proficiência na quebra.....51

Discussão

Reuso e idade 55

Reuso e variabilidade comportamental.....58

Reuso e proficiência.....59

CAPITULO III. Desenvolvimento de uso de ferramentas em macacos-prego: Transição de *scrounger* para produtor, como se relaciona o *scrounging* com a emergência do uso de ferramentas?.....60

Método.....63

Laboratório de campo, cocos, martelos e bigornas.....63

Períodos de Coleta e Procedimento.....65

Participantes.....66

Registro comportamental.....67

Análise de dados.....70

Scrounging

Scrounging e idade.....70

Scrounging e variabilidade comportamental.....73

Scrounging e proficiencia na quebra.....77

Discussão

Scrounging e idade.....79

Scrounging e variabilidade comportamental.....80

Scrounging e Proficiencia de quebra.....80

Referências 82

INTRODUÇÃO

O objetivo do presente trabalho é estudar as vias de influência social que modulam a trajetória de desenvolvimento do repertório manipulativo que dá lugar à emergência do uso de ferramentas de percussão em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*), focando no *quando* ocorrem as mudanças, e *como* é que essas mudanças ocorrem. Visamos elucidar algumas características de desenvolvimento motor relacionadas ao surgimento de habilidades técnicas em primatas que dependem das características do nicho construído, sociais e físicas. Em primatas, os aspectos físicos e sociais (por exemplo, artefatos e comportamentos co-específicos) canalizam as oportunidades de aprendizagem individuais, permitindo maiores níveis de manipulação de objetos apropriados em contextos apropriados para o surgimento do uso de ferramentas e facilitando a exploração de várias fontes de forrageamento (c.f. Coelho et al., 2015; Eschar et al., 2016; Fragaszy, 2012; Fragaszy et al., 2013; Fragaszy et. al., 2017). Partindo do estado atual de pesquisa na área, pretendemos preencher algumas lacunas na literatura relacionada com macacos-prego como parte de uma continuação lógica do programa de pesquisa liderado pelo grupo *Ethocebus*. Para tal, pretendemos determinar o papel de duas vias específicas de influência do nicho (reuso e *scrounging*) no processo de desenvolvimento do repertório manipulativo em um grupo selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Especificamente, pretendemos responder: 1) Qual é a trajetória de mudança na atração e reuso dos artefatos relacionados à quebra de cocos (martelos, bigornas e cascas de cocos) e como ela se relaciona com o surgimento de comportamentos adequados para quebra de frutos encapsulados fazendo uso ferramentas de percussão? 2) O *Scrounging,* nos contextos de quebra de frutos encapsulados, facilita ou inibe essas mudanças no repertório manipulativo que suportam a emergência do uso de ferramentas de percussão? Seguindo esse objetivo, propomos uma pesquisa de campo longitudinal numa população de macacos-prego em liberdade (*Sapajus libidinosus*) que ocupa uma área de ecótono Cerrado/Caatinga, ao sul do estado do Piauí, a Fazenda Boa Vista (FBV); através de observações naturalísticas e filmagem nos contextos de quebra, pretendemos descrever a exploração e reuso dos artefatos (martelos, características de bigornas e cascas de cocos), focando nas mudanças tanto no engajamento como na topografia do repertório comportamental

exibido; assim como descrição do papel do *scrounging* na aquisição do comportamento de quebra de cocos neste grupo de macacos-prego.

A tese está dividida em três partes de acordo com os manuscritos preparados. O primeiro manuscrito corresponde ao conteúdo da introdução que corresponde a um capitulo de livro cujo título é "Herança do nicho ecológico e sistemas em desenvolvimento: uma visão evolucionista contemporânea das tradições técnicas em primatas" (Ballesteros-Ardila e Resende, no prelo)[1]. O Segundo manuscrito é sobre o papel do reuso no desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego (*Sapajus* sp). O terceiro, sobre o papel do *Scrounging* no desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego (*Sapajus* sp)

CAPITULO I

Perspectivas contemporâneas da biologia evolutiva e do desenvolvimento comportamental têm chamado a atenção para o processo de herança de um conjunto de fatores que propiciam as experiências necessárias para o desenvolvimento de um padrão típico da espécie, além dos genes (e.g. Gottlieb, 2007; Jablonka & Lamb, 2010; Resende, 2019). De forma que, como afirmado por Bjorklund & Pellegrini (2000), não teríamos apenas a herança de um genoma típico da espécie, mas também um ambiente típico da espécie. Constituindo as características que contribuem para a universalidade de padrões de desenvolvimento comportamental, como também a explicação da variabilidade interindividual.

Seguindo a abordagem da Teoria de Sistemas em Desenvolvimento (c.f Gottlieb, 2007; Oyama, Griffiths & Gray, 2003; Smith & Thelen, 2003), o comportamento emergiria da interação múltipla, mútua e contínua de todos os níveis de desenvolvimento de um organismo: atividade genética, epigenética, neural e comportamental que são atravessadas pelas influências e restrições físicas, sociais e culturais do ambiente. Assim, a explicação da emergência de todos os produtos fenotípicos envolveria um conceito relacional de causalidade ao considerar a inter-

[1] Ballesteros-Ardila e Resende (no prelo) **"Herança do nicho ecológico e sistemas em desenvolvimento: uma visão evolucionista contemporânea das tradições técnicas em primatas",** o texto foi submetido e aceito. Atualmente está no processo editorial para fazer parte de um livro de Psicologia Evolucionista organizado por um grupo de pesquisadores da Universidad de Los Andes, Bogotá, Colômbia.

relação gene-ambiente. Neste processo os indivíduos não são agentes passivos e sim ativos, influenciando o que é aprendido através de mudanças em seu ambiente (nicho construído), que por sua vez retroage sobre o próprio desenvolvimento e afeta o processo de desenvolvimento dos outros indivíduos do grupo, supondo um processo de herança de recursos de desenvolvimento e processos de aprendizagem socialmente mediado (Flynn et al., 2013).

A herança do ambiente está enquadrada no processo no qual as espécies modificam seus ambientes para gerações futuras através do seu comportamento, processo que tem sido denominado "construção de nicho" (Laland, Odling-Smee & Feldman, 2000; 2001). Uma consequência da construção de nicho é que o comportamento não é mais entendido só como uma meta da seleção, mas também como um agente modificador do ambiente para gerações seguintes, de modo que sob esta perspectiva o comportamento é uma fonte ativa de transmissão de informação suportando o estabelecimento de tradições comportamentais. Neste ponto é relevante enfatizar que independentemente da aceitação da existência de cultura em animais não humanos (c.f Laland & Hoppitt, 2003; Perry, 2011), ou simplesmente a consideração de tradições comportamentais em animais não humanos, os sistemas de variação e herança comportamental em animais humanos e não-humanos estariam apoiados nos mesmos processos de transmissão social (direta e indireta) através da aprendizagem socialmente mediada.

Esse processo, no qual os indivíduos do grupo, através das suas atividades e os seus produtos, criam ambientes de aprendizagem, alterando a relação dos indivíduos ingênuos com os objetos no ambiente, estimulando e sustentando as possibilidades de prática e constituindo uma fonte ativa de transmissão de informação, canalizando assim as trajetórias de desenvolvimento de repertórios comportamentais próprios da espécie e o estabelecimento de tradições comportamentais específicas dos grupos, tem sido documentado em diversas espécies (cf. Fragaszy, 2012; Fragaszy & Perry, 2008; Galef & Laland, 2005; Hoppitt et al., 2012; Laland & Galef, 2009; Laland, Matthews & Feldman, 2016; Picard et al., 2017; Schulpi et al., 2016; Thornton & Hodge, 2008; van de Waal, Bshary & Whiten, 2014; Whiten, 2017).

Galef e Laland (2005) fornecem uma ampla revisão de evidências sobre o papel das interações sociais no desenvolvimento de repertórios comportamentais em animais, incluindo influências sociais sobre preferências alimentares, práticas de forrageio, uso e fabricação de ferramentas, padrões de busca de recursos alimentares, aversão de predadores, escolha de parceiro e padrões de cortejo. Por sua vez, Reader e Biro (2010) apresentam uma revisão dos estudos experimentais em campo ou com animais selvagens em cativeiro que visam identificar o papel da aprendizagem social na aquisição de tradições comportamentais e concluem que, a partir da evidência revisada, a aprendizagem social é amplamente difundida e relevante para ecologia comportamental animal. Por sua vez, Fragaszy (2003) defende que uma característica fundamental para definir tradição comportamental é que envolva um processo de aprendizagem social, argumentando que as tradições comportamentais são elementos constitutivos dos nichos construídos e, da mesma forma que defendem Fragaszy e Visalberghi (2001) e Whiten e Mesoudi (2008), as tradições comportamentais e a aprendizagem social teriam significância para a biologia evolutiva já que suportam a geração, manutenção e difusão de práticas comportamentais, fornecendo um meio de herança e adaptação não genética e a possibilidade de uma forma secundária de evolução no nível cultural.

Sobre os mecanismos através dos quais o comportamento dos coespecíficos influenciaria as trajetórias de desenvolvimento e aquisição de tradições comportamentais, tem-se argumentado amplamente que a observação-imitação não é a única via pela qual os parceiros sociais podem influenciar o aprendizado de outros (e.g Heyes (2012). Fragaszy e Visalberghi (2001) destacam a noção de que a imitação é a condição indispensável para a geração, manutenção e transmissão de tradições, como também copiar o comportamento dos outros não é suficiente base para produzir habilidades, pois estas requerem prática repetitiva individual. A respeito dos mecanismos pelos quais aconteceria essa modulação da variabilidade comportamental individual, Heyes (2012) e Fragaszy e Perry (2003) enfatizam que as diferenças entre aprendizagem social e associal não estão nos mecanismos de aprendizagem subjacentes, e sim no contexto em que o aprendizado ocorre, estando também suportadas no viés de percepção, atenção e motivação em direção de estímulos sociais que é definido durante a seleção natural e/ou durante o desenvolvimento ontogenético. Elas sugerem que uma

caracterização mais precisa desses processos seria o termo de "aprendizagem socialmente enviesada" (Fragaszy e Visalberghi, 2001).

Portanto, defende-se a ideia de que também os produtos do comportamento dos coespecificos promoveriam a ativação de sistemas comportamentais específicos. Esses produtos têm sido denominados como *artefatos* (resíduos e produtos duradouros da atividade), fornecendo uma extensão espaço-temporal da influência social e modulando a prática dos indivíduos aprendizes quando os outros não estão presentes no local (c.f. Fragaszy, 2012; Fragaszy et al., 2013), ao alterarem seus ambientes, os indivíduos fornecem dicas aos coespecíficos sobre quais recursos utilizar e como devem fazê-lo, constituindo assim uma via de influência indireta da variabilidade comportamental, o que posicionaria o comportamento de um indivíduo e seus produtos como recursos de informação para os outros a respeito de aspectos significativos do ambiente. Assim, tanto os aspectos físicos quanto sociais do nicho construído, imediatos e duradouros, canalizam as oportunidades de aprendizagem dos indivíduos, permitindo maiores oportunidades de surgimento da variabilidade comportamental apropriada em contextos apropriados para a emergência e seleção de comportamentos de acordo com as exigências e características físicas e sociais do nicho construído (c.f Galef & Laland, 2005; Reader & Biro, 2010).

O desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego

Os primeiros estudos sobre o desenvolvimento do repertório motor dos macacos-prego foram conduzidos em cativeiro por Fragaszy e Adam-Curtis (1991). Elas descreveram a manipulação de objetos enfatizando aqueles comportamentos que poderiam contribuir ao aparecimento do uso de ferramentas, reportando que juvenis manipularam mais e com maior generalidade do que os adultos, cuja manipulação concentrou-se nos recursos alimentares, sendo as ferramentas manipuladas apenas pelos animais maiores que nove meses (Fragaszy & Adams-Curtis, 1991). Os infantes começam manipular objetos e se envolver em atividade percussiva na faixa entre 8 e 12 semanas (Adams-Curtis & Fragaszy 1994), aumentando aceleradamente a taxa de manipulação até os 12 meses. Ao redor dos 18 meses aumentam a exploração do ambiente, conseguindo pegar os objetos com mais segurança, e atingem a auto-suficiência entre os 17 e 30 meses (Fragaszy e Adams-Curtis, 1997).

Posteriormente, Resende (2004) fez o primeiro estudo longitudinal e detalhado da ontogênese dos comportamentos manipulativos e o aparecimento do uso de ferramentas nos macacos-prego em animais não cativos, fazendo uso da definição de algumas categorias manipulativas para acompanhar a trajetória de desenvolvimento: Manipulação simples (Um item), Manipulação composta nível 1 (Um item em relação a um substrato), Manipulação composta nível 2 (dois itens associados) e Manipulação composta nível 3 (dois itens em relação a um substrato), e as categorias de quebra foram: Quebra Proficiente (Sucesso na quebra), Quebra adequada (Manipulação correta sem sucesso), Quebra Inepta (Manipulação inadequada dos objetos) e Quebra Não-Determinada (Impossibilidade de verificar se houve sucesso ou não). Encontrando que a manipulação simples aparece com poucas semanas de vida, a manipulação composta nível 1 com umas poucas semanas a mais, tiveram poucos episódios de manipulação composta nível 2 e ao redor do primeiro ano começa aparecer a manipulação composta nível 3, período no qual aumenta a frequência da quebra inepta, entre o primeiro e segundo ano os macacos executam quebras adequadas e a partir dos dois anos os animais conseguem realizar quebras proficientes (Resende, Ottoni & Fragaszy, 2008), descobrindo que a variabilidade das ações relacionadas à quebra e a ineficiência diminuíram com a idade (Resende, et al., 2014).

Finalmente, Eshchar (2015) conduziu o primeiro estudo de desenvolvimento do uso de ferramentas de percussão em macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*), colocando o desenvolvimento no contexto da curva de crescimento físico, a idade do desmame e as diferenças sexuais. A pesquisadora encontrou que a frequência de forrageamento de itens difíceis de acessar aumentou significativamente ao redor da idade do desmame, e que a manipulação de frutos encapsulados e de objetos em relação a uma superfície (manipulação simples e composta nível 1) começou com poucos meses de idade. Já as ações combinatórias de dois objetos apareceram logo após o desmame (ao redor dos 18 meses), havendo uma diminuição das ações menos eficientes. Os sujeitos atingiram eficiência de quebra por volta do quarto ano. Foi encontrando que a massa corporal é um melhor preditor da frequência das ações manipulativas do que a idade e o sexo.

Ao olharmos a trajetória de desenvolvimento apresentada por Eschar (2015) para a quebra de cocos em macacos-prego, encontramos que a percussão direta (bater o coco

contra a superfície) tem um pico ao redor do terceiro e quarto anos de vida, diminuindo progressivamente a partir desse período. Bater contra um objeto utilizando outro objeto começa no segundo ano de vida, principalmente cocos contra cocos, e a taxa de atividade percussiva adequada (bater coco com pedra) é aumentada só no quinto ano de vida em comparação com o encontrado no segundo e terceiro ano de vida. Porém Eschar (op. cit) reporta que há uma alta variabilidade entre os indivíduos não permitindo encontrar uma correlação significativa com a idade. Também argumenta que essa trajetória pode ter uma função, no contexto de quebra a percussão direta não permite o sucesso na quebra dos frutos, no entanto, essa ação é útil quando é realizada com restos de cocos semi-abertos conseguindo recuperar restos de alimento. Esse comportamento diminui à medida que os indivíduos aumentam a taxa de comportamentos percussivos adequados (pedra com coco). Assim, juvenis ao redor do segundo ano exibem tanto comportamentos de quebra eficiente quanto ineficiente indiferenciadamente, diminuindo a taxa de golpes ineficientes (em que o coco voa fora da bigorna). Adicionalmente, quando testadas as diferenças nas ações relacionadas com a quebra entre sexos, contrário às previsões, encontraram que as diferenças não parecem estar influenciadas pela massa corporal e, sugerem que, possivelmente essas diferenças estejam relacionadas com diferenças na disposição à atividade manipulativa entre os indivíduos de sexos diferentes.

Essas evidências são consistentes com descobertas anteriores em macacos-prego em semiliberdade (Resende et al, 2008; Resende et al, 2014) e demonstram que a interação com os objetos envolvidos na quebra começa muito cedo, anos antes de atingir eficiência no processamento, no entanto, apesar de encontrar uma clara trajetória de desenvolvimento que pode se relacionar com a idade, ainda é possível encontrar níveis de variabilidade interindividual. O que nos sugere que pode ser relevante estudar outras variáveis que estão afetando a trajetória de mudanças no repertório manipulativo. Uma delas é o reuso dos itens de quebra, havendo uma carência de dados diretos e o papel do re-uso é uma questão não respondida.

Considerando as evidências com uso de ferramentas e outras tarefas de forrageio que exigem anos de prática com baixos níveis de retorno antes de atingir domínio eficiente das técnicas (e.g Fragaszy, 2012; Resende et al., 2008, Resende et al., 2014; Eshchar, 2015; Eshchar et al., 2016), tem sido sugerido por essas autoras que é preciso

considerar a ontogênese e o desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego sob o enquadramento teórico proposto por Lockman (2000) para explicar o processo de emergência de habilidades manipulativas complexas em crianças humanas: a perspectiva de percepção/ação, na qual sugere que a emergência do uso da ferramenta é baseada no aprendizado perceptual resultante de uma ação dirigida para um objeto, desenvolvendo-se de forma mais contínua do que se pensava anteriormente. Parte-se da ideia de que este é um processo contínuo e gradual de descoberta e exploração, no qual os eventos de tentativa-e-erro não evidenciam deficiências cognitivas no entendimento causal no uso de ferramentas, mas sim tentativas exploratórias que geram o sucesso posterior (Kahrs & Lockman, 2014).

Assim, tanto crianças humanas, como macacos-prego requerem longos períodos de prática e manipulação dos objetos durante os quais os aprendizes não recebem qualquer recompensa por seus esforços, sugerindo que outros fatores que não as recompensas explícitas mantêm os jovens interessados na atividade manipulativa e canalizam a prática e as oportunidades de aprendizagem. Isso dirige nosso interesse para a busca minuciosa das variáveis determinantes desse longo e contínuo processo de mudanças no repertório manipulativo. Particularmente, nosso foco centra-se nas variáveis de influência social que, através da atividade dos outros e seus resíduos, envolvendo processos de aprendizagem socialmente mediado, canalizam a trajetória de desenvolvimento de habilidades manipulativas dos indivíduos mais jovens do grupo.

Com esse panorama dos estudos sobre o desenvolvimento do uso de ferramentas fazendo uso principalmente de análises idade-dependentes, podemos considerar que a trajetória de desenvolvimento do uso de ferramentas tem sido ampla e sistematicamente documentada (e.g. Eschar, 2015; Resende et al., 2008, Resende et al., 2014). O estado atual da pesquisa sobre o desenvolvimento de habilidades manipulativas relacionadas com o uso de ferramentas em macacos-prego centra-se nos processos de aprendizagem socialmente mediados e as mudanças duradouras no ambiente (denominada construção de nicho) que canalizariam as oportunidades de aprendizagem dos indivíduos ingênuos no grupo (c.f. Eschar, et al., 2016; Fragaszy et al, 2017), visando elucidar os fatores causais da variabilidade inter-individual e outros fatores que modulam o processo de emergência da trajetória de desenvolvimento além da idade, maturação, sexo e crescimento. De particular interesse são os processos de aprendizagem socialmente

mediados e as mudanças duradouras no ambiente (denominado construção de nicho) que canalizam as oportunidades de aprendizagem dos indivíduos ingênuos no grupo.

Herança do nicho ecológico: Influência social no desenvolvimento de habilidades técnicas em primatas

O nicho ontogenético constitui um recurso de solução de problemas e um andaime para o desenvolvimento e aprendizagem individual em humanos (Stotz, 2010): as ações diretas dos adultos em relação às configurações físicas do ambiente suportam a aquisição, manutenção e difusão de tradições comportamentais. Crianças humanas crescem num ambiente cheio de artefatos habitualmente usados pelos adultos: ferramentas para alimentação e cuidado pessoal, roupas, instrumentos musicais, eletrodomésticos, etc. Sendo constantemente encorajados através da instrução e modelagem a explorar esses objetos e adquirir os modos corretos e eficientes no seu uso diário, mas também, sendo parte do seu nicho ecológico alguns desses objetos suportam a prática e exploração individual independente da atividade adulta (Flynn et al., 2013).

A literatura comparada mostrou que os animais não humanos mantêm tradições de uso de ferramentas através de formas simples de aprendizagem social, mesmo sem evidências claras de atenção compartilhada ou compreensão dos outros como agentes intencionais (Heyes & Galef, 1996; Laland & Hoppitt, 2013), o comportamento e seus produtos também embasam a aprendizagem de habilidades técnicas e sociais, na medida em que criam um "nicho ontogenético" no qual os indivíduos se desenvolverão (Fragaszy, 2012; Fragaszy & Eschar, 2017). Cada população constrói seu nicho ontogenético, moldando as oportunidades dos indivíduos para a aprendizagem, em particular para aprender as habilidades e hábitos característicos de outros membros do seu grupo social (Jablonka & Lamb, 2005; Laland et al., 2015).

Por exemplo, macacos-prego, macacos-cauda-longa e chimpanzés, transformam o seu entorno, criando um ambiente que canaliza a aprendizagem do uso das ferramentas dos jovens através da exploração contínua dos objetos envolvidos o uso de ferramentas: tanto aspectos físicos quanto sociais do nicho construído (i.e artefatos e comportamento dos outros) canalizam as oportunidades de aprendizagem dos indivíduos, permitindo maiores níveis de manipulação dos objetos apropriados em contextos apropriados para o surgimento do uso de ferramentas e facilitando a

exploração de diversas fontes de forrageio (Biro et al., 2003; Fragaszy, 2012; Fragaszy et al., 2013; Luncz & Boesch, 2014; Luncz, Mundry & Boesch, 2012; Marshall-Pescini & Whiten, 2008; Resende & Ballesteros-Ardila, 2014; Tan et al., 2018).

Influência social e uso de ferramentas de percussão em macacos-prego

Em macacos-prego, há evidências do processo de influência social na exploração e manipulação de objetos/alimentos (Coelho et al., 2015; Eschar et al., 2016, Fragaszy, 2012; Fragaszy et al., 2013; Fragaszy et al., 2017; Resende & Ballesteros-Ardila, 2014), em que tanto aspectos físicos quanto sociais do nicho construído (i.e artefatos e comportamento dos outros) canalizam as oportunidades de aprendizagem dos indivíduos, permitindo maiores níveis de manipulação dos objetos apropriados em contextos apropriados para o surgimento do uso de ferramentas e facilitando a exploração de diversas fontes de forrageio.

Uma primeira aproximação visando estabelecer vias de influência social sobre a emergência do uso de ferramentas em macacos-prego é encontrado em Ottoni, Resende e Izar (2005) em que descrevem como os indivíduos de um grupo semilivre escolhem ativamente os indivíduos alvos de observação em função da produtividade de quebra do modelo (proficiência); numa posterior análise, com o mesmo grupo após uma década, realizada por Coelho et al. (2015), encontraram que os indivíduos jovens escolhem os alvos de observação em função da idade e dominância, além da proficiência.

As vias potenciais de influência social sobre o comportamento envolvem as vias "diretas" através da observação e efeitos do comportamento dos outros, e a via "indireta" através dos artefatos disponíveis (Heyes & Galef, 1996; Fragaszy et al., 2013). Nessa linha de interesse, Eshchar (2015) examinou a influência social que motiva o longo período de prática e emergência da quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em vida selvagem, através de duas dimensões de influência social: temporal, através da observação direta do comportamento de quebra dos coespecificos, e espacial, através da aprendizagem individual com os resíduos da quebra (atividade nos sítios de quebra). Os resultados mostram que indivíduos jovens coordenam seu comportamento com o dos adultos tanto temporal quanto espacialmente, ou seja, a taxa de manipulação dos elementos de quebra foi maior sempre que os

indivíduos do grupo estavam envolvidos na atividade de quebra (temporal) e quando os indivíduos jovens estavam perto dos sítios de quebra habituais (espacial), sugerindo que essa influência ocorre através de dois processos: facilitação social através do contexto imediato de quebra e oportunidade de prática fornecida pelos artefatos (bigornas, martelos e lascas de coco) (Eshchar et al., 2016).

A partir da pesquisa conduzida pelo grupo *Ethocebus* até a data (Eschar et al. 2016, Fragaszy et al., 2013; Fragaszy et al., 2017; Coelho et al., 2015), podemos afirmar que os macacos-prego imaturos investem mais tempo perto de outros coespecificos quando há atividade de quebra no grupo, investem mais tempo perto dos sítios de quebra (bigornas) quando há atividade de quebra no grupo, investem mais tempo manipulando cocos quando outros indivíduos do grupo estão manipulando, exibem maiores taxas de atividade manipulativa de cocos estando perto das bigornas do que longe delas. Adicionalmente, Fragaszy et al. (2017) apresentaram evidência de que essa influência ocorre num período temporal específico, de forma que há um aumento na probabilidade de um indivíduo aprendiz permanecer perto de uma bigorna, manipular cocos e exibir comportamentos percussivos entre o primeiro e o sétimo minuto após o episódio de quebra do indivíduo proficiente.

A respeito de como os indivíduos são influenciados diferencialmente pela atividade de quebra do grupo e a proximidade com as bigornas, Eschar et al. (2016) reportam que, em todas as faixas etárias, tanto a taxa de manipulação de cocos quando os indivíduos estavam próximos das bigornas, como o tempo de permanência dos indivíduos perto das bigornas durante a atividade de quebra do grupo em geral, foram maiores do que estando longe das bigornas ou durante períodos de não atividade de quebra do grupo em geral, respectivamente. Já no caso da manipulação de cocos, houve um efeito da idade, encontrando que só os indivíduos entre o segundo e o quinto ano foram influenciados pela atividade de quebra nas proximidades.

De forma que, na literatura tem se argumentado que o nicho em que os indivíduos se desenvolvem pode induzir pequenas mudanças na trajetória de desenvolvimento cognitivo e comportamental apoiando a aquisição das tradições comportamentais através de processos motivacionais, argumentando que os artefatos manipulados pelos quebradores possuem um “valor afetivo” que atraem os aprendizes

(Fragaszy et al., 2013) e/ou através da canalização da atenção (atenção sustentada), a memória de trabalho e a geração vieses perceptuais (Fragaszy et al., 2017) que modulariam ativamente a aprendizagem individual dos modos adequados de manipulação e combinação dos objetos. Porém havia uma lacuna a respeito do reuso dos artefatos deixados nos sítios, faltando uma sistematização sobre isso em macaco-prego.

Problema de pesquisa

Baseados no estado atual de pesquisa na área, o presente projeto pretende obter detalhes sobre as mudanças comportamentais ocorridas entre o primeiro e o sexto a no de idade; por exemplo, mudanças na variabilidade comportamental, mudanças no manuseio dos artefatos de quebra (i.e reuso), ou somente o tempo de manipulação de cocos como reportado na pesquisa da Eschar et al. (2016). Em termos gerais, o objetivo da presente pesquisa é determinar se essa influência do contexto de quebra se limita à dimensão temporal, ou seja, há somente mais atividade manipulativa dos imaturos quando outros quebram nas redondezas, ou ocorre também uma influência espacial exercida pela atividade dos outros que poderia ser categorizada como realce de local ou realce de estímulo? (c.f Heyes & Galef, 1996; Heyes, 2012) e como essa atração espacial está modulada pela possibilidade de obter benefícios da quebra dos outros (*Scrounging*) como supõe-se na literatura (e.g. Coelho et al., 2015).

As evidências obtidas por Eschar et al. (2016) e Fragaszy et al (2017) foram obtidas fazendo uso do método de observação de indivíduo focal, cruzando os dados de atividade focal com varreduras focais de quantidade de vizinhos num rádio de 10 metros, a atividade desses indivíduos e o substrato em que o indivíduo focal era observado (dentro ou fora dos sítios de quebra, por exemplo), a partir da qual as autoras obtiveram evidência de que os aprendizes coordenam a atividade manipulativa com os indivíduos quebradores na dimensão temporal. O presente projeto pretende acrescentar em detalhe a influência do nicho de desenvolvimento na atração para os artefatos e a trajetória de mudança comportamental que dá lugar à aquisição do comportamento de quebra de frutos encapsulados em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) através de um método de evento focal, registrando tudo o que acontece nos sítios de quebra durante a atividade de quebra do grupo, visando obter informação mais detalhada sobre como

ocorre a coordenação na dimensão espacial, o que constitui o motivo principal da presente pesquisa.

Dentro desse contexto, determinamos o papel de dois variáveis específicas de influência do nicho construído (Reuso e *Scrounging*) no processo de desenvolvimento do repertório manipulativo num grupo de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em vida livre. Partindo do estado da arte da pesquisa sobre o desenvolvimento do uso de ferramentas em macacos-prego (cf. Eshchar et al., 2016; Fragaszy, 2012; Fragaszy et al., 2013, 2017; Resende, Ottoni & Fragaszy, 2008, Resende, Ottoni & Izar, 2005; Resende et al., 2014), propomos uma continuação lógica deste programa de pesquisa liderado pelo grupo *Ethocebus*, fazendo uso de aproximações de caráter observacional em um grupo livre no Brasil que tem sido alvo contínuo de estudo por este grupo de pesquisa por mais de 10 anos (c.f Visalberghi & Adessi, 2013).

Para tal, propomos a presente pesquisa, explorando como a trajetória de mudanças no repertorio manipulativo relaciona-se e/ou pode ser afetada por:

1) A atração para os artefatos relacionados com a quebra de cocos, medido a través do *reuso* dos itens de quebra, visando determinar o *como* o reuso dos objetos (martelos, bigornas e cascas de coco) permite dar conta das mudanças continuas no repertorio manipulativo relacionado com a emergência do uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos encapsulados (Capitulo II)

2) O *Scrounging*, visando determinar como o *Scrounging* relaciona-se com o processo de mudança do repertorio comportamental manipulativo relacionado com a emergência do uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos encapsulados (Capitulo II).

CAPITULO II

Relação entre a trajetória de desenvolvimento manipulativo e o reuso dos artefatos de quebra em macacos-prego (*Sapajus spp*)

Os humanos frequentemente tentam estruturar o ambiente de aprendizagem da criança, proporcionando as condições adequadas que permitem às crianças perceber as regularidades e estrutura do ambiente em suas experiências (Flynn et al., 2013). Em animais não-humanos, embora os adultos não ensinem diretamente (revisar Caro & Hauser, 1992; Hoppit et al, 2008), o comportamento e seus produtos também embasam a aprendizagem de habilidades técnicas e sociais, na medida em que criam um "nicho ontogenético" no qual os indivíduos se desenvolverão (Fragaszy, 2012; Fragaszy & Eschar, 2017). Cada população constrói seu nicho ontogenético, moldando as oportunidades dos indivíduos para a aprendizagem, em particular para aprender as habilidades e hábitos característicos de outros membros do seu grupo social (Jablonka & Lamb, 2005; Laland et al., 2015).

Fragaszy et al. (2013) chamam a atenção para o fato de que não só a atividade direta dos outros é uma fonte de suporte social para aquisição de certas habilidades (via observação-imitação, por exemplo), argumentando em favor da expansão dessa visão tradicional da aprendizagem social em favor da inclusão dos produtos (*artefatos*) da atividade (i.e restos de alimentos, objetos usados, modificações ambientais do comportamento como bigornas e pedras em determinados lugares). Encontrar apenas os produtos, mesmo na ausência de outros que demonstram o comportamento que produziu os produtos, torna possível o aprendizado pelos coespecíficos (e.g Leca, Gunst & Huffman, 2010; Sherry & Galef, 1984: Terkel, 1996), de forma que esses artefatos apoiariam a prática quando os outros não estão presentes no local, sendo assim uma extensão espaço-temporal da influência social (Fragaszy et al., 2013). Essa tendência para o reuso de determinados artefatos foi inicialmente explorada por Carvalho, Biro, McGrew e Matsuzawa (2009), encontrando que chimpanzés selvagens reusam determinadas combinações de pedras com maior frequência da esperada pelo acaso, combinando repetidamente o mesmo par de pedras para quebrar cocos, usado anteriormente por outro sujeito ou por eles mesmos, dentre um grande número de possíveis combinações de pedras.

Especificamente, em macacos-prego, Fragaszy (2012) sugeriu que traços físicos e artefatos apoiariam a aprendizagem técnica do uso de ferramentas de percussão. Em consêquencia, Fragaszy et al (2013) analisaram evidência acumulativa de casos de uso de ferramentas em chimpanzés e macacos-prego selvagens que incluíam a presença no nicho ontogenético de artefatos duráveis (pedras, varetas, cascas de coco, bigornas, pilões), evidenciando que em chimpanzés há uma alta frequência de reuso das ferramentas nos infantes que diminui com a idade até frequências baixas ou nulas de reuso em adultos para os comportamentos de quebra de frutos, pesca de cupins e *pestle-pounding* (uso de folha como se fosse um pilão para socar). No que concerne aos macacos-prego, inferem a atração dos indivíduos jovens para os artefatos associados com a quebra de cocos a partir da análise das atividades manipulativas de pedras e cocos em relação à proximidade das bigornas, encontrando taxas significativamente maiores desses comportamentos perto das bigornas do que longe delas. Concluíram que em ambas as espécies esses artefatos fornecem uma extensão temporal da contribuição do contexto social para a aquisição, manutenção e difusão de tradições comportamentais.

Adicionalmente, Fragaszy et al (2013) argumentaram que, apesar de praticarem comportamentos percussivos com uma ampla variedade de materiais, os macacos-prego juvenis preferencialmente os exibem com os artefatos de quebra nos locais de quebra por causa do "valor afetivo positivo" derivado da observação dos outros indivíduos proficientes que os estão usando, sugerindo que estudos futuros devem ser dirigidos para testar essa hipótese. Posteriormente, as mesmas autoras argumentaram que os artefatos modulam o processo de desenvolvimento de uso de ferramentas através da canalização da atenção, da memória de trabalho e gerando vieses perceptuais que dirigiriam ativamente a variabilidade comportamental apoiando a aquisição dos comportamentos e sequências comportamentais adequadas para atingir sucesso na quebra (Fragaszy et al., 2017). Sendo, portanto, importante determinar como os artefatos selecionados e usados por indivíduos experientes não só oferecem oportunidades de aprendizagem como também moldam a prática, possivelmente canalizando a topografia dos comportamentos manipulativos, modulando a variabilidade das ações.

O conjunto de artefatos derivados do uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos envolvem: 1) o martelos adequados que são raros na paisagem por serem de uma composição diferente e, portanto, encontram-se predominantemente próximos das bigornas ou sobre elas; 2) as bigornas e algumas marcas derivadas do uso, que são orifícios produzidos pelos golpes contínuos contra os cocos, 3) as pedras que são preferencialmente usadas pelos adultos para posicionar os cocos e que contêm resíduos oleosos e cheirosos provenientes dos cocos quebrados; e finalmente, 4) os resíduos dos cocos que às vezes ainda contêm restos de *polpa* que podem ser acessados mais facilmente por indivíduos não proficientes (Visalberghi et al, 2007).

Apoiado na evidência obtida até o momento sobre a influência temporal exercida pela atividade do grupo em geral sobre a proximidade dos sítios de quebra e sobre as taxas de manipulação dos itens de quebra (Eschar et al., 2016; Fragaszy et al., 2017); e considerando a lacuna de dados e informação detalhada a respeito do papel do re-uso na aprendizagem do uso de ferramentas de percussão para quebra de frutos em macacos-prego, um desconhecimento sobre a motivação para a manipulação dos artefatos, sobre a relação entre a trajetória de desenvolvimento e o re-uso, bem como uma falta de medidas diretas sobre a manipulação de artefatos deixados no ambiente e da influência espacial exercida pela atividade dos coespeficos usuários de ferramentas. O presente projeto pretende preencher esta lacuna, a través do método de evento focal, nós coletamos evidências observacional e longitudinal por meio de observações naturalísticas. Utilizamos dados diretos do re-uso e exploração dos artefatos (martelos, características das bigornas e resíduos de cocos) pelos indivíduos do grupo, focando nas mudanças tanto na atenção (engajamento com cada um deles ao longo do estudo) quanto na topografia dos comportamentos exibidos para cada tipo de artefato.

Método

Local

A coleta foi realizada na Fazenda Boa Vista (FBV), local em que têm sido conduzidas diversas pesquisas com macacos-prego livres (Fragaszy et al., 2004). Trata-se de numa região de ecótono cerrado/caatinga pertencente ao município de Gilbués, sudeste do estado do Piauí. A área da FBV é formada por uma floresta plana e aberta, limitada por escarpas e “mesas” de arenito. O clima na região é sazonal, com um

período seco (de maio a setembro, com precipitação média de 25mm), e um período de chuvas (de outubro a abril, com precipitação média de 1266mm) (para mais informação consultar Visalberghi et al. 2008).

Laboratório de campo, cocos, martelos e bigornas

O laboratório de campo (conhecido como "esconderijo") é constituído por uma área aberta com cerca de 12m de diâmetro que os macacos-prego visitam habitual e livremente. No local há muitas bigornas de diversas características no local, de pedra e madeira, grandes e pequenas; muitas cascas e resíduos de cocos podem ser encontrados em toda a área; assim como martelos adequados e resistentes usados habitualmente pelos indivíduos proficientes para quebra de cocos, local onde têm sido conduzidos diversos estudos (Visalberghi & Adessi, 2013). Para o presente estudo foram considerados 12 sítios de quebra (4 de madeira e 8 de pedra) cada uma delas foi identificada com um número e subdividida em poços (no caso das bigornas de madeira) ou áreas aproximadamente equivalentes (no caso das bigornas de pedra). Adicionalmente, coletamos todas as pedras-martelo adequadas (eixos de rio resistentes para a quebra) disponíveis na área do laboratório de campo e as classificamos dentre uma de três categorias: Leves (entre 300g e 800g), médias (entre 800g e 1400g) e pesadas (mais de 1400g). Cada pedra-martelo foi marcada com seu peso e marcas distintivas do conjunto à qual pertence. Assim, para cada uma das 12 bigornas foram dispostas quatro pedras-martelo: uma de cada conjunto de pedras adequadas e uma pedra não adequada (de arenito que esfarela se usada para quebrar), para cada um dos 12 sítios de quebra considerados (Ver Figura X). Também empregamos câmeras de filmagem posicionadas estrategicamente para capturar toda a atividade ocorrida em todos os sítios de quebra disponíveis no laboratório de campo (Figura X). Dois sítios de quebra que foram desconsiderados neste estudo, pela impossibilidade de filmagem, ficaram sem pedras-martelo disponíveis e foram inabilitados para seu uso durante os períodos do estudo.

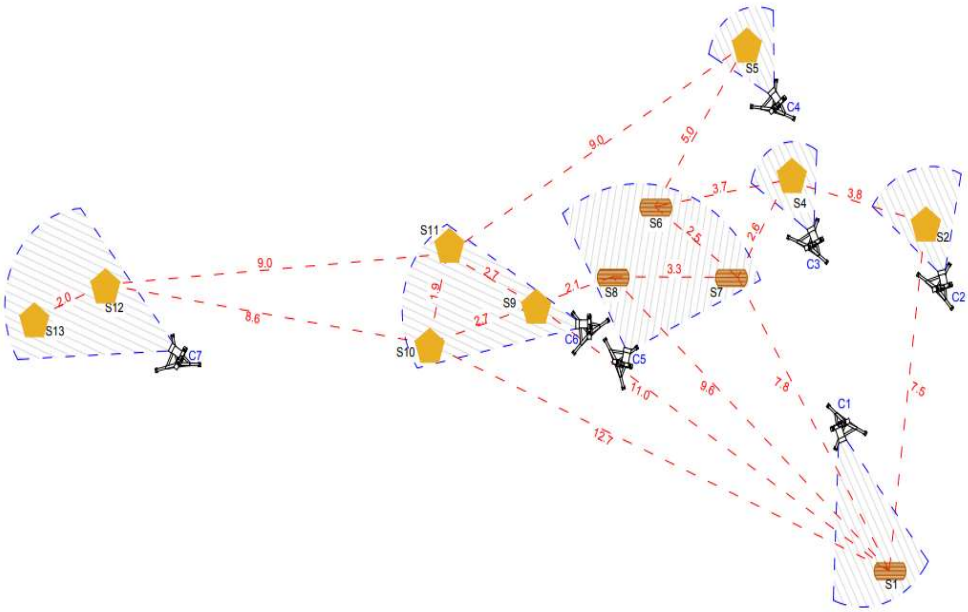


Figura 1. Distribuição dos sítios de quebra e das câmeras de filmagem no laboratório de campo. As S indicam os sítios, As C indicam as câmeras, os pentágonos representam bigornas de pedra, os cilindros representam as bigornas de madeira, as linhas pontilhadas vermelhas representam a distância aproximada em metros entre as bigornas. As linhas pontilhadas azuis indicam o ângulo de filmagem de cada câmera.

Figura 2. Exemplo de bigornas (#5 de pedra à direita e #7 de madeira à esquerda) com conjunto de quatro pedras (Pequena, média, grande e inadequada) e as marcas por poços e/ou áreas.

Períodos de Coleta e Procedimento

Os dados foram coletados durante quatro temporadas (ver tabela X)

Durante a permanência dos pesquisadores na FBV, quando o grupo de macacos-prego visitou a área do laboratório de campo, os experimentadores iniciaram a filmagem de todas as câmeras de forma simultânea e distribuíram em média 30 cocos ao redor do laboratório de campo. Durante filmagem, os pesquisadores falavam em voz alta para as câmeras a identidade do indivíduo que ingressa no sítio e o número do sítio, para garantir a identificação adequada dos indivíduos no posterior registro das filmagens[2]. As câmeras foram desligadas e a sessão encerrada quando os cocos foram todos quebrados e/ou com o fim da atividade manipulativa nos sítios de quebra. A participação dos sujeitos no experimento foi oportunística, não restringindo o acesso e atividade nos sítios de quebra nem aos itens neles dispostos para nenhum indivíduo do grupo.

Período	**Ano/semestre**	**Dias/horas de campo**	**Sessões/minutos de filmagem/minutos de registro**
1	Junho-Julho 2016	34/272	12/592/7104
2	Fevereiro/Março 2017	33/264	11/420/5040
3	Agosto/Setembro 2017	31/248	5/219/2638
4	Abril/Maio 2018	20/160	12/614/7368

Nosso projeto faz parte de um projeto temático intitulado "Plasticidade fenotípica de macacos-prego (gênero Sapajus): investigação sobre o efeito de trajetórias ontogenéticas distintas e de ativação contexto-dependente." Utilizando 70 primatas não humanos (machos e fêmeas), número de protocolo CEUA 6870180216, sob a responsabilidade de Patrícia Izar - que envolve a produção, manutenção e / ou utilização de animais pertencentes ao filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto seres humanos),

[2] Antes de iniciar a coleta das filmagens, em todas as temporadas os pesquisadores treinaram no reconhecimento de todos os indivíduos, o treinamento foi realizado com apoio de Marcos Fonseca de Oliveira e Marcio Fonseca de Oliveira que são os ajudantes de campo permanentes do projeto *Ethocebus*, a coleta das filmagens não foi iniciada até garantir o 100% de reconhecimento de todos os indivíduos por parte de todos os pesquisadores envolvidos em cada temporada. Para a primeira temporada, além dos ajudantes de campo mencionados, participaram Andrés Ballesteros e João Vitor Chamon, na segunda temporada participaram o Andrés Ballesteros e a Tatiane Valença, na terceira temporada só participou o Andrés Ballesteros.

para fins de investigação científica ou ensino - está em conformidade com a Lei 11.794 de 8 de outubro de 2008, Decreto 6899 de 15 de julho de 2009, bem como com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA). Este projeto foi assim aprovado pelo Comitê de Ética em Uso Animal do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (CEUA / IPUSP) na reunião de 25/02/2016.

Participantes

Durante a primeira e segunda temporadas de coleta, o grupo de macacos-prego era composto por 23 indivíduos; na terceira temporada o grupo era composto por 28 indivíduos e na quarta temporada o grupo era composto por 30 indivíduos (ver tabela X)

Tabela 1.

Indivíduos que participaram do estudo, sexo e data de nascimento. Com uma X indica-se a participação do indivíduo durante cada período de coleta.

ID	sexo	Data de Nacimiento	JUN-JUL2016	FEV-MAR2017	AGO-SET2017	ABR-MAI 2018
Acerola	Fêmea	Março 2017			X	X
Arizo	Macho	Outubro 2014	X	X	X	X
Cacau	Macho	Março 2015	X	X	X	X
Cachaça	Macho	Março 2012	X			
Caititu	Macho	Junho 2017				X
Cenoura	Fêmea	Dezembro 2013	X	X	X	X
Chani	Fêmea	Fevereiro 2011	X	X	X	X
Chuchu	Fêmea		X	X	X	X
Dançarina	Fêmea	Fevereiro 2016	X	X	X	X
Dita	Fêmea		X	X	X	X
Divina	Fêmea	Novembro 2012	X	X	X	X
Donzela	Fêmea	Janeiro 2013	X	X	X	X
Doree	Fêmea	Novembro 2007	X	X	X	X
Dourado	Macho	Março 2017			X	X
Duca	Fêmea	Outubro 2014	X	X	X	X
Hortelã	Macho	Novembro 2016		X	X	X
Jatoba	Macho			X	X	X
Kascudo	Macho		X	X	X	X
Leonardo	Macho		X			

Marino	Macho	Novembro 2014	X	X	X	X
Menta	Fêmea					X
Michele	Fêmea	Dezembro 2016			X	X
Oliveira	Fêmea	Novembro 2016			X	X
Olivia	Fêmea	Janeiro 2015	X	X	X	X
Paçoca	Fêmea	Janeiro 2009	X	X	X	X
Pamonha	Fêmea	Janeiro 2009	X	X	X	X
Patricia	Fêmea	Janeiro 2013	X	X	X	X
Peteca	Fêmea	Novembro 2014	X	X	X	X
Piassava	Fêmea		X	X	X	X
Pimenta	Fêmea	Maio 2017			X	X
Presente	Macho	Março 2011	X			
Teimoso	Macho			X	X	X
Xerife	Macho		X	X	X	X

Nota. Nomes, sexo e data de nascimento são apresentados.

Registro comportamental

Inicialmente, foram realizados "registros piloto" com algumas filmagens com o intuito de elaborar um catálogo comportamental de manipulação dos objetos que pudessem ser sensíveis às diferenças nas mudanças de topografia ocorridas ao longo do estudo e ao longo do desenvolvimento dos sujeitos (ver Tabela X)..

Todas filmagens foram posteriormente registradas com o software especializado em registro comportamental e de distribuição gratuita: *Behavioral Observation Research Interactive Software* (BORIS), registrando todas as visitas de cada indivíduo a cada um dos sítios de quebra fazendo uso do catálogo comportamental elaborado a partir dos registros piloto.

Tabela 2

Catalogo comportamental para registro.

Categorias de atividade	Descrição	Modificadores	Registro
Entrada no sitio	O sujeito aproxima-se a menos 3m da bigorna	# Bigorna Seguindo o não alguém	Frequência e Duração
Fora_do_sitio	O sujeito afasta-se a mais de	# Bigorna	Frequência

	3m da bigorna	Seguindo o não alguém	e Duração
Manipulação	O sujeito manuseia um ou vários items	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, bigorna, restos de coco)	Frequência e Duração
Categorias de Manipulação			
Evento_reuso	Sujeito manipula o mesmo item manipulado pelo ultimo usuário do item	Reuso imediato (na presença do modelo), reuso não imediato (sem presença do modelo), não reuso. Items (Pedra, coco, bigorna, restos de coco) Identidade do sujeito modelo	Frequência
Pegar	Segurar um item com as mãos, pés, cauda	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Tapping	Bater com a ponta dos dedos um item	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Bater_com_mão	Bater com a mão inteira um item	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Bater_direto	Bater direto um item com outro item	Par de items (pedra com pedra, pedra com bigorna, coco com pedra, coco com coco, coco com bigorna, restos de coco com pedra, restos de coco com coco, restos de coco com bigorna)	Frequência
Bater_inadequado	Posicionar coco sobre bigorna e bater o coco com outro coco ou um objeto diferente de pedra	N/A	Frequência
Bater_adequado	Posicionar coco sobre bigorna e bater o coco com uma pedra	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada)	Frequência
Posiciona	O animal coloca o coco em cima da bigorna, deixando-o	N/A	Frequência

	em posição estável		
Esfrega	Roçar seguidamente um item sobre outro item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Morde	Comprimir repetidas vezes utilizando os dentes um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Lame	Passar a língua sobre um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Pula	Elevar-se do chão por impulso dos pés sobre um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Cheira	Perceber o cheiro de um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Agita	Mexer um ítem	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Fly_off	Deslocamento –voando- do coco da bigorna produto do golpe com o martelo	N/A	Frequência
Quebra_coco	Rompimento do endocarpo do coco ao ser golpeado com o martelo	N/A	Frequência
Categorias de Social			
Contato_ coespecíficos	Permanecer no sitio com um o mais sujeitos	# coespecíficos Identidade coespecificos	Frequência
Observa	Fixar os olhos em outro sujeito durante um evento de quebra	Identidade do sujeito	Frequência
Scrounging	Filar restos de coco quebrados por outro	Scrounging imediato (na presença do modelo), scrounging não imediato (sem	Frequência

	individuo	presença do modelo)	
		Identidade do sujeito modelo	
Ameaça	Intimidar a outro sujeito	Identidade do sujeito	Frequência

Análise de dados

Foram padronizados os dados de todas as categorias comportamentais (taxa por hora de registro). Com os dados coletados dos quatro períodos de coleta, foram usados modelos de Equações de Estimação Generalizadas (GEE), que é uma análise de regressão para dados longitudinais. Testando as variáveis independentes (idade dos sujeitos, medida de uso ou reuso, presença ausência de coespecificos no sítio de quebra) como variáveis efetoras da variável dependente (frequência e duração dos comportamentos manipulativos exibidos). Isto com o fim de determinar como a idade, a história de reuso dos artefatos e a presença de coespecificos determina comportamento manipulativo exibidos pelos indivíduos.

Testaremos modelos gerais lineares mistos (GLM) usando como variáveis independentes: história de uso (medida temporal), tipo de artefato manipulado (pedra, poço/área de bigorna, coco ou resíduo de coco) e as características demográficas do manipulador (sexo, faixa etária, aprendiz ou proficiente). Nossas variáveis dependentes: frequência e duração da atividade e frequência de cada categoria topográfica de comportamento manipulativo.

Resultados

Reuso e idade

Questão: Há dados sobre o reuso com chimpanzés (Fragaszy et al, 2014; e o outro artigo de 2008) o reuso dos objetos está relacionado com a idade, de forma que chimpanzés mais jovens exibem porcentagens maiores de reuso das ferramentas tanto para quebra de cocos, pesca de cupins e *pestle-pounding*. Porém não há dados disponíveis sobre o reuso em macacos-prego. Em macacos-prego: O reuso dos itens muda conforme a idade?

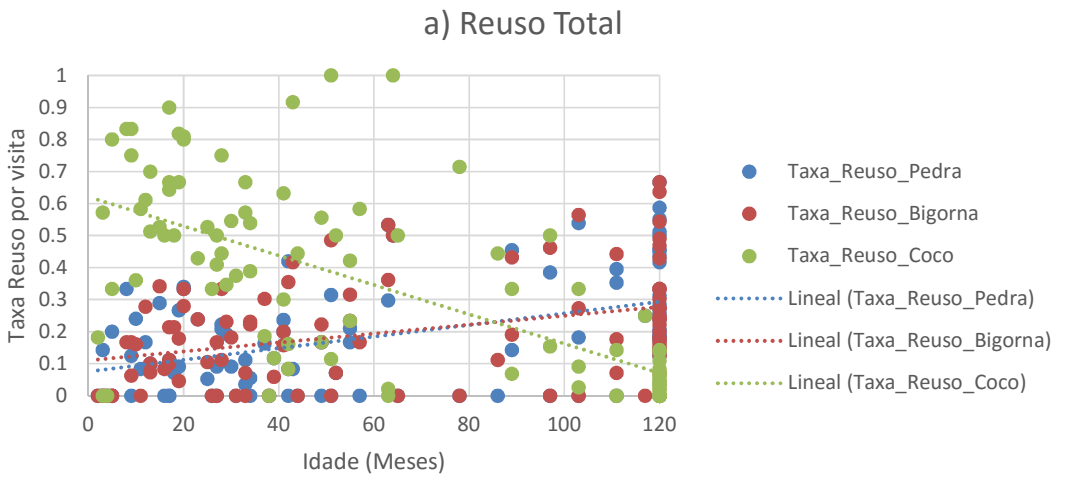
Hipótese e previsão: Já que os menores podem estar principalmente interessados na obtenção de alimento sem ter adquirido o conhecimento sobre a sequência adequada para obtê-lo, podemos supor que o reuso dos objetos envolvidos na quebra muda conforme aumenta a idade no sentido em que também com a idade é que os indivíduos aprendem a quebrar, assim, nossa previsão seria que os macacos-prego aprendizes reusarão mais os cocos do que a pedras e as bigornas, conforme avança a idade esse panorama muda para um maior reuso dos items de quebra, ou seja, mais reuso das pedras e bigornas usadas anteriormente por outros indivíduos experientes, o que estaria em consonância com as altas taxas de seletividade dos itens de quebra que fornecem maior eficiência na quebra encontradas na literatura.

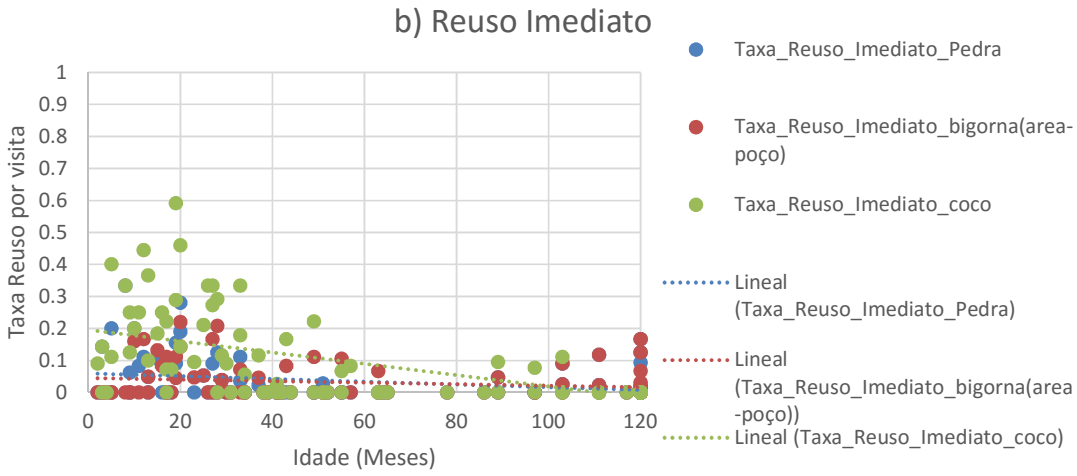
Análises: Comparar as taxas de reuso de cada item (pedras, bigornas e cocos) conforme a idade (meses, anos, faixa etária e conforme a categoria aprendiz/quebrador)

Foi calculada a taxa de reuso (frequência de visitas com reuso/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória das taxas de reuso imediato e não imediato) para cada item por sujeito por temporada, posteriormente foi explorada a relação das taxas de reuso com a idade em meses, anos, faixa etária (Infante: 0-24meses, Juvenil: 25 a 60 meses; Adulto> meses).

Resultados

Encontramos que a taxa de reuso imediato, não imediato e total tanto das pedras quanto das bigornas aumenta levemente conforme a idade em meses. Em contraposição, o reuso (imediato, não imediato e total) dos cocos diminui drasticamente com a idade em meses (Figura 1a, b e c).


a) Reuso Total
Taxa Reuso por visita
Idade (Meses)
Taxa_Reuso_Pedra
Taxa_Reuso_Bigorna
Taxa_Reuso_Coco
Lineal (Taxa_Reuso_Pedra)
Lineal (Taxa_Reuso_Bigorna)
Lineal (Taxa_Reuso_Coco)


b) Reuso Imediato
Taxa Reuso por visita
Idade (Meses)
Taxa_Reuso_Imediato_Pedra
Taxa_Reuso_Imediato_bigorna(area-poço)
Taxa_Reuso_Imediato_coco
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_Pedra)
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_bigorna(area-poço))
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_coco)

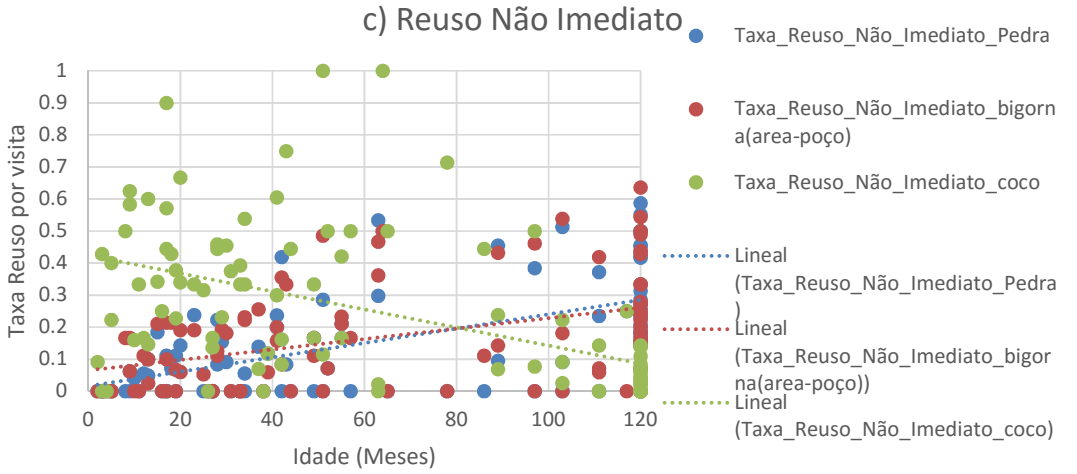
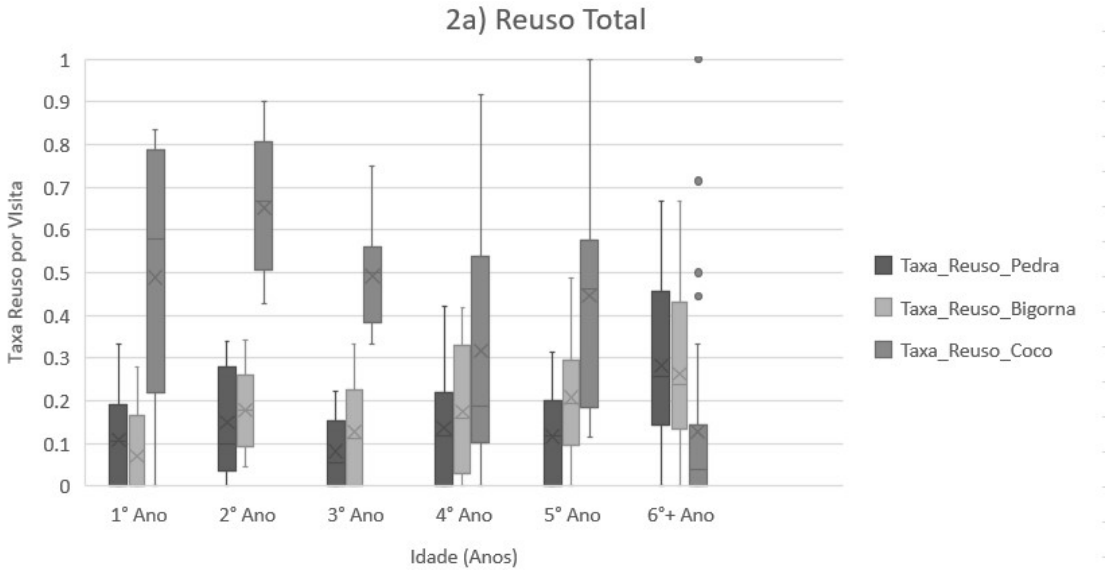
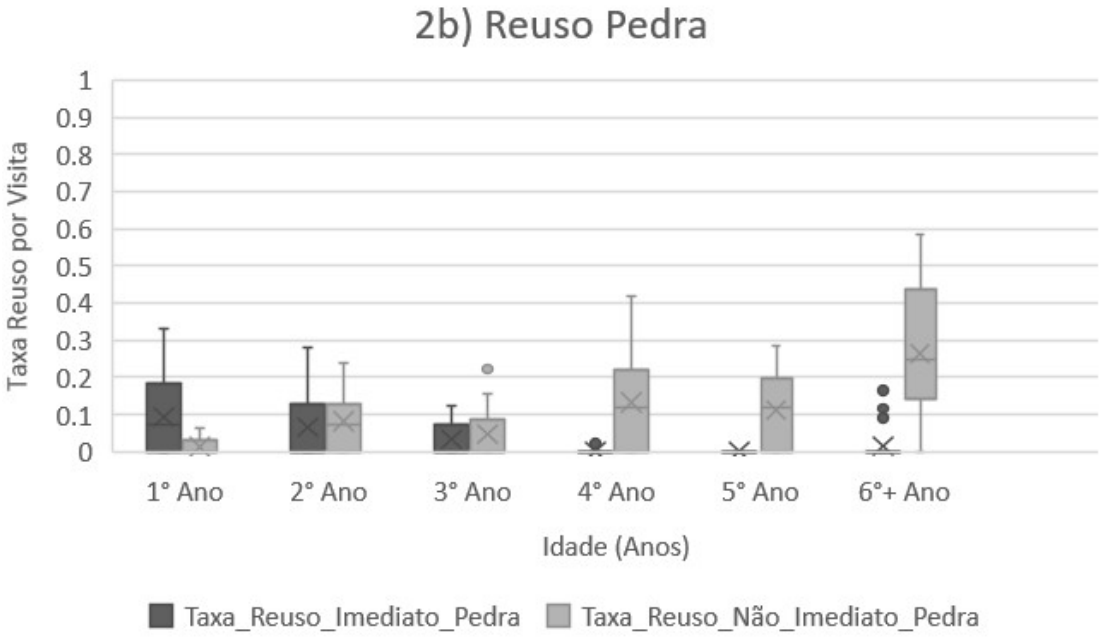
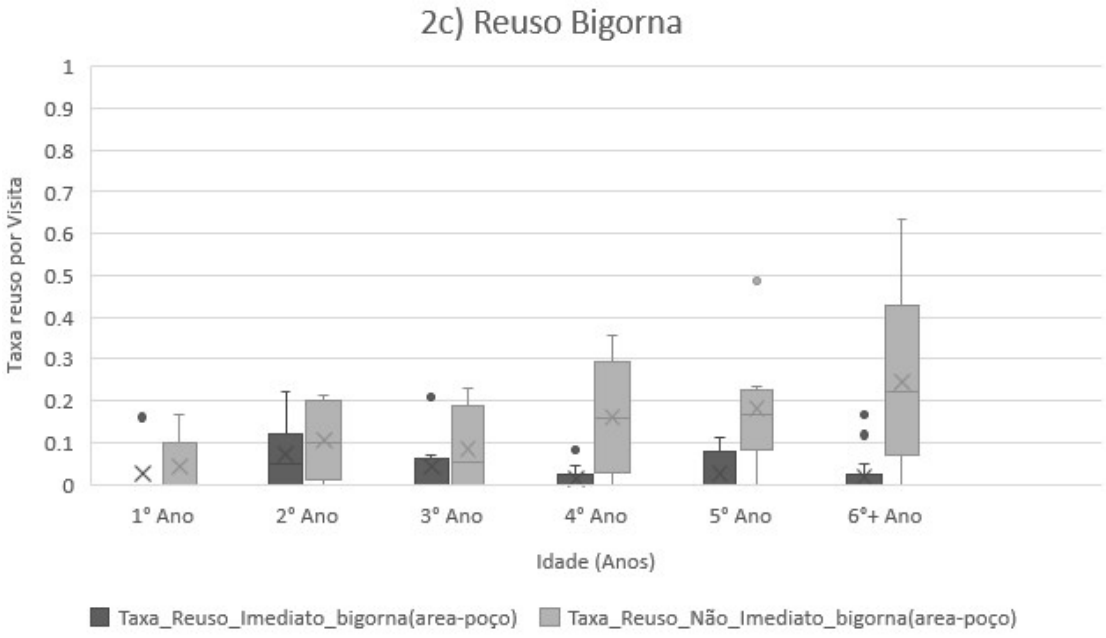

c) Reuso Não Imediato
Taxa Reuso por visita
Idade (Meses)
Taxa_Reuso_Não_Imediato_Pedra
Taxa_Reuso_Não_Imediato_bigorna(area-poço)
Taxa_Reuso_Não_Imediato_coco
Lineal (Taxa_Reuso_Não_Imediato_Pedra)
Lineal (Taxa_Reuso_Não_Imediato_bigorna(area-poço))
Lineal (Taxa_Reuso_Não_Imediato_coco)

Figura 1. Diagrama de dispersão da relação entre índice de reuso dos itens e idade em meses dos sujeitos. a) Reuso total (reuso imediato+não imediato), b) reuso imediato e c) reuso não imediato.

Quando agrupados os dados por ano, encontramos que o reuso total das pedras e bigornas só parece aumentar a partir do 6 ano, já o reuso dos cocos tem seu pico entre o primeiro e segundo ano e diminui conforme a idade caindo drasticamente após o sexto ano (Figura 2a), ao observar os dados de reuso por anos discriminado por imediato e não imediato para cada item), encontramos que o reuso imediato do martelo tem o seu ponto mais alto no primeiro ano, caindo paulatinamente até apresentar níveis próximos de zero a partir do 4 ano para frente, enquanto que o reuso não imediato do martelo apresenta um padrão oposto, encontrando que nos três primeiros anos o reuso não imediato do martelo é menor do que no quarto e quinto ano, e encontrando um aumento significativo a partir do sexto ano (Figura 2b); no caso do reuso das bigornas, encontramos que no primeiro ano o reuso imediato é muito próximo de zero, tendo um pico no segundo ano e caindo para o segundo a sexto ano, já no caso do reuso não imediato das bigornas o nível mais baixo é encontrado também no primeiro ano, mas contrário ao reuso imediato das bigornas, ele aumenta paulatinamente a partir do segundo na, encontrando o maior índice de reuso não imediato das bigornas a partir do sexto ano (Figura 2c); finalmente, no que tange ao reuso dos cocos, encontramos que o reuso imediato e não imediato é similar durante o primeiro ano, se distinguindo a partir do segundo ano de forma que o reuso imediato dos cocos diminui paulatinamente até o quinto ano exibindo um índice próximo de zero a partir do sexto ano, enquanto que o reuso não imediato do coco se mantem no mesmo nível entre o primeiro e o quinto ano, caindo drasticamente no sexto ano para a maioria dos sujeitos exceto para três que apresentam índices altos de reuso não imediato dos cocos (Figura 2d).


2a) Reuso Total
Taxa Reuso por Visita
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
1° Ano
2° Ano
3° Ano
4° Ano
5° Ano
6°+ Ano
Idade (Anos)
Taxa_Reuso_Pedra
Taxa_Reuso_Bigorna
Taxa_Reuso_Coco


2b) Reuso Pedra
Taxa Reuso por Visita
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
1° Ano
2° Ano
3° Ano
4° Ano
5° Ano
6°+ Ano
Idade (Anos)
Taxa_Reuso_Imediato_Pedra
Taxa_Reuso_Não_Imediato_Pedra



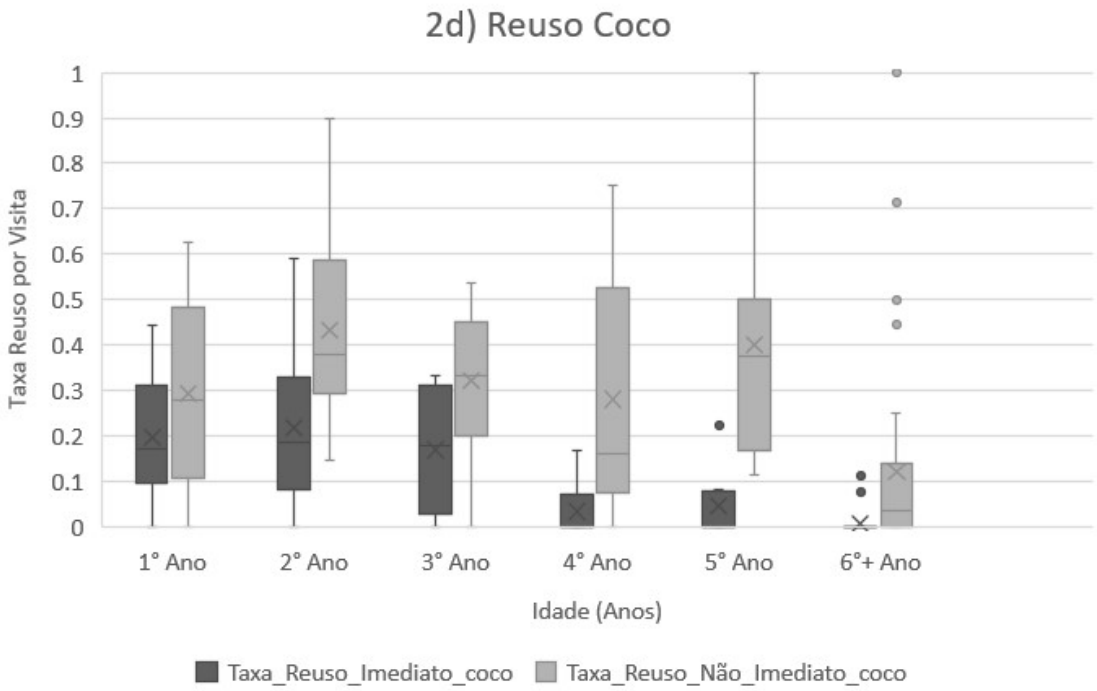
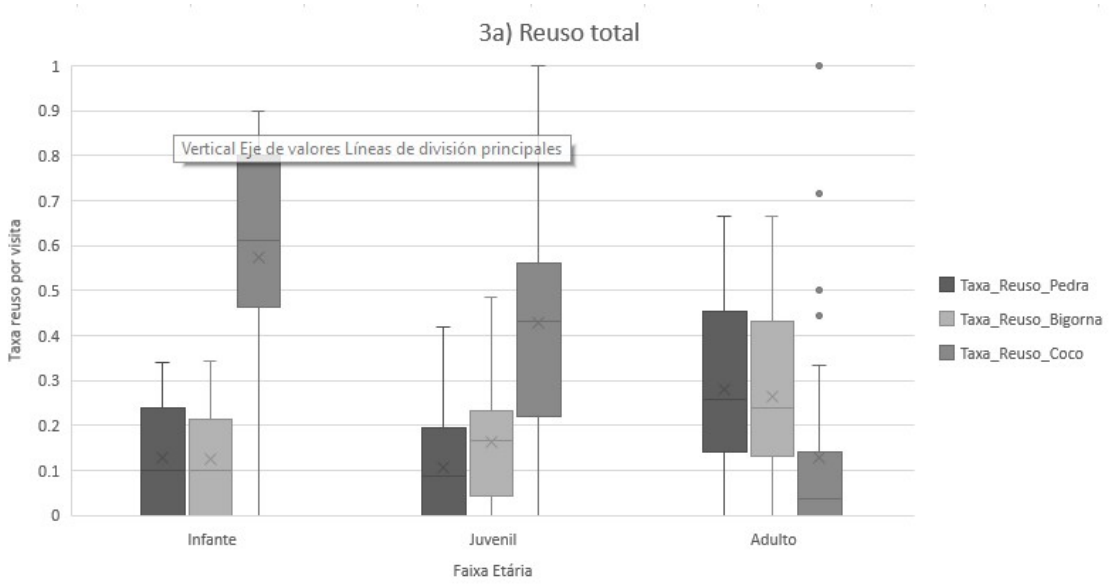
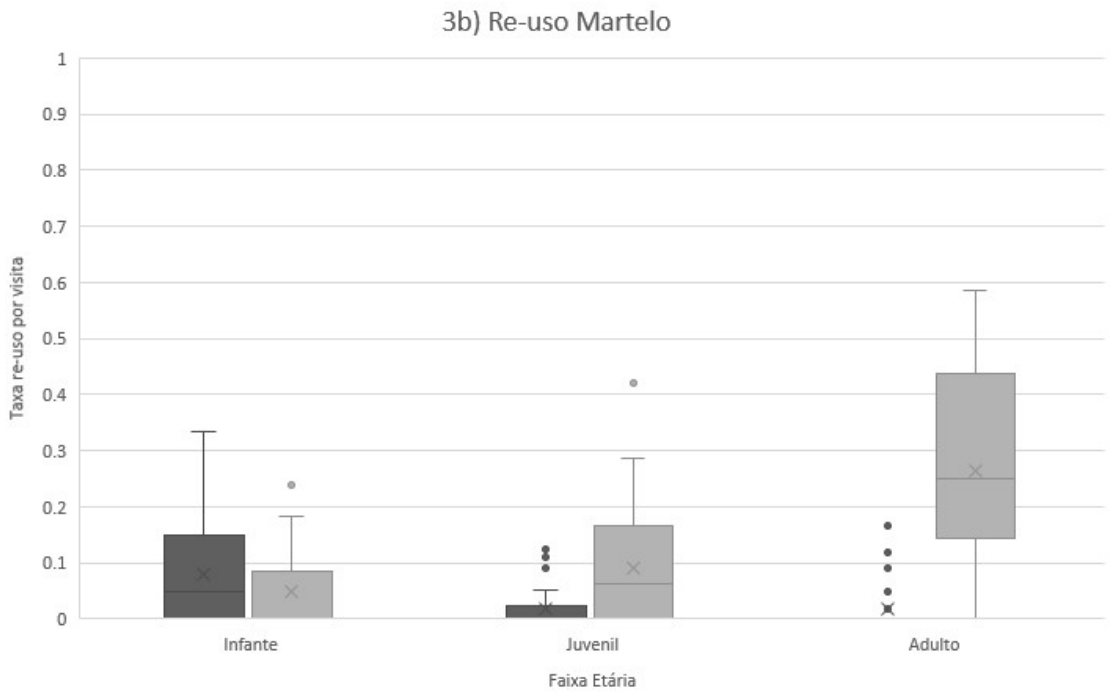
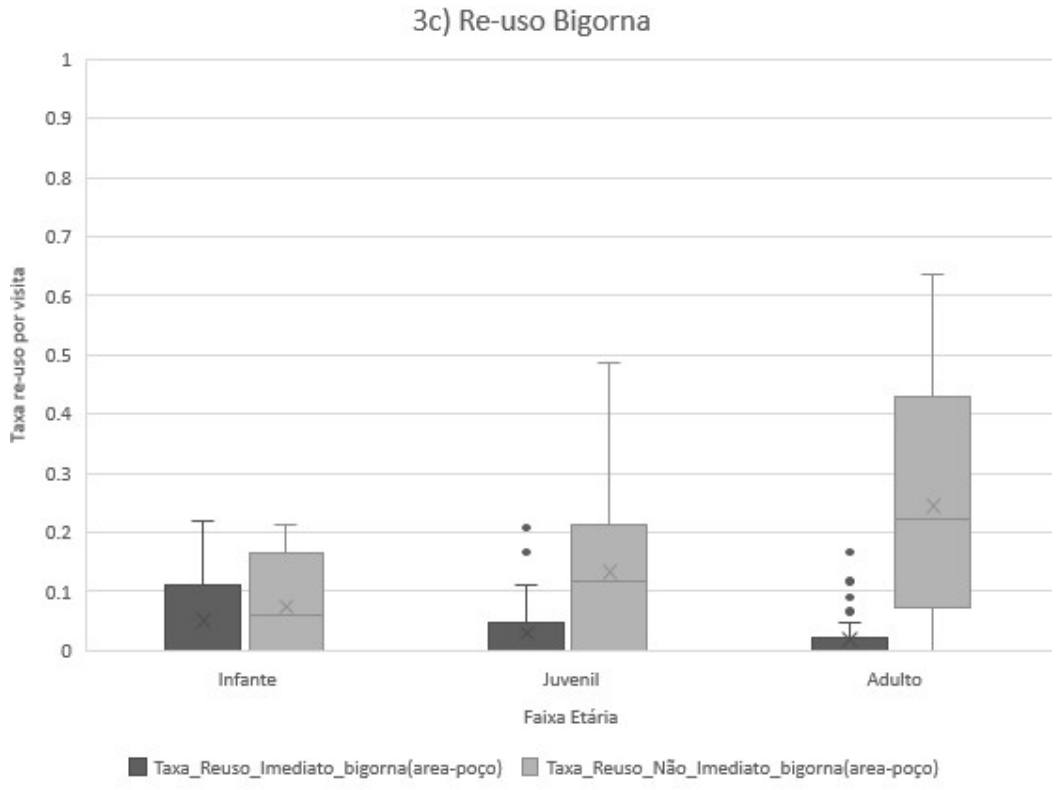


Figura 2) BoxPlot da taxa de reuso dos itens por idade em anos. a) Reuso total, b) Reuso do martelo, c) Reuso da bigorna, d) Reuso dos cocos.

Por último, quando exploramos o reuso (total, imediato e não imediato dos itens) em relação à faixa etária, encontramos que o reuso total dos martelos e bigornas é baixo na etapas de infante e juvenil, em comparação com a etapa adulta, já o reuso dos cocos tem seu pico durante a infância, diminuindo na etapa juvenil e caindo drasticamente na idade adulta (Figura 3a), ao explorar os dados discriminados por reuso imediato e não imediato por item, encontramos que o reuso imediato tanto do martelo quanto da bigorna têm o seu máximo nível durante a infância, caindo na juventude e chagando a níveis próximos de zero na idade adulta, enquanto que o reuso não imediato do martelo e bigorna apresentam o padrão oposto, encontrando o índice mais baixo durante a infância aumentando na juventude e encontrando o seu pico mais alto na idade adulta (Figura 3b e 3c); no caso do reuso dos cocos, tanto reuso imediato quanto não imediato apresentam o maior índice durante a infância, diminuindo levemente na juventude e caindo drasticamente na idade adulta (Figura 3d).




3b) Re-uso Martelo
Taxa re-uso por visita
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Infante
Juvenil
Adulto
Faixa Etária


3c) Re-uso Bigorna
Taxa re-uso por visita
1
0.9
0.8
0.7
0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
Infante
Juvenil
Adulto
Faixa Etária
Taxa_Reuso_Imediato_bigorna(area-poço)
Taxa_Reuso_Não_Imediato_bigorna(area-poço)

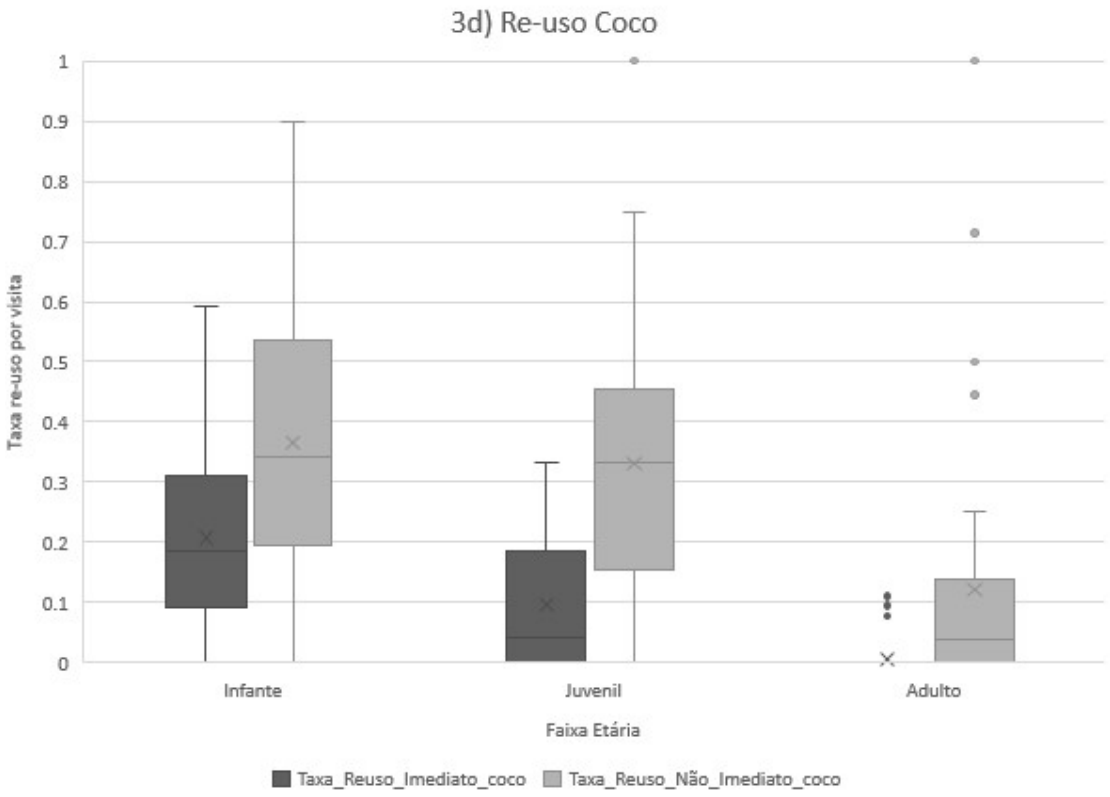


Figura 3) BoxPlot da taxa de reuso dos itens por faixa etária. a) Reuso total, b) Reuso do martelo, c) Reuso da bigorna, d) Reuso dos cocos.

Reuso e Variabilidade comportamental

Questão: Além de explorar a questão do reuso em relação à idade, queremos explorar a relação entre o reuso dos itens e a variabilidade comportamental exibida pelos indivíduos relacionada com os comportamentos de manipulação e quebra de cocos.

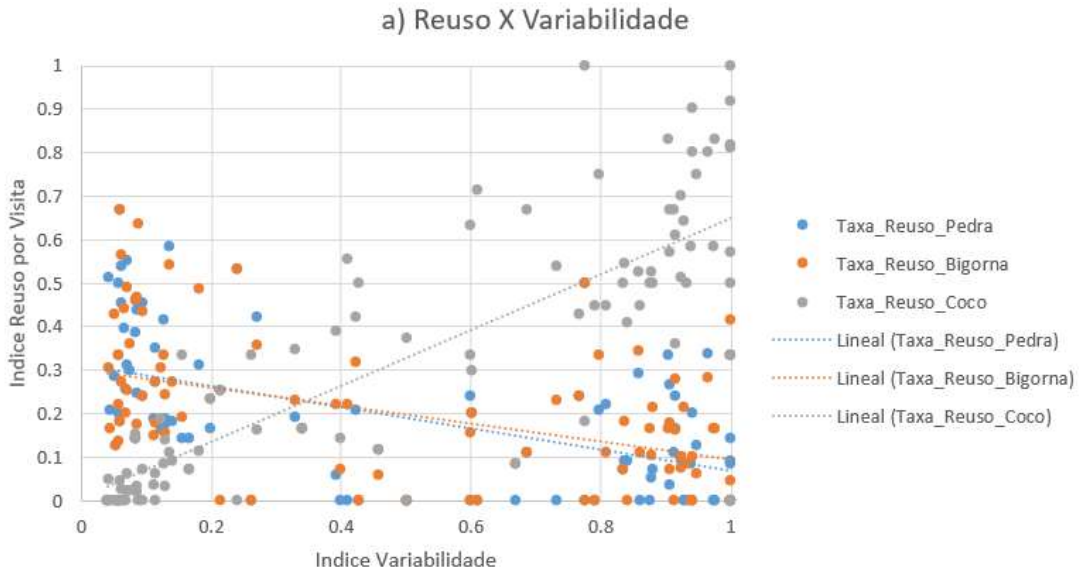
Hipótese e previsão: Já que os menores podem estar principalmente interessados na obtenção de alimento sem ter adquirido o conhecimento sobre a sequência adequada para obtê-lo, podemos supor que as ações executadas pelos indivíduos estarão intimamente relacionadas com as ações relacionadas com esses itens, de forma que que prevemos encontrar maior variabilidade comportamental relacionada com uma maior atração para os cocos do que para pedras e bigornas, e que essa variabilidade comportamental irá diminuir na medida em que aumente a atração dos indivíduos para os itens de quebra envolvidos na execução de comportamentos percussivos.

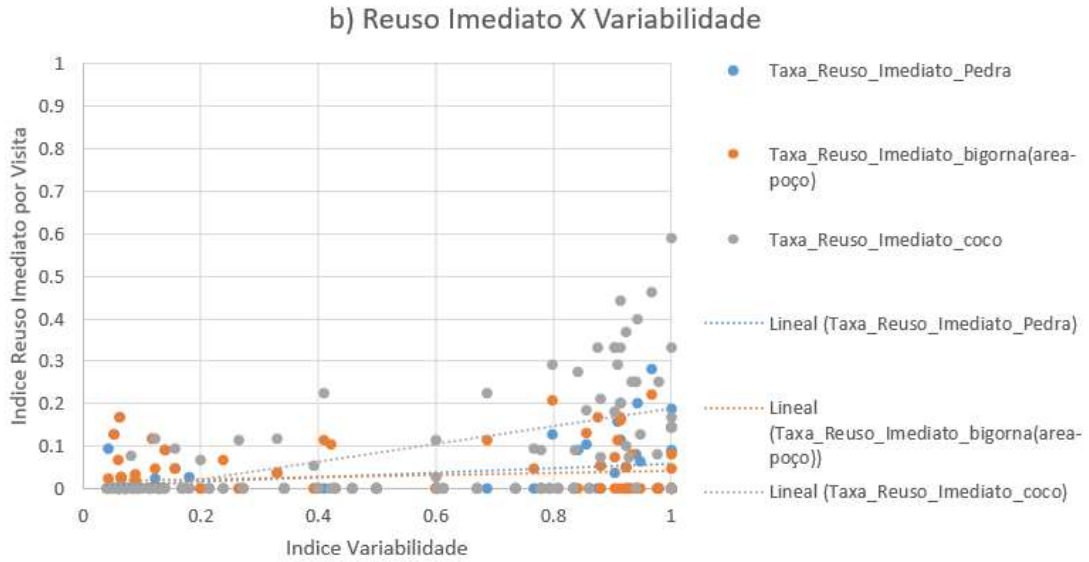
Análises: Comparar as taxas de reuso de cada item (pedras, bigornas e cocos) conforme o nível de variabilidade comportamental relacionada à quebra de cocos exibida pelos indivíduos.

Foi calculada a taxa de reuso (frequência de visitas com reuso/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória das taxas de reuso imediato e não imediato) para cada item por sujeito por temporada e calculado um índice de variabilidade comportamental similar ao empregado por Resende et al., 2014 com uma pequena mudança para obter um índice entre 0 e 1, sendo 0 o menor índice de variabilidade comportamental (ou seja, todos os comportamentos exibidos pelo indivíduo correspondem a comportamentos da sequência de quebra adequada própria de um indivíduo proficiente na quebra de cocos) e 1 o índice de variabilidade comportamental máximo (ou seja, todos os comportamentos exibidos pelo indivíduo são comportamentos de exploração ou inadequados que não necessariamente relacionados com a sequência adequada de comportamentos de quebra próprios de um indivíduo proficiente), o cálculo do índice foi o seguinte: comportamentos totais-comportamentos adequados/comportamentos totais, com esses dados exploramos inicialmente a relação entre índice de reuso de cada item e índice de variabilidade com todos os sujeitos observados; posteriormente, os indivíduos menores de 6 anos foram classificados em uma dentre três categorias segundo o índice de variabilidade comportamental obtido, assim: Baixo (índice de variabilidade <0.33), médio (índice entre 0.33-0.66) e alto (índice >0.66) e exploramos as diferenças nos índices de reuso entre essas três categorias.

Resultados

A respeito da relação entre reuso dos itens (total, imediato e não imediato) e o índice de variabilidade comportamental na quebra, encontramos que o reuso total, imediato e não imediato dos martelos e bigornas parece diminuir levemente na medida em que aumenta o índice de variabilidade comportamental, enquanto que o reuso dos cocos ocorre o contrário, encontrando um aumento do reuso de cocos na medida em que aumenta a variabilidade comportamental (Figura 4).


a) Reuso X Variabilidade
Indice Reuso por Visita
Indice Variabilidade
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
0.2
0.4
0.6
0.8
1
Taxa_Reuso_Pedra
Taxa_Reuso_Bigorna
Taxa_Reuso_Coco
Lineal (Taxa_Reuso_Pedra)
Lineal (Taxa_Reuso_Bigorna)
Lineal (Taxa_Reuso_Coco)


b) Reuso Imediato X Variabilidade
Indice Reuso Imediato por Visita
Indice Variabilidade
0
0.1
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
0
0.2
0.4
0.6
0.8
1
Taxa_Reuso_Imediato_Pedra
Taxa_Reuso_Imediato_bigorna(area-poço)
Taxa_Reuso_Imediato_coco
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_Pedra)
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_bigorna(area-poço))
Lineal (Taxa_Reuso_Imediato_coco)

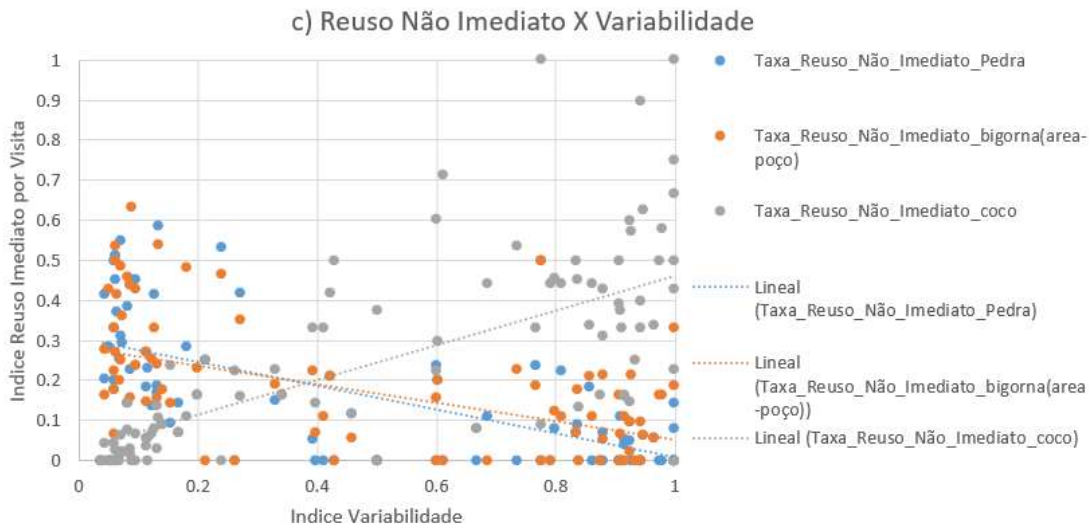
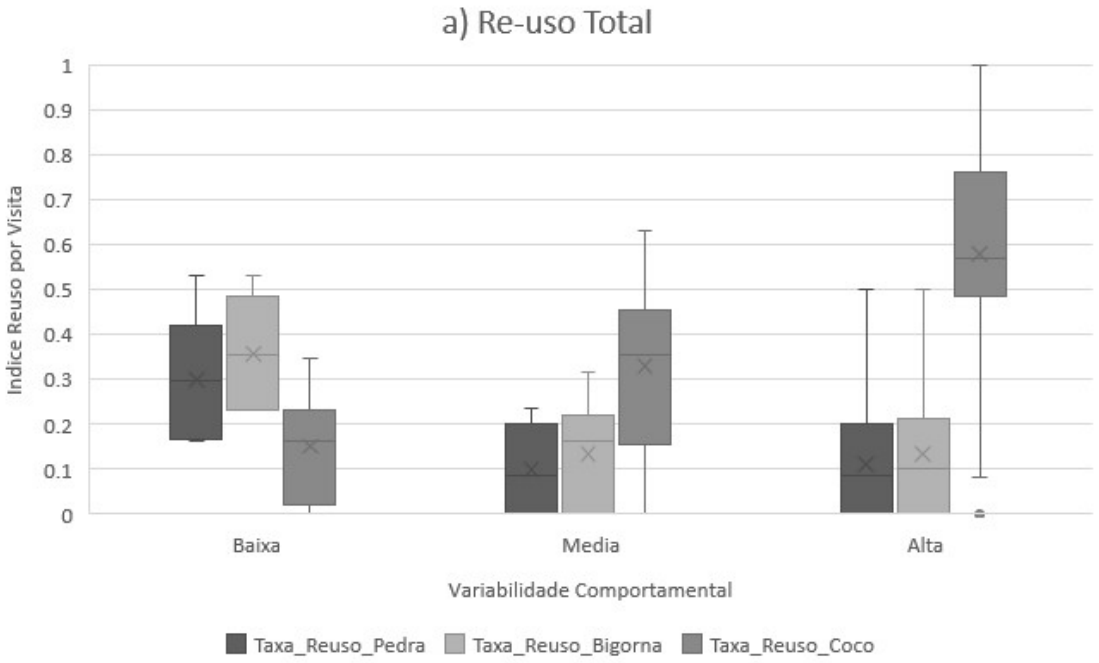
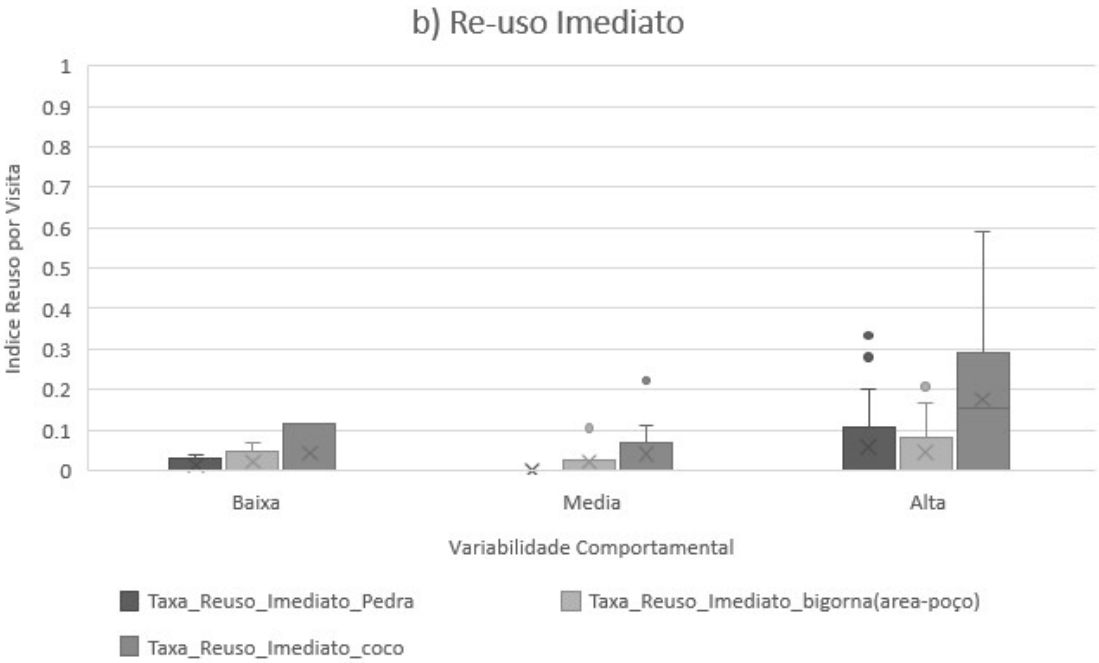


Figura 4. Diagrama de dispersão da relação entre índice de reuso dos itens e índice de variabilidade. a) Reuso total (reuso imediato+não imediato), b) reuso imediato e c) reuso não imediato.

Quando observadas as diferenças no índice de reuso total em função das categorias de variabilidade comportamental considerando só os indivíduos menores de 6 anos, encontramos que os indivíduos com baixo índice de variabilidade exibem maior índice de reuso das pedras e martelos do que reuso dos cocos, nos indivíduos com um índice de variabilidade médio encontramos uma inversão desse panorama, de forma que há menos reuso dos martelos e bigornas do que de cocos, por último, nos indivíduos com alto índice de variabilidade encontramos o mesmo padrão encontrado nos indivíduos com um índice meio de variabilidade, mas com um índice de reuso muito maior (Figura5a). Quando discriminados os dados entre reuso imediato e não imediato para o mesmo grupo de indivíduos menores de 60 meses, encontramos que os índices de reuso imediato tanto de martelos quanto de bigornas são muito baixos nos indivíduos com índices baixos e médios de variabilidade, havendo maior índice de reuso imediato de martelos e bigornas nos indivíduos com alto índice de variabilidade e um índice de reuso imediato de cocos maior para os indivíduos desta categoria; entanto que nos índices de reuso não imediato, encontramos um panorama muito similar com o panorama do reuso total, encontrando maiores índices de reuso não imediato dos martelos e bigornas do que reuso não imediato de cocos nos indivíduos com índice de variabilidade baixo, padrão que é invertido nos indivíduos com índice de variabilidade

médio, exibindo maior índice de reuso não imediato dos cocos do que dos martelos e bigornas, e, finalmente, nos indivíduos com índice de variabilidade alto encontramos um índice significativamente maior de reuso não imediato dos cocos do que o índice de reuso não imediato de bigornas e de martelos (Figura 5b e 5c).





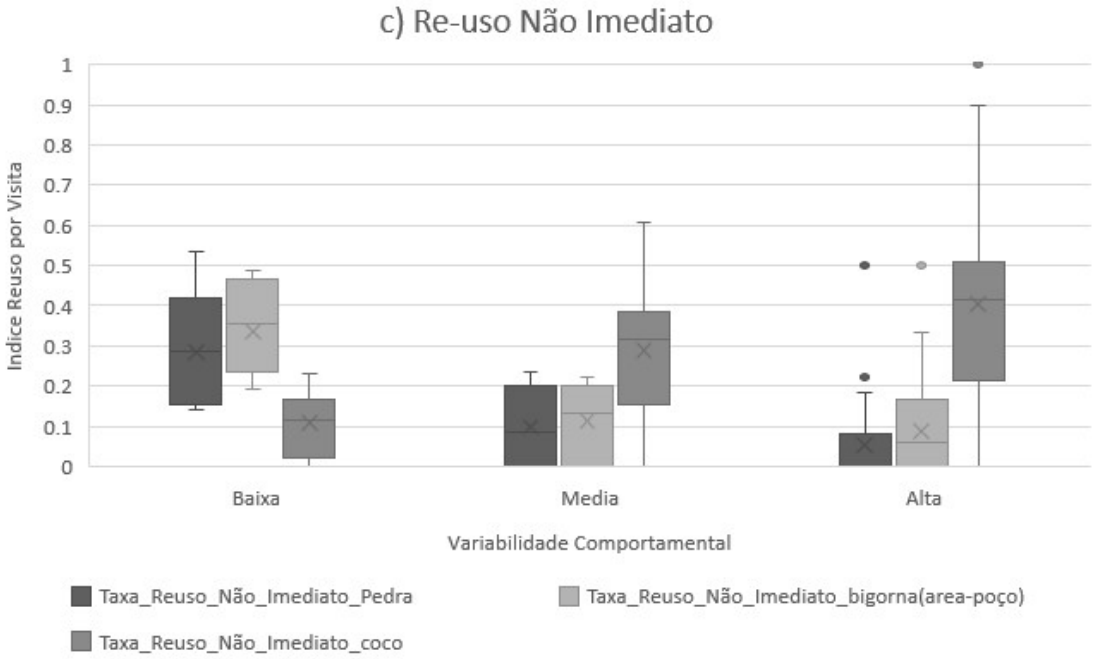


Figura 5. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por índice de variabilidade. a) Reuso total, b) Reuso imediato, c) Reuso não imediato.

Reuso e proficiência na quebra

Questão: Continuando com a exploração da relação entre reuso dos itens e o comportamento de quebra de cocos, exploramos os índices de reuso dos itens em função da proficiência de quebra exibida pelos indivíduos.

Hipótese: Já que os aprendizes não são capazes de comer o conteúdo dos frutos encapsulados produto da quebra, podemos supor que sua atração para os artefatos estará inclinada principalmente nos cocos do que nos martelos e bigornas, e, na medida em que a atração para os artefatos envolvidos na quebra (martelos e bigornas) aumenta, o índice de proficiência também muda.

Análises: Comparamos as taxas de reuso de cada item (pedras, bigornas e cocos) em função do nível de proficiência de quebra de cocos exibida pelos indivíduos.

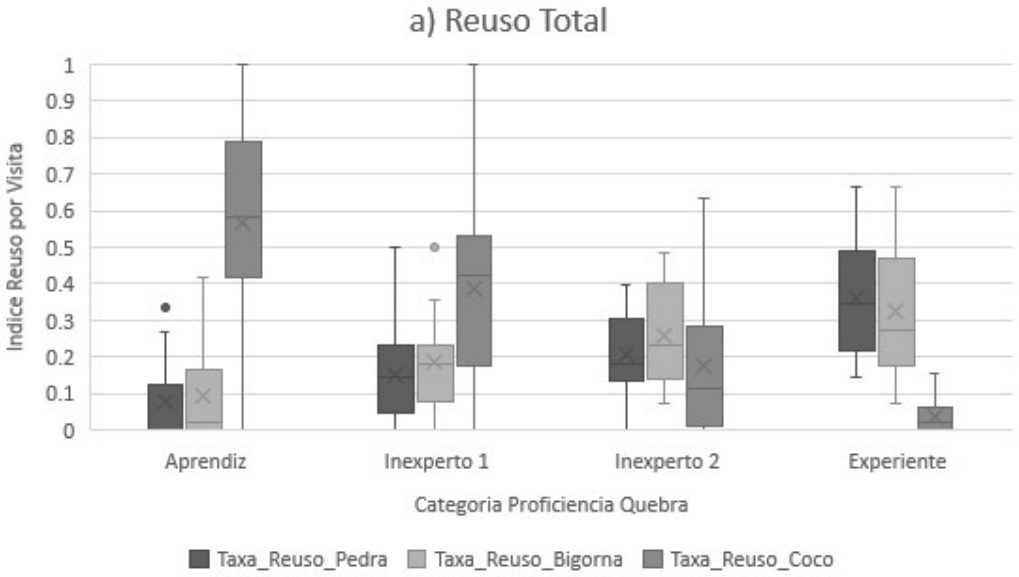
Foi calculada a taxa de reuso (frequência de visitas com reuso/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória das taxas de reuso imediato e

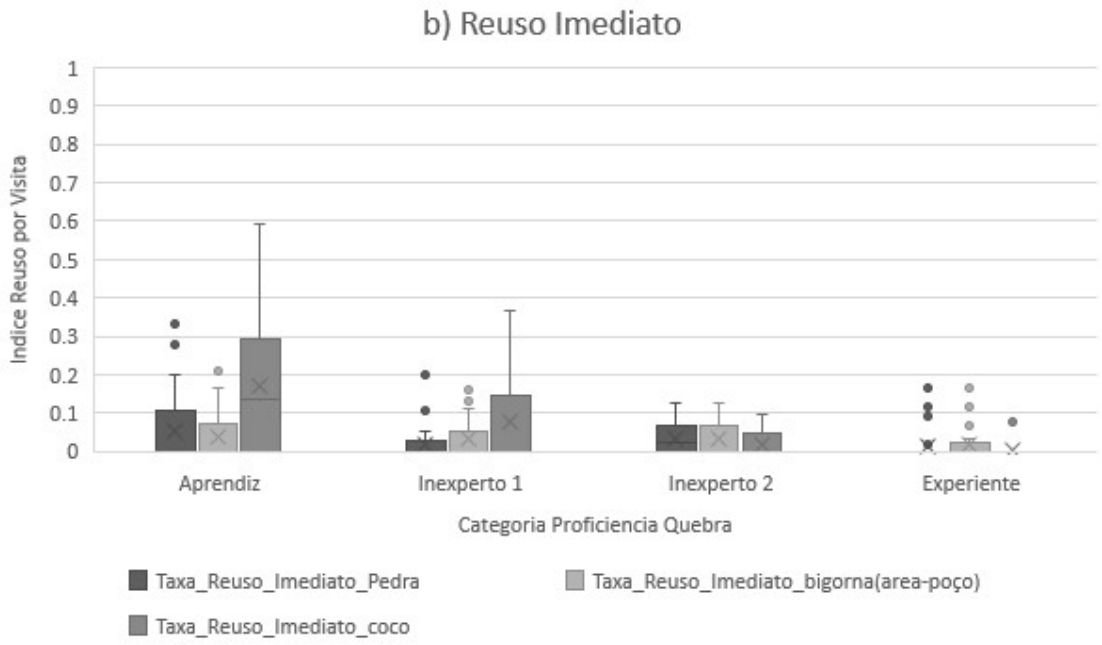
não imediato) para cada item por sujeito por temporada e calculado um índice de proficiência de quebra similar ao empregado em diversos estúdios anteriormente realizados com macacos-prego (referencias), o cálculo do índice foi o seguinte: (o número de cocos quebrado/o número de golpes realizados * 100), obtendo assim um índice de proficiência da quantidade de cocos quebrados por cada 100 golpes, para discriminar entre os indivíduos que exibem comportamentos de quebra adequados sem ter sucesso daqueles indivíduos que não exibem comportamento de quebra adequado (posicionar o coco na bigorna e atingir o coco com uma pedra) somamos uma constante de 0.0001 ao número de cocos quebrados na fórmula para obter índice de 0 absoluto para aqueles indivíduos que não exibiram comportamentos de quebra adequados daqueles indivíduos que exibiram o comportamento de bater adequado sem ter sucesso na quebra. Com esses dados exploramos inicialmente a relação entre índice de reuso de cada item e índice de proficiência com todos os sujeitos observados; todos os indivíduos foram classificados em uma dentre quatro categorias segundo o índice de proficiência obtido, assim: Aprendiz (índice de proficiência de 0 absoluto), Inexperto 1 (índice de proficiência entre 0 e 1), Inexperto 2 (índice de proficiência entre 1 e 5 cocos quebrados por cada 100 golpes) e proficiente (índice de proficiencia >5 cocos quebrados por cada 100 golpes e exploramos as diferenças nos índices de reuso entre essas quatro categorias.

Resultados

A respeito da relação entre reuso dos itens (total, imediato e não imediato) e o índice de proficiência na quebra exibido, encontramos que os aprendizes (indivíduos que nunca exibiram comportamentos adequados de quebra) exibem o menor índice de reuso total dos martelos e bigornas e o maior índice de reuso total dos cocos dentre todas as categorias de proficiência; nos inexperientes 1 (indivíduos que exibiram comportamentos adequados de quebra mas sem ter sucesso na quebra) encontramos uma leve diminuição do reuso dos cocos e um leve aumento no reuso dos martelos e bigornas, mas ainda se mantem o padrão encontrado nos aprendizes (mais reuso dos cocos do que martelos e bigornas); já nos inexperientes 2 (indivíduos que exibem um baixo índice de proficiência <5 cocos quebrados por cada 100 golpes) o padrão de reuso muda, de forma que há uma diminuição do reuso dos cocos e um leve aumento do reuso dos martelos e das bigornas (a respeito do encontrado nos inexperientes 1) e os índices

de reuso para os três itens de quebra parece ser igual entre os três; finalmente, nos indivíduos experientes (aqueles que têm um índice de >5 cocos quebrados por cada 100 golpes) encontramos um padrão totalmente inverso ao dos aprendizes, sendo o reuso dos martelos e bigornas maior do que o índice de reuso dos cocos que é muito próximo de zero. Esse panorama é encontrado tanto ao observar os índices de reuso total, quanto ao observar os índices de reuso discriminado por reuso imediato e não imediato, encontrando que os indivíduos experientes exibem níveis de reuso imediato muito próximos de zero de qualquer um dos itens de quebra, enquanto que no reuso não imediato há maior índice de reuso dos martelos e bigornas do que dos cocos (Figura 6a, 6b, 6c).





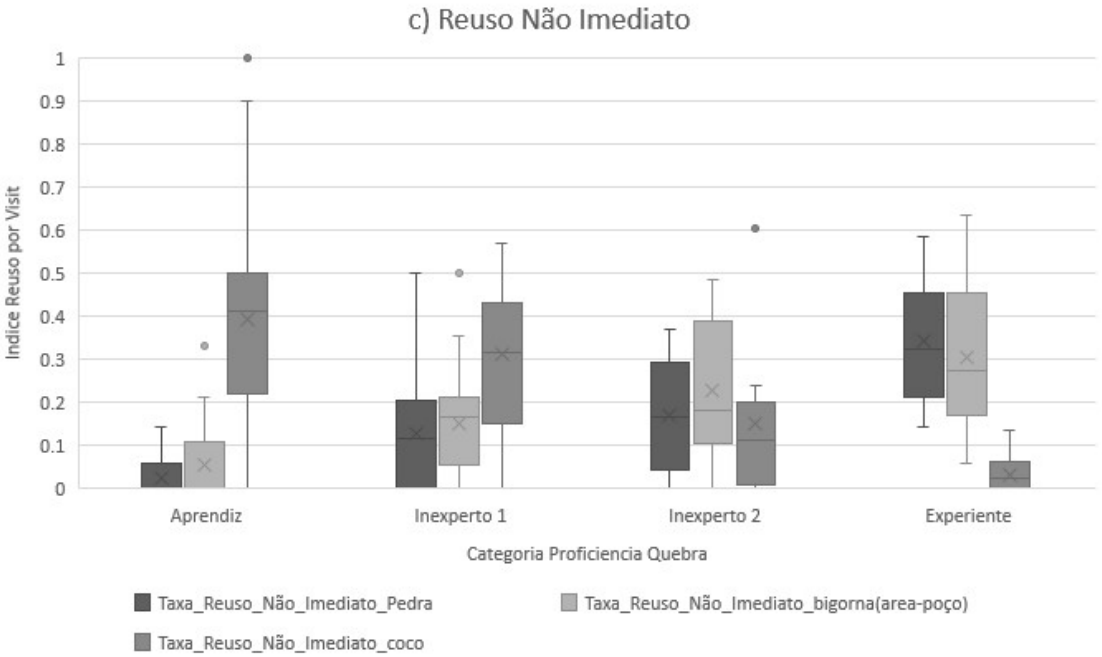


Figura 6. BoxPlot da taxa de reuso dos itens por proficiência de quebra. a) Reuso total, b) Reuso imediato, c) Reuso não imediato.

Discussão

Reuso e idade

Em contraste com as evidencias encontradas em chimpanzés em que o reuso dos martelos ocorre principalmente em indivíduos jovens e diminui com a idade (Fragaszy et al., 2013), os nossos dados apontam que o reuso total dos martelos e bigornas em macacos-prego aumenta conforme a idade, tendo os maiores índices de reuso nos indivíduos adultos; a pesar do reuso total dos martelos parecer ser similar entre infantes e juvenis, quando discriminado o reuso entre imediato e o não imediato os dados apresentam um padrão de relação oposto conforme a idade; quando consideramos o reuso imediato dos martelos, encontramos que são os indivíduos menores que mais manipulam um martelo recentemente manipulado por outro indivíduo proficiente e na presença do indivíduo proficiente, esse reuso imediato cai drasticamente a partir do quarto ano, em que o índice de reuso imediato dos martelos é muito próximo de zero; por outra parte, quando considerado o reuso não imediato dos martelos (o reuso de um martelo que foi usado pelo último usuário do sitio de quebra, mas sem a presença desse usuário) encontramos que durante o primeiro ano o índice de reuso não imediato do martelo é muito baixo, aumentando já a partir do segundo ano, exibindo os maiores índices de reuso não imediato do martelo a partir do quarto ano. Esses resultados podem estar relacionados principalmente com maior proximidade dos indivíduos menores com os adultos, sendo os indivíduos menores mais próximos dos adultos possibilitando assim a exploração dos artefatos de quebra recém usados por outros indivíduos; já na juventude a atração para a manipulação dos martelos permanece, mas a natureza temporal dessa atração é diferente, sendo mais provável o reuso em idades avançadas quando o usuário proficiente abandonou o local.

Outro dado relevante é que os adultos (maiores de 6 anos) são os indivíduos que apresentam maiores índices de reuso dos martelos e esse reuso é quase exclusivamente reuso não imediato, o que estaria relacionado com o fato de que a quebra de cocos em macacos-prego ocorre em locais muito específicos das suas áreas de exploração e que a diferença de comportamentos de uso de ferramentas como a pesca de cupins com varetas ou o uso de pilões (Fragaszy et al, 2013), não envolve a fabricação da ferramenta e o mais relevante é o conhecimento sobre as propriedades funcionais das

ferramentas (e.g o material ou o peso) e aquelas valores dessas propriedades que garantem sucesso e fornecem maior eficiência na quebra (c.f referencias de seletividade com martelos), de forma que os altos índices de reuso dos martelos em macacos-prego estaria intimamente relacionado com os altos índices de seletividade e preferência por determinados martelos reportado amplamente na literatura com macacos-prego (referencias) e como encontrado por Carvalho, Biro, McGrew e Matsuzawa (2009) em chimpanzés.

Adicionalmente, é claro que o reuso dos martelos é um indicador da atração exercida pelos indivíduos proficientes através do seu comportamento, porque no procedimento empregado neste estudo, sempre houve disponíveis em todos os sítios martelos de areia não adequados para quebra de frutos encapsulados e as taxas de manipulação desses martelos é extremadamente baixa tanto nos adultos quando nos infantes.

Por outra parte, considerando que as cascas de cocos também constituem um artefato que pode canalizar a atenção dos indivíduos para os sítios de quebra e modular o processo de desenvolvimento manipulativo, explorando o reuso dos cocos encontramos como era de se esperar que o índice do reuso dos cocos durante o primeiro e segundo ano (infância) é marcadamente alto, caindo esse índice durante a juventude e chegando a níveis próximos de zero na idade adulta. No entanto, cabe destacar que, apesar dos dados de reuso dos cocos na idade adulta indicarem um baixo índice de reuso, encontramos que alguns sujeitos adultos apresentam índices tão ou mais altos de reuso não imediato dos cocos na idade adulta, o que parece indicar que não é precisamente a idade a variável que determinaria o a atração para os restos de coco. Esses dados estariam alinhados com a ideia de que a principal atração da atividade de quebra exercida por outros indivíduos experientes é a atração pela obtenção de alimento, já que fazendo reuso dessas cascas de coco há algumas chances de obter alguns restos de alimento ainda disponíveis.

Eschar et al. (2017) que encontraram que os indivíduos jovens exibem maiores taxas de manipulação de pedras e cocos perto dos sítios, porém, nós encontramos que mesmo havendo essa atração produto da atividade de quebra no grupo em geral (os indivíduos manipulam mais quando o grupo está quebrando e manipulam mais perto das

bigornas) não significa necessariamente que eles são atraídos particularmente pelos artefatos de percussão envolvidos, pelo menos não em princípio, nossos dados sugerem que a atração exercida para os sítios de quebra é principalmente exercida para a manipulação de cocos e restos de cocos e não principalmente pelos artefatos de percussão, martelos e bigornas.

Esse panorama de reuso dos martelos parece ser oposto ao encontrado em chimpanzés (Fragaszy et al, 2013) e supomos que deve ser produto das demandas inerentes ao uso de ferramentas em macacos prego, eles não precisam fabricar a ferramenta, nem mesmo transporta-las, as ferramentas adequadas já foram selecionadas por outros e habitualmente estão disponíveis para seu uso nos sítios de quebra, o que os indivíduos devem aprender é a detectar quais são as ferramentas adequadas e quais delas oferecem maiores níveis de proficiência (menor custo por maior benefício), daí que o índice de reuso dos martelos na realidade aumente com a idade, porque na medida em que os indivíduos manipulam os artefatos de percussão eles iniciam o processo de aquisição dos comportamentos percussivos adequados para executar a sequência de quebra, reusando os artefatos usados por outros, principalmente aqueles deixados do lado de restos de cocos recém quebrados ou sobre os poços das bigornas recém usadas, e por essa via de exploração podem detectar as caraterísticas físicas e as possibilidades de manipulação que possibilitam no futuro o acesso ao alimento por conta própria.

Concluímos que nossos dados são condizente com a afirmação de Fragaszy et al. (2013) de que os indivíduos mais jovens são mais tolerados e podem manipular em presença dos outros quebradores e adultos, já os indivíduos mais velhos devem esperar as bigornas ficarem livres para manipular, mas parece que os indivíduos menores estão principalmente atraídos pelos cocos mais do que pelas pedras, já os indivíduos maiores dirigem sua atenção principalmente para os artefatos de percussão, exibindo a trajetória de mudanças comportamentais ocorridas na direção da aquisição do comportamento adequado de quebra de cocos. Outro achado de grande interesse no nosso estudo é que quando observamos o reuso dos cocos nos indivíduos maiores de seis anos, os *outliers* correspondem com os indivíduos que não conseguem ter sucesso na quebra por conta própria, de modo que como supomos inicialmente na proposta deste projeto, pode ser que além das possibilidades de se aproximar para os sítios de quebra por conta de maior ou menor tolerância em função da idade, a variável que pode modular a atração

diferencial para os artefatos esteja propriamente relacionada com as habilidades manipulativas relacionadas com a quebra e as possibilidades de obter alimento por conta própria. Assim, continuamos nossa analise com a relação entre o reuso e a variabilidade comportamental e a proficiência, supondo que as habilidades manipulativas relacionadas com a quebra de cocos poderiam se relacionar com maior precisão à atração e reuso para os artefatos.

Reuso e variabilidade comportamental

Resende et al (2014) relataram como num grupo de macacos-prego semilivres a variabilidade comportamental é reduzida com a idade, de forma que o índice de comportamentos adequados de quebra em relação ao número de comportamentos totais é menor na medida em que os indivíduos são mais velhos. De forma que, após comprovar que os indivíduos menores são principalmente atraídos pelos cocos e restos de cocos produto da atividade recente de outros indivíduos quebradores no grupo, e que aqueles indivíduos adultos que não conseguem ter sucesso por conta própria na obtenção de alimentos também apresentam altos índices de reuso dos cocos e restos de coco, procuramos testar se o reuso dos artefatos está relacionado ou determinado pelo repertorio de habilidades manipulativas próprias da sequência comportamental adequada para quebra de cocos.

Assim, nossos resultados indicaram que o reuso dos artefatos de percussão (martelos e bigornas) é menor para os indivíduos com maiores índices de variabilidade comportamental relacionada à quebra, ou seja, aqueles indivíduos com um repertorio manipulativo mais variável apresentam são também aqueles indivíduos que exibem uma maior atração e reuso para os cocos e restos de cocos produto da atividade de quebra recente de outros indivíduos proficientes, e na medida em que esse índice de variabilidade diminui, ou seja aumentando a proporção de comportamentos próprios da sequência comportamental de quebra de frutos (i.e posicionamento e bater adequado), também aumenta a atração e manipulação dos artefatos de percussão, encontrando que aqueles indivíduos com índices de variabilidade comportamental relacionados à quebra de cocos menores, também são aqueles que exibem uma maior atração e reuso dos artefatos de percussão (martelos e bigornas) e uma menor atração e reuso dos cocos e restos de cocos, isto evidentemente é um indicador de que aqueles indivíduos que não

adquiriram a sequência comportamental adequada para obtenção de alimento encapsulado por conta própria são principalmente atraídos pela possibilidade de obter benefício explorando de múltiplas maneiras os restos de coco, e na medida em que esse repertorio comportamental variável é modelado para a exibição de comportamentos próprios da sequência comportamental adequada de quebra, os indivíduos apresentam menor atração e reuso dos cocos e maior atração e reuso dos artefatos de percussão. Um dos achados interessantes desta análise foi encontrar que quando feita a comparação da atração e reuso entre os indivíduos com variabilidade comportamental média e baixa, encontramos uma inversão do padrão de atração de reuso, de forma que os indivíduos com índices de variabilidade médio continuam exibindo os mesmos índices baixos de atração para os artefatos de percussão (martelos e bigornas) dos indivíduos com maior variabilidade, mas com menor índice de reuso e atração para os cocos do que estes últimos, enquanto que os indivíduos com baixos índices de variabilidade o panorama é invertido, exibindo os maiores índices de reuso dos artefatos de percussão e os menores índices de reuso dos cocos, o que poderia ser um indicador de que mais do que a idade, a atração para os artefatos está modulada pela capacidade dos indivíduos de obter alimento produto do próprio comportamento, sendo os indivíduos com índices de variabilidade alto e médio ainda incapazes de ter sucesso na quebra a diferença dos indivíduos com baixos índices de variabilidade, para os quais o relevante é a seleção e uso dos artefatos que garantam maior sucesso e eficiência na obtenção do alimento.

Assim, a seguinte analise que procuramos realizar foi testar se a atração e reuso dos artefatos de quebra está intimamente relacionada ou determinada pela proficiência mesmo de quebra, ou seja, pela capacidade dos indivíduos de ter maior sucesso e menor custo na obtenção de alimento através da execução da sequência adequada de comportamentos de quebra.

Reuso e proficiência

A evidencia obtida sobre a atração e reuso dos artefatos em função da variabilidade comportamental exibida, dirigiu nossa análise para a possibilidade final de que a atração e reuso dos artefatos estivesse mais propriamente determinada pela habilidade em si mesma dos indivíduos de ter sucesso na quebra, ou seja a proficiência na quebra, os nossos resultados indicaram como esperado que quando classificados os

indivíduos por categorias de proficiência (aprendizes, Inexperientes 1, Inexperientes 2 e Experientes) , o panorama de atração e reuso está claramente relacionado com a capacidade dos indivíduos de ter sucesso por conta própria na obtenção do alimento encapsulado; de forma que há duas linhas de progressão claras na atração e reuso dos artefatos em função da proficiência. Por uma parte, a atração e reuso dos cocos é marcadamente maior nos indivíduos aprendizes (aqueles que sequer não exibem ainda comportamentos adequados de quebra como posicionar ou bater adequado), diminuindo na medida em que esses indivíduos começam exibir esses comportamentos próprios da sequência de quebra chegando a níveis muito próximos de zero naqueles indivíduos que exibem os maiores índices de sucesso na quebra de frutos por conta própria; por outra parte, a atração e reuso dos artefatos de percussão apresenta uma linha de progressão contraria, de forma que os índices de reuso dos artefatos de percussão são menores nos indivíduos aprendizes que estão focados principalmente na manipulação dos cocos e restos de cocos apontada pelos altos índices de atração e reuso dos restos de cocos.

CAPITULO III

Desenvolvimento de uso de ferramentas em macacos-prego:

Transição de *scrounger* para produtor, como se relaciona o *scrounging* com a emergência do uso de ferramentas?

Grande parte da literatura sobre aquisição de comportamentos através de processos de aprendizagem socialmente mediado aborda a discussão a respeito do papel do *Scrounging* - que pode ser definido como ato de surrupiar pedaços de alimento de um coespecífico - nesse processo. O presente estudo visa estudar o papel do *scrounging* na aquisição do comportamento de quebra de cocos por meio de um estudo sistematizado.

Um dos primeiros tijolos dessa discussão sobre *scrounging* pode ser rastreado no modelo proposto por van Schaik, Deaner e Merrill (1999) identificar as condições que favorecem o uso de ferramentas em primatas e explicar sua distribuição. Focando em fatores cognitivos e sociais, o modelo proposto supõe que a existência de um ambiente

social de tolerância mútua é um aspecto chave, provavelmente ligado à partilha de alimentos.

Seguindo a mesma linha argumentativa, Coussi-Korbel e Fragaszy (1995) afirmam que a interação próxima entre os indivíduos permite que o observador tenha melhores chances de adquirir informação detalhada sobre o comportamento do alvo de observação. Havendo proximidade, o observador tem melhores chances de adquirir informação detalhada sobre o comportamento do alvo de observação, e é no contexto dessa interação de tolerância e proximidade que ocorre o *Scrounging*, infantes e juvenis altamente tolerados e interessados nos itens alimentares que os adultos manipulam, conseguem obter os restos que os adultos derrubam ou não consomem.

Os episódios de quebra de cocos em macacos-prego são frequentemente observados por outros indivíduos do grupo, cerca de um quarto dos episódios de quebra em que há observação (Ottoni & Mannu, 2001; Resende & Ottoni, 2002), adicionalmente, sabe-se que os observadores, geralmente jovens e menos proficientes, fazem uma escolha ativa dos indivíduos a serem observados, em função da proficiência (Ottoni et al., 2005), da idade e dominância (Coelho et al., 2015), resultado que é interpretado pelos autores dessas pesquisas como um indicador de uma estratégia de otimização do forrageio através do *scrounging*, de modo que o *scrounging* reforçaria a escolha e observação dos indivíduos mais proficientes, o que, por sua vez, aumentando a exposição às ações que estes indivíduos exibem, canalizaria a aprendizagem dos indivíduos ingênuos (Visalberghi & Adessi, 2003).

Sobre essa relação entre *scrounging* e aprendizagem social, na literatura comparada pode-se encontrar uma discussão com evidências contrárias a respeito do papel facilitador ou inibidor que o *scrounging* representa. Por exemplo, Girardeau e Lefebvre (1987) e Girardeau e Templeton (1991) encontraram que o *scrounging* inibia a aprendizagem social em pombos (*Columba lívia*). Por outro lado, Thornton e Malapert (2009), com suricatos selvagens, e Caldwell e Whiten (2003), com sagüis (*Callithrix jacchus*), forneceram evidências experimentais do efeito facilitador do *scrounging* sobre a aprendizagem social.

Um aspecto importante a ser considerado é que, possivelmente, nos estudos que demonstraram um efeito inibidor do *scrounging,* os indivíduos não experimentam nunca

a necessidade de aprender, já que sempre tem sucesso no *scrounging* (Flynn & Whiten, 2010). Mas essa condição não é cumprida em condições naturais, já que nem sempre os indivíduos conseguem se aproximar de todos os modelos, nem todos os modelos são igualmente tolerantes, nem o nível de tolerância par a par se mantém estável ao longo da vida. Por exemplo, Spagnoletti et al. (2012) reportaram que em macacos-prego, que competem por comida constantemente, a maioria dos adultos não tolera juvenis maiores de dois anos perto deles durante a quebra de cocos, mas tolera os infantes.

Neste ponto, consideramos que procurar evidência testando as inferências encontradas nos estudos em macacos-prego e que permitam fornecer mais elementos para a discussão sobre a relação entre o *Scrounging* e a aprendizagem social é de grande relevância. Em primeira instância porque não há evidência direta da relação entre esses dois fenômenos no que tange ao comportamento de uso de ferramentas de percussão em macacos-prego, mas também porque a discussão teórica dessa interação é de grande interesse; de um lado, pode ser esperado que o *scrounging* exerça um papel inibidor da aprendizagem, já que ao ter sucesso no *scrounging* os indivíduos recebem recompensas e não precisariam se engajar no dispendioso processo de aprendizagem da habilidade técnica para forragear. Por outro lado, o *scrounging* pode ser o fator chave da manutenção do interesse dos indivíduos ingênuos para as atividades e locais de atividade habitual dos indivíduos experientes, o que aumentaria as oportunidades de manipulação dos objetos e canalizaria o processo de aprendizagem individual.

As perguntas a serem respondidas com o presente estudo seriam: como é que ocorre a transição entre o animal que surrupia restos, o *scrounger*, e *produtor* na quebra de cocos ao longo do desenvolvimento dos macacos-prego? O *scrounging* canaliza as mudanças no repertorio manipulativo? Ou, pelo contrário, só quando se perde o sucesso no *scrounging* é que começam a ocorrer essas mudanças? Serão aqueles indivíduos mais ou menos tolerados os mesmos que começam a se engajar no processo de mudanças no repertorio manipulativo em direção das ações adequadas relacionadas à quebra de cocos? Finalmente, quais são essas variáveis que modulam a relação entre *scrounging* e aprendizagem social (mudanças nos níveis de tolerância/agonismo, mudanças no sucesso no *scrounging*, aumento independente das frequências de comportamentos manipulativos, mudanças no interesse de observação)?

Método

Local

A coleta foi realizada na Fazenda Boa Vista (FBV), local em que têm sido conduzidas diversas pesquisas com macacos-prego livres (Fragaszy et al., 2004). Trata-se de numa região de ecótono cerrado/caatinga pertencente ao município de Gilbués, sudeste do estado do Piauí. A área da FBV é formada por uma floresta plana e aberta, limitada por escarpas e "mesas" de arenito. O clima na região é sazonal, com um período seco (de maio a setembro, com precipitação média de 25mm), e um período de chuvas (de outubro a abril, com precipitação média de 1266mm) (para mais informação consultar Visalberghi et al. 2008).

Laboratório de campo, cocos, martelos e bigornas

O laboratório de campo (conhecido como "esconderijo") é constituído por uma área aberta com cerca de 12m de diâmetro que os macacos-prego visitam habitual e livremente. No local há muitas bigornas de diversas características no local, de pedra e madeira, grandes e pequenas; muitas cascas e resíduos de cocos podem ser encontrados em toda a área; assim como martelos adequados e resistentes usados habitualmente pelos indivíduos proficientes para quebra de cocos, local onde têm sido conduzidos diversos estudos (Visalberghi & Adessi, 2013). Para o presente estudo foram considerados 12 sítios de quebra (4 de madeira e 8 de pedra) cada uma delas foi identificada com um número e subdividida em poços (no caso das bigornas de madeira) ou áreas aproximadamente equivalentes (no caso das bigornas de pedra). Adicionalmente, coletamos todas as pedras-martelo adequadas (eixos de rio resistentes para a quebra) disponíveis na área do laboratório de campo e as classificamos dentre uma de três categorias: Leves (entre 300g e 800g), médias (entre 800g e 1400g) e pesadas (mais de 1400g). Cada pedra-martelo foi marcada com seu peso e marcas distintivas do conjunto à qual pertence. Assim, para cada uma das 12 bigornas foram dispostas quatro pedras-martelo: uma de cada conjunto de pedras adequadas e uma pedra não adequada (de arenito que esfarela se usada para quebrar), para cada um dos 12 sítios de quebra considerados (Ver Figura X). Também empregamos câmeras de filmagem posicionadas estrategicamente para capturar toda a atividade ocorrida em todos os sítios de quebra disponíveis no laboratório de campo (Figura X). Dois sítios de

quebra que foram desconsiderados neste estudo, pela impossibilidade de filmagem, ficaram sem pedras-martelo disponíveis e foram inabilitados para seu uso durante os períodos do estudo.

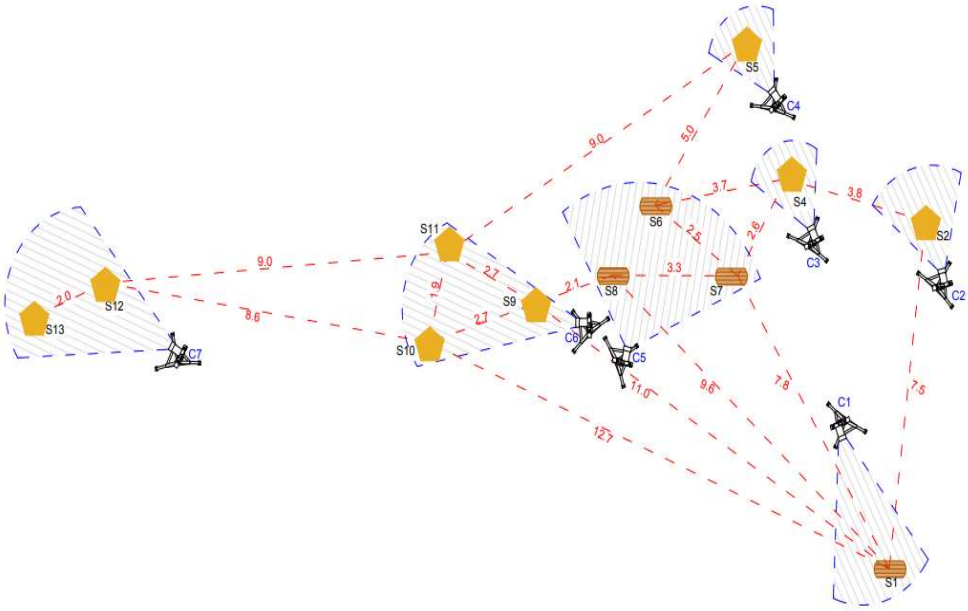


Figura 1. Distribuição dos sítios de quebra e das câmeras de filmagem no laboratório de campo. As S indicam os sítios, As C indicam as câmeras, os pentágonos representam bigornas de pedra, os cilindros representam as bigornas de madeira, as linhas pontilhadas vermelhas representam a distância aproximada em metros entre as bigornas. As linhas pontilhadas azuis indicam o ângulo de filmagem de cada câmera.

Figura 2. Exemplo de bigornas (#5 de pedra à direita e #7 de madeira à esquerda) com conjunto de quatro pedras (Pequena, média, grande e inadequada) e as marcas por poços e/ou áreas.

Períodos de Coleta e Procedimento

Os dados foram coletados durante quatro temporadas (ver tabela X)

Durante a permanência dos pesquisadores na FBV, quando o grupo de macacos-prego visitou a área do laboratório de campo, os experimentadores iniciaram a filmagem de todas as câmeras de forma simultânea e distribuíram em média 30 cocos ao redor do laboratório de campo. Durante filmagem, os pesquisadores falavam em voz alta para as câmeras a identidade do indivíduo que ingressa no sítio e o número do sítio, para garantir a identificação adequada dos indivíduos no posterior registro das filmagens[3]. As câmeras foram desligadas e a sessão encerrada quando os cocos foram todos quebrados e/ou com o fim da atividade manipulativa nos sítios de quebra. A participação dos sujeitos no experimento foi oportunística, não restringindo o acesso e atividade nos sítios de quebra nem aos itens neles dispostos para nenhum indivíduo do grupo.

período	ano/semestre	Dias/horas de campo	Sessões/minutos de filmagem/minutos de registro
1	Junho-Julho 2016	34/272	12/592/7104
2	Fevereiro/Março 2017	33/264	11/420/5040
3	Agosto/Setembro 2017	31/248	5/219/2638
4	Abril/Maio 2018	20/160	12/614/7368

Nosso projeto faz parte de um projeto temático intitulado "Plasticidade fenotípica de macacos-prego (gênero Sapajus): investigação sobre o efeito de trajetórias ontogenéticas distintas e de ativação contexto-dependente." Utilizando 70 primatas não

[3] Antes de iniciar a coleta das filmagens, em todas as temporadas os pesquisadores treinaram no reconhecimento de todos os indivíduos, o treinamento foi realizado com apoio de Marcos Fonseca de Oliveira e Marcio Fonseca de Oliveira que são os ajudantes de campo permanentes do projeto *Ethocebus*, a coleta das filmagens não foi iniciada até garantir o 100% de reconhecimento de todos os indivíduos por parte de todos os pesquisadores envolvidos em cada temporada. Para a primeira temporada, além dos ajudantes de campo mencionados, participaram Andrés Ballesteros e João Vitor Chamon, na segunda temporada participaram o Andrés Ballesteros e a Tatiane Valença, na terceira temporada só participou o Andrés Ballesteros.

humanos (machos e fêmeas), número de protocolo CEUA 6870180216, sob a responsabilidade de Patrícia Izar - que envolve a produção, manutenção e / ou utilização de animais pertencentes ao filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto seres humanos), para fins de investigação científica ou ensino - está em conformidade com a Lei 11.794 de 8 de outubro de 2008, Decreto 6899 de 15 de julho de 2009, bem como com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA). Este projeto foi assim aprovado pelo Comitê de Ética em Uso Animal do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (CEUA / IPUSP) na reunião de 25/02/2016.

Participantes

Durante a primeira e segunda temporadas de coleta, o grupo de macacos-prego era composto por 23 indivíduos; na terceira temporada o grupo era composto por 28 indivíduos e na quarta temporada o grupo era composto por 30 indivíduos (ver tabela X)

Tabela 1.

Indivíduos que participaram do estudo, sexo e data de nascimento. Com uma X indica-se a participação do indivíduo durante cada período de coleta.

ID	sexo	Data de Nacimiento	JUN-JUL2016	FEV-MAR2017	AGO-SET2017	ABR-MAI 2018
Acerola	Fêmea	Março 2017			X	X
Arizo	Macho	Outubro 2014	X	X	X	X
Cacau	Macho	Março 2015	X	X	X	X
Cachaça	Macho	Março 2012	X			
Caititu	Macho	Junho 2017				X
Cenoura	Fêmea	Dezembro 2013	X	X	X	X
Chani	Fêmea	Fevereiro 2011	X	X	X	X
Chuchu	Fêmea		X	X	X	X
Dançarina	Fêmea	Fevereiro 2016	X	X	X	X
Dita	Fêmea		X	X	X	X
Divina	Fêmea	Novembro 2012	X	X	X	X
Donzela	Fêmea	Janeiro 2013	X	X	X	X
Doree	Fêmea	Novembro 2007	X	X	X	X
Dourado	Macho	Março 2017			X	X
Duca	Fêmea	Outubro 2014	X	X	X	X
Hortelã	Macho	Novembro 2016		X	X	X
Jatoba	Macho			X	X	X
Kascudo	Macho		X	X	X	X
Leonardo	Macho		X			

Marino	Macho	Novembro 2014	X	X	X	X
Menta	Fêmea					X
Michele	Fêmea	Dezembro 2016			X	X
Oliveira	Fêmea	Novembro 2016			X	X
Olivia	Fêmea	Janeiro 2015	X	X	X	X
Paçoca	Fêmea	Janeiro 2009	X	X	X	X
Pamonha	Fêmea	Janeiro 2009	X	X	X	X
Patricia	Fêmea	Janeiro 2013	X	X	X	X
Peteca	Fêmea	Novembro 2014	X	X	X	X
Piassava	Fêmea		X	X	X	X
Pimenta	Fêmea	Maio 2017			X	X
Presente	Macho	Março 2011	X			
Teimoso	Macho			X	X	X
Xerife	Macho		X	X	X	X

Nota. Nomes, sexo e data de nascimento são apresentados.

Registro comportamental

Inicialmente, foram realizados "registros piloto" com algumas filmagens com o intuito de elaborar um catálogo comportamental de manipulação dos objetos que pudessem ser sensíveis às diferenças nas mudanças de topografia ocorridas ao longo do estudo e ao longo do desenvolvimento dos sujeitos (ver Tabela X)..

Todas filmagens foram posteriormente registradas com o software especializado em registro comportamental e de distribuição gratuita: *Behavioral Observation Research Interactive Software* (BORIS), registrando todas as visitas de cada indivíduo a cada um dos sítios de quebra fazendo uso do catálogo comportamental elaborado a partir dos registros piloto.

Tabela 2

Catalogo comportamental para registro.

Categorias de atividade	**Descrição**	**Modificadores**	**Registro**
Entrada no sitio	O sujeito aproxima-se a menos 3m da bigorna	# Bigorna Seguindo o não alguém	Frequência e Duração
Fora_do_sitio	O sujeito afasta-se a mais de 3m da bigorna	# Bigorna Seguindo o não alguém	Frequência e Duração

Manipulação	O sujeito manuseia um ou vários items	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, bigorna, restos de coco)	Frequência e Duração
Categorias de Manipulação			
Evento_reuso	Sujeito manipula o mesmo item manipulado pelo ultimo usuário do item	Reuso imediato (na presença do modelo), reuso não imediato (sem presença do modelo), não reuso. Items (Pedra, coco, bigorna, restos de coco) Identidade do sujeito modelo	Frequência
Pegar	Segurar um item com as mãos, pés, cauda	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Tapping	Bater com a ponta dos dedos um item	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Bater_com_mão	Bater com a mão inteira um item	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Bater_direto	Bater direto um item com outro item	Par de items (pedra com pedra, pedra com bigorna, coco com pedra, coco com coco, coco com bigorna, restos de coco com pedra, restos de coco com coco, restos de coco com bigorna)	Frequência
Bater_inadequado	Posicionar coco sobre bigorna e bater o coco com outro coco ou um objeto diferente de pedra	N/A	Frequência
Bater_adequado	Posicionar coco sobre bigorna e bater o coco com uma pedra	Items (Pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada)	Frequência
Posiciona	O animal coloca o coco em cima da bigorna, deixando-o em posição estável	N/A	Frequência

Esfrega	Roçar seguidamente um item sobre outro item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Morde	Comprimir repetidas vezes utilizando os dentes um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Lame	Passar a língua sobre um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Pula	Elevar-se do chão por impulso dos pés sobre um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Cheira	Perceber o cheiro de um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco, bigorna)	Frequência
Agita	Mexer um item	Item (pedra pequena, pedra media, pedra grande, pedra inadequada, coco, restos de coco)	Frequência
Fly_off	Deslocamento –voando- do coco da bigorna produto do golpe com o martelo	N/A	Frequência
Quebra_coco	Rompimento do endocarpo do coco ao ser golpeado com o martelo	N/A	Frequência
Categorias de Social			
Contato_ coespecíficos	Permanecer no sitio com um o mais sujeitos	# coespecíficos Identidade coespecificos	Frequência
Observa	Fixar os olhos em outro sujeito durante um evento de quebra	Identidade do sujeito	Frequência
Scrounging	Filar restos de coco quebrados por outro individuo	Scrounging imediato (na presença do modelo), scrounging não imediato (sem presença do modelo)	Frequência

		Identidade do sujeito modelo	
Ameaça	Intimidar a outro sujeito	Identidade do sujeito	Frequência

Análise de dados

Foram padronizados os dados de todas as categorias comportamentais (taxa por hora de registro). Com os dados coletados dos quatro períodos de coleta, foram usados modelos de Equações de Estimação Generalizadas (GEE), que é uma análise de regressão para dados longitudinais. Com este teste as variáveis independentes seriam: Sucesso no *scrounging (imediato, não imediato e não scrounging*), nível de tolerância (medido a partir do número de coespecificos em contato durante os episódios de atividade nos sítios) e as características demográficas dos indivíduos (sexo, faixa etária, hierarquia, aprendiz ou proficiente). Nossas variáveis dependentes: frequência e duração da atividade e frequência de cada categoria topográfica de comportamento manipulativo.

Scrounging

Scrounging e idade

Questão: Há dados sobre o scrounging imediato de cocos em macacos-prego em relação com a idade (Coelho et al., 2015; Eschar et al., 2016), com o nosso método de evento focal de atividade nos sítios de quebra podemos explorar tanto o scrounging imediato (na presença do modelo quebrador e duranto o após a observação do evento de quebra) quanto o scrounging não imediato (a obtenção de alimento produto da quebra de cocos de outro indivíduo mas quando o modelo não está mais presente no sitio de quebra). A pergunta a ser respondida é: o scrounging total, imediato e não imediato muda conforme a idade? Haverá diferenças entro o scrounging imediato e não imediato em relação à idade dos indivíduos?

Hipótese e previsão: Seguindo as observações de Coelho et al., 2014 e Eschar et al., 2016 nossa previsão é que o scrounging (total, imediato e não imediato) diminuirá conforme a idade dos indivíduos, a respeito das diferenças entre scrounging imediato e não imediato, prevemos que dado que os indivíduos menores são mais tolerados pelos

indivíduos proficientes, o scrounging dos indivíduos menores corresponderá principalmente a eventos de scrounging imediato e conforme aumenta a idade o scrounging imediato tendera a nível zero, de forma que se houver episódios de scrounging nos indivíduos adultos, corresponderam principal ou exclusivamente a episódios de scrounging não imediato.

Análises: Comparar os índices de Scrounging (total, imediato e não imediato) em função da idade (meses, anos, faixa etária). Foi calculado o índice de Scrounging (frequência de visitas com scrounging/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória das taxas de scrounging imediato e não imediato) para cada sujeito por temporada, posteriormente foi explorada a relação dos índices de scrounging obtidos com a idade em meses, anos, faixa etária (Infante: 0-24meses, Juvenil: 25 a 60 meses; Adulto> 60meses).

Resultados

Encontramos que o índice de scrounging total, imediato e não imediato, diminuem conforme a idade em meses. Encontrando que após o mês 60 os índices de scrounging encontrados correspondem unicamente a eventos de scrounging não imediato, exeto por um sujeito que exibiu um índice muito baixo de scrounging imediato em uma temporada (Figura 7).

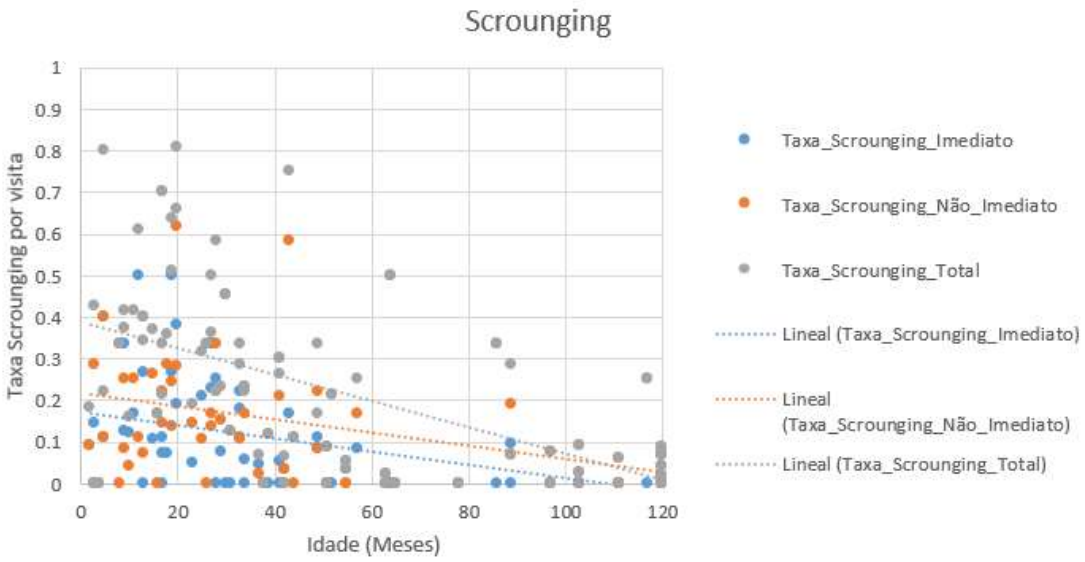


Figura 7. Diagrama de dispersão da relação entre índice de Scrounging e idade em meses dos sujeitos.

Quando agrupados os dados por ano, encontramos que o scrounging ocorre desde o primeiro ano, atingindo o índice máximo de scrounging total no segundo ano e diminuindo gradualmente até o quinto ano, chegando a níveis muito proximos de zero a partir do sexto ano. Quando observados os dados de scrounging por anos discriminando entre imediato e não imediato, encontramos que durante o primeiro, segundo e terceiro ano há índices muito similares de scrounging imediato e não imediato, já no quarto ano e quinto há uma diminuição mais marcada do scrounging imediato do que a diminuição do scrounging não imediato, e a partir do sexto ano o scrouging imediato foi observado apenas em um sujeito em uma temporada enquanto que o índice de scrounging não imediato é ainda exibido por quatro (Figura 8).

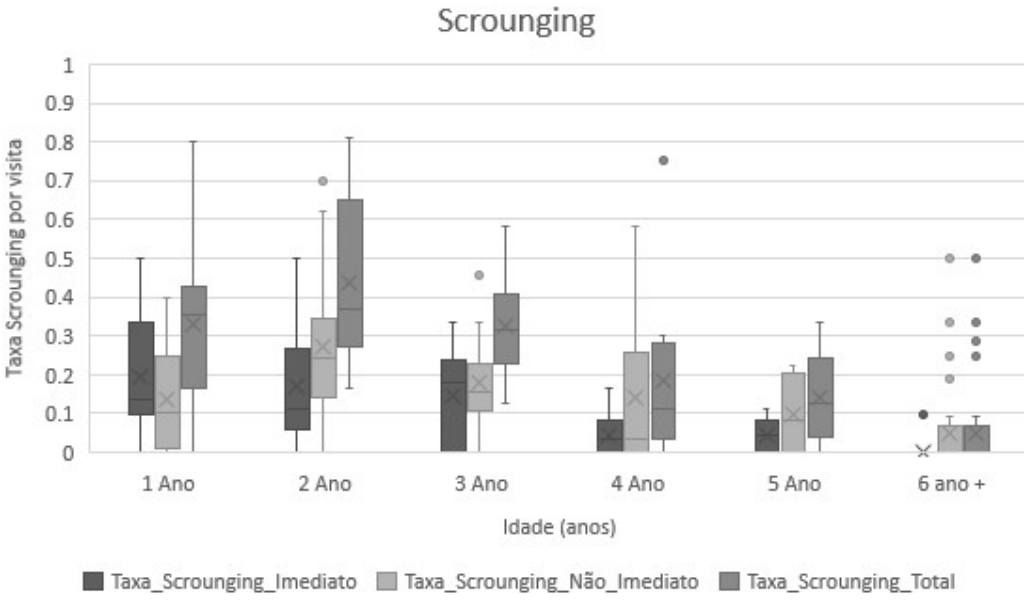


Figura 8. BoxPlot da taxa de Scrounging por idade em anos

Por último, quando exploramos o Scrounging (total, imediato e não imediato) em função da faixa etária, encontramos que o índice de scrounging total é maior na infância, diminuindo levemente na juventude e caindo drasticamente na idade adulta, ao explorar os dados discriminados por scrounging imediato e não imediato, encontramos que tanto o scrounging imediato quanto o não imediato exibem o máximo nível durante a infância, durante a juventude tanto o scrounging imediato quanto não imediato diminuem respeito dos índices encontrados na infância, mas o índice de scrounging imediato é mais reduzido do que o índice de scrounging não imediato; por último, na

idade adulta o índice de scrounging imediato cai para zero em todos os sujeitos exceto um, enquanto que o scrounging não imediato apresenta muita maior variabilidade, tendo quatro sujeitos com índices de scrounging similares aos exibidos por juvenis e infantes e o resto dos indivíduos exibindo índices de scorunging não imediato próximos de zero (Figura 9).

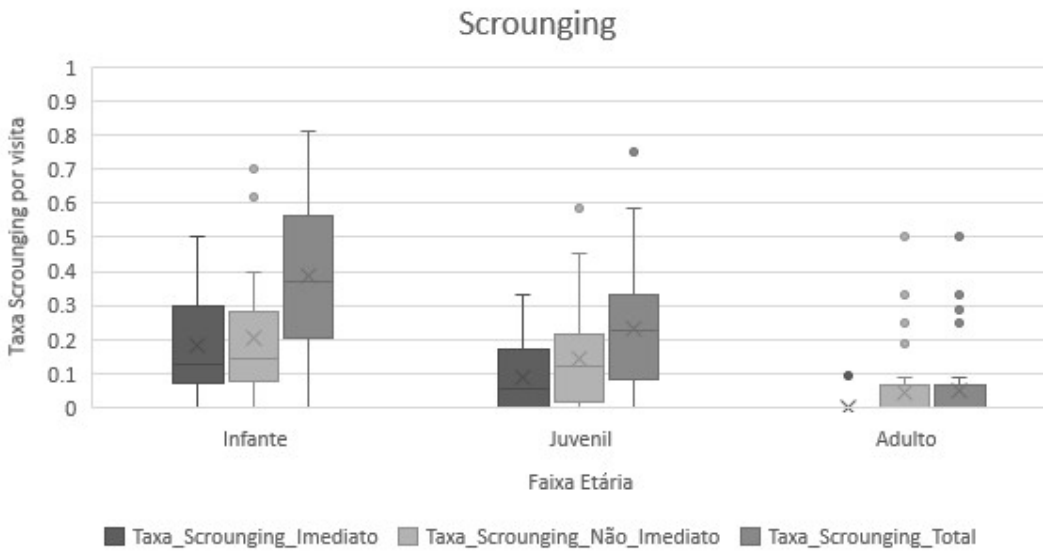


Figura 9. BoxPlot da taxa de Scrounging por faixa etária

Scrounging e variabilidade comportamental

Questão: Além de explorar a questão do scrouging em relação à idade, queremos explorar a relação entre o scrounging e a variabilidade comportamental exibida pelos indivíduos relacionada com os comportamentos de manipulação e quebra de cocos.

Hipótese e previsão: Já que os indivíduos menores estão principalmente interessados na obtenção de alimento sem ter adquirido o conhecimento sobre a sequência adequada para obtê-lo, prevemos que o índice de scrounging estará intimamente relacionado com a variabilidade comportamental exibida, de forma que os indivíduos com altos índices de scrounging também exibiram os maiores índices de variabilidade comportamental e que essa variabilidade comportamental irá diminuir na medida em que a variabilidade comportamental relacionada à quebra também diminua.

Análises: Comparar os índices de reuso conforme o nível de variabilidade comportamental relacionada à quebra de cocos exibida pelos indivíduos.

Foi calculado o índice de scrounging (frequência de visitas com scrounging/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória das taxas de reuso imediato e não imediato) por sujeito por temporada e calculado um índice de variabilidade comportamental similar ao empregado por Resende et al., 2014 com uma pequena mudança para obter um índice entre 0 e 1, sendo 0 o menor índice de variabilidade comportamental (ou seja, todos os comportamentos exibidos pelo indivíduo correspondem a comportamentos da sequência de quebra adequada própria de um indivíduo proficiente na quebra de cocos) e 1 o índice de variabilidade comportamental máximo (ou seja, todos os comportamentos exibidos pelo individuo são comportamentos de exploração ou inadequados que não necessariamente relacionados com a sequência adequada de comportamentos de quebra próprios de um indivíduo proficiente), o cálculo do índice foi o seguinte: comportamentos totais-comportamentos adequados/comportamentos totais (detalhar a fórmula), com esses dados exploramos inicialmente a relação entre índice de scrounging e o índice de variabilidade com todos os sujeitos observados; posteriormente, os indivíduos menores de 6 anos foram classificados em uma dentre três categorias segundo o índice de variabilidade comportamental obtido, assim: Baixo (índice de variabilidade <0.33), médio (índice entre 0.33-0.66) e alto (índice >0.66) e exploramos as diferenças nos índices de scrounging entre essas três categorias.

Resultados

A respeito da relação scrounging e o índice de variabilidade comportamental na quebra, encontramos que o scrounging (total, imediato e não imediato) diminui na medida em que diminui o índice de variabilidade comportamental para todos os sujeitos (Figura 10) e o mesmo padrão foi encontrado quando considerados só os indivíduos menores de 6 anos (Figura 11).

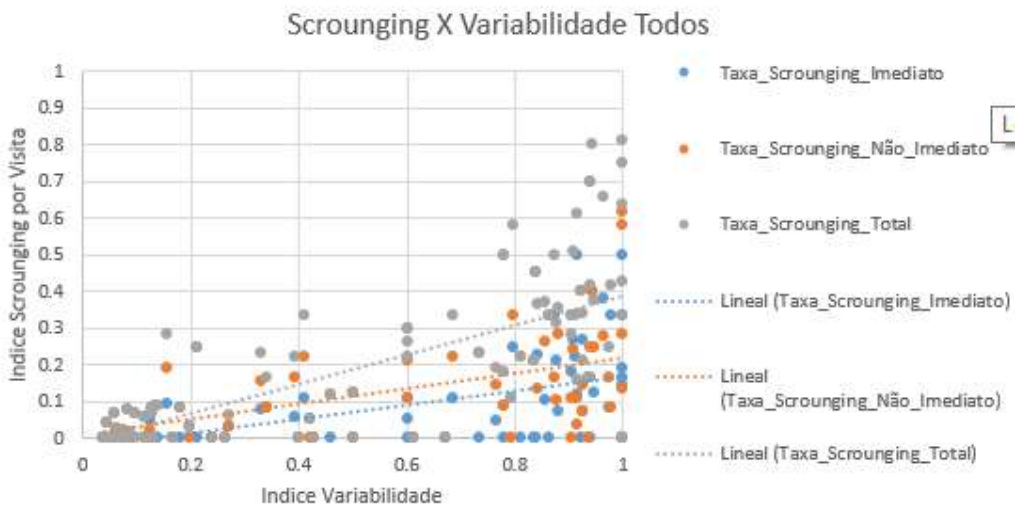


Figura 10. Diagrama de dispersão da relação entre índice Scrounging e índice de variabilidade para todos os sujeitos.

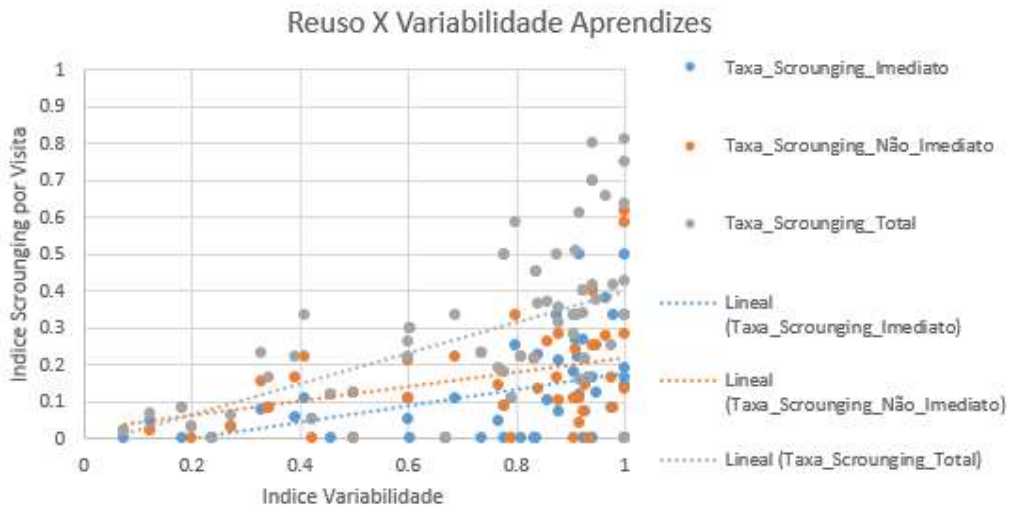


Figura 11. Diagrama de dispersão da relação entre índice Scrounging e índice de variabilidade para os sujeitos menores de 6 anos.

Quando observadas as diferenças no índice de scrounging (total, imediato e não imediato) em função das categorias de variabilidade comportamental considerando todos os sujeitos, encontramos que os indivíduos com altos índices de variabilidade exibem também o maior índice de scrounging total , nos indivíduos com índice de

variabilidade médio encontramos uma diminuição do índice de scrounging (respeito do exibido por indivíduos com alto índice de variabilidade) e um índice de scrounging próximo de zero nos indivíduos com índice de variabilidade baixo (Figura 12). Quando considerados só os indivíduos menores de 6 anos, encontramos o mesmo panorama do encontrado quando incluídos todos os sujeitos (Figura 13). Quando discriminados os dados entre scrounging imediato e não imediato encontramos o mesmo padrão encontrado com o scrounging total com uma única diferença, o scrounging imediato dos indivíduos com índice de variabilidade baixo é zero exceto para dois indivíduos (um adulto maior de seis anos e um juvenil menor de seis anos) (Figuras 12 e 13).

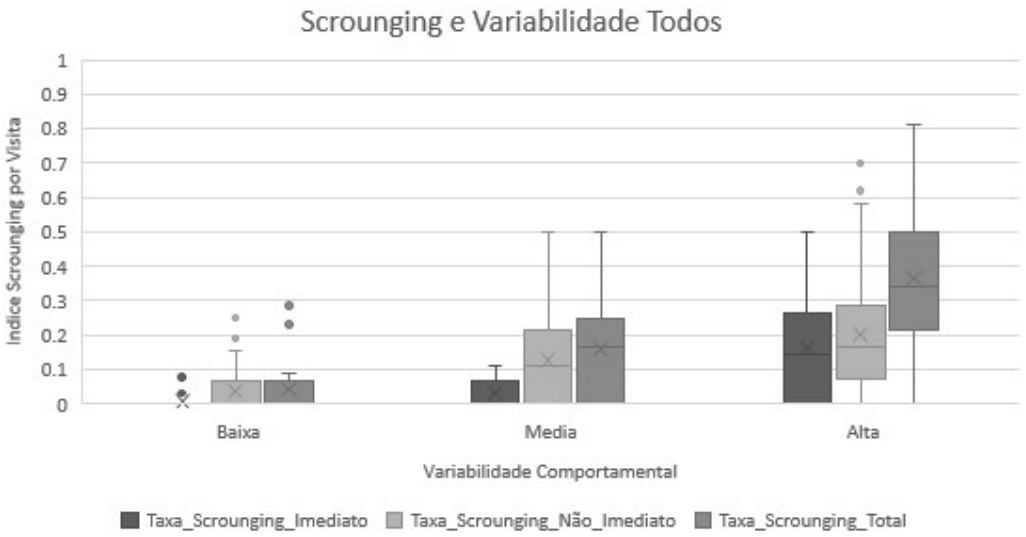


Figura 12. BoxPlot da taxa de Scrounging por índice de variabilidade considerando todos os sujeitos.

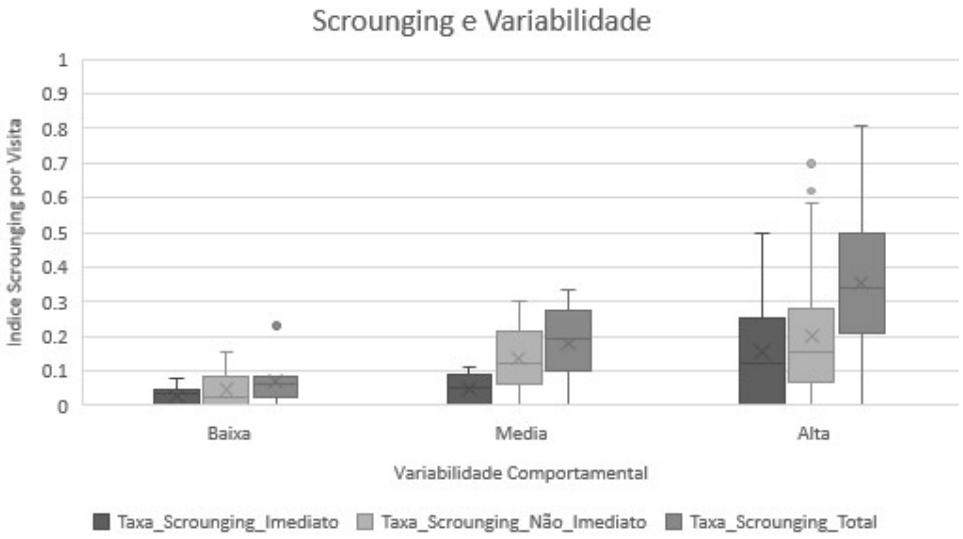


Figura 13. BoxPlot da taxa de Scrounging por índice de variabilidade considerando os sujeitos menores de 6 anos.

Scrounging e proficiencia na quebra

Questão: Continuando com a exploração da relação entre scrounging e a aquisição do comportamento de quebra de cocos, exploramos os índices de scrounging (total, imediato e não imediato) função da proficiência de quebra exibida pelos indivíduos.

Hipótese e previsão: Prevemos que, na medida em que os indivíduos menos experientes não são capazes de consumir coco produto do seu próprio comportamento, o seu índice de scrounging será o maior, e na medida em que adquirem a sequência comportamental correta para obter sucesso na quebra esse índice de scrounging será menor.

Análises: Comparamos os indices de scrounging (total, imediato e não imediato) em função do nível de proficiência de quebra de cocos exibida pelos indivíduos.

Foi calculada a taxa de scrounging (frequência de visitas com scrounging/frequência de visitas no sitio) imediato, não imediato e total (somatória do índice de scrounging imediato e não imediato) por sujeito por temporada e calculado um

índice de proficiência de quebra similar ao empregado em diversos estúdios anteriormente realizados com macacos-prego (Fragaszy et al., 2010), o cálculo do índice foi o seguinte: (o número de cocos quebrado/o número de golpes realizados * 100), obtendo assim um índice de proficiência da quantidade de cocos quebrados por cada 100 golpes, para discriminar entre os indivíduos que exibem comportamentos de quebra adequados sem ter sucesso daqueles indivíduos que não exibem comportamento de quebra adequado (posicionar o coco na bigorna e atingir o coco com uma pedra) somamos uma constante de 0.0001 ao número de cocos quebrados na fórmula para obter índice de 0 absoluto para aqueles indivíduos que não exibiram comportamentos de quebra adequados daqueles indivíduos que exibiram o comportamento de bater adequado sem ter sucesso na quebra. Com esses dados exploramos inicialmente a relação entre o índice de scrounging e o índice de proficiência com todos os sujeitos observados; todos os indivíduos foram classificados em uma dentre quatro categorias segundo o índice de proficiência obtido, assim: Aprendiz (índice de proficiência de 0 absoluto), Inexperto 1 (índice de proficiência entre 0 e 1), Inexperto 2 (índice de proficiência entre 1 e 5 cocos quebrados por cada 100 golpes) e proficiente (índice de proficiencia >5 cocos quebrados por cada 100 golpes e exploramos as diferenças nos índices de scrounging entre essas quatro categorias.

Resultados

Encontramos que os aprendizes (indivíduos que nunca exibiram comportamentos adequados de quebra) exibem o maior índice de scrounging total e imediato; nos inexperientes 1 (indivíduos que exibiram comportamentos adequados de quebra mas sem ter sucesso na quebra) encontramos uma leve diminuição do scrounging total, uma drástica diminuição do scrounging imediato e um índice de scrounging não imediato similar ao encontrado nos indivíduos aprendizes; já nos inexperientes 2 (indivíduos que exibem um baixo índice de proficiência <5 cocos quebrados por cada 100 golpes) encontramos diminuição tanto do scrounging total como do imediato e não imediato respeito do encontrado nos indivíduos inexperientes 1, sendo o scrounging imediato o índice com menor valor, próximo de zero. Finalmente, nos indivíduos experientes encontramos uma redução total do scrounging imediato, e os menores índices de scrounging total e não imediato, próximos de zero (Figura 14).

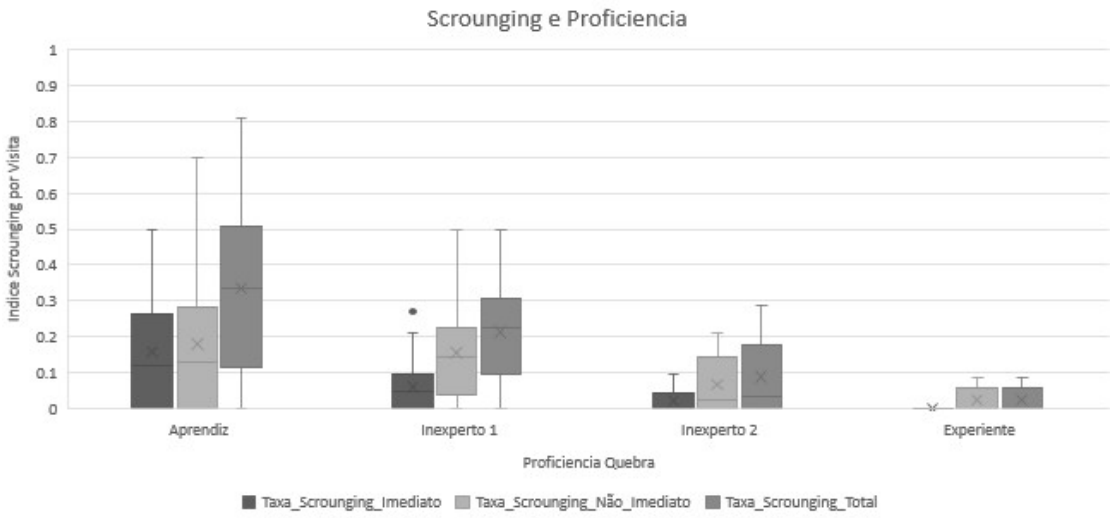


Figura 14. BoxPlot da taxa de Scrounging por proficiência de quebra para todos os sujeitos.

Discussão

Scrounging e idade

O cúmulo de evidencias sobre *scrounging* na quebra de frutos encapsulados em macacos-prego aponta principalmente para uma relação entre o *scrounging* e idade, de forma que macacos imaturos costumam acessar a restos de alimento dos cocos quebrados por outros indivíduos proficientes manipulando diretamente os restos de coco ou lambendo os martelos e bigornas que ainda contém alguns restos de coco (Coelho et al., 2015; Eschar et al., 2016). Nossos resultados replicam fielmente os achados em pesquisas anteriores, de forma que indivíduos imaturos (menores de dois anos) são aqueles que apresentam maiores índices de *scrounging*, incluso nossos dados replicam fielmente a progressão do *scrounging* em relação à idade obtidos por Eschar et al. (2016) e que o pico do *scrounging* é apresentado por indivíduos no segundo ano de vida e que o *scrounging* aparece muito raramente em indivíduos maiores de 5 anos. Porém, nossos dados indicaram também que há indivíduos maiores de 5 anos que ainda apresentam índices de *scrounging* não imediato similares aos apresentados por indivíduos menores de 5 anos. O que nos levou para uma análise do *scrounging* em

relação de outras variáveis além da idade, variáveis propriamente relacionadas com o repertorio comportamental dos indivíduos.

Scrounging e variabilidade comportamental

Até a data, nenhuma das analises realizadas a respeito do *scrounging* foram dirigidas para a sua relação com as mudanças no repertorio comportamental dos indivíduos relacionadas com a aquisição da sequencia adequada de comportamentos de quebra de frutos encapsulados. No presente trabalho apresentamos essa evidencia, encontrando que o *scrounging* positivamente relacionado com a variabilidade comportamental apresentada pelos indivíduos, de forma que indivíduos com maiores índices de variabilidade comportamental também são aqueles que apresentam maiores índices de *scrounging* imediato e não imediato, e aqueles indivíduos com menores índices de variabilidade comportamental, ou seja aqueles que executam mais comportamentos próprios da sequencia adequada de quebra de frutos, são aqueles que menos índices de *scrounging* apresentam. Esses dados permitem supor que além da idade, e das possibilidades de obter alimento através da exploração dos restos de coco produto de mais proximidade com os produtores quebradores, aqueles sujeitos que exibem um repertorio comportamental mais próprio dos quebradores também são aqueles sujeitos menos motivados por obter alimento produto da quebra de outros, o que dirigiu nossa analise para a analise do *scrounging* em função do sucesso na obtenção de alimento produto da quebra do individuo em si mesmo, a proficiência de quebra.

Scrounging e Proficiencia de quebra

Os nossos resultados indicaram como esperado que quando classificados os indivíduos por categorias de proficiência (aprendizes, Inexperientes 1, Inexperientes 2 e Experientes) , o *scrounging* está claramente relacionado com a capacidade dos indivíduos de ter sucesso por conta própria na obtenção do alimento encapsulado; de forma que os indivíduos experientes apresentam o menores níveis de *scrounging*, sendo também os aprendizes aqueles indivíduos que apresentam os maiores índices de *scrounging*, havendo uma diminuição dos índices de *scrounging* na medida em que os indivíduos aumentam o seu sucesso na obtenção de alimento produto da execução própria dos comportamentos adequados de quebra. Importante ressaltar aqui, que mesmo os indivíduos inexperientes 2 (indivíduos que conseguem ter sucesso na quebra,

mas com índices de proficiência baixos) apresentam uma marcada diferença nos índices de *scrounging* com aqueles indivíduos que apresentam maiores índices de sucesso (indivíduos experientes) de forma que parece evidente que a motivação principal dos indivíduos é sempre a obtenção de alimento e que na medida em que os indivíduos são mais capazes de obte-lo por conta própria as necessidades de obte-lo a partir do consumo dos restos deixados por outros quebradores diminui, chegando a níveis muito próximos de zero quando o sucesso na quebra por conta própria garante a satisfação dessa necessidade, assim os índices de *scrounging* encontrados nos indivíduos inexperientes 2 parecem indicar que atingir sucesso na obtenção de alimento produto do comportamento próprio não elimina por completo a motivação por filar os restos de alimento deixados por outros indivíduos, e que para estes indivíduos menos proficientes o *scrounging* termina complementando as taxas de sucesso na obtenção de alimento, de forma que os indivíduos podem ter ganhos tanto produto do próprio comportamento quanto produto do comportamento de outros e quando esses ganhos chegam a níveis de alto sucesso o *scrounging* termina sendo a estratégia menos eficiente (considerando a relação custo-benefício) para obter esse alimento.

Referências

Adams-Curtis, L. E. & D. M. Fragaszy (1994). "Development of manipulation in capuchin monkeys during the first 6 months." Developmental Psychobiology **27**(2): 123-136.

Ballesteros-Ardila, A. D. (2014). *Escolha de Ferramentas na Quebra de cocos por macacos-prego (Sapajus spp.): Efeitos da forma das ferramentas.* Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Bates, E., Carlson-Luden, V., & Bretherton, I. (1980). Perceptual aspects of tool using in infancy. Infant Behavior and Development, 3, 127–140. doi:10.1016/S0163-6383(80) 80017-8 Bjorklund, D. F., & Pellegrini, A. D. (2000). Child development and evolutionary psychology. *Child development*, *71*(6), 1687-1708.

Boesch, C. (2013). Ecology and cognition of tool use in chimpanzees. *Tool use in animals: cognition and ecology*, 22-47.

Brandone, A. C. (2010). *The Development of Intention Understanding in the First Year of Life: An Exploration of Infants' Understanding of Successful vs. Failed Intentional Actions* (Doctoral dissertation, The University of Michigan). Brand, R.J. (2009) Adults Structure Object Demonstrations to Support Infant Attention and Learning. In Cañamero, L., Oudeyer, P.-Y., and Balkenius, C. (Eds) Proceedings of the Ninth International Conference on Epigenetic Robotics: Modeling Cognitive Development in Robotic Systems. Lund University Cognitive Studies, 146.

Brand, R. J., Baldwin, D. A., & Ashburn, L. A. (2002). Evidence for 'motionese': Modifications in mothers' infant-directed action. *Developmental Science*, *5*, 72–83.

Brand, R. J., Hollenbeck, E., & Kominsky, J. F. (2013). Mothers' infant-directed gaze during object demonstration highlights action boundaries and goals. *IEEE Transactions on Autonomous Mental Development*, *5*(3), 192-201.

Brand, R. J., Ragnarsson, K. A., & Casperson, C. (2009). *Non-parents use motionese when demonstrating objects for infants.* Poster presented at the Society for Research in Child Development, Denver, CO.

Brand, R. J., & Shallcross, W. L. (2008). Infants prefer motionese to adult-directed action. *Developmental Science*, *11*, 853–861.

Brand, R. J., Shallcross, W. L., Sabatos, M. G., & Massie, K. P. (2007). Fine-grained analysis of motionese: Eye gaze, object exchanges, and action units in infant-versus adult-directed action. *Infancy*, *11*(2), 203-214.

Bourgeois, K. S., Khawar, A. W., Neal, S. A., & Lockman, J. J. (2007). Infant manual exploration of objects, surfaces, and their interrelations. Infancy, 8, 233–252. doi:10.1207/s15327078in0803_3

Bushnell, E. W., & Boudreau, J. P. (1993). Motor development and the mind: The potential role of motor abilities as a determinant of aspects of perceptual development. *Child development*, *64*(4), 1005-1021.

Caldwell, C. A., & Whiten, A. (2003). Scrounging facilitates social learning in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Animal Behaviour*, **65**, 1085-1092.

Caro, T.M. & Hauser, M.D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals? *The Quarterly Review of Biology. 67*, 151-174.

Carpenter, M., Akhtar, N., & Tomasello, M. (1998). Fourteen-through 18-month-old infants differentially imitate intentional and accidental actions.*Infant behavior and development*, *21*(2), 315-330.

Chappell, J. (2006). Avian cognition: understanding tool use. *Current Biology*,*16*(7), R244-R245.

Connolly, K., & Dalgleish, M. (1989). The emergence of a tool-using skill in infancy. Developmental Psychology, 25, 894–912. doi:10.1037//0012-1649.25.6.894

Connolly, K. (1972). Learning and the concept of critical periods in infancy.*Developmental Medicine & Child Neurology*, *14*(6), 705-714.

Coelho, C. G., Falotico, T., Izar, P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus spp*.). *Animal cognition*, *18*(4), 911-919.

Cooper, R. P., Abraham, J., Berman, S., & Staska, M. (1997). The development of infants' preference for motherese. *Infant Behavior and Development*, *20*, 477–488.

Coussi-Korbel, S., & Fragaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal behaviour*, *50*(6), 1441-1453.

Csibra, G. & Gergely, G. (2006). Social learning and social cognition: The case for pedagogy. In Y. Munakata & M. H. Johnson (Eds.), *Processes of Change in Brain and Cognitive Development. Attention and Performance XXI* (pp. 249-274). Oxford: Oxford University Press.

Csibra, G. & Gergely, G. (2009). Natural pedagogy. *Trends in Cognitive Sciences, 13*, 148-153.

Csibra, G. & Gergely, G. (2011). Natural pedagogy as evolutionary adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 366*, 1149-1157.

Csibra, G. (2007). Teachers in the wild. *Trends in cognitive sciences*, *11*(3), 95-96.

Eppler, M. A. (1995). Development of manipulatory skills and the deployment of attention. *Infant Behavior and Development*, *18*(4), 391-405.

Eshchar, Y. (2015). Development of tool-use behavior in a social context. Nut-cracking in wild bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus). PhD thesis, University of Georgia, Athens, USA.

Eshchar, Y., Izar, P., Visalberghi, E., Resende, B., & Fragaszy, D. (2016). When and where to practice: social influences on the development of nut-cracking in bearded capuchins (Sapajus libidinosus). *Animal cognition*, *19*(3), 605-618.

Falótico, T. (2006). *Estudo experimental do uso de ferramentas para quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (Cebus apella) em semi-liberdade*.

Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo.

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2013). Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys, Sapajus libidinosus. *PloS one*, *8*(11), e79535.

Falótico, T. (2011). *Uso de ferramentas por macacos-prego (Sapajus libidinosus) do Parque Nacional Serra da Capivara-PI*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo.

Fernald, A. (1985). Four-month-old infants prefer to listen to motherese. *Infant Behavior and Development*, *8*, 181–195.

Flynn, E. G., Laland, K. N., Kendal, R. L., & Kendal, J. R. (2013). Target article with commentaries: Developmental niche construction. *Developmental science*,*16*(2), 296-313.

Flynn, E., & Smith, K. (2012). Investigating the mechanisms of cultural acquisition. *Social Psychology*.

Flynn, E., & Whiten, A. (2010). Studying children's social learning experimentally "in the wild". *Learning & Behavior*, *38*(3), 284-296.

Ford, D. H., & Lerner, R. M. (1992). *Developmental systems theory: An integrative approach*. Sage Publications, Inc.

Fragaszy, D.M., & Adams-Curtis, L.E. (1991). Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (Cebus apella). Journal of Comparative Psychology, 105(4): 387- 397.

Fragaszy, D.M., & Adams-Curtis, L.E. (1997). Developmental changes in manipulation in tufted capuchins (*Cebus apella*) from birth through 2 years and their relation to foraging and weaning. *Journal of Comparative Psychology*, 111 (2), 201–211.

Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1630), 20120410.

Fragaszy, D. M. (2012). Community resources for learning: how capuchin monkeys construct technical traditions. *Biological Theory*, *6*(3), 231-240.

Fragaszy, D. M., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B. & de Oliveira, M. G. (2004) Wild capuchin monkeys (Cebus libidinosus) use anvils and stone pounding tools. American Journal of Primatology, 64, 359-366.

Fragaszy, D. M., & Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. *The biology of traditions: models and evidence*, 1-32.

Fragaszy, D. M., & Perry, S. (2008). *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge University Press

Fragaszy, D, Pickering T, Liu Q, Izar P, Ottoni E & Visalberghi E. (2010) Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. Anim Behav 79:321–332.

Fragaszy, D. M., & Visalberghi, E. (2001). Recognizing a swan: Socially-biased learning. *Psychologia*, **44**, 82-98.

Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, *55*(6), 489-499.

Gardiner, A. K., Bjorklund, D. F., Greif, M. L., & Gray, S. K. (2012). Choosing and using tools: Prior experience and task difficulty influence preschoolers' tool-use strategies. *Cognitive Development*, *27*(3), 240-254.

Gergely, G., & Csibra, G. (2013). Natural pedagogy. Navigating the social world: What infants, children, and other species can teach us, 127-132.

Gibson, E.J. (1988). Exploratory behavior in the development of perceiving, acting, and the acquisition of knowledge. *Annual Rex,iew of Psychology, 39,* 141.

Gibson, E., & Pick, A. (2000). An ecological approach to perceptual learning and development Oxford: Oxford University Press.

Giraldeau, L.-A., & Lefebvre, L. (1987). Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behavior in pigeons. *Animal Behaviour*, **35**, 387-394.

Giraldeau, L.-A., & Templeton, J. J. (1991). Food scrounging and diffusion of foraging skills in pigeons, *Columba livia*: The importance of tutor and observer rewards. *Ethology*, **89**, 63-72.

Gottlieb, G. (2007). Probabilistic epigenesis. *Developmental science*, *10*(1), 1-11.

Greif, M. & Needham, A. (2011) The development of human tool use early in life. In: McCormack, T., C. Hoerl, C. & Butterfill, S. (eds.) Tool Use and Causal Cognition. Oxford University Press.

Hauf, P. (2007). Infants' perception and production of intentional actions. In C. VonHofsten & K. Rosander (Eds.). Progress in Brain Research (Vol. 164). Elsevier Science Bv. pp. 285–301.

Hauf, P., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2007). Baby do-baby see!: How action production influences action perception in infants. Cognitive Development, 22(1), 16–32.

Hermann, E., Call, J., Hern_andez-Lloreda, M.V., Hare, B., & Tomasello,M. (2007). Humans have evolved specialised skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. Science, 317, 1360–1366.

Heyes, C. M., & Galef Jr, B. G. (Eds.). (1996). *Social learning in animals: the roots of culture*. Elsevier.

Hopper, L. M., Flynn, E. G., Wood, L. A., &Whiten, A. (2010). Observational learning of tool use in children: investigating cultural spread through diffusion chains and learning mechanisms through ghost displays. Journal of Experimental Child Psychology, 106, 82–97. http://dx.doi.org/10.1016/j.jecp.2009.12.001

Hoppit, W.J.E., Brown, G.R., Kendal, R., Rendell, L., Thornton, A., Webster, M.M., & Laland, K.N. (2008). Lessons from animal teaching. Trends in Ecology and Evolution, 23, 486-493.

Horner, V., &Whiten, A. (2005). Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (Pan troglodytes) and human children (Homo sapiens). Animal Cognition, 164–181. http://dx.doi.org/10.1007/s10071-004-0239-6

Jablonka, E., & Lamb, M. J. (2005). Evolution in four dimensions. *Cumberland, RI: MIT*.

Kahrs, B. A. and J. J. Lockman (2014). "Building tool use from object manipulation: a perception-action perspective." Ecological Psychology **26**: 89-97.

Kalagher, H., & Jones, S. S. (2011). Young children's haptic exploratory procedures. *Journal of experimental child psychology*, *110*(4), 592-602.

Karasik, L. B. (2009). *The transition from crawling to walking affects infants' social actions with objects*. New York University.

Kärtner, J., Schuhmacher, N., & Collard, J. (2014). Socio-cognitive influences on the domain-specificity of prosocial behavior in the second year. *Infant Behavior and Development*, *37*(4), 665-675.

Keil, F. C. (2006). Explanation and understanding. *Annual review of psychology*, *57*, 227.

Keller, H. & Kärtner, J. (2013). Development – The cultural solution of universal developmental tasks. In M. Gelfand, C.-Y. Chiu & Y.-Y. Hong (Eds.), *Advances in Culture and Psychology* (Vol. 3), (pp. 63-116). Oxford University Press.

Kenward, B. (2012). Over-imitating preschoolers believe unnecessary actions are normative and enforce their performance by a third party. Journal of Experimental Child Psychology, 112, 195–207. http://dx.doi.org/10.1016/j.jecp.2012.02.006

Koterba, E. A., & Iverson, J. M. (2009). Investigating motionese: The effect of infant-directed action on infants' attention and object exploration. *Infant Behavior and Development*, *32*(4), 437-444.

Laland, K. N., & Galef, B. G. (2009). *The question of animal culture*. Harvard University Press.

Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture?. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *12*(3), 150-159.

Laland, K. N. and W. Hoppitt (2013). Social learning: An introduction to mechanisms, methods, and models, Princeton University Press.

Laland, K., Matthews, B., & Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, *30*(2), 191-202.

Laland, K.N., Odling-Smee, F.J., & Feldman, M.W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behavioural and Brain Sciences, 23, 131–175.

Laland, K.N., Odling-Smee, F.J. & Feldman, M.W. (2001). Niche construction, ecological inheritance, and cycles of contingency in evolution. In: Oyama, S., Gray, R. & Griffiths, P. (eds) *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. MIT Press. 117–126.

Lawson, R. (2006). The science of cycology: Failures to understand how everyday objects work. *Memory & cognition*, *34*(8), 1667-1675.

Leca J-B, Gunst N, Huffman MA. 2010 Indirect social influence in the maintenance of the stone-handling tradition in Japanese macaques, Macaca fuscata. Anim. Behav. 79, 117–126.

Lederman, S. J., & Klatzky, R. L. (2009). Haptic perception: A tutorial. Attention Perception & Psychophysics, 71(7), 1439–1459.

Libertus et al (2015) Motor training at 3 months affects object exploration 12 months later

Libertus, K., & Needham, A. (2010). Teach to reach: The effects of active vs. passive reaching experiences on action and perception. *Vision research*,*50*(24), 2750-2757.

Liu, Q., Fragaszy, D., Wright, B., Wright, K., Izar, P. & Visalberghi, E. (2011) Wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) place nuts in anvils selectively. *Anim Behav* 81:297–305

Liu, Q., Simpson, K., Izar P., Ottoni, E., Visalberghi, E., Fragaszy, D. (2009) Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkeys (Cebus libidinosus) in Piauı´, Brazil. *Am J Phys Anthropol* 138:210–220.

Lockman, J. (2000). A perception–action perspective on tool use development. *Child Development*, 71, 137–144.

Lockman, J.J. (2001). Infant-directed action: maternal and sibling input. In A. Lillard (Chair), *Motionese: Variation in infant-directed action and what it may convey*. Symposium conducted at the meeting of the Society for Research in Child Development, Minneapolis, MN, April.

Lockman, J. J., & McHale, J. P. (1989). Object manipulation in infancy: Developmental and contextual determinants. In J. J. Lockman, & N. L. Hazen (Eds.), Action in social context: Perspectives on early development (pp. 129–167). New York: Plenum.

Lyons, D. E., Young, A. G., & Keil, F. C. (2007). The hidden structure of overimitation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(50), 19751–19756. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0704452104

Mannu, M. & Ottoni, E. B. (2009). The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, *71*(3), 242-251.

Masataka, N. (1992). Motherese in signed language. *Infant Behavior and Development*, *15*, 453–460.

Masataka, N. (1996). Perception of motherese in a signed language by 6-month-old deaf infants. *Developmental Psychology*, *32*, 874–879.

Mendive, S., Bornstein, M. H., & Sebastián, C. (2013). The role of maternal attention-directing strategies in 9-month-old infants attaining joint engagement. *Infant Behavior and Development*, *36*(1), 115-123.

McCarty, M. E., Clifton, R. K., & Collard, R. R. (2001). The beginnings of tool use by infants and toddlers. Infancy, 2, 233–256. doi:10.1207/S15327078IN0202_8

McCormack, T., Hoerl, C. & Butterfill, S. (2011) Tool Use and Causal Cognition: An Introduction. In: McCormack, T., C. Hoerl, C. & Butterfill, S. (eds.) Tool Use and Causal Cognition. Oxford University Press.

Meltzoff, A. N. (2007). “Like me:” A foundation for social cognition. *Developmental Science, 10*, 126-134.

Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, *198*, 75-77.

Moura, A. C. A. & Lee, P. C. (2004) Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. *Science*, 306.

Mundy, P., Block, J., Delgado, C., Van Hecke, A. V., Parlade, M. V., & Pomares, Y. (2007). Individual differences and the development of joint attention in infancy. Child Development: 78., (3), 938–954.

Mundy, P., Delgado, C., Block, J., Venezia, M., Hogan, A., & Seibert, J. (2003). Early social communication scales (ESCS). *Coral Gables, FL: University of Miami*

Mundy, P., & Newell, L. (2007). Attention, joint attention and social cognition. Current Directions in Psychological Science: 16., 269–274.

Mundy, P., & Sigman, M. (2006). Joint attention, social competence, and developmental psychopathology. In D. Cicchetti, & D. J. Cohen (Eds.) Developmental psychopathology : Vol. 1. (pp. 293–332). Hoboken, NJ: Wiley.

Needham, A. (2000). Improvements in object exploration skills may facilitate the development of object segregation in early infancy. Journal of Cognition and Development, 1, 131–156. doi:10.1207/S15327647JCD010201

Needham, A. W. (2016). *Learning About Objects in Infancy*. Routledge.

Neto, C. (2004). Desenvolvimento da motricidade e as culturas de infância. *Educação Física intervenção e conhecimento científico. Unimep, Piracicaba*, 35-50.

Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW (2003) Niche construction: the neglected process in evolution. In: Monographs in population biology, vol 37. Princeton University Press, Princeton

Oliveira, B. (2012). *Escolha e transporte de ferramentas para a quebra de cocos por macacos-prego (Sapajus sp) em semi liberdade: manipulação experimental dos custos da distância dos "martelos" às "bigornas" e da eficiência da ferramenta*.

Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental) - Universidade de São Paulo.

Osiurak, F., Jarry, C., & Le Gall, D. (2010). Grasping the affordances, understanding the reasoning: toward a dialectical theory of human tool use. *Psychological review*, *117*(2), 517.

Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *17*(4), 171-178.

Ottoni, E. B. & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (Cebus apella) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology, 22,* 347-358.

Ottoni E.B., Resende, B.D & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers—what capuchin monkeys (Cebus apella) know about others' tool using skills. Anim Cogn 8(4):215–219

Ottoni, E. B. (2015). Tool use traditions in nonhuman primates: the case of tufted capuchin monkeys. *Human Ethology Bulletin*, *30*(1), 21-39.

Oyama, S., Griffiths, P. E., & Gray, R. D. (Eds.). (2003). *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*. Mit Press.

Palmer, C. F. (1989). The discriminating nature of infants' exploratory actions.*Developmental Psychology*, *25*(6), 885.

Pauen, S., & Bechtel - Kuehne, S. (2016). How Toddlers Acquire and Transfer Tool Knowledge: Developmental Changes and the Role of Executive Functions. *Child development*.

Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). Causal cognition in human and nonhuman animals: A comparative, critical review. *Annu. Rev. Psychol.*, *58*, 97-118.

Perrotti, A. C., & Manoel, E. D. J. (2001). Uma visão epigenética do desenvolvimento motor. *Rev Bras Cienc Mov*, *9*(4), 77-82.

Perry, S. (2011). Social traditions and social learning in capuchin monkeys (Cebus). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1567), 988-996.

Povinelli, D. J. (2000). Folk physics for apes: The chimpanzee's theory of how the world works.

Reader, S. M., & Biro, D. (2010). Experimental identification of social learning in wild animals. *Learning & Behavior*, *38*(3), 265-283.

Ré, A. H. N. (2011). Crescimento, maturação e desenvolvimento na infância e adolescência: Implicações para o esporte. *Motricidade*, *7*(3), 55-67.

Resende, B. D.; Ballesteros-Ardila, A.D. Contexts of learning and development: opportunities for learning how to crack nuts using tools in semicaptive tufted capuchin monkeys (Sapajus sp). *In: 26th Annual Human Behavior and evolution Society Conference, 2014, Natal*. Abstracts 26th Human Behavior and Evolution Society Behavior, 2014

Resende, B. D. (2010). Influência social na solução de problemas: uma revisão a partir da psicologia comparada. *Temas em Psicologia*, *18*(2), 481-490.

Resende, B. D., Nagy-Reis, M. B., Lacerda, F. N., Pagnotta, M., & Savalli, C. (2014). Tufted capuchin monkeys (Sapajus sp) learning how to crack nuts: Does variability decline throughout development?. *Behavioural processes*,*109*, 89-94.

Resende, B.D. (2004). *Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em situação de semi-liberdade.* Tese de doutoramento não-publicada. Universidade de São Paulo.

Resende, B. D., Ottoni, E. B. & Fragaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nutcracking in young capuchin monkeys (Cebus apella spp.): A Perception-action perspective. *Developmental Science, v. 11*, p. 812-824.

Resende, B. D. & Ottoni, E. B. (2002). Ontogeny of nutcracking behaviour in a semifree-ranging group of tufted capuchin monkeys. *Abstract of the XIXth Congress of the International Primatology Society*, 319-320.

Rizzolatti, G. & Craighero, L. (2004) The Mirror-Neuron System. *Annu. Rev. Neurosci. 2004. 27:169–92* doi: 10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230

Rochat, P. (1989). Object manipulation and exploration in 2-to 5-month-old infants. *Developmental Psychology*, *25*(6), 871.

Rohlfing, K. J., Fritsch, J., Wrede, B., & Jungmann, T. (2006). How can multimodal cues from child-directed interactions reduce learning complexity in robots? *Advanced Robotics, 20*, 1183-1199.

Rogoff, B. (1990). Apprenticeship in thinking: Cognitive development in social context. New York, NY: Oxford University Press.

Rogoff, B., Mistry, J., Goncu, A., & Mosier, C. (1993). Guided participation in cultural activity by toddlers and caregivers. Monographs of the Society for Research in Child Development, 58.

Rogoff, B. (2003). *The cultural nature of human development*. Oxford University Press.

Rozenblit, L., & Keil, F. (2002). The misunderstood limits of folk science: An illusion of explanatory depth. *Cognitive science*, *26*(5), 521-562.

Ruff, H. A., McCarton, C, Kurtzberg, D., & Vaughan, H. G. (1984). Preterm infants' manipulative exploration of objects. *Child Development, 55,*1166- 1173.

Ruiz, A. M. & Santos, L. R. (2013). Understanding differences in the way human and non-human primates represent tools: The role of teleological-intentional information. *In Tool Use in Animals: Cognition and Ecology,* 119.

Seed, A., & Byrne, R. (2010). Animal tool-use. *Current biology*, *20*(23), R1032-R1039.

Sherry D.F. & Galef B.G. (1984). Cutural transmission without imitation: milk bottle opening by birds. Anim. Behav. 32, 937–938. (doi:10.1016/S0003-3472(84)80185-2)Skinner, B. F. (1990). Can psychology be a science of mind?. *American psychologist*, *45*(11), 1206.

Smith, L.B. & Thelen, E. (2003). Development as a dynamic system. *Trends in Cognitive Science*, 7, 343-348.

Sommerville, J. A., & Woodward, A. L. (2005). Pulling out the intentional structure of action: The relation between action processing and action production in infancy. Cognition, 95(1), 1–30.

Sommerville, J. A., Woodward, A. L., & Needham, A. (2005). Action experience alters 3-month-old infants' perception of others' actions. Cognition, 96(1), B1–11.

Somogyi, E., Ara, C., Gianni, E., Rat-Fischer, L., Fattori, P., O'Regan, J. K., & Fagard, J. (2015). The roles of observation and manipulation in learning to use a tool. *Cognitive Development*, *35*, 186-200.

Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M. P., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, Cebus libidinosus. Is it a strategy to overcome food scarcity?. *Animal Behaviour*, *83*(5), 1285-1294.

Terkel J. (1996). Cultural transmission of feeding behavior in the black rat, Rattus rattus. In The roots of culture (eds BG Galef, CM Heyes), pp. 17–47. New York, NY: Academic Press.

Teschke, I., Wascher, C. A. F., Scriba, M. F., von Bayern, A. M. P., Huml, V., Siemers, B., & Tebbich, S. (2013). Did tool-use evolve with enhanced physical cognitive abilities?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1630), 20120418.

Thornton, A., & Malapert, A. (2009). Experimental evidence for social transmission of food acquisition techniques in wild meerkats. *Animal Behaviour*, **78**, 255-264.

Tomasello, M. & Call, J. (1997). Primate cognition. Oxford University Press, New York, ix+517 pp.

Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition.*Behavioral and brain sciences*, *28*(05), 675-691.

Tomasello, M., & Carpenter, M. (2007). Shared intentionality. *Developmental science*, *10*(1), 121-125.

Tomasello, M. (2011). Human culture in evolutionary perspective. *Advances in culture and psychology*, *1*, 5-51.

Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

van Schaik, C. P., Deaner, R. O. & Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, 36(6), 719-741.

Visalberghi, E. & Adessi, E. (2003). Food for thought: social learning about food in feeding capuchin monkeys. In *The Biology of Traditions*, ed. D. M. Fragaszy and S. Perry, pp. 187-212. Cambridge University Press.

Visalberghi, E., & Addessi, E. (2013). Selectivity in Stone Tool Use by Wild Bearded Capuchin Monkeys–Field Observations and Experimental Evidence. *Quo Vadis, Behavioural Biology? Past, Present, and Future of an Evolving Science*, *111*(380), 191-204.

Visalberghi, E; Addessi, E; Truppa, V; Spagnoletti, N; Ottoni, E; Izar, P. & Fragaszy, D. (2009). Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys. *Current Biology, v. 19*, p. 213-217.

Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E., Izar, P., De Oliveira, M. G. & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 426-444.von Hofsten, C. (2013). Action in Infancy: A Foundation for Cognitive Development. *Action Science: Foundations of an Emerging Discipline*, 255.

Werker, J. F., Pegg, J. E., & McLeod, P. J. (1994). A cross-language investigation of infant preference for infant-directed communication. *Infant Behavior and Development*, *17*, 323-333. doi:10.1016/0163-6383(94)90012-4.

Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1994). The use and modification of bone tools by capuchin monkeys. *Current anthropology*, *35*(1), 75-77.

Want, S. C., & Harris, P. L. (2001). Learning from other people's mistakes: causal understanding in learning to use a tool. Child Development, 72(2), 431–443. http://dx.doi.org/10.1111/1467-8624.00288

Whiten, A., & Flynn, E. (2010). The transmission and evolution of experimental microcultures in groups of young children. Developmental Psychology, 46(6), 1694–1709. http://dx.doi.org/10.1037/a0020786

Whiten A., Goodall J., McGrew, W.C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama. Y., Tutin, C.E.G., Wrangham, R.W., & Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. Nature, 399, 682-685.

Whiten, A. & Ham, R. (1992). On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behaviour*, 21, 239-283.

Williamson, R. A., & Brand, R. J. (2014). Child-directed action promotes 2-year-olds' imitation. *Journal of experimental child psychology*, *118*, 119-126.

Wood, L. A., Kendal, R. L., & Flynn, E. G. (2013). Whom do children copy? Model-based biases in social learning. *Developmental Review*, *33*(4), 341-356.