UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

CLARA DE SOUZA CORAT

**Organização sequencial e otimização do comportamento
na quebra de frutos encapsulados por macacos-prego
(*Sapajus* sp.) em semi-liberdade.**

São Paulo
2013

CLARA DE SOUZA CORAT

**Organização sequencial e otimização do comportamento
na quebra de frutos encapsulados por macacos-prego
(Sapajus sp.) em semi-liberdade.**

(Versão modificada)

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Benedicto Ottoni

São Paulo
2013

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

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

Corat, Clara de Souza.

Organização sequencial e otimização do comportamento na quebra
de frutos encapsulados por macacos-prego (*Sapajus* sp.) em semi-
liberdade / Clara de Souza Corat; orientador Eduardo Benedicto Ottoni.
-- São Paulo, 2013.

116 f.

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

1. Utilização de ferramentas 2. Macacos-prego 3. Otimização 4.
Organização sequencial I. Título.

QL785

Nome: Clara de Souza Corat

Título: Organização sequencial e otimização do comportamento na quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (*Sapajus* sp.) em semi-liberdade.

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

Aprovada em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____

Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____

Assinatura _____

Dr. _____

Instituição _____

Assinatura _____

AGRADECIMENTOS

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

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

À Prof. Dra. Patrícia Monticelli, por ter me aceitado de braços abertos e me ajudado a iniciar meu mestrado, mas principalmente por ter me ensinado muito, acreditado em mim e ter se tornado uma grande amiga.

À Prof. Dra. Briseida Resende, pelas aulas e debates, pelas conversas sobre o PET e seus macacos, e por todo o apoio.

Ao Parque Ecológico do Tietê, por ter me permitido desenvolver a pesquisa, aos funcionários, tratadores e seguranças por toda ajuda e informação a respeito dos macacos.

À FAPESP (Processo 2011/03420-5) e ao CNPq, pelo suporte financeiro, sem qual este estudo não poderia ser desenvolvido.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Etologia Cognitiva e laboratórios vizinhos, pela troca de experiências, conversas, discussões, auxílios, viagens e momentos de diversão: Tiago, Raquel, Irene, Marcelo, Mari Dutra, Mari Lee, Nina, Natália, Elisa, Michelle, Pati, Noemi, Renata, Carine, Marcola, Jarka, Carlos, Andrés, Zé, Lucas, Vinicius, Kamila, Iatan, Grazi. E um agradecimento especial à Camila, por ter me ajudado e ensinado muito, e pela companhia ao longo do mestrado.

À Bianca, por ter me apresentado os macacos do PET e ter me ensinado tudo sobre eles, pelas horas de conversa e discussões, e por ter me deixado acompanhar o seu trabalho.

Aos meus amigos do Apê 92, Bárbara, Tati, Thulli e Camila, por terem me acolhido inúmeras vezes, por todas as risadas, comidas, jogatinas, conversas e saídas, a vida em São Paulo é muito mais divertida com vocês. E em especial ao Celso, por, além de tudo, ser meu confidente e uma das pessoas mais incríveis que conheço.

Aos meus amigos de SJC, pelos feriados divertidos e pelos 10 anos de amizade. E em especial ao Rennó, por estar sempre por perto, mesmo que tão longe, e ser um grande amigo e confidente por tanto tempo.

Aos meus amigos do Audiovisual, por compartilharem comigo um pouco do mundo de vocês, por me ensinarem muito sobre cinema e sobre mim mesma, e por todos os divertidíssimos karaokês.

Aos meus amigos de Florianópolis, por todo o carinho e por terem me acompanhado e torcido por mim de longe.

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

Ao meu irmão, Renato, e à minha prima, Eliete, por todo o apoio e convívio.

E por fim, aos macacos-prego do PET, por terem me fascinado, e por me permitir observá-los e aprender, um pouco, sobre suas vidas e comportamentos.

RESUMO

Corat, C.S. (2013). *Organização sequencial e otimização do comportamento na quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (Sapajus sp.) em semi-liberdade*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

O uso de ferramentas para a quebra de frutos encapsulados requer a associação de três elementos: o fruto encapsulado; o “martelo”, uma pedra ou tronco de árvore resistente solto, o qual o animal consegue carregar e levantar; e a “bigorna”, uma superfície rígida e fixa. Este estudo dá continuidade às pesquisas que vêm sendo desenvolvidas com um grupo de macacos-prego (*Sapajus sp.*) em semi-liberdade do Parque Ecológico do Tietê. Dividimos este estudo em duas etapas principais (#1 e #2), e uma paralela (#1B). Na Etapa 1, buscamos analisar se os macacos-prego exibem um padrão na organização das sequências de comportamentos para a realização da quebra de cocos. Disponibilizamos os três elementos para a quebra de coco (coco, martelo e bigorna) em um triângulo, separados, equidistantes e visíveis, cada um pareado com uma placa com padrões gráficos distintos. Assim, para realizar a quebra, os indivíduos precisavam visitar os vértices do triângulo e reunir os elementos móveis (cocos e martelos) na bigorna. Nossos resultados mostram que eles apresentam um padrão bem definido para realizar a sequência de quebra de cocos, sendo o coco o primeiro elemento da quebra a ser coletado, seguido pelo martelo e, depois, pelo transporte de ambos para a bigorna. Observamos que este é um dos trajetos mais curtos e aquele com o menor custo de transporte de martelo. Na Etapa 2, buscamos analisar se a coleta do martelo em segundo lugar é um mecanismo de otimização do transporte de ferramentas ou um subproduto da priorização da obtenção do coco. Disponibilizamos dois martelos, de mesmo peso, a distâncias distintas da bigorna e dos cocos, desta maneira o custo do transporte de martelos (energético e risco de lesões) seria maior ou menor dependendo da escolha, pelo indivíduo, de um ou outro martelo. Nossos resultados mostram que, de fato, a escolha do martelo mais próximo à bigorna e a sequência em que os elementos são coletados diminuem os custos do transporte de martelos. Na Etapa 1B analisamos, através da organização sequencial para a realização da quebra de cocos, se os macacos-prego aprenderam a associação entre padrões gráficos distintos e elementos da quebra de cocos. Para isso utilizamos a mesma configuração do sítio experimental e metodologia da Etapa 1, mas ocultamos os elementos com bacias opacas, de modo que as únicas informações a respeito da posição dos elementos nos vértices seriam as placas com padrões gráficos. Os resultados desta etapa mostraram que os indivíduos não associaram os padrões gráficos com os elementos de quebra durante as Etapas 1 e 1B deste estudo. Acreditamos que os macacos podem não ter realizado a associação na Etapa 1, porque os elementos estavam visíveis, ou seja, não havia a necessidade da associação; a qual seria vantajosa, apenas, na Etapa 1B, mas ela também não ocorreu ao longo desta etapa, talvez pelo tempo reduzido de exposição dos macacos ao “problema”, somado ao desinteresse dos indivíduos - possivelmente, devido à falta do estímulo visual dos elementos.

Palavras-chave: Uso de ferramentas, macacos-prego, otimização, organização sequencial

ABSTRACT

Corat, C.S. (2013). *Sequential organization and optimization of the nut-cracking behavior of semi-wild tufted capuchin monkeys (Sapajus sp.)*. Master's Dissertation, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

The use of tools to crack nuts requires the gathering of three elements: the nut; the “hammer”, a loose rock or tree trunk, that the animal can lift and carry; and the “anvil”, a rigid and immovable surface. This study gives continuity to research with a group of semi-wild tufted capuchin monkeys (*Sapajus sp.*) from the Tietê Ecological Park. We divided this study in two main phases (#1 and #2), and a parallel phase (1B). In Phase 1, we examined if the monkeys exhibit a pattern in the sequential organization of the nut-cracking behavior. We provided and placed the three nut-cracking elements (nut, hammer and anvil) in a triangle: separated, equidistant and visible; each one paired with a plaque with different graphic signs. Thus, to crack the nut the individuals had to visit the triangle vertices and gather the movable elements (nut and hammer) at the anvil. Our results show that the monkeys have a well-defined pattern to perform the nut-cracking sequence: the nut is the first element to be collected, followed by the hammer, and then by the transport of both to the anvil. This is one of the shortest paths and the one with the lowest cost of hammer transportation. In Phase 2, we examined if the hammer being collected in second place is a mechanism to optimize the tool transportation or if it is just a byproduct of the prioritization of the nut collection. We provided two hammers, of same weight, and placed them at different distances of the nut anvil, this way the cost of the hammer transportation (energy and risk of injury) would be higher or lower depending on the choice of hammer. The results show that, in fact, choosing the hammer that was closer to the anvil and the sequence that the elements were collected reduces the costs of hammer transportation. In Phase 1B, we examined, through the sequential organization of the nut-cracking behavior, if the monkeys were able to associate different graphic patterns with the nut-cracking elements. We used the same experimental configuration and methodology of Phase 1, but we hid the elements in the vertices underneath opaque bowls, so the only information about the location of the elements were the plaques with graphic signs. Our results show that the individuals did not associate the graphic patterns with the respective nut-cracking elements neither in Phase 1 nor in Phase 1B. We believe that the monkeys did not learn the association in Phase 1 because the elements were visible, so there was no need for the association - which would be advantageous only on Phase 1B - but it didn't occur during this phase either, perhaps because of the reduced time the monkeys were exposed to the “problem”, added to the disinterest of the individuals – possibly due to the lack of the elements' visual stimuli.

Key-words: Tool use, tufted capuchin monkeys, optimization, sequential organization

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - (A) Cocos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*): (A1) Cocos maduros, (A2) Cocos secos / (B) Cocos de indiá: (B1) Cocos maduros, (B2) Cocos secos.. 36
- Figura 2 - (A) “Sítio de quebra” experimental das Etapas 1 e 1B; (B) posição da árvores do sítio mais utilizadas pelos indivíduos e posição do observador. ... 37
- Figura 3 - Exemplo de configuração do sítio experimental nas Etapas 1 e 1B. 37
- Figura 4 - Padrões gráficos contidos nas placas de madeira, (a) Cocos, (b) Martelo e (c) Bigorna..... 37
- Figura 5 – Participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 1: (A) Proporção absoluta, (B) Média individual. 40
- Figura 6 – Participação dos indivíduos por sexo na Etapa 1: (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem os dois subadultos, (D) Média individual sem os dois subadultos..... 41
- Figura 7 – Proporção de episódios realizados de cada tipo na Etapa 1. 42
- Figura 8 – Frequência de participação por tipo de episódio de acordo com a faixa etária; (A) Frequência absoluta, (B) Média individual. 43
- Figura 9 - Frequência do momento em que o VC foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego; Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna. 44
- Figura 10 - Frequência do momento em que o VM foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego; Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna. 45
- Figura 11 - Frequência do momento em que o VB foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego: Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do

sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna	46
Figura 12 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices no ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; quadrados em roxo = saiu do sítio; a espessura das setas indica a quantidade de episódios.	47
Figura 13 - Frequência das sequências realizadas pelos indivíduos em ECOs: C = vértice dos cocos, M = vértice do martelo, B = vértice da bigorna (cada letra simboliza uma visita em sequência ao vértice).	48
Figura 14 – Frequência das sequências CMB, xCMB e de outras sequências agrupadas por indivíduo.	49
Figura 15 – Frequência das principais sequências em ECOs por disposição (na qual a primeira letra se refere ao vértice mais próximo do observador e a última, ao vértice mais próximo das árvores) dos elementos do sítio de quebra.	50
Figura 16 – Esquema da disposição do coco, martelos e bigorna no estudo de Massaro <i>et al.</i> (2012), figura retirada do próprio artigo.	51
Figura 17 - Configuração do sítio experimental na Etapa 2.	56
Figura 18 - Esquema do sítio experimental na Etapa 2.	56
Figura 19 – Esquema dos trajetos T1; A = T1A, B = T1B, C = T1C.	58
Figura 20 - Esquema dos trajetos T2; A = T2A, B = T2B.	59
Figura 21 - Esquema dos trajetos T3 (A), T4 (B) e T5 (C).	59
Figura 22 - Participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 2; (A) Proporção absoluta, (B) Média individual.	62
Figura 23 - Participação dos indivíduos por sexo na Etapa 2; (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem o subadulto Vicki e o macho juvenil Vodca, (D) Média individual sem o subadulto Vicki e o macho juvenil Vodca.	62
Figura 24 - Proporção de episódios realizados de cada tipo na Etapa 2.	63
Figura 25 - Frequência de participação em cada tipo de episódio por faixa etária; (A) Frequência absoluta, (B) Média individual.	64

Figura 26 - Proporção de ECOs onde foram realizados trajetos com um maior ou menor custo de transporte.	65
Figura 27 - Proporção de cada trajeto de (A) maior custo de transporte e (B) menor custo de transporte, onde trajetos onde o coco não foi deixado na bigorna = azul, trajetos onde o coco foi deixado na bigorna = vermelho.	66
Figura 28 - Porcentagem de ECOs de trajetos com e sem desvio de curso por faixa etária.....	68
Figura 29 - Frequência de episódios em que cada fruto encapsulado foi deixado na bigorna, antes de recolher o M2, de acordo com o fruto pego no monte de cocos.	69
Figura 30 – Bacias opacas com as respectivas placas com pista visual.	74
Figura 31 - Frequência de participação total por indivíduo na Etapa 1B: Adulto = vermelho, Subadulto = azul, Juvenil = roxo, Infante = verde.	76
Figura 32 - Proporção da participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 1B: (A) Proporção absoluta, (B) Média individual.	76
Figura 33 - Proporção da participação dos indivíduos por sexo na Etapa 1B: (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem os dois subadultos e um macho juvenil, (D) Média individual sem os dois subadultos e um macho juvenil.....	77
Figura 34 – Proporção de episódios onde cada vértice foi (A) o primeiro, (B) o segundo e o (C) o terceiro a ser visitado depois que os indivíduos entraram no sítio experimental.	80
Figura 35 - Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram outro vértice ou saem do sítio após visitar o VC e coletar o coco.	80
Figura 36 - Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram primeiro cada vértice dependendo do vértice que estava mais próximo quando eles entraram no sítio experimental.....	82
Figura 37 - Proporção de episódios para os vértices que estavam mais próximos dos indivíduos ao entrar no sítio experimental.	82

- Figura 38 – Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices no ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; quadrados em roxo = saiu do sítio; a espessura das setas indica a quantidade de episódios. 83
- Figura 39 - “Sítio de quebra” experimental da Etapa 1B; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR. 85
- Figura 40 - Proporção de episódios onde cada vértice, relacionado ao local onde o vértice se encontrava, foi (A) o primeiro, (B) o segundo e (C) o terceiro a ser visitado depois que os indivíduos entraram no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR. 85
- Figura 41 – Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram primeiro cada vértice (relacionado com o local ao qual o mesmo estava próximo) dependendo do local que estava mais próximo quando eles entraram no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR. 86
- Figura 42 - Proporção de episódios para os locais que estavam mais próximos dos indivíduos ao entrar no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR. 86
- Figura 43 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos locais onde os vértices se encontravam nos ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : PO = próximo ao observador, PA = próximo às árvores, SR = local sem referenciais próximos; quadrados em roxo = saiu do sítio; a espessura das setas indica a quantidade de episódios. 87
- Figura 44 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices nos ECOs (Etapa1). Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada. 105

Figura 45 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices (Etapa 1B). Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada. 115

Figura 46 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos locais onde os vértices se encontravam (Etapa 1B). Nos quadrados em azul, vermelho e verde: PO = próximo ao observador, PA = próximo às árvores, SR = local sem referenciais próximos; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada. 116

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Nome, sexo, faixa etária dos macacos-prego do grupo estudado e participação dos indivíduos em cada etapa do estudo (Infante: rosa, Juvenil: amarelo, Subadulto: roxo, Adulto: laranja (faixa etária considerada na análise de dados); * migrou para o grupo; ** morreu. Os números na tabela se referem à ao número de episódios (participação) total de cada indivíduo em cada etapa do estudo).....	28
Tabela 2 - Variáveis registradas neste estudo.....	31
Tabela 3 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que participaram da Etapa 1 e número de episódios realizados em cada tipo de episódio.	39
Tabela 4 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que participaram da Etapa 2 e número de episódios realizados em cada tipo de episódio.....	60
Tabela 5 - Número de episódios realizados em cada trajeto por cada indivíduo	67
Tabela 6 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que realizaram episódios com o sítio arrumado na Etapa 1B e número de episódios realizados em cada tipo de episódio.....	78
Tabela 7 - Dia e vezes que o indivíduo Acácio entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo; VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio.	112
Tabela 8 - Dia e vezes que o indivíduo Flufi entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo; VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio.	113
Tabela 9 - Dia e vezes que o indivíduo Vicki entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo;	

VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio. 114

SUMÁRIO

<u>1. Introdução</u>	17
1.1. Uso de Ferramentas	17
1.2. Uso de ferramentas em primatas não-humanos em vida livre	18
1.2.1. Primatas do velho mundo	18
1.2.1.1. Hominóides (<i>Great apes</i>)	18
1.2.1.2. <i>Macacos do velho mundo (Cercopithecoidea)</i>	19
1.2.2. Macaco-prego de topete	20
1.3. A quebra de frutos encapsulados	21
1.3.1. Observações em semi-liberdade: PET	22
1.3.1.1. <i>Experimentos de campo no PET</i>	23
<u>2. Objetivos Gerais</u>	25
<u>3. Materiais e Métodos Gerais</u>	26
3.1. Local de estudo	26
3.2. Grupo de macacos-prego estudado	26
3.3. Coleta de dados	29
3.4. Procedimento	29
3.5. Análise de Dados	33
<u>4. ETAPA 1: Organização Sequencial da Quebra de Cocos</u>	34
4.1. Introdução e objetivos específicos	34
4.2. Materiais e Métodos	35
4.2.1. <u>Análise de dados</u>	38
4.3. Resultados	38
4.3.1. <u>Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo</u>	38
4.3.2. <u>Tipos de Episódio</u>	41
4.3.3. <u>Visitas a vértices</u>	43
4.3.3.1. <i>Visitas ao Vértice dos Cocos (VC)</i>	43
4.3.3.2. <i>Visitas ao Vértice do Martelo (VM)</i>	44
4.3.3.3. <i>Visitas ao Vértice da Bigorna (VB)</i>	45
4.3.4. <u>Sequências em ECOs</u>	46
4.4. Discussão	50
<u>5. Etapa 2: Otimização no Transporte de Martelos</u>	53

5.1. Introdução e objetivos específicos	53
5.2. Materiais e Métodos	54
5.2.1. <u>Análise de Dados</u>	56
5.3. Resultados	59
5.3.1. <u>Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo</u>	59
5.3.2. <u>Tipos de Episódio</u>	62
5.3.3. <u>Trajetos</u>	64
5.4. Discussão	69
<u>6. Etapa 1B: Associação de símbolos à objetos</u>	71
6.1. Introdução e objetivos específicos	71
6.2. Materiais e Métodos	73
6.2.1. <u>Análise de Dados</u>	74
6.3. Resultados	75
6.3.1. <u>Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo</u>	75
6.3.2. <u>Tipos de Episódio</u>	77
6.3.3. <u>Vértices e Locais visitados</u>	79
6.3.3.1. <i>Vértice visitado</i>	79
6.3.3.2. <i>Local visitado</i>	84
6.4. Discussão	88
<u>7. Aspectos Demográficos</u>	90
<u>8. Conclusões</u>	91
<u>REFERÊNCIAS</u>	94
<u>APÊNCICES</u>	105

1. Introdução

1.1. Uso de ferramentas

Segundo a definição de Parrish & Brosnan (2012), cognição é o processo pelo qual as espécies aprendem, memorizam e resolvem problemas, com comportamentos flexíveis que podem se modificar de acordo com a situação, nível de motivação e pressões ambientais. O uso de ferramentas é parte da chamada cognição física, que equipa os indivíduos com habilidades importantes para o forrageamento, como a manipulação de objetos (Parrish & Brosnan, op.cit.).

O uso de ferramentas foi considerado, durante muito tempo, uma característica exclusivamente humana, que nos diferenciava do restante dos animais (Oakley, 1949). Mesmo com os estudos de Köhler em 1925, sobre o uso de ferramentas por chimpanzés (*Pan troglodytes*) cativos, esse comportamento só começou a não ser considerado exclusivamente humano com os estudos de chimpanzés e babuínos selvagens (Goodall, 1964; van Lawick-Goodall, 1971; van Lawick-Goodall *et al.*, 1973) e com a formulação de definições mais abrangentes.

Uma definição de uso de ferramentas foi proposta inicialmente por van Lawick-Goodall (1970), mas mais utilizada pelos pesquisadores da área de cognição animal foi a definição proposta por Beck em 1980, e diversos autores a vêm modificando, com o intuito de deixá-la menos subjetiva, mais precisa e consistente (St Amant & Horton, 2008; Bentley-Condit & Smith, 2009).

Neste estudo utilizaremos a definição reformulada por Shumaker, Walkup e Beck (2011), por ser a mais abrangente e atual, além enquadrar todos os tipos de uso de ferramentas dos sujeitos deste estudo, os macacos-prego (*Sapajus* sp.): “o emprego externo de um objeto do ambiente, não fixado ou fixado e manipulável, para alterar de modo mais eficiente a forma, posição, ou condição de outro objeto, outro organismo, ou o próprio usuário, quando ele segura ou manipula diretamente a ferramenta durante ou antes do uso, e é responsável pela orientação correta e efetiva da ferramenta”.

De acordo com esta definição, diversos invertebrados, aves e mamíferos, assim como alguns peixes utilizam ferramentas (ver Shumaker *et al.*, 2011, para uma revisão detalhada).

1.2. Uso de ferramentas em primatas não-humanos em vida livre

Os primatas são os animais que utilizam ferramentas de modo mais intenso e flexível (Ottoni & Izar, 2008, Frigaszy *et al.*, 2004a).

As primeiras pesquisas sobre o uso de ferramentas por primatas não-humanos foram realizadas com chimpanzés cativos, na década de 20 (Köhler, 1925; Kohts, 1923 *apud* Shumaker *et al.*, 2011; Yerkes & Learned, 1925; Yerkes & Yerkes, 1929).

Os estudos de Janne Goodall, em 1960, deram início às pesquisas sobre o uso de ferramentas com primatas em vida livre (Shumaker *et al.*, 2011) que revelaram as diversas formas de uso de ferramentas exibidas por espécies do Velho (grandes primatas – *great apes*, como os chimpanzés, orangotangos, gorilas e bonobos; gibões e macacos da família cercopitecóide) e do Novo Mundo (macacos-prego, macacos barrigudos, bugios, macacos-aranha e saimiris).

Nas secções abaixo focaremos no uso de ferramentas para o forrageamento.

1.2.1. Primatas do velho mundo

1.2.1.1. Hominóides (*Great apes*)

Os chimpanzés (*Pan troglodytes*) são os primatas não-humanos mais estudados com relação ao uso de ferramentas, tanto em laboratório quanto em vida livre.

Em vida livre foram observados diversos tipos de ferramentas utilizadas por chimpanzés, como, por exemplo, o uso de pedras e pedaços de troncos para quebrar diversos frutos encapsulados (Boesch & Boesch, 1983; Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997; McGrew, 1992; Sakura & Matsuzawa, 1991; Whiten *et al.*, 1999; Whiten & Boesch, 2001); varetas para capturar cupins e formigas (Nishida, 1973),

para a obtenção de mel (Hicks *et al.*, 2005) e extração de tutano de ossos (McGree, 1992). A ocorrência das formas de uso de ferramentas (*tool-kit*) não é homogênea entre todas as populações de chimpanzés (McGrew, 1992), segundo Whiten e Boesch (2001) cada população exibe todo um conjunto de comportamentos que a diferencia das outras. Contudo, como, ao menos em alguns casos, não existem diferenças ecológicas e genéticas significativas entre estas populações, boa parte dessas diferenças entre os *tool-kits* só poderiam ser explicadas por meio da diferença de tradições comportamentais entre populações, mantidas através de processos de transmissão social de informação (Whiten & Boesch, 2001).

Orangotangos (*Pongo pygmaeus*) em vida livre foram observados utilizando varetas para extrair mel de colmeias, para alcançar e liberar sementes de frutos encapsulados protegidos por pelos irritantes (van Schaik *et al.*, 2003). No caso dos orangotangos, apenas populações que apresentam (em função de condições ecológicas particulares) um grau mais elevado de gregriedade exibem uso de ferramentas, o que favorece explicações para sua ocorrência em termos de tradições comportamentais (van Schaik *et al.*, 2003).

Bonobos (*Pan paniscus*), apesar de pertencerem a uma espécie próxima aos chimpanzés, raramente são observados utilizando ferramentas para forragear em vida livre, mas em cativeiro sua capacidade é similar ou superior à dos chimpanzés (Visalberghi *et al.*, 1995; Mulcahy & Call, 2006). Eles já foram observados, em vida livre, utilizando musgos como esponja para absorver água de buracos em árvores (Hohmann & Fruth, 2003) e foram encontradas evidências de uso de varetas para capturar cupins (Badrian *et al.*, 1981; White *et al.*, 2008; Bila-Isa, 2003).

1.2.1.2. Macacos do velho mundo (*Cercopithecoidea*)

Entre os macacos do velho mundo, o uso de ferramentas é estudado principalmente no gênero *Macaca*, em cativeiro. A única espécie observada usando ferramentas, para forrageio em vida livre é a dos macacos cinomolgos, *Macaca fascicularis*. Malaivijitnond *et al.* (2007) observaram grupos destes animais utilizando pedras para destacar gastrópodes e bivalves do substrato e esmagar suas conchas.

Babuínos (*Papio cynocephalus*) de vida livre já foram observados, utilizando pedras para quebrar frutos e usando pedras e folhas para limpar o corpo (Beck, 1974; van Lawick-Goodall *et al.*, 1973).

1.2.2. Macaco-prego

O principal primata do novo mundo a utilizar ferramentas para o forrageio é o macaco-prego (*Sapajus sp.*)¹, os quais são encontrados do norte da América do Sul até o sul do Brasil, Paraguai e norte da Argentina, e vivem em grupos de 3 a 53 indivíduos (Lynch & Rímoli, 2000; Falótico, 2011; Coelho, comunicação pessoal).

Os primeiros estudos sistemáticos sobre o uso de ferramentas em macacos-prego selvagens foram realizados na Serra da Capivara, PI, onde episódios de uso de ferramentas já haviam sido relatados por Moura (Moura & Lee, 2004) e na Fazenda Boa Vista, PI (Fragaszy *et al.*, 2004b), em populações selvagens de *Sapajus libidinosus* vivendo em ambientes de cerrado e caatinga.

Segundo Visalberghi *et al.* (2005), o grau de terrestrialidade exibido pelos macacos nestes ambientes otimiza as oportunidades de manipulação de cocos e pedras e da aprendizagem de técnicas de extração do endosperma dos cocos

Na Fazenda da Boa Vista, foi observado que os macacos-prego utilizam, apenas, pedras como “martelos” para quebrar frutos encapsulados de palmeiras e outras plantas (Fragaszy *et al.*, 2004a).

Já na Serra da Capivara, através do acompanhamento de dois grupos de *Sapajus libidinosus* ocupando uma área de caatinga, Mannu & Ottoni (2009), e posteriormente Falótico (2011) com outros dois grupos, encontraram um “*tool-kit*” mais diferenciado (que ocorre, possivelmente, pela diferença de tradições comportamentais entre as populações de macacos-prego, de maneira similar ao observado em chimpanzés e orangotangos). Nestes grupos, pedras são utilizadas como martelo para quebrar frutos encapsulados e sementes, para amolecer o solo e cavar, para pulverizar seixos, e, ainda, como enxada para cavar. Além disso, em um destes grupos, Falótico (2011) observou o arremesso de pedras como parte do display sexual de algumas fêmeas. Além de pedras, estes grupos utilizam também varetas como sondas para expulsar invertebrados e pequenos vertebrados de seus esconderijos e para extrair mel de dentro de ocos de tronco, e como lanças para deslocar animais potencialmente perigosos (Falótico, 2011).

¹ A taxonomia do gênero *Cebus* passou por diversas revisões na última década, sendo que os macacos-prego robustos (com tufo - pelagem da cabeça), tradicionalmente considerados, como subespécies de *C. apella*, foram reclassificados dentro de um novo gênero, o *Sapajus* (Silva Jr., 2001), devido a diferenças morfológicas, filogenéticas, ecológicas e comportamentais em relação aos macacos-prego sem tufo (*Cebus sp.*) (Lynch Alfaro *et al.*, 2012).

Além disso, estes autores realizaram o primeiro registro de uso seqüencial/combinado de ferramentas por macacos-prego selvagens (Ottoni & Mannu, 2005; Mannu & Ottoni, 2009), onde os animais (1) utilizaram uma pedra para aumentar a fenda da rocha ou tronco e em seguida uma vareta para desentocar um animal, (2) utilizavam uma pedra para cavar o solo e em seguida uma vareta para desentocar aranhas, ou (3) utilizavam uma pedra para cavar e outra (ou a mesma) para esmagar as batatas de farinha-seca ou raiz de louro assim encontradas (Falótico, 2011).

1.3. A quebra de frutos encapsulados

O uso de ferramentas para a quebra de frutos encapsulados requer a união de três elementos: o fruto encapsulado; o “martelo”, uma pedra ou tronco de árvore resistente não fixado, o qual o animal consegue carregar e levantar; e a “bigorna”, uma superfície rígida e fixa, como uma rocha ou um tronco de árvore.

Em vida livre, chimpanzés e macacos-prego podem encontrar martelos e bigornas já associados, por já terem sido utilizados previamente, e assim só precisam recolher e transportar os frutos encapsulados até um “sítio de quebra”. Mas caso os elementos estejam separados, os animais recolhem “martelos” e frutos encapsulados, e os transportam, inclusive de forma concomitante, até uma “bigorna” para realizar a quebra (Falótico, 2011; Mannu & Ottoni, 2009; Frigaszy *et al*, 2004b; Boesch & Boesch, 1983; Hannah & McGrew, 1987).

Os chimpanzés foram os primeiros primatas não-humanos a serem observados, em 1951, sistematicamente, utilizando pedras e troncos para quebrar frutos encapsulados em vida livre (Beatty, 1951 *apud* Hannah & McGrew, 1987).

Já as primeiras observações sistemáticas de uso de ferramentas por macacos-prego não-cativos, mais especificamente para a quebra de frutos encapsulados, foram feitas na década de 90, com grupos semi-livres em parques urbanos (Mannu & Ottoni, 1996; Rocha *et al.*, 1996).

1.3.1. Observações em semi-liberdade: PET

Ao longo dos últimos 16 anos, a equipe do Laboratório de Etologia Cognitiva da Universidade de São Paulo vem estudando o uso espontâneo de pedras na quebra de cocos por um grupo de macacos que vive há mais de 20 anos na Área de Preservação do Parque Ecológico do Tietê (PET - São Paulo, SP).

O estudo sobre uso de ferramentas no PET se desenvolveu através de quatro fases.

Na primeira fase foi feita a descrição preliminar do comportamento recém-descoberto (levantamento e monitoramento dos sítios de quebra de cocos; Mannu & Ottoni, 1996).

Na segunda fase foi realizada uma descrição mais elaborada do fenômeno, em seus aspectos morfológicos e demográficos (Mannu & Ottoni, 1998, 1999, 2001).

Na terceira fase foi feita a descrição dos aspectos ontogenéticos do uso de ferramentas, para as relações entre aprendizagem individual e observacional na difusão deste comportamento (Resende & Ottoni, 2002a; Ottoni *et al.*, 2002; Coelho, 2009), outros subprojetos abordaram diferentes aspectos do uso de ferramentas e de questões associadas, como as relações entre brincadeira (exploratória e social) e aprendizagem do uso de ferramentas (Resende & Ottoni, 2002b; Carvalho *et al.*, 2002), bipedalismo e uso do solo (Silva *et al.*, 2000), uso induzido de ferramentas na extração de melado de uma caixa-problema (Aquino & Ottoni, 2001), interações com outras espécies (Falótico *et al.*, 2002; Resende *et al.*, 2004a) e sobre a predação de aves e a partilha deste recurso (Ferreira *et al.*, 2002).

Os resultados desta fase apontam para uma aprendizagem do uso de ferramentas, por macacos-prego, por meio de emulação, onde a relação entre o uso da ferramenta e a obtenção do recurso é rapidamente aprendida por observação (o que corresponde às observações em laboratório de Frigaszy & Visalberghi (1989)), mas a forma adequada na manipulação só é descoberta (quando o é) individualmente, por tentativa-e-erro - um mecanismo que, embora mais “modesto” que a imitação em termos cognitivos, pode se mostrar extremamente funcional e adaptativo em espécies com grande propensão à manipulação exploratória (Perondi *et al.*, 1995; Mannu & Ottoni, 2001; Resende e Ottoni, 2002a; Ottoni *et al.*, 2002).

Na quarta fase foram realizados, até o momento, quatro experimentos de campo sobre o uso de ferramentas.

1.3.1.1. Experimentos de campo no PET

Nos experimentos de campo foram instalados sítios experimentais em um espaço aberto, dentro da área de uso dos animais. Os sítios eram constituídos de 2 blocos de concretos hexagonais - as bigornas, distantes 1,5m um do outro, com cocos e martelos potenciais sendo disponibilizados nas imediações, de acordo com as condições de cada experimento (Falótico, 2006; Fonseca, 2012).

No primeiro experimento, realizado por Falótico (2006), foi introduzido um fruto encapsulado novo - com o qual os indivíduos do grupo não haviam tido nenhum contato prévio, o coco de indaiá (*Attalea dúbia*), a fim de observar quais os primeiros animais a utilizar essa nova fonte alimentar (e seu processo de aprendizagem individual), acompanhar a dinâmica de disseminação dessa prática no grupo, e determinar quais classes de indivíduos (sexo/idade) desencadeariam eventuais processos de inovação comportamental. Segundo o autor, a disseminação da quebra e consumo do novo fruto foi bastante rápida, sendo que em alguns casos deveu-se à aprendizagem inteiramente individual, mas também houve casos de consumo somente após ou da observação de outros indivíduos quebrando cocos ou do contato com restos dos cocos. Neste último caso, as eventuais influências sociais estariam restritas ao realce de estímulo (quando a atenção de um animal é atraída para um local ou objeto do ambiente pela atividade de um coespecífico), mas, onde houve observação direta do comportamento, emulação ou imitação não podem ser descartadas.

No segundo experimento foi observada a escolha, pelos indivíduos do grupo, entre martelos de diferentes pesos disponíveis para a quebra de coco, a fim de verificar se há padrões individuais ou de classe (sexo/idade) na escolha dos martelos - e o grau de variabilidade destas preferências (Falótico, 2006). Os resultados mostraram que não houve preferência por martelos em função da posição, mas sim do tamanho/peso, sendo o martelo de 1300g (o segundo maior) significativamente mais utilizado. No entanto, quando as faixas etárias foram comparadas, verificou-se que os juvenis exibiram um uso significativamente maior de martelos nas posições mais próximas à bigorna. Já os adultos e subadultos não apresentaram preferência por posição, escolhendo significativamente mais os martelos mais pesados. Segundo Falótico (2006), os padrões de resposta exibidos

pelas diferentes faixas etárias sugerem uma crescente seletividade na escolha das ferramentas.

No terceiro experimento, também realizado por Falótico (2006), foi abordado o transporte das ferramentas, para determinar se este ocorria quando os martelos potenciais se encontravam a diferentes distâncias (5m ou 10m) do seu local de uso (bigorna com cocos disponíveis). Foi observado que os indivíduos proficientes na quebra, na maioria das vezes, transportavam o martelo, quando a distância era de 5m. Quando a distância foi aumentada para 10m, a ocorrência de transporte de martelos diminuiu. O autor observou ainda que o transporte de ferramentas foi quase sempre acompanhado do transporte concomitante de cocos recolhidos na proximidade das bigornas, e sugeriu que uma possível explicação para este comportamento estaria nos riscos de perda do recurso para outros indivíduos durante o afastamento na busca do martelo.

No quarto experimento, realizado por Fonseca (2012), foi observada a escolha de ferramentas, a fim de analisar possíveis preferências por martelos de determinados pesos e os efeitos de custos e benefícios associados ao seu transporte e manejo, e verificar se estas preferências se modificam em função da distância de transporte da ferramenta ou do grau de dureza dos cocos oferecidos. Foi observado que os indivíduos juvenis preferem martelos mais pesados, que, segundo a autora, podem refletir uma compensação da menor força e tamanho destes indivíduos. Foi observado que o custo do transporte da ferramenta até a bigorna foi a variável de segunda maior importância, depois do peso, ou seja, a distância do transporte pode influenciar na escolha do peso do martelo. Fonseca (2012) relatou ainda que as escolhas por diferentes pesos de martelo não variaram em relação ao grau de dureza dos cocos oferecidos.

Com relação à escolha de ferramentas, outros autores obtiveram informações adicionais em estudos em cativeiro, semi-liberdade e vida livre. Foi observado que macacos-prego selecionam ferramentas funcionais (Evans & Westergaard, 2004) e eficientes para a quebra do coco, seja de acordo com o material (Antinucci & Visalberghi, 1986), peso/tamanho (como mostrado nos experimentos acima; Schrauf *et al.*, 2008; Visalberghi *et al.*, 2009; Ferreira *et al.*, 2010; Massaro *et al.*, 2012) e resistência do martelo (Visalberghi *et al.*, 2009), ou de acordo com o tamanho e a profundidade das concavidades na bigorna (Liu *et al.*, 2011).

2. Objetivos Gerais

Este estudo tem como intuito dar continuidade aos estudos experimentais sobre escolha, transporte e uso de ferramentas com o grupo de macacos-prego do Parque Ecológico do Tiête.

Buscamos aqui investigar se e como os macacos organizam a quebra de cocos, ou seja, em que sequência buscam os elementos para a quebra de cocos e em que medida esta, minimiza o custo de transporte de martelos. Para isso separamos este estudo em duas diferentes etapas (#1 e #2).

Na Etapa 1, buscamos analisar a organização sequencial para a realização da quebra de frutos encapsulados; já na Etapa 2, buscamos analisar se há otimização do transporte de cocos e martelos até a bigorna.

A partir da configuração do sítio experimental utilizada na Etapa 1 - onde placas com padrões gráficos distintos foram pareadas a cada elemento da quebra (ver abaixo) - elaboramos ainda a Etapa 1B deste estudo, onde buscamos analisar, através da organização sequencial para a realização da quebra de frutos encapsulados, numa condição em que o conteúdo dos vértices não se encontrava visível, se os macacos conseguem associar padrões gráficos abstratos distintos aos elementos de quebra.

3. Materiais e Métodos Gerais

3.1. Local de estudo

Os experimentos foram realizados no Parque Ecológico do Tietê (P.E.T.), núcleo Engenheiro Goulart, localizado na Zona Leste da cidade de São Paulo – SP. O Parque compreende uma área de 14 km², e oferece diversas opções de lazer, esportes e educação para a população local.

O Centro de Recuperação de Animais Silvestres (C.R.A.S.) do P.E.T. recebe animais silvestres oriundos de apreensões do tráfico ilegal de animais silvestres e proporciona cuidado veterinário, recintos e alimentação para estes animais, que uma vez apreendidos, são mantidos em cativeiro (Coelho, 2009).

O grupo de macacos-prego em estudo habita uma área de preservação de 200.000 m², que tem acesso restrito a visitantes, onde há três lagos e algumas pequenas construções e cuja vegetação é composta por mata de reflorestamento, incluindo vegetação arbustiva, eucaliptos e árvores frutíferas como jabuticabeiras, bananeiras, limoeiros, goiabeiras e amoreiras e quatro espécies de palmeiras, incluindo o jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), cujo fruto é quebrado com o auxílio de pedras pelos indivíduos do grupo estudado.

A área de preservação abriga várias espécies de aves, répteis e outros mamíferos: bugios (*Alouatta fusca*), quatis (*Nasua nasua*), catetos (*Tayassu tajacu*), tatus (uma espécie não identificada), gambás (*Didelphis sp.*), preguiças (*Bradypus variegatus*), cotias (*Dasyprocta agouti*), antas (*Tapirus terrestris*), e capivaras (*Hidrochaeris hidrochaeris*).

3.2. Grupo de macacos-prego estudado

O grupo vive na área de preservação há mais 20 anos, e vem sendo acompanhado por pesquisadores desde 1995. Acreditamos que teve como membros

fundadores 4 indivíduos (Suspeito, Meire, Ana e Física) apreendidos pelo IBAMA e escaparam das ilhas em que foram soltos para a área de preservação.

Durante a Etapa 1 da coleta de dados (de 12/2010 a 05/2011) o grupo chegou a 37 indivíduos: 4 machos adultos (sendo 3 castrados), 11 fêmeas adultas, 2 machos subadultos, 9 juvenis (5 fêmeas e 4 machos) e 11 infantes (2 machos, 1 fêmea e o restante indeterminado), sendo que 4 desses infantes nasceram durante o período do experimento.

Durante a Etapa 1B¹ (de 12/2011 a 07/2012) o grupo chegou a 45 indivíduos: 5 machos adultos, 13 fêmeas adultas, 1 macho subadulto, 9 juvenis (3 fêmeas, 6 machos) e 17 infantes.

Durante a Etapa 2¹ (de 07/2011 a 10/2011) o grupo chegou a 38 indivíduos: 5 machos adultos (sendo 3 castrados, e um que retornou para o grupo – estava em um grupo de machos em outro local do parque), 11 fêmeas adultas, 2 machos subadultos, 9 juvenis (5 fêmeas e 4 machos) e 11 infantes (2 machos, 1 fêmea e o restante, indeterminado).

Ao final da Etapa 1B período um macho subadulto desapareceu e uma fêmea juvenil e um infante morreram eletrocutados. No início da Etapa 2 duas fêmeas mudaram de categoria – de juvenis para adultas, três infantes (dois machos e uma fêmea) mudaram de categoria, passando a ser considerados juvenis e nasceram nove filhotes (Tabela 1).

Neste estudo, na tentativa de padronizar com estudos anteriores, foram considerados “Infantes I” os indivíduos até um ano de idade, “Infantes II” os de um a dois anos, “Juvenis”, os indivíduos a partir de dois anos até cinco anos (para machos) e até cinco anos ou até a primeira gestação (para fêmeas), “Subadultos”², os machos dos cinco aos 8 anos e “Adultos”, os indivíduos a partir de oito anos.

¹ A sequência de exibição das Etapas ao longo da dissertação foi modificada, com relação à execução prática das mesmas, para uma melhor compreensão do estudo.

² Indivíduos nesta faixa etária possuem tamanho de adulto, mas têm topete pouco desenvolvido (Resende, 2004b). Neste estudo separamos os indivíduos nesta faixa etária dos adultos para a análise dos dados, pois os mesmos participaram muito mais que os adultos.

Tabela 1 – Nome, sexo, faixa etária dos macacos-prego do grupo estudado e participação dos indivíduos em cada etapa do estudo (Infante: rosa, Juvenil: amarelo, Subadulto: roxo, Adulto: laranja (faixa etária considerada na análise de dados); * migrou para o grupo; ** morreu. Os números na tabela se referem à ao número de episódios (participação) total de cada indivíduo em cada etapa do estudo).

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 1B
Abelha	Macho	Adulto	26	14	0
Acácio	Macho	Juvenil	73	87	24
Alice	Fêmea	Juvenil/ Adulta	8	7	7
Amora	Fêmea	Adulta	20	2	0
Ana	Fêmea	Adulta	4	8	3
Angélica	Fêmea	Adulta	32	8	3
Cacá	Fêmea	Adulta	26	95	3
Cajú	Macho	Juvenil	51	106	9
Careca	Macho	Infante II/ Juvenil	19	47	9
Cisca	Fêmea	Adulta	11	44	1
Cláudia	Fêmea	Adulta	7	27	2
Cuca	Fêmea	Juvenil	24	**	9
Davi	Macho	Adulto	53	131	7
Darwin	Macho	Adulto	*	31	5
Física	Fêmea	Adulta	20	13	1
Fleur	Fêmea	Juvenil	21	3	3
Floyd	Macho	Juvenil	30	37	7
Flufi	Macho	Subadulto	152	**	22
Frida	Fêmea	Adulta	15	32	0
Frapê	Macho	Juvenil	54	41	12
Fritz	Fêmea	Juvenil/ Adulta	47	21	10
Gorila	Fêmea	Infante II/ Juvenil	20	6	5
Jabá	Fêmea	Adulta	15	48	5
Janete	Fêmea	Adulta	16	31	3
Medeiros	Macho	Adulto	39	78	13
Suspeito	Macho	Adulto	48	86	11
Val	Fêmea	Juvenil	69	95	17
Vavá	Fêmea	Adulta	67	62	12
Vicki	Macho	Subadulto	125	171	26
Vodca	Macho	Infante II/ Juvenil	51	190	12
Infantes	Desconhecido	Infante I e II	11	141	14

Os macacos foram diariamente provisionados (banana, mamão, melancia, maçã, pepino, coco da Bahia, ração de cachorro, polenta e ovo cozido), mas itens naturalmente disponíveis (frutos, folhas, flores, artrópodes e pequenos vertebrados) têm um papel importante em sua dieta.

Os animais foram habituados à presença da observadora antes do início da coleta de dados, durante um período de “treinamento” para o reconhecimento dos indivíduos. Os indivíduos, com exceção dos infantes, foram reconhecidos individualmente através de características faciais, de topete e de pelo.

3.3. Coleta de dados

A coleta de dados foi iniciada em Dezembro de 2010 e foi encerrada em Julho de 2012. O estudo foi desenvolvido em um local próximo (a cerca de 25m de distância) à área na qual os indivíduos estão habituados a receber alimento, por volta das 11h da manhã, o que garantiu a presença dos mesmos na maior parte dos dias.

3.4. Procedimento

Em todas as etapas deste estudo, o método de amostragem utilizado foi o que chamamos de “evento focal”, onde a unidade amostral é um evento completo de visita ao sítio por um dos sujeitos (com um interesse especial pelos episódios envolvendo, efetivamente, tentativas de quebra de cocos).

Cada “episódio experimental” foi iniciado com entrada de um indivíduo do sítio de quebra de cocos, sendo continuamente filmado em vídeo digital (câmera HD) para análise posterior até o seu final, definido como o momento em que o animal deixa o sítio.

Situações envolvendo a visita de sujeitos na presença de outro(s), foram analisadas à parte; embora, nestes casos, sejam introduzidos diversos fatores adicionais tais como a presença do outro animal como atrator ou como obstáculo à

realização da quebra de cocos, oportunidades de *scrounging*, arranjo experimental alterado.

Estes casos também constituem situações interessantes, onde efeitos sociais sobre a estruturação da atividade destes sujeitos podem ser analisados à parte e comparados com o observado na situação original.

O sítio experimental foi preparado no início de cada dia de coleta, e a cada vez que a visita de um sujeito (ou grupo de sujeitos) foi concluída, o arranjo experimental foi “reinicializado”, removendo-se restos de frutos encapsulados (para simplificar, utilizaremos o termo “cocos” no restante do estudo) e martelo da bigorna e repondo-se os cocos e martelos.

Em cada episódio foram registradas variáveis referentes ao indivíduo, tipo de episódio, situação do sítio experimental no momento em que o animal entrou nele, a sequência de visitas do sujeito, dentre outras (Tabela 2).

Tabela 2 - Variáveis registradas neste estudo.

Variáveis	Categorias	Descrição	Etapa que foi utilizado
Indivíduo		Nome do indivíduo	1, 2 e 3
Faixa Etária	Adulto Subadulto Juvenil Infante	A partir da primeira gestação para fêmeas, a partir dos 8 anos de idade para machos Machos de 5 a 8 anos de idade Dos 2 aos 5 anos de idade, ou até a primeira gestação das fêmeas Até 2 anos de idade	1, 2 e 3
Sexo	Macho Fêmea		1, 2 e 3
Tipo de Episódio	ECO EIN ESA	Categorias descritas em materiais e métodos	1, 2 e 3
Descrição Episódio	EP EM	Primeiro episódio do indivíduo no dia Mais de um episódio no dia	1, 2 e 3
Descrição Sítio	Sítio Arrumado Sítio Desarrumado	Sítio com todos os elementos em suas posições iniciais Sítio com um ou mais elementos fora de suas posições iniciais	1, 2 e 3
Disposição	CMB CBM MBC MCB BMC BCM	Localização de cada vértice, sendo a primeira letra o vértice mais próximo ao observador, a segunda o vértice no local onde não tinha nada e a terceira o vértice no local mais próximo às árvores (C: coco, M: martelo, B: bigorna)	1 e 3
Número de vezes que visitou o sítio		Número de vezes que entrou no sítio antes do episódio em questão	1, 2 e 3
Presenciou o sítio desarrumado ou desarrumou		Se presenciou ou não o sítio desarrumado ou o desarrumou em outro episódio	1, 2 e 3
Situação dos vértices e do sítio		Que elemento estava presente em cada vértice e fora dele (sítio) Se a bacia do vértice estava tampada ou não	1, 2 e 3 3
Recolheu coco fora o VC		Se recolheu o coco fora do vértice do coco	1, 2 e 3
Onde recolheu o coco	Vértice do Coco Fora do sítio No sítio (fora dos vértices) Vértice do Martelo Vértice da Bigorna	Local onde o coco foi pego	1, 2 e 3

Que coco recolheu	Coco/Avelã Coco Avelã	Que fruto encapsulado ele recolheu, independente do local onde foi pego	2
Vértice mais próximo quando entrou no sítio	Vértice do Coco Vértice do Martelo Vértice da Bigorna	Que vértice estava mais próximo quando o sujeito entrou no sítio	3
Local mais próximo quando entrou no sítio	Observador Nada Árvores	Que local estava mais próximo quando o sujeito entrou no sítio	3
Chegou no sítio com coco		O indivíduo chegou no sítio com cocos	1, 2 e 3
Materiais que com os quais saiu do sítio	SS SC SO SM	O indivíduo saiu do sítio sem nada O indivíduo saiu do sítio com cocos O indivíduo saiu do sítio com cocos e martelo O indivíduo saiu do sítio com martelo	1, 2 e 3
O que deixou na bigorna antes de pegar o martelo	Coco/Avelã Coco Avelã	Que fruto encapsulado o indivíduo deixou na bigorna antes de transportar o martelo	2
Passou pela bigorna antes de pegar o martelo		Se o indivíduo passou pela bigorna ou não, antes de fazer o transporte do martelo, concomitante ou não com cocos	2
Desviou do curso reto		Se o indivíduo desviou do curso reto até a bigorna e martelo 2, ao subir em uma árvore ou sair do sítio	2
Sequência de visitas		A sequência de visita aos vértices	1, 2 e 3
		ou A sequência de visita aos locais	3
Transporte de coco		O sujeito realizou ou não transporte de cocos	1, 2 e 3
Transporte concomitante		O sujeito realizou ou não transporte concomitante	1, 2 e 3
Transporte de martelo		O sujeito realizou ou não transporte de martelo	1, 2 e 3
Local da quebra		Onde o indivíduo realizou a quebra de coco	1, 2 e 3
Indivíduos a até 15m		Quais indivíduos se encontravam a até 15m (distância média das árvores acima e em torno do sítio, onde outros indivíduos podiam estar localizados) quando o indivíduo recolheu o coco	2

3.5. Análise de Dados

As análises estatísticas possíveis foram realizadas através do método estatístico GEE (*Generalized Estimating Equations*), que é uma análise de variância para dados longitudinais. Neste teste, as variáveis independentes, e as interações par a par entre elas, são testadas como efetoras da variável dependente (variável resposta).

4. ETAPA 1: Organização Sequencial da Quebra de Cocos

4.1. Introdução e objetivos específicos

Muitos dos eventos e comportamentos que observamos e produzimos são sequenciais (Conway & Christiansen, 2001).

Segundo Conway & Christiansen (2001) para realizar tarefas como o uso de ferramentas, o processamento de linguagem e a resolução de problemas, é essencial que animais (humanos e não-humanos) organizem hierarquicamente as sequências do seu comportamento

Na organização hierárquica, unidades de nível inferior (simples) são combinadas ou integradas para formar unidades de nível superior (complexas) (Greenfield, 1991).

As sequências comportamentais do uso de ferramentas para a quebra de cocos são organizadas hierarquicamente, sendo que os elementos para a quebra de coco são combinados de acordo com a estratégia “POT” (Greenfield, 1991) (ou Nível 2, de acordo com a classificação de Matsuzawa, 1996) , onde múltiplos objetos livres são combinados sequencialmente a um único objeto estático (Greenfield, 1991).

Segundo Visalberghi (1990, comunicação pessoal, *apud* Greenfield, 1991) o desenvolvimento das capacidades da organização hierárquica da quebra de cocos por macacos-prego são similares ao desenvolvimento do uso de uma colher por humanos: os macacos-prego são capazes de agarrar objetos já nas primeiras semanas de vida; depois de algumas semanas batem ou esfregam objetos contra substratos; com 6 meses de idade começam a explorar os sítios de quebra de cocos e a posicionar objetos na bigorna, tentando quebra-los sem sucesso (ou pelo objeto não ser um coco, ou pelo martelo ou bigorna serem inadequados); a partir de 1 ano de idade os macacos conseguem coordenar três elementos (como duas pedras e o substrato); a partir de 1 ano e 8 meses de idade começam a posicionar o coco sobre a bigorna; e depois de 2 anos de idade começam a conseguir posicionar o coco na bigorna, utilizar o martelo para golpeá-lo e, de fato, quebrar o coco (Resende , 2004b).

Ou seja, depois de passar pelo processo de aprendizagem sequencial (habilidade de codificar e representar a ordem de elementos distintos que ocorrem em uma sequência)(Conway & Christiansen, 2001) , aos dois anos de idade os macacos-prego conseguem organizar a sequência de comportamentos para efetivamente quebrar os cocos.

Nesta etapa buscamos analisar esta organização das sequências de comportamentos para a realização da quebra de cocos, por meio de uma situação em que os três elementos para a quebra de coco (coco, martelo e bigorna) estão separados, equidistantes e visíveis, os indivíduos precisam reunir os elementos móveis (cocos e martelos) na bigorna para quebrar o coco, e acessar o seu endosperma.

H1 – O comportamento de quebra exibe um padrão de organização sequencial

H2 – Caso H1 seja verdadeira, o padrão é energeticamente ótimo.

4.2. Materiais e Métodos

De Dezembro de 2010 a Maio de 2011, a coleta de dados ocorreu com uma frequência de no mínimo seis dias por mês, resultando em 66 dias de esforço de campo.

Neste experimento, cocos (*Syagrus romanzoffiana* e *Attalea dubia*) (Figura 1), um martelo ovalado (seixo de rio de 900g⁴) e uma bigorna (bloco de concreto hexagonal de 32cm de diâmetro e 9cm de espessura) foram dispostos nos vértices de um triângulo com lados de 10m , em um sítio experimental (Figura 2) localizado a 20m do local onde os animais recebiam provisionamento diário. Desta forma, para quebrar cocos, os macacos tiveram que visitar os vértices do triângulo sequencialmente. As sequências exibidas pelos sujeitos foram registradas em cada visita.

⁴ O peso do martelo foi escolhido com base no peso médio dos martelos utilizados pelos indivíduos no estudo de Fonseca (2012).

A disposição dos elementos nos vértices foi modificada a cada dia de coleta de dados, por meio de um rodízio das 6 posições possíveis (cmb, cbm, mcb, mbc, bcm, bmc - a primeira letra se refere ao vértice mais próximo do observador e a última, ao vértice mais próximo das árvores).

Em princípio, as sequências funcionais têm de terminar na bigorna. Mas mesmo nestes casos, os trajetos podem variar: o animal poderia, por exemplo, visitar inicialmente o vértice do martelo, o levar à bigorna e, a seguir, buscar os cocos; ou poderia ser inicialmente atraído por estes, buscando em seguida um martelo e chegando, finalmente, à bigorna.

Como o objetivo deste experimento é avaliar a organização do comportamento do animal em relação à sequência realizada, o mesmo tem que saber, sem a necessidade de exploração manipulativa prévia, a localização dos cocos, martelo e bigorna. Para deixar os elementos móveis (cocos e martelo) mais evidentes os colocamos em cima de caixas de papelão, às quais os animais foram habituados por 2 semanas antes do início da coleta de dados.

Embora os elementos disponíveis em cada vértice estivessem visíveis, cada um desses elementos foi pareado a uma placa de madeira contendo um padrão gráfico distinto, as quais destacavam a posição dos vértices no sítio experimental (Figura 3 - Exemplo de configuração do sítio experimental nas Etapas 1 e 1B.). Os padrões gráficos, inicialmente, foram elaborados para a melhor identificação da posição de cada elemento de quebra nos vídeos, assistidos posteriormente pela pesquisadora (Figura 4).

Figura 1 - (A) Cocos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*): (A1) Cocos maduros, (A2) Cocos secos / (B) Cocos de indiá: (B1) Cocos maduros, (B2) Cocos secos.

Figura 2 - (A) "Sítio de quebra" experimental das Etapas 1 e 1B; (B) posição da árvores do sítio mais utilizadas pelos indivíduos e posição do observador.

Figura 3 - Exemplo de configuração do sítio experimental nas Etapas 1 e 1B.

Figura 4 - Padrões gráficos contidos nas placas de madeira, (a) Cocos, (b) Martelo e (c) Bigorna.

4.2.1. Análise de dados

Nesta etapa os episódios foram divididos em:

- “Episódios Completos” (ECO) – onde o animal recolheu o coco e o martelo, em seus respectivos vértices, e os transportou (de forma concomitante - cocos e martelo transportados ao mesmo tempo - ou não) até a bigorna, em qualquer sequência (sendo que o ponto final é a bigorna, mas sem necessariamente ocorrer a quebra do coco),
- “Episódios Incompletos” (EIN) – realizações incompletas da sequência descrita como ECO, onde o animal:
 - Recolheu coco e/ou martelo em seus respectivos vértices e os transportou para outro vértice qualquer;
 - Transportou cocos e/ou martelo para a bigorna, mas não os recolheu em seus respectivos vértices;
 - Realizou quebra sem ter transportado algum dos elementos;
 - Realizou quebra em outro local do sítio de quebra, que não a bigorna;
 - Realizou quebra com uma pedra que não a disponibilizada pela pesquisadora.
- “Episódios sem atividade relacionada à quebra de coco” (ESA) – onde o animal entra no sítio de quebra, mas não realiza nenhuma atividade relacionada à quebra de cocos, ou apenas recolhe o coco, ou manipula o martelo, sem os transportar para outro vértice.

4.3. Resultados

4.3.1. Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo

Nesta etapa contamos com a participação de 29 indivíduos identificados e 8 infantes (agrupados por não haver identificação individual segura). Obtivemos um total de 1154 episódios, porém estes não são bem distribuídos entre os indivíduos, como mostra a Tabela 3.

Tabela 3 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que participaram da Etapa 1 e número de episódios realizados em cada tipo de episódio.

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	ECO	EIN	ESA
Vicki	Macho	Subadulto	49	38	38
Flufi	Macho	Subadulto	45	39	68
Vavá	Fêmea	Adulta	17	18	32
Acácio	Macho	Juvenil	7	19	47
Angélica	Fêmea	Adulta	5	6	21
Amora	Fêmea	Adulta	4	5	11
Davi	Macho	Adulto	4	22	27
Jabá	Fêmea	Adulta	4	4	7
Medeiros	Macho	Adulto	3	14	22
Suspeito	Macho	Adulto	2	21	25
Cuca	Fêmea	Juvenil	1	5	18
Janete	Fêmea	Adulta	1	6	9
Cacá	Fêmea	Adulta	0	11	15
Fritz	Fêmea	Juvenil	0	7	40
Alice	Fêmea	Juvenil	0	2	6
Cajú	Macho	Juvenil	0	2	49
Cisca	Fêmea	Adulta	0	2	9
Frida	Fêmea	Adulta	0	2	13
Val	Fêmea	Juvenil	0	2	67
Careca	Macho	Infante II	0	1	18
Cláudia	Fêmea	Adulta	0	1	6
Física	Fêmea	Adulta	0	1	19
Frapê	Macho	Juvenil	0	1	53
Vodca	Macho	Infante II	0	1	50
Floyd	Macho	Juvenil	0	0	30
Abelha	Macho	Adulto	0	0	26
Fleur	Fêmea	Juvenil	0	0	21
Gorila	Fêmea	Infante II	0	0	20
Infantes	Desconhecido	Infante I e II	0	0	11
Ana	Fêmea	Adulta	0	0	4

Quando agrupamos os indivíduos de acordo com suas faixas etárias (Tabela 3), observamos que, em termos absolutos (Figura 5A), adultos e juvenis participaram mais deste experimento, mas, quando olhamos para a média individual para cada faixa etária (quando dividimos o número de episódios realizados por cada faixa etária pelo número de indivíduos da mesma) (Figura 5B), os 2 subadultos realizaram mais episódios do que os adultos e juvenis juntos.

Figura 5 – Participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 1: (A) Proporção absoluta, (B) Média individual.

Ao agruparmos os indivíduos de acordo com o sexo (Tabela 3), observamos que tanto em termos absolutos (Figura 6A) quanto na média individual para cada sexo (Figura 6B), os machos realizaram mais episódios que as fêmeas. Este padrão continua o mesmo, na média individual para cada sexo (Figura 6D), quando retiramos, da análise, os dois machos subadultos (os quais estão enviesando os valores para uma maior participação de machos em geral, já que os dois foram os que mais realizaram episódios neste experimento), mas em termos absolutos, a participação das fêmeas e machos é a mesma (Figura 6C).

Figura 6 – Participação dos indivíduos por sexo na Etapa 1: (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem os dois subadultos, (D) Média individual sem os dois subadultos.

4.3.2. Tipos de Episódio

Ao dividirmos os episódios em tipos (ECO, EIN e ESA) percebemos que foram realizados mais episódios sem atividade relacionada à quebra de coco (ESA) (782 episódios), seguidos por episódios incompletos (EIN) (230 episódios) e, por último, os episódios completos (ECO) (142 episódios) (Figura 7).

Figura 7 – Proporção de episódios realizados de cada tipo na Etapa 1.

Ao avaliarmos os tipos de episódio realizados por cada indivíduo (Tabela 3) percebemos que apenas 12 indivíduos realizaram ECOs, majoritariamente: os dois machos subadultos (Flufi e Vicki), seguidos, com poucos episódios, pela fêmea adulta Vavá. Os indivíduos restantes realizaram no máximo 7 ECOs cada um.

Vinte e quatro indivíduos realizaram EINs, e todos os indivíduos realizaram ESAs (Tabela 3).

Ao agruparmos os indivíduos em faixas etárias (Tabela 3) observamos que em termos absolutos (Figura 8A) os juvenis realizaram mais ESAs, seguidos pelos adultos; os adultos realizaram mais EINs, seguidos pelos subadultos; e os subadultos realizaram mais ECOs, seguidos pelos adultos. Mas quando olhamos para a média individual por faixa etária (Figura 8B), os subadultos realizaram mais episódios de todos os tipos; os juvenis ficaram em segundo lugar nos ESAs, mas praticamente não apresentaram ECOs; e os adultos ficaram em segundo lugar nos EINs e nos ECOs.

Figura 8 – Frequência de participação por tipo de episódio de acordo com a faixa etária; (A) Frequência absoluta, (B) Média individual.

4.3.3. Visitas a vértices

Nesta secção iremos analisar as visitas a cada vértice separadamente, quando o sítio experimental estava arrumado (em situação inicial), e na próxima secção analisaremos as visitas em conjunto para os ECOs.

4.3.3.1. Visitas ao Vértice dos Cocos (VC)

Com relação às visitas ao vértice dos cocos (VC), com o sítio experimental arrumado, percebemos através da Figura 9 que o coco foi recolhido em VC na maior parte dos episódios (poderia ter sido recolhido fora do sítio, em algum outro vértice ou em outro local do sítio, que não os vértices), e em grande parte destes episódios, VC foi o primeiro vértice visitado pelos sujeitos. Notamos ainda que em mais de 50% das vezes em que o coco não foi recolhido, os indivíduos sequer chegaram a visitar VC.

Figura 9 - Frequência do momento em que o VC foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego; Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna.

4.3.3.2. Visitas ao Vértice do Martelo (VM)

Com relação às visitas ao vértice do martelo (VM), com o sítio experimental arrumado, percebemos através da Figura 10 que quando o coco foi pego em VC, ou VM foi o segundo vértice a ser visitado (o martelo foi pego em 80% destes episódios) ou ele não foi visitado, sendo em 92% dessas ocasiões o indivíduo saiu do sítio após recolher o coco.

A Figura 10 também mostra que, assim como para VC, na maior parte das vezes em que o coco não foi recolhido, VM não foi visitado.

Figura 10 - Frequência do momento em que o VM foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego; Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna.

4.3.3.3. Visitas ao Vértice da Bigorna (VB)

Com relação às visitas ao vértice da bigorna (VB), com o sítio experimental arrumado, percebemos através da Figura 11 que quando o coco foi pego em VC, ou o VB foi o terceiro vértice a ser visitado (sendo que os indivíduos chegaram na bigorna com coco e martelo e realizam a quebra, em 90% destes episódios) ou ele não foi visitado, sendo em 92% dessas ocasiões o indivíduo saiu do sítio após recolher o coco.

A Figura 11 também mostra que, assim como para VC e VM, na maior parte das vezes em que o coco não foi recolhido, o VB não foi visitado.

Figura 11 - Frequência do momento em que o VB foi visitado, pela primeira vez, em relação ao local onde o coco foi pego: Não recolheu = o coco não foi pego pelo indivíduo no episódio, VC = vértice dos cocos, S = em algum local do sítio que não os vértices, Fora = fora do sítio experimental, VM = vértice do martelo, VB = vértice da bigorna

4.3.4. Sequências em ECOs

Quando olhamos para as Figura 9, Figura 10, Figura 11, notamos que na maior parte dos episódios onde o sítio estava arrumado, os indivíduos visitaram primeiro o VC, recolheram o coco, depois se dirigiram para o VM, recolhendo o martelo e o transportando concomitantemente com o coco (ocorreu em 98% dos episódios onde o VM foi o segundo a ser visitado, depois do coco ser pego em VC), e chegaram, por último, na bigorna (realizando a quebra ou não), concluindo assim um ECO.

Ao agruparmos cada visita dos indivíduos aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) nos ECOs, de acordo com a ordem de visita, encontramos 12 sequências: CMB, CMCB, CBMB, CMCBMB, CMCMB, MCB, MCBMB, MCMB, BMCBMB, BCMB, BMCMB e BCBMB, que podem ser observadas no fluxograma da Figura 12 (para uma versão mais completa do fluxograma ver Apêndice A). Nestas sequências é importante ressaltar que o coco sempre é coletado na primeira visita à VC, e o martelo sempre é coletado na última visita à VM (Apêndice A), e eles são sempre transportados concomitantemente até a bigorna.

Figura 12 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices no ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; quadrados em roxo = saiu do sítio; a espessura das setas indica a quantidade de episódios.

A Figura 13 mostra, como esperado, que a sequência CMB foi a mais realizada pelos indivíduos. Mostra ainda que é possível observar 4 sequências principais: CMB, CBMB, MCMB e BCMB.

O restante das sequências ocorreu apenas uma vez, por exemplo, MCB foi realizada pela fêmea adulta Vavá, que, durante a Etapa 1, foi a única que transportou o martelo até o coco, transportando-os para a bigorna a partir de VC; outras sequências com mais de 5 visitas a vértices ocorreram, muitas vezes, porque o indivíduo estava evitando outro indivíduo de hierarquia superior (possivelmente para que o coco e/ou martelo não fossem usurpados).

Figura 13 - Frequência das sequências realizadas pelos indivíduos em ECOs: C = vértice dos cocos, M = vértice do martelo, B = vértice da bigorna (cada letra simboliza uma visita em sequência ao vértice).

A Figura 14 nos mostra que a maioria dos indivíduos que realizaram ECOs visitou o sítio experimental na sequência CMB. Como esperado (Tabela 3), os dois subadultos (Flufi e Vicki) e a fêmea adulta Vavá, realizaram tanto mais episódios com a sequência CMB, quanto mais ECOs em geral.

As sequências BCMB e MCMB nos pareceram variantes de CMB (nas quais o macaco por acaso chegou primeiro no vértice B ou M, sem ter visto onde estavam os cocos antes de entrar no sítio, mas, assim que o coco foi avistado, ele realizou a

sequência CMB), que podem ser agrupadas com esta última; a frequência com que essa sequência (xCMB) foi realizada corresponde a 86% dos ECOs.

Figura 14 – Frequência das sequências CMB, xCMB e de outras sequências agrupadas por indivíduo.

Se observarmos a Figura 15, vemos que a disposição dos vértices no triângulo (cmb, cbm, mcb, mbc, bcm, bmc - a primeira letra se refere ao vértice mais próximo do observador e a terceira ao vértice mais próximo das árvores) (Figura 2B) parece não ter enviesado as sequências de visita realizadas pelos macacos-prego, pois frequência da realização de cada sequência em cada disposição é similar.

Figura 15 – Frequência das principais seqüências em ECOs por disposição (na qual a primeira letra se refere ao vértice mais próximo do observador e a última, ao vértice mais próximo das árvores) dos elementos do sítio de quebra.

4.4. Discussão

Nesta etapa do estudo buscamos analisar a organização sequencial do comportamento para realizar a quebra de cocos.

Observamos que, na grande maioria dos ECOs, os indivíduos coletam o coco logo ao entrar no sítio de quebra, e em seguida, em sua maioria, coletam o martelo e transportam ambos, concomitantemente, para a bigorna, realizando a sequência CMB.

Boesch & Boesch (1984) e Hannah & McGrew (1987), através de observações naturalísticas de um grupo de chimpanzés de vida livre (Tai National Park, Ivory Coast) e de um grupo de chimpanzés em semi-liberdade (Libéria), respectivamente, observaram que estes animais recolhem o coco, em seguida recolhem o martelo, caso o mesmo já não estivesse na bigorna, e os transportam, concomitantemente, para a bigorna, assim como os macacos-prego deste estudo.

Massaro *et al.* (2012), em um estudo com um grupo de macacos-prego de vida livre (Piauí, Brasil), disponibilizaram um coco, dois martelos e uma bigorna, alinhados (Figura 16), e assim como em nosso experimento, observaram que,

tipicamente, os macacos recolhem o coco, depois um dos martelos e transportam ambos, concomitante e diretamente, para a bigorna.

Figura 16 – Esquema da disposição do coco, martelos e bigorna no estudo de Massaro *et al.* (2012), figura retirada do próprio artigo.

Nossos resultados mostram que, quando os três elementos básicos a serem associados para viabilizar a quebra de cocos (cocos, martelo e bigorna) se encontram separados e equidistantes, os sujeitos executam sistematicamente um dos trajetos mais curtos para reuni-los (CMB).

Esta sequência é ainda a que envolve um menor custo energético em comparação com a opção MCB, que é igualmente funcional e totaliza a mesma distância, mas onde o transporte do martelo se daria pelo dobro da distância (20m) (neste estudo consideramos que o custo de transporte de cocos é muito baixo, e por isso não foi levado em conta). E como na sequência CMB o coco é recolhido logo que o indivíduo entra no sítio, esta sequência minimiza, ainda, as chances de usurpação do recurso alimentar.

A sequência CBMB é aquela que esperaríamos, para macacos que realizam a quebra de cocos naturalmente, em um ambiente não manipulado experimentalmente (como na Fazenda da Boa Vista, mas não na Serra da Capivara (Falótico, 2011)), onde os martelos costumam ser deixados na bigorna, ou seja, ao obter um coco, um indivíduo se dirigiria, tipicamente, a uma bigorna, e, só caso não encontrasse ali um martelo já disponível, iria em busca de outro. Essa sequência representa apenas 8% dos episódios completos, possivelmente pelo fato dos macacos conseguirem observar, de cima das árvores ou assim que entram no sítio, a presença ou não de um martelo na bigorna.

A partir dos resultados encontrados nesta etapa, podemos inferir que o comportamento dos macacos-prego para a quebra de coco exibe um padrão de organização sequencial no transporte dos elementos necessários (coletam coco, depois martelo, e os transportam para a bigorna) (H1), e que este padrão otimiza o seu desempenho na tarefa (H2).

Os resultados desta etapa do estudo, entretanto deixam em aberto a questão da otimização “ativa” no transporte dos martelos: uma vez que a obtenção do recurso (coco) é claramente prioritária, e que a conclusão efetiva da sequência de quebra do coco têm de terminar na bigorna, a coleta do martelo em segundo lugar pode não decorrer de qualquer mecanismo de otimização no transporte. Note-se, porém, que dentre as menores sequências, CMB e MCB, os sujeitos preferiram aquela onde a distância de transporte do martelo era menor (10m ao invés de 20m).

Para investigar mais diretamente se os custos do transporte afetam a organização da execução da tarefa, (ou se a coleta do martelo é um subproduto da priorização da coleta do coco), realizamos a Etapa 2 de nosso estudo.

5. Etapa 2: Otimização no Transporte de Martelos

5.1. Introdução e objetivos específicos

Segundo Charnov (1973), o comportamento de forrageio deveria ser moldado pela seleção natural, pois os tipos de escolhas feitas por um predador (filtradores, detritívoros, parasitas, herbívoros, “predadores verdadeiros” e forrageadores mutualísticos) influenciarão (1) a sua sobrevivência durante períodos de escassez de alimentos, (2) a taxa de acúmulo de reservas de energia para a reprodução e, conseqüentemente, o número de descendentes que podem ser provisionados, (3) e a quantidade de tempo que tem que ser alocado para atividades de forrageamento, que, por sua vez, influencia a quantidade de tempo disponível para outras atividades. Além disso, podem existir riscos associados ao forrageamento, e é esperado que a seleção natural molde o comportamento no sentido de minimizar estes riscos.

Os hábitos alimentares dos animais vêm sendo intensamente investigados por ecólogos e etólogos desde a década de 60, porém, antes desta época, quase não existem estudos direcionados para este tópico, muito menos em relação ao comportamento alimentar (Kamil *et al.*, 1987).

Os primeiros trabalhos a propor a teoria de forrageamento ótimo surgiram em 1966 (MacArthur & Pianka, 1966; Emlen, 1966), os quais começaram a perguntar “Como os animais deveriam procurar ou selecionar alimentos?” (Green, 1989).

Basicamente, a teoria do forrageamento ótimo prediz que os animais agem de maneira a maximizar os benefícios e minimizar os custos do forrageamento (Stephens & Krebs, 1986). Os benefícios e custos são diferentes para cada situação investigada (Stephens & Krebs, 1986), sendo que os animais precisam levar em conta, além da reposição energética (MacArthur & Pianka, 1966; Gerber *et al.*, 2004), o tempo gasto no forrageamento (MacArthur & Pianka, 1966; Stephens & Krebs, 1986), a disponibilidade local de cada tipo de alimento (MacArthur & Pianka, 1966; Charnov, 1976; Stephens & Krebs, 1986), o risco de predação

(Verdolin, 2006), o risco de inanição (Caraco *et al.*, 1990) e a variação climática (Lima, 1984; McNamara & Houston, 1990; Gerber *et al.*, 2004).

Segundo Fragaszy *et al.* (2013), as seleções sistemáticas de cocos (Fragaszy *et al.*, 2010), martelos e bigornas (ver secção 1.3.1.1.), e o posicionamento estável do coco na bigorna (Fragaszy *et al.*, 2013) são realizados para otimizar algumas combinações de custos e benefícios (como por exemplo: minimizar o tempo de processamento do coco, maximizar o retorno energético, minimizar o risco de deslocamento ou usurpação por outros indivíduos do grupo).

Nesta etapa buscamos analisar a questão deixada em aberto na Etapa 1: se há otimização do transporte de martelos até a bigorna ou se a coleta do martelo é um subproduto da priorização da coleta do coco. Para isso criamos uma situação onde os indivíduos podem escolher entre transportar um martelo que está mais próximo ao monte de cocos e mais distante da bigorna (realizando trajetos com maior custo energético e com maior risco de lesões - devido ao transporte de peso), ou transportar um martelo – de mesmo peso – que está mais próximo da bigorna, mas distante do monte de cocos (realizando trajetos com menor custo energético e com menor risco de lesões).

H4 – Os indivíduos realizam os trajetos com os menores custos energéticos de transporte de martelo.

5.2. Materiais e Métodos

O experimento foi realizado de Dezembro de 2011 a Julho de 2012, no mesmo local do experimento anterior. A coleta de dados ocorreu com uma frequência de no mínimo seis dias por mês, resultando em 52 dias de esforço de campo.

Neste experimento buscamos investigar uma das possíveis estratégias de otimização da quebra de cocos, a minimização do custo de transporte de ferramentas. Para isso mudamos a configuração do sítio experimental, disponibilizando dois martelos a distâncias distintas da bigorna e dos cocos (Figura 17). Posicionamos os cocos próximos às árvores por onde os macacos costumam

chegar ao sítio de quebra. A bigorna foi posicionada a uma distância de 6m dos cocos. O primeiro martelo foi posicionado a 4m dos cocos e a 6m da bigorna (formando um triângulo isósceles com estes). O segundo martelo (M2) foi posicionado num prolongamento da reta dos cocos à bigorna, a 2m desta e a 8m dos cocos (Figura 18). Os elementos da quebra foram posicionados desta maneira para que houvesse diferença na otimização do transporte de martelos dependendo da escolha, pelo indivíduo, de um ou outro martelo, sendo que o martelo mais próximo dos cocos implicava em um maior custo de transporte.

Em decorrência de uma escassez do cocos de indaiá (*Attalea dubia*) de outubro de 2011 até janeiro de 2012, testamos a dureza da casca de diversos frutos secos⁵, e optamos por utilizar avelãs (cujo acesso ao endosperma também requeria o uso de pedras) em conjunto com os cocos de indaiá para garantir a continuidade do experimento. Como não diferenciámos os dois tipos de frutos encapsulados durante a análise dos dados (com exceção da Figura 29) e discussão, as avelãs também foram referidas como “cocos” ao longo do texto.

Figura 17 - Configuração do sítio experimental na Etapa 2.

⁵ O teste foi realizado com a entrega de diversos frutos secos para os indivíduos do grupo, observamos se os indivíduos conseguiam ou não ter acesso ao endosperma sem o uso de ferramentas – utilizando apenas as mãos ou dentes.

Figura 18 - Esquema do sítio experimental na Etapa 2.

5.2.1. Análise de Dados

Nesta etapa os episódios foram divididos em:

- “Episódios Completos” (ECO) – onde o animal recolheu o coco e o martelo e os transportou (de forma concomitante ou não) até a bigorna, em qualquer sequência (sendo que o ponto final é a bigorna, mas não necessariamente ocorrendo a quebra do coco),
- “Episódios Incompletos” (EIN) – realizações incompletas da sequência descrita como ECO, onde o indivíduo:
 - Transportou cocos e/ou martelo para a bigorna, mas não os recolheu em seus locais designados;
 - Realizou quebra sem ter transportado algum dos elementos;
 - Realizou quebra em outro local do sítio de quebra, que não a bigorna;
 - Realizou quebra com uma pedra que não a disponibilizada pela pesquisadora,
- “Episódios sem atividade relacionada à quebra” (ESA) – onde o animal entra no sítio de quebra, mas não realiza nenhuma atividade relacionada à quebra de cocos; apenas recolhe o coco ou manipula o martelo.

Ainda nesta etapa, para realizar ECOs há 5 opções principais de trajeto (de acordo com o martelo escolhido, a distância percorrida e o tipo de transporte de martelo - concomitante ou não), para realizar a quebra do coco, sendo que em alguns desses trajetos os indivíduos apresentaram pequenas variações:

- T1A - Transportar os cocos por 8m até a posição do martelo M2, passando pela bigorna, e transportar ambos, concomitantemente, por 2m, até a bigorna (Figura 19A);
- T1B - Transportar os cocos até M2, sem passar pela bigorna e andando mais de 8m, e transportar ambos, concomitantemente, por 2m até a bigorna (Figura 19B);
- T1C - Transportar cocos por mais de 8m até M2 (indo até alguma árvore, por exemplo), passar pela bigorna, e transportar ambos, concomitantemente, por 2m até a bigorna (Figura 19C);
- T2A - Transportar os cocos até a bigorna por 6m, deixando-os na bigorna, andar 2m até M2 e o transportar por 2m (Figura 20A);
- T2B - Transportar cocos por mais de 6m até a bigorna (indo até alguma árvore, por exemplo), deixando-os na mesma, andar 2m até M2 e o transportar por 2m (Figura 20B);
- T3 - Transportar os cocos por 4m até M1 e transportar os dois, concomitantemente, por 6m até a bigorna (Figura 21A);
- T4 - Transportar os cocos até a bigorna por 6m, deixando-os na bigorna, andar 6m até M1 e o transportar para a bigorna (Figura 21B);
- T5 - Transportar os cocos até a bigorna por 6m, sem deixá-los ali, andar 6m até M1 e transportar cocos e martelo, concomitantemente, por mais 6m de volta à bigorna (Figura 21C).

Figura 19 – Esquema dos trajetos T1; A = T1A, B = T1B, C = T1C.

Figura 20 - Esquema dos trajetos T2; A = T2A, B = T2B.

Figura 21 - Esquema dos trajetos T3 (A), T4 (B) e T5 (C).

5.3. Resultados

5.3.1. Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo

Nesta etapa contamos com a participação de 28 indivíduos identificados e 11 infantes (agrupados por não haver identificação individual segura). Obtivemos um total de 1662 episódios, porém estes não são homogeneamente distribuídos entre os indivíduos (Tabela 4).

Diferentemente dos outros experimentos, neste tivemos uma maior participação de indivíduos, inclusive do macho alfa (Davi). Mas, como nos outros experimentos, o subadulto Vicki foi um dos que mais realizou episódios, superado apenas por seu irmão, o juvenil Vodca.

O outro subadulto, Flufi, que também participou muito dos experimentos, desapareceu antes do início desta etapa.

Tabela 4 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que participaram da Etapa 2 e número de episódios realizados em cada tipo de episódio

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	ECO	EIN	ESA
Vicki	Macho	Subadulto	82	31	58
Davi	Macho	Adulto	45	8	77
Cacá	Fêmea	Adulta	25	12	57
Jabá	Fêmea	Adulta	24	9	12
Vodca	Macho	Juvenil	21	26	140
Acácio	Macho	Juvenil	20	11	56
Vavá	Fêmea	Adulta	18	17	26
Medeiros	Macho	Adulto	17	8	52
Suspeito	Macho	Adulto	16	18	50
Cajú	Macho	Juvenil	12	19	75
Janete	Fêmea	Adulta	11	2	18
Val	Fêmea	Juvenil	8	10	77
Fritz	Fêmea	Juvenil	2	5	14
Frida	Fêmea	Adulta	1	0	31
Cisca	Fêmea	Adulta	0	5	39
Darwin	Macho	Adulto	0	4	27
Alice	Fêmea	Juvenil	0	1	6
Ana	Fêmea	Adulta	0	1	7
Angélica	Fêmea	Adulta	0	1	7
Cláudia	Fêmea	Adulta	0	1	26
Frapê	Macho	Juvenil	0	1	40
Abelha	Macho	Adulto	0	0	14
Amora	Fêmea	Adulta	0	0	2
Careca	Macho	Juvenil	0	0	47
Física	Fêmea	Adulta	0	0	13
Fleur	Fêmea	Juvenil	0	0	3
Floyd	Macho	Juvenil	0	0	37
Gorila	Fêmea	Juvenil	0	0	6
Infantes	Desconhecido	Infantes I e II	0	0	141

Quando agrupamos os indivíduos de acordo com suas faixas etárias (Tabela 4), observamos que, em termos absolutos (Figura 22A), adultos e juvenis participaram mais deste experimento, mas, quando olhamos para a média individual por faixa etária (quando dividimos o número de episódios realizados por cada faixa etária pelo número de indivíduos da mesma) (Figura 22B), o subadulto Vicki realizou mais episódios do que os adultos e juvenis juntos.

Ao agruparmos os indivíduos de acordo com o sexo (Tabela 4), observamos que tanto em termos absolutos (Figura 23A) quanto na média individual por sexo (Figura 23B), os machos realizaram mais episódios que as fêmeas. Este padrão continua o mesmo, em termos absolutos e na média individual (Figura 23C e **Figura 23D**), quando retiramos, da análise, o macho subadulto Vicki e o macho juvenil Vodca (os quais estão enviesando os valores para uma maior participação de machos em geral, já que os dois foram os que mais realizaram episódios neste experimento).

Figura 22 - Participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 2; (A) Proporção absoluta, (B) Média individual.

Figura 23 - Participação dos indivíduos por sexo na Etapa 2; (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem o subadulto Vicki e o macho juvenil Vodca, (D) Média individual sem o subadulto Vicki e o macho juvenil Vodca.

5.3.2. Tipos de Episódio

Ao categorizarmos os episódios (ECO, EIN e ESA) percebemos que foram realizados mais episódios sem atividade relacionada à quebra (ESA) (1158 episódios), seguidos por episódios completos (ECO) (302 episódios) e, por último, os episódios incompletos (EIN) (190 episódios) (Figura 24).

Figura 24 - Proporção de episódios realizados de cada tipo na Etapa 2.

Ao avaliarmos os tipos de episódio realizados por cada indivíduo (Tabela 4) percebemos que apenas 14 indivíduos realizaram ECOs, majoritariamente o macho subadulto Vicki, seguido, pelo macho alfa Davi; os indivíduos restantes realizaram no máximo 25 ECOs cada um.

Vinte indivíduos realizaram EINs, mas, como nos episódios totais, o subadulto Vicki e o juvenil Vodca foram aqueles que mais realizaram esse tipo de episódio. Já os ESAs foram realizados por todos os indivíduos, sendo que o macho juvenil Vodca foi quem mais realizou episódios deste tipo, seguido pela fêmea juvenil Val, pelo macho alfa Davi e pelo macho juvenil Cajú; o restante dos indivíduos realizou menos de 60 ESAs.

Ao agruparmos os indivíduos em faixas etárias (Tabela 4) observamos que em termos absolutos (Figura 25A) os juvenis realizaram mais ESAs, seguidos pelos adultos; os adultos realizaram mais EINs, seguidos pelos juvenis; e os adultos realizaram mais ECOs, seguidos pelo subadulto. Mas quando olhamos para a média individual por faixa etária (Figura 25B), o subadulto Vicki realizou mais episódios de todos os tipos; os juvenis ficaram em segundo lugar nos EINs e ESAs, mas praticamente não apresentaram ECOs; e os adultos ficaram em segundo lugar nos ECOs.

Figura 25 - Frequência de participação em cada tipo de episódio por faixa etária; (A) Frequência absoluta, (B) Média individual.

5.3.3. Trajetos

Os trajetos definidos acima (secção 5.2.1.) para os ECOs podem ser divididos, basicamente, em dois tipos, os que são longos (energeticamente mais custosos) e aqueles que são curtos (energeticamente menos custosos).

Os trajetos de menor custo de transporte (T1 e T2) foram classificados desta maneira pelo fato dos indivíduos transportarem o martelo por apenas 2m, ou seja, os indivíduos transportam o martelo 2 (M2 – Figura 17). Os de maior custo de transporte (T3, T4 e T5) são aqueles onde os indivíduos transportam o martelo por 6m, ou seja, eles transportam o martelo 1 (M1 – Figura 17).

Observamos na Figura 26 que os trajetos de menor custo de transporte foram os mais realizados pelos indivíduos. É importante ressaltar que, para realizar os trajetos de menor custo, os indivíduos deixam de lado a escolha mais imediata (recolher o M1 que estava mais próximo a eles no momento em que eles recolheram os cocos) e se dirigem ao M2, que, apesar de visível do monte de cocos, está mais distante. Com estes resultados, e com base nos resultados da Etapa 1, podemos inferir que os indivíduos transportam o martelo pela menor distância possível para otimizar a quebra de cocos, e não como subproduto da priorização de pegar o coco (v. Etapa 1).

Figura 26 - Proporção de ECOs onde foram realizados trajetos com um maior ou menor custo de transporte.

Além desta categorização (maior ou menor custo), baseada na distância de transporte de martelo, ainda subdividimos as categorias T1 e T2, levando em conta o fato de alguns indivíduos desviarem do curso reto (recolher coco, passar pela bigorna, recolher M2 e voltar para a bigorna – T1A e T2A) ao subirem em alguma árvore ou saírem do sítio logo depois de recolher o coco, voltando posteriormente (T1B, T1C e T2B).

Julgamos que estes desvios ocorreram pela necessidade eventual de olhar ao redor (por potenciais usurpadores ou para esperar que algum indivíduo se afaste da bigorna/sítio) antes de continuar a sequência de quebra.

Ao classificarmos os trajetos em função do custo de transporte (maior/menor), podemos observar que dentre aqueles de maior custo, T3 foi o mais realizado (Figura 27A) - justamente o trajeto mais simples e provável, no qual o recurso é assegurado e a distância percorrida é menor; já os de menor custo tiveram um número de episódios similar (Figura 27B); os trajetos onde os indivíduos não desviaram ou desviaram do curso reto até a bigorna tiveram a mesma proporção de ocorrências (T1A e T2A, não desviam; T1B, T1C e T2B, desviam).

Figura 27 - Proporção de cada trajeto de (A) maior custo de transporte e (B) menor custo de transporte, onde trajetos onde o coco não foi deixado na bigorna = azul, trajetos onde o coco foi deixado na bigorna = vermelho.

Ao observarmos os trajetos realizados por cada indivíduo (Tabela 5), percebemos que os trajetos em que o coco é deixado na bigorna antes de recolher o martelo (T2A e T2B) foram realizados, principalmente, por Davi (58% de seus episódios) e por Vicki (82% de seus episódios), os quais realizaram 79% dos episódios em que os macacos fizeram estes trajetos.

A fêmea adulta Cacá foi aquela que mais realizou o trajeto T1B; esta é uma fêmea subordinada (se afastava rapidamente quando machos adultos se aproximavam enquanto ela carregava cocos ou estava realizando a quebra). Supomos que por este motivo ela, quase sempre, subia na árvore e depois recolhia o M2 sem passar pela bigorna, realizando a quebra o mais rápido possível.

Os indivíduos que mais realizaram o trajeto T1C - no qual eles subiam nas árvores antes de ir até a bigorna - foram o Acácio, juvenil bastante periférico (baixo nível hierárquico) e o Vodca, juvenil menos periférico, mas que constantemente não conseguia recolher os cocos (apesar de ser o indivíduo que mais participou do experimento – Tabela 4) ou tinha seus cocos roubados por outros indivíduos mais velhos.

Tabela 5 - Número de episódios realizados em cada trajeto por cada indivíduo

Indivíduo	Faixa etária	Trajeto							
		T1A	T1B	T1C	T2A	T2B	T3	T4	T5
Acácio	Juvenil	4	3	9	0	0	3	0	1
Cacá	Adulta	1	20	4	0	0	0	0	0
Cajú	Juvenil	2	4	1	1	4	0	0	0
Davi	Adulto	10	2	2	20	6	5	0	0
Frida	Adulta	1	0	0	0	0	0	0	0
Fritz	Juvenil	0	0	1	0	0	1	0	0
Jabá	Adulta	15	1	4	1	0	3	0	0
Janete	Adulta	5	0	1	2	2	1	0	0
Medeiros	Adulto	12	2	2	0	0	1	0	0
Suspeito	Adulto	10	2	3	0	0	1	0	0
Val	Juvenil	3	3	2	0	0	0	0	0
Vavá	Adulta	0	1	0	5	9	3	0	0
Vicki	Subadulto	6	0	5	36	31	4	0	0
Vodca	Juvenil	8	4	9	0	0	0	0	0

Com relação aos trajetos com desvios de curso, supomos que a presença ou não de indivíduos adultos próximos (usurpadores potenciais, já que juvenis dificilmente usurpariam o coco de um adulto), no caso, a até 15m do indivíduo (no momento que pegou o coco), possa ter influenciado a ocorrência de trajetos com desvio do curso reto. Assim, esperávamos que a ocorrência dos trajetos T1B, T1C e T2B estivesse relacionada a presença de usurpadores potenciais (adultos dominantes) nas proximidades.

Quando realizamos uma análise com método estatístico GEE (para maiores detalhes da análise, ver Apêndice B), observamos que os trajetos com desvios de curso são foram realizados significativamente mais por indivíduos juvenis (comparação par a par: adulto*juvenil, $p=0,012$; adulto*subadulto, $p=0,181$; subadulto*juvenil, $p=0,001$) (Figura 28). Observamos ainda que quando havia presença de adultos próximos – seja o indivíduo em foco adulto ou juvenil - a quantidade de trajetos com desvios de curso aumentava significativamente

($p=0,001$). Mas faixa etária e presença de adultos próximos são variáveis que não se correlacionam ($p=0,662$).

Figura 28 - Porcentagem de ECOs de trajetos com e sem desvio de curso por faixa etária

Um dado interessante, que podemos observar pela Figura 29, é que quando os indivíduos coletavam tanto cocos de indaiá quanto avelãs (158 episódios) no monte de cocos, na maior parte das vezes, eles ou não deixavam nenhum dos dois na bigorna (72 episódios) ou deixavam ambos (72 episódios). Em algumas ocasiões, no entanto, (14 episódios - 9%) deixavam apenas o coco de indaiá na bigorna e transportavam o martelo concomitantemente com a avelã (preferida por todos os macacos, em comparação ao coco de indaiá), mas nunca o contrário. Estes episódios foram considerados como trajetos T1A ou T1C, já que os macacos não abandonavam o recurso alimentar “mais valioso”.

Figura 29 - Frequência de episódios em que cada fruto encapsulado foi deixado na bigorna, antes de recolher o M2, de acordo com o fruto pegado no monte de cocos.

5.4. Discussão

Nesta etapa do estudo buscamos analisar se há otimização do transporte de martelos até a bigorna (considerando que os custos do transporte dos cocos seriam desprezíveis em termos energéticos ou de risco de lesões). Neste desenho experimental, os indivíduos poderiam escolher entre realizar trajetos de maior ou menor custo energético, dependendo do martelo escolhido para ser transportado (utilizamos dois martelos aproximadamente do mesmo peso).

Observamos que os indivíduos, na maior parte das vezes, escolheram os trajetos de menor custo de transporte (transportaram o martelo por uma distância menor) (H4), sendo que dois indivíduos (dominantes com baixo risco de usurpação do recurso), algumas vezes, facilitaram o transporte do martelo ao deixar os cocos na bigorna antes de recolher o martelo.

No experimento de Massaro (2012), cocos, martelos (com distância de 3m entre eles) e bigorna estavam em linha reta. Os indivíduos ignoravam o martelo mais próximo de si - deixando de lado a escolha mais imediata, como em nosso estudo, e recolhiam o martelo mais próximo à bigorna. Nossa configuração experimental, aqui, se diferencia apenas em relação à disposição dos martelos, sendo que o martelo

próximo aos cocos estava fora da reta (coco – bigorna) e o martelo mais próximo da bigorna está adiante da mesma, o que destaca ainda mais a escolha pelo martelo mais próximo da bigorna (com menor distância de transporte).

Assim como no experimento realizado por Massaro (2012), com animais de vida livre (Piauí, Brasil), podemos inferir que as estratégias comportamentais exibidas pelos indivíduos minimizam os custos de transporte de martelos para realizar a quebra de coco.

Os trajetos de menor custo, onde o coco é deixado na bigorna foram realizados principalmente por dois indivíduos, Davi e Vicki, o primeiro é o macho alfa e o segundo um macho subadulto (que era raramente deslocado), portanto ambos não teriam o coco usurpado ao deixá-los na bigorna. Este resultado nos sugere que, para os indivíduos que não correm alto risco de usurpação do recurso, há a opção presumivelmente mais confortável de carregar o martelo sem levar também o coco - e que para os outros indivíduos, o risco de usurpação é mais relevante que o conforto.

Houve também, dentre os trajetos de menor custo de transporte, aqueles onde os indivíduos desviam do curso reto até a bigorna; este desvio de curso foi realizado principalmente nos momentos em que existiam indivíduos adultos próximos ao indivíduo que pegou os cocos ou, ainda, quando o indivíduo com os cocos era um juvenil – como o observado por Fonseca (2012), onde juvenis deste mesmo grupo realizavam mais transportes concomitantes (de cocos e martelos) do que adultos e subadultos, também, aparentemente, para assegurar o recurso alimentar.

Considerando que em ambas as situações o risco de usurpação do recurso alimentar era maior, o desvio de curso assegurava a posse do recurso, pois permitia aos indivíduos “monitorar o ambiente” de uma posição mais segura (evitando potenciais usurpadores, esperando que algum indivíduo se afastasse da bigorna/ do sítio e, eventualmente, garantindo uma “rota de escape” do sítio), mas com um pequeno aumento dos custos de transporte do martelo.

6. Etapa 1B: Associação de símbolos à objetos

6.1. Introdução e objetivos específicos

Associação de símbolos à objetos por primatas não-humanos foram, inicialmente, evidenciados em estudos com chimpanzés cativos. Wolfe (1936, *apud* Westergaard *et al.*, 2007) mostrou que chimpanzés podem associar diferentes *tokens* (objetos sem valor que adquirem um valor associativo em consequência da troca com outro (indivíduo ou experimentador) por outro objeto com valor real, Brosnan & Waal, 2004) com alimentos específicos. Rumbaugh (1977) desenvolveu um teclado com diferentes símbolos com o qual uma chimpanzé, Lana, obtinha objetos e interações com humanos ao pressionar a tecla correspondente. Savage-Rumbaugh *et al.* (1978) ensinaram dois chimpanzés a se comunicarem por meio de *tokens* para pedirem um ao outro uma ferramenta adequada para a obtenção de um alimento.

A associação entre símbolos e objetos vem sendo demonstrada em macacos-prego, em cativeiro, também, por meio de *tokens*. Diversos estudos demonstraram que os macacos-prego associam diferentes *tokens* com diversos itens alimentares (Carpenter & Locke's, 1937 *apud* Addessi *et al.*, 2007; Westergaard *et al.*, 1998; Westergaard *et al.*, 2004; Brosnan & Waal, 2004; Addessi *et al.*, 2007; Addessi *et al.*, 2008) e ferramentas adequadas (Westergaard *et al.*, 1998; Westergaard *et al.*, 2004; Westergaard *et al.*, 2007). Alguns indivíduos inclusive valorizam mais ou menos os *tokens* de acordo com o item alimentar (Addessi *et al.*, 2008) e/ou quantidade de alimento que ele representa (Addessi *et al.*, 2008; Addessi *et al.*, 2007). E de maneira similar aos chimpanzés, macacos-pregos podem trocar *tokens* por ferramentas com coespecíficos (Westergaard *et al.*, 2007).

Garber & Paciulli (1997), em um estudo com macacos-prego de vida-livre mostraram que estes animais foram capazes de associar um símbolo (um cubo amarelo) com a presença ou ausência de bananas verdadeiras. Neste experimento, algumas plataformas, construídas pelos pesquisadores, era colocado um cubo

amarelo e bananas verdadeiras (não visíveis), e em outras plataformas eram colocadas bananas de plástico (não visíveis), e o cubo não era colocado – o odor das bananas foi controlado no experimento. Depois de três dias de experimento os macacos-prego visitavam as plataformas com bananas verdadeiras em mais de 50% das visitas a plataformas, indicando que os mesmos associaram a presença do cubo à presença de bananas verdadeiras.

Além de associar “tokens” a outros objetos, diversos estudos com macacos-pregos cativos demonstraram que estes animais conseguem discriminar padrões gráficos distintos (em uma tela de computador ou por meio de figuras em um aparato), como por exemplo, círculos, triângulos, quadrados e cruzes, com ou sem texturas diferentes (Fujita, 2009) e agrupados ou não (Spinozzi *et al.*, 2004a), peças de quebra-cabeça diferentes (De Lillo *et. al.*, 2007), letras e símbolos matemáticos (Beran & Parrish, 2012), pontos formando padrões gráficos (Spinozzi *et al.*, 2003) e inclusive figuras 2D de seus equivalentes em 3D (Truppa *et al.*, 2009), por meio de uma tarefa do tipo *matching-to-sample* (teste onde os sujeitos são recompensados ao escolher o padrão gráfico idêntico ao apresentado como padrão, Spinozzi *et al.*, 2004b).

Com a utilização de placas com padrões gráficos distintos associados a cada elemento da quebra, e a partir da configuração do sítio experimental utilizada na Etapa 1 (ver acima), nesta etapa buscamos analisar, através da organização sequencial para a realização da quebra de cocos, se houve associação dos padrões gráficos das placas com os elementos da quebra. Para isso mantivemos a mesma metodologia e a mesma configuração do sítio experimental da Etapa 1, mas ocultamos os elementos com bacias opacas, de modo que as únicas informações a respeito da posição dos elementos seriam as placas com padrões gráficos.

H3 – Caso tivessem associado os padrões gráficos aos elementos indivíduos deveriam exibir o mesmo padrão sequencial para a quebra de cocos observado na Etapa 1, utilizando-se da informação nas placas sobre a localização de cocos, martelo e bigorna.

6.2. Materiais e Métodos

A coleta de dados ocorreu de Julho a Outubro de 2011, no mesmo local onde a Etapa 1 foi realizada. Com uma frequência de no mínimo sete dias por mês, resultando em 31 dias de esforço de campo.

Seguindo o modelo da Etapa 1, os componentes para quebra de cocos (cocos, martelo e bigorna) foram dispostos no mesmo triângulo de lados de 10m, cada um com suas respectivas placas de sinalização (Figura 4). Assim como na Etapa 1, os elementos foram dispostos nos vértices do triângulo, e esta disposição foi modificada a cada dia de coleta de dados, por meio de um rodízio das 6 posições possíveis (cmb, cbm, mcb, mbc, bcm, bmc - a primeira letra se refere ao vértice mais próximo do observador e a última, ao vértice mais próximo das árvores).

Esse experimento buscou examinar em que medida os animais associaram as placas com padrões gráficos acima descritas, utilizando-os como “sinalizadores” da localização dos elementos nos vértices do sítio quando outras informações visuais não estavam disponíveis, para isso foram utilizadas bacias opacas para tampar o elemento de cada vértice, de modo que os animais não conseguiram ver o que estava debaixo sem antes levantá-la, ou seja, as únicas dicas para a localização de cada componente da quebra seriam as placas com padrões gráficos (Figura 30).

Os animais foram habituados às bacias por uma semana, antes do início da coleta de dados desta etapa.

Figura 30 – Bacias opacas com as respectivas placas com pista visual.

6.2.1. Análise de Dados

Nesta etapa, os eventos onde houve visitação dos sujeitos ao sítio de quebra de cocos experimental foram divididos em duas situações, episódios com o sítio de quebra na situação inicial (sítio arrumado) e episódios com o sítio de quebra fora da situação inicial (sítio desarrumado). Neste estudo analisaremos apenas os episódios com o sítio arrumado, por ser a situação inicial e de maior controle das variáveis.

Subdividimos os episódios com o sítio arrumado em três categorias:

- "Episódios completos" (ECO) - Episódios onde o animal recolheu o coco e o martelo, em seus respectivos vértices, depois de os destampar, e os transportou (de forma concomitante ou não) até a bigorna, em qualquer sequência (sendo que o ponto final é a bigorna, mas não ocorre necessariamente a quebra do coco).
- "Episódios sem atividade relacionada à quebra de cocos" (ESA) - Episódios onde o animal não realizou nenhuma atividade relacionada à quebra de cocos (não visitou nenhum vértice; visitou e destampou vértices, mas não recolheu nenhum elemento ou quebrou; visitou, destampou e coletou o elemento de um dos vértices mais não destampou nenhum outro)
- "Episódios Incompletos" (EIN) - Episódios onde o animal realizou sequências incompletas da quebra de coco (depois de destampar vértices (2 ou 3):

- Realiza a quebra em outro local que não a bigorna;
- Transporta coco ou/e martelo para fora do sítio de quebra;
- Realiza a quebra na bigorna com um martelo que não o disponibilizado pela pesquisadora;
- Visita e destampa 2 ou 3 vértices mas só recolhe um elemento dos vértices;
- Entra no sítio com coco ou acha o coco pelo sítio, destampa 2 ou 3 vértices, podendo até realizar a quebra na bigorna.

6.3. Resultados

6.3.1. Participações totais por indivíduo, faixa etária e sexo

Nesta etapa contamos com a participação de 27 indivíduos e 8 infantes (agrupados por não haver identificação individual segura). Obtivemos um total de 255 episódios, porém estes não são bem distribuídos entre os indivíduos (Figura 31).

Quando classificamos os indivíduos de acordo com suas faixas etárias (Tabela 6), observamos que: em termos absolutos (Figura 32A) adultos e, principalmente, juvenis participaram (número de episódios) mais deste experimento, 2 subadultos realizaram 48 episódios, 13 adultos realizaram 69 episódios e 12 juvenis, 124 episódios. De acordo com as médias individuais por faixa etária (Figura 32B), os subadultos realizaram mais episódios do que os adultos e juvenis juntos.

Ao agruparmos os indivíduos de acordo com o sexo (Tabela 6), observamos que tanto em termos absolutos (Figura 33A) quanto nas médias individuais por sexo (Figura 33B), os machos realizaram mais episódios que as fêmeas. Este padrão continua o mesmo para as médias individuais (Figura 33D) quando retiramos, da análise, os 2 machos subadultos e o macho juvenil Acácio (os quais estão enviesando os valores para uma maior participação de machos em geral, já que os três foram os que mais realizaram episódios neste experimento – Figura 31), mas em termos absolutos, a participação das fêmeas e machos foi a mesma (Figura 33C).

Figura 31 - Frequência de participação total por indivíduo na Etapa 1B: Adulto = vermelho, Subadulto = azul, Juvenil = roxo, Infante = verde.

Figura 32 - Proporção da participação dos indivíduos por faixa etária na Etapa 1B: (A) Proporção absoluta, (B) Média individual.

Figura 33 - Proporção da participação dos indivíduos por sexo na Etapa 1B: (A) Proporção absoluta geral, (B) Média individual geral, (C) Proporção absoluta sem os dois subadultos e um macho juvenil, (D) Média individual sem os dois subadultos e um macho juvenil.

6.3.2. Tipos de Episódio

Com a Tabela 6 podemos observar que os ESAs foram o tipo de episódio mais realizado, da mesma maneira que na Etapa 1, seguidos pelos EINs, realizados, principalmente, por um macho subadulto (Vicki) e um macho juvenil (Acácio).

Os ECOs foram realizados por apenas 3 indivíduos, um macho subadulto (Flufi), um macho juvenil (Acácio) e uma fêmea adulta (Jabá). Observamos, ainda, que a frequência de visitação dos sujeitos ao sítio foi bem menor que a verificada nas etapas anteriores.

Tabela 6 - Nome, sexo, faixa etária dos indivíduos que realizaram episódios com o sítio arrumado na Etapa 1B e número de episódios realizados em cada tipo de episódio

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Sítio Arrumado			Total
			ECO	ESA	EIN	
Acácio	Macho	Juvenil	5	5	8	18
Flufi	Macho	Subadulto	9	6	1	16
Vicki	Macho	Subadulto	0	4	11	15
Suspeito	Macho	Adulto	0	8	0	8
Medeiros	Macho	Adulto	0	7	0	7
Fritz	Fêmea	Juvenil	0	4	2	6
Val	Fêmea	Juvenil	0	6	0	6
Vavá	Fêmea	Adulta	0	4	2	6
Cajú	Macho	Juvenil	0	3	1	4
Cuca	Fêmea	Juvenil	0	3	1	4
Vodca	Macho	Infante II	0	4	0	4
Jabá	Fêmea	Adulta	1	1	1	3
Angélica	Fêmea	Adulta	0	1	1	2
Davi	Macho	Adulto	0	2	0	2
Frapê	Macho	Juvenil	0	2	0	2
Ana	Fêmea	Adulta	0	1	0	1
Careca	Macho	Infante II	0	1	0	1
Cláudia	Fêmea	Adulta	0	1	0	1
Darwin	Macho	Adulto	0	1	0	1
Física	Fêmea	Adulta	0	1	0	1
Janete	Fêmea	Adulta	0	0	1	1
Infantes	Desconhecido	Infante I e II	0	1	0	1
TOTAL			15	66	29	110

6.3.3. Vértices e Locais visitados

6.3.3.1. Vértice visitado

Ao observarmos quais vértices foram visitados primeiro quando os sujeitos entraram no sítio (Figura 34A), constatamos, em um exame qualitativo, que não houve preferência por um vértice específico, assim como não houve preferência para o segundo e terceiro vértice visitado (Figura 34B e Figura 34C).

A Figura 34 mostra também que a incidência de visitas a qualquer vértice vai diminuindo após a visita ao primeiro, são poucos os episódios com uma terceira visita, sendo que mesmo quando os indivíduos encontram o coco em VC (seja no primeiro ou segundo vértice visitado), eles tendem a deixar o sítio com o coco, logo em seguida, sem procurar, no sítio, o restante dos elementos para a quebra (

Figura 35), o que nos indica o desinteresse dos macacos por este arranjo do sítio (onde eles não estão expostos aos estímulos visuais dos elementos de quebra). Apenas nos poucos episódios onde os indivíduos encontram o coco no terceiro vértice visitado, eles tendem a visitar outros vértices (que já foram, necessariamente, destampados e os elementos estão visíveis) quase na mesma proporção com que saem do sítio (

Figura 35).

Figura 34 – Proporção de episódios onde cada vértice foi (A) o primeiro, (B) o segundo e o (C) o terceiro a ser visitado depois que os indivíduos entraram no sítio experimental.

Figura 35 - Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram outro vértice ou saem do sítio após visitar o VC e coletar o coco.

Quando olhamos para a relação entre o vértice que estava mais próximo quando os sujeitos entraram no sítio experimental e o primeiro vértice visitado (Figura 36), verificamos a tendência dos indivíduos a visitar primeiro o vértice que estava mais próximo do seu ponto de entrada no sítio.

Ao analisarmos cada dia de visita ao sítio dos três indivíduos que mais participaram desta etapa (Acácio, Flufi e Vicki) (ver Apêndice C, D e E, respectivamente), observamos que, em quase todas as visitas de um dia (durante o qual as posições dos vértices não se alteravam), os indivíduos visitam primeiro o vértice que estava mais próximo, mesmo depois de, numa visita anterior, já terem encontrado o coco em outro vértice ou de já terem visitado aquele vértice e não terem encontrado o coco.

Dada a preferência inicial sistemática pelo vértice com o coco, constatada na Etapa 1, podemos inferir, que apesar da grande participação dos três indivíduos supracitados na Etapa 1 (Acácio com 73 episódios, Flufi com 152 e Vicki com 125), a partir dos resultados da Etapa 1B, que estes indivíduos não associaram os padrões gráficos das placas aos elementos de quebra, visitando aleatoriamente os vértices, e como o padrão se mantém ao longo de toda a Etapa 1B (ver Apêndice C, D e E), eles também não realizaram a associação nesta etapa.

A Figura 37 nos mostra que não houve preferência para se chegar ao sítio pelo lado mais próximo de um vértice específico.

Figura 36 - Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram primeiro cada vértice dependendo do vértice que estava mais próximo quando eles entraram no sítio experimental.

Figura 37 - Proporção de episódios para os vértices que estavam mais próximos dos indivíduos ao entrar no sítio experimental.

Para entendermos melhor a sequência de ações dos indivíduos ligadas aos vértices, depois de entrar no sítio experimental, elaboramos um fluxograma com todos os episódios realizados com o sítio em sua configuração inicial (sítio arrumado) (Figura 38, para uma versão mais completa do fluxograma, ver Apêndice F).

Além dos dados já apontados acima, o fluxograma nos fornece as seguintes informações:

- A maior parte dos indivíduos destampa o vértice ao chegar nele,
- A maior parte dos indivíduos não retorna a um vértice já destampado sem antes destampar os restantes,
- Os indivíduos seguiram a sequência de quebra encontrada na Etapa 1, à medida que foram encontrando os elementos para a quebra,
- Como o esperado, a maior parte dos indivíduos recolhe os cocos ao encontrá-los,
- A maior parte dos indivíduos sai do sítio experimental logo depois de pegar o coco.

6.3.3.2. Local visitado

Ao observarmos quais vértices foram visitados primeiro quando os sujeitos entravam no sítio, dependendo do local em que os mesmos estavam situados (local próximo das árvores (PA), local próximo do observador (PO), local sem pontos de referencia próximos (SR) – Figura 39) (Figura 40A), percebemos que em metade dos episódios o primeiro vértice visitado foi aquele que estava mais próximo das árvores (das quais os animais normalmente chegam no sítio), e que não houve preferência por um vértice específico para o segundo e terceiro vértice visitado (Figura 40B e Figura 40C).

Assim como a Figura 34, a Figura 40 mostra que a incidência de visitas a qualquer vértice vai diminuindo depois da visita ao primeiro, sendo que são poucos os episódios com uma terceira visita.

Quando olhamos para a relação entre o local que estava mais próximo quando os sujeitos entraram no sítio experimental e o primeiro vértice visitado (relacionado ao local mais próximo do mesmo) (Figura 41), percebemos a tendência dos indivíduos em visitar primeiro o vértice que estava mais próximo ao entrar no sítio.

As Figura 41 e Figura 42 nos mostram uma preferência, dos indivíduos, para entrar no sítio por perto das árvores.

Figura 39 - “Sítio de quebra” experimental da Etapa 1B; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referência próximos = SR.

Figura 40 - Proporção de episódios onde cada vértice, relacionado ao local onde o vértice se encontrava, foi (A) o primeiro, (B) o segundo e (C) o terceiro a ser visitado depois que os indivíduos entraram no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referência próximos = SR.

Figura 41 – Frequência de episódios em que os indivíduos visitaram primeiro cada vértice (relacionado com o local ao qual o mesmo estava próximo) dependendo do local que estava mais próximo quando eles entraram no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR.

Figura 42 - Proporção de episódios para os locais que estavam mais próximos dos indivíduos ao entrar no sítio experimental; locais dos vértices: local próximo das árvores = PA, local próximo do observador = PO, local sem pontos de referencia próximos = SR.

Para entendermos melhor a sequência de ações dos indivíduos, ligadas aos locais onde os vértices se encontravam, depois de entrar no sítio experimental, elaboramos um fluxograma com todos os episódios realizados com o sítio em sua situação inicial (sítio arrumado) (Figura 43, para uma versão mais completa do fluxograma, ver Apêndice G).

Figura 43 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos locais onde os vértices se encontravam nos ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : PO = próximo ao observador, PA = próximo às árvores, SR = local sem referenciais próximos; quadrados em roxo = saiu do sítio; a espessura das setas indica a quantidade de episódios.

Além dos dados já apontados (v. acima), este fluxograma nos fornece as seguintes informações (ver Apêndice G):

- A maior parte dos indivíduos destampa o vértice ao chegar nele,
- A maior parte dos indivíduos não retorna a um vértice já destampado sem antes destampar os restantes.

6.4. Discussão

Nesta etapa do estudo, apresentamos padrões gráficos como pistas visuais da localização dos três elementos distintos, necessários para a quebra de cocos. Observamos que os indivíduos, ao entrar no sítio, se dirigiram ao vértice mais próximo do local de entrada, mesmo quando, no mesmo dia, já haviam destampado aquele vértice sem encontrar o coco, e/ou quando já haviam encontrado o coco em outro vértice, sendo que este padrão não se modificou ao longo do tempo de experimento.

Com os resultados encontrados podemos afirmar que os indivíduos não associaram os padrões gráficos com seus elementos de quebra específicos durante as Etapas 1 e 1B deste estudo, já que ao entrar no sítio eles não se dirigiam diretamente ao vértice onde o coco estava presente, como seria o esperado (v. Etapa 1) caso tivessem associado os padrões gráficos aos elementos em cada vértice.

Os macacos podem não ter associado os padrões gráficos aos elementos, na Etapa 1, porque estes estavam visíveis, ou seja, não havia a necessidade da associação. A associação seria vantajosa, apenas, na Etapa 1B, mas ela também não parece ter ocorrido ao longo desta etapa, talvez pelo tempo reduzido de exposição dos macacos ao “problema”, somado ao desinteresse dos indivíduos por esta “configuração” experimental.

Assim como no estudo de Garber e Paciulli (1997), podemos afirmar que, para os indivíduos, placas e/ou bacias marcaram a presença de um elemento de quebra, já que os indivíduos se dirigiram a um dos vértices ao entrar no sítio.

Com os resultados encontrados, podemos rejeitar H3, pois quando todos os elementos da quebra estavam visíveis os indivíduos realizaram a sequência coco-martelo-bigorna, e com todos os elementos tampados – quando a única fonte de informação eram as placas – eles visitaram os vértices aleatoriamente, aparentemente não discriminando os vértices com base nos padrões das placas.

O desinteresse dos macacos nesta condição experimental nos indica que os indivíduos necessitam do estímulo visual de todos os elementos - em especial, dos cocos - para iniciar a sequência de quebra no sítio experimental, uma vez que mesmo depois de acostumados com a disponibilidade, naquele local, de cocos, martelos e uma bigorna, sempre que a experimentadora estivesse ali, eles ou não se sentiam motivados a investigar o sítio (constatado pela quantidade reduzida de episódios desta etapa, quando comparada às outras), ou não continuavam investigando depois de destamparem a primeira bacia, mesmo quando esta continha o coco.

É possível que, em uma situação mais controlada - onde não haja outros martelos e bigornas disponíveis, os quais indivíduos já estão habituados a utilizar fora do sítio experimental, ao encontrar o coco na primeira ou segunda visita a um vértice, os indivíduos fossem motivados a continuar a investigar o sítio e realizar a quebra no mesmo. Assim como, em uma situação onde houvesse controle da disponibilidade de outros alimentos e distrações, como em cativeiro, talvez, os macacos fossem mais motivados a buscar os elementos da quebra de cocos.

7. Aspectos Demográficos

Em todas as etapas de nosso estudo, as fêmeas realizaram, em média, menos que a metade do número de episódios realizados pelos machos. Este resultado corrobora o encontrado por Mannu e Ottoni (2001) e Resende (2004b), em estudos com o mesmo grupo de macacos-prego semi-livres, e Ramos da Silva (2008), Mannu e Ottoni (2009), Spagnoletti *et al.* (2011), Spagnoletti *et al.* (2012), Falótico (2011) e Coelho (comunicação pessoal), em estudos com macacos-prego de vida livre (Piauí – Brasil).

Spagnoletti *et al.* (2011), baseados em Key e Ross (1999), sugerem que como em *Sapajus* a massa corporal dos machos excede a massa corporal das fêmeas em pelo menos 60%, os machos gastam, diariamente, mais energia que as fêmeas (mesmo com os custos reprodutivos), por isso eles precisam conseguir mais energia do que as fêmeas e quebraram mais cocos.

Outra hipótese se baseia na diferença de força entre os sexos, uma vez que o macho tem mais força para transportar e levantar os martelos (Fragaszy *et al.*, 2010).

Obtivemos também mais episódios (média individual) de subadultos, do que de juvenis e de adultos, e mais (média individual) de juvenis do que de adultos. Supomos que este resultado se deve ao fato de que estes indivíduos (deste grupo), aparentemente, têm menos acesso aos alimentos provisionados do que os adultos, por serem ameaçados por estes, buscando, por isso, itens alimentares alternativos.

8. Conclusões

Neste estudo, demos continuidade aos estudos experimentais sobre o uso de ferramentas por macacos-prego realizados no Parque Ecológico do Tietê, pelo Laboratório de Etologia Cognitiva da USP.

Na Etapa 1, buscamos analisar se os macacos-prego exibem um padrão na organização da sequência comportamental para a realização da quebra de cocos. Disponibilizamos os três elementos para a quebra de coco (coco, martelo e bigorna) em um triângulo, estão separados, equidistantes e visíveis. Assim, para realizar a quebra os indivíduos precisavam visitar cada um dos vértices do triângulo e reunir os elementos móveis (cocos e martelos) na bigorna. Nossos resultados mostram que, de fato, eles apresentam um padrão bem definido para realizar esta sequência, sendo o coco, quase sempre, o primeiro elemento da quebra a ser coletado (assegurando o alimento), seguido pelo martelo e, depois, pelo transporte de ambos para a bigorna.

Este é um dos trajetos mais curtos para reunir os elementos para a quebra de cocos, e também aquele com o menor custo de transporte de martelo. Entretanto, os resultados desta etapa deixaram em aberto a questão da otimização “ativa” no transporte dos martelos: uma vez que a obtenção do recurso (coco) é claramente prioritária, e que a conclusão efetiva da sequência de quebra do coco tem de terminar na bigorna, a coleta do martelo em segundo lugar pode não decorrer de qualquer mecanismo de otimização no transporte, e sim ser um subproduto da priorização da obtenção do coco. Para analisar esta questão, realizamos a Etapa 2 de nosso estudo, onde disponibilizamos dois martelos, de mesmo peso, a distâncias distintas da bigorna e dos cocos – levando em consideração que a sequência da quebra sempre é iniciada nos cocos e concluída na bigorna: um dos martelos era posicionado próximo aos cocos e distante da bigorna, e outro, num prolongamento da reta dos cocos à bigorna, mais próximo da bigorna do que dos cocos. Desta maneira o custo do transporte de martelos (energético e risco de lesões) seria maior ou menor dependendo da escolha, pelo indivíduo, de um ou outro martelo, sendo que o martelo mais próximo dos cocos - e do macaco, no momento em que este coletava o coco - implicava em um maior custo de transporte.

Nossos resultados mostram que, assim como a seleção sistemática dos elementos para a quebra de coco (Fragaszy *et al.*, 2010; Evans & Westergaard, 2004; Antinucci & Visalberghi, 1986; Falótico, 2006; Schrauf *et al.*, 2008; Visalberghi *et al.*, 2009; Ferreira *et al.*, 2010; Fonseca, 2012; Massaro *et al.*, 2012; Visalberghi *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2011), a escolha do martelo mais próximo à bigorna e a sequência em que os elementos são coletados também diminuem os custos (energético e risco de injúrias) e aumentam o benefício (energético) do transporte de martelos. Sendo assim, nossos resultados indicam que a coleta do martelo em segundo lugar não é apenas um subproduto da priorização da coleta de cocos.

Assim como no experimento de Massaro (2012) - onde cocos, martelos (com distância de 3m entre eles) e bigorna estavam em linha reta, os indivíduos de nosso estudo ignoraram o martelo mais próximo de si - deixando de lado a escolha mais imediata - e recolheram o martelo mais próximo à bigorna. Nossa configuração experimental nesta etapa se diferencia, em relação à de Massaro (2012), apenas em relação à disposição dos martelos, mas destaca ainda mais a escolha do martelo mais próximo da bigorna (com menor distância de transporte), já que para recolher este martelo os macacos tinham que ultrapassar o local onde a sequência de quebra é finalizada, a bigorna, e depois retornar a esta.

Nesta etapa observamos, também, que a existência de indivíduos adultos próximos ao indivíduo que pegou os cocos e a faixa etária do mesmo – no caso, juvenil - influencia o trajeto realizado até o martelo e a bigorna, onde o macaco desvia ou não do curso reto até a bigorna, podendo diminuir o risco de ter o alimento usurpado ao observar o ambiente.

Neste estudo, a associação de padrões gráficos distintos a cada elemento da quebra, na Etapa 1 – inicialmente apenas para a orientação da pesquisadora - nos levou a realizar a Etapa 1B, onde buscamos analisar, através da organização sequencial para a realização da quebra de cocos, se os macacos-prego estabeleceram esta associação. Para isso utilizamos a mesma configuração do sítio experimental e metodologia da Etapa 1, mas ocultamos os elementos com bacias opacas, de modo que as únicas informações a respeito da posição dos elementos seriam as placas com padrões gráficos.

Apesar dos macacos-prego serem capazes de associar *tokens* a alimentos (Carpenter & Locke's, 1937 *apud* Addessi *et al.*, 2007; Westergaard *et al.*, 1998; Westergaard *et al.*, 2004; Brosnan & Waal, 2004; Addessi *et al.*, 2007; Addessi *et*

al., 2008) e ferramentas (Westergaard *et al.*, 1998; Westergaard *et al.*, 2004; Westergaard *et al.*, 2007), e de discriminar padrões gráficos distintos (Fujita, 2009; Spinozzi *et al.*, 2004a; De Lillo *et al.*, 2007; Spinozzi *et al.*, 2003; Truppa *et al.*, 2009; Spinozzi *et al.*, 2004b), os resultados desta etapa mostraram que os indivíduos não associaram os padrões gráficos aos elementos de quebra durante as Etapas 1 e 1B deste estudo, já que, ao entrar no sítio, eles não se dirigiam diretamente ao vértice onde o coco estava presente, como seria o esperado (uma vez que a sequência de quebra é normalmente iniciada com a coleta dos cocos).

Acreditamos que os macacos podem não ter aprendido a associar os padrões gráficos aos elementos, na Etapa 1 porque estes elementos estavam visíveis, ou seja, não havia a necessidade da associação. Esta seria vantajosa, apenas, na Etapa 1B, mas também não parece ter ocorrido ao longo desta etapa, talvez pelo tempo reduzido de exposição dos macacos ao “problema”, somado ao desinteresse dos indivíduos por esta “configuração” experimental.

O “desinteresse” dos indivíduos nos impede de afirmar que os macacos-prego não podem realizar a associação de padrões gráficos distintos com objetos, mas nos indica que os indivíduos necessitam do estímulo visual de todos os elementos - em especial, dos cocos - para iniciar a sequência de quebra no sítio experimental, uma vez que os indivíduos não se sentiam motivados a investigar o sítio (constatado pela quantidade reduzida de episódios desta etapa, quando comparada às outras), ou não continuavam investigando depois de destamparem a primeira bacia, mesmo quando esta continha o coco - recorrendo a sítios de quebra aos quais eles estavam habituados a utilizar.

Talvez, em uma situação mais controlada - onde não houvesse outros martelos e bigornas disponíveis fora do sítio experimental, os indivíduos fossem motivados a investigar o sítio e realizar a quebra no mesmo. Assim como em uma situação onde houvesse controle da disponibilidade de outros alimentos e distrações, como em cativeiro, talvez, os macacos fossem mais motivados a buscar os elementos da quebra de cocos, e com isso, a questão a respeito da associação talvez pudesse ser respondida de forma mais conclusiva.

Por fim, acreditamos que este estudo contribui para o maior conhecimento a respeito dos processos envolvidos no uso de ferramentas por macacos-prego.

REFERÊNCIAS⁶

- ADESSI, E, CRESCIMBENE, L & VISALBERGHI, E. Do capuchin monkeys (*Cebus apella*) use tokens as symbols? *Proceeding of the Royal Society – Biological Sciences*, 2007, vol. 247, p. 2579-2585.
- ADESSI, E, MANCINI, A, CRESCIMBENE, L, PADOA-SCHIOPPA & VISALBERGHI, E. Preference transitivity and symbolic representation in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *PLoS ONE*, 2008, vol. 3(6): e2414. doi:10.1371/journal.pone.0002414
- ANTINUCCI, F & VISALBERGHI, E. Tool use in *Cebus apella*: a case study. *International Journal of Primatology*, 1986, vol 7, p. 351-363.
- AQUINO, CMC & OTTONI, EB. Uso induzido de ferramentas por macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-liberdade. *Anais do XIX Encontro Anual de Etologia*, nº 74, 2001.
- BADRIAN, N, BADRIAN, A & SUSMAN, R. Preliminary observations of the feeding behavior on *Pan paniscus* in the Lomako Forest of Central Zaïre. *Primates*, 1981, vol. 22(2), p. 173-181.
- BEATTY, H. A note on the behavior of the chimpanzee. *Journal of Mammalogy*, 1951, vol. 32, p. 118.
- BECK, BB. Baboons, chimpanzees, and tools. *Journal of Human Evolution*, 1974, vol. 3, p. 509-516.
- BECK, BB. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools*. New York, Garland STPM Press, 1980.
- BENTLEY-CONDIT, VK & SMITH, EO. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 2009, vol. 147, p. 185-221.
- BERAN, MJ & PARRISH, AE. Sequential responding and planning in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 2012, vol. 15, p. 1085-1094.

⁶ De acordo com as diretrizes ISO.

- BILA-ISA, I. Bonobos dig termite mounds: a field example of tool use by wild bonobos of the Etate, northern sector of the Salonga National Park. 2003 Bonobo workshop: behavior, ecology and conservation of wild bonobos, Japan, 2003.
- BOESCH, C & BOESCH, H. Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 1983, vol. 83(3-4), p. 265-286.
- BOESCH, C & BOESCH, H. Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 1984, vol. 25, p. 160-170.
- BROSNAN, SF & WALL, FBM. A concept of value during experimental exchange in brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Folia Primatologica*, 2004, vol. 75(5), p. 317-330.
- CARACO, T, BLANCKERNHORN, WU, GREGORY, GM, NEWMAN, JA, RECER, GM & ZWICKER, SM. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Animal Behavior*, 1990, vol. 39, p. 338-345.
- CARPENTER, C & LOCKE, N. Notes on symbolic behavior in a cebus monkey (*Capucinus appella*). *Gen. Psychol.*, 1937, vol. 51, p. 267-278.
- CARVALHO, CEG, IZAR, P. & OTTONI, EB. Brincadeira e manipulação exploratória em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). Anais do 10º Simpósio Internacional de Iniciação Científica da USP, s/n, São Paulo, 2002.
- CHARNOV, EL. *Optimal foraging: some theoretical explorations*. Seattle: University of Washington, 1973. PhD Thesis.
- CHARNOV, EL. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 1976, vol. 9, p. 129-136.
- COELHO, CG. *Observação por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos por macacos-prego (Cebus sp.) em semi-liberdade*. São Paulo: Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2009. Dissertação de Mestrado em Psicologia Experimental.
- CONWAY, CM & CHRISTIANSEN, MH. Sequential learning in non-human primates. *Trends in Cognitive Sciences*, 2001, vol. 5, p. 539-546.

- DE LILLO, C, SPINOZZI, G & TRUPPA, V. Pattern recognition in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): The role of the spatial organization of stimulus parts. *Behavioural Brain Research*, 2007, vol. 181, p. 96-109.
- EMLLEN, JM. The role of time and energy in food preference. *Amer. Natur.*, 1966, vol. 100, p. 611-617.
- EVANS, TA & WESTERGAARD, GC. Discrimination of functionally appropriate and inappropriate throwing tools by captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 2004, vol. 7, p. 255–262.
- FALÓTICO, T. *Estudo experimental do uso de ferramentas para a quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (Cebus apella) em semi-liberdade*. São Paulo: Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2006. Dissertação de Mestrado em Psicologia Experimental.
- FALOTICO, T. *Uso de ferramentas por macacos-prego (Sapajus libidinosus) do parque nacional Serra da capivara - PI*. São Paulo: Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2011. Tese de Doutorado em Psicologia Experimental.
- FALÓTICO, T, CARVALHO, CEG, GRECO, VLG, IZAR, P & OTTONI, EB. Perseguição de bugio infante (*Alouatta* sp.) por macacos-prego (*Cebus apella*): predação ou brincadeira? *Anais do XX Encontro Anual de Etologia*, nº457, 2002.
- FERREIRA, RG, EMIDIO, RA & JERUSALINKY, L. Three stones for three seeds: Natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of the stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, 2010, vol. 72, p. 270-275.
- FERREIRA, R, RESENDE, BD, MANNU, M, OTTONI EB & IZAR, P. Bird predation and prey-transfer in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neotropical Primates*, 2002, vol. 10(2), p. 84-89.
- FONSECA, BO. *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*. São Paulo: Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2012. Dissertação de Mestrado em Psicologia Experimental.
- FRAGASZY, DM & VISALBERGHI, E. Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 1989, vol. 103(2), p. 159-170.
- FRAGASZY, DM, VISALBERGHI, E & FEDIGAN, LM. *The complete capuchin – the biology of the genus Cebus*. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press, 2004a.
- FRAGASZY, DM, IZAR, P, VISALBERGHI, E, OTTONI, EB & OLIVEIRA, M. Wild capuchin monkeys use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 2004b, vol. 64, p. 359-366.
- FRAGASZY, DM, GREENBERG, R, VISALBERGHI, E, OTTONI, EB, IZAR, P & LIU, Q. How wild bearded capuchin monkeys select stones and nuts to minimize the number of strikes per nut cracked. *Animal behavior*, 2010, vol. 80, p. 205-214.
- FRAGASZY, DM, LUI, Q, WRIGHT, BW, ALLEN, A, BROWN, CW & VISALBERGHI, E. Wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) strategically place nut in a stable position during nut-cracking. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8(2): e56182. doi:10.1371/journal.pone.0056182.
- FUJITA, K. Metamemory in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 2009, vol. 12, p. 575-585.
- GARBER, PA & PACIULLI, LM. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica*, 1997, vol. 68, p. 236-253.
- GERBER, LR, REICHMAN, OJ & ROUGHGARDEN, J. Food hoarding: future value in optimal foraging decisions. *Ecological Modelling*, 2004, vol. 175, p. 77-85.
- GOODALL, J. Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature*, 1964, vol. 201, p. 1264-1266.
- GREEN, RF. A comment on optimal foraging theory. Unpublished manuscript. Disponível em: <<http://www.d.umn.edu/~rgreen/A%20comment%20on%20optimal%20foraging%20theory.pdf>>

- GREENFIELD, PM. Language, tools and brain: the ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior. *Behavioral and Brain Sciences*, 1991, vol. 14, p. 531-595.
- HANNAH, AC & MCGREW, WC. Chimpanzees using stones to crack open oil palm nuts in Liberia. *Primates*, 1987, vol. 28(1), p. 31-46.
- HICKS, TC, FOUTS, RS & FOUTS, DH. Chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) tool use in the Ngotto Forest, Central African Republic. *American Journal of Primatology*, 2005, vol. 65(3), p. 221-237.
- HOHMANN, G & FRUTH, B. Culture in bonobos? Between-species and within-species variation in behavior. *Current Anthropology*, 2003, vol. 44(4), p. 563-571.
- INOUE-NAKAMURA, N & MATSUZAWA, T. Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 1997, vol. 111(2), p. 159-173.
- KAMIL, AC, KREBS, JR & PULLIAM, HR. *Foraging Behaviour*. New York, Plenum Press, 1987.
- KEY, C & ROSS, C. Sex differences in energy expenditure in non-human primates. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1999, B 266, 2479e2485.
- KÖHLER, W. *The mentality of apes*. London, K. Paul, Trench, Trubner & Co., 1925.
- KOHTS, N. *Untersuchungen über die Erkenntnisfähigkeiten des Schimpansen*. Moscow, Museum of Darwinianum, 1923.
- LIMA, SL. Downy woodpecker foraging behavior: efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, 1984, vol. 65, p. 166-174.
- LIU, Q, FRAGASZY, D, WRIGHT, B, WRIGHT, K, IZAR, P & VISALBERGHI, E. Wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) place nuts in anvils selectively. *Animal Behaviour*, 2011, vol. 81, p. 297-305.
- LYNCH, JW & RÍMOLI, J. Demography and social structure of group of *Cebus apella nigratus* (Goldfuss, 1809, Primates/Cebidae) at Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. *Neotropical Primates*, 2000, vol. 8(2), p. 44-49.

- LYNCH ALFARO, JW, SILVA JR., JS & RYLANDS, AB. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 2012, vol. 74, p. 273-286.
- MACARTHUR, RH & PIANKA, ER. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 1966, vol. 100, p. 603-609.
- MALAIVIJITNOND, S, LEKPRAYOON, C, TANDAVANITTJ, N, PANHA, S, CHEEWATHAM, C & HAMADA, Y. Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 2007, vol. 69(2), p. 227-233.
- MANNU, M & OTTONI, EB. Observações preliminares das técnicas de forrageamento e uso espontâneo de ferramentas por um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*, primates - cebidae), em condições de semi-cativeiro. *Anais de Etologia*, 1996, vol. 14, p. 384.
- MANNU, M & OTTONI, EB. Uso espontâneo de ferramentas na quebra de cocos por macacos-prego (*Cebus apella*): aspectos demográficos. *Anais de Etologia*, 1998, vol. 16, p. 179.
- MANNU, M & OTTONI, EB. Postura e lateralidade na quebra espontânea de cocos por um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro. Resumos do IX Congresso Brasileiro de Primatologia, nº 31, 1999.
- MANNU, M & OTTONI, EB. Preferência por materiais como ferramentas na quebra de cocos por um grupo de macacos-prego. *Anais do XIX Encontro Anual de Etologia*, nº 75, 2001.
- MANNU, M & OTTONI, EB. 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*, 2009, vol. 71(3), p. 242-251.
- MASSARO, L, LIU, Q, VISALBERGHI, E & FRAGASZY, D. Wild bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*) select hammer tools on the basis of both stone mass and distance from the anvil. *Animal Cognition*, 2012, vol. 15, p. 1065-1074.

- MATSUZAWA, T. Chimpanzee intelligence in nature and in captivity: isomorphism of symbol use and tool use. *Great ape societies*. Cambridge University Press, Cambridge, 1996.
- MCGREW, WC. *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1992.
- MCNAMARA, JM & HOUSTON, AI. The value of fat reserves and the trade-off between starvation and predation. *Acta Biotheoretica*, 1990, vol. 38, p. 37-61.
- MOURA, ACA & LEE, PC. Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. *Science*, 2004, vol. 306, p. 1909.
- MULCAHY, N & CALL, J. How great apes perform on a modified trap-tube task. *Animal Cognition*, 2006, vol. 9(3), p. 193-199.
- NISHIDA, T. The ant-gathering behavior by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Journal of Human Evolution*, 1973, vol. 2, p. 357-370.
- OAKLEY, KP. *Man the Toolmaker*. Trustees of the British Museum, London, 1949.
- OTTONI, EB, MANNU, M & RESENDE, BD. Developmental aspects of the spontaneous use of tools by semifree-ranging brown capuchin monkeys. Abstracts of the XXXIX Animal Behavior Society Meeting, n°70, 2002.
- OTTONI, EB & MANNU, M. Towards a map of capuchin monkeys tool use: an overview of its occurrence and diversity. Abstracts of the XIX International Ethological Conference, n° 68, 2005.
- OTTONI, EB & IZAR, P. Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 2008, vol. 17, p. 171–178.
- PARRISH, AE & BROSNAN, SF. Primate cognition. *The encyclopedia of human behavior*, 2012, 2 ed., vol. 3, p. 174-180. Academic Press.
- PERONDI, AM, IZAR, P & OTTONI, EB. Uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro: observações preliminares. Anais do XIII Encontro Anual de Etologia, n° 416, 1995.
- RAMOS DA SILVA, ED. *Escolha de alvos coespecíficos na observação do uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus libidinosus*) selvagens*. São Paulo:

- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2008. Dissertação de Mestrado em Psicologia Experimental.
- RESENDE, BD & OTTONI, EB. Ontogeny of nutcracking behavior in a semifree-ranging group of tufted capuchin monkeys. Abstracts of the XIXth Congress of the International Primatological Society, n° 319-320, 2002a.
- RESENDE, BD & OTTONI, EB. Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas em macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia (Natal)*, 2002b, vol. 7(1), p. 173-180.
- RESENDE, BD, MANNU, M, IZAR, P & OTTONI, EB. Interaction between capuchins and coatis: nonagonistic behaviors and lack of predation. *International Journal of Primatology*, 2004a, vol. 25(6), p. 1213-1224.
- RESENDE, BD. *Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em situação de semiliberdade*. São Paulo: Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2004b. Dissertação de Mestrado em Psicologia Experimental.
- ROCHA, VJ, REIS, NR & SEKIAMA, ML. Predação de sementes de *Syagrus romanzoffianum* por *Cebus apella* (primates:cebidae) através da utilização de “ferramentas” na região de Londrina-PR. Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Zoologia, n° 217, 1996.
- RUMBAUGH, DM. *Language learning by a chimpanzee: the LAN A project*. New York, Academic Press, 1977.
- SAKURA, O & MATSUZAWA, T. Flexibility of wild chimpanzee nut-cracking behavior using stone hammers and anvils: an experimental analysis. *Ethology*, 1991, vol. 87(3-4), p. 237-248.
- SAVAGE-RUMBAUGH, ES, RUMBAUGH, DM & BOYSEN, S. Symbolic communication between two chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Science*, 1978, vol. 201, p. 641-644.
- SCHRAUF, C, HUBER, L & VISALBERGHI, E. Do capuchin monkey use weight to select hammer tools? *Animal Cognition*, 2008, vol. 11, p. 413-422.

- SHUMAKER, RW, WALKUP, KR & BECK, BB. *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. Baltimore, The Johns Hopkind University Press, 2011.
- SILVA, FD, RESENDE, BD & OTTONI, EB. Terrestrialidade e bipedalismo em macacos-prego (*Cebus apella*) em semi-liberdade: observações preliminares. Anais do XVIII Encontro Anual de Etologia, n° 117, 2000.
- SILVA JR., JS. *Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)*. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2001. Tese de PhD.
- SPAGNOLETTI, N, VISALBERGHI, E, OTTONI, EB, IZAR, P & FRAGASZY, D. Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of Human Evolution*, 2011, vol. 61, p. 97-107.
- SPAGNOLETTI, N, VISALBERGHI, E, VERDERANE, M, OTTONI, EB, IZAR, P & FRAGASZY, D. Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? *Animal Behaviour*, 2012, vol. 83, p. 1285-1294.
- SPINOZZI, G, DE LILLO, C & TRUPPA, V. Global and local processing of hierarchical stimuli in tufted capuchin moneys (*Cebus apella*). *Jornal of Comparative Psychology*, 2003, vol. 117(1), p. 15-23.
- SPINOZZI, G, DE LILLO, C & CASTELLI, S. Detection of grouped and ungrouped parts in visual patterns by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) ans humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 2004a, vol. 118, p. 297-308.
- SPINOZZI, G, LUBRANO, G & TRUPPA, V. Categorization of above and below spatial realtions by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 2004b, vol. 118, p. 403-412.
- ST AMANT, R & HORTON, TE. Revisiting the definition of animal tool use. *Animal behavior*, 2008, vol. 75, p. 1199-1208.
- STEPHENS, DW & KREBS, JR. Foraging Theory. *Monographs in Behavior and Ecology*, Princeton Press ,1986, p. 247.

- TRUPPA, V, SPINOZZI, G, STEGAGNO, T & FAGOT, J. Picture processing in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioural Processes*, 2009, vol. 82, p. 140-152.
- VAN LAWICK-GOODALL, J. Tool-using in primates and other vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 1970, vol. 3, p. 195-249.
- VAN LAWICK-GOODALL, J. *In the shadow of man*. Boston, Houghton Mifflin, 1971.
- VAN LAWICK-GOODALL, J, VAN LAWICK, H & PACKER, C. Tool-use in free-living baboons in the Gombe National Park, Tanzania. *Nature*, 1973, vol. 241, p. 212-213.
- VAN SCHAIK, CP, ANCRENAZ, M, BORGES, G, GALDIKAS, B, KNOTT, CD, SINGLETON, I, SUZUKI, A, UTAMI, SS & MERRILL, M. Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 2003, vol. 299, p. 102-105.
- VERDOLIN, JL. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2006, vol. 60, p. 457-464.
- VISALBERGHI, E, ADDESSI, E, TRUPPA, V, SPAGNOLETTI, N, OTTONI, EB, IZAR, P & FRAGASZY, DM. Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*, 2009, vol. 19, p. 213-217.
- VISALBERGHI, E, FRAGASZY, DM & SAVAGE-RUMBAUGH, ES. Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 1995, vol. 109(1), p. 52-60.
- VISALBERGHI, E, FRAGASZY, D, IZAR, P & OTTONI, EB. Terrestriality and tool use. *Science*, 2005, vol. 308, p. 951.
- WESTERGAARD, GC, EVANS, TA, HOWELL, S. Token mediated tool exchange between tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 2007, vol. 10(4), p. 407-414.
- WESTERGAARD, GC, LIV, C, CHAVANNE, TJ & SUOMI, SJ. Token-mediated tool-use by a tufted capuchin monkey (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 1998, vol. 1, p. 101-106.

- WESTERGAARD, GC, LIV, C, ROCCA, AM, CLEVELAND, A & SUOMI, SJ. Tufted capuchins (*Cebus apella*) attribute value to foods and tools during voluntary exchanges with humans. *Animal Cognition*, 2004, vol. 7, p. 19-24.
- WHITE, FJ, WALLER, MT, COBDEN, AK & MALONE, NM. Lomako bonobo population dynamics, habitat productivity, and the question of tool use. *American Journal of Physical Anthropology*, 2008, vol. 135(S46), p. 222.
- WHITEN, A, GOODALL, J, MCGREW, WC, NISHIDA, T, REYNOLDS, V, SUGIYAMA, Y, TUTIN, CEG, WRANGHAM, RW & BOESCH, C. Cultures in chimpanzees. *Nature*, 1999, vol. 399, p. 682-685.
- WHITEN, A & BOESCH, C. The cultures of chimpanzees. *Scientific American-american Edition*, 2001, vol. 284(1), p. 48-55.
- WOLFE, JB. Effectiveness of token-rewards for chimpanzees. *Comp. Psychol. Monogr.*, 1936, vol. 12, p. 72.
- YERKES, RM & LEARNED, BW. *Chimpanzee intelligence and its vocal expressions*. Baltimore, Williams & Wilkins, 1925.
- YERKES, RM & YERKES, AW. *The great apes: a study of anthropoid life*. New Haven, Yale University Press, 1929.

APÊNCICES

APÊNDICE A: Versão completa do fluxograma da Figura 12, da Etapa

Figura 44 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices nos ECOs. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada.

APÊNDICE B: Detalhes da análise estatística a respeito dos desvios de curso na Etapa 2

* Generalized Estimating Equations.

```
GENLIN Desviou (REFERENCE=FIRST) BY FaixaEtaria PresencaAdulto (ORDER=ASCENDING)
/MODEL FaixaEtaria*PresencaAdulto FaixaEtaria PresencaAdulto INTERCEPT=YES
DISTRIBUTION=BINOMIAL LINK=LOGIT
/CRITERIA METHOD=FISHER(1) SCALE=1 MAXITERATIONS=100 MAXSTEPHALVING=5
PCONVERGE=1E-006(ABSOLUTE) SINGULAR=1E-012 ANALYSISTYPE=3(WALD) CILEVEL=95
LIKELIHOOD=FULL
/EMMEANS SCALE=ORIGINAL
/EMMEANS TABLES=FaixaEtaria SCALE=ORIGINAL COMPARE=FaixaEtaria
CONTRAST=PAIRWISE PADJUST=SEQSIDAK
/EMMEANS TABLES=PresencaAdulto SCALE=ORIGINAL COMPARE=PresencaAdulto
CONTRAST=PAIRWISE PADJUST=SEQSIDAK
/REPEATED SUBJECT=Indivíduo SORT=YES CORRTYPE=UNSTRUCTURED
ADJUSTCORR=YES COVB=ROBUST MAXITERATIONS=100 PCONVERGE=1e-006(ABSOLUTE)
UPDATECORR=1
/MISSING CLASSMISSING=EXCLUDE
/PRINT CPS DESCRIPTIVES MODELINFO FIT SUMMARY SOLUTION.
```

Generalized Linear Models

Notes		
Output Created	12-DEC-2012 13:11:29	
Comments		
Input	Data	
	Active Dataset	DataSet1
	Filter	<none>
	Weight	<none>
	Split File	<none>
	N of Rows in Working Data File	302
Missing Value Handling	Definition of Missing	User-defined missing values for factor, subject and within-subject variables are treated as missing.
	Cases Used	Statistics are based on cases with valid data for all variables in the model.
	Weight Handling	not applicable

Syntax

```

GENLIN Desviou (REFERENCE=FIRST) BY FaixaEtaria
PresencaAdulto (ORDER=ASCENDING)
/MODEL FaixaEtaria*PresencaAdulto FaixaEtaria PresencaAdulto
INTERCEPT=YES
DISTRIBUTION=BINOMIAL LINK=LOGIT
/CRITERIA METHOD=FISHER(1) SCALE=1
MAXITERATIONS=100 MAXSTEPHALVING=5 PCONVERGE=1E-
006(ABSOLUTE) SINGULAR=1E-012 ANALYSISTYPE=3(WALD)
CILEVEL=95 LIKELIHOOD=FULL
/EMMEANS SCALE=ORIGINAL
/EMMEANS TABLES=FaixaEtaria SCALE=ORIGINAL
COMPARE=FaixaEtaria CONTRAST=PAIRWISE
PADJUST=SEQSIDAK
/EMMEANS TABLES=PresencaAdulto SCALE=ORIGINAL
COMPARE=PresencaAdulto CONTRAST=PAIRWISE
PADJUST=SEQSIDAK
/REPEATED SUBJECT=Indivíduo SORT=YES
CORRTYPE=UNSTRUCTURED ADJUSTCORR=YES
COVB=ROBUST MAXITERATIONS=100 PCONVERGE=1e-
006(ABSOLUTE) UPDATECORR=1
/MISSING CLASSMISSING=EXCLUDE
/PRINT CPS DESCRIPTIVES MODELINFO FIT SUMMARY
SOLUTION.

```

Model Information

Dependent Variable	Trajetos - desviou do curso ^a
Probability Distribution	Binomial
Link Function	Logit
Subject Effect 1	Indivíduo
Working Correlation Matrix Structure	Unstructured

a. The procedure models Desviou as the response, treating Nao desviou as the reference category.

Case Processing Summary

	N	Percent
Included	279	92,4%
Excluded	23	7,6%
Total	302	100,0%

Correlated Data Summary

Number of Levels	Subject Effect	Indivíduo	14
Number of Subjects			14
Number of Measurements	Minimum		1
per Subject	Maximum		78
Correlation Matrix Dimension			78

Categorical Variable Information

			N	Percent
Dependent Variable	Trajetos - desviou do curso	Nao desviou	142	50,9%
		Desviou	137	49,1%
		Total	279	100,0%
		Adulto	143	51,3%
Factor	Faixa Etária	Subadulto	78	28,0%
		Juvenil	58	20,8%
		Total	279	100,0%
		Não	126	45,2%
	Presença de adultos a até 15m	Sim	153	54,8%
		Total	279	100,0%

Tests of Model Effects

Source	Type III		
	Wald Chi-Square	df	Sig.
(Intercept)	,394	1	,530
FaixaEtaria * PresencaAdulto	,825	2	,662
FaixaEtaria	193,495	2	,000
PresencaAdulto	11,274	1	,001

Dependent Variable: Trajetos - desviou do curso

Model: (Intercept), FaixaEtaria * PresencaAdulto, FaixaEtaria, PresencaAdulto

Estimated Marginal Means 2: Faixa Etária

Estimates				
Faixa Etária	Mean	Std. Error	95% Wald Confidence Interval	
			Lower	Upper
Adulto	,43	,096	,26	,62
Subadulto	,30	,000	,30	,30
Juvenil	,70	,026	,65	,75

Pairwise Comparisons						
(I) Faixa Etária	(J) Faixa Etária	Mean Difference (I-J)	Std. Error	df	Sequential Sidak Sig.	95% Wald Confidence Interval for Difference ^a
						Lower
Adulto	Subadulto	,13	,096	1	,181	-,06
	Juvenil	-,27 ^b	,100	1	,012	-,50
Subadulto	Adulto	-,13	,096	1	,181	-,32
	Juvenil	-,40 ^b	,026	1	,000	-,46
Juvenil	Adulto	,27 ^b	,100	1	,012	,05
	Subadulto	,40 ^b	,026	1	,000	,34

Pairwise Comparisons		
(I) Faixa Etária	(J) Faixa Etária	95% Wald Confidence Interval for Difference
		Upper
Adulto	Subadulto	,32
	Juvenil	-,05 ^b
Subadulto	Adulto	,06
	Juvenil	-,34 ^b
Juvenil	Adulto	,50 ^b
	Subadulto	,46 ^b

Pairwise comparisons of estimated marginal means based on the original scale of dependent variable
Trajetos - desviou do curso

a. Confidence interval bounds are approximate.

b. The mean difference is significant at the .05 level.

Overall Test Results		
Wald Chi-Square	df	Sig.
247,149	2	,000

The Wald chi-square tests the effect of Faixa Etária. This test is based on the linearly independent pairwise comparisons among the estimated marginal means.

Estimated Marginal Means 3: Presença de adultos a até 15m

Estimates				
Presença de adultos a até 15m	Mean	Std. Error	95% Wald Confidence Interval	
			Lower	Upper
Não	,41	,045	,33	,50
Sim	,55	,032	,48	,61

Pairwise Comparisons					
(I) Presença de adultos a até 15m	(J) Presença de adultos a até 15m	Mean Difference (I-J)	Std. Error	df	
Não	Sim	-,14 ^a	,040	1	
Sim	Não	,14 ^a	,040	1	

Pairwise Comparisons					
(I) Presença de adultos a até 15m	(J) Presença de adultos a até 15m	Sequential Sidak Sig.	95% Wald Confidence Interval for Difference		
			Lower	Upper	
Não	Sim	,001 ^a	-,21	-,06	
Sim	Não	,001 ^a	,06	,21	

Pairwise comparisons of estimated marginal means based on the original scale of dependent variable Trajetos - desviou do curso

a. The mean difference is significant at the .05 level.

b. Confidence interval bounds are approximate.

Overall Test Results		
Wald Chi-Square	df	Sig.
11,741	1	,001

The Wald chi-square tests the effect of Presença de adultos a até 15m. This test is based on the linearly independent pairwise comparisons among the estimated marginal means.

APÊNDICE C: Descrição dos dias em que o indivíduo Acácio entrou no sítio na Etapa 1B

Tabela 7 - Dia e vezes que o indivíduo Acácio entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo; VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio.

Dia/Vez que entrou no dia	Situação do Sítio	Vértice mais próximo ao entrar no sítio	Sequência de Visitas aos Vértices	Porcentagem de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio por dia
1/1	Sítio Arrumado	VM	MBCMB	100%
1/2	Sítio Arrumado	VB	B	
2/1	Sítio Arrumado	VB	BMC	100%
2/2	Sítio Arrumado	VM	MBCMB	
3/1	Sítio Arrumado	VB	BC	100%
3/2	Sítio Arrumado	VC	CBM	
3/3	Sítio Arrumado	VB	BCM	
3/4	Sítio Desarrumado	VC	C	
4/1	Sítio Arrumado	VB	BC	100%
4/2	Sítio Arrumado	VB	B	
4/3	Sítio Arrumado	VB	B	
4/4	Sítio Desarrumado	VB	BMB	
4/5	Sítio Arrumado	VB	BMB	
4/6	Sítio Arrumado	VB	BC	
4/7	Sítio Arrumado	VC	C	
5/1	Sítio Arrumado	VM	MC	100%
6/1	Sítio Desarrumado	VC	CM	100%
7/1	Sítio Arrumado	VC	CBMB	100%
8/1	Sítio Arrumado	VM	MCBMB	100%
8/2	Sítio Desarrumado	VM	M	
9/1	Sítio Desarrumado	VM	MCB	100%
9/2	Sítio Arrumado	VC	CBMB	
10/1	Sítio Arrumado	VM	MB	100%
10/2	Sítio Desarrumado	VB	BC	

APÊNDICE D: Descrição dos dias em que o indivíduo Flufi entrou no sítio na Etapa 1B

Tabela 8 - Dia e vezes que o indivíduo Flufi entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo; VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio.

Dia/Vez que entrou no dia	Situação do Sítio	Vértice mais próximo ao entrar no sítio	Sequência de Visitas aos Vértices	Porcentagem de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio por dia
1/1	Sítio Arrumado	VB	B	100%
1/2	Sítio Arrumado	VB	BCMB	
2/1	Sítio Desarrumado	VC	CMB	100%
2/2	Sítio Arrumado	VB	BCMBC	
2/3	Sítio Arrumado	VC	CMB	
2/4	Sítio Arrumado	VB	B	
3/1	Sítio Arrumado	VB	BC	100%
4/1	Sítio Desarrumado	VC	CMB	100%
4/2	Sítio Arrumado	VC	CBMB	
4/3	Sítio Arrumado	VC	CBMB	
4/4	Sítio Desarrumado	VC	C	
4/5	Sítio Arrumado	VC	C	
5/1	Sítio Desarrumado	VC	MBMBC	67%
5/2	Sítio Desarrumado	VM	MB	
5/3	Sítio Arrumado	VB	BCMB	
6/1	Sítio Arrumado	VC	CBMB	100%
7/1	Sítio Arrumado	VM	MCBMB	100%
7/2	Sítio Arrumado	VB	CB	
8/1	Sítio Arrumado	VB	B	100%
8/2	Sítio Arrumado	VB	BM	
9/1	Sítio Desarrumado	VC	CB	100%
9/2	Sítio Arrumado	VB	BCMB	

APÊNDICE E: Descrição dos dias em que o indivíduo Vicki entrou no sítio na Etapa 1B

Tabela 9 - Dia e vezes que o indivíduo Vicki entrou no sítio, situação do sítio e vértice mais próximo do indivíduo ao entrar no sítio (VM = vértice do martelo; VB = vértice da bigorna; VC = vértice do coco), sequência de visita aos vértices (C, uma visita ao VC; M, uma visita ao VM; B, uma visita ao VB) e porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio.

Dia/Vez que entrou no dia	Situação do Sítio	Vértice mais próximo ao entrar no sítio	Sequência de Visitas aos Vértices	Porcentagem, por dia, de visitas iniciais ao vértice mais próximo ao entrar no sítio
1/1	Sítio Arrumado	VM	MC	100%
1/2	Sítio Arrumado	VM	MCM	
1/3	Sítio Arrumado	VM	MC	
2/1	Sítio Desarrumado	VB	BMBM	100%
2/2	Sítio Arrumado	VM	MC	
2/3	Sítio Desarrumado	VM	M	
3/1	Sítio Arrumado	VC	C	100%
4/1	Sítio Arrumado	VB	BC	100%
4/2	Sítio Desarrumado	VB	B	
4/3	Sítio Arrumado	VB	BC	
5/1	Sítio Arrumado	VB	BC	100%
6/1	Sítio Arrumado	VM	MC	100%
6/2	Sítio Arrumado	VM	MBC	
7/1	Sítio Arrumado	VM	BC	0%
8/1	Sítio Arrumado	VB	BMCB	100%
8/2	Sítio Arrumado	VB	BM	
9/1	Sítio Arrumado	VC	C	100%
9/2	Sítio Desarrumado	VC	CB	
10/1	Sítio Arrumado	VM	M	100%
10/2	Sítio Desarrumado	VM	MBC	
10/3	Sítio Desarrumado	VC	CM	
11/1	Sítio Desarrumado	VM	MBC	100%
12/1	Sítio Desarrumado	VB	BM	100%
12/2	Sítio Desarrumado	VB	BMB	
13/1	Sítio Desarrumado	VB	B	100%
13/2	Sítio Desarrumado	VB	B	

APÊNDICE F: Versão completa do fluxograma da Figura 38, da Etapa 1B.

Figura 45 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos vértices. Nos quadrados em azul, vermelho e verde : C= Vértice do coco, M = Vértice do martelo, B = Vértice da bigorna; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada.

APÊNDICE G: Versão completa do fluxograma da Figura 43, da Etapa 1B

Figura 46 - Fluxograma das visitas sequenciais dos indivíduos aos locais onde os vértices se encontravam. Nos quadrados em azul, vermelho e verde: PO = próximo ao observador, PA = próximo às árvores, SR = local sem referenciais próximos; nos quadrados em roxo: c = saiu do sítio com coco, cm = saiu do sítio com coco e martelo, n = saiu do sítio sem nada.