UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

PATRÍCIA IZAR

Análise socioecológica da diversidade
social de macacos-prego

SÃO PAULO

2016

PATRÍCIA IZAR

Análise socioecológica da diversidade
social de macacos-prego

Versão original

Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São
Paulo como parte dos requisitos
para obtenção do título de Livre
Docente. Disciplina: “Psicologia
Comparativa e Animal e Etologia”.

SÃO PAULO

2016

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

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

Izar, Patrícia.

Análise socioecológica da diversidade social de macacos-prego / Patrícia Izar. -- São Paulo, 2016.

200 f.

Tese (Livre-Docência - Departamento de Psicologia Experimental.) - Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Sapajus 2. Plasticidade fenotípica 3. Sistemas sociais 4. Sistema de acasalamento 5. Ecologia comportamental I. Título.

QL737.P925

Nome: Izar, Patrícia

Título: Análise socioecológica da diversidade social de macacos-prego

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo como parte dos requisitos
para obtenção do título de Livre Docente. Disciplina:
"Psicologia Comparativa e Animal e Etologia".

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

Prof(a). Dr(a).: _____

Instituição: _____

Parecer: _____

Assinatura: _____

São Paulo, ____ de _____ de 2016

AGRADECIMENTOS

Aos alunos de doutorado, mestrado e iniciação científica e aos assistentes, que deram prosseguimento ao meu trabalho de campo, permitindo a construção de uma base de dados de longo prazo. Em ordem alfabética: Andréa Presotto, Arizomar da Silva de Oliveira, Caio Margarido Moreira, Claudio Feitosa Fonseca, Eraldo Vieira, Érica Silva Nakai, Josemar da Silva de Oliveira, Irene Delmonte Delval, Juliana Tieme Taira, Lucas Peternelli dos Santos, Luiz Carlos Matos Biondi, Luíza Gonzales Ferreira, Marcelo Fernandes Bolaños, Marcos Fonseca de Oliveira, Marcos Tokuda, Mariana Dutra Fogaça, Marino Júnior Fonseca de Oliveira, Michele Pereira Verderane, Olívia Mendonça-Furtado, Priscila Suscke Gouveia, Renato de Oliveira, Robson Santos de Oliveira e Vitor Rodrigues Luccas. Sem eles, nada disso teria sido possível e muito menos saberíamos sobre os macacos-prego. Minha profunda gratidão.

Nada disso teria sido possível sem os recursos financeiros concedidos pela FAPESP nos auxílios 06/51577-2; 06/56059-0, 08/54020-4; 08/55684-3; 09/51589-9; 10/51565-0; 10/51455-0 e 11/21032-2. Minha sincera gratidão.

Nada disso teria sido possível sem o apoio incondicional, logístico e emocional, a todas as empreitadas, na alegria e na tristeza, com toda a distância, do João, meu marido e companheiro. Minha eterna gratidão.

À Fundação Florestal e ao diretor do Parque Estadual Carlos Botelho, José Carlos Camargo Maia, pela permissão para realizar a pesquisa e apoio durante a minha estada e a de meus alunos. Especialmente aos funcionários, que me acolheram com cuidado e atenção: Glacy, Teresinha, Natanael, Elsa e João Maria.

À Maria (Fonseca Feitosa de Oliveira) e ao Mauro (Marino Gomes de Oliveira), e a toda a família M, pela permissão para coletar os dados e por treze anos de apoio, em tudo que foi preciso na pesquisa na Fazenda Boa Vista. Ao Mauro, por ser um visionário e ter começado essa história. À Maria, por tudo, por me fazer sentir em casa. Ao Marcos, pelas impagáveis gargalhadas. Ao Júnior, por todos os lugares aonde me levou. Às meninas, Marina, Samara e Martinha, e aos meninos Marcinho, Léo, Claudio e cia., por me acolher como alguém da família. À toda família Oliveira extensa, Arizó e Daiane, Josemar e Nilde, Capucho e Maria, Du, Nego Velho e Nuta, Ruginha e Filó, filhos e netos, pelo apoio à pesquisa e pela amizade.

Ao ICMBio, pela permissão para realizar a pesquisa na Reserva Biológica de Una. A Priscila e Binho, por terem estabelecido essa área, e a Michele, Irene, Marcelo e Binho, por manterem-na.

Às minhas colaboradoras de tantos anos, Doree e Elisa (Dorothy Fragaszy e Elisabetta Visalberghi), por todas as conquistas que me possibilitaram.

Às primeiras e duradouras, Renata (Gonçalves Ferreira) e Bri(seida Dogo de Resende), sem quem eu não teria caminhado tanto. Também pela leitura atenta e cuidados da tese em elaboração.

Ao Edu(ardo Ottoni), que abriu muitos dos caminhos que me trouxeram até aqui.

Às queridas Emma (Otta) e Vera (Silvia Raad Bussab), por serem minhas eternas guias nos caminhos universitários.

À queridíssima Gi(sele Zago), pelo apoio incondicional, ajuda inestimável, em toda a logística necessária para a pesquisa e para muitas atividades na Universidade, sem quem eu já teria desistido muitas vezes, por isso tudo.

Às fiéis escudeiras Sonia Maria Caetano e Mirella Gualtieri, por terem me deixado sossegada quanto ao bom funcionamento da CCP, enquanto estava escrevendo.

À equipe de funcionários do PSE, cujo apoio foi fundamental em todas as etapas desta tese, Sonia, Ana Laura, Graziela, Claudiel, Vilma, Fernanda e Eliane.

À Jessica Lynch Alfaro, pela generosidade, pela colaboração e pelo otimismo.

Pelas discussões teóricas, que inspiraram muito do que está aqui, agradeço a Hilton Japyassú, Briseida, Renata, Jessica, Fernando Leite Ribeiro, Michele, Olívia, Juju, Nicolas Chaline, Vera Silvia Bussab, Gabriel Ramos Fernandez, Suemi Tokumaru, Patrícia Monticelli, Miriam Garcia Mijares, Noemi Spagnoletti, Elisa, Doree, Marcos Tokuda, Fernando Ribeiro Gomes, Túlio Lousa, Waldney Martins, Maria Adélia Oliveira, Dilmar Alberto Gonçalves de Oliveira, Renato Queiroz, Fernando Pontes, Maria Emilia Yamamoto, Fivia A. Lopes, Arrilton Araújo, Francisco Dyonisio Cardoso Mendes. E a lista é muito maior, mas a memória me trai.

A Karen Strier, Anthony Rylands, Charles Snowdon e Tetsuro Matsuzawa, pela generosidade e estímulo, criando oportunidades para minha inserção na primatologia internacional.

Aos alunos da graduação, pelo carinho e pelo interesse sempre renovado na Etologia.

Aos colegas do Instituto de Psicologia, por manterem a lucidez.

À Ianni Scarcelli, pelo estímulo para escrever a tese, e por compartilhar as emoções, escrevendo ao mesmo tempo.

Aos meus alunos, de ontem e de hoje, Alessandra Moscaritolo, Amanda Salvatori Marques, Ana Carolina de Lima, Anna Beatriz Carnielli, Anna Paula Casselli Penna, Cezar Luquini, Elisa Augusto, Fernanda Helena Ribeiro Cutrim, Gabrielle Winandy, João Vitor da Silva Nascimento, Joice Hashimoto Garcia, Juliana Malange Marques, Karina Fattori, Lucas Quintela, Marie Caroline Franco-

Rogelio, Mariana Edaes, Mariana Rivera, Mariana Winandy, Marina Carminatti, Nicole Meyi Shimabukuro, Renata Malta Carvalho, Renata Sasaki Homrich, Samuel Guitti, Noemi Spagnoletti, Tiago Falótico, Vivianni Rodrigues.

Ao meu eterno orientador, Takechi Sato.

Aos queridos e saudosos Massimo Manu, César Ades, Jacob Domingues e Valmir Jorge, pelas boas lembranças que me deixaram.

Agradeço ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa.

À minha pequena vila, meus pais, Maria e Eudes, meus irmãos, Marcelo mais AC, e Bil mais David, e a prole Anna Lis, Lucas, Flora e Celina, e ao João de novo, por todo o amor.

E aos macacos. Por me deixarem observá-los. Ao fim e ao cabo, todo este percurso só tem sentido porque posso estar ali, no mato, observando-os e tentando compreendê-los. Por terem me levado por seus caminhos, me fazendo conhecer paisagens arrebatadoras, ouvir outros bichos, olhar outros bichos, mãe da lua, jacutinga, arara, periquito, irara, anta, quati, tamanduá, correição, opilião, marimbondo de chapéu... E plantas, copaíba, ou pau d'óleo, piaçava, pimenta do mato, puçá, jatobá... E a flor de coco, um cogumelo bioluminescente, que espelha no chão o céu de estrelas da Boa Vista. Às vezes, subitamente, quando estou em São Paulo, sou arrebatada por um vívida sensação de que estou lá, no mato, em algum lugar por onde passei muitas vezes. Ouço os sons, sinto o cheiro, sinto o ar, como se estivesse lá. Minha profunda, sincera e eterna gratidão a esses bichos, por me terem me dado esses momentos.

RESUMO

Izar, P. Análise socioecológica da diversidade social de macacos-prego. (2016). 200 pp. Tese (Livre Docência) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

A socioecologia assume que os primatas ajustam o seu comportamento social às condições ecológicas, e prevê que a disponibilidade e distribuição de fontes de alimento, risco de predação e risco de infanticídio por machos afetam os padrões de organização social, estrutura social e sistema de acasalamento dos primatas. No entanto, a plasticidade e a variação do comportamento social podem ser limitadas por adaptações conservadoras. O estudo comparativo de espécies filogeneticamente próximas pode ajudar a identificar a contribuição relativa de determinantes das ecológicos para a variação de sistemas sociais de primatas. Eu comparei as características ecológicas e o comportamento social de três populações do gênero *Sapajus*, *S. nigritus* no Parque Estadual Carlos Botelho, uma área de Mata Atlântica no Estado de São Paulo, *S. xanthosternos*, na Reserva Biológica de Una, uma área de Mata Atlântica no Estado da Bahia e *S. libidinosus* na Fazenda Boa Vista, um habitat semiárido do Estado do Piauí. *S. libidinosus* e *S. xanthosternos* apresentaram maior percepção de risco de predação do que *S. nigritus*. Nas três populações estudadas, os macacos-prego alimentaram-se de frutos em fontes usurpáveis, mas de tamanho variável: pequena a intermediária no PECB, pequena a grande na FBV, e intermediária a grande na ReBio Una. Como previsto pela socioecologia, as fêmeas da FBV competem diretamente por alimentos usurpáveis, são filopátricas e estabelecem uma hierarquia de dominância linear, com coalizões enviesadas por relações de parentesco. As fêmeas do PECB não competem diretamente por alimento, podem dispersar e não estabelecem relações hierárquicas. As relações entre fêmeas da ReBio Una não são suficientemente explicadas pelas características das fontes de alimento apenas, havendo um grau de tolerância muito maior do que o esperado e uma competição mais acentuada entre machos e fêmeas do que entre fêmeas, o que sugere um efeito do risco de predação. As relações de catação nas três populações também não são suficientemente explicadas pelos modelos, indicando que os benefícios da catação podem ser múltiplos e não apenas a aquisição de aliados em disputas hierárquicas. Também de acordo com a socioecologia, o tamanho e a coesão dos grupos variou de acordo com o balanço entre oferta de alimento e risco de predação, com tamanho máximo de grupo e

coesão maiores nas populações da ReBio Una e da FBV, e menores no PECB, onde o risco de predação foi menor. A maior razão sexual encontrada na ReBio Una também favorece a hipótese de que machos são mais eficientes na proteção do grupo contra predadores. O sistema de acasalamento variou mais com variação na razão sexual dos grupos do que variação nas características ecológicas entre as áreas, favorecendo as hipóteses de que o sistema de acasalamento resulta da possibilidade de monopolização de fêmeas por um macho e de estratégias das fêmeas para evitar estratégias masculinas coercitivas.

Palavras-chave: *Sapajus*; plasticidade fenotípica; sistemas sociais; sistema de acasalamento; ecologia comportamental

ABSTRACT

Izar, P. Socioecology analysis of capuchin monkeys social diversity. (2016). 200 pp. Thesis (Livre Docência) – Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Socioecology models assume that primates adjust their social behavior to ecological conditions, and predict that food availability and distribution, predation risk and risk of infanticide by males affect patterns of social organization, social structure and mating system of primates. However, plasticity and variation of social behavior may be constrained by conservative adaptations and by phylogenetic inertia. The comparative study of closely related species can help to identify the relative contribution of ecological and of genetic determinants to primate social systems. We compared ecological features and social behavior of two species of the genus *Sapajus*, *S. nigritus* in Carlos Botelho State Park, an area of Atlantic Forest in São Paulo state, *S. xanthosternos* in Una Biological Reserve, an area of Atlantic Forest in the Bahia state, and *S. libidinosus* in Fazenda Boa Vista, a semi-arid habitat in Piauí state, Brazil. *S. xanthosternos* and *S. libidinosus* perceived higher predation risk than *S. nigritus*. In the three studied populations, capuchin monkeys fed on fruits in usurpable sources of variable size: small to intermediate in PECB, small to large in FBV, and intermediate to large in ReBio Una. As predicted by socioecology, females in FBV compete directly for usurpable foods, are philopatric, and establish a linear dominance hierarchy, with nepotistic coalitions. Females in PECB do not compete directly for food, can disperse, and do not establish hierarchical relationships. Females social relationships in REBIO Una are not sufficiently explained by features of food sources alone: they present greater tolerance than expected and compete significantly with males in food sources, suggesting an effect of predation risk. Grooming relations in the three populations are also not sufficiently explained by the models, indicating that the benefits of grooming can be multiple and not only the acquisition of allies in hierarchical disputes. Also according to socioecology, group size and cohesion varied according to the balance between food abundance and predation risk, with maximum group size and greater cohesion in ReBio Una and FBV, and lower values in PECB where predation risk was lower. The highest sex ratio found in ReBio Una also favors the hypothesis that males are more efficient in group protection against predators. The mating system varied more with variation in sex ratio of the groups than with variation in ecological features of the

areas, favoring the hypothesis that mating systems result from male capacity of female monopolization and female strategies to avoid male coercive strategies.

Keywords: *Sapajus*; phenotypic plasticity; social systems; mating system; behavioral ecology

Sumário

RESUMO	8
ABSTRACT	10
APRESENTAÇÃO	13
1. INTRODUÇÃO	18
1.1 - De macaco-prego a macacos-prego	18
1.2 - Histórico das abordagens ecológicas ao estudo de sistemas sociais	23
2. CARACTERIZAÇÃO ECOLÓGICA DAS POPULAÇÕES ESTUDADAS	33
2.1 Áreas de estudo.....	33
2.2 Grupos de estudo e período de observação	41
2.3 Coleta de dados ecológicos e comportamentais	43
2.4 Resultados.....	52
2.5 Discussão	65
2.6 Conclusões: as previsões socioecológicas	73
3. REGIME DE COMPETIÇÃO POR ALIMENTO E RELAÇÕES SOCIAIS DE FÊMEAS	77
3.1 Indicadores de competição por alimento.....	78
3.2 Dispersão e Relações sociais entre fêmeas	81
3.3 Resultados.....	83
3.4 Discussão.....	109
3.5 Conclusões	121
4. ORGANIZAÇÃO SOCIAL E SISTEMA DE ACASALAMENTO	124
4.1 Organização social	128
4.2 Sistema de acasalamento	136
4.3 Discussão.....	140
4.4 Conclusões	147
5. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES.....	149
Limites e amplitude da flexibilidade de sistemas sociais de <i>Sapajus</i>	149

Perspectivas futuras	158
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	160

APRESENTAÇÃO

Um sistema social é uma propriedade emergente da repetição de padrões de interação social entre conjuntos particulares de indivíduos (Hinde, 1976). Como tal, reflete variação em fatores inerentes aos indivíduos, como morfologia (por exemplo, em formigas do gênero *Cardiocondyla*, interações agressivas ocorrem apenas entre machos ergatoides, enquanto machos alados deixam a colônia para acasalar (Heinze & Hölldobler, 1993) e fisiologia (por exemplo, em saguis, *Callithrix jacchus*, níveis mais elevados do neuropeptídeo oxitocina eliciam cuidado paterno e de arginina-vasopressina eliciam o cuidado materno (Taylor & French, 2015)), ou temperamento (por exemplo, fêmeas de babuínos *Papio hamadryas ursinus* podem ser simpáticas, arredias ou solitárias; as simpáticas apresentam interações amigáveis e frequentemente saúdam fêmeas subordinadas, as arredias são agressivas e só saúdam fêmeas dominantes e as solitárias interagem pouco, também saudando fêmeas mais dominantes (Seyfarth, Silk, & Cheney, 2012)); bem como da própria dinâmica social, como relações hierárquicas (por exemplo, em macaco-prego *Sapajus* spp., indivíduos dominantes são os parceiros mais frequentes de coalizão em conflitos com imaturos, sugerindo um papel de proteção (Ferreira, Lee, & Izar, 2006)) ou de parentesco (por exemplo, fêmeas de macacos prego *S. nigritus* e *S. libidinosus* fazem mais catação em fêmeas aparentadas (Tiddi, Aureli, Schino, & Voelkl, 2011; Verderane, Izar, Visalberghi, & Fragaszy, 2013)). Padrões de interação social também refletem motivações individuais (*sensu* Hogan, 2014), como competição para obtenção de recursos e ou cooperação para diminuição de riscos. Por exemplo, a oferta de alimentos em fontes discretas e monopolizáveis aumenta a competição agressiva numa diversidade de espécies, como o caranguejo europeu *Carcinus maenas* (Tanner, Salal, & Jackson, 2011) e o primata mico de cheiro *Saimiri* spp. (Boinski et al., 2002). Acesso a parceiro sexual também gera competição, por exemplo, fêmeas de suricata, *Suricata suricatta* (Clutton-Brock et al., 2006), e de saguis, *Callithrix jacchus* (Yamamoto et al., 2014), competem agressivamente pela posição de dominante, cujo sucesso reprodutivo é maior, devido ao monopólio de oportunidades de acasalamento. Sexo, idade e papel social também afetam diferencialmente a vulnerabilidade de indivíduos aos riscos. Por exemplo, a percepção de risco de predação por fêmeas de cervos *Cervus elaphus*, mas não de machos, é afetada pelo tamanho do grupo (Lung & Childress, 2007) e a conectividade de

indivíduos em redes sociais aumenta a probabilidade de infecção por parasitas no lagarto social *Egernia stokesii* (Gogfrey, Bull, James, & Murray, 2009) e no macaco japonês *Macaca fuscata yakui* (MacIntosh et al., 2012). Sistemas sociais, portanto, são sistemas flexíveis, contingentes à variação demográfica, que altera a composição individual (e fatores associados) do grupo social (Henzi, Forshaw, Boner, Barrett, & Lusseau, 2013; Strier, 2009), e ao contexto ecológico, que altera a distribuição de recursos e de riscos que afetam as motivações sociais dos membros do grupo (Kamilar & Cooper, 2013).

Ainda assim, observam-se padrões recorrentes de interação social num determinado táxon, que permitem mesmo classificar espécies de acordo com o sistema social típico (Dunbar & Shultz, 2010; Strier, 1994). Assume-se que essa regularidade resulta de estratégias individuais adaptativas para lidar com problemas ecológicos no contexto social (Wrangham, 1980). Os mecanismos envolvidos na evolução de tais estratégias são objeto de discussão histórica na literatura de Comportamento Animal (Griffiths & Gray, 2001; Griffiths, 2002; Smith, 2000). Provavelmente atrelada à ênfase na herança genética como fonte de variabilidade e evolução, dominante no pensamento evolucionista desde o engendramento da Síntese Moderna da Teoria da Evolução (ou neodarwinismo) por Ernst Mayr e Theodosius Dobzhansky (de Queiroz, 2005), está a hipótese de que estratégias comportamentais são “*soluções comportamentais adaptativas a problemas sociais e ambientais recorrentes e previsíveis*” (Kappeler, Barrett, Blumstein, & Clutton-Brock, 2013; p.1), isto é, resultado de evolução por seleção natural, por contribuir para a aptidão dos indivíduos. Essa hipótese também traz subjacente a noção de que fenótipos comportamentais semelhantes estão relacionados a um componente genético partilhado (Kasumovic, 2013), o que explicaria estratégias sociais *robustas*, típicas de espécie (Kappeler et al., 2013). Dentro dessa perspectiva, plasticidade comportamental é entendida como norma de reação fenotípica, isto é, resposta contingente de um genótipo (seja individual, populacional ou de uma espécie) frente a contextos ambientais distintos (DeWitt, Sih, & Wilson, 1998; Foster, 2013). Há um certo consenso sobre a plasticidade fenotípica atuar sobre processos evolutivos, tanto limitando, quanto promovendo mudanças (Pigliucci, 2005). Por um lado, há uma ideia de que plasticidade comportamental é promotora de mudança evolutiva, porque pode variar entre indivíduos de acordo com normas de reação associadas a diferentes genótipos, permitindo a ação da seleção natural (Renn & Schumer, 2013). Por outro, como plasticidade comportamental pode permitir um ajuste rápido do organismo a mudanças

ambientais, atuaria reduzindo o papel da seleção natural sobre genótipos (Rendall & Di Fiore, 2007).

Acumulam-se evidências de que padrões fenotípicos resultam não apenas de herança genética, mas da interação entre mecanismos de herança genética e não-genética (como regulação epigenética (Champagne, 2010) e transmissão social de informação (Fragaszy et al., 2013)), e de plasticidade de desenvolvimento como facilitadora de processos evolutivos ao contribuir para variação funcional, originando inovações que podem afetar a evolvabilidade¹ (Bolhuis, Brown, Richardson, & Laland, 2011; Laland et al., 2015; Pigliucci, 2007). Essas evidências levam a uma Síntese Estendida da Teoria da Evolução, que ainda não atingiu um consenso quanto à motriz da evolução: se seleção natural (Pigliucci, 2007) ou se “*seleção natural mais processos construtivos internos e externos*” (Laland et al., 2015, p. 9). É consenso, no entanto, que fenótipos não resultam apenas de correlatos genéticos, mas do processo de desenvolvimento. Um fenótipo não é previamente determinado pela constituição genética, mas reconstruído ao longo do desenvolvimento (Laland et al., 2015). Nesta tese, aplicarei a Síntese Estendida da Teoria da Evolução *sensu* Laland e colaboradores (2015) para reinterpretar a premissa central de selecionismo ecológico da Ecologia Comportamental ao analisar a co-variação entre características de sistemas sociais e de contexto ecológico de populações de um dos primatas Neotropicais mais cosmopolitas, o macaco-prego (gênero *Sapajus*; Lynch Alfaro et al., 2012 a).

A Ecologia Comportamental é um ramo da Ecologia Evolutiva, o estudo da evolução e adaptação em contexto ecológico, que investiga evolução e adaptação do comportamento. A disciplina foi um desdobramento da Etologia, incorporando a ênfase no nível individual de ação da seleção natural que ocorreu nos anos 1960 e 1970 dentro da biologia evolutiva. A Etologia clássica estava comprometida com uma visão de que a seleção natural atua promovendo o bem da espécie, isto é seleção de grupo (Noble, 1998). Por exemplo, Huxley (1966) afirmou que a função de sinais ritualizados era promover a troca eficiente de informação, assim reduzindo o dano intra-específico, e Tinbergen (1964) definiu comunicação como emissão e recepção de sinais, de tal modo que o bem-estar da espécie é promovido. Essa noção foi ultrapassada a partir dos avanços teóricos na análise evolucionista de forrageamento e comportamento social, como as teorias sobre

¹ Do inglês, *evolvability*, que se refere à habilidade de uma população em responder à seleção natural ou artificial, isto é, quão rápido uma característica muda em função de uma dada pressão seletiva (Houle, 1992).

aptidão abrangente ou seleção de parentesco (Hamilton, 1964), altruísmo recíproco (Trivers, 1971), seleção sexual e investimento parental (Trivers, 1972). Também foram incorporados avanços da teoria do forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka, 1966) e de modelos matemáticos como a Teoria dos Jogos (Maynard Smith, 1974).

A Ecologia Comportamental adota a premissa de selecionismo ecológico, isto é, assume que pressões ecológicas *selecionam* um determinado comportamento, e essa é a questão de investigação (Smith, 2000). Para responder a tal questão, busca-se identificar uma correlação entre variação de variáveis ambientais, como distribuição do recurso e frequência de competição por tal recurso, e variação em comportamento. As previsões sobre correlações baseiam-se na hipótese de que os indivíduos foram selecionados por emitir respostas flexíveis, contingentes às condições ambientais, maximizando sua aptidão, isto é, estratégias comportamentais ótimas (por exemplo, Wrangham, 1980). Assim, a Ecologia Comportamental entende que a seleção natural atua sobre mecanismos de tomada de decisão, flexíveis frente a diferentes dilemas adaptativos, que maximizam a aptidão (Smith, 2000). Em congruência com a Síntese Estendida, a diversidade comportamental observada em espécies animais atuais é resultado da diversidade de ambientes sociais e ecológicos em que ocorrem, mais do que de variação em ambientes passados ou em genes (Smith, 2000).

No entanto, historicamente, a questão que se colocou, em todas as abordagens da ecologia evolutiva, desde suas formulações iniciais ainda sob outras denominações (ver, por ex. (Crook & Goss-Custard, 1972), é que há fatores sistematicamente relacionados à variação comportamental que atuam como pressões seletivas para o que seriam padrões típicos de espécie. Por conseguinte, variáveis ecológicas podem atuar como causas proximais, de forma que mudanças ambientais, como diminuição na disponibilidade de recursos, podem afetar o comportamento no presente, mas também podem ser pressões seletivas ou causas evolutivas, se os seus efeitos persistem no tempo e causam herança genética diferencial (Koenig, 2002). Ainda assim, o grau em que a variação numa característica é consequência de variação genética (portanto, adaptação herdável, segundo a visão tradicional da Síntese Moderna) não foi diretamente relevante para a formulação e teste de modelos da ecologia comportamental (*phenotypic gambit*, Grafen, 1984).

A partir das concepções da Síntese Estendida de Laland e colaboradores (2015), assumirei, nesta tese, que a investigação da correlação entre variáveis ambientais e

variáveis comportamentais permite testar a premissa de selecionismo ecológico, uma vez que a evolução não é apenas produto unidirecional de seleção natural sobre variantes genéticas, mas da relação bidirecional entre processos de desenvolvimento e seleção natural (ver também Rolian, 2014). Assim, para testar hipóteses de modelos da socioecologia, que é a aplicação da Ecologia Comportamental para explicar a diversidade de sistemas sociais de primatas (van Schaik, 1989), apresento um estudo comparativo da ecologia e do sistema social de três populações de macacos-prego vivendo em áreas com marcadas diferenças ecológicas.

Na introdução da tese apresento uma revisão sobre o status taxonômico do macaco-prego e suas implicações para este estudo, bem como uma revisão histórica dos modelos socioecológicos sobre sistemas sociais de primatas. No Capítulo 1, apresento a caracterização ecológica das três áreas de estudo, com enfoque em oferta de alimento e risco de predação. No capítulo 2, abordo as previsões dos modelos de que os padrões de oferta de alimento afetam o regime de competição alimentar a que fêmeas de primatas estão submetidas e, por consequência, os padrões de relações sociais estabelecidas entre elas. No capítulo 3, comparo as características de organização social (tamanho e coesão espaço temporal dos grupos, razão sexual) e de sistema de acasalamento das três populações, discutindo os efeitos de risco de predação e de oferta de alimento. Concluo a tese com uma discussão sobre as amplitudes e limites da flexibilidade social de macacos-prego, enfatizando as evidências favoráveis e desfavoráveis aos modelos socioecológicos e apontando novos rumos de pesquisa.

1. INTRODUÇÃO

1.1 - De macaco-prego a macacos-prego

“The division of a group of organisms into component species, their evolutionary relationships to each other, and the mapping of their geographic distributions are all essentially hypotheses, albeit based to a greater or lesser degree on factual information. A taxonomic arrangement is a hypothesis, just as is the distribution map of the component taxa. Getting the right hypothesis is of course fundamental for all aspects of the study of organisms but, most urgently today, is crucial for the conservation of biological diversity, which requires, above all, categorizing living beings and knowing where they live. ” (Rylands, Kierulff, & Mittermeier, 2005; P.87).

O macaco-prego é um primata de tamanho médio, membros e cauda curtos e robustos, mandíbulas fortes, e com um característico tufo de pelos no alto da cabeça, como um topete, bem pronunciado nos machos adultos, que se encontra por toda a América do Sul, nas florestas altas da Amazônia e Mata Atlântica, na floresta semidecídua subtropical da Argentina, nas matas ciliares ou mais arbustivas do Cerrado e nos capões de mata xerofítica da Caatinga (Figura 1.1). Conforme a região de ocorrência, a sua pelagem assume diferentes colorações, de marrom bem claro a quase preto; o formato do topete também apresenta variações geográficas (Figura 1.2).

Apesar de taxonomias elaboradas no início do século XX classificarem essas variações como espécies distintas de macaco-prego, a partir de 1957 e por cerca de quatro décadas, todos esses macacos foram considerados uma única espécie: *Cebus apella* (para uma revisão histórica da taxonomia, ver Rylands et al., 2005). A partir de uma revisão sistemática do grupo, com base em coloração da pelagem e formato do topete, feita por Torres-de-Assumpção (1983), que identificou cinco formas geograficamente distintas, Groves (2001) validou quatro espécies: *C. apella* (com seis sub-espécies), *C. libidinosus* (com quatro sub-espécies), *C. nigritus* (com três sub-espécies) e *C. xanthosternos*. A presença do topete e a morfologia mais robusta permitiu separar os macacos-prego de

Figura 1.1: Mapa de distribuição do gênero *Sapajus* (©Kenneth Chiou). Gentilmente cedido por Jessica Lynch Alfaro.

Figura 1.2 – Variação na cor da pelagem e formato do topete de três espécies de *Sapajus*. Macho adulto de *S. nigritus* do Parque Estadual Carlos Botelho, SP, fotografia de Mariana Dutra Fogaça (a); macho sub-adulto de *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista, PI, fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira (b); macho sub-adulto de *S. xanthosternos* da Reserva Biológica de Una, BA, fotografia de Irene Delval (c).

outras três espécies do gênero, muito similares, mas com membros mais delgados e longos e sem o tufo de pelos na cabeça, os caiararas, cuja distribuição geográfica é mais restrita, da Amazônia à América Central: *C. albifrons*, *C. olivaceus* e *C. capucinus*. Em todas as taxonomias publicadas até 2001, as quatro espécies eram separadas em dois grupos: com tufo ou robustas e sem tufo ou gráceis (Rylands et al., 2005). Silva Jr. (2001)), a partir de uma revisão sistemática do grupo com base em pelagem e morfologia, encontrou diferenças suficientes em morfologia do crânio, mandíbula, dentição, silhueta e pelagem do rosto para separar macacos-prego e caiararas em dois subgêneros: *Sapajus* Kerr, 1792 e *Cebus* Erxleben, 1777. Posteriormente, (Lynch Alfaro, Silva, & Rylands, 2012), numa análise filogenética baseada em modelo de difusão bayesiana dos genes mitocondriais 12S e citocromo b, sugeriram que macacos-prego e caiararas formam dois grupos monofiléticos e que a separação dos dois clados é antiga, estimada em 6,2 milhões de anos (final do Mioceno), apoiando a divisão de *Cebus* em dois gêneros distintos: *Cebus* e *Sapajus*.

Em sua revisão com base em análises morfométricas, Silva Jr. (2001; 2002) sugeriu que o gênero *Sapajus* contém sete espécies relacionadas em três grupos geográficos: o grupo amazônico (*S. apella* e *S. macrocephalus*), o grupo do centro da América do Sul (Cerrado, Caatinga e norte da Mata Atlântica; *S. cay*, *S. libidinosus*, *S. xanthosternos* e *S. robustus*), e *S. nigritus* na Mata Atlântica ao sul do Rio Doce. Os dados filogenéticos confirmam essa hipótese, indicando que *Sapajus* divergiu entre 2 e 0,4 milhões de anos atrás, com uma primeira diversificação na Mata Atlântica, sendo *S. nigritus* a espécie mais antiga, as espécies do centro da distribuição geográfica (Cerrado e Norte da Mata Atlântica) formando outro grupo (*S. libidinosus*, *S. cay*, *S. robustus*, *S. xanthosternos*), e as espécies amazônicas (*S. macrocephalus* e *S. apella*) outro grupo pouco diferenciado geneticamente (Lynch-Alfaro et al., 2012). É importante ressaltar, aqui, que as análises filogenéticas atuais usam os conceitos de espécie filogenética e genética, que diferem do conceito clássico de Mayr (“espécies são grupos de populações naturais que realmente ou potencialmente se reproduzem, e que são reprodutivamente isoladas de outros desses grupos”; Mayr, 1942), porque “não demanda[m] que cada espécie seja diagnosticada por

apomorfias” (Groves, 2012, p. 689), e entendem espécie como uma unidade reprodutiva coesa, e não necessariamente isolada reprodutivamente (Baker & Bradley, 2006)².

Apesar dos avanços, a taxonomia do grupo é ainda bastante controversa. A divisão entre os gêneros *Sapajus* e *Cebus* tem sido mais aceita, mas as classificações dentro de cada gênero são objeto de extensa discussão (ver, por ex. Rosenberger, 2012). Pela perspectiva da Síntese Moderna, elucidar se a variação entre populações de macacos-prego reflete plasticidade comportamental de uma espécie (portanto, plasticidade fenotípica relacionada a normas de reação de um mesmo genótipo) ou reflete diferenças genéticas entre espécies (portanto, adaptações relacionadas a genótipos diferentes) seria crucial para o objetivo desta tese. Algumas evidências sugerem que, mesmo sob a perspectiva da Síntese Moderna, esta tese é válida. Duas análises filogenéticas de padrões comportamentais, usando a revisão taxonômica mais recente dos gêneros, mostram claramente diferenças entre *Cebus* e *Sapajus*, mas não entre as espécies de *Sapajus* (Lynch-Alfaro et al., 2012c; Matthews, 2012). O mesmo padrão de resultado foi obtido em análise da morfologia facial e pós craniana (Wright et al., 2015). Indivíduos de diferentes espécies de *Sapajus* mantidos juntos em cativeiro interagem socialmente e se comunicam naturalmente, formando grupos sociais estáveis, com um padrão de sistema social típico do gênero, além de gerarem híbridos férteis (revisão em Izar et al., 2012). Uma característica bastante peculiar do gênero é o forrageamento extrativo, que inclui o uso de ferramentas, como pedras para quebrar recursos alimentares encapsulados (Fragaszy, Izar, Visalberghi, Ottoni, & de Oliveira, 2004). O uso de ferramentas tem sido identificado, na natureza, nas espécies que habitam os ambientes mais xerofíticos de Cerrado e Caatinga: *S. libidinosus*, *S. xanthosternos* e *S. flavius*, mas em semiliberdade e cativeiro não há diferença entre espécies no uso de ferramentas (Ottoni & Izar, 2008). Da mesma forma, populações de *S. xanthosternos* e de *S. flavius* que ocorrem na Mata Atlântica não usam ferramentas (Canale, Guidorizzi, Kierulff, & Gatto, 2009; Ferreira et al., 2009). Esses resultados sugerem que a variação entre populações de *Sapajus* no uso de ferramentas se deve à variação nas oportunidades encontradas para o desenvolvimento da habilidade de quebra em cada tipo de ambiente (Visalberghi, Fragaszy, Izar, & Ottoni, 2005), e não a diferenças cognitivas herdadas geneticamente (Ottoni & Izar, 2008).

² Baker & Bradley (2006) consideram que as premissas dos conceitos de espécie filogenética e espécie genética diferem, mas nesses dois aspectos os conceitos são similares. Para uma discussão sobre o conceito moderno de espécie, ver de Queiroz (2005).

Pela perspectiva da Síntese Estendida, adotada nesta tese, a diversidade fenotípica observada entre populações de macacos-prego revela processos de desenvolvimento diversificados, o que implica necessariamente num papel de variáveis ambientais atuando sobre expressão fenotípica ao longo de todo o desenvolvimento, o que vai da concepção à senescência (Resende, 2011), desde expressão gênica até modulação de resposta comportamental. Portanto, mesmo que haja diferenças genéticas entre as diferentes populações e espécies de macacos-prego, a diversidade fenotípica resulta da interação entre genótipo e as variáveis ambientais. Encontrar correlação entre variação do contexto ambiental e variação de sistema social corroboraria as hipóteses dos modelos socioecológicos.

1.2 - Histórico das abordagens ecológicas ao estudo de sistemas sociais

1.2.1 - Da Etologia à Socioecologia

A Etologia floresceu na primeira metade do século passado, a partir da aplicação do conceito de homologia ao estudo do comportamento (Bornstein, 1980; Lorenz, 1974). Os primeiros etólogos desenvolveram a tese defendida por Darwin já em sua primeira obra, “A origem das espécies” (Darwin, 1859) e que o comportamento animal (incluindo o humano) é uma característica herdável, sujeita à evolução, e, portanto, é possível identificar a evolução de tal característica pela observação de gradações em espécies aparentadas, assim como para estruturas corporais.

Essa primeira abordagem da Etologia, que veio a ser denominada Etologia Clássica, buscava a descrição de padrões motores típicos de uma espécie, inatos, não modificados por efeitos de aprendizagem, que permitiam a comparação filogenética (Lorenz, 1974). Muitos desses padrões são típicos de contextos de interação como cortejamento ou disputa territorial (Carvalho, 1998), assim, na Etologia Clássica, o estudo de interações sociais foi bastante focado na troca, entre pares de coespecíficos, de sinais comunicativos estereotipados, típicos da espécie (Crook & Goss-Custard, 1972).

Nessa mesma época, desenvolviam-se os primeiros estudos de campo com primatas, cujos objetivos eram descrever a estrutura social de espécies próximas à humana, buscando entender a origem de nossos padrões comportamentais (Strier, 2007;

Matsuzawa & McGrew, 2008). Na década de 1960, já havia suficiente corpo de dados, não somente sobre primatas, mas também de alguns estudos sobre ungulados e aves, indicando que a estrutura social, como propriedade emergente das interações entre grupos de indivíduos, não podia ser concebida da mesma forma que uma estrutura corporal (Crook, 1970; Hinde, 1976).

Em 1970, Crook propôs um desdobramento da Etologia clássica, denominado Etologia Social, cujo foco de investigação eram as relações entre comportamento social, ecologia e dinâmica de populações. Em sua primeira formulação, o autor propôs que a Etologia Social se desenvolvesse em três perspectivas interdependentes: a socioecologia, que buscava correlações entre tipos de organização social e variáveis ecológicas; a sociodemografia, que buscava relações entre organização social e dinâmica de populações, e a pesquisa de sistemas sociais, que seria o estudo dos processos comportamentais subjacentes à estrutura social.

A Etologia Social, de acordo com sua origem na Etologia Clássica, embora enfocasse a flexibilidade comportamental, buscava investigar fatores sistematicamente relacionados a essa flexibilidade, de forma a identificar pressões seletivas para padrões de estrutura social típicos de espécie. Conforme Crook e Goss-Custard (1972), a Etologia Social se propôs a investigar estruturas sociais como sistemas *adaptativos* e *adaptados*.

O estudo da estrutura social como um sistema dinâmico, a partir das três perspectivas expostas, está presente numa obra fundamental da primatologia, “Primate Social Relationships”, editada por Robert A. Hinde (1983). Hinde pode ser considerado o pioneiro da pesquisa de sistemas sociais, tendo proposto uma metodologia para descrição e investigação de estrutura social (Hinde, 1976). Para o autor, a estrutura social é um sistema emergente das relações interindividuais estabelecidas pelos membros do grupo, que deve ser investigada por um estudo hierárquico que envolve, inicialmente, a descrição das interações entre os indivíduos, cuja repetição ao longo do tempo permite inferir a existência de uma relação interindividual, que pode ser descrita em termos de conteúdo, qualidade e frequência. Sua perspectiva, especialmente a metodológica, é central para o estudo moderno de espécies sociais (Lee, 1994).

No entanto, a denominação Etologia Social foi pouco adotada. Isso talvez se deva pela publicação, não muito tempo depois, da obra “Sociobiology” de Edward Wilson (1975), que inaugurou uma nova disciplina também com o objetivo de investigar as bases evolutivas do comportamento social. Mais tarde, porque a aplicação dos conceitos da

Sociobiologia ao comportamento humano estigmatizou a disciplina, pesquisadores interessados na investigação da evolução e adaptação do comportamento passaram a adotar o nome Ecologia Comportamental (p. ex., Mysterud, 2004). Na primatologia, o termo Socioecologia continua sendo adotado por aqueles que buscam investigar a evolução dos sistemas sociais (Janson, 2000).

Apesar das diferentes denominações, todas essas disciplinas partilham o enfoque da Etologia Social, investigando estrutura social como um sistema dinâmico que expressa interações entre fatores do meio ecológico e social, as quais influenciam a distribuição espacial e a tendência de agrupamento das populações, dentro de um limite de variação permitido pela tolerância comportamental da espécie (Crook, 1970).

1.2.2- Os primeiros modelos socioecológicos

A socioecologia busca identificar as variáveis causais de sistemas sociais de primatas por meio de modelos hipotético-dedutivos derivados da Biologia Evolutiva (Kappeler & van Schaik, 2002). Na primeira década após a proposição da socioecologia, acumularam-se tentativas de identificar tais variáveis por meio de correlações entre categorias observadas de organização social e variáveis como ciclo de atividade, tipo de habitat e dieta (por ex., Eisenberg, Muckenhirn, & Rudran, 1972, para uma revisão, ver Janson, 2000). O crescimento das pesquisas de campo, gerando conhecimento sobre um número maior de espécies, somado aos desenvolvimentos da ecologia comportamental advindos do estudo de outras espécies sociais, e, principalmente, de conceitos da biologia evolutiva, como a seleção de parentesco (Hamilton, 1971) e a relação entre investimento parental e seleção sexual (Trivers, 1972), levaram a uma nova concepção.

A partir de 1980, com a construção do primeiro modelo que buscava explicar as relações sociais de primatas (Wrangham, 1980), e não apenas padrões de agrupamento, a socioecologia passou a criar modelos baseados na ideia de maximização de benefícios em relação a custos da adoção de diferentes estratégias comportamentais.

Uma premissa central da socioecologia, já presente nesse modelo, é que os fatores que limitam a aptidão (“fitness”) de machos e de fêmeas são diferentes, devido às diferenças em sua fisiologia reprodutiva e em investimento parental (Trivers, 1972). A capacidade das fêmeas para produzir descendentes e garantir sua sobrevivência é limitada pelo acesso ao alimento. Assim, as relações sociais de fêmeas refletiriam

estratégias para obtenção do alimento (Wrangham, 1980). Os machos, por outro lado, têm sua capacidade de produzir descendentes limitada pelo acesso a fêmeas sexualmente receptivas, a não ser nos casos em que o macho precisa investir na capacidade de reprodução da fêmea e sobrevivência do filhote. Assim, as relações sociais de machos refletiriam estratégias para garantir acesso a parceiras sexuais (Wrangham, 1980). O sistema social seria, então, resultado da interação das estratégias individuais femininas e masculinas para garantir sucesso reprodutivo, mas, porque a estratégia de fêmeas é selecionada pela pressão de obtenção de alimento, os modelos abordaram principalmente a competição entre fêmeas por alimento e suas consequências para o sistema social de primatas (Isbell & Young, 2002).

Nesse primeiro modelo, Wrangham (1980) buscou criar hipóteses para a evolução dos dois tipos básicos de sistemas sociais de primatas por ele identificados e classificados em *female-bonded* e *non-female-bonded*. O autor observou que a maioria das espécies conhecidas então era do tipo *female-bonded*, isto é, as fêmeas permaneciam em seu grupo natal, o que o autor considerou consequência da competição entre grupos por alimento. A competição por alimento entre fêmeas de primatas, por sua vez, seria consequência da distribuição (agregada ou dispersa) e a qualidade das fontes de alimento. Fontes de alimento de alta qualidade, agregadas em manchas no espaço, causariam competição entre grupos, levando a uma vantagem na cooperação entre fêmeas de um grupo para defesa de suas fontes alimentares. Como haveria um efeito negativo de competição intragrupo por alimento, esse seria compensado, via seleção de parentesco, pela cooperação com fêmeas aparentadas, portanto a competição levaria à filopatria de fêmeas. Fêmeas de um mesmo grupo estabeleceriam fortes vínculos afiliativos entre si, uma vez que a cooperação entre fêmeas aparentadas aumentaria as chances de vencer a competição por alimento contra outros grupos e, portanto, aumentaria a aptidão abrangente. Nos grupos *female-bonded* as fêmeas também estabeleciam hierarquia de dominância. Fontes de alimento uniformemente distribuídas no habitat não levariam a competição por alimento, portanto não haveria vantagens para as fêmeas em formar alianças cooperativas para defender o recurso. Assim, as fêmeas dispersariam do grupo natal, estabelecendo relações sociais pouco diferenciadas e igualitárias.

Novos estudos de campo revelaram que também a classificação dicotômica *female-bonded* e *non-female-bonded* não era suficiente para explicar a diversidade de sistemas sociais de primatas. Por exemplo, foram observadas espécies com filopatria de fêmeas,

mas sem hierarquia de dominância. Além disso, vários estudos indicavam que primatas podem competir não só diretamente por alimento, mas também indiretamente (Janson & van Schaik, 1988; Milinski & Parker, 1991). A competição direta refere-se a uma aquisição desigual do alimento resultante da limitação imposta por um indivíduo sobre outro (Koenig, 2002), e que frequentemente envolve comportamento agonístico (Isbell & Young, 2002). A competição indireta ocorre quando um indivíduo reduz a aquisição de alimento do outro porque consome o recurso primeiro (Isbell & Young, 2002), sem interferência direta. Assim, uma segunda geração de modelos foi desenvolvida (revisão em Isbell & Young, 2002).

O modelo posterior foi formulado por van Schaik (1989) e expandido por Sterck, Watts & van Schaik (1997) e difere do modelo de Wrangham por considerar que o risco de predação afeta as relações sociais entre fêmeas. Por essa perspectiva, a premissa de que a competição por alimentos entre grupos é prevalente para primatas só seria válida para espécies que evoluíram sob baixo risco de predação. Sob alto risco de predação, os grupos seriam mais coesos e a competição intragrupo seria uma pressão seletiva mais importante que entre grupos. Além disso, esse modelo já levou em conta que a competição por alimento pode ser direta ou indireta, dependendo da distribuição e qualidade do alimento. Fontes de alimento agregadas e de um tamanho que permitisse a alguns membros do grupo excluir outros levariam a competição direta intra-grupo. Fontes de alimento de baixa qualidade, ou dispersas, ou tão grandes que sustentassem todos os membros do grupo, levariam a competição indireta por alimento. A competição entre grupos também pode ser direta ou indireta. A competição direta entre grupos seria afetada pela distribuição de alimento e pela densidade populacional da espécie de primata, enquanto a competição indireta seria função apenas da densidade populacional e não afetaria as relações sociais entre fêmeas.

De acordo com Sterck et al. (1997), a combinação dos quatro tipos de competição alimentar levaria a quatro síndromes comportamentais. Residente-nepotista ocorreria quando há forte competição direta intragrupal e fraca intergrupala, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, organizando-se numa hierarquia de dominância, despótica, nepotista, linear e estável (essa síndrome corresponde à categoria *female-bonded*). Dispersora-igualitária ocorreria quando há fraca competição intra e intergrupala, as fêmeas poderiam dispersar e não formariam hierarquias estáveis ou coalizões (essa síndrome corresponde à categoria *non-female-bonded*). Residente – igualitária ocorreria

quando há forte competição direta intergrupar e fraca intragrupal, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, com poucas relações agonísticas e pouca cooperação entre parentes. Residente – nepotista - tolerante ocorreria quando há forte competição direta intra e intergrupar, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, formando coalizões e hierarquia estável, com dominantes mais tolerantes que em organizações despóticas.

Além disso, Sterck et al. (1997) reconheceram que, para algumas espécies, um fator adicional poderia afetar o padrão de relações sociais entre fêmeas, o risco de infanticídio por machos, como proposto por (Hrady, 1979). O risco de infanticídio explicaria por que algumas espécies, em que o padrão de distribuição do alimento levaria à expectativa de um padrão da síndrome Dispersora-igualitária, com grandes grupos multi-macho multi-fêmea, formariam pequenos grupos uni-macho.

Mais uma vez, estudos de campo revelaram discrepâncias entre as previsões do modelo (Sterck, Watts, & van Schaik, 1997) e os padrões de sistema social observados na natureza, o que levou a uma nova concepção da socioecologia sobre sistemas sociais e sobre fatores causais da variação observada (Janson, 2000).

1.2.3 – A Socioecologia no século XXI

A partir dos anos 2000, a ideia de um único fator ecológico como causa de todo o sistema social de primatas pareceu não mais se sustentar (Janson, 2000; Kappeler & van Schaik, 2002; Thierry, 2008).

A socioecologia buscou, então, modelar, a partir das hipóteses oriundas da teoria da evolução, os fatores causais associados a três elementos que compõem o sistema social de primatas: a organização social, que se refere ao tamanho, razão sexual e coesão espaço temporal do grupo; a estrutura social, que se refere ao conjunto de relações sociais não reprodutivas; e o sistema de acasalamento, que compreende tanto as relações de acasalamento como o resultado genético destas relações (revisão em Kappeler & van Schaik, 2002).

Por essa perspectiva, a competição por alimento entre fêmeas ainda é considerada um fator causal central em todos os três elementos do sistema social de primatas. Como já discutido, com base na teoria de investimento parental e seleção sexual de Trivers (1972), considera-se que o sucesso reprodutivo de fêmeas é limitado por acesso a alimento, e o de machos, pelo acesso a fêmeas sexualmente receptivas. Assim, espera-se

que o número de fêmeas no grupo seja limitado pela competição por alimento (Wrangham, 1980; van Schaik 1989, Isbell, 1991; Sterck et al., 1997) e que o número de machos num grupo seja função da distribuição espacial (número) e temporal (sincronia) de fêmeas reprodutivas (Clutton-Brock, 2004). Essa previsão tem sido confirmada por vários estudos (Lindenfors, Fröberg, & Nunn, 2004; Ostner, Nunn, & Schulk, 2008, Gogarten & Koenig, 2013). Portanto, a competição por alimento entre fêmeas determinaria a razão sexual e também limitaria o tamanho de um grupo, porque grupos maiores esgotam as fontes de alimento mais rapidamente e precisam deslocar-se mais em busca de novas fontes, aumentando o custo diário de navegação (Strier, 1989; Isbell, 1991; Izar, 2004; Snaith & Chapman, 2007; Teichroeb & Sicotte, 2008), assim diminuindo o sucesso reprodutivo de fêmeas (Borries, Larney, Lu, Ossi, & Koenig, 2008; Ryan, Starks, Milton, & Getz, 2008; Van Belle & Estrada, 2008).

A competição por alimento também afetaria o sistema de acasalamento, porque a capacidade de um macho monopolizar as fêmeas sexualmente receptivas é correlacionada com o tamanho e grau de sobreposição da área de vida de fêmeas (Komers & Brotherton, 1997; Lukas & Clutton-Brock, 2013), e com o número de machos num grupo (Kutsukake & Nunn, 2006).

Finalmente, como já explicado, considera-se que a competição por alimento afetaria também as relações sociais entre fêmeas. De acordo com o modelo de Sterck et al., (1997), a combinação do nível de competição direta e indireta, intra e entre grupos, levaria a quatro síndromes de relações sociais entre fêmeas, no que se refere à tendência em permanecer no grupo natal e a estabelecer relações de dominância e relações afiliativas nepotistas. Vários estudos de campo têm apoiado a relação prevista entre distribuição do alimento e regime de competição entre fêmeas (Barton, Byrne, & Whiten, 1996; Boinski et al., 2002; Borries et al., 2008; Hanya et al., 2008; Pruettz & Isbell, 2000). No entanto, a maior parte dos estudos não confirmou as síndromes sociais previstas, particularmente o viés nepotista para relações afiliativas e a relação entre catação e coalizões (Cheney, 1992; Di Bitetti, 2000; Henzi et al., 2013).

O risco de predação, embora seja considerado como a principal pressão seletiva para a vida em grupo em primatas diurnos (Dunbar, 1996; van Schaik, 1983; Shultz, Opie, & Atkinson, 2011), parece ter pouco efeito como causa de padrões de relações sociais de primatas. Vários estudos sugerem que primatas apresentam outras estratégias que não aumento de tamanho e/ou coesão de grupo para lidar com variação atual no risco de

predação (Boinski et al., 2003; McGraw & Zuberbühler, 2008). Há evidência apenas de um efeito sobre razão sexual, com uma proporção maior de machos em relação ao esperado pelo número de fêmeas, para algumas populações, em função do risco de predação (Hill & Lee, 1998; van Schaik & Hörstermann, 1994; Stanford, 2002). Assim, pode-se esperar um efeito do risco de predação sobre variações no sistema de acasalamento.

Por fim, o conflito sexual também passou a ser considerado como um fator importante que afeta os sistemas sociais de primatas (revisão em Kappeler & van Schaik, 2004). O conflito sexual, como elemento de seleção sexual, está presente quando há diferença entre machos e fêmeas nos “interesses” reprodutivos (Parker, 1979) e, normalmente, resulta em escolhas reprodutivas de fêmeas que representam evitação de estratégias masculinas, mais do que preferência por benefícios diretos ou indiretos proporcionados pelo macho selecionado (Chapman, Arnqvist, Bangham, & Rowe, 2003). Por essa perspectiva, padrões de acasalamento poderiam refletir estratégias de fêmeas para confundir a paternidade (por exemplo, acasalamento promíscuo), ou para concentrá-la, como forma de defesa contra as estratégias masculinas de coerção sexual, como assédio e infanticídio (Nunn & van Schaik, 2000). Como consequência de variação na pressão do conflito sexual, espécies que apresentam a mesma organização social podem apresentar um sistema de acasalamento diferente, de acordo com estratégias reprodutivas comportamentais (Izar, Stone, Carnegie, & Nakai, 2009) e fisiológicas (Ostner et al., 2008) das fêmeas. O conflito sexual afetaria também a organização social de primatas, e não apenas o sistema de acasalamento, uma vez que a dispersão de fêmeas pode ser uma resposta ao risco de infanticídio por machos (Fedigan & Jack, 2009; Robbins, Stoinski, Fawcett, & Robbins, 2009), o que também limita o número de fêmeas num grupo social, como demonstrado, por exemplo, para bugios (Crockett & Janson, 2000).

Outro avanço importante na socioecologia foi o reconhecimento de que muitas discrepâncias entre os padrões observados na natureza e as categorias de sistema social previstas nos modelos devem-se ao fato de que os modelos foram construídos *post-hoc*. Assim, as categorias sociais previstas foram baseadas nos sistemas sociais das espécies mais estudadas, as quais são, em sua maioria, primatas do Velho Mundo, especialmente os cercopitecoides (Strier, 1994; 2003; 2009; Thierry, 2008; Chapman & Rothman, 2009). Além de criar o “mito do primata típico” (Strier, 1994), esse viés de amostragem poderia ser responsável pela identificação da correlação entre filopatria de fêmeas, viés de parentesco em relações afiliativas e formação de hierarquia de dominância, independente

de variáveis ecológicas, consistente com sinal filogenético (Di Fiore & Rendall, 1994; Rendall & Di Fiore, 2007). A partir dessas ideias, alguns estudos sugeriram que filogenia explicaria mais a variação de sistemas sociais de primatas do que ecologia, mesmo em outras famílias, como em lêmures (Ossi & Kamilar, 2006). Esses estudos, no entanto, não analisaram variáveis ecológicas relevantes para o modelo, considerando apenas características muito amplas, como tipo de vegetação predominante ou sazonalidade do clima. De fato, em revisão de base de dados para 213 espécies, Kamilar e Cooper (2013) encontraram baixo sinal filogenético para variáveis de sistema social de primatas.

Diante desse quadro, e dado o tempo de divergência entre Platyrrhini e Catarrhini, de cerca de 40 milhões de anos (Chatterjee, Ho, Barnes, & Groves, 2009), estudos que investiguem as hipóteses socioecológicas sobre pressões seletivas para sistemas sociais de primatas em populações de primatas Novo Mundo oferecem uma contribuição especialmente relevante, pela independência filogenética (Janson, 2000; Kappeler & van Schaik, 2002; Lorenz, 1974; Strier, 1994). Particularmente, os diferentes modelos que enfocam a relação entre fatores ecológicos e relações sociais entre fêmeas divergem em pontos importantes que ainda merecem investigação: a importância do risco de predação como causa proximal de variação nas relações entre fêmeas, a premissa de que a vida em grupo necessariamente incorre em competição por alimento para fêmeas e quais as causas de dispersão de fêmeas de seu grupo natal (Isbell & Young, 2002; Izar, 2004). Além disso, ainda não está claro se a competição direta por alimento *entre* grupos realmente afeta as relações sociais entre fêmeas de um grupo em primatas (Koenig, 2000; Lu, Koenig, & Borries, 2008; Verderane et al., 2013).

1.2.4 - Objetivos

Considerando-se, então, que há hipóteses da socioecologia, sobre a relação entre variáveis ecológicas e sistemas sociais de primatas, pouco testadas, especialmente com independência filogenética da maior parte dos estudos já realizados com Catarrhini, o objetivo desta tese é testar as previsões dos modelos socioecológicos a partir da comparação de três populações de macacos-prego, *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de ecótono Cerrado-Caatinga na região nordeste do Brasil, *S. nigritus* do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma área de Mata Atlântica de Planalto na região sudeste, e *S. xanthosternus* da Reserva Biológica de Una (ReBio UNA), uma área de Mata

Atlântica na região nordeste. Para essas populações, compararei dados de risco de predação, disponibilidade de alimento, comportamento alimentar, regimes de competição por alimento, tamanho de grupo, razão sexual, padrões de acasalamento, dispersão e relações sociais entre fêmeas.

As três áreas apresentam características diferenciadas quanto à fisionomia da vegetação, que refletem o bioma e o gradiente latitudinal e correspondente variação climática. Também apresentam distintos graus de preservação e de influência antrópica. Esses dados gerais levam à hipótese de que as três áreas apresentam diferenças quanto às variáveis ecológicas relevantes para os modelos socioecológicas, características de oferta de alimento e risco de predação e, assim, à previsão de que o sistema social das populações estudadas apresentará variação consoante à variação ecológica.

2. CARACTERIZAÇÃO ECOLÓGICA DAS POPULAÇÕES ESTUDADAS

Neste capítulo, apresento a descrição das áreas de estudo e das populações estudadas, bem como os métodos de amostragem e resultados quanto a um índice de interferência antrópica, ao risco de predação, à disponibilidade de alimento e quanto a medidas comportamentais correlacionadas a disponibilidade de alimento: orçamento de atividades e área de vida.

Essa pesquisa foi aprovada pela Comissão de Ética no Uso de Animais do Instituto de Psicologia da USP (processo CEUA 5685020315) e pelo ICMBio.

2.1 Áreas de estudo

2.1.1 O Parque Estadual Carlos Botelho

O Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) é uma área de 37.793,63 ha localizada na Serra de Paranapiacaba (Figura 2.1), dentro do domínio da Floresta Atlântica, entre os municípios de São Miguel Arcanjo, Sete Barras, Tapiraí e Capão Bonito, no estado de São Paulo, nas coordenadas geográficas 24°00' a 24°15' de latitude Sul e 47°45' a 48°10' de longitude Oeste. Faz limites com o Parque Estadual de Intervales, o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira e a Estação Ecológica de Xitué, constituindo uma das maiores áreas remanescentes de Mata Atlântica contínua, com 116.836,99 hectares.

O PECB foi criado pelo Decreto Estadual nº 19.499, em 1982, que unificou quatro reservas florestais: Carlos Botelho e Capão Bonito, criadas em 1941, e Travessão e Sete Barras, criadas em 1957 (Dias, 2005). De acordo com Dias *et al.* (1995), “possui a maior parte de sua cobertura vegetal representada por floresta não perturbada ou com perturbações pouco significativas” (p. 127), provavelmente pela constituição como unidade de conservação desde 1941 (Dias, 2005).

A altitude do PECB varia entre 30 e 1.003 m acima do nível do mar. O clima é mesotérmico úmido (Cfa-Köppen), sem inverno seco (Presotto, 2009). A precipitação

anual média é de 1683,2 mm, com altos níveis de precipitação entre setembro e março (precipitação média de 174 mm), e uma precipitação média de 78 mm em julho, o mês mais seco (Dias, Custodio-Filho, Franco, & Couto, 1995). O diagrama climático revela a ausência de déficit hídrico. Dados climáticos coletados em campo por sete anos, entre 2001 e 2008, mostram uma temperatura média anual de $18,93 \pm 3,99^{\circ}\text{C}$, com mínima de 3°C e máxima de 30°C , e pluviosidade anual média de $1619,01 \pm 245,63$ mm, com altos níveis de precipitação entre outubro e março ($200,14 \pm 89,64$ mm) e níveis mais baixos entre abril e setembro ($79,54 \pm 50,25$ mm).

Figura 2.1 – Localização do Parque Estadual Carlos Botelho. Fonte: Plano de Manejo.

Entre novembro de 2002 e dezembro de 2007, a disponibilidade de frutos no PECB variou ciclicamente ao longo do ano. A biomassa de frutos (estimada pelo método de armadilhas de frutos, ver adiante) correlacionou-se com pluviosidade ($r_{xy} = 0.613$; $P < 0.05$) e temperatura ($r_{xy} = 0.622$; $P < 0.05$), de forma que houve maior disponibilidade de frutos entre Outubro e Março do que entre Abril e Setembro (Figura 2.2).

O estudo foi realizado no Núcleo São Miguel Arcanjo do PECB (Figura 2.3), localizado no topo das montanhas de Paranapiacaba, a uma altitude que varia entre 720 e 890 m, na região do Planalto da Guapiara, pertencente ao Planalto Atlântico (Domingues

& Silva, 1988). O relevo é caracterizado por morros paralelos e morrotes baixos (Pfeifer, Carvalho, Silva, Rossi, & Mendicino, 1986). Os rios formam uma densa rede de drenagem pertencente à bacia hidrográfica do Rio Paranapanema.

Figura 2.2 – Variação mensal em biomassa e pluviosidade médias no Parque Estadual Carlos Botelho (N=5 anos).

A cobertura vegetal do PECB é de Floresta Ombrófila Densa (Figura 2.3), e na região do estudo inclui as formações, de acordo com características de estrutura florestal e composição florística, Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana e Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana (Dias, 2005). Em estudo florístico e fitossociológico, Dias (2005) identificou, no Núcleo São Miguel Arcanjo do PECB, 250 espécies componentes do estrato arbóreo, de 59 famílias, a maior parte (65%) destas pertencendo às famílias Myrtaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Fabaceae, Sapindaceae e Sapotaceae. A diversidade de espécies encontrada no PECB foi a maior entre as áreas de Floresta Ombrófila Densa já estudadas, incluindo a estação ecológica Juréia-Itatins, Serra do Mar na região de Salesópolis e Ilha do Cardoso.

No PECB ocorrem três espécies de primatas, o miqui, *Brachyteles arachnoides*, o bugio, *Alouatta guariba*, e o macaco-prego, *Sapajus nigritus*. Existem sete espécies de Carnívora potencialmente predadoras de primatas *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Puma yagouaroundi*, *Leopardus pardalis*, *Leopardus tigrinus*, *Leopardus wiedii* e *Eira barbara*

(Silveira et al., 2010). Há apenas um grande predador aéreo, *Spizaetus tyrannus* e mais nove espécies menores de Accipitridae (Izar, 2004).

Figura 2.3 – Vegetação do Parque Estadual Carlos Botelho. Fotografia de Érica Silva Nakai.

A densidade populacional de *S. nigritus* no PECB foi estimada em 2.3 ind/km² (Izar, 2004).

2.1.2 A Fazenda Boa Vista

A Fazenda Boa Vista (FBV) é uma reserva particular, adjacente à Reserva Biológica Serra da Água Branca, compreendendo uma área de 1.250 ha, localizada em área de ecótono Cerrado-Caatinga, na bacia do Rio Parnaíba, no município de Gilbués, ao Sul do estado do Piauí, entre as coordenadas geográficas 9° 39' de latitude Sul e 45° 25' de longitude Oeste (Figura 2.4). Os municípios de Gilbués e de Monte Alegre do Piauí constituem um dos quatro núcleos de desertificação do Brasil (todos na região Nordeste),

em função, principalmente, do agravamento da erosão, de natureza geológica, pelas atividades humanas de mineração e sobrepastoreio (Soares, Oliveira, & Filho, 2011).

Figura 2.4: À esquerda, localização da área de estudo no município de Gilbués. À direita (acima), vista da fazenda BV, (abaixo) imagem de satélite da BV, com destaque para os morros que circundam a região no centro da Figura (as setas indicam os nomes de identificação de cada encosta). Fonte: Verderane, 2010.

A FBV é uma planície com altitude de 420 m acima do nível do mar, pontuada por cristas, pináculos e mesas de arenito que se elevam entre 20 e 100 m (Figura 2.5). As encostas de arenito são muito erodidas, resultando em grotas profundas, que apresentam cursos d'água temporários e se estendem até a planície (Visalberghi et al., 2007). As planícies também apresentam grotas profundas, resultado de erosão pela ação da água e do vento (Soares et al., 2011; Visalberghi et al., 2007).

O clima é semi-árido quente, com chuvas de verão (BSh – Köppen). De acordo com dados coletados em nossa base de pesquisa, entre junho de 2006 e dezembro de 2010, a precipitação anual média foi de 1156,0 mm, com precipitação média durante o período de seca (de maio a setembro) de 66,1 mm, e no período chuvoso (de outubro a abril) de 1011,3 mm. A temperatura média máxima no período amostrado foi $33,1 \pm 2,2$ °C e a mínima $21,1 \pm 1,5$ °C. Embora seja uma área com duas estações bem definidas, seca, de

maio a setembro, e chuvosa, de outubro a abril, no período estudado a oferta de frutos não variou sazonalmente, não havendo correlação entre biomassa de frutos e pluviosidade na FBV (Figura 2.5).

Figura 2.4 – Paisagem da Fazenda Boa Vista, destacando relevo e vegetação. Fotografia de Lucas Peternelli dos Santos.

A vegetação é heterogênea e apresenta fisionomias distintas de acordo com a topografia. Segundo Verderane (2010), as planícies são cobertas principalmente por chapadas, caracterizadas pelo predomínio de árvores de médio porte, como sapucaia (*Eschweilera nana*), pequi (*Caryocar brasiliense*) e jatobá (*Hymenaea courbaril*), e pela grande abundância de palmeiras com caule subterrâneo. Árvores de porte médio predominam também nas grotas. Nas planícies também se encontram áreas de brejo, próximas a cursos d'água permanentes, cuja vegetação é caracterizada pela grande abundância das palmeiras buriti (*Mauritia fluxuosa*) e piaçava (*Orbignya* sp.). Nos morros, há predomínio de arbustos e árvores de médio (p. ex., faveiras: *Parkia pendula*) e pequeno porte (p. ex., ata: *Annona* sp.) nas encostas, e de vegetação herbácea e arbustiva, com algumas espécies de bromeliáceas e cactáceas, nos topos. Os morros são também caracterizados pela baixa abundância de palmeiras e pela presença de “caldeirões” (áreas

de erosão no solo em que é possível encontrar água de chuva, retida, durante a estiagem). Também ocorrem trechos antropizados, com plantação de árvores frutíferas como manguezais, e pequenas roças de milho (obs. pessoal).

Figura 2.5 – Variação mensal em biomassa (barras) e pluviosidade (linha) médias na Fazenda Boa Vista (N=5 anos).

Na FBV ocorrem três espécies de primatas, *Alouatta caraya*, *Callithrix jacchus* e *Sapajus libidinosus* (obs. pess.). Ao longo de nosso estudo, foram identificadas duas espécies de carnívoros potencialmente predadores de primatas, *Puma concolor* e *Eyra barbara*, além dos predadores potenciais aéreos *Gernoathus melanoleucus*, *Polyborus plancus* e *Herpetotheres cachinnans*, e a cobra *Boa constrictor* (Verderane, 2010). Além disso, na região da FBV a caça ainda é uma prática da população local, e cachorros e humanos podem ser percebidos como uma ameaça (obs. pessoal).

A densidade populacional de *S. libidinosus* na FBV foi estimada em 2.3 ind/km² (Verderane et al., 2013).

2.1.3 A Reserva Biológica de Una

A Reserva Biológica de Una (ReBio Una) é uma área de 18.500 ha dentro do domínio da Floresta Atlântica, localizada no município de Una, Bahia, nas coordenadas 15° 10' de latitude Sul e 39° 03' de longitude Oeste (Figura 2.6, Suscke, 2014).

Figura 2.6 – Localização da Reserva Biológica de Una. Fonte: Suscke, 2014

Na ReBio Una o clima segundo Köppen é do tipo Af, quente e úmido, sem estação seca definida, com temperatura média de 24-25° C e precipitação anual de 2000 mm (Suscke, 2014). A disponibilidade de frutos varia ao longo ano, com uma redução entre maio e setembro (Figura 2.7).

Figura 2.7 – Variação mensal em biomassa (barras) e pluviosidade (linha) médias na Reserva Biológica de Una (N=2 anos). Fonte: Suscke, 2014.

A Cobertura Vegetal da ReBio Una é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terra Baixa ou floresta de tabuleiro (Figura 2.8). Embora a ReBio Una seja uma unidade de conservação de proteção integral, apenas cerca de 7.000 ha estão cobertos por florestas. Assim como no PECB, a riqueza de espécies da família Myrtaceae é alta, mas as famílias Euphorbiaceae e Sapotaceae são mais diversas do que em outras áreas de Mata Atlântica, assemelhando-se mais a área da Amazônia. A paisagem é um mosaico de floresta madura, secundária e áreas antropizadas com plantio de cacau e jaqueiras (Suscke, 2014).

Na ReBio Una ocorrem quatro espécies de primatas, o mico-leão-de-cara-dourada (*Leontopithecus chrysomelas*), o sagui (*Callithrix kuhlii*), o sauá (*Callicebus melanochir*) e o macaco-prego do peito amarelo *S. xanthosternos* (Suscke, 2014). Os predadores potenciais de *S. xanthosternos* que ocorrem na ReBio Una são a onça-parda (*Puma concolor*), o gato-do-mato (*Leopardus* sp.), a irara (*Eira barbara*), a jibóia (*Boa constrictor*), o gavião-pega-macaco (*Spizaetus tyrannus*), o gavião-pato (*Spizaetus melanoleucus*), o gavião-de-penacho (*Spizaetus ornatus*) e a harpia (*Harpia harpyja*; Suscke et al., 2016). O risco de predação para os macacos-prego também é aumentado pela caça por humanos e cachorros (Suscke, 2014).

A densidade de *S. xanthosternos* na ReBio Una foi estimada em 4,4 ind/Km² (Kierulff, Canale, & Gouveia, 2005).

2.2 Grupos de estudo e período de observação

Nesta tese apresento dados coletados no PECB, entre abril de 2002 e dezembro de 2010, na FBV, entre maio de 2006 e dezembro de 2010, e na ReBio Una, entre outubro de 2011 e março de 2013. Os resultados aqui relatados são parte de minha pesquisa de pós-doutoramento no PECB (Izar, 2004), das teses de doutorado de meus orientandos Michele P. Verderane, na FBV (Verderane, 2010), Marcos Tokuda (Tokuda, 2012), no PECB, Olívia Mendonça-Furtado (Mendonça-Furtado, 2012), na FBV e no PECB, Andréa Presotto (Presotto, 2009), no PECB, Priscila Suscke, na ReBio Una (Suscke, 2014), e das dissertações de mestrado de Érica Nakai (Nakai, 2007), Juliana T. Taira (Taira, 2007), Mariana Dutra Fogaça (Mariana Dutra Fogaça, 2009), Lucas Peternelli dos Santos (Peternelli-dos-Santos, 2009) e Caio M. Moreira (Moreira, 2010) no PECB.

Figura 2.8 – Vegetação da Reserva Biológica de Una. Fotografia de Irene Delval.

Para o PECB, uso dados coletados para três grupos sociais de *S. nigritus*: Laranja, estudado entre novembro de 2001 e setembro de 2003, com 1130 horas de observação; Pimenta, estudado de fevereiro de 2004 a março de 2006, e de março de 2007 a agosto de 2010, com 2092 horas de observação; e Testa, estudado de janeiro de 2009 a agosto de 2010, com 459 horas de observação. O grupo Laranja variou em tamanho e composição, de 13 indivíduos (dois machos adultos, quatro fêmeas adultas, cinco jovens e dois infantes) a 17 (dois machos adultos, quatro fêmeas adultas, nove jovens e dois infantes). O grupo Pimenta variou em tamanho e composição, de 21 indivíduos (dois machos adultos, dois machos subadultos, sete fêmeas adultas, oito jovens e dois infantes) a 14 (um macho adulto, um macho subadulto, três fêmeas adultas, sete jovens e dois infantes). Os dois grupos foram habituados entre Junho e Outubro de 2001 (Izar, 2004). Os grupos eram seguidos sistematicamente entre 5 e 20 dias por mês, do amanhecer ao anoitecer. O grupo Testa era composto por 21 indivíduos (cinco machos adultos, 8 fêmeas adultas, 6 juvenis e 2 infantes). Nos três grupos, todos os indivíduos adultos, mas apenas alguns imaturos, eram reconhecidos individualmente, com base no formato do topete e algumas características de cor e tamanho.

Para a FBV, uso dados coletados para dois grupos sociais de *S. libidinosus*, Zangado, estudado entre Maio de 2006 e abril de 2008, totalizando 1466 horas de observação, e Chicão, estudado entre fevereiro de 2007 e abril de 2008, totalizando 542 horas de observação. O grupo Zangado variou em tamanho e composição entre 14 e 8 indivíduos: 5 adultos (1 macho e 4-3 fêmeas), 4-0 machos subadultos, 4 juvenis (1 macho e 3 fêmeas) e 3-2 infantes. O tamanho e composição do grupo Chicão variou entre 17 e 19 indivíduos (2 machos adultos, 6 fêmeas adultas, 4 machos subadultos, 4 juvenis e 5 infantes. Os dois grupos foram habituados completamente aos observadores humanos antes do início das observações sistemáticas. Os grupos eram seguidos do amanhecer ao anoitecer, por 4 a 17 dias por mês. Todos os indivíduos do grupo, incluindo os imaturos, eram reconhecidos individualmente, com base no formato do topete e algumas características de cor e tamanho.

Para a ReBio Una, uso dados coletados para um grupo social de *S. xanthosternos*, Príncipe, estudado entre dezembro de 2011 a março de 2013, totalizando 2126 horas de observação. O grupo Príncipe variou em tamanho e composição de 32 a 37 indivíduos (seis machos adultos, dez fêmeas adultas, quatro machos subadultos, uma fêmea subadulta e 11 juvenis e 5 infantes). O grupo foi completamente habituado antes do início das observações sistemáticas, com o uso de rádio colares e telemetria (Suscke, 2014). O grupo era seguido sistematicamente entre 9 e 13 dias por mês, do amanhecer ao anoitecer. Todos os indivíduos adultos eram reconhecidos individualmente.

2.3 Coleta de dados ecológicos e comportamentais

2.3.1 Índice de Interferência Humana

Considera-se que a interferência humana no habitat pode causar alterações importantes nas variáveis ecológicas que afetam o comportamento social de primatas. Por exemplo, a presença humana é consistentemente associada à eliminação dos grandes predadores carnívoros (Treves & Karanth, 2003). Uma redução no risco de predação poderia levar a uma diminuição da proporção de machos adultos em grupos sociais de primatas. A introdução de manchas de alimento altamente produtivas, como pomares e cultivos, altera a oferta e distribuição de alimento. O aumento da oferta de alimento em

manchas discretas pode levar a um aumento na competição direta por alimento (Sterck, 1999).

Assim, para as três áreas, foi calculado o Índice de Interferência Humana (IIH) (Bishop, Hrdy, Teas, & Moore, 1981), que leva em conta quatro variáveis de influência humana sobre o habitat de primatas: (a) descrição da área de vida, (b) perseguição aos animais, (c) habituação dos animais a humanos, (d) presença de predadores naturais. O IIH é uma média dessas quatro variáveis, medidas numa escala categórica variando de 1 (interferência mínima) a 4 (Tabela 2.1). O cálculo do IIH para as áreas de estudo foi feito a partir de uma avaliação qualitativa das variáveis propostas, com base nas minhas observações pessoais e dos demais pesquisadores.

2.3.2 Risco de predação

Em estudos sobre primatas, observar eventos de predação é bastante raro (Isbell, 1994), tanto pela presença de observadores humanos (aos quais os primatas estão habituados, mas os predadores não), quanto porque estratégias evoluídas por reduzir o risco de predação são eficientes (Hill & Dunbar, 1998). No entanto, é a percepção da probabilidade de um ataque predatório que mantém as estratégias antipredatórias atuais de um animal, incluindo aquelas relacionadas ao sistema social, como tamanho e composição de grupo (Hill & Dunbar, 1998). Assim, nas três áreas de estudo foi avaliada a percepção de risco de predação pelos macacos, por meio do registro de todas as ocorrências de vocalizações de alarme dos macacos estudados, incluindo o estímulo eliciador, sempre que possível. O risco de predação potencial para os macacos, em cada área de estudo, pode ser previsto em função da composição da guilda de predadores (maior na ReBio Una, seguida do PECB e da FBV), mas também pela cobertura vegetal, uma vez que os registros de ataques predatórios por aves de rapina a primatas Neotropicais indicam que estes ocorrem em áreas mais abertas, descobertas de copa e folhagem (Boinski et al., 2003; Eason, 1981). Nesse caso, esperaríamos um risco de predação maior na FBV, seguida de Una, e do PECB.

Para comparar a taxa mensal de alarmes emitidos pelos macacos-prego em cada população estudada (frequência observada de alarmes dividida pelo número de horas de observação dos grupos estudados), empreguei uma análise de modelos generalizados lineares mistos (GLMM), com distribuição gama, em que área de estudo foi considerada

um efeito fixo e grupo social foi considerado um efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com correção de Sidak.

Tabela 2.1: Índice de Interferência Humana proposto por Bishop *et al* (1981)

Variável	Intensidade			
	1	2	3	4
Descrição da área de uso	Habitat intacto: Sem habitações humanas, atividades econômicas, atividades pastoris e cães	Perturbação moderada: Exploração moderada a extensa do habitat (por exemplo, extração de madeira), algum gado pode estar presente	Mosaico: Inclui áreas produzidas por humanos com áreas do tipo 1 ou 2	Urbano: Os animais vivem em associação íntima com atividades e habitações humanas
Perseguição aos animais	Sem perturbação: Contato entre humanos e animais é raro	Perturbação mínima: Os animais são perseguidos ou ameaçados apenas quando entram em plantações	Perseguição contextual: Os animais são ameaçados quando roubam alimentos e quando entram em habitações humanas	Perseguição intensa: Os animais são ameaçados frequentemente e têm dificuldade de evitar a perseguição
Habituação a humanos no início do estudo	Selvagem: Animais fogem quando humanos aparecem	Semi-habituação: Animais se afastam se humanos se aproximam	Habituação: Animais acostumados a humanos, mas não permitem aproximação	Comensalismo: Animais permitem a presença e proximidade humana
Presença de predadores naturais	Comunidade de predadores intacta	Parcela da comunidade original: Poucos indivíduos da comunidade original, devido à caça ou à destruição do habitat	Parcela muito empobrecida: Maior parte dos predadores eliminada, cães domésticos podem ameaçar os animais	Ausência de predadores

2.3.3 Disponibilidade de frutos

Nas três áreas de estudo, a disponibilidade de frutos foi estimada com base na metodologia de armadilhas de frutos, indicada para a comparação entre habitats (Chapman & Wrangham, 1994). Por esse método, a biomassa de frutos amostrada pela área total amostrada (área superficial da armadilha multiplicada pelo número de armadilhas) é usada como índice da biomassa disponível por unidade de área de uso dos animais estudados.

No PECB, 153 armadilhas foram distribuídas a cada 50 metros, ao longo de uma trilha de 7 km de comprimento que percorre toda a variação altitudinal da área de estudo. As armadilhas eram bandejas de alumínio de fabricação industrial (do tipo utilizado para congelar alimentos), fixadas no solo com pequenas estacas de madeira (Figura 2.9).

Na FBV, 100 armadilhas foram distribuídas ao longo de uma trilha de 3 km de comprimento, que atravessava as diferentes fisionomias da área (brejo, chapada, encosta, topo de morro). As armadilhas foram colocadas a cada 30 metros, amarradas ao tronco de árvores distando um metro da trilha, alternando as laterais esquerda e direita. As armadilhas eram sacos feitos de tela de nylon e costurados num aro de arame, todas com o mesmo diâmetro, para manter o controle exato da “área” de coleta (Figura 2.10).

Esse mesmo tipo de armadilha foi utilizado na ReBio Una (Figura 2.11), em que 199 coletores foram distribuídas, em pontos sorteados, ao longo de transecções dentro da área de vida do grupo estudado, distribuídos proporcionalmente nos três tipos de vegetação - floresta madura; floresta secundária e cabruca (plantação de cacau sombreada por árvores nativas). Em todas as áreas o conteúdo das armadilhas era coletado e pesado a cada duas semanas. Se alguma armadilha fosse perdida numa amostragem, a área de amostragem era recalculada descontando a área perdida (Chapman *et al.*, 1994).

Para comparar a variação na biomassa mensal estimada em cada área estudada (biomassa em quilogramas por hectare), empreguei duas análises de modelos generalizados lineares mistos (GLMM), com distribuição gama, em que área de estudo e estação do ano (seca ou chuvosa) foram consideradas um efeito fixo e ano de observação foi considerado um efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação, uma vez que cada área foi amostrada por anos consecutivos, em períodos diferentes. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com

correção de Sidak. Na primeira análise, foi considerada a biomassa total disponível na ReBio Una. Na segunda análise, foi considerada a biomassa ofertada em cada tipo de vegetação da ReBio Una (floresta madura, floresta secundária, cabruca). Assim, na primeira análise foram considerados dois graus de liberdade, e na segunda, quatro.

Figura 2.9 – Coletor de frutos usado no PECB. Fotografia de Erica Nakai.

Figura 2.10 – Coletor de frutos usado na FBV. Fotografia de Michele P. Verderane.

2.3.4 Tamanho das fontes de alimento discretas

Uma fonte de alimento é definida como uma área em que os animais podem se alimentar e se mover continuamente (White & Wrangham, 1988). Portanto, nesta tese, duas ou mais árvores com as copas unidas foram consideradas como uma fonte (Figura 2.12).

Figura 2.11 – Coletor de frutos usado na ReBio Una. Fonte: Suscke, 2014

A população de *S. libidinosus* da FBV usa ferramentas para obtenção de alimento (Fragaszy et al., 2004). Os macacos usam seixos rolados de quartzo como um martelo para quebrar frutos resistentes, especialmente de palmeiras, posicionados sobre outra pedra, ou tronco, que funciona como uma bigorna (Visalberghi et al., 2007). Esse conjunto de bigorna e martelo é um sítio de quebra (Figura 2.13), e pode ser considerado como uma fonte discreta de alimento (Verderane et al., 2013). Na FBV, sítios de quebra separados por menos 30 cm também foram considerados uma única fonte, porque um macaco poderia se mover de uma pedra para outra com um único salto (Verderane et al., 2013).

A característica de uma fonte de alimento que determina se gerará competição direta, agressiva, entre os indivíduos pela sua posse, é o intervalo de tempo para seu esgotamento (Isbell, Pruett, & Young, 1998). Quanto maior uma fonte, mais tempo leva para ser esgotada, mais membros do grupo podem usurpá-la ou partilhá-la. Um tempo de esgotamento curto indica uma pequena fonte de alimento, ou curto tempo de processamento ou que a fonte já foi visitada. Assim, para medir as fontes de alimento empregamos o método Focal de Árvore de Alimentação (Strier, 1989), que é o intervalo de tempo entre a entrada do primeiro indivíduo do grupo e a saída do último indivíduo

que se alimentou naquela fonte. Também registramos o número de indivíduos que se alimentaram, que é uma medida de subunidade de forrageamento.

Figura 2.12: Quatro indivíduos de um grupo de *S. libidinosus* da FBV alimentam-se ao mesmo tempo em duas árvores com a copa adjacente, caracterizando uma fonte de alimento discreta. Fotografia de minha autoria.

De acordo com Marshall & Wrangham (2007), a distribuição das fontes de alimento de reserva (*fallback foods*), isto é, aquelas que garantem o suprimento alimentar em contexto de baixa oferta do alimento preferido, tem os efeitos mais relevantes sobre níveis de competição por alimento intra grupo Wrangham (1980). Assim, ao analisarmos o tamanho das fontes de alimento, investigamos o efeito de estação do ano, já que no PECB e na ReBio Una a oferta de frutos no habitat é menor durante os meses mais secos do ano.

Para comparar o tamanho das fontes alimentares usadas pelos macacos-prego em cada população estudada, empreguei uma análise de modelos generalizados lineares mistos (GLMM) para as variáveis dependentes tempo de permanência na fonte alimentar e número de indivíduos que se alimentaram na fonte, com distribuição gama, em que área de estudo e estação do ano foram consideradas como efeitos fixos e grupo social foi considerado um efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com correção de Sidak.

Figura 2.13: Sítio de quebra na FBV. Fêmea adulta de *S. libidinosus* quebrando um fruto com martelo de pedra sobre bigorna de tronco, com um macho jovem observando. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

2.3.5 Orçamento de atividades

Em todas as áreas de estudo, dados sobre orçamento de atividades e dieta foram coletados por amostras de varredura (Altmann, 1974). No PECB, foram feitas varreduras de 1 minutos a intervalos de 5 minutos, na FBV, varreduras de 10 minutos a intervalos de 10 minutos, e na ReBio Una, varreduras de 5 minutos a cada quinze minutos. O intervalo de amostragem foi definido em cada área a partir de testes para verificar o número de indivíduos do grupo amostrados. Nas três áreas foi adotado o mesmo etograma e, a cada varredura, foi registrada (1) a atividade de cada um dos indivíduos do grupo avistados (forrageamento: procura, manipulação e ingestão de alimento; deslocamento: movimentação do animal de forma a mudar de localização, em direção vertical ou horizontal, por galhos ou pelo solo, em postura quadrúpede, bípede ou por saltos; descanso: animal parado, sentado de olhos fechados ou deitado; outros: incluindo interações sociais, vigilância, interações com outras espécies) e (2) o item alimentar.

Como, em todas as áreas de estudo, um número diferente de indivíduos do grupo era amostrado a cada varredura, para o cálculo do orçamento de atividade as varreduras

foram normalizadas pelo número de indivíduos amostrados. Assim, se em uma varredura foram observados dez indivíduos, cinco estavam deslocando, três estavam forrageando e dois estavam descansando, os comportamentos foram contabilizados proporcionalmente: 0,5; 0,3 e 0,2 (Izar & Resende, 2007). Assim, o tempo dedicado pelas fêmeas ao forrageamento por diferentes itens alimentares foi calculada mensalmente em relação ao número total de indivíduos por varredura dedicada ao consumo de frutos, flores, partes vegetativas (base foliar de bromélia, meristema apical de palmeiras, broto de bambu e pecíolo; Figuras 2.14, 2.15 e 2.16), invertebrados e indeterminados.

Figura 2.14: Macho adulto de *S. nigritus* alimentando-se da base foliar de bromélia, no PECB. Fotografia de Marcos Tokuda.

Para comparar o orçamento de atividades dos macacos-prego em cada população estudada, empreguei uma análise de modelos generalizados lineares mistos (GLMM) para as variáveis dependentes dedicada a forrageamento, descanso, deslocamento e outros, com distribuição gama, em que área de estudo e estação do ano foram consideradas como efeitos fixos e grupo social foi considerado um efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com correção de Sidak. As mesmas análises foram feitas para as

variáveis dependentes relacionadas à proporção da atividade de forrageamento dedicada a frutos, flores, partes vegetativas das plantas, invertebrados e outros.

Figura 2.14: Macho adulto de *S. nigritus* extraíndo meristema apical (palmito) de palmeira *Euterpe edulis*, no PECB. Fotografia de Mariana Dutra Fogaça.

2.4 Resultados

2.4.1 Índice de Interferência Humana

De acordo com a avaliação dos pesquisadores, o IIH do PECB é menor do que da FBV e da ReBio Una (Tabela 2.2). O PECB é uma área coberta por floresta pouco perturbada, o contato dos macacos-prego com os seres humanos é raro, não havendo perseguição. No início do estudo, sua reação à presença humana era variável, mas geralmente apenas se afastavam (obs. pessoal). Os predadores naturais ocorrem em baixa densidade, especialmente os carnívoros, mas são mais protegidas do que nas outras duas áreas de estudo (Tabela 2.2).

Figura 2.16: Três indivíduos jovens de *S. nigritus* alimentando-se de pecíolo de folhas de palmeira *Euterpe edulis*, no PECB. Fotografia de Juliana Tieme Taira.

Tabela 2.2 - Índice de Interferência Humana de Bishop calculado para três áreas de estudo

Medidas	FBV	PECB	UNA
Alteração antrópica do <i>habitat</i>	3	1	3
Caça	2	1	3
Habituação a humanos	1	2	1
Presença de predadores	3	2	3
Média	2.25	1.5	2.5

Fontes: Izar et al., 2012; Suscke, 2014

Na FBV, o habitat é um mosaico de áreas bastante preservadas, especialmente nas áreas dos morros, e áreas perturbadas pela exploração humana, incluindo extração de madeira, criação de gado, roças e áreas com habitações (Figura 2.17). Os macacos-prego pode ser ocasionalmente perseguidos quando usam as plantações de milho e, no início do

estudo, evitavam o contato humano, provavelmente devido à caça no passado recente. Os predadores naturais são representados por poucos indivíduos, particularmente as espécies de carnívoros, e os macacos podem ser perseguidos por cães domésticos (Izar et al., 2012).

Na ReBio Una, assim como na FBV, o habitat apresenta áreas de vegetação preservada e áreas antropizadas. Os grupos de macacos-prego podem ser perseguidos por humanos, por se alimentarem nas plantações e/ou devido à pressão de caça. Os macacos evitam o contato com humanos, e a habituação do grupo para o estudo foi um processo bastante longo e difícil, exigindo inclusive a colocação de rádio-colares para viabilizar a pesquisa (Suscke, 2014). Como no PECB, a maioria das espécies de predadores naturais de *Sapajus* ocorre em baixa densidade (Suscke, 2014). A caça é o fator que diferencia o IIH da rebio Una e da FBV, que é praticamente o mesmo. Na FBV, a caça aos macacos foi proibida pelo proprietário da área, Marino Gomes de Oliveira, no início dos anos 2000 (Oliveira, comunicação pessoal). Na ReBio Una, apesar do status de Unidade de Conservação Federal e da ilegalidade da prática, a caça ainda é bastante frequente (Suscke, 2014).

Figura 2.17: Indivíduo de *S. libidinosus* deslocando-se no solo, próximo a uma habitação humana, na FBV. Fotografia de Noemi Spagnoletti.

2.4.2 Risco de predação

A percepção de risco de predação pelas populações estudadas diferiu significativamente entre as três áreas (GLMM, $F=22,58$; $gl1=2$, $p=0,000$; $gl2=43$). Na ReBio Una, os macacos emitiram uma taxa mensal de $0,44 \pm 0,18$ alarmes/hora, na FBV $0,24 \pm 0,14$ alarmes/hora e no PECB, $0,06 \pm 0,09$ alarmes/hora. A emissão de alarmes no PECB foi significativamente menor que nas outras duas áreas de estudo (Figura 2.18). A variável aleatória grupo social explicou 6% da variação na taxa de alarmes.

Figura 2.18 – Média e intervalo de confiança da taxa mensal de vocalização de alarme (eventos/hora) nas três áreas de estudo. Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (-0,172; $t=-2,98$; $p=0,034$); PECB-ReBio Una (-0,423; $t=-3,10$; $p=0,034$).

No PECB e na FBV, predadores aéreos foram a principal causa de emissão de alarmes pelos macacos-prego, enquanto humanos ou cachorros foram a principal causa na ReBio Una. Perturbação antrópica foi a segunda causa de alarme na FBV. Carnívoros eliciaram alarmes na ReBio Una e no PECB, mas não na FBV (Tabela 2.3).

Tabela 2.3 – Contexto de emissão de vocalização de alarme pela três populações de macacos-prego

Estímulo	FBV	PECB	UNA
aves	51%	60%	26%
carnívoros	0	20%	33%*
Humanos e/ou animais domésticos	36%		41%
Outros**	13%	20%	

* Na ReBio Una foram quantificados como predadores terrestres, incluindo cobra.

**Não identificados, cobras, mamíferos não predadores

2.4.3 Disponibilidade de frutos

A biomassa anual total de frutos na FBV foi maior (3818 ± 1079 kg/ha; N= 4 anos) do que no PECB (2682 ± 949 kg/ha; N = 5 anos) e em UNA (1596 ± 254 kg/ha; N= 2 anos). Houve efeito de população e de estação (seca ou chuvosa) sobre a biomassa mensal de frutos coletada ($F = 5,613$; $gl1=5$; $gl2=104$; $p=0,000$; Figura 2.19). A variável aleatória ano de observação explicou 12 % da variação na biomassa de frutos.

Figura 2.19 – Média e intervalo de confiança da biomassa mensal de frutos (kg/ha) nas três áreas de estudo ($F=7,84$; $gl=2$; $p=0,001$), nas estações seca e chuvosa ($F=9,74$; $gl=1$; $p=0,002$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (-107,09; $t=-2,49$; $p=0,030$); ReBio Una - FBV (-164,60; $t=-3,28$; $p=0,007$). Chuvosa- seca (-0,172; $t=-2,98$; $p=0,034$).

Fazendo a análise considerando as três fisionomias de vegetação da ReBio Una separadamente, a diferença entre áreas permanece ($F=8,35$; $gl_1=9$; $gl_2=132$; $p=0,000$), mas não há efeito de estação. Observa-se que a área de plantação de cacau e jacas, a cabruca, é mais similar à FBV (Figura 2.20).

Figura 2.20 – Média e intervalo de confiança da biomassa mensal de frutos (kg/ha) nas três áreas de estudo, considerando-se as três fisionomias de vegetação da ReBio Una. Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: FBV-Una madura (189,24; $t=-3,76$; $p=0,010$); Una Cabruca-Una madura (271,96; $t=-3,24$; $p=0,022$).

2.4.4 Tamanho das fontes de alimento

No PECB foram registradas 1741 árvores de alimentação entre os anos de 2001 e 2005, na FBV foram registradas 1355 árvores de alimentação entre 2006 e 2008 e na ReBio Una foram registradas 1362 árvores de alimentação entre 2011 e 2012. No PECB, as fontes de alimento sustentaram em média 3 indivíduos por 9 minutos, na FBV, 4 indivíduos por 16 minutos e em Una 7 indivíduos por 15 minutos.

O tempo de permanência nas árvores usadas como fonte de alimento pelos macacos-prego diferiu entre as três áreas de estudo e entre estações ($F=23,86$; $gl_1=5$; $gl_2=4453$; $p=0,000$). O tempo de permanência nas fontes de alimento foi menor no PECB

do que nas outras duas áreas, e maior na estação seca do que na chuvosa (Figura 2.21). A variável grupo social explicou 6% da variação no tempo de permanência nas árvores.

O número de indivíduos do grupo que se alimentaram na mesma fonte diferiu entre as três áreas de estudo, entre estações e também houve interação entre área e estação ($F=191,35$; $gl=5$; $gl2=4457$; $p=0,000$). As fontes do PECB sustentaram menos indivíduos que as fontes das duas outras áreas, e as fontes da ReBio Una sustentaram mais indivíduos que nas outras duas áreas. Tanto no PECB quanto na FBV, as fontes sustentaram um maior número de indivíduos na estação chuvosa, e na ReBio Una, na estação seca (Figura 2.22). A variável aleatória grupo social explicou 0,9% da variação no número de indivíduos do grupo que se alimentou numa fonte.

Figura 2.21 – Média e intervalo de confiança do tempo de permanência (minutos) dos macacos em árvores de alimentação nas três áreas de estudo ($F=49,71$; $gl1=2$; $gl2=4453$; $p=0,000$), e nas estações seca e chuvosa ($F=6,39$; $gl1=1$; $gl2=4453$; $p=0,012$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (-5,51; $t=-6,25$; $p=0,000$); PECB-ReBio Una (-5,47; $t=-5,44$; $p=0,000$). Chuvosa- seca (-1,117; $t=-2,41$; $p=0,016$).

Nas três áreas de estudo, o número de indivíduos do grupo que se alimentaram na fonte foi positivamente correlacionado com o tempo de permanência desses indivíduos na fonte (PECB: $R^2=0,25$, $p=0,000$, Figura 2.23; FBV: $R^2=0,42$; $p=0,000$, Figura 2.24; ReBio Una $R^2=0,61$, $p=0,000$, Figura 2.25).

Figura 2.22 – Média e intervalo de confiança do número de indivíduos de macacos-prego em fontes de alimentação nas três áreas de estudo ($F=426,90$; $gl1=2$; $gl2=4457$; $p=0,000$), e nas estações seca e chuvosa ($F=5,15$; $gl1=1$; $gl2=4453$; $p=0,023$), interação ($F=9,72$; $gl1=2$; $gl2=4457$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($-0,29$; $t=-3,07$; $p=0,002$); PECB-ReBio Una ($-4,24$; $t=-14,89$; $p=0,000$); FBV-UNA ($-3,94$; $t=-15,77$; $p=0,000$).

Figura 2.23 – Regressão linear entre número de indivíduos e tempo de alimentação em fonte usurpável no PECB.

Figura 2.24 – Regressão linear entre número de indivíduos e tempo de alimentação em fonte usurpável na FBV.

Figura 2.25 – Regressão linear entre número de indivíduos e tempo de alimentação em fonte usurpável na ReBio Una.

2.4.5 Orçamento de atividades e dieta

A proporção do orçamento de atividades dedicada ao forrageamento foi diferente nas três áreas de estudos, de acordo com as estações e com a interação entre área e estação ($F=38,61$; $gl1=5$; $gl2=76$; $p=0,000$). Os macacos do PECB forrageiam mais do que os da FBV e da ReBio Una, e os macacos da FBV forrageiam mais do que os da ReBio Una. Tanto no PECB quanto na ReBio Una, os macacos forragearam mais na estação seca, e na FBV não houve diferença (Figura 2.26). A variável grupo social explicou 3,5 % da variação na proporção de forrageamento.

Figura 2.26 – Média e intervalo de confiança da proporção do orçamento de atividades dedicada a forrageamento pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=60,66$; $gl1=2$; $gl2=76$; $p=0,000$), e nas estações seca e chuvosa ($F=20,78$; $gl1=1$; $gl2=76$; $p=0,000$), interação ($F=3,76$; $gl1=2$; $gl2=76$; $p=0,028$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (21,30; $t=2,74$; $p=0,000$); PECB-ReBio Una 27,05; $t=3,29$; $p=0,000$); FBV-UNA 5,75; $t=-1,90$; $p=0,004$).

A proporção do orçamento de atividades dedicada ao deslocamento foi diferente nas três áreas de estudos e de acordo com as estações ($F=14,92$; $gl1=5$; $gl2=76$; $p=0,000$). Os macacos da ReBio Una deslocam-se mais do que os do PECB e os da FBV e, e os macacos da FBV deslocam-se mais que os do PECB. Em todas as populações, os macacos deslocaram-se mais na estação chuvosa (Figura 2.27). A variável grupo social explicou 13 % da variação na proporção de deslocamento.

Figura 2.27 – Média e intervalo de confiança da proporção do orçamento de atividades dedicada a deslocamento pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=24,96$; $gk1=2$; $gk2=76$; $p=0,000$), e nas estações seca e chuvosa ($F=4,61$; $gk1=1$; $gk2=76$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($-5,34$; $t=-2,11$; $p=0,038$); PECB-ReBio Una ($-26,99$; $t=-4,07$; $p=0,000$); FBV-UNA ($-21,65$; $t=-3,86$; $p=0,000$).

A proporção do orçamento de atividades dedicada ao descanso foi diferente nas três áreas de estudos ($F=6,3$; $gk1=5$; $gk2=76$; $p=0,000$). Os macacos do PECB descansaram menos do que os da ReBio Una e os da FBV (Figura 2.28). A variável grupo social explicou 14 % da variação na proporção de descanso.

Figura 2.28 – Média e intervalo de confiança da proporção do orçamento de atividades dedicada a descanso pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=24,96$; $gk1=2$; $gk2=76$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($-6,34$; $t=-2,74$; $p=0,023$); PECB-ReBio Una ($-8,54$; $t=-2,29$; $p=0,049$).

A proporção do orçamento de atividades dedicada a outras atividades, incluindo interações sociais e vigilância diferiu entre as três áreas de estudo, entre estações e também houve interação entre área e estação ($F=18,62$; $gl=5$; $gl2=57$; $p=0,000$). Os macacos do PECB dedicaram menos tempo a outras atividades do que os das duas outras áreas, e os macacos da ReBio Una dedicaram mais tempo do que os das outras duas áreas. De forma geral, outras atividades ocuparam uma maior proporção do orçamento de atividades na estação seca, mas a diferença entre o PECB e a FBV só ocorreu na estação seca e entre a ReBio Una e a FBV, somente na chuvosa (Figura 2.29). Ano explicou 4% da variação.

Figura 2.29 – Média e intervalo de confiança da proporção do orçamento dedicada a outras atividades pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=23,42$; $gl1=2$; $gl2=57$; $p=0,000$), e nas estações seca e chuvosa ($F=11,14$; $gl1=1$; $gl2=57$; $p=0,003$), interação ($F=10,97$; $gl1=2$; $gl2=57$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (-1,71; $t=-2,66$; $p=0,010$); PECB-ReBio Una (-9,20; $t=-4,13$; $p=0,000$); FBV-UNA (-7,49; $t=-3,29$; $p=0,003$). Chuvosa-seca (2,93; $t=3,10$; $p=0,003$).

Quanto à dieta, a proporção de forrageamento dedicada a frutos foi diferente nas três áreas de estudo ($F=3,84$; $gl1=5$; $gl2=76$; $p=0,000$). Os macacos do PECB forragearam menos por frutos do que os da FBV (Figura 2.30). A variável grupo social não afetou variação na proporção de forrageamento por frutos.

Quanto à proporção de forrageamento dedicada a invertebrados, a variável aleatória ano explicou 83% da variação observada. Ainda assim, houve efeito de área de estudo ($F=11,13$; $gl1=5$; $gl2=76$; $p=0,000$). Os macacos do PECB forragearam menos por invertebrados do que os das outras duas populações, e os macacos da ReBio Una

forragearam mais por invertebrados do que os das outras duas populações (Figura 2.31). Nessa análise, na proporção de forrageamento por invertebrados.

Figura 2.30 – Média e intervalo de confiança da proporção de forrageamento dedicada a frutos pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=5,21$; $gl1=2$; $gl2=76$; $p=0,008$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($-11,03$; $t=-3,16$; $p=0,007$).

Figura 2.31 – Média e intervalo de confiança da proporção de forrageamento dedicada a invertebrados pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=22,02$; $gl1=2$; $gl2=76$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($-15,78$; $t=-4,46$; $p=0,000$); PECB-ReBio Una ($-30,64$; $t=-6,52$; $p=0,000$); FBV-UNA ($-14,86$; $t=-3,609$; $p=0,001$).

A proporção de forrageamento dedicada a folhas e outras partes vegetativas foi diferente nas três áreas de estudo ($F=12,89$; $gl1=5$; $gl2=76$; $p=0,000$). Os macacos do PECB forragearam mais por esses recursos do que os da FBV e os da ReBio Una (Figura 2.32). A variável aleatória ano foi importante e explicou 35% da variação na proporção de forrageamento por folhas e outras partes vegetativas.

Figura 2.32 – Média e intervalo de confiança da proporção de forrageamento dedicada a folhas e outras partes vegetativas pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=56,19$; $gl1=2$; $gl2=76$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV (66,66; $t=6,86$; $p=0,000$); PECB-ReBio Una (23,05; $t=3,56$; $p=0,001$).

2.5 Discussão

2.5.1 Risco de Predação

Nas três áreas de estudo, nunca observamos um ataque predatório bem sucedido aos macacos estudados. Isso pode ser resultado da presença dos observadores humanos próximos aos macacos (Bianchi & Mendes, 2007; Isbell & Young, 1993; Shultz, Noë, McGraw, & Dunbar, 2004), e/ou pode indicar que as estratégias anti-predatórias dos macacos são eficientes (Hill & Dunbar, 1998). A segunda hipótese é apoiada por algumas observações de tentativas de ataque por predadores observadas na ReBio Una (Suscke et al., 2016) e no PECB (Izar, 2004; Fogaça, dados não publicados). Na ReBio Una, entre

fevereiro de 2013 e março de 2015, foram observados sete eventos de encontro entre o grupo de *S. xanthosternos* e harpia (*Harpia harpyja*), todos com duração aproximada de uma hora, sempre resultando em alarme e vigilância pelos machos, proteção dos infantes pelas mães. Em uma das ocasiões, após o encontro um infante desapareceu do grupo (Suscke et al, 2016). No PECB, em abril de 2007, Mariana D. Fogaça observou um gavião pega-macaco (*Spizaetus tyrannus*) realizar diversas tentativas de predação um infante dos macacos estudados por cerca de duas horas. Os macacos (duas fêmeas com filhote, dois jovens e o macho dominante do grupo) emitiram vocalizações de alarme e se esconderam dentro da copa de uma palmeira *Attalea dubia*, onde permaneceram até que o gavião voou para longe. Em 2002, três encontros com felinos (*Leopardus pardalis* e *Felis* sp) foram observados, todos durante o dia, resultando em perseguição ao potencial predador pelo macho dominante e proteção dos filhotes pelas fêmeas (Izar, 2004). Com base na taxa de predação, portanto, poder-se-ia dizer que as três populações estivessem submetidas ao mesmo risco de predação. No entanto, observamos uma diferença marcante na percepção de risco de predação pelas três populações, sendo que *S. nigritus* no PECB emitiu, respectivamente, quatro e oito vezes menos vocalizações de alarme do que *S. libidinosus* na FBV e *S. xanthosternos* na ReBio Una.

Essas observações estão de acordo com a hipótese de que o risco de predação, mais do que a taxa real de mortalidade devido à predação, afeta o comportamento de primatas em várias dimensões, como a comunicação, o uso do espaço e a organização social (Mcgraw & Zuberbühler, 2008; Suscke & Izar, submetido). Fatores ambientais que podem levar a uma variação no risco de predação percebido por primatas são: o grau de preservação da guilda de predadores (Cowlshaw, 1997), a disponibilidade de refúgios, incluindo cobertura vegetal (Boinski et al., 2003) e o grau de antropização, que pode levar tanto a uma diminuição no risco natural de predação pela eliminação dos predadores (Treves & Karanth, 2003), quanto a um aumento em função da pressão de caça (Croes et al., 2007). Tais hipóteses levaram a previsões distintas quanto à variação da percepção de risco de predação pelas três populações estudadas: pela primeira, previmos que o risco de predação seria similar no PECB e na ReBio Una, maior do que na FBV; pela segunda, previmos que o risco de predação seria similar no PECB e na ReBio Una, menor do que na FBV. Quanto à terceira hipótese, temos várias evidências de que tanto na FBV, quanto na ReBio Una, a pressão de caça é importante e seres humanos são associados a risco de predação. Em ambas as áreas o processo de habituação foi muito difícil (Kierulff et al.,

2005; Verderane, 2010), o que é considerado um efeito da pressão de caça (Izar, 1999); grande parte das vocalizações de alarme foi causada pela detecção de humanos ou animais domésticos, especialmente cachorros; o padrão de exploração da área de vida sugere a evitação ativa de áreas mais próximas às habitações humanas e a adoção de comportamento críptico e vigilante após detecção da presença de humanos (Izar et al., 2012; Suscke, 2014). Por essa hipótese, portanto, esperaríamos uma percepção de risco de predação maior na ReBio Una, seguida da FBV, maior do que no PECB.

Nossos resultados corroboram a terceira hipótese e mudam a interpretação dada por Izar et al. (2012) aos fatores associados à diferença na percepção de risco entre as populações do PECB e da FBV, que enfatizava o papel da menor cobertura vegetal propiciada pela fisionomia do ecótono Cerrado/Caatinga, em comparação com a Floresta Atlântica. Ainda que esse possa ser um fator preponderante na comparação de ambientes mais primitivos e livres de influência antrópica, no presente, a pressão de caça parece ser o fator mais forte na determinação da variação em percepção de risco de predação por macacos-prego.

2.5.2 Oferta e distribuição de alimento

Tradicionalmente, considera-se que encontrar recursos alimentares suficientes ao longo de todo ano constitui um desafio maior para primatas que vivem ambientes com vegetação xerófitica e sazonalidade marcada do que para os que vivem florestas tropicais (Milton, 2007; Moura & Lee, 2004). Os resultados da comparação da biomassa de frutos estimada para as três áreas de estudo, no entanto, mostram um quadro bastante diferente, com uma oferta total anual de frutos na FBV 50% maior do que no PECB e o dobro da encontrada para a ReBio Una. Além disso, nas duas áreas de Mata Atlântica ocorre uma redução na oferta de frutos durante os meses mais secos do ano (que não constituem estação seca de fato, pois não há déficit hídrico), mas não há sazonalidade na oferta de frutos na FBV. Assim, a oferta de frutos a cada mês na FBV é significativamente maior do que nas outras duas áreas de estudo.

Por um lado, este resultado pode ser mais um efeito da antropização do ambiente, uma vez que na FBV há pequenas manchas de cultivo de milho e pomares de manga, recursos apreciados pelos macacos-prego (Spagnoletti, Cardoso, Fragaszy & Izar, submetido; Peternelli-dos-Santos, 2014). Na ReBio Una, a oferta de frutos na

área mais antropizada da cabruca, que contém plantações de cacau e jaqueiras em meio à floresta em regeneração, foi similar à da FBV, diferente das florestas madura e secundária, confirmando a ideia de que plantios humanos podem aumentar a oferta de alimento para primatas no habitat (Anderson, Rowcliffe, & Cowlshaw, 2007). No entanto, o recurso alimentar que representa uma diferença marcante na oferta de alimento para os macacos das três populações são os frutos das palmeiras *Orbygnia* sp. e *Attalea* sp., que são fonte de água, do mesocarpo e também do endosperma, que é extraído com o uso de ferramentas de pedra (Fragaszy et al., 2004). Essas palmeiras apresentam elevada densidade populacional na FBV e frutificam ao longo de todo o ano, com um aumento justamente na estação seca (Spagnoletti et al., 2012). De forma geral, os recursos alternativos explorados por *S. libidinosus* na FBV, durante a estação seca, são frutos (Verderane et al., 2013; Wright et al., 2009) de alto valor nutricional (Paternelli-dos-Santos, 2015). A comparação entre as três populações mostrou que a proporção de frutos na dieta é maior para *S. libidinosus* na FBV do que para *S. nigritus* no PECB e *S. xanthosternos* na ReBio Una, especialmente durante a estação seca, quando há uma diminuição na oferta de frutos nas duas áreas de Mata Atlântica, mas não na FBV.

Nas outras duas áreas de estudo, os recursos alternativos explorados pelos macacos são principalmente partes vegetativas das plantas, base foliar de bromélias e meristema e pecíolo da folha da palmeira *Euterpe edulis* no PECB (Fogaça, 2014; Paternelli-dos-Santos, 2015), e invertebrados na ReBio Una. Na ReBio Una, a dieta dos macacos difere de acordo com o tipo de vegetação dentro de sua área de vida, assim, na cabruca, em que a disponibilidade de frutos é semelhante à FBV, dedicam mais tempo ao forrageamento por frutos, mas nas florestas madura e secundária, que perfazem a maior parte da reserva, e cuja oferta de frutos é inferior ao PECB, passam mais tempo forrageando por invertebrados.

Invertebrados e folhas são recursos ricos em proteína, mas macacos-prego priorizam a ingestão de energia não proteica em sua dieta (Izar, 2008; Janson, Stiles, & White, 1986; Paternelli-dos-Santos, 2015). Ambos os recursos são encontrados em abundância e distribuídos de maneira mais uniforme no habitat do que as árvores de frutos. No PECB, assim como em outras áreas de floresta tropical, a flora epifítica é muito rica e abundante, incluindo bromélias (Brown & Zunino, 1990; Vieira & Izar, 1999), que podem ocorrer em 75% das árvores (Izar, 1999). Entre novembro de 2001 e dezembro de 2002, os macacos-prego alimentaram-se de bromélias em cerca de 80% de sua área de

vida, enquanto frutos foram encontrados em 34,5% da área de vida (Izar, 2004). De fato, em épocas em que não encontram frutos e se alimentam principalmente de recursos alternativos como as bromélias e partes vegetativas de palmeiras, os macacos exploram sua área de vida navegando por rotas fixas e familiares, em contraste com o uso de caminhos novos e mais curtos, como atalhos, para visitar repetidamente manchas de árvores de frutos quando são encontradas (Presotto & Izar, 2010).

O elevado consumo de folhas por *S. nigritus* no PECB, resultado inusitado em comparação a outras populações de *Sapajus* (Izawa, 1979; Janson, 1988), contrasta com os resultados obtidos para o miquiqui (*Brachyteles arachnoides*), que no PECB inclui mais frutos e menos folhas em sua dieta do que outras populações (O. de Carvalho, Ferrari, & Strier, 2004; Talebi, Bastos, & Lee, 2005). Por outro lado, assim como os macacos-prego, as antas (*Tapirus terrestres*) apresentam uma dieta muito menos frugívora no PECB, em comparação com outras populações (Bueno et al., 2013). Bueno e colaboradores (2013) sugerem que a competição com miquiquis diminui a oferta de frutos para as antas, e é possível que o mesmo ocorra com os macacos-prego. Miquiquis são competidores importantes de macacos-prego no PECB. Entre junho de 2001 e setembro de 2004, observamos 70 encontros dos dois grupos estudados, Laranja e Pimenta, com espécies consideradas competidoras, pela sobreposição da dieta: os miquiquis, bugios (*Alouatta guariba*) e quatis (*Nasua nasua*). Registramos o contexto (competição por alimento, deslocamento), o tamanho dos grupos e o resultado da interação (vencedor, perdedor, neutro) e usamos uma Análise Discriminante para verificar se os fatores espécie, contexto e tamanho de grupo afetavam o resultado da interação. O resultado do encontro (vitória, derrota, neutro) dependeu da espécie competidora. Os macacos-prego só foram derrotados em encontros com miquiquis, no entanto, esse resultado dependia de tamanho de grupo: o grupo maior ganhava os encontros, grupos de tamanho similar resultavam em encontro neutro. O contexto não afetou o resultado. Em encontros com bugios e quatis, não havia diferença quanto à espécie ou tamanho de grupo, o resultado dependia apenas de contexto: macacos-prego ganhavam quando o encontro se dava em árvore com frutos, mas fora desse contexto os encontros eram neutros (Nakai, Taira, & Izar, 2005).

Outros resultados sugerem que os macacos-prego da população da FBV ocupam um habitat com maior oferta de alimento do que a população do PECB e, em

menor extensão, da ReBio Una, ou que sofrem menores efeitos de competição por alimento: o orçamento de atividades. Os macacos do PECB passam mais tempo forrageando e menos tempo descansando do que as outras duas populações, um padrão que tem sido associado à baixa oferta de alimento para primatas (Bronikowski & Altmann, 1996; Ferreira et al., 2008; Pazol & Cords, 2005). Os macacos da ReBio Una dedicam maior proporção das atividades ao deslocamento, o que também pode estar associado a menor oferta de alimento ou a maiores efeitos de competição indireta no grupo (Chapman & Chapman, 2000; Gillespie & Chapman, 2001; Isbell, 1991; ver capítulo 3).

Um dado importante que corrobora a conclusão de que a oferta de alimento na FBV é maior do que nas outras duas populações e no PECB, a menor, é o intervalo observado entre crias: $30,2 \pm 6,4$ meses para *S. nigritus* no PECB (Izar et al., 2009), 27,2 meses para *S. xanthosternos* na ReBio Una (Suscke, 2014) e $22,2 \pm 1,48$ para *S. libidinosus* na FBV (Izar et al., 2012). A condição nutricional de primatas fêmeas afeta sua fecundidade (Heesen, Rogahn, Ostner, & Schulke, 2013; Koenig, Borries, Chalise, & Winkler, 1997; Lee & Hauser, 1998), que pode diminuir em decorrência de menor ingestão de alimento (Borries, Larney, Lu, Ossi, & Koenig, 2008), ou ingestão de alimento de baixa qualidade nutricional (Pope, 2000). O intervalo entre crias observado no PECB é o mais longo já registrado para o gênero *Sapajus* na literatura (Izar et al., 2009). Por outro lado, na FBV, foram observados dois casos de gêmeos (Figuras 2.33 e 2.34) bem sucedidos (Fragaszy, Izar, et al., 2016), o que é um evento muito raro em primatas de vida livre, e um caso de adoção de um sagui (*Callithrix jacchus*), criado desde recém-nascido até a vida adulta (Figura 2,35), que foi atribuído à abundância de alimento disponível para fêmeas naquela população (Izar, Verderane, et al., 2006).

O único resultado inconsistente com o apresentado até aqui é a densidade populacional de macacos-prego encontrada nas três áreas de estudo. A densidade populacional de primatas tem sido geralmente correlacionada com oferta de alimento (Peres, 1994; Raichlen, Gordon, & Sechrest, 2011; Snaith & Chapman, 2007). Portanto, é um resultado inesperado encontrar a mesma densidade populacional na FBV e no PECB, menor que a observada na ReBio Una, e todas bastante baixas em comparação a outras áreas (Moura, 2007; Pinto, Lasky, Bueno, Keitt, & Galetti, 2009).

Figura 2.33 - Fêmea de *S. libidinosus* da FBV carregando suas duas filhas gêmeas, grupo Chicão, em 2009. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Figura 2.33 - Fêmea subadulta de *S. libidinosus* da FBV carregando suas duas irmãs gêmeas, grupo Zangado, em 2009. Fotografia de Luiz Carlos M. Biondi.

Figura 2.35 - Fêmea adulta de *S. libidinosus* da FBV segurando infante de sagui *Callithrix jacchus*, em posição de amamentação. Fotografia de Jeanne Shirley.

2.5.3 Tamanho das fontes de alimento usurpáveis

Uma possível causa para a baixa densidade populacional encontrada na FBV seria a prática de caça de subsistência, uma tradição na região da Caatinga (Alves, Mendonça, Confessor, Vieira, & Lopez, 2009), que ocorria na FBV até por volta do ano 2000 (M.G. de Oliveira, comunicação pessoal). A caça de subsistência é um fator importante de ameaça à viabilidade de primatas Neotropicais, especialmente face à fragmentação de seus habitats (Benchimol & Peres, 2013). De fato, ao longo de dez anos de estudo sistemático da população da FBV, desde 2006, temos observado um crescimento populacional, inclusive com a formação de um terceiro grupo social, a partir da fissão do grupo Chicão, em fevereiro de 2016. No início do estudo, os grupos Zangado e Chicão totalizavam 33 macacos-prego e, hoje, os três grupos totalizam 40 macacos, um crescimento de quase 20%, apesar, no mesmo período, ter ocorrido a morte e/ou desaparecimento de 17 macacos dos grupos estudados. O crescimento da população a partir da proibição da caça na FBV corrobora nossa hipótese para a baixa densidade populacional na área. Não se pode descartar, no entanto, outra possível

ameaça à viabilidade populacional de macacos-prego na FBV, que é o uso do fogo na agricultura, uma prática comum no semi-árido brasileiro (Mamede & de Araújo, 2008). Entre 2006 e 2016, observamos pelo menos seis grandes queimadas na área de estudo, que claramente afetaram o padrão de ocupação da área de vida dos grupos estudados, em função da queimada de manchas de frutos regularmente usadas pelos macacos como alimento (observação pessoal).

Nas três áreas de estudo, o tempo de permanência numa fonte de frutos foi correlacionado com o número de indivíduos que se alimentaram nessa fonte, sempre menor que o tamanho total do grupo, portanto criando a possibilidade de competição pela posse do recurso (Isbell, 1991). As fontes de alimento do PECB sustentaram um número menor de membros do grupo, por um menor tempo, do que as fontes da FBV e de UNA, e as fontes da FBV sustentaram um menor número de indivíduos do que as fontes da ReBio Una.

O tamanho das fontes de frutos usadas pelos macacos-prego do PECB variou muito, mas, em sua maioria, as fontes podem ser consideradas pequenas. O resultado para uma amostragem mais ampla corrobora o encontrado no primeiro estudo, com o grupo Laranja, entre 2001 e 2002 (Izar, 2004), em que mais da metade das árvores teve tempo de residência inferior a cinco minutos. Na atual comparação, 75% das fontes do PECB tiveram tempo de residência de até 10 minutos, na FBV 75 % das fontes tiveram tempo de residência de até 20 minutos, e na ReBio Una, de até 17 minutos.

2.6 CONCLUSÕES: AS PREVISÕES SOCIOECOLÓGICAS

Neste capítulo, discutimos as características ecológicas relevantes para os modelos socioecológicos para sistemas sociais de primatas nas três populações estudadas. A partir dos resultados obtidos, podemos prever as características dos sistemas sociais dessas populações.

2.6.1 – Regime de competição por alimento e relações sociais entre fêmeas

De acordo com os modelos socioecológicos, as relações sociais estabelecidas entre fêmeas de uma população de primatas refletiriam o grau e o tipo de competição por

alimento que enfrentam (Isbell & Young, 2002). O tipo de competição por alimento que fêmeas de primatas enfrentam num habitat seria determinado pela forma como o recurso alimentar limitante do seu sucesso reprodutivo distribuído no habitat, uniformemente ou em manchas discretas (Wrangham, 1980). Essa distribuição, associada ao tamanho do recurso, é que determina se um alimento pode ou não ser partilhado por mais de um indivíduo, e, principalmente, usurpado por outro indivíduo (Isbell, Pruett, & Young, 1998). Recursos alimentares usurpáveis geram competição direta pela sua posse. Recursos não-usurpáveis podem gerar competição indireta, se ocorre uma assimetria entre indivíduos na sua aquisição, porque um indivíduo esgota o recurso antes da chegada do outro (van Schaik, 1989).

Em todas as três populações estudadas, os macacos-prego alimentam-se de frutos em fontes usurpáveis, mas de tamanho variável, pequena a intermediária no PECB, pequena a grande na FBV, e intermediária a grande na ReBio Una. Assim, esperaríamos encontrar competição direta entre fêmeas do mesmo grupo nas três populações, mas em intensidade diferente. Na FBV, esperaríamos a maior intensidade de competição direta, porque as fontes sustentam menos fêmeas do que o total de cada grupo, mas por um longo tempo, ensejando conflitos agonísticos pela posse da fonte. No PECB, esperaríamos a menor intensidade de competição direta entre as fêmeas, por que as fontes sustentam uma proporção menor do total de fêmeas dos grupos e são esgotadas muito rapidamente, não compensando a competição por sua posse (Boinski et al., 2002). Na ReBio Una, esperaríamos intensidade de competição direta intermediária, porque as fontes sustentam uma fração maior (70-80%) do total de fêmeas do grupo do que na FBV, por tempo suficiente para ensejar conflitos agonísticos pela posse da fonte.

Em função da maior oferta de alimento, esperaríamos encontrar menor competição indireta intragrupo na FBV, em comparação com as duas outras populações, e maior competição na ReBio Una do que no PECB, devido ao grande tamanho do grupo (Isbell, 1991).

Para Sterck et al. (1997), a competição direta entre grupos seria consequência da distribuição do alimento e densidade populacional, e competição indireta entre grupos seria decorrente apenas de densidade populacional, assim, esperaríamos competição direta entre grupos maior na ReBio Una, seguida da FBV e do PECB, e competição indireta entre grupos similar na FBV e no PECB, menor do que na ReBio Una. Para Isbell, competição entre grupos, direta e indireta, seria uma função negativa da abundância de

alimento. Assim, esperaríamos maior competição entre grupos no PECB, seguido da ReBio Una e menor na FBV.

De acordo com os regimes de competição por alimento previstos, esperaríamos encontrar, na FBV e na ReBio Una, a síndrome social caracterizada como Residente-Nepotista, com filopatria de fêmeas, cujas relações de dominância estariam organizadas numa hierarquia linear e rígida, com viés nepotista nas relações afiliativas de catação e coalizão. No PECB, pela baixa competição direta intra grupo e maior entre grupos, esperaríamos ou a síndrome social caracterizada como Residente-Nepotista-Tolerante, com filopatria de fêmeas, mas as relações de dominância são mais relaxadas, devido à competição entre os grupos.

Essas previsões serão mais detalhadas e testadas no capítulo 3.

2.6.2 Organização social e Sistema de acasalamento

A diferença observada na abundância de alimento levaria a uma diferença proporcional em tamanho máximo de grupo (Chapman & Chapman, 2000). Assim, esperaríamos tamanho máximo de grupo na FBV, seguido da ReBio Una, e do PECB.

A diferença observada na percepção de risco de predação pelos macacos das três populações estudadas levaria, de acordo com o modelo de Sterck et al. (1997), a maior coesão espaço-temporal dos grupos na FBV e na ReBio Una do que no PECB. O tamanho mínimo de grupo no PECB seria menor que na FBV e ReBio Una. Além disso, em função da diferença na percepção de risco de predação, também esperaríamos encontrar maior razão sexual na ReBio Una, seguida da FBV e do PECB, porque em primatas os machos têm um papel maior na defesa contra predadores do que as fêmeas (Hill & Lee, 1998; van Schaik & Hörstermann, 1994; Stanford, 2002).

Diferenças na razão sexual deveriam afetar o sistema de acasalamento aumentando a possibilidade de acasalamento poliginiândrico, tanto pela diminuição do grau de monopolização de fêmeas por um único macho, quanto em função de estratégias de fêmeas para reduzir o risco de infanticídio (Fedigan & Jack, 2009b; Izar et al., 2009; Robbins et al., 2009). A ocorrência de infanticídio pelo macho dominante de macacos-prego, em contextos de menor probabilidade de paternidade, já tem sido documentada no gênero *Sapajus* (Izar et al., 2009; Izar, Ramos-da-Silva, Resende, & Ottoni, 2007; Ramírez-Llorens, Di Bitetti, Baldovino, & Janson, 2008).

Essas previsões serão testadas no capítulo 4.

3. REGIME DE COMPETIÇÃO POR ALIMENTO E RELAÇÕES SOCIAIS DE FÊMEAS

Neste capítulo, examino se as previsões dos modelos quanto à relação entre distribuição e tamanho de fontes de alimento e regime de competição por alimento, e entre regime de competição por alimento e relações sociais estabelecidas entre as fêmeas, conforme apresentadas na discussão do capítulo anterior, são cumpridas.

Conforme já discutido nos capítulos anteriores, a combinação dos regimes de competição social a que as fêmeas de uma população de primatas estão submetidas levaria a categorias distintas de relações sociais entre fêmeas. Para Sterck et al (1997), baixa competição direta intra grupos leva a relações igualitárias, com coalizões raras ou ausentes. Nessa condição, a competição direta entre grupos afetaria ou não a dispersão de fêmeas do grupo natal, e, conseqüentemente, relações afiliativas entre elas. Na ausência de competição direta entre grupos, fêmeas dispersariam, e permaneceriam no grupo com relações afiliativas sob competição direta entre grupos. Sob alta competição direta intragrupo e baixa entre grupos, as fêmeas deveriam permanecer no grupo natal, formar hierarquia de dominância linear, despótica e nepotista, com coalizões e catação entre parentes. A previsão dos modelos socioecológicos sobre a relação entre competição por alimento e relações de catação associadas à hierarquia de dominância vem do modelo clássico de Seyfarth (Seyfarth, 1977), baseado na hipótese de que a atratividade de um parceiro de catação depende dos benefícios que ele pode oferecer. Se parentes são parceiros valiosos, haverá correlação entre catação e parentesco. Em espécies com hierarquia de dominância, dominantes também são parceiros importantes para coalizão, assim, pode-se esperar uma alta frequência de catação aos animais dominantes.

A combinação de competição direta intragrupo com competição direta entre grupos levaria a uma diminuição do despotismo e aumento da tolerância nas relações de dominância, também com filopatria de fêmeas. Por esse modelo, a dispersão de uma fêmeas em espécies com filopatria de fêmeas, só aconteceria na forma de fissão de um grupo grande em dois grupos menores, mantendo fêmeas aparentadas num mesmo grupo (Isbell & Young, 2002).

Para Isbell (1991), sob baixa competição competição intra e entre grupos, as fêmeas dispersariam do grupo natal, estabeleceriam hierarquia de dominância fraca,

instável e não linear. Sob competição direta e indireta entre e intra grupos, as fêmeas permaneceriam no grupo natal e estabeleceriam hierarquia de dominância linear nepotista, afetando também a distribuição das relações afiliativas. Sob alta competição direta entre grupos e baixa intra grupo, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, mas estabeleceriam hierarquia de dominância fraca e instável. Por esse modelo, a dispersão de uma fêmea aconteceria sempre que as chances de sucesso reprodutivo dentro do grupo fossem menores que fora do grupo (Isbell & Vuren, 1996).

3.1 Indicadores de competição por alimento

3.1.1 Competição direta por alimento

Para acessar a intensidade da competição direta por alimento a que as fêmeas das três populações estudadas estavam submetidas, quantificamos a taxa mensal de agressão conspícua envolvendo fêmeas em fontes de alimento, considerada a melhor medida em estudos com primatas (Isbell, 1991). Para tanto, registramos, pelo método de todas as ocorrências (Altmann, 1974), as interações agonísticas conspícuas diádicas (agressão física de fato, perseguição (Figura 3.1), exibição de ameaça com vocalização, exibição de submissão com vocalização; *cf.* Izar, 1994) entre os membros dos grupos e entre grupos distintos. Não contabilizamos para a presente comparação, interações agonísticas sutis do tipo deslocamento ativo e passivo (Izar & Sato, 1997). Essa estratégia foi adotada para compensar diferenças na possibilidade de visualização dos animais estudados nas três áreas de estudo. Sempre que possível, a identidade dos indivíduos interagindo foi registrada, o resultado da interação (vencedor e perdedor), assim como o contexto da interação (alimento, parceiro social, sítio de dormida). Só foram contabilizados, para a comparação, episódios envolvendo fêmeas em contexto de alimentação. Consideramos que o contexto era alimentar quando pelo menos um dos dois participantes estava envolvido com alimento no início da interação (Verderane et al., 2013; Isbell & Pruets, 2000). Também foram registrados episódios de coalizão, em que dois ou mais indivíduos se uniram contra outro numa interação agonística (Figura 3.2).

Figura 3.1 – Macho adulto dominante perseguindo fêmea adulta de *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Figura 3.2 – Duas fêmeas adultas de *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista, em fonte de alimento (sítio de quebra), exibindo ameaça para outro indivíduo do grupo. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Como cada grupo foi observado por tempo diferente, o número de episódios foi normalizado pela total de horas de observação do grupo por mês. Essa foi a variável dependente para uma análise de modelos mistos lineares generalizados, em que população de estudo e estação do ano foram considerados efeitos fixos, e grupo social e ano de observação como efeito aleatórios, para evitar erros de pseudoreplicação.

3.1.2 Competição indireta por alimento

A competição indireta por alimento dentro de um grupo é medida pela distância diária percorrida e pelo tamanho da área de vida, uma vez que o efeito dessa competição é encontrar uma fonte já esgotada, que obriga o indivíduo que não se alimentou a deslocar-se mais em busca de alimento. A correlação entre tamanho de grupo e distância diária percorrida é indicativa de competição indireta por alimento intragrupo, e com área de vida, de competição indireta por alimento entre grupos (Chapman & Chapman, 2000; Gillespie & Chapman, 2001; Isbell, 1991).

Assim, para comparar a intensidade da competição indireta entre as três populações estudadas, usei dados de área de vida explorada e distância diária percorrida por mês. Para tanto, a cada amostragem de varredura (duração e intervalos de amostragem descritos no capítulo 2) foi registrada a localização do grupo, aproximadamente no seu cento, por meio do registro das coordenadas com aparelho GPS Garmin 60 CSX. Esse dado foi usado para calcular a área explorada mensalmente e a distância diária percorrida pelos macacos, com o auxílio do programa ArcGis 9.1. Para estimar a variação da intensidade da competição por alimento enfrentada pelos macacos entre as três populações em função da oferta de alimento, e não de tamanho de grupo, os valores de área de vida e de distância diária percorrida foram normalizados por tamanho do grupo, gerando valores *per capita*.

Para comparar a área explorada mensalmente *per capita* pelos grupos de macacos-prego em cada população estudada, empreguei uma análise de modelos generalizados lineares mistos (GLMM), com distribuição gama, em que área de estudo e estação do ano foram consideradas como efeitos fixos e grupo social foi considerado efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com correção de Sidak. Para comparar a distância diária percorrida por mês *per capita* pelos macacos-prego em cada população estudada,

empreguei uma análise de modelos generalizados lineares mistos (GLMM), com transformação logarítmica dos valores de distância em metros, em que área de estudo e estação do ano foram consideradas como efeitos fixos e grupo social foi considerado efeito aleatório, para evitar erros de pseudoreplicação. Para verificar possíveis diferenças entre as áreas foi feita uma análise de contrastes par a par com correção de Sidak.

3.2 Dispersão e Relações sociais entre fêmeas

Os dados sobre interações sociais afiliativas e eventos de dispersão de fêmeas foram registrados também com base no método todas as ocorrências (Altmann, 1974), registrando, sempre que possível, os parceiros de interação.

Relações sociais foram avaliadas a partir da comparação de métricas de Análises de Redes Sociais, do inglês *Social Network Analysis* (SNA), que são um conjunto de análises quantitativas baseadas na teoria dos grafos (Izar, Japyassú, & Alberts, 2005; Newmann, 2003). “Métodos estatísticos tradicionais não permitem uma análise quantitativa do papel social de cada indivíduo, ou da importância de cada relação diádica, dentro da estrutura social de um grupo” (Izar et al., 2005, p. 249). Pela SNA, uma rede social é analisada como um conjunto de vértices, ou nós (os elementos do conjunto), que podem ser pessoas, instituições, objetos, comportamento, etc., e de arcos, ou arestas, que são as relações entre esses nós (Izar et al., 2005). O papel de um nó na rede pode ser avaliado por métricas como a *força*, que é a soma de todas os seus arcos; o *grau*, que é o número de arcos diretamente relacionados ao nós; a *centralidade eigenvector*, que indica o quão central um indivíduo é a indivíduos também centrais; o *alcance*, que é a soma de todos os arcos que ligam indiretamente um indivíduo A a todos os indivíduos B a que é conectado indiretamente; e o *coeficiente de agrupamento (clustering)*, que indica o quanto um indivíduo está fortemente conectado a um subconjunto de nós fortemente conectados entre si (Kasper & Voelkl, 2009). A própria rede social pode ser avaliada quanto à sua modularidade e agrupamento, que reflete o quanto os nós estão coesos numa única unidade social, ou organizam-se em sub-grupos mais conectados entre si do que com o total de indivíduos. Um grau de modularidade superior a 0,3 é considerado indicativo de uma divisão adequada da população (Newman, 2004). Para identificação dos indivíduos dentro de cada subgrupo, é construído um diagrama de cluster hierárquico, cuja

adequação à matriz de interações é avaliada pelo coeficiente de correlação cofonética, que deve ser superior a 0,8 (Whitehead, 2009).

Para analisar as relações de dominância de cada grupo das três populações estudadas, empreguei o método da Árvore de Dominância, com o software Domina (Izar, Ferreira, & Sato, 2006). Esse método é indicado para o caso de grupos pequenos, com menos de dez fêmeas, e com baixa frequência de interações, como é o caso da maioria dos grupos estudados, que não atendem às exigências de métodos estatísticos de determinação de linearidade de dominância. A relação de dominância entre pares de indivíduos é decidida com base no número de vitórias em interações agonísticas, desconsiderando-se a frequência absoluta, e no princípio da transitividade, se A domina B, e B domina C, então A domina C. As relações são hierárquicas quando os indivíduos de um grupo podem ser ordenados de acordo com o resultado das interações, de forma que se um indivíduo A domina um indivíduo B, B não pode dominar um indivíduo X qualquer que domine A. A hierarquia pode ser parcial ou linear e é uma estrutura irreflexiva, assimétrica e transitiva. Na hierarquia linear, é possível determinar a relação de dominância entre todos os indivíduos do grupo. Na hierarquia parcial há díades que não são comparáveis e os indivíduos do grupo não formam uma hierarquia linear. Com base numa matriz inicial de frequência absoluta de interações agonísticas, é construída uma matriz de dominância binária, e é possível traçada a árvore de dominância (Izar et al., 2006). A distorção da hierarquia é avaliada com base no número de empates acima de zero, que geram violações no princípio da irreflexividade e transitividade, e o grau de linearidade com base no número de empates em 0 que não podem ser resolvidos pelo princípio da transitividade.

Para analisar as relações de catação, empreguei o software SocProg (Whitehead, 2009), indicado para calcular medidas de redes sociais e empregar testes estatísticos apropriados para matrizes, com permutações. As redes de catação das três populações foram comparadas quanto à sua modularidade. Pelos modelos socioecológicos, esperam-se diferenças de diversidade ou concentração das relações de catação entre fêmeas (di Bitetti, 2000), o que é revelado pelo grau de modularidade, de acordo com a intensidade de competição direta por alimento intra (se maior, relações mais concentradas, rede mais modular) ou entre grupos (se maior, relações mais diversificadas, rede menos modular). As métricas de SNA para nós também foram comparadas entre as três áreas de estudo. As métricas são relativizadas por tamanho de grupo e tempo de observação, permitindo

uma comparação mais adequada do que dos valores absolutos de interação. Para isso, empreguei modelos generalizados lineares mistos para verificar a hipótese nula de que os indivíduos não diferem nas métricas de redes sociais em função da população de estudo e em função do sexo dos indivíduos. Considerando redes só de fêmeas, analisei também o efeito de posição hierárquica. Com o teste de unidirecionalidade/reciprocidade (Hemelrijk, 1990), verifiquei a hipótese de que a rede de catação seria mais unidirecional e menos recíproca quanto maior a linearidade da hierarquia de dominância entre fêmeas. Os modelos assumem um viés nepotista para relações de catação, o que, levaria a uma frequência maior de catação entre fêmeas (em função do parentesco, se são fêmeas filopátricas) do que entre fêmeas e machos e entre machos. Assim, para testar a hipótese nula de que não há diferença no grau de interação entre díades fêmea-fêmea, macho-fêmea e macho-macho, com o teste de matrizes Mantel T. Também foi testada a hipótese de que a reciprocidade nas relações assimétricas de catação varia com sexo (Hemelrijk, 1990).

3.3 Resultados

3.3.1 Competição direta por alimento

A taxa mensal de interações agonísticas em fontes de alimento envolvendo fêmeas de um mesmo grupo social variou conforme a população estudada, com estação e com a interação entre os dois efeitos ($F=7,29$; $gl=5$; $gl2=48$; $p=0,000$). A taxa de agonismo mensal envolvendo fêmeas do mesmo grupo na FBV ($0,36 \pm 0,31$, $n=39$) foi significativamente maior do que a observada no PECB ($0,03 \pm 0,04$, $N=66$) e na ReBio Una ($0,06 \pm 0,04$, $N=16$), na estação seca (Figura 3.3). Grupo social explicou 6% e ano de estudo não teve efeito sobre a variação observada.

A competição direta entre grupos de macacos-prego observada na três áreas foi baixa, ausente em vários meses, impossibilitando a comparação por meio de teste estatístico: no PECB entre novembro de 2001 e dezembro de 2002 a taxa foi de 0,026 eventos por hora de observação e entre abril de 2007 e julho de 2008, 0,014 eventos/hora, resultando numa média de 0,03 eventos/hora. Na FBV, a competição direta entre grupos

observada foi três vezes menor que no PECB, de 0,011 eventos por hora de observação, e dez vezes superior à taxa observada na ReBio Una, de 0,001 eventos por hora de observação.

Figura 3.3 – Média e intervalo de confiança da taxa de interações agonísticas (eventos/hora de observação) intragrupo envolvendo fêmeas de macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=12,91$; $gl1=2$; $gl2=20$; $p=0,000$) e nas estações seca e chuvosa ($F=4,33$; $gl1=1$; $gl2=111$; $p=0,04$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak na estação seca: FBV-PECB (0,25; $t=5,676$; $p=0,000$); FBV-ReBio Una (0,16; $t=2,32$; $p=0,04$). Estação seca-estação chuvosa (0,06; $t=2,08$; $p=0,04$).

3.3.2 Competição indireta por alimento

No PECB, os grupos de *S. nigritus* estudados percorreram, em média, uma distância diária de 3006 ± 925 m. Na FBV, os grupos de *S. libidinosus* estudados percorreram, em média, uma distância diária de 1909 ± 433 m. Na ReBio Una o grupo de *S. xanthosternos* estudado percorreu, em média, uma distância diária de 3409 ± 207 m (Figura 3.4). Normalizando esses valores pelo número de indivíduos em cada grupo, com exceção dos infantes (por serem ainda dependentes de amamentação e, portanto, não constituírem um competidor por alimento), verificamos que a distância diária *per capita* média percorrida por mês pelos macacos-prego variou de acordo com a população estudada e com interação entre população e estação seca ou chuvosa ($F=16,51$; $gl=5$; $gl2=67$;

$p=0,000$). No PECB, a distância diária percorrida *per capita* foi maior ($379,7 \pm 156,7$ m/indivíduo/dia) do que na FBV ($195,9 \pm 69,5$ m/indivíduo/dia), na estação seca, e do que na ReBio Una ($103,3 \pm 6,3$ m/indivíduo/dia) nas duas estações; distância diária percorrida *per capita* na ReBio Una foi menor que na FBV nas duas estações (Figuras 3.5 e 3.6). Grupo social explicou 16% e ano de estudo explicou 0,9% da variação observada.

Figura 3.4 – Diagrama de extremos e quartis para distância diária média mensal (metros) percorrida pelos grupos de macacos-prego nas três áreas de estudo.

A área de vida total dos grupos estudados nas três populações variou conforme o grupo, e conforme a área de estudo. No PECB, a área de vida estimada para o grupo Laranja, entre novembro de 2001 e dezembro de 2002 foi de 509 ha (46 ha *per capita*), para o grupo Pimenta, entre fevereiro de 2004 de dezembro de 2007 foi de 460 ha (33 ha *per capita*), e entre janeiro de 2009 a abril de 2010, foi de 312 ha (22 ha *per capita*), e nesse mesmo período, para o grupo Testa, de 422 ha (20 ha *per capita*; média PECB = $425,75 \pm 83$, ha; Figura 3.7). Na FBV, a área de vida do grupo Zangado, entre 2006 e 2007, foi estimada em 360 ha (27 ha *per capita*) e a do grupo Chicão em 307 ha, entre 2007 e 2009 (23 ha *per capita*; Figura 3.8). Em Una, a área de vida do grupo Príncipe foi estimada em 712 ha, entre 2011 e 2013 (25 ha *per capita*; Figura 3.9; Suscke, 2014).

Figura 3.5 – Média e intervalo de confiança do $\log n$ de distância diária média mensal *per capita* (metros) percorrida pelos macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=36,19$; $gl_1=2$; $gl_2=46$; $p=0,000$) e nas estações seca e chuvosa ($F=5,32$; $gl_1=1$; $gl_2=74$; $p=0,007$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak na estação seca: PECB-FBV (0,80; $t=4,75$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak nas duas estações: PECB-ReBio Una (1,10; $t=8,50$; $p=0,000$); FBV-ReBio Una (0,59; $t=4,48$; $p=0,000$).

Figura 3.6 – Diagrama de extremos e quartis para distância diária média mensal *per capita* (metros) percorrida pelos macacos-prego nas três áreas de estudo.

Figura 3.7 - Área de vida do grupo Pimenta entre 2003 e 2007 (a) e dos grupos Pimenta, Testa e Pitoco (b, fonte: Tokuda, 2012), entre 2009 e 2010, no PECB .

Figura 3.8 - Área de vida dos grupos Zangado e Chicão, na FBV, no período de maio de 2006 a abril de 2008.

Figura 3.9 - Área de vida do grupo Príncipe, na ReBio Una, no período de dezembro de 2011 a março de 2013.

O tamanho da área de vida usada mensalmente por indivíduo em cada grupo de macacos-prego estudado diferiu entre as três áreas de estudo, mas não houve efeito de estação ($F=10,81$; $gl=5$; $gl2=95$; $p=0,000$). Os macacos da FBV exploraram áreas de vida menores que os das outras duas populações (Figura 3.10). Ano não teve efeito sobre a variação no tamanho da área explorada, mas grupo social explicou 9% da variação.

3.3.3 Hierarquia de dominância

No PECB, analisamos as relações de dominância entre fêmeas de três grupos de *S. nigritus*, Laranja (2001 e 2002), Pimenta e Testa (dados de 2009 e 2010), para os quais conseguimos observar interações agonísticas envolvendo fêmeas em fontes de alimento. Para o grupo Laranja, foi possível ordenar as quatro fêmeas numa hierarquia linear (Figura 3.11), com duas relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para resolvê-las. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. Para o grupo Pimenta, as cinco fêmeas foram ordenadas numa hierarquia de dominância parcial

(Figura 3.12), com cinco relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para resolvê-las. Duas fêmeas ocuparam o terceiro posto na hierarquia e não estabeleceram relações entre si. Assim, as cinco fêmeas foram ordenadas em quatro postos. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. O índice de linearidade de Landau foi de 0,14. Para o grupo Testa, as sete fêmeas só foram ordenadas em linhagens de uma hierarquia de dominância parcial, com cinco linhagens (Figura 3.13), devido a interações de três fêmeas adultas dominando duas fêmeas sub-adultas. Duas das fêmeas não dominaram e não foram dominadas por ninguém. Houve 17 relações empatadas em zero, que não puderam ser resolvidas com o princípio de transitividade. Não houve nenhum empate acima de zero, assim, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. As sete fêmeas foram ordenadas em apenas dois postos, com cinco fêmeas ocupando o primeiro. O índice de linearidade de Landau foi de 0,12.

Figura 3.10 – Média e intervalo de confiança do tamanho da área de vida *per capita* (ha) nas três áreas de estudo ($F=25,36$; $gl_1=2$; $gl_2=95$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: PECB-FBV ($7,29$; $t=6,93$; $p=0,000$); ReBio Una-FBV ($4,91$; $t=3,63$; $p=0,001$).

Figura 3.11 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Laranja, PECEB, entre novembro de 2001 e dezembro de 2002. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Figura 3.12 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Pimenta, PECEB, entre janeiro de 2009 e março de 2010. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Figura 3.13 – Árvores de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Testa, PECB, entre novembro de 2001 e dezembro de 2002. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Na FBV, analisamos as relações de dominância entre fêmeas dos dois grupos estudados de *S. libidinosus*, Zangado e Chicão, cada um em dois períodos entre 2006 e 2008, em função da mudança na composição dos dois grupos (devido à migração de quatro machos subadultos do Zangado para o Chicão), e nos anos de 2009 e 2010. Para o grupo Chicão, no período 1, foi possível ordenar as seis fêmeas numa hierarquia parcial (Figura 3.14), havendo cinco relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para algumas relações para resolvê-las. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não

foram desobedecidos. O índice de linearidade de Landau foi de 0,62. Em função dos empates, as seis fêmeas foram ordenadas em quatro postos, com duas fêmeas no terceiro posto e duas fêmeas no quarto posto. A hierarquia foi bastante similar no segundo período (Figura 3.15), com sete fêmeas ordenadas em cinco postos, havendo apenas quatro relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para resolvê-las. As duas fêmeas mais dominantes continuaram as mesmas, mas Teninha passou do terceiro para o último posto. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. O índice de linearidade de Landau foi de 0,87.

Figura 3.14 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Chicão, FBV, entre janeiro de 2007 e abril de 2008. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Figura 3.15 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Chicão, FBV, entre janeiro de 2007 e abril de 2008. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Para o grupo Chicão, nos anos de 2009 e 2010, foi possível ordenar as seis fêmeas numa hierarquia parcial (Figura 3.16), havendo 26 relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para resolvê-las. Três fêmeas não dominaram e não foram dominadas por ninguém. As duas fêmeas mais dominantes permaneceram as mesmas desde a amostragem de 2007

Figura 3.16 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Chicão, FBV, entre 2009 e 2010. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Para o grupo Zangado, no período 1, foi possível ordenar as seis fêmeas numa hierarquia linear (Figura 3.17), havendo dez relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para algumas relações para resolvê-las. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. O índice de linearidade de Landau foi de 0,28. No segundo período, a hierarquia passou a apresentar um empate no quarto posto, gerando duas linhagens parciais a partir dali (Figura 3.18). Houve apenas seis empates em zero, exigindo a aplicação do princípio da transitividade para resolvê-los. Não houve nenhum empate acima de zero, portanto, os princípios de irreflexividade e transitividade não foram desobedecidos. O índice de linearidade de Landau foi de 0,54.

Figura 3.17 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Zangado, FBV, entre abril e julho de 2006. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Figura 3.18 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Zangado, FBV, entre julho de 2006 e abril de 2008. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Para o grupo Zangado, nos anos de 2009 e 2010, foi possível ordenar as sete fêmeas em duas linhagens de uma hierarquia parcial (Figura 3.19), havendo 15 relações empatadas em zero, exigindo a aplicação do princípio de transitividade para resolvê-las. Duas fêmeas (Moça Branca e Moça Chita) ocuparam a primeira posição, sem relações entre elas, mas dominando um número diferente de fêmeas do grupo. O índice de linearidade de Landau foi de 0,18.

Figura 3.19 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Zangado, FBV, entre 2009 e 2010. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

Na ReBio Una, as relações agonísticas entre as dez fêmeas do grupo Príncipe, em fontes de alimento, foram raras, com 41 empates em zero e apenas quatro fêmeas com relações de dominância, ordenadas em três postos, com mais um empate no segundo posto (Figura 3.20). Seis das quatro fêmeas não dominaram e não foram dominadas por ninguém. O índice de linearidade de Landau foi de 0,01.

Figura 3.20 – Árvore de Dominância para relações agonísticas entre fêmeas do grupo Príncipe, ReBio Una, entre dezembro de 2011 e março de 2013. Arcos não ponderados, a direção indica dominância. A barra à esquerda indica a posição (*level*) de cada indivíduo na ordem hierárquica.

3.3.4 Coalizões

No PECB, entre novembro de 2001 e dezembro de 2012, coalizões foram raras, observadas em 11% dos conflitos agressivos nos quais os participantes foram identificados (N=124), e nenhuma envolveu duas ou mais fêmeas contra um outro indivíduo. A maior parte das coalizões envolveu o macho dominante ou uma fêmea adulta apoiando um jovem contra outro indivíduo. Também foram observadas algumas coalizões entre uma fêmea adulta e o macho dominante contra um macho subordinado ou jovem (Izar, 2004). Nos anos de 2009 e 2010, para o grupo Pimenta, foi observada uma única coalizão, entre duas fêmeas adultas (OLI e PRA) contra uma terceira (RUI), em 77 eventos de interação agonística em que foi possível registrar todos os participantes. Também para o grupo Testa foi observada uma única coalizão, entre duas fêmeas adultas (AN e RQ) contra uma terceira (K), em 69 eventos de interação agonística em que foi possível registrar todos os participantes (dados de Tokuda, 2012).

Na FBV, a taxa de coalizão em eventos agonísticos foi similar à do PECB, mas a participação de fêmeas foi muito maior. Entre abril de 2006 e maio de 2008, no grupo Zangado, foram observadas 115 coalizões (12% dos episódios de interação agonística em que foi possível registrar todos os participantes), e 110 envolveram fêmea, apoiando ou sendo apoiada, 61 com macho e 49 com outra fêmea. No grupo Zangado, é possível afirmar que em 61,5% dos episódios ocorreu coalizão entre fêmeas aparentadas. No grupo Chicão, foram observadas 297 coalizões (25% dos episódios de interação agonística em que foi possível registrar todos os participantes), e 229 envolveram fêmea, apoiando ou sendo apoiada, 167 com macho e 62 com outra fêmea (dados de Verderane, 2010).

Em Una, entre dezembro de 2011 e março de 2013, para o grupo Príncipe, foram observadas 278 coalizões (42% dos episódios de interação agonística em que foi possível registrar todos os participantes) e 212 envolveram fêmea, como apoiadora ou sendo apoiada, 98 com um macho, 57 com outra fêmea e as demais com imaturos (a maioria contra um macho; dados de Suscke, 2014).

3.3.5 Relações de catação

No PECB, os indivíduos da rede de catação do grupo Pimenta apresentaram uma taxa média de $0,67 \pm 0,59$ interações por indivíduo. As fêmeas tiveram maiores valores de *eigenvector* que o macho dominante (Figura 3.21). As fêmeas continuaram bem conectadas entre si, mesmo na rede excluindo os machos (Figura 3.22). Ainda assim, a hipótese nula de que não há diferença na frequência de interação intraclasse em comparação com entre classes de sexo não foi rejeitada (teste Mantel: $t = -0,727$; p bilateral = $0,4674$; p bilateral com 1000 permutações = $0,2650$; correlação de matrizes = $-0,1942$; frequência média de interações: F-F = $0,42 \pm 0,17$; F-M = $1,50 \pm 1,68$; M-F = $0,38 \pm 0,18$; M-M = $0,00 \pm 0,00$). Não houve reciprocidade em nenhum tipo de relação. A rede de catação apresentou modularidade de $0,59$, com divisão em dois agrupamentos, um com o macho dominante e uma fêmea, e o outro com quatro fêmeas, e coeficiente de correlação cofonética de $0,94$, sugerindo uma correlação confiável da associação dentro de cada agrupamento (Figura 3.23).

Figura 3.21 – Diagrama da rede social de catação do grupo Pimenta, PECB. Círculos fêmeas, quadrados machos; espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de *eigenvector* do nó.

Figura 3.22 – Diagrama da rede social de catação das fêmeas do grupo Pimenta, PECB. Espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de *eigenvector* do nó.

Figura 3.23 – Representação da análise de cluster hierárquico das relações de catação do grupo Pimenta, PECB, mostrando dois agrupamento (BN OL e RU CE EL PRA).

No grupo Testa, os indivíduos da rede de catação apresentaram uma taxa média de $0,36 \pm 0,25$ interações por indivíduo. O macho dominante TE e a fêmea BH tiveram os maiores valores de *eigenvector* da rede, que incluiu todos os machos e fêmeas do grupo

(Figura 3.24). Mas a conexão de algumas fêmeas se deu por meio da ligação com machos. A rede de catação só de fêmeas apresenta três fêmeas conectadas e três desconectadas (Figura 3.25). A frequência de interação intraclasse foi menor que entre classes de sexo (teste Mantel: $t = -1,636$; p bilateral = $0,1018$; p bilateral com 1000 permutações = $0,036$; coeficiente de correlação de matrizes = $-0,37$; frequência média de interações: F-F = $0,10 \pm 0,17$; F-M = $1,08 \pm 0,74$; M-F = $0,33 \pm 2,00$; M-M = $0,00 \pm 0,00$). As relações entre fêmeas foram recíprocas como classe, mas não entre díades (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 0,04$; coeficiente de correlação = $0,63$; teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,057$; coeficiente de correlação = $0,55$), mas não as relações entre fêmeas e machos ou entre machos. A rede de catação apresentou modularidade de $0,69$, com divisão em dois agrupamentos, um com três indivíduos (um macho e duas fêmeas), e o outro com cinco (o macho dominante e quatro fêmeas), e coeficiente de correlação cofonética de $0,87$, sugerindo uma correlação confiável da associação dentro de cada agrupamento (Figura 3.26).

Figura 3.24 – Diagrama da rede social de catação do grupo Testa, PECB. Círculos fêmeas, quadrados machos; espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvector do nó.

Figura 3.25 – Diagrama da rede social de catação das fêmeas do grupo Testa, PECB. Espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de *eigenvector* do nó.

Figura 3.26 – Representação da análise de cluster hierárquico das relações de catação do grupo Testa, PECB, mostrando dois agrupamento (K RO BG e RQ AN BH TE RT).

Na FBV, os indivíduos da rede de catação do grupo Zangado apresentaram uma taxa média de $5,00 \pm 3,33$ interações por indivíduo. As fêmeas tiveram valores de *eigenvector* similares ao macho dominante (Figura 3.27). As fêmeas continuaram bem

conectadas entre si, mesmo na rede excluindo o macho dominante (Figura 3.28). A hipótese nula de que não há diferença na frequência de interação intraclasse em comparação com entre classes de sexo não foi rejeitada (teste Mantel: $t = -1,34$; p bilateral = 0,1791; p bilateral com 1000 permutações = 0,175; coeficiente de correlação de matrizes = -0,40; frequência média de interações: F-F = $3,25 \pm 1,69$; F-M = $8,40 \pm 0,00$; M-F = $8,60 \pm 0,00$). As relações entre fêmeas apresentaram reciprocidade absoluta, mas não relativa (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 0,033$; coeficiente de correlação = 0,52; teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,273$; coeficiente de correlação = 0,20), as relações entre macho e fêmeas não foram recíprocas. A rede de catação apresentou modularidade de 0,32, com divisão em dois agrupamentos, um com o macho dominante e as duas fêmeas mais dominantes, e o outro com três fêmeas, e coeficiente de correlação cofonética de 0,94, sugerindo uma correlação confiável da associação dentro de cada agrupamento (Figura 3.29).

Figura 3.27 – Diagrama da rede social de catação do grupo Zangado, FBV. Círculos fêmeas, quadrado macho; espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvector do nó.

Figura 3.28 – Diagrama da rede social de catação das fêmeas do grupo Zangado, FBV. Espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvector do nó.

Figura 3.29 – Representação da análise de cluster hierárquico das relações de catação do grupo Zangado, FBV, mostrando dois agrupamento (MB ZA MC e CT EM DN).

No grupo Chicão, os indivíduos da rede de catação apresentaram uma taxa média de $3,44 \pm 4,18$ interações por indivíduo. As fêmeas tiveram maiores valores de *eigenvector* que os machos, e o macho dominante CHO teve um dos menores valores (Figura 3.30). As fêmeas continuaram bem conectadas entre si, mesmo na rede excluindo os machos (Figura 3.31). Ainda assim, a hipótese nula de que não há diferença na frequência de interação intraclasse em comparação com entre classes de sexo não foi rejeitada (teste Mantel: $t = 0,226$; p bilateral = $0,8215$; p bilateral com 1000 permutações = $0,8870$; coeficiente de correlação de matrizes = $0,03$; frequência média de interações: F-F = $6,10 \pm 6,83$; F-M = $3,20 \pm 3,89$; M-F = $3,17 \pm 3,52$; M-M = $0,20 \pm 0,21$). As relações entre fêmeas foram recíprocas (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 0,0415$; coeficiente de correlação = $0,56$; teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,0335$; coeficiente de correlação = $0,33$), as relações entre fêmeas e machos foram recíprocas, somente entre classes, não entre díades, com maiores valores de correlação (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 0,0215$; coeficiente de correlação = $0,75$; teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,018$; coeficiente de correlação = $0,62$), mas as relações entre machos não foram recíprocas). A rede de catação apresentou modularidade de $0,36$, com divisão em quatro agrupamentos, mas o coeficiente de correlação cofonética de $0,77$ impede a análise das associações dentro de cada agrupamento.

Figura 3.30 – Diagrama da rede social de catação do grupo Chicão, FBV. Círculos fêmeas, quadrado macho; espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvector do nó.

Figura 3.31 – Diagrama da rede social de catação das fêmeas do grupo Chicão, FBV. Espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvector do nó.

Na ReBio Una, os indivíduos da rede de catação do grupo Príncipe apresentaram uma taxa média de $3,90 \pm 3,67$ interações por indivíduo. As fêmeas tiveram valores de *eigenvector* similares aos machos (Figura 3.32). As fêmeas continuaram bem conectadas entre si, mesmo na rede excluindo os machos (Figura 3.33). A hipótese nula de que não há diferença na frequência de interação intraclasse em comparação com entre classes de sexo não foi rejeitada (teste Mantel: $t = 1,565$; p bilateral = $0,1176$; p bilateral com 1000 permutações = $0,1070$; coeficiente de correlação de matrizes = $0,1450$; frequência média de interações: F-F = $5,61 \pm 5,27$; F-M = $3,97 \pm 2,48$; M-F = $2,02 \pm 2,69$; M-M = $2,43 \pm 2,22$). As relações entre fêmeas foram recíprocas (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 9,9998e-13$; coeficiente de correlação = $0,67$); teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,001$; coeficiente de correlação = $0,37$), as relações entre machos e fêmeas também foram recíprocas (teste Mantel Z (reciprocidade absoluta); $p = 0,0005$; coeficiente de correlação = $0,72$; teste Hemelrijk Rr (reciprocidade relativa); $p = 0,001$; coeficiente de correlação = $0,38$), e as relações entre machos não foram recíprocas. A rede de catação apresentou modularidade de apenas $0,23$, não caracterizando a formação de agrupamentos nesta rede.

Figura 3.32 – Diagrama da rede social de catação do grupo Príncipe, ReBio Una. Círculos fêmeas, quadrado macho; espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvetor do nó.

Figura 3.33 – Diagrama da rede social de catação das fêmeas do grupo Príncipe, ReBio Una. Espessura do arco reflete frequência de interação, seta indica direção da relação; tamanho do símbolo proporcional ao valor de eigenvetor do nó.

A força de cada indivíduo nas redes de catação variou de acordo com a população estudada e de acordo com o sexo dos indivíduos ($F=8,46$; $gl_1=5$; $gl_2=44$; $p=0,000$). A força das relações entre os macacos do PECB foi significativamente menor que a dos macacos

da FBV e da ReBio Una, e as dos macacos da ReBio Una significativamente maiores que do PECB e da FBV (Figura 3.34). A variável aleatória grupo social não afetou a variância observada. A centralidade eigenvector de cada indivíduo nas redes de catação não variou de acordo com a população estudada ou com o sexo dos indivíduos ($F=0,91$; $gl1=5$; $gl2=44$; $p=0,481$; Figura 3.35). O coeficiente de agrupamento de cada indivíduo nas redes de catação também não variou de acordo com a população estudada ou com o sexo dos indivíduos ($F=1,42$; $gl1=5$; $gl2=44$; $p=0,235$; Figura 3.36). O alcance de cada indivíduo nas redes de catação variou de acordo com a população estudada ($F=50,15$; $gl1=5$; $gl2=44$; $p=0,000$). O alcance dos indivíduos na rede de catação da ReBio Una foi significativamente maior que a dos macacos da FBV e do PECB (Figura 3.37). A variável aleatória grupo social não afetou a variância observada.

Figura 3.34 – Média e intervalo de confiança da força (strenghtcata) de interações individuais de catação de macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=13,80$; $gl1=2$; $gl2=44$; $p=0,000$) e de machos e fêmeas ($F=4,46$; $gl1=1$; $gl2=44$; $p=0,04$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: FBV-PECB (25,52; $t=2,57$; $p=0,014$); ReBio Una-PECB (54,21; $t=5,24$; $p=0,000$); ReBio Una-FBV (28,69; $t=2,96$; $p=0,010$). Fêma-Macho (17,24; $t=2,11$; $p=0,04$).

Figura 3.35 – Média e intervalo de confiança de centralidade eigenvector (eigencata) de machos e de fêmeas nas redes de catação de macacos-prego nas três áreas de estudo.

Figura 3.36 – Média e intervalo de confiança de coeficiente de agrupamento (clustercata) de machos e de fêmeas nas redes de catação de macacos-prego nas três áreas de estudo.

Figura 3.37 – Média e intervalo de confiança do log n do alcance (logreachcata) de interações individuais de catação de macacos-prego nas três áreas de estudo ($F=83,57$; $gl_1=2$; $gl_2=44$; $p=0,000$). Contraste entre pares significativos com ajuste sequencial de Sidak: FBV-PECB (4,13; $t=9,25$; $p=0,000$); ReBio Una-PECB (5,83; $t=12,83$; $p=0,000$); ReBio Una-FBV (1,69; $t=4,35$; $p=0,000$).

3.3.6 Dispersão de fêmeas

No PECB, foram observados quinze casos de transferência de fêmeas entre grupos, entre os anos de 2002 e 2010 (Izar, 2004; Nakai, 2007; Tokuda, 2012), primíparas e múltiparas, solitárias ou com sua prole. A maior parte dos casos ocorreu entre os meses de abril a setembro, quando diminui a oferta de frutos no habitat e, especialmente, quando o retorno energético das fontes usurpáveis de alimento (medido como a fração individual de tempo que cada membro do grupo passa nas fontes) diminui significativamente (Izar, 2004). Essas observações anedóticas foram corroboradas por análises de DNA de três grupos sociais, que revelaram não haver diferença no coeficiente de parentesco de fêmeas intragrupo e entre grupos, ou de fêmeas e de machos (Tokuda, 2012), sugerindo que dispersão de fêmeas é um fenômeno comum no PECB.

Na FBV e na ReBio Una, nenhum evento de dispersão de fêmeas foi observado. Em ambas as populações foi observada a fissão de um grupo grande em dois menores, preservando as matrilineas dentro de cada grupo, indicando que *S. libidinosus* na FBV e *S. xanthosternus* na ReBio Una seguem o padrão preponderante do gênero, com filopatria de fêmeas (Fragaszy, Visalberghi, & Fedigan, 2004).

3.4 Discussão

3.4.1 Regime de competição por alimento

A caracterização da oferta de alimento nas três áreas de estudo, em termos de abundância e possibilidade de monopolização e usurpação por um ou mais indivíduos, feita no capítulo anterior, levou à previsão de competição direta entre fêmeas do mesmo grupo nas três populações, porque em todas as fêmeas alimentam-se de recursos em manchas discretas usurpáveis. A competição direta seria maior na FBV, devido ao tamanho pequeno a grande das fontes, seguida da ReBio Una, devido ao tamanho intermediário a grande das fontes, e do PECB, devido ao tamanho pequeno das fontes.

A diferença encontrada entre as três populações na frequência de interações agonísticas envolvendo fêmeas em fontes de alimento usurpáveis corrobora a hipótese dos modelos socioecológicos sobre a relação entre distribuição e tamanho de fontes de alimento e competição direta entre fêmeas do mesmo grupo. A diferença na frequência de interações agonísticas entre fêmeas de um grupo em fonte de alimento da ReBio Una e do PECB (o dobro) não foi significativa, mas a competição direta por alimento na FBV foi seis vezes maior do que na ReBio Una e dez vezes maior do que no PECB. A frequência de competição direta na população da ReBio Una, mais similar à do PECB do que da FBV, está de acordo com o uso de fontes que sustentam um grande número de indivíduos do grupo por um longo tempo e com a elevada inclusão de invertebrados na dieta, que pode permitir às fêmeas da ReBio Una evitar a competição direta. Esses resultados corroboram nossos estudos prévios comparando populações de *Sapajus* (Izar et al., 2012; Izar & Ferreira, 2007) e os de Boinski et al. (2002) comparando três espécies de *Saimiri*, outro gênero de primatas neotropicais, o que traz maior validade à corroboração dada, por estudos com primatas cecopitecoides (Barton et al., 1996; Hanya et al., 2008; A. Koenig, 2000; Pazol & Cords, 2005), à hipótese central do modelo socioecológico, de que a competição por alimento entre fêmeas de primatas é um efeito da distribuição do alimento.

Os resultados aqui encontrados também favorecem a hipótese de Marshall & Wrangham (2007), de que os alimentos de reserva têm efeito importante sobre o regime de competição por alimento a que fêmeas de primatas estão submetidas. A diferença na intensidade de competição direta entre as áreas difere significativamente na estação seca,

quando os macacos das populações do PECB e da ReBio Una aumentam a proporção de recursos uniformemente dispersos em sua dieta (partes vegetativas de plantas e invertebrados), e os macacos da FBV continuam alimentando-se mais de recursos usurpáveis, frutos em árvores e palmeiras, e endosperma de cocos obtidos com o uso de ferramentas em sítios usurpáveis (Wright et al., 2009; Verderane et al., 2013).

Quanto à competição indireta por alimento entre fêmeas de um mesmo grupo, em função das diferenças encontradas na oferta de alimento entre as três áreas de estudo, previmos maior intensidade no PECB, seguido da ReBio Una, e menor efeito na FBV. Quando comparamos a distância diária média percorrida por mês pelos grupos estudados, de fato, os menores valores (por volta de 1 km/dia) foram registrados para *S. libidinosus* na FBV, área com oferta de alimento significativamente maior do que nas outras duas áreas, e valores semelhantes (por volta de 3 km/dia) para *S. nigritus* no PECB e *S. xanthosternos* na ReBio Una, áreas com oferta de alimento similar. O resultado da comparação de distância diária percorrida per capita entre as três populações mostrou valores menores para a ReBio Una, indicando que a maior competição indireta enfrentada pelas fêmeas da população da ReBio Una resulta do grande tamanho de grupo formado. Pelos resultados encontrados, se o grupo Príncipe (o grupo estudado na ReBio Una) estivesse no PECB, precisaria percorrer distâncias quatro vezes maiores e duas vezes maiores se estivesse na FBV, do que as percorridas na ReBio Una. No PECB, a competição indireta intragrupo por recursos alimentares limita o tamanho do grupo (Izar, 2004), assim como observado em outros estudos com macacos-prego (Janson, 1988) e mesmo com primatas folívoros (Snaith & Chapman, 2007). Conforme os resultados relatados no capítulo 2 para oferta de alimento, as áreas de floresta madura e secundária da ReBio Una têm oferta de alimento mais baixa que no PECB, e a cabruca, área de plantio de cacau e jaca, oferta mais alta que na FBV. Esse resultado reforça a hipótese de que o sistema social da população da ReBio Una é fortemente afetado pela oferta de recursos alimentares antrópicos, a jaca e o cacau, que representaram 35% do total de fontes alimentares usurpáveis visitadas pelos macacos-prego estudados entre dezembro de 2011 e março de 2013 (Figuras 3.38 e 3.39). Eventos de alimentação em jaqueira duraram, em média, $31,6 \pm 34,1$ minutos, o dobro da média dos recursos usurpáveis em geral (Suscke, 2014). Nesse sentido, os resultados encontrados também corroboram a hipótese de que competição indireta por alimento é um efeito da abundância de alimento no habitat (Isbell, 1991). Também enfatizam, mais uma vez, a condição de excepcional

baixa oferta de alimento estação seca para *S. nigritus* no PECB, quando se alimentam principalmente de partes vegetativas de plantas (Izar 2004; Izar et al., 2009; Izar et al., 2012).

Figura 3.38 – Macho adulto de *S. xanthosternos* forrageando fruto de cacau, na ReBio Una. Fotografia de A.D. Viana.

Figura 3.39 – Jovem de *S. xanthosternos* alimentando-se de jaca, na ReBio Una. Fotografia de Irene Delval.

Quanto à competição entre grupos, de acordo com a hipótese de Sterck et al. (1997), previmos competição direta entre grupos maior na ReBio Una, seguida da FBV e do PECB, e competição indireta entre grupos similar na FBV e no PECB, menor do que na ReBio Una. Para Isbell, competição entre grupos, direta e indireta, seria uma função negativa da abundância de alimento. Assim, esperaríamos maior competição entre grupos no PECB, seguido da ReBio Una e menor na FBV.

Quanto à competição direta entre grupos, os resultados encontrados foram exatamente o oposto do esperado por Sterck et al. (1997), com a frequência de encontros agonísticos entre grupos muito menor na área com maior densidade populacional, a ReBio Una, além disso, a frequência de encontros agonísticos entre grupos observada no PECB foi o triplo da observada na FBV, apesar da densidade populacional de macacos-prego semelhante. Os resultados encontrados parecem refletir mais a densidade de grupos e sobreposição entre as áreas de vida dos grupos (Harris, 2006) do que densidade populacional de macacos-prego nas áreas de estudo. No PECB, entre abril de 2001 e dezembro de 2002, numa área de estudo de cerca de 800 ha, foram identificados sete grupos de *S. nigritus* com sobreposição das áreas de vida (Izar, dados não publicados). Entre 2009 e 2010, os três grupos estudados também apresentaram sobreposição da área de vida entre 40 e 50% (Tokuda, 2012; Figura 3.7 b). Na ReBio Una, *ca* 30 macacos-prego ocupavam *ca* 700 ha, num único grupo social; muito raramente outro grupo foi observado na área de estudo, sugerindo baixa sobreposição de área de vida. Na FBV, *ca* 30 macacos ocupavam *ca* 500 ha em dois grupos sociais, com sobreposição de área de vida (Figura 3.8). Além disso, no PECB, entre julho de 2002 e dezembro de 2006, os grupos estudados dividiam-se frequentemente em subgrupos temporários de tamanho, composição e duração variáveis (Izar, 2004; Nakai, 2007). Nesse período, a frequência de encontros agonísticos entre grupos foi quatro vezes maior que a observada entre abril de 2001 e junho de 2002, e a partir de 2007 (Izar 2004; Izar et al, 2012). A elevação da competição direta entre grupos em função de alta dinâmica de fissão e fusão é esperada pelos modelos de van Schaik (1989) e Sterck et al. (1997).

Os resultados da comparação entre áreas sobre o tamanho da área de vida per capita dos grupos de macacos-prego estudados, indicativo de competição indireta entre grupos, também não favoreceu o modelo de Sterck et al. (1997). A competição indireta entre grupos foi menor na FBV do que no PECB e na ReBio Una, portanto, refletindo, aparentemente, a oferta de alimento geral no ambiente, corroborando a hipótese de Isbell

(1991). Esse resultado muda a conclusão de nossos estudos anteriores, quanto a esse aspecto (Izar et al., 2012).

Assim, os resultados encontrados corroboram os modelos socioecológicos (van Schaik, 1989; Sterck et al. 1997) quanto à relação entre distribuição das fontes de alimento e competição direta por alimento entre fêmeas do mesmo grupo, a hipótese de Marshal & Wrangham (2007) quanto à importância dos alimentos de reserva para esse efeito, e o modelo de Isbell (1991) quanto à relação entre abundância de alimento competição indireta por alimento entre fêmeas do mesmo grupo. Quanto à competição direta entre grupos, nenhuma das hipóteses foi completamente corroborada; houve competição direta entre grupos em todas as áreas, conforme a distribuição usurpável do alimento, mas a variação da intensidade de competição entre as populações estudadas parece ser um efeito da densidade de grupos e sobreposição da área de vida (Harris, 2006) e não densidade populacional. Finalmente, a competição indireta entre grupos também parece ser efeito da abundância de alimento, conforme Isbell (1991).

3.4.2 Relações sociais entre fêmeas

As fêmeas de *S. nigritus* do PECB estiveram sujeitas a baixa competição direta por alimento intra grupo e maior competição direta entre grupos do que nas outras áreas. De acordo com Sterck et al. (1997), sob esse regime de competição, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, e estabeleceriam relações igualitárias. Para Isbell (1991), a competição entre grupos por alimento levaria as fêmeas a permanecer no grupo natal, formando relações hierárquicas fracas e instáveis. As fêmeas de *S. libidinosus* da FBV estiveram sujeitas a alta competição direta por alimento intra grupos e menor competição direta entre grupos. De acordo com Sterck et al. (1997) e com Isbell (1991), sob esse regime de competição, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, estabeleceriam hierarquia de dominância linear rígida, com relações afiliativas nepotistas. As fêmeas de *S. xanthosternus* da ReBio Una estavam sujeitas a baixa competição direta por alimento intra grupo e a competição indireta entre grupos. De acordo com Sterck et al. (1997) e com Isbell (1991), sob esse regime de competição, as fêmeas permaneceriam no grupo natal, estabeleceriam hierarquia de dominância linear, com relações afiliativas nepotistas.

Os resultados encontrados para a população do PECB ajustam-se aos modelos no que se refere às características das relações de dominância, fracas ou ausentes. Esse foi exatamente o resultado obtido, especialmente nos grupos maiores. Nos grupos menores,

até foi possível ordenar as fêmeas numa hierarquia, mas o resultado foi fruto de poucas interações, caracterizando uma hierarquia fraca. Porque as fêmeas podem dispersar do grupo natal (Izar, 2004; Tokuda, 2012), os resultados ajustam-se melhor às previsões do modelo de Isbell (1991), que considera que a dispersão de fêmeas, mesmo em espécies com filopatria de fêmeas, pode ocorrer sempre que os custos de permanecer no grupo forem maiores que os custos de dispersar (Isbell & Van Vuren, 1996; Isbell, 2004).

De acordo com Isbell & Van Vuren (1996), quando fêmeas de primatas não enfrentam agressão de fêmeas de outros grupos, não estabelecem vínculos particulares com fêmeas do próprio grupo e ocupam área de vida sobreposta às de outros grupos, então a dispersão torna-se mais comum. No PECB, a primeira condição não é satisfeita, sugerindo que a dispersão traz custo. Assim, a transferência condicional de fêmeas ocorreria apenas quando a competição intragrupo por alimento aumentasse os custos de permanecer no grupo em comparação aos custos de enfrentar a agressão de fêmeas em outro grupo. Além disso, seria mais comum a dispersão de um grupo maior para um grupo menor. Essas previsões ajustam-se aos resultados encontrados no PECB (Izar, 2004; Nakai, 2007; Tokuda, 2012). Outra causa possível para a dispersão de fêmeas de primatas em espécies com filopatria típica é a ameaça de infanticídio por machos, como observado em *Cebus capucinus* após a invasão de grupos sociais por machos estranhos (Fedigan & Jack, 2009), e sugerido para *S. nigritus* na Estação Biológica de Caratinga (Lynch & Rímoli, 2000) e no Parque Nacional de Iguazú (Ramírez-Llorens et al., 2008), devido ao desaparecimento de fêmeas após a mudança de macho dominante. No PECB, no entanto, a dispersão de fêmeas ocorreu mais comumente na época em que houve redução de aquisição de alimento pelas fêmeas, não relacionada à mudança na hierarquia de machos (Izar, 2004; Tokuda, 2012). Mas, é importante destacar que os episódios observados de imigração de fêmeas para grupos sociais em estudo, envolveram a aceitação da fêmea pelo macho dominante do grupo, frequentemente com a exibição de comportamento proceptivo pela fêmea imigrante, mesmo aquelas com filhote dependente (Izar, 2004). A apresentação de comportamento proceptivo, por fêmeas de macacos-prego, como forma de atrair machos novos foi sugerida por Carosi & Visalberghi (2002).

Essas observações, associadas à possibilidade de dispersão de fêmeas, com consequente redução do grau de parentesco entre fêmeas de um grupo, provavelmente explicam a baixa frequência de relações de coalizão e catação entre fêmeas do PECB, uma vez que o coeficiente de parentesco comumente enviesa as relações afiliativas em

primatas (Silk, 2002; Silk, 2009; Strier, 2008). As coalizões entre fêmeas foram, sem dúvida, praticamente ausentes e o papel central do macho dominante como parceiro de coalizão, identificado em estudo anterior (Izar, 2004), não foi replicado. Também num padrão diferente do estudo anterior, as relações de catação entre fêmeas foram tão frequentes quanto as relações entre fêmea e macho. Vários autores sugerem um papel central do macho dominante em grupos de macacos-prego de outras espécies, especialmente para relações de proximidade (Fragaszy et al., 2004; Janson, Else, & Lee, 1986; Janson, 1990). No entanto, esses resultados contrastam com o encontrado para as relações de fêmeas de *S. nigritus* de Iguazú, que estabelecem relações de catação mais fortes entre si do que com o macho dominante (Tiddi et al., 2011). Os resultados dos grupos Pimenta e Testa para as relações de catação refletem essa disparidade de resultados. No grupo Pimenta, o macho Benjamin não foi o elemento mais central e bem conectado da rede, mas o macho Testa, dominante do seu grupo, teve o maior valor de centralidade *eigenvector*. No grupo Testa, a rede de catação do grupo envolveu relações entre macho e fêmea (Figura 3.40) que, quando dissolvidas, levaram à exclusão de certas fêmeas na representação da rede de catação. De todo modo, nos dois grupos não houve diferença nos valores de *eigenvector* entre machos e fêmeas, o que mais uma vez indica que machos não são periféricos em grupos de macacos-prego, diferente do que acontece em grande parte das espécies com filopatria de fêmeas da subordem Catarrhini (Matsuda, Fukaya, Pasquaretta, & Sueur, 2015). Outra desobediência ao esperado pelos modelos que preveem uma relação entre competição por alimento e relações de catação entre fêmeas reside na modularidade encontrada para as relações de catação nos grupos do PECB, evidenciando relações diferenciadas, ainda que pouco frequentes, apesar da ausência de hierarquia de dominância. Tal diferenciação das relações de catação pode refletir diferentes graus de familiaridade, ou tempo de coresidência, entre essas fêmeas que podem migrar entre grupos (Wikberg, Ting, & Sicotte, 2014). Esse conjunto de observações corrobora a hipótese de que além de determinantes ecológicos, fatores sociais, incluindo a demografia do grupo, que modifica a disponibilidade de parceiros, afetam a estrutura social emergente, como discutido na apresentação desta tese (Flack, Girvan, de Waal, & Krakauer, 2006; R. Hinde, 1976; Karen B. Strier, 2009).

Figura 3.40 – Catação em *S. nigritus* do PECB. Fotografia de Marcos Tokuda.

Para a população de *S. libidinosus* da FBV, os resultados apresentados ajustam-se bem às previsões dos modelos socioecológicos. Em nossos estudos, nunca foi observada uma transferência de fêmeas entre grupos sociais, apenas a formação de novos grupos a partir da fissão de um grupo original muito grande. Na FBV, onde grande parte das relações de parentesco materna é conhecida, a fissão preservou as matrilineas e a estrutura de parentesco entre fêmeas (Izar, dados não publicados). Esse é o padrão mais tipicamente observado no gênero (*S. apella*: Izawa, 1994; *S. nigritus*: Di Bitetti, 2001; *S.*

xanthosternos: Suscke, 2014). Nos dois grupos estudados, as fêmeas se organizaram em hierarquias de dominância, ou perfeitamente linear, ou parcial com duas linhagens a partir do segundo posto, mas, sem desobediências aos princípios hierárquicos e, em geral, com relações entre todas as fêmeas dos grupos. A única exceção foi a hierarquia do último período de estudo do grupo Zangado, em que não foi identificada a relação de dominância entre Moça Branca (fêmea alfa, até então) e Moça Chita. Moça Branca é uma fêmea de idade avançada, ainda viva em 2016, mas sem reproduzir há vários anos (observação pessoal). O resultado encontrado provavelmente reflete um período de transição na hierarquia, em que Moça Branca estava diminuindo a frequência de interações agonísticas. Verderane et al. (2013) atribuem a linearidade e rigidez da hierarquia de dominância entre fêmeas da FBV à inclusão de recursos alimentares obtidos com ferramentas em sua dieta, uma vez que a maior parte dos trabalhos com *Sapajus* e *Cebus* relatam hierarquias parciais (Hall & Fedigan, 1997; Izar et al., 2006; Izar & Ferreira, 2007; Janson, 1985; Robinson, 1981). Em seu trabalho, as autoras analisaram as fontes usurpáveis da FBV em três categorias: sítios de quebra, palmeiras e outras árvores. Em palmeiras e outras árvores, houve relativamente menos agonismo entre fêmeas e mais episódios em que fêmeas de posição hierárquica diferente se alimentaram juntas, considerado uma medida de tolerância. Os sítios de quebra são menos partilháveis, comportam um menor número de indivíduos se alimentando ao mesmo tempo e geram uma frequência de agonismo acima do esperado pelo tempo de alimentação. Esse recurso é muito valorizado, provavelmente devido ao alto valor nutricional e calórico do endosperma dos cocos ali obtidos (Paternelli-dos-Santos, 2015; Izar et al., em preparação), aumentando a competição direta por alimento. De fato, Pinha (2007) estudou uma população de *S. libidinus* que não usa ferramentas e encontrou baixas taxas de agonismo. Apesar da hierarquia de dominância clara entre fêmeas na FBV, aparentemente não ocorrem diferenças importantes na ingestão de alimento, uma vez que, ao menos no grupo Chicão, não há correlação entre massa corpórea e posição hierárquica de fêmeas (Fragaszy et al., 2016). Quanto à fertilidade, também não houve relação clara com hierarquia, uma vez que entre 2005 e 2016, a fêmea mais dominante Piaçava teve sete filhos que sobreviveram, a fêmea que ocupou o segundo posto teve quatro filhos que sobreviveram, a fêmea de terceiro posto teve sete filhos que sobreviveram, como a dominante, e a fêmea mais subordinada teve quatro filhos que sobreviveram (Izar, dados não publicados). Isso sugere que a abundância de alimento na

FBV permite às fêmeas subordinadas obter alimento em outra fonte, mesmo se as fêmeas dominantes monopolizam certas fontes.

De acordo com o previsto, na FBV as coalizões entre fêmeas foram muito mais frequentes que nas outras duas populações, com viés de parentesco em pelo menos um dos grupos onde relações de parentesco materno são conhecidas. As relações de catação da FBV (Figura 3.41) também se ajustam melhor aos modelos. As relações entre fêmeas foram fortes e os vínculos de catação entre fêmeas permaneceram mesmo com a retirada dos machos da representação da rede social. Fêmeas foram os elementos mais centrais da rede de catação do que machos, como esperado pela filopatria de fêmeas (Matsuda et al., 2015). As relações entre fêmeas não ocorreram em frequência maior do que entre fêmeas e machos, mas foram um pouco menos recíprocas que entre machos e fêmeas, e a correlação foi de menos de 30%, indicando uma diferenciação maior do que nos grupos do PECB. Ainda assim, não há uma relação entre posição hierárquica das fêmeas e papel na rede de catação. Além disso, ao contrário do esperado, a modularidade das redes de catação na FBV foi menor que no PECB, inclusive incerta para o grupo maior. Esses resultados estão de acordo com a ideia de que a catação, em macacos-prego, tem múltiplos benefícios sociais associados (Di Bitetti, 1997; Izar, 1994). Em *Cebus* e *Sapajus*, a catação entre fêmeas pode estar associada com comportamento alomaterno, sendo a catação de uma mãe uma forma de adquirir acesso ao infante (O'Brien & Robinson, 1991; Tiddi, Aureli, & Schino, 2010). Também pode ser uma forma de estabelecer vínculos com machos (Izar, 2004).

Para a população de *S. xanthosternos* da ReBio Una, os resultados encontrados não se ajustam exatamente a nenhum modelo, porque as relações hierárquicas entre fêmeas foram quase ausentes, num padrão semelhante ao encontrado no PECB, apesar da maior frequência de interações agonísticas envolvendo fêmeas em fontes de alimento, e apesar das características das fontes de alimento, eliciadoras dessa competição. Um ponto importante é que a maior parte das interações agonísticas de fêmeas em fontes de alimento foi dirigida a machos subordinados, e não a outra fêmea (Suscke, 2014), o que é um padrão comumente observado em *Sapajus* e *Cebus* (Izar, 2004; Perry, 1997; Rose, 1994). De fato, em primatas em que fêmeas se organizam em hierarquia de dominância, quanto maior o número de machos no grupo, maior a dominância de fêmeas sobre eles (Hemelrijk, Wantia, & Isler, 2008).

Figura 3.41 – Catação entre duas fêmeas adultas de *S. libidinosus* da FBV. Fotografia de Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Se levarmos em conta a falta de efeito estatístico na diferença em frequência de competição direta por alimento entre fêmeas do PECB e da ReBio Una, então deveríamos esperar a síndrome social Dispersora Igualitária, típica de fêmeas submetidas a baixa competição direta por alimento intra e entre grupos (Sterck et al., 1997; Isbell, 1991). Mas nenhum evento de dispersão foi observado, somente a divisão de um grupo grande em dois menores, preservando as matrilineas, à semelhança da FBV. A fissão de grupo Príncipe evidencia que a competição por alimento usurpável entre fêmeas ocorre na ReBio Una. A fissão ocorreu seis meses após o encerramento da coleta de dados para o doutorado de Priscila Suscke (Verderane, comunicação pessoal). Em colaboração com Gabriel Ramos-Fernandéz, nós testamos se métodos de análises de redes sociais para detectar modularidade nos permitiram prever a fissão real, a partir das relações de agonismo e de redes sociais de catação, associação espacial geral e associação em fontes de alimento observadas (Figura 3.42) para o grupo entre dezembro de 2011 e março de 2013. A modularidade prevista pelas associações preferenciais em fontes de alimento, isto é, aquelas que ocorreram acima do esperado pelo acaso, correspondeu quase exatamente à fissão real, com exceção apenas de dois machos (Figura 3.43). As fêmeas CLA, LET e ERI que menos frequentemente se alimentaram ao mesmo tempo que PRI, SAM, LAR, LIT, NAY, PRE e MAR, foram as que deixaram o grupo para formar um novo, sendo seguidas

por três machos adultos. Isso sugere que a baixa frequência de agonismo pode ter resultado de uma estratégia de evitação (Izar, 2004), que pode ocorrer quando fêmeas mais subordinadas encontram fontes de alimento alternativas (Chancellor & Isbell, 2009; Vogel & Janson, 2007).

Figura 3.42 – Associação espacial de *S. xantosternos* em fonte de alimento na ReBio Una. Fotografia de A. D. Viana.

Apesar da ausência de hierarquia, coalizões foram frequentes, mais com machos, mas, ao contrário do PECB e similar à FBV, ocorreram também entre fêmeas. Mais uma vez, um resultado contraditório aos modelos. Mas, de acordo com os modelos, as relações afiliativas entre fêmeas da ReBio Una foram frequentes, resultado condizente com a filopatria de fêmeas. Uma diferença marcante em relação às outras duas populações é a frequência de relações de catação, maior na ReBio Una, gerando uma rede mais densa e sem modularidade, revelando a conexão entre todos os membros do grupo. A falta de modularidade é condizente com a ausência de hierarquia de dominância. A maior força e alcance das fêmeas na rede de catação da ReBio Una são correlatos de mais tempo de investimento em catação, em comparação às duas outras populações estudadas. Em primatas com filopatria de fêmeas, o tamanho do grupo afeta positivamente o tempo investido em catação (Lehmann, Korstjens, & Dunbar, 2007). As relações entre fêmeas e entre fêmeas e machos foram altamente recíprocas, portanto não relacionadas à hierarquia e provavelmente representando um mecanismo de afiliação. Em grupos de *S. nigritus* de Iguazú, relações de catação foram mais frequentes e mais recíprocas entre

indivíduos que também partilharam fontes de alimento mais frequentemente, o que foi considerado um benefício relacionado à catação, como uma troca por tolerância (Tiddi, Aureli, Polizzi di Sorrentino, Janson, & Schino, 2011). Na ReBio Una, as parceiras mais frequentes de catação também estiveram mais frequentemente associadas em fontes de alimento, reforçando a hipótese de Suscke (2014), de que as altas taxas de catação na população da ReBio Una são um mecanismo de promoção de tolerância. Para Suscke (2014), essa estratégia permitiria a formação de grupos grandes como resposta ao risco elevado de predação, o que será discutido no próximo capítulo.

Figura 3.43 – Módulos (cores) previstos pelo algoritmo *leading eigenvector* (Newman, 2006) em comparação com a fissão real (indicada pela linha pontilhada) do grupo Príncipe, na ReBio Una. Fonte: Suscke, Izar, & Ramos-Fernández (dados não publicados).

3.5 Conclusões

A comparação entre a população de *S. nigritus* do PECB, a de *S. libidinosus* da FBV e a de *S. xanthosternos* de Una revelou que várias características de seu sistema social relacionadas às relações entre fêmeas variam de acordo com diferenças da distribuição e oferta de alimento conforme previsto pelos modelos socioecológicos (Sterck et al., 1997; Isbell, 2004). As fêmeas da FBV competem agonisticamente por fontes de alimento

usurpáveis, permanecem em seu grupo natal e estabelecem uma hierarquia de dominância linear clara em função dessa competição, com coalizões enviesadas por relações de parentesco. As fêmeas do PECB praticamente não competem pelas fontes de alimento pequenas e em baixa abundância no habitat, podendo dispersar entre grupos e não estabelecem relações hierárquicas fortes e estáveis e não formam coalizões.

Como discutido na apresentação desta tese, por uma perspectiva evolucionista que atribui aos genes um papel preponderante na determinação de diferenças interespecíficas em fenótipo (Thierry, 2013), as relações aqui encontradas entre variáveis ecológicas e características de relações sociais de fêmeas poderiam ser interpretadas erroneamente como confirmação dos modelos socioecológicos, se os padrões comportamentais das populações estudadas de *S. nigritus*, *S. libidinosus* e *S. xanthosternus* refletissem diferenças genéticas derivadas de adaptações evoluídas (Izar et al., 2012). Mas mesmo por essa perspectiva, há dois argumentos que favorecem a hipótese de que as diferenças observadas entre as populações se devem (também) ao contexto ecológico. De um lado, a população de *S. libidinosus* da FBV apresenta um padrão de relações sociais entre fêmeas que é considerado o padrão típico do gênero, observado na maior parte das populações de cativeiro ou semiliberdade (Izar & Ferreira, 2007; revisão em Fragaszy et al., 2004 b) e nas poucas naturais estudadas (*S. apella*: Izawa, 1980; Janson, 1990; *S. nigritus*: Di Bitetti, 1997; Lynch-Alfaro, 2007). De outro, o padrão aqui descrito para *S. nigritus* é diferente do encontrado para duas outras populações naturais da espécie, a da Estação Biológica de Caratinga, MG (Lynch Alfaro, 2007) e a do Parque Nacional de Iguazú (Di Bitetti, 1997, Tiddi et al., 2011), que apresentam o padrão mais típico do gênero de filopatria de fêmeas e formação de hierarquia de dominância clara, com relações de catação frequentes entre fêmeas. Tenho atribuído o padrão encontrado para *S. nigritus* no PECB à baixa disponibilidade e ao pequeno tamanho das fontes de frutos (este trabalho; Izar 2004; Izar et al., 2009; Izar et al., 2012). Essa hipótese é reforçada quando se considera tamanho de grupo e de área de vida dessas duas outras populações (Caratinga: 268 ha, 24-29 indivíduos (Rímoli, Strier, & Ferrari, 2008); Iguazú: 81-293 ha, $12,4 \pm 7,0$ a $16,8 \pm 9,5$ indivíduos; Di Bitetti, 2001), que permite uma estimativa de área de vida per capita entre 10 e 15 ha, inferior à observada no PECB. Vários estudos já mostraram que a disponibilidade de alimento é negativamente correlacionada ao tamanho da área de vida de macacos-prego (*S. apella*: Zhang, 1995; Spironello, 2001; *S. nigritus*: Izar, 2002; *S. libidinosus*: Sabbatini, Stammati, Tavares, & Visalberghi, 2008).

Outras previsões dos modelos não foram confirmadas. As relações entre fêmeas da ReBio Una não são suficientemente explicadas pelas características das fontes de alimento apenas, havendo um grau de tolerância muito maior do que o esperado e uma competição mais acentuada entre machos e fêmeas do que entre fêmeas, o que sugere um efeito do risco de predação. As relações de catação nas três populações também não são suficientemente explicadas pelos modelos. Posição hierárquica não afeta a distribuição de catação entre as fêmeas nem mesmo na FBV, a formação de parcerias preferenciais com o macho dominante ou com fêmeas é variável, indicando que os benefícios da catação podem ser múltiplos e não a aquisição de aliados em disputas hierárquicas.

4. ORGANIZAÇÃO SOCIAL E SISTEMA DE ACASALAMENTO

Neste capítulo, examino se as previsões dos modelos quanto à relação entre abundância de alimento e risco de predação e organização social e sistema de acasalamento são cumpridas.

Quanto à organização social, a socioecologia prevê que o tamanho de grupo seja afetado pela combinação de competição por alimento, que limita o tamanho máximo do grupo (Chapman & Chapman, 2000), e risco de predação, que limita o tamanho mínimo (Dunbar, 1996). Por ambas as hipóteses, grupos maiores seriam esperados na FBV e em Una, e os menores grupos no PECB. Particularmente, um número maior de fêmeas era esperado na FBV, seguido da ReBio Una e do PECB, uma vez que a disponibilidade de alimento é limitante do sucesso reprodutivo de fêmeas (Lindenfors, Fröberg, & Nunn, 2004). Também era esperada maior razão sexual na ReBio Una, seguida da FBV e do PECB, porque machos atuam mais na defesa contra predadores do que as fêmeas em primatas (Mcgraw & Zuberbühler, 2008). A coesão de grupo é outro aspecto da organização social que pode ser afetado por ambos os fatores ecológicos na mesma direção, porque a competição por alimento é proporcional à coesão dos membros do grupo (Jacobs, 2010), assim como a proteção contra predadores (Schmitt & Di Fiore, 2015) e, portanto, eu esperava encontrar grupos mais coesos na FBV e na ReBio Una do que no PECB.

Como apresentado na introdução desta tese, a socioecologia tradicionalmente classificou espécies de primatas de acordo com categorias distintas de organização social (Janson, 2000). De acordo com esse ponto de vista, uma espécie de primata é classificada quanto ao modo de vida solitário ou em grupo. Espécies que normalmente vivem em grupo são classificadas dicotomicamente entre sociedades espaço temporalmente coesas e estáveis ou em sociedades de fissão e fusão (Kappeler & Van Schaik, 2002). Sociedades de fissão e fusão (FF) são caracterizadas por grupos sociais que regularmente se dividem em subgrupos menores, os quais mudam de tamanho e composição, constantemente, ao longo do tempo (Kummer 1971 *apud* Aureli et al., 2008). Sociedades FF já foram descritas em várias taxa de mamíferos, incluindo elefantes africanos (*Loxodonta africana*; Wittemyer, Douglas-Hamilton, & Getz, 2005), golfinhos (*Tursiops aduncus*, Wiszniewski, Allen, & Mo, 2009), morcegos (*Myotis bechsteinii*, Kerth & König, 1999) e hienas (*Crocuta*

crocuta, Holekamp, Boydston, & Smale, 2000; Smith, Kolowski, Graham, Dawes, & Holekamp, 2008). Entre os primatas, sociedades FF são consideradas típicas de chimpanzés e bonobos (*Pan* spp.; Lehmann, Korstjens, & Dunbar, 2007; Mitani & Amstler, 2003; Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987), e de macacos-aranha (*Ateles geoffroyi*, Chapman, 1990a; Ramos-Fernandez, Boyer, Aureli, & Vick, 2009; Symington, 1990) e muriquis (*Brachyteles arachnoides*; Moraes, Carvalho, & Strier, 1998; Dias & Strier, 2003). Esses primatas compartilham características como o grande tamanho corporal e a dependência alimentar, tanto de fontes de alimento pequenas e uniformemente distribuídas (como folhas ou invertebrados), quanto de fontes grandes e de alta qualidade, esporadicamente disponíveis (chimpanzés: Matsumoto-Oda, Hosaka, & Huffman, 1998; macacos-aranha [*A. chamek*]: Wallace, 2006; muriquis: Milton, 1984; macacos-barrigudos [*Lagothrix lagotricha*]; Stevenson, Quiñones, & Ahumada, 1994)]. Além disso, geralmente formam grupos grandes, com composição multimacho/multifêmea e dispersão de fêmeas. Esses grandes grupos geralmente se dividem em subgrupos para forragear, e o tamanho dos subgrupos se correlaciona com a abundância de alimento. Tais semelhanças gerais entre as espécies FF levaram à interpretação inicial, pelos socioecólogos, de fissão e fusão como uma adaptação de espécies de grande porte que enfrentam baixo risco de predação e variabilidade espaço temporal na disponibilidade de alimentos (revisão em Aureli et al., 2008).

Os avanços na primatologia de campo, com estudos comparativos entre populações e estudos de longo prazo de uma mesma população, têm revelado uma grande variação no grau de fissão e fusão nas sociedades FF, especialmente entre os Atelinae, desde aquelas em que os membros do grupo podem passar o dia divididos em subgrupos e se reunir à noite, até aquelas em que podem passar semanas ou meses sem se reunir (Bezanson, Garber, Murphy, & Premo, 2008; Di Fiore, 2004; Di Fiore & Campbell, 2005; Strier, 1992). Até mesmo os orangotangos (*Pongo pygmaeus*), geralmente considerados como uma espécie solitária, hoje são reconhecidas por apresentar graus variáveis de sociabilidade entre as populações, como num sistema de fissão e fusão (van Schaik, 1999). Sociedades primatas FF são mais comuns do que se pensava anteriormente, especialmente entre os Platyrrhini [por exemplo, *Chiropotes satanas* (Silva & Ferrari, 2009); *Cacajao calvus* (Bowler & Bodmer, 2009)]. Assim, Aureli et al. [2008] sugeriram que as sociedades primatas devem ser caracterizadas de acordo com uma "dinâmica de fissão-fusão", um termo proposto "para referir-se à extensão da variação na coesão

espacial e composição de um grupo ao longo do tempo" [p. 628]. A partir dessa perspectiva, os padrões de agrupamento espaço-temporais variam ao longo do tempo em três dimensões: a coesão espacial entre os membros do grupo, o tamanho dos subgrupos, e a composição dos subgrupos.

Esse quadro pode ser útil para compreender a variabilidade na coesão espaço-temporal de grupos de macacos-prego. A maioria dos estudos com *Sapajus* indica que esses primatas vivem em grupos coesos, com composição relativamente estável que só muda apenas devido a nascimentos, mortes e migração de machos, ou com a divisão de grupos grandes em grupos menores (por exemplo, Robinson & Janson, 1987; Izawa, 1994; Di Bitetti, 2001). Também para as populações de *S. libidinosus* da FBV e de *S. xanthosternos* da ReBio Una, ao longo dos estudos aqui comparados, os grupos se mantiveram como unidades sociais coesas e estáveis, mudando de composição apenas devido ao nascimento de filhotes, à morte (ou desaparecimento) de alguns indivíduos e migrações de machos subadultos (observação pessoal; Verderane, 2010; Suscke, 2014). Nas duas populações houve uma fissão permanente de um grupo grande originando dois menores, preservando a estrutura de matrilineas e a razão sexual (Izar, dados não publicados). Isto é, os membros dos grupos permaneceram na maior parte das circunstâncias em contato visual ou auditivo e se engajaram nas atividades em sincronia, conforme a definição de grupo coeso (Boinski, 2000).

Lynch Alfaro (2007) descreveu a formação de subgrupos de forrageamento de um grande grupo de *S. nigritus* observado durante um ano de estudo na Reserva Particular do Patrimônio Nacional Feliciano Miguel Abdala (RPPN FMA, antiga Estação Biológica de Caratinga). A autora relatou variação temporal na coesão do grupo e no tamanho e composição de subgrupos ao longo do ano. No início de minha pesquisa no PECB, descrevi a divisão de grupos de *S. nigritus* em subgrupos menores durante um período de escassez de alimentos (Izar, 2004). No entanto, em nenhum desses estudos os macacos-prego foram considerados como sociedades FF, provavelmente porque, de acordo com a abordagem socioecológica tradicional, ambos os casos de formação de subgrupos poderiam ser interpretados como uma resposta "normal" de sociedades do tipo "fêmeas residentes nepotistas" enfrentando maior competição por alimentos dentro do grupo, devido à escassez de alimentos no ambiente (Izar, 2004) ou ao tamanho grande grupo (Lynch Alfaro, 2007).

À luz da proposta de Aureli et al. (2008), neste capítulo apresento uma análise da dinâmica FF de *S. nigritus* no PECB, considerando a variação temporal na coesão espacial entre os membros do grupo, no tamanho de subgrupos, e na composição de subgrupos em relação à variação temporal na disponibilidade de alimentos no PECB. Como a fissão de grupo em subgrupos menores é geralmente considerada uma resposta para reduzir os efeitos da competição intragrupo por alimento (Asensio, Korstjens, & Aureli, 2009; Boesch & Boesch-Achermann, 2000), esperei encontrar maior variação na coesão espacial dos grupos de *S. nigritus* do PECB durante os períodos de menor disponibilidade de frutos, quando os animais estivessem forrageamento mais frequentemente por recursos distribuídas uniformemente, como folhas e invertebrados, e quando as fontes usurpáveis de alimento fossem pequenas, sustentando poucos indivíduos do grupo por um tempo curto (como visto nos capítulos 2 e 3). Na maioria dos primatas com alta dinâmica FF, o tamanho do subgrupo está correlacionado com o tamanho de fontes alimentares irregulares (Newton-Fisher, Reynolds, & Plumptre, 2000; K B Strier, 1989), então, esperava encontrar que o tamanho dos subgrupos de *S. nigritus* no PECB variasse de acordo com o tamanho das fontes usurpáveis em que estavam se alimentando. Em relação à composição do subgrupo, a maioria dos estudos revela um efeito de relações sociais, de forma que os indivíduos com vínculos mais fortes são frequentemente encontrados no mesmo subgrupo (Ramos-Fernández et al., 2009; Sueur, Petit, & Deneubourg, 2010). Em sociedades hierárquicas de macacos-prego, os indivíduos mais dominantes tendem a associar-se (Di Bitetti, 1997; Fragazy, Visalberghi, & Fedigan, 2004). Lynch Alfaro (2007) de fato observou, na RPPN FMA, que os indivíduos dominantes eram frequentemente observados num subgrupo (geralmente maior) e os subordinados em outro (geralmente menor). No PECB, no entanto, relações de dominância são discerníveis entre apenas os machos e macho dominante é o parceiro social preferido das fêmeas, de modo que esperei encontrar baixa variação na composição dos subgrupos, refletindo afiliação forte entre díades de macho e fêmea. Nos estudos em que foi encontrada dinâmica FF em espécies que normalmente foram grupos coesos, a composição sexual dos subgrupos segue a dos grupos coesos (Fukuda, 1989; Lynch Alfaro, 2007), assim, previ que nos subgrupos de *S. nigritus* do PECB a composição bissexual seria mais comum do que subgrupos unissexuais.

Quanto ao sistema de acasalamento, a socioecologia prevê efeitos de razão sexual, portanto, indiretamente, de competição por alimento e de risco de predação, porque um

aumento na proporção de fêmeas sincronicamente sexualmente receptivas reduz a possibilidade de monopolização de fêmeas por um macho (Lindenfors et al., 2004), e aumenta o risco de estratégias de coerção masculinas (Izar et al., 2009; Izar, Ramos-da-Silva, Resende, & Ottoni, 2007; Ramírez-Llorens, Di Bitetti, Baldovino, & Janson, 2008). Esses efeitos levam à previsão de maior tendência a um sistema poligínico, com controle de um macho, quanto menor a razão sexual dos grupos. Assim, como era esperada maior razão sexual na ReBio Una, seguida da FBV e do PECB, prevê menor monopolização das fêmeas reprodutivas pelo macho dominante na ReBio Una e maior no PECB.

4.1 Organização social

4.1.1 Métodos

Para a comparação de tamanho de grupo, além dos grupos de estudo incluídos nos outros capítulos desta tese, para o PECB foi incluído o tamanho de todos os outros grupos que foram observados por pelo menos um dia completo (por um máximo de 10 dias não consecutivos), incluindo machos solitários (*cf.* Izar, 2004), exceto para os anos de 2003 a 2006. Nesse período, como os grupos apresentavam alta dinâmica FF (ver adiante), só incluí os dados dos grupos Laranja e Pimenta, cujo tamanho total era conhecido. Na FBV e na ReBio Una somente os grupos habituados são seguidos sistematicamente e foram incluídos na análise.

Para o cálculo da razão sexual, foram considerados somente os grupos estudados sistematicamente nas três áreas. De acordo com Fragaszy et al. (2004 b), considerei machos adultos e subadultos para o cálculo de razão sexual.

Para a população de *S. nigritus* do PECB, foi conduzida uma análise da dinâmica de fissão e fusão (Aureli et al., 2008) dos grupos Pimenta e Laranja, ao longo de seis anos de estudo, entre novembro de 2001 e dezembro de 2007.

Para caracterizar a dinâmica de fissão e fusão (FF) dos grupos P e L, adotamos as seguintes definições: um grupo é a maior unidade estável, em que todos os indivíduos interagem mesmo que fiquem separados por longos períodos e reúnam-se seguidamente (Chapman, 1990a, 1990b); um subgrupo contém qualquer número de membros do grupo menor que o tamanho do grupo total, incluindo indivíduos solitários; o tamanho do subgrupo é o número de indivíduos, incluindo recém-nascidos, observado com o

subgrupo inicial, isto é, os indivíduos que foram seguidos desde o momento em que o grupo deixou a árvore de dormir (Basabose, 2004; Lynch Alfaro, 2007); uma subunidade de alimentação é o número de indivíduos que se alimentam ao mesmo tempo em uma fonte de alimento (Boinski et al., 2002).

Conforme Lynch Alfaro (2007), a cada dia de contato com o grupo estudado, registramos um censo dos membros do grupo a partir do momento em que o grupo deixou a sua árvore de dormir. Consideramos que o grupo estava coeso quando houve registro de todos os membros dos grupos que eram reconhecidos individualmente e houve pelo menos um registro de todos os imaturos observados ao mesmo tempo. Não incluímos nestes dados os dias em que o observador não foi capaz de identificar todos os indivíduos adultos. Quando o grupo estava dividido, consideramos o número máximo de juvenis registrados ao mesmo tempo como o número de juvenis nesse subgrupo. Contamos como uma observação de um subgrupo toda vez que encontramos e seguimos um novo subgrupo que manteve a mesma composição ao longo das amostragens de varredura do dia. As alterações na composição do subgrupo foram contadas como um novo subgrupo. As análises da dinâmica FF foram feitas de acordo com o registro diário de todos os membros do grupo que foram observados pelo menos uma vez durante o dia com o grupo ou parte do grupo, para comparar os dados. Os subgrupos para os quais não foram identificados todos os indivíduos adultos foram excluídos das análises. Esses dados nos permitiram calcular a taxa mensal de mudanças diárias em tamanho e composição dos subgrupos e analisar a composição de subgrupo em termos de classes de idade e sexo.

Para testar se os fatores ecológicos relacionados à competição por alimento (conforme capítulos 2 e 3) estavam associados à dinâmica FF, fiz uma análise de regressão múltipla para as variáveis dependentes taxa mensal de mudança em tamanho de subgrupo e taxa mensal de mudança em composição de subgrupo. A partir de uma verificação prévia de colinearidade entre variáveis de oferta de alimento no ambiente (biomassa mensal de frutos estimada por armadilhas, número de indivíduos do grupo se alimentando ao mesmo tempo em fontes usurpáveis, tempo de residência em fontes usurpáveis), de orçamento de atividades (proporção mensal de varreduras dedicada a forrageamento, deslocamento, descanso e outras atividades) e de dieta (proporção mensal de varreduras de forrageamento dedicada a frutas, flores, invertebrados, folhas e outros itens), as variáveis independentes proporção de deslocamento, proporção de descanso, proporção de forrageamento por invertebrados e tempo de alimentação de

subunidades (IM= número de indivíduos do grupo se alimentando ao mesmo tempo em fontes usurpáveis multiplicado pelo tempo de residência em fontes usurpáveis; *cf* Janson, 1985) foram incluídas nos testes de regressão múltipla.

Testei também as hipóteses de que o número de machos adultos se correlaciona com o número de fêmeas adultas nos subgrupos, o número de jovens e infantes se correlaciona com o número de fêmeas adultas, e que há diferença entre os indivíduos no tamanho dos subgrupos a que pertencem.

4.1.2 Resultados

Tamanho de grupo

No PECB, entre 2001 e 2007, o tamanho de grupo médio foi de $9,5 \pm 4,1$ indivíduos (min = 1, max = 21), na FBV, entre 2006 e 2010, foi de $10,9 \pm 3,5$ indivíduos (min = 8, max = 19), na ReBio Una, entre janeiro de 2011 e março de 2013, foi de $30,2 \pm 2,6$ indivíduos (min = 27, max = 33; Figura 4.1). O número de fêmeas adultas por grupo foi significativamente maior na ReBio Una ($8,0 \pm 2,7$) do que na FBV ($4,4 \pm 1,6$) e no PECB ($2,5 \pm 1,4$; $F=25,7$; $gl=2$; $p=0,000$; Figura 4.2). O número de machos nos grupos foi correlacionado ao número de fêmeas ($r=0,78$; $N=24$; $p=0,000$; Figura 4.3).

Coesão de grupo

Em todo o período do estudo, o grupo Pimenta dividiu-se em subgrupos em 63% dos dias de amostragem ($n = 166$ de 264). No entanto, a dinâmica FF variou dramaticamente ao longo dos anos. Os macacos-prego permaneceram como um grupo coeso em apenas 7% dos 178 dias amostrados entre maio de 2003 e setembro de 2006, apresentando alta dinâmica FF, contra 100% dos 86 dias amostrados entre outubro de 2006 e agosto de 2008, apresentando baixa dinâmica FF. Os resultados para o grupo Laranja foram semelhantes: o grupo dividiu-se em subgrupos em 62% dos dias de amostragem ($n = 67$ de 108), mas manteve-se como um grupo coeso em 100% dos 37 dias amostrados entre Novembro de 2001 e Junho de 2002 e em apenas 6% dos 71 dias amostrados entre julho de 2002 e julho de 2005.

Figura 4.1 – Diagrama de extremos e quartis para tamanho de grupo observado para *S. nigrilus* no PECB, *S. libidinosus* na FBV e *S. xanthosternos* na ReBio Una.

Figura 4.2 – Diagrama de extremos e quartis para número de fêmeas adultas por grupo observado para *S. nigrilus* no PECB, *S. libidinosus* na FBV e *S. xanthosternos* na ReBio Una.

Figura 4.3 – Reta de regressão entre número de machos e de fêmeas adultos por grupo observado para *S. nigrilus* no PECB, *S. libidinosus* na FBV e *S. xanthosternos* na ReBio Una ($R^2=0,61$; $p=0,000$).

Durante o período de alta FF, para o grupo Pimenta, observamos mudanças na composição de subgrupo durante o decorrer do dia em 17 dias, de modo que foram registrados 183 subgrupos diferentes em 166 dias. O tamanho do subgrupo variou de 1 a 18 indivíduos, com os tamanhos mais frequentes ao redor da metade do tamanho total do grupo, seguido por indivíduos solitários (média $\pm$ DP = $8,55 \pm 3,84$; moda = 8; mediana = 8). Para o grupo Pimenta, observamos 21 composições diferentes, nos 183 subgrupos, em relação ao número de machos adultos, de fêmeas adultas e de juvenis, que diferiram em frequência de ocorrência ($\chi^2=130,369$; gl=20, $p=0,001$). Subgrupos foram mais frequentemente composto por (1) dois machos, três fêmeas e mais de um juvenil (12,85%), (2) um macho, duas fêmeas e mais de um juvenil (12,30%), (3) um macho, três fêmeas e mais do que um juvenil (10,61%), (4) uma ou mais fêmeas e mais do que um juvenil (9,50%) e (5), dois machos e duas fêmeas e mais do que um juvenil (9,00%). Subgrupos com uma ou mais fêmeas adultas eram mais comuns do que subgrupos contendo apenas machos (0,55%). Subgrupos com um ou dois machos adultos (68,72%) eram mais comuns do que com três ou quatro machos (12,85%). Subgrupos com quatro

machos foram vistos apenas duas vezes, uma em 2004 e outra em 2005 (1,12%). Indivíduos solitários corresponderam a 7,8% dos subgrupos ($n = 13$), e destes, 38% eram fêmeas adultas e outros 38%, juvenis. Para o grupo Pimenta, o número de machos adultos foi proporcional ao número de fêmeas adultas ($r_s = 0,612$, $P < 0,001$) e o mesmo foi verdadeiro para o número de machos subadultos, embora a correlação tenha sido mais fraca do que para machos adultos ($r_s = 0,227$, $P < 0,005$). O número de fêmeas adultas foi proporcional ao número de juvenis ($r_s = 0,585$, $P < 0,001$) e de infantes ($r_s = 0,351$; $P < 0,001$). Não houve diferença entre os indivíduos adultos do grupo Pimenta no tamanho dos subgrupos a que pertenciam durante o período de alta FF ($F = 1,11$; $gl = 12$; $P = 0,347$; $\eta = 0,022$; poder = 0,65). O tamanho médio do subgrupo para cada adulto e subadulto do grupo variou de 10,50 a 12,19 indivíduos (Nakai & Izar, dados não publicados).

Para o grupo Laranja, o tamanho dos subgrupos variou de 1 a 15 indivíduos, e o tamanho mais frequente foi de 7 a 8 indivíduos. Em 67 subgrupos, observamos 15 composições de subgrupos diferentes em termos do número de machos adultos, fêmeas adultas e juvenis, que diferiram na frequência de ocorrência ($\chi^2 = 68,207$; $gl=14$; $P=0,001$). Subgrupos foram mais frequentemente composto por (1) um macho, duas fêmeas, e mais do que um juvenil (27,6%), (2) um macho e uma fêmea, e mais do que um juvenil (19,0%), (3) dois machos, duas fêmeas e mais do que um juvenil (10,3%), (4) duas fêmeas e mais do que um juvenil (9,0%), e (5) uma fêmea e mais do que um juvenil (7,0%). Os juvenis foram mais frequentemente observados com fêmeas (17,2%) do que com os machos (1,7%). Indivíduos solitários (sempre machos) corresponderam a 7% dos subgrupos (Nakai & Izar, dados não publicados).

Durante o período de alta FF, a variação temporal no tamanho de subgrupo no grupo Pimenta foi de uma mudança a cada dois dias a duas mudanças por dia, enquanto no grupo Laranja a variação foi de uma mudança a cada quatro dias a uma mudança por dia (Figura 4.4). Para a variação temporal na composição de subgrupo, no grupo Pimenta foi de uma mudança a cada quatro dias a duas mudanças por dia, e no grupo Laranja, de uma mudança a cada quatro dias a uma mudança por dia (Figura 4.5).

A análise de regressão múltipla para variação temporal no tamanho de subgrupo no grupo Pimenta incluiu todas as variáveis independentes testadas: proporção de orçamento de atividades dedicada a deslocamento, a descanso, proporção de forrageamento dedicada a invertebrados e IM em fontes usurpáveis (R^2 ajustado = 0,45; $F=12,04$; $gl=4$; $p=0,000$). As variáveis que mais contribuíram para a correlação foram

tempo dedicado a deslocamento, a forrageamento por invertebrados e IM em fontes usurpáveis. Todas as três variáveis foram inversamente correlacionadas com a taxa de mudança no tamanho de subgrupos de forrageamento (Tabela 4.1). A análise de regressão múltipla para variação temporal na composição de subgrupo no grupo Pimenta incluiu todas as variáveis independentes testadas, proporção de deslocamento, de descanso, de forrageamento por invertebrados e tempo de alimentação por indivíduo do grupo em fontes usurpáveis (R^2 ajustado = 0,46; $F=12,142$; $gl=4$; $p=0,000$). As variáveis que mais contribuíram para a correlação foram tempo dedicado a deslocamento, a forrageamento por invertebrados e IM em fontes usurpáveis. Todas as três variáveis foram inversamente correlacionadas com a taxa de mudança na composição de subgrupos de forrageamento (Tabela 4.2).

Figura 4.4 – Diagrama de extremos e quartis para variação temporal (número médio mensal de mudanças por dia de observação) no tamanho de subgrupo dos grupos Laranja e Pimenta, no PECB, durante o período de alta dinâmica FF.

Figura 4.5 – Diagrama de extremos e quartis para variação temporal (número médio mensal de mudanças por dia de observação) na composição de subgrupos dos grupos Laranja e Pimenta, no PECB, durante o período de alta dinâmica FF.

Tabela 4.1 – Valores de correlação das variáveis independentes incluídas na equação de regressão múltipla com maior valor de R^2 ajustado com tamanho de subgrupo dos grupos Laranja e Pimenta, no PECB, durante o período de alta dinâmica FF.

Variável	Coeficiente β padronizado	t	p
Deslocamento	-0,30	-2,64	0,011
Descanso	-0,12	-1,09	0,280
Invertebrados	-0,36	-3,09	0,003
IM	-0,26	-2,48	0,017

Tabela 4.2 – Valores de correlação das variáveis independentes incluídas na equação de regressão múltipla com maior valor de R^2 ajustado com composição de subgrupo dos grupos Laranja e Pimenta, no PECB, durante o período de alta dinâmica FF.

Variável	Coeficiente β padronizado	t	p
Deslocamento	-0,29	-2,53	0,015
Descanso	-0,18	-1,73	0,089
Invertebrados	-0,32	-2,71	0,009
IM	-0,30	-2,89	0,006

Razão sexual

A razão sexual variou entre as três populações estudadas, entre os grupos de cada população e ao longo do tempo em cada grupo (Tabela 4.3). No PECB, a razão sexual média foi de 0.7 ± 0.2 (intervalo de confiança: 0,53-0,86), na FBV foi de 0.7 ± 0.3 (intervalo de confiança: 0,54-0,89) e na ReBio Una foi de 1.1 ± 0.4 (intervalo de confiança: 0,69-1,49). A diferença entre populações foi significativa ($F=4,4$; $gl=2$; $p=0,025$). Na comparação entre pares (com correção de Sidak), a razão sexual de *S. xanthosternos* na ReBio Una foi maior do que a de *S. nigrinus* no PECB ($p=0,05$) e a de *S. libidinosus* na FBV ($p=0,04$).

4.2 Sistema de acasalamento

4.2.1 Métodos

Em todas as áreas de estudo, durante a coleta de dados sistemáticos por amostras de varredura, registramos todas as ocorrências (Altmann, 1974) de comportamento proceptivo apresentado pelas fêmeas nos grupos sociais estudados. O comportamento reprodutivo de macaco-prego é caracterizado pela escolha ativa da fêmea pelo macho, para quem apresenta comportamentos de solicitação (Carosi, Linn, & Visalberghi, 2005; Janson, 1984). Consideramos evidências de comportamento proceptivo a exibição, por uma fêmea, de expressão facial com levantar de sobrancelha e vocalizações típicas, tocar, correr e seguir um macho a uma curta distância, conforme descrito na literatura (Figuras 4.6 e 4.7). Nós registramos a identidade dos indivíduos envolvidos, a ocorrência de

cópulas (Figura 4.8) e a ocorrência de interações agressivas durante a corte e acasalamento.

Tabela 4.3 – Razão sexual de grupos de *S. nigritus* no PECB, de *S. libidinosus* na FBV e de *S. xanthosternus* na ReBio Una.

População	Grupo	Machos adultos	Machos subadultos	Fêmeas	Razão sexual
PECB	Pimenta 02	2	2	6	0,67
	Laranja 02	2	0	4	0,5
	Pimenta B1	1	1	3	0,67
	Pimenta B2	2	0	4	0,5
	Testa 10	4	0	5	0,8
	Pitoco 10	3	0	4	0,75
	Cara Pálida 14	2	0	2	1,0
FBV	Zangado 07	1	4	5	1,0
	Zangado 08	1	0	4	0,25
	Chicão 08	1	4	6	0,83
	Zangado 10	1	2	4	0,75
	Chicão 10	2	1	6	0,5
	Chicão 07	2	0	6	0,33
	Zangado 12	4	0	4	1,0
	Chicão 12	3	0	4	0,75
	Zangado 16	2	0	3	0,67
	Chicão 16	5	0	6	0,83
	TE	1	0	1	1,0
UNA	Príncipe 10	4	3	10	0,7
	Príncipe 11	6	2	10	0,8
	Príncipe 12	6	3	10	0,9
	Príncipe 13	4	8	7	1,71
	Novo	2	2	3	1,33
	Príncipe 16	6	3	8	1,12

4.2.2 Resultados

No PECB, entre 2002 e 2010, observamos apenas 39 episódios proceptivos, somando as observações dos grupos Laranja, Pimenta e Testa. Durante esses episódios, a fêmea normalmente solicitava e copulava com apenas um macho do grupo. As fêmeas escolheram o macho dominante do grupo em 56% ($n = 18$) dos episódios proceptivos. No grupo Pimenta, a escolha de outro macho que não o dominante ocorreu principalmente durante o período de alta dinâmica de FF, e a escolha de outro macho aconteceu quando a fêmea estava num subgrupo sem a presença do dominante (Izar et al., 2009). No período de baixa dinâmica FF, o dominante foi o escolhido em 100% dos episódios em 2002 e em

2007 e 2008. Em 2009 e 2010, FLO, uma jovem fêmea adulta, consistentemente escolheu o macho subordinado do grupo, sem represália do macho dominante. No grupo Testa, em 75% dos episódios proceptivos, a fêmea escolheu o macho dominante. Nenhum episódio de coerção pelo macho dominante foi observado no PECB.

Figura 4.6 – Fêmea adulta exibindo expressão facial com levantar de sombrancelhas para o macho dominante de um grupo de *S. nigritus*, no PECB. Fotografia: Juliana T. Taira

Figura 4.7 – Macho e fêmea adultos de um grupo de *S. xanthosternos* da ReBio Una, em comprotamento de corte. Fotografia: A.D. Viana

Figura 4.8 – Cópula entre macho e fêmea adultos de um grupo de *S. libidinosus* da FBV. Fotografia: Marino Júnior Fonseca de Oliveira.

Na FBV, entre 2007 e 2010, observamos 33 episódios proceptivos, somando as observações dos grupos Zangado e Chicão. Todas as fêmeas adultas dos dois grupos sociais foram observadas pelo menos uma vez em período proceptivo. Durante esses episódios, a fêmea normalmente solicitava e copulava com apenas um macho do grupo. No grupo Zangado, as fêmeas escolheram o macho dominante em 95% dos 19 episódios, e o único episódio em que o macho subordinado foi escolhido, foi por uma jovem adulta que estava atingindo a maturidade sexual. No grupo Chicão, em 2007, último ano de dominância do macho Chicão, que morreu no ano seguinte, as fêmeas escolheram um macho subordinado (que veio a se tornar dominante no ano seguinte) em 100% dos 7 episódios proceptivos observados. Entre 2009 e 2010, com Mansinho como o novo macho dominante do grupo, as fêmeas escolheram o macho dominante em 72% dos 7 episódios e em um dos episódios de escolha do macho subordinado, havia duas fêmeas em período proceptivo ao mesmo tempo. A fêmea mais dominante Dita (segundo posto hierárquico) seguiu o macho dominante, e a fêmea subordinada Teninha (quinto e último posto) seguiu o macho subordinado Teimoso (Mendonça-Furtado, Edaes, & Izar, dados não publicados). Na FBV, o macho dominante não foi observado interferindo e impedindo cópulas com o macho subordinado escolhido pelas fêmeas. No entanto, quando uma fêmea escolhia um

macho subordinado, normalmente a díade mantinha-se distante do grupo social (observação pessoal).

Na ReBio Una, entre novembro de 2011 e novembro de 2012, foram observados 19 episódios proceptivos de 8 das 10 fêmeas adultas do grupo. Houve outros 12 episódios de afastamento de uma díade macho e fêmea adultos provavelmente relacionados a comportamento de corte (Suscke, 2014). Os episódios de afastamento sempre envolveram machos subordinados. Também foram observadas cópulas com macho subordinado sem a exibição de comportamento de corte. O macho dominante foi cortejado pelas oito fêmeas, e nenhum outro macho foi cortejado por todas as fêmeas do grupo. Ainda assim, dos 19 períodos proceptivos observados, o dominante foi o escolhido em 58% dos episódios. Incluindo-se os demais 12 episódios de provável corte, o viés para escolha do macho dominante foi de 41% apenas (Suscke, 2014). Na ReBio Una, dos 19 episódios de corte observados, em 12 (63%) havia apenas uma fêmea em período proceptivo, em cinco (27%) havia duas fêmeas em período proceptivo ao mesmo tempo, e em dois (10%) havia três fêmeas em período proceptivo ao mesmo tempo. Em todos esses episódios múltiplos, apenas cada fêmea seguiu um macho diferente, e sempre houve uma que seguiu o macho dominante (dados de Suscke, 2014). Nenhum episódio de coerção pelo machos dominante ou outro macho foi observado.

4.3 Discussão

4.3.1 Organização Social

A partir da caracterização ecológica das três áreas de estudo apresentada no capítulo 2, em que encontrei uma combinação de maior risco de predação percebido pela população de *S. xanthosternos* da ReBio Una, seguido da população de *S. libidinosus* da FBV, e uma percepção de risco bem menor pela população de *S. nigritus* do PECB; com oferta bem maior de alimento para a população da FBV, seguida da população da ReBio Una e do PECB, esperei encontrar diferenças quanto ao tamanho, razão sexual e coesão dos grupos nas três áreas. Foram previstos (1) grupos maiores, (2) mais coesos e (3) com maior proporção de machos nas populações da ReBio Una e da FBV do que na população do PECB.

As duas primeiras previsões foram cumpridas, uma vez que os menores tamanhos de grupo, especialmente o menor tamanho mínimo de grupo e a dinâmica de fissão e fusão foram observados no PECB, enquanto os grupos da FBV e da ReBio Una permaneceram como unidades coesas, realizando as atividades de forma sincrônica, ao longo dos estudos. Considerando o período de estudo, entre 2002 e 2009, os grupos de *S. nigritus* do PECB apresentam grande variabilidade temporal em coesão do grupo, em tamanho do subgrupo e na composição de subgrupos, todas as características de sociedades com alta dinâmica FF, como chimpanzés (Le Hellaye, Goossens, Jamart, & Curtis, 2010; Lehmann & Boesch, 2004) e macacos-aranha (Chapman, 1990a). A variação temporal na coesão do grupo foi relacionada à variação na disponibilidade de fontes de alimento usurpáveis com tamanho suficiente para comportar um maior número de indivíduos do grupo se alimentando por mais tempo. Além disso, a variação no tamanho dos subgrupos durante os anos de alta dinâmica FF foi relacionada ao número de membros do grupo que poderiam alimentar na mesma fonte de alimento, e o tamanho do subgrupo mais frequente, 7-8 indivíduos, foi muito semelhante para ambos os grupos sistematicamente estudados, sugerindo um limite no tamanho das associações, dado pela competição por alimento intragrupo. A relação entre a distribuição de alimento e coesão do grupo e a relação entre o tamanho das fontes usurpáveis e tamanho do subgrupo foram também encontradas em chimpanzés (Basabose, 2004; Boesch & Boesch-Achermann, 2000; Newton-Fisher et al., 2000; White & Wrangham, 1988), macacos-aranha (Symington, 1990) e muriquis (Mourthé, 2006), mas não para macacos barrigudos (Di Fiore, 2004). Resultados comparáveis foram encontrados para hienas (Smith et al., 2008). A diminuição observada em proporção de deslocamento dos macacos-prego do PECB proporcional à maior variação temporal em tamanho e composição de subgrupo está de acordo com estudos que sugerem que a redução dos custos de deslocamento é o principal efeito da fissão para chimpanzés e macacos-aranha (Asensio et al., 2009; Chapman, Wrangham, & Chapman, 1995; Lehmann et al., 2007).

Os resultados indicam que a variação na coesão dos grupos de *S. nigritus* no PECB está relacionada ao tamanho das fontes usurpáveis. Além disso, assim como fazem os macacos-aranha que apresentam alta dinâmica FF (Asensio et al., 2009), os macacos-prego do PECB percorrem distâncias mais longas para atingir fontes usurpáveis maiores (Presotto & Izar, 2010). Em outras áreas de estudo, manchas de alimento distantes umas das outras podem levar a maiores distâncias de deslocamento e maior área de vida de

grupos de macacos-prego (Zhang, 1995; Izar, 2002). Portanto, sugerimos que a coesão dos grupos de *S. nigritus* no PECB diminui quando fontes de alimento usurpáveis grandes são tão escassas ou distantes uma da outra que os macacos não seriam capazes de arcar com os custos de deslocamento para atingir fontes com alimento suficiente para sustentar todos os membros do grupo (Izar & Nakai, dados não publicados). De acordo com essa hipótese, Lynch Alfaro (2007) também relatou que a divisão em subgrupos do grupo de *S. nigritus* estudado na RPPN FMA não foi sazonal, mas relacionada com a distribuição de determinados alimentos, e que os macacos diminuíram o tempo gasto em deslocamento quando os grupos estavam menos coesos. Essa hipótese também é reforçada pela diferença aqui encontrada entre as três populações no orçamento de atividades, com maior tempo de deslocamento na ReBio Una, seguida da FBV, em comparação com o PECB, áreas em que as fontes usurpáveis de alimento eram significativamente maiores do que no PECB e, portanto, podem compensar os custos de deslocamento. Além disso, nas duas áreas, os grupos percorreram distâncias maiores em períodos com maior oferta de frutos (Verderane, 2010; Suscke, 2014).

Embora a baixa disponibilidade de alimentos de qualidade seja a causa mais provável da baixa coesão do grupo no PECB, a baixa percepção de risco de predação pode permitir que os indivíduos forrageiem em subgrupos pequenos, até mesmo solitariamente (Boinski et al., 2002; Izar, 2004). De fato, nas duas áreas de estudo com maior risco de predação, os grupos forrageiam sempre coesos, e os tamanhos máximos de grupo foram maiores que no PECB, especialmente na ReBio Una. A resposta dos grupos da FBV e da ReBio Una quando do aumento de competição por alimento intragrupo foi a fissão permanente em dois grupos ainda relativamente grandes (ver capítulo 3). De acordo com essa conclusão, em uma pesquisa conduzida entre 2014 e 2015, no PECB, um período de baixa dinâmica FF, um grupo de *S. nigritus* apresentou uma variação diária na coesão, medida como a distância máxima entre os dois indivíduos mais periféricos do grupo, que refletiu o balanço entre evitar competição intragrupo por fontes usurpáveis e manter contato visual ou auditivo entre os membros do grupo (Luccas, 2016).

Os macacos-prego do PECB também apresentaram variação temporal na composição de subgrupos durante o período de alta dinâmica FF. Para o grupo Pimenta, durante o período de alta FF, houve uma alta rotatividade dos membros dos subgrupos, de modo que não houve nenhuma díade de adultos com 100% das observações num mesmo subgrupo. Houve grande variação na composição de sexo e idade dos subgrupos

dos grupos Pimenta e Laranja, mas as composições mais comuns foram multimacho multifêmea (com dois machos adultos) e unimacho multifêmea, sempre com imaturos. Lynch Alfaro [2007] encontrou resultados semelhantes para *S. nigritus* na RPPN MFA. Como sugerido pela autora, isso provavelmente reflete o padrão típico de associação diádica preferencial entre macho fêmea do gênero *Sapajus* [revisto em Fragaszy et al., 2004]. Da mesma forma, vários outros estudos sobre sociedades FF indicam que a composição dos subgrupos reflete padrões de associação diádica típicos da espécie (Mitani & Amstler, 2003; Shimooka, 2003; Sueur et al., 2010).

Em síntese, a comparação entre as populações estudadas confirma as hipóteses dos modelos socioecológicos de que a competição por alimento afeta o tamanho máximo de grupos de primatas, incluindo o número de fêmeas por grupo, e o risco de predação afeta o tamanho mínimo. Nossos resultados também sugerem que a variação na coesão dos grupos obedece à combinação dos dois fatores ecológicos, de acordo com a hipótese de van Schaik (1989).

Quanto à relação entre risco de predação e proporção de machos para fêmeas adultos nos grupos, a previsão não foi totalmente cumprida, uma vez que os grupos da FBV e do PECB apresentaram razão sexual semelhante. No entanto, na ReBio Una, área onde a percepção de risco de predação, medida pela frequência de emissão de alarmes, foi o dobro da FBV e sete vezes maior que no PECB a razão sexual foi significativamente maior do que nas outras duas áreas. Talvez a diferença na percepção de risco de predação entre as populações da FBV e do PECB não seja suficiente para levar a um aumento na proporção de machos dentro do grupo, o que é considerado um efeito de estratégias de fêmeas. Vários trabalhos com comparações taxonômicas amplas dentro da ordem Primates têm encontrado correlação entre o número de machos num grupo e o número de fêmeas reprodutivas (Lindenfors, Fröberg, & Nunn, 2004; Ostner, Nunn, & Schulk, 2008, Gogarten & Koenig, 2013). Outros estudos mostram que o número de fêmeas em grupos de mesma espécie de primatas é proporcional ao número de machos atraídos para o grupo (*Alouatta*: Crockett & Janson, 2000; Pope, 2000; *Brachyteles*: Tokuda et al., 2014; *Cercopithecus*: Cords, 2000). Os resultados aqui apresentados também mostraram uma correlação positiva entre o número de machos e de fêmeas adultos nos grupos das três populações estudadas. Os valores de razão sexual encontrados para as populações estudadas estão dentro dos valores compilados por Fragaszy et al. [2004 b] para o gênero, 0,56 e 1,20. Os menores valores ali relatados referem-se a duas populações de *S. nigritus*:

do Parque Nacional Iguazú, Argentina (0,56 machos para cada fêmea) e de Caratinga, Brasil (0,68 machos para cada fêmea), e os maiores relatados para populações de *S. apella* de La Macarena, Colômbia (1,0 macho por fêmea) e Cocha Cashu, Peru (1,2 machos para cada fêmea). Embora os dados disponíveis não permitam uma comparação mais refinada, os dois menores valores encontram-se em fragmentos de Mata Atlântica e os dois maiores valores em áreas bem mais preservadas de Floresta Amazônica, o que pode estar relacionado a diferentes graus de preservação da guilda de predadores, como discutido no capítulo 2 desta tese. Se nossa suposição for correta, então parece haver uma correlação entre razão sexual e risco de predação a que populações de *Sapajus* estão submetidas. Esses resultados favorecem a hipótese de Suscke (2014), de que as fêmeas de *S. xanthosternos* da ReBio Una formam grupos grandes, o que aumenta a competição indireta intragrupo por alimento, e são mais tolerantes entre si do que o esperado pela distribuição usurpável de fontes de alimento, como forma de atrair mais machos para o grupo social, contando assim com maior defesa contra predadores. Em geral, primatas machos são mais eficientes na defesa contra predadores do que as fêmeas (Stanford, 2002; Symington, 1990).

4.3.2 Sistema de Acasalamento

Os resultados encontrados para a comparação do padrão de acasalamento das três populações estudadas favorecem a hipótese socioecológica de que os sistemas de acasalamento de primatas refletem a capacidade de monopolização de fêmeas por um macho (Kutsukake & Nunn, 2006). Essa capacidade varia em função do número de fêmeas sexualmente receptivas no grupo e a razão sexual. Encontramos o mesmo padrão descrito em outros estudos com macacos-prego, com a monopolização da maior parte das fêmeas reprodutivas do grupo, independentemente da presença de outros machos caracterizando um sistema de acasalamento poligínico uni-macho (Di Bitetti, 2001; Janson et al., 1986; Lynch Alfaro, 2005), mas o grau de monopolização pelo macho dominante variou em função do número de fêmeas e da razão sexual das populações. Como o comportamento reprodutivo de macacos-prego é caracterizado pela escolha ativa das fêmeas, e o padrão aqui encontrado foi o típico do gênero (Izar et al., 2009; Janson, 1984; Matthews, 2012), estratégias reprodutivas de fêmeas que concentram ou confundem a percepção de paternidade pelos machos também podem afetar a capacidade

de monopolização de machos (Izar et al., 2009). Na literatura, há evidências de que, mais importante que o número de fêmeas disponíveis, é a sincronia reprodutiva que impede a monopolização de fêmeas reprodutivas pelos machos (Ostner et al., 2008). De fato, nos grupos do PECB e da FBV, apesar de razão sexual e número de fêmeas diferentes, foi muito raro observar mais de uma fêmea em período proceptivo ao mesmo tempo, e o grau de concentração das escolhas de fêmeas pelo macho dominante foi maior. Na ReBio Una, foi encontrada a maior razão sexual e maior número de fêmeas por grupo, mas também foi a área com maior número de observações de mais de uma fêmea proceptiva ao mesmo tempo. Assim, a possibilidade de monopolização pelo macho dominante foi concretamente diminuída e houve o menor viés de comportamento de corte e cópula com o dominante do grupo.

Por que escolher o macho dominante? Uma possibilidade seria a de que o macho dominante seja aquele que traz maiores benefícios para a fêmea, como o cuidado paterno ou tolerância em relação aos filhotes (Escobar-Páramo, 1999), uma melhor posição espacial para reduzir o risco de predação e aumentar o acesso aos recursos alimentares (Janson, 1990 a; b), um parceiro para coalizões em conflitos intragrupo envolvendo as fêmeas (Izar 2004) ou para proteção à prole (Ferreira, Izar, & Lee, 2006). Outra seria reduzir o risco de coerção pelo macho dominante, inclusive o infanticídio (Izar et al., 2009).

No PECB, no período de alta dinâmica FF, frequentemente formaram-se dois subgrupos, um com o macho dominante e outro com o macho beta. No entanto, não houve diferença entre os subgrupos na aquisição de alimento em fontes usurpáveis (Izar et al., 2009), refutando a hipótese de escolha pelo macho que garante o acesso aos melhores recursos. Outro resultado no mesmo sentido, aqui mostrado, é a dominância das fêmeas sobre os machos em fontes usurpáveis de alimento, observada para a população de *S. xanthosternos* da ReBio Una.

A hipótese de que a escolha das fêmeas pelo macho dominante seja uma estratégia de evitação de estratégias coercitivas ajusta-se às observações de que a escolha por outros machos é mais provável na ausência do macho dominante. No PECB, o grau de concentração da escolha de fêmeas pelo macho dominante diminui em períodos de alta dinâmica FF, quando as fêmeas entram em período proceptivo em subgrupos sem a presença do macho dominante. Na ReBio Una, em vários episódios de escolha de um macho subordinado, o par se afastou do grupo e o mesmo foi observado na FBV. Com

grupos de cativeiro, experimentos comprovam que as fêmeas em período proceptivo copulam com outros machos na ausência do dominante (Visalberghi & Moltedo, dados não publicados). Essas observações contrastam o padrão observado em espécies com sistema de acasalamento mais claramente caracterizado como poliginiândrico ou poliginia multimacho, como no gênero *Alouatta* (Van Belle & Bicca-Marques, 2015).

A ausência de mais observações de estratégias coercitivas masculinas pode residir nas características da hierarquia de dominância entre machos do gênero *Sapajus*, com a presença clara de um dominante que suplanta todos os outros machos do grupo (Fragaszy et al., 2004; Lynch, Ziegler, & Strier, 2002). Num estudo conduzido com os grupos de *S. libidinosus* da FBV, identificamos diferenças na estabilidade de hierarquia de machos entre os grupos Zangado e Chicão, que foram relacionadas à frequência e intensidade de interações agonísticas envolvendo machos, maior no grupo instável (Mendonça-Furtado et al., 2014). Além disso, observamos diferenças em perfis de testosterona entre machos dominante e subordinados somente na hierarquia instável. Na hierarquia estável essa diferença desaparece, como observado também em *S. nigritus* na RPPN FMA (Lynch et al., 2002), o que está de acordo com a baixa frequência de agressão relacionada às interações reprodutivas no gênero. Por outro lado, manter a posição de dominante é aparentemente custoso, uma vez que os níveis de hormônios glicocorticoides, indicativos da carga alostática de um indivíduo para manter seu metabolismo basal (McEwen & Wingfield, 2003), são maiores nos machos dominantes do que nos subordinados (Mendonça-Furtado et al., 2014). Além disso, no PECB, onde a sazonalidade da proceptividade das fêmeas é mais marcada que na FBV (Izar, dados não publicados), os níveis de glicocorticoides dos machos aumentam significativamente quando fêmeas estão proceptivas (Moreira, Peterlini-dos-Santos, Sousa, & Izar, 2016). Esse conjunto de resultados sugere que a competição direta entre os machos de *Sapajus* pelas fêmeas reprodutivas está formalizada nas relações hierárquicas e apoia a hipótese de as escolhas das fêmeas sejam limitadas pelo potencial de coerção do macho dominante (Izar et al., 2009). Outra evidência nesse sentido é a observação, tanto no PECB quanto na FBV, de que as fêmeas solicitam machos aparentemente de forma independente de fertilidade, em episódios de menor duração e que não resultam em gravidez (Izar et al., 2009, Izar et al., 2012), quando da emigração de novos machos ou em períodos de instabilidade, quando o macho dominante está perdendo sua posição. Esse tipo de estratégia também foi observada em *S. apella* e *S. nigritus* (Janson, 1984; Lynch Alfaro, 2005) e mesmo em

cativeiro (Carosi et al., 2005; Cooper, Bernstein, Frigaszy, & De Waal, 2001). A estratégia de confusão de paternidade em períodos de instabilidade favorece que machos que permaneçam no grupo após uma mudança na hierarquia protejam os filhotes, por haver probabilidade de paternidade (Izar et al., 2009).

A estratégia de confusão de paternidade pelas fêmeas de *S. xanthosternos* da ReBio Una, no contexto de maior razão sexual, também favorece as hipóteses de evitação de infanticídio e garantia de um aliado e protetor. Em macacos-prego, o macho dominante protege os infantes do grupo em conflitos agonísticos com outros membros do grupo, especialmente machos subordinados (Ferreira et al., 2006). Na ReBio Una, o elevado número de fêmeas e, conseqüentemente, de filhotes, os torna potencialmente mais vulneráveis a tentativas de infanticídio e/ou agressão por machos subordinados, como sugerido para *Cebus capucinus* (Izar et al., 2009).

4.4 Conclusões

A comparação entre a população de *S. nigritus* do PECB, a de *S. libidinosus* da FBV e a de *S. xanthosternos* de Una revelou que as características de organização social variam de acordo com diferenças na oferta de alimento, no risco de predação e na distribuição de fêmeas, conforme previsto pelos modelos socioecológicos (Kappeler & van Schaik, 2002). Tamanho e coesão de grupo refletem estratégias dos macacos-prego para minimizar os efeitos da competição intragrupo por alimentos usurpáveis e contar com a defesa grupal contra o risco de predação. A razão sexual reflete indiretamente esses efeitos, uma vez que o número de machos adultos nos grupos foi proporcional ao número de fêmeas, cuja distribuição foi diretamente afetada pela oferta de alimento. O efeito do risco de predação foi mais evidente na comparação entre as populações de *S. nigritus* do PECB e de *S. xanthosternos* da ReBio Una, que apresentaram a maior diferença na percepção de risco de predação. Como já discutido no capítulo anterior, a covariação observada nas características de organização social e variáveis ecológicas das três populações poderia ser um resultado fortuito, se os padrões comportamentais distintos fossem fruto de adaptações geneticamente herdadas distintas entre *S. nigritus*, *S. libidinosus* e *S. xanthosternos*.

Sob esse ponto de vista, chama a atenção que uma alta dinâmica FF tenha sido observada também para outra população de *S. nigritus*, na RPPN MFA (Lynch Alfaro, 2007), mas ainda não relatada em qualquer outra espécie de macaco-prego, o que poderia indicar um padrão típico de *S. nigritus*. No entanto, grupos de *S. nigritus* do Parque Nacional de Iguazú são tipicamente coesos (Di Bitetti, 2001), o que sugere que a dinâmica de fissão-fusão é outro aspecto flexível do sistema social de macacos-prego, como de fato sugerido por Aureli et al. (2008) para a ordem Primates.

De outro lado, os dados aqui relatados para *S. nigritus*, *S. libidinosus* e *S. xanthosternus*, em comparação com os dados da literatura discutidos anteriormente, sugerem que o sistema de acasalamento, dentro do gênero *Sapajus*, é menos flexível em função de contingências ecológicas. Embora tenham sido observadas diferenças quanto ao grau de monopolização de fêmeas férteis pelos machos dominantes dos grupos das três populações, correspondente à razão sexual dos grupos, conforme esperado pelos modelos, pode-se caracterizar um sistema de poliginia com viés de acasalamento para o macho dominante em todos os grupos de todas as três populações. Essa menor flexibilidade do sistema de acasalamento favorece as hipóteses de que esse elemento do sistema social de *Sapajus* é limitado por adaptações fisiológicas e comportamentais, ou das fêmeas, afetadas pela pressão de conflito intersexual (Izar et al., 2009), ou de machos, devido à baixa espermatogênese (Lynch Alfaro, 2005; Matthews, 2012).

5. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

Limites e amplitude da flexibilidade de sistemas sociais de *Sapajus*

Meu objetivo nesta tese foi testar as previsões dos modelos socioecológicos, a partir da comparação de três populações de macacos-prego, *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de ecótono Cerrado-Caatinga na região nordeste do Brasil, *S. nigritus* do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma área de Mata Atlântica de Planalto na região sudeste, e *S. xanthosternos* da Reserva Biológica de Una (ReBio UNA), uma área de Mata Atlântica na região nordeste. Para fazer tal comparação, assumi a perspectiva da Síntese Estendida da Teoria da Evolução, segundo a qual diversidade fenotípica resulta, necessariamente, do contexto de desenvolvimento dos organismos (Pigliucci, 2007; Laland et al., 2015). Essa perspectiva está de acordo com a ideia de que o conceito de plasticidade fenotípica pode ser aplicado para se referir a diferenças de resposta entre populações ou espécies, e não só de um mesmo indivíduo, frente a contextos ambientais distintos (Foster, 2013). Assim, investiguei se a variação em fatores relevantes para os modelos socioecológicos resulta em variação fenotípica entre as três populações estudadas correspondente à previsão dos modelos.

Os dados aqui apresentados confirmaram a expectativa de que as três populações estavam submetidas a diferentes condições de oferta de alimento e de risco de predação. A população de *S. nigritus* do PECB estava submetida ao menor risco percebido de predação e à menor oferta de alimento, tanto em termos de abundância, quanto em termos de tamanho das fontes. A população de *S. libidinosus* da FBV estava submetida a risco percebido de predação intermediário e à maior oferta de alimento, em termos de abundância, e tamanho intermediário de fontes de alimento. A população de *S. xanthosternos* da ReBio Una estava submetida ao maior risco percebido de predação e à oferta intermediária de alimento, em termos de abundância, e aos maiores tamanhos de fonte de alimento. A partir desta caracterização do contexto ecológico das três populações, testei uma série de previsões dos modelos socioecológicos quanto (1) à relação entre padrões de oferta e distribuição de alimento e regime de competição por alimento entre fêmeas, e entre este e as relações estabelecidas entre as fêmeas; (2) risco de predação e oferta de alimento e organização social; (3) razão sexual e sistema de

acasalamento. A hipótese dos modelos socioecológicos sobre a relação entre distribuição e tamanho de fontes de alimento e competição direta entre fêmeas do mesmo grupo foi corroborada pela diferença encontrada entre as três populações na frequência de interações agonísticas envolvendo fêmeas em fontes de alimento usurpáveis. As fêmeas das três populações alimentaram-se de recursos em manchas discretas usurpáveis, de tamanho pequeno a grande na FBV, intermediário a grande na ReBio Una, e pequenas no PECB. A competição direta por alimento na FBV foi seis vezes maior do que na ReBio Una e dez vezes maior do que no PECB; a diferença na frequência de interações agonísticas entre fêmeas de um grupo em fonte de alimento da ReBio Una e do PECB não foi significativa, mas ainda assim, foi o dobro. Os resultados encontrados, quanto à variação entre as populações em tamanho de área de vida e distância diária percorrida per capita por grupo social, também corroboram a hipótese de que competição indireta por alimento é um efeito da abundância de alimento no habitat. Quanto às relações sociais entre fêmeas, os resultados encontrados para a população do PECB e da FBV corroboraram a previsão dos modelos para relações de dominância, fracas ou ausentes no PECB e lineares e estáveis na FBV; para a dispersão de fêmeas, possível no PECB e ausente na FBV, e para as relações afiliativas, infrequentes e pouco diferenciadas no PECB, fortes e nepotistas na FBV. As relações entre fêmeas da ReBio Una não foram suficientemente explicadas pelos padrões de competição por alimento, especialmente as relações hierárquica fracas ou ausentes, e as relações de catação mais frequentes do que na FBV, sugerindo um efeito do risco de predação, permitindo a formação de grupos maiores de fêmeas, atraindo mais machos para o grupo. As relações entre risco de predação e oferta de alimento e organização social previstas pelos modelos foram corroboradas pelos resultados encontrados. Tamanho e coesão de grupo foram menores no PECB, refletindo a menor oferta de alimento e o menor risco percebido de predação. O maior tamanho de grupo foi observado na ReBio Una, refletindo maior risco de predação. A coesão de grupo foi similar na FBV e na ReBio Una, sugerindo um efeito da oferta de fontes usurpáveis de alimento de tamanho suficiente para sustentar os membros do grupo como uma unidade coesa. A razão sexual foi maior na ReBio Una do que nas outras duas áreas, confirmando a hipótese de que maior percepção de risco de predação pode levar a um aumento no número de machos por fêmeas em grupos de primatas. O sistema de acasalamento foi semelhante entre as três populações, podendo ser caracterizado como poligínico com viés de acasalamento para o macho dominante, em função de escolha ativa das fêmeas. O grau de

concentração das escolhas das fêmeas pelo macho dominante variou, conforme esperado, de acordo com a razão sexual, que afeta a possibilidade de monopolização de fêmeas por um macho, o que corrobora a hipótese de que o conflito sexual afeta as estratégias reprodutivas de *Sapajus*.

Em síntese, a hipótese central de que elementos dos sistemas sociais de primatas variam previsivelmente em função de variação em características de oferta e distribuição de alimento, risco de predação e demografia, foi corroborada pelos dados de três populações de três espécies filogenéticas do gênero *Sapajus*.

Os resultados aqui encontrados contribuíram também para testar algumas divergências entre os modelos clássicos que enfocam a relação entre fatores ecológicos e relações sociais entre fêmeas: a importância do risco de predação como causa proximal de variação nas relações entre fêmeas, a premissa de que a vida em grupo necessariamente incorre em competição por alimento para fêmeas, independentemente da abundância de alimento no habitat, quais as causas de dispersão de fêmeas de seu grupo natal (Isbell & Young, 2002; Izar, 2004), e a previsão de que competição direta por alimento entre grupos afeta as relações sociais entre fêmeas de um grupo em primatas (Koenig, 2000; Lu, Koenig, & Borries, 2008; Verderane et al., 2013). O resultado encontrado para as relações tolerantes e fortemente afiliativas entre as fêmeas de *S. xanthosternos* da ReBio Una sugerem um efeito do risco elevado de predação percebido por essa população (Suscke, 2014), favorecendo Isbell (1991). A ocorrência dos efeitos sociais de competição por alimento em todas as populações estudadas, apesar da grande variação em oferta de alimento, sugere que a vida em grupo necessariamente incorre em competição por alimento para fêmeas, favorecendo van Schaik (1989) e Sterck et al. (1997). Cabe destacar que, na população com maior diferença de posição hierárquica entre as fêmeas, os resultados sugerem que a competição direta por alimento não causou diferenças em sucesso reprodutivo das fêmeas. A dispersão facultativa de fêmeas observada na população de *S. nigritus* do PECB, independente de fissão de grupo ao longo de matrilineas, corrobora as previsões de Isbell & Young (1996) e Isbell (2004). A maior tolerância entre fêmeas, observada na população com menor competição direta entre grupos, sugere que essa variável não afeta relações sociais entre fêmeas da maneira esperada pelos modelos (Korjstjens, Sterck, & Noë, 2001). Inesperadamente, a variação na competição direta entre grupos entre as áreas sugeriu um efeito de densidade de grupos sociais, e não de densidade populacional conforme era esperado pelos modelos.

Em síntese, os resultados apresentados nesta tese para o gênero *Sapajus* corroboram grande parte das previsões da socioecologia sobre os efeitos de variáveis ecológicas em elementos dos sistemas sociais de primatas. Claramente, nenhum dos primeiros modelos sintéticos, que buscaram uma causa ecológica única capaz de explicar todas as variáveis do sistema social de primatas foi suficiente para explicar todos os resultados encontrados (Janson, 2000), nem mesmo todos os aspectos das relações sociais entre fêmeas, como mais modernamente preconizado (Isbell & Young, 2002). As mudanças observadas na estrutura social, por meio de Análises de Redes Sociais, nos grupos estudados por vários anos, e que experimentaram alteração na demografia, tanto na população de *S. nigritus* do PECB, quanto de *S. libidinosus* da FBV, confirmam a hipótese de que fatores intrínsecos à própria estrutura social afetam suas propriedades emergentes, em combinação com os efeitos ecológicos (Hinde, 1976; Strier, 2009; Strier, Lee, & Ives, 2014).

Os resultados aqui encontrados para *Sapajus*, somados aos encontrados para *Saimiri* (Boinski et al., 2002), dois gêneros de Platyrrhini, em comparação aos encontrados para cercopitecoides (Barton et al., 1996; Bergman, Beehner, Cheney, & Seyfarth, 2003; Hanya et al., 2008; Silk, Seyfarth, & Cheney, 1999), família de Catarrhini, portanto dois grupos que divergiram há cerca de 40 milhões de anos (Chatterjee et al., 2009), mostram respostas comportamentais semelhantes, de espécies filogeneticamente distantes, a problemas ecológicos semelhantes. Esse resultado se contrapõe a Thierry (2008), cuja crítica aos modelos socioecológicos se baseia no argumento de que “não seria razoável” esperar tal convergência adaptativa. Nossos resultados também se contrapõem a análises filogenéticas que identificam um componente de filogenia mais importante do que variação ecológica para explicar variação em padrões sociais de primatas (Koenig, Scarry, Wheeler, & Borries, 2013; Ossi & Kamilar, 2006; Rendall & Di Fiore, 2007). Por outro lado, estão de acordo com o resultado de que os modelos explicam mais variações intra do que entre clados (Koenig et al., 2013). A análise filogenética sem dúvida implementa maior rigor ao teste de hipóteses socioecológicas, pelo acréscimo do controle por tempo de divergência entre diferentes pares de grupos taxonômicos comparados (Freckleton, Harvey, & Pagel, 2002; Rendall & Di Fiore, 2007). No entanto, considero importante levar em conta que, em todos os estudos citados, que empregam uma análise filogenética da variação comportamental de primatas, a base de dados disponível para cada clado é bastante variável, de forma que são usados índices aproximados que

correspondem às variáveis relevantes para os modelos. Por exemplo, Wheeler, Scarry, & Koenig (2013) e Koenig et al. (2013) não encontraram, respectivamente, as relações previstas entre distribuição de alimento e taxas de agressão entre fêmeas de 23 espécies (3 Strepsirrhini, 17 Catarrhini e 3 Platyrrhini), e entre taxas de agressão e linearidade de hierarquia de dominância de fêmeas (16 espécies em 19 populações sendo 13 Cercopithecinae). No entanto, nesses trabalhos, em função do tipo de dados disponíveis na literatura, os autores compararam taxas gerais de agonismo envolvendo fêmeas, e não apenas aquelas relacionadas a fontes de alimento. Da mesma forma, muitos estudos filogenéticos usam categorias amplas, como bioma ou tipo de vegetação, como medidas suficientes de variação ecológica (por ex., Di Fiore & Rendall, 1994; Ossi & Kamilar, 2006). Como foi mostrado nesta tese, duas áreas de floresta tropical aqui estudadas apresentaram fontes de alimento com característica distintas, que é a variável que importa para os modelos. Esse mesmo tipo de constatação foi feita por Kamilar (Kamilar & Cooper, 2013), ao reavaliar um teste de hipóteses socioecológicas com independência filogenética para os lêmures de Madagascar (Ossi & Kamilar, 2006).

Assumindo-se que de fato, apesar dos problemas amostrais apontados, variação em contexto ecológico explica mais a variação entre populações da mesma espécie ou entre espécies próximas do que em categorias taxonômicas mais amplas, então a premissa adotada na apresentação desta tese, de que as diferenças observadas entre as populações refletem contextos de desenvolvimento distintos, e não (apenas) diferenças genéticas, está correta. Há ainda outra evidência favorável à premissa adotada. Se considerarmos as evidências moleculares de dois genes mitocondriais (Lynch Alfaro, Boubli, et al., 2012) e de morfologia pós-craniana (Wright et al., 2015), *S. xanthosternos* e *S. nigritus* são espécies mais próximas entre si, e do ancestral de *Sapajus*, e *S. libidinosus* é a espécie mais derivada. Assim, por uma perspectiva filogenética, se as diferenças comportamentais observadas estão relacionadas a mudanças genéticas, então deveríamos ter observado mais semelhanças nos sistemas sociais das populações da ReBio Una e do PECB, e características mais diferenciadas na população da FBV. Essa previsão só foi obedecida no que se refere à ausência de relações de dominância entre as fêmeas observada ReBio Una e no PECB, em contraposição à hierarquia de dominância linear observada na FBV. Não se pode descartar uma diferença herdada de temperamento entre as espécies que poderia estar relacionada a esses resultados (Thierry et al., 2008), mas, por esse argumento, seriam esperadas as mesmas semelhanças entre *S. nigritus* e *S. xanthosternos*, e diferenças

em *S. libidinosus*, também em outros aspectos do sistema social, particularmente nas relações entre fêmeas, uma vez que tais características são normalmente correlacionadas numa síndrome comportamental, o que limita a flexibilidade contingente ao contexto ecológico (DeWitt et al., 1998; Sih, Bell, & Johnson, 2004; Thierry, 2013). Os dados disponíveis para outras populações de *S. nigritus*, sobre hierarquia de dominância e relações de catação entre fêmeas (Di Bitetti, 1997; Di Bitetti, 2001; Lynch Alfaro, 2007), que mostram padrões mais similares à população de *S. libidinosus* da FBV do que à de *S. nigritus* do PECB, também favorecem a ideia de que a diversidade comportamental do gênero *Sapajus* reflete flexibilidade comportamental contingente a contextos ecológicos de desenvolvimento distintos. Além disso, a síndrome de relações sociais entre fêmeas residente nepotista também é observada no gênero *Cebus* (Fedigan & Bergstrom, 2010; O'Brien & Robinson, 1991; Perry, Manson, Muniz, Gros-Louis, & Vigilant, 2008). Por uma perspectiva filogenética, portanto, essa característica estaria presente no ancestral comum dos dois gêneros, além das espécies mais derivadas de *Sapajus* (*S. libidinosus*: este estudo; *S. apella*: Janson, 1985), sugerindo, no mínimo, baixo sinal filogenético, uma vez que não há mais semelhança entre pares de espécies mais próximos do que entre os mais distantes (Blomberg & Garland, 2002). Certamente, uma análise filogenética adequada da variação de sistemas sociais de *Sapajus* e *Cebus* precisa ser implementada com uma base de dados que inclua todas as espécies, e várias populações de cada espécie, de modo a cobrir a amplitude de flexibilidade comportamental de cada uma frente à variação ecológica e demográfica. Algumas tentativas já implementadas, para comportamento de união do pelo e para repertório sexual, com a base de dados limitada disponível (Lynch-Alfaro et al., 2012; Matthews, 2012), revelaram diferenças claras entre os gêneros *Sapajus* e *Cebus*, mas não entre espécies dos gêneros.

Outros resultados obtidos na pesquisa comparativa de longo prazo, entre as populações de *S. nigritus* do PECB e de *S. libidinosus* da FBV, apoiam as conclusões de que macacos-prego apresentam plasticidade fenotípica, aqui chamada de flexibilidade, contingente ao contexto ecológico de desenvolvimento.

Com base na hipótese de que as relações sociais podem ser mediadas por alterações fisiológicas nos indivíduos (Aureli & Schaffner, 2002), buscamos investigar se as diferenças sociais entre as populações da FBV e do PECB estariam correlacionadas a diferenças em perfis hormonais (Mendoza, Reeder, & Mason, 2003). Esperávamos diferenças em hormônios glicocorticoides, cuja função é modular a expressão de

comportamentos (Romero, 2002), mobilizando energia para o metabolismo e para a competição direta (Mendonça-Furtado, 2012). Conforme esperado, encontramos uma diferença significativa entre as duas populações, com níveis de cortisol inferiores no PECB em relação à FBV, de forma consistente com as diferenças de relações sociais. Na FBV, os níveis basais de metabólitos fecais de glicocorticoides (MFG) sofreram efeito da oferta de frutos (Mendonça-Furtado, 2012). Nessa área, como já salientado, as fontes de alimento têm características geradoras de competição direta (Verderane et al., 2013) e, quanto maior a sua oferta, maior a frequência de disputas entre os membros do grupo social e maiores os seus níveis de MFG. De fato, as interações agonísticas intragrupo foram o principal evento relacionado a picos de MFG na população da FBV. Já para *S. nigritus* no PECB o maior causador de picos de MFG foi a competição direta entre grupos e interespecífica, com muriquis (*Brachyteles arachnoides*), primatas simpátricos (Mendonça-Furtado, 2012).

Os estudos comparativos revelam a variabilidade fenotípica de *Sapajus* em outra dimensão: as habilidades de navegação por sua área de vida. Na população de *S. nigritus* do PECB, observamos padrões de deslocamento dos animais, em suas rotas diárias, condizentes com a navegação por dois sistemas de referência espacial, egocêntrico (mapa topológico ou rede de rotas habituais) e allocêntrico (mapa euclidiano) (Presotto & Izar, 2010). O uso de cada sistema esteve relacionado ao tipo de recurso alimentar explorado pelos macacos: rotas habituais quando se alimentavam de recursos uniformemente distribuídos pelo habitat, como bromélias e invertebrados, e mapa euclidiano para atingir recursos de alta qualidade encontrados recentemente, disponíveis em manchas, como frutos. Esse estudo nos levou a sugerir que o mapa topológico seria um sistema de navegação suficiente para habitats em que os recursos alimentares fossem abundantes e previsíveis, localizados próximos a uma rede de rotas fixas, o que testamos na população de *S. libidinosus* da FBV. Conforme esperado, a análise de 200 rotas diárias revelou a navegação por um sistema de rotas habituais, com raríssimas excursões para além de 50 metros da rede, consistente com nossa hipótese (Presotto *et al.*, em revisão). Sugerimos que essas diferenças encontradas no padrão de navegação, assim como as diferenças nos sistemas sociais, reflitam uma acomodação flexível às circunstâncias locais. Por nossa perspectiva, o sistema de orientação espacial de uma população reflete experiência com paisagens e regimes de oferta de alimento particulares, em conjunto com hábitos locomotores (Presotto *et al.*, em revisão).

A variação na estrutura do habitat ocupado por uma espécie pode influenciar fortemente os padrões de comportamento postural e locomotor (McGraw & Bshary, 2002). De fato, embora primatas do gênero *Sapajus* sejam considerados quadrúpedes arborícolas generalizados (Fleagle, 2013), estudos indicam que os padrões de comportamento posicional variam entre populações (Biondi, 2010; K. A. Wright, 2005). Na FBV, *S. libidinosus* é também quadrúpede arborícola, mas os macacos passam cerca de 30% de seu tempo de atividades no chão (Verderane, 2010), e exibem postura e locomoção bípedes, especialmente associados ao transporte e uso de ferramentas de pedra que usam para quebrar frutos encapsulados (Biondi, 2010; Frigaszy *et al.*, 2004 b; Liu *et al.*, 2009). Esse modo de locomoção contrasta com o padrão observado em congêneres já estudados, que apresentam muito pouca terrestrialidade (Fleagle & Mittermeier, 1980; Wright, 2007).

Outra peculiaridade dos grupos de *S. libidinosus* estudados na FBV é o uso de ferramentas para obtenção de alimento (Frigaszy *et al.*, 2004 b). Nosso estudo de longo prazo nos permitiu descobrir, por meio de observação naturalística e testes experimentais conduzidos em campo, que os macacos-prego da FBV são seletivos quanto aos materiais usados como ferramentas (Elisabetta Visalberghi & Addessi, 2013). Eles usam pedras como bigornas e martelos, e também algumas bigornas de madeira (troncos caídos). As bigornas de pedra são de arenito, o tipo de rocha mais comum na área de estudo, relativamente planas, sob uma sombra de árvore próxima (Visalberghi *et al.*, 2007). Os martelos são seixos de quartzito ou siltito, bastante raros na região, por isso são transportados até as bigornas, por distâncias relativamente curtas, em média 10 metros, mas podendo chegar a 50 metros (Visalberghi *et al.*, 2009a). Os macacos escolhem os martelos mais adequados para quebrar frutos de acordo com sua resistência à fratura, seguindo regras de otimização em suas escolhas por cocos e pedras martelo (Frigaszy *et al.*, 2010). Para selecionar as pedras martelo, baseiam-se em dicas visuais correlacionadas ao peso (tamanho e friabilidade), mas quando confrontados com pedras experimentais grandes e ocas versus pedras pequenas e densas, rapidamente passam a usar movimentos percussivos para testar as pedras antes da escolha, e sempre escolhem a mais pesada (Visalberghi *et al.*, 2009b). Além disso, são capazes de ajustar a força dos golpes com a pedra martelo à medida que o coco vai quebrando, como uma função da dureza do coco que estão quebrando (Mangalam, Izar, Visalberghi, & Frigaszy, 2016). O conjunto de resultados obtidos nessa pesquisa mudou a perspectiva geral da literatura, em que o uso

de ferramentas por macacos-prego era considerado uma consequência de seu comportamento manipulativo e exploratório, sem compreensão dos elementos pertinentes à tarefa que levavam ao sucesso (Fragaszy et al., 2004 b). Os macacos da FBV comportam-se de acordo com a percepção das potencialidades oferecidas por diferentes materiais para a quebra de diferentes recursos alimentares, ajustando seu comportamento de forma a minimizar os custos do comportamento, denotando planejamento (Visalberghi et al., 2009a). O desempenho cognitivo dessa população é muito diverso daquele apresentado por animais de cativeiro que aprenderam a usar ferramentas, sugerindo que a ontogênese em um meio ambiente repleto de estímulos sociais e físicos relacionados à quebra desencadeia processos cognitivos específicos (Eshchar, Izar, Visalberghi, Resende, & Frigaszy, 2016; Frigaszy et al., 2013).

Finalmente, num contraponto a essas constatações, a conclusão desta tese, de que variáveis de organização social e estrutura social são contingentes ao contexto ecológico, se aplica menos ao sistema de acasalamento de *Sapajus*. Ainda que uma variação no grau de concentração das escolhas tenha sido encontrada nesta tese, o macho dominante foi o parceiro mais escolhido pelas fêmeas proceptivas em todas as populações, como é o padrão relatado para a maior parte das populações já estudadas (Di Bitetti & Janson, 2001; Carosi, Linn, & Visalberghi, 2005; Izar, Stone, Carnegie, & Nakai, 2009; Janson, 1984; Lynch Alfaro, 2005; Matthews, 2012). Esse resultado contrasta com a flexibilidade de sistemas de acasalamento encontrada em outros Platyrrhini, como o gênero *Alouatta* (Van Belle & Bicca-Marques, 2015) e, mais notadamente, os Callitrichinae, que apresentam variação intra e entre espécies e gêneros no sistema de acasalamento entre monogamia, poliginia e poliandria (Digby, Ferrari, & Saltzman, 2006; Goldizen, 1988; Yamamoto, Arruda, Alencar, & Araújo, 2009). Em *Alouatta*, variação na disponibilidade de territórios com alimento de qualidade pode estar relacionada à dinâmica de invasões de grupos por machos estranhos e à pressão de infanticídio, e pode explicar a variação entre grupos em padrões de acasalamento (Pope, 2000). Já a flexibilidade de sistema reprodutivo dos calitriquídeos tem sido mais atribuída à variação na demografia de grupos, que afeta o balanço entre cooperação para o cuidado à prole e competição por oportunidade reprodutiva que ocorre dentro do sistema de cuidado cooperativo típico da família (Digby et al., 2006; Ferrari & Digby, 1996; Garber, 1997). A investigação sobre relação entre variáveis ecológicas e variação em sistema de acasalamento em primatas não humanos é

escassa (Koenig et al., 2013), limitando a discussão mais ampla sobre nossos achados em relação à ordem Primates. Assim, esta tese contribui para preencher essa lacuna.

Esta tese também contribui por acrescentar validade às premissas da socioecologia e da ecologia comportamental para primatas, o que é relevante para a aplicação dessa modelagem aos estudos de evolução humana (Foley, 2001; Izar, 2009; McGrew & Foley, 2009; Plavcan, 2000; Tomasello, 2010). Grande parte das inferências sobre padrões de sistema social de hominíneos extintos reside na investigação do tipo de recurso alimentar utilizado a partir de padrões de dentição e isótopos de carbono (Lee-Thorp, Sponheimer, & Luyt, 2007; Sponheimer & Lee-Thorp, 1999; Ungar, Grine, & Teaford, 2006; Ungar, Krueger, Blumenshine, Njau, & Scott, 2012). A combinação desses dados com registros paleoecológicos e paleoclimáticos permitem inferir a distribuição e abundância de alimento encontrado pelas espécies extintas (Bennàsar, Cáceres, & Cuenca-Bescós, 2015; Kingston, 2007). A partir desses dados, associados a tamanho de corpo, incluindo dimorfismo sexual, os padrões sociais são inferidos, com base nos modelos socioecológicos para primatas analisados nesta tese (Aiello & Anton, 2012; Aiello & Key, 2002; Foley, 1990; Plavcan, 2000).

Perspectivas futuras

Os dados aqui apresentados podem mudar radicalmente nos próximos anos. Ao longo dos últimos anos, tem havido uma rápida expansão da agricultura intensiva no sul do Piauí. Uma análise de imagens de satélite dos anos de 1987, 2000 e 2013, da cobertura vegetal de 30 km² ao redor da Fazenda Boa Vista, mostrou um crescimento anual de 25% na área desmatada para agricultura entre 2000 e 2013. Se a velocidade de desmatamento do ecótono Cerrado/Caatinga para conversão em agricultura permanecer a mesma, por volta do ano de 2022, a FBV estará isolada entre monoculturas (Presotto et al., submetido). Populações de macacos-prego isoladas em fragmentos circundados por monoculturas tendem a crescer muito rapidamente, se puderem explorar a plantação como recurso alimentar (Lins, 2015). Em julho de 2016, o governo do Estado de São Paulo aprovou uma lei permitindo a exploração privada do potencial turístico e madeireiro de unidades de conservação, incluindo o Parque Estadual Carlos Botelho (Lei Nº 16.260, de 29 de junho de 2016). Entre outros

impactos negativos, como a introdução de doenças letais para primatas não humanos (Pusey, Wilson, & Collins, 2008), ambas as atividades podem alterar o padrão de oferta de alimento para primatas no habitat (Chapman & Peres, 2001). Estudos mostram que alterações antrópicas na oferta de alimento podem alterar o regime de competição por alimento a que primatas estão submetidos (este estudo; Rangel-Negrín, Coyohua-Fuentes, Chavira, Canales-Espinosa, & Dias, 2014; Sterck, 1999). Pelo menos um estudo já demonstrou que o grau de distúrbio antropogênico no habitat diminui o repertório de interações sociais de primatas (Rangel-Negrín, Fuentes, Espinosa, & Dias, 2016).

Assim, encerro esta tese enfatizando a necessidade urgente de aliar a pesquisa básica a esforços para proteger as áreas e populações estudadas (Caro & Sherman, 2011) e de iniciar novos estudos, com novas populações, que permitam identificar a extensão da (bio)diversidade comportamental de primatas em geral, e do gênero *Sapajus* em particular (Lynch Alfaro, Izar, & Ferreira, 2014), antes que a destruição de seus habitats leve à uniformização dos padrões de sistema social ao observado em cativeiro e semiliberdade (Izar & Ferreira, 2007).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aiello, L. C., & Anton, S. C. (2012). Human biology and the origins of Homo. *Current Anthropology*, 53(56), S000–S000. <http://doi.org/10.1086/667693>
- Aiello, L. C., & Key, C. (2002). Energetic consequences of being a *Homo erectus* female. *American Journal of Human Biology : The Official Journal of the Human Biology Council*, 14(5), 551–65. <http://doi.org/10.1002/ajhb.10069>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior : Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), 227–267.
- Alves, R. R. N., Mendonça, L. E. T., Confessor, M. V. a, Vieira, W. L. S., & Lopez, L. C. S. (2009). Hunting strategies used in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 5, 12. <http://doi.org/10.1186/1746-4269-5-12>
- Anderson, J., Rowcliffe, J. M., & Cowlshaw, G. (2007). Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation*, 135(2), 212–222. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.022>
- Asensio, N., Korstjens, A. H., & Aureli, F. (2009). Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys : a multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 649–659. <http://doi.org/10.1007/s00265-008-0699-9>
- Aureli, F., & Schaffner, C. M. (2002). Relationship assessment through emotional mediation. *Behaviour*, 139, 393–420.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., ... van Schaik, C. P. van. (2008). Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654. <http://doi.org/10.1086/586708>
- Baker, R. J., & Bradley, R. D. (2006). Speciation in Mammals and the Genetic Species Concept. *J. Mammal.*, 87(4), 643–662. Retrieved from <http://eutils.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/eutils/elink.fcgi?dbfrom=pubmed&id=19890476&retmode=ref&cmd=prlinks>

- Barton, R. A., Byrne, R. W., & Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 38, 321–329.
- Basabose, A. K. (2004). Fruit availability and chimpanzee party size at Kahuzi montane forest, Democratic Republic of Congo. *Primates*, 45(4), 211–219. <http://doi.org/10.1007/s10329-004-0087-7>
- Benchimol, M., & Peres, C. A. (2013). Anthropogenic modulators of species-area relationships in Neotropical primates: A continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1339–1352. <http://doi.org/10.1111/ddi.12111>
- Bennàsar, M., Cáceres, I., & Cuenca-Bescós, G. (2015). Paleoecological and microenvironmental aspects of the first European hominids inferred from the taphonomy of small mammals (Sima del Elefante, Sierra de Atapuerca, Spain). *Comptes Rendus - Palevol*, 15(6), 635–646. <http://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.07.006>
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2003). Hierarchical classification by rank and kinship in baboons. *Science (New York, N.Y.)*, 302(5648), 1234–6. <http://doi.org/10.1126/science.1087513>
- Bezanson, M., Garber, P. A., Murphy, J. T., & Premo, L. S. (2008). Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, 70(3), 282–293. <http://doi.org/10.1002/ajp.20486>
- Bianchi, R. D. C., & Mendes, S. L. (2007). Ocelot (*Leopardus pardalis*) predation on primates in Caratinga Biological Station, Southeast Brazil. *American Journal of Primatology*, 69(10), 1173–1178. <http://doi.org/10.1002/ajp.20415>
- Biondi, L. C. M. (2010). *Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego Cebus libidinosus Spix, 1823*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- Bishop, N., Hrdy, S. B., Teas, J., & Moore, J. (1981). Measures of Human Influence in Habitats

- of South Asian Monkeys. *International Journal of Primatology*, 2(2), 153–167.
- Blomberg, S. P., & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. <http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai forest: behavioural ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Boinski, S. (2000). Social manipulation within and between troops mediates primate group movement. In Boinski, S., Garber, P.A. (Eds.), *On the Move*. University of Chicago Press, Chicago, (pp. 421–469.).
- Boinski, S. U. E., Kauffman, L., Westoll, A., Stickler, C. M., Cropp, S., & Ehmke, E. (2003). Are vigilance, risk from avian predators and group size consequences of habitat structure? A comparison of three species of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*). *Behaviour*, 140, 1421–1467.
- Boinski, S. U. E., Sughrue, K., Selvaggi, L., Quatrone, R., Henry, M., & Cropp, S. (2002). An expanded test of the ecological model of primate social evolution: competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*). *Behaviour*, 139, 227–261.
- Bolhuis, J. J., Brown, G. R., Richardson, R. C., & Laland, K. N. (2011). Darwin in mind: New opportunities for evolutionary psychology. *PLoS Biology*, 9(7). <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001109>
- Bornstein, M. H. (1980). *Comparative methods in psychology*. Psychology Press.
- Borries, C., Larney, E., Lu, A., Ossi, K., & Koenig, A. (2008). Costs of group size: Lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology*, 19(6), 1186–1191. <http://doi.org/10.1093/beheco/arn088>
- Bowler, M., & Bodmer, R. (2009). Social behavior in fission-fusion groups of red Uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). *American Journal of Primatology*, 71(12), 976–987. <http://doi.org/10.1002/ajp.20740>

- Bronikowski, A. M., & Altmann, J. (1996). Foraging in a variable environment: weather patterns and the behavioral ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39(1), 11–25. <http://doi.org/10.1007/s002650050262>
- Brown, A. D., & Zunino, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: Evidence for adaptability. *Folia Primatologica*, 54(3-4), 187–195. <http://doi.org/10.1159/000156443>
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S., & Galetti, M. (2013). Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores. *PLoS ONE*, 8(2). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0056252>
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E., Kierulff, M. C. M., & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 71(5), 366–372. <http://doi.org/10.1002/ajp.20648>
- Caro, T., & Sherman, P. W. (2011). Endangered species and a threatened discipline : behavioural ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 111–118. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.008>
- Carolyn M. Crockett, & Janson, C. H. (2000). Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory. In Van Schaik, C. P., & Janson, C. H. (eds.). *Infanticide by males and its implications* Cambridge University Press. (pp. 75–98).
- Carosi, M., Linn, G. S., & Visalberghi, E. (2005). The Sexual Behavior and Breeding System of Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Advances in the Study of Behavior* 35(05). [http://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35003-0](http://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35003-0)
- Carosi, M., & Visalberghi, E. (2002). Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Physical Anthropology*, 118(1), 11–24. <http://doi.org/10.1002/ajpa.10083>

- Carvalho, O. de, Ferrari, S. F., & Strier, K. B. (2004). Diet of a miqui group (*Brachyteles arachnoides*) in continuous primary forest. *Primates*, 45(3), 201–204. <http://doi.org/10.1007/s10329-004-0079-7>
- Carvalho, A. M. de A. (1998). Etologia e comportamento social. In *Psicologia: Reflexões (im) pertinentes*. São Paulo: Casa do Psicólogo (pp. 195–224).
- Champagne, F. a. (2010). Epigenetic influence of social experiences across the lifespan. *Developmental Psychobiology*, 52(4), 299–311. <http://doi.org/10.1002/dev.20436>
- Chancellor, R. L., & Isbell, L. a. (2009). Food site residence time and female competitive relationships in wild gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1447–1458. <http://doi.org/10.1007/s00265-009-0805-7>
- Chapman, C. a, & Rothman, J. M. (2009). Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates; Journal of Primatology*, 50(1), 12–22. <http://doi.org/10.1007/s10329-008-0123-0>
- Chapman, C. a, Wrangham, R. W., & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59–70. <http://doi.org/10.1007/BF00175729>
- Chapman, C. A. (1990a). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(6), 409–414. <http://doi.org/10.1007/BF00170898>
- Chapman, C. A. (1990b). Ecological constraints on group size in three species of Neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55(55), 1–9. <http://doi.org/10.1159/000156492>
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Determinants of group size in Paimtes: the importance of travel costs.pdf. In Boinski S, Garber PA, editors. *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups Chicago: University of Chicago Press*. (pp. 24–48).
- Chapman, C. A., & Peres, C. A. (2001). Primate Conservation in the New Millennium : The Role of Scientists. *Evolutionary Anthropology*, 10: 16–33.

- Chapman, C. A., & Wrangham, R. (1994). Indices of Habitat-wide Fruit Abundance in Tropical Forests1. *Biotropica*, 26(2), 160–171.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(1), 41–47. <http://doi.org/10.1086/659947>
- Chatterjee, H. J., Ho, S. Y. W., Barnes, I., & Groves, C. (2009). Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1–19. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-9-259>
- Cheney, D. L. (1992). Intragroup cohesion and intergroup hostility: The relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. *Behavioral Ecology*, 3(4), 334–345. <http://doi.org/10.1093/beheco/3.4.334>
- Clutton-Brock, T. H. (2004). What is sexual selection? In P.M. Kappeler and C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates, New and comparative perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge. (pp. 24–36).
- Clutton-Brock, T. H., Hodge, S. J., Spong, G., Russell, a F., Jordan, N. R., Bennett, N. C., ... Manser, M. B. (2006). Intrasexual competition and sexual selection in cooperative mammals. *Nature*, 444(7122), 1065–1068. <http://doi.org/10.1038/nature05386>
- Cooper, M. A., Bernstein, I. S., Fragaszy, D. M., & De Waal, F. B. M. (2001). Integration of new males into four social groups of tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 22(4), 663–683. <http://doi.org/10.1023/A:1010745803740>
- Cords, M. (2000). The number of males in guenon groups. In Kappeler, P., ed. *Primate Males*. Cambridge: Cambridge University Press, (pp. 84–96.).
- Cowlishaw, G. U. Y. (1997). Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*, 53(4), 667–686.
- Crockett, C., & Janson, C. (2000). Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory. In van Schaik CP, Janson CH, editors. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. (pp. 75–98).

- Croes, B. M., Laurance, W. F., Lahm, S. ., Tchignoumba, L., Alonso, A., Lee, M. ., ... Buij, R. (2007). The influence of hunting on antipredator behaviour in Central African monkeys and duikers. *Biotropica*, 39(2), 257–263. <http://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00247.x>
- Crook, J. H. (1970). Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology. *Animal Behaviour*, 18(2), 197–209. [http://doi.org/10.1016/S0003-3472\(70\)80029-X](http://doi.org/10.1016/S0003-3472(70)80029-X)
- Crook, J. H., & Goss-Custard, J. D. (1972). Social ethology. *Annual Review of Psychology*, 23(90), 277–312. <http://doi.org/10.1146/annurev.ps.23.020172.001425>
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of the Species*. Darwin (Vol. 5). [http://doi.org/10.1016/S0262-4079\(09\)60380-8](http://doi.org/10.1016/S0262-4079(09)60380-8)
- de Queiroz, K. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 Suppl, 6600–6607. <http://doi.org/10.1073/pnas.0502030102>
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Cost and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(97), 77–81. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00647.x>
- Di Bitetti, M. S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a Platyrrhine Primate. *Animal Behaviour*, 54(1), 199–211. <http://doi.org/10.1006/anbe.1996.0416>
- Di Bitetti, M. S. (2000). The distribution of grooming among female primates: Testing hypotheses with the Shannon-Wiener Diversity Index. *Behaviour*, 137(11), 1517–1540. <http://doi.org/10.1163/156853900502709>
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(1), 33–45. <http://doi.org/10.1017/S0952836901000048>
- Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2001). Reproductive Socioecology of Tufted Capuchins (*Cebus apella nigrinus*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*,

22(2), 127–142.

- Di Fiore, A. (2004). Diet and feeding ecology of woolly monkeys in a Western Amazonian rain forest. *International Journal of Primatology*, 25(4), 767–801.
<http://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000029122.99458.26>
- Di Fiore, A., & Campbell, C. J. (2005). Contemporary issues in ecology, behavior and evolution of the atelin primates. *International Journal of Primatology*, 26(5), 995–997.
<http://doi.org/10.1007/s10764-005-6454-4>
- Di Fiore, A., & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(21), 9941–9945.
<http://doi.org/10.1073/pnas.91.21.9941>
- Dias, A. C. (2005). Composição florística, fitossociologia, diversidade de espécies arbóreas e comparação de métodos de amostragem na floresta ombrófila densa do Parque Estadual Carlos Botelho/SP-Brasil. *Tese de Doutorado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba*.
- Dias, A., Custodio-Filho, A., Franco, G., & Couto, H. (1995). Estrutura do componente arbóreo em um trecho de floresta pluvial atlântica secundária – Parque Estadual Carlos Botelho. *Revista Do Instituto Florestal*, 7(2), 125–155.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of Group Size on Ranging Patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 209–221.
- Digby, L.J., Ferrari, S.F., Saltzman, W. (2006). Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. *Primates in Perspective*, (1984), 85–106.
- Domingues, E., & Silva, D. (1988). Geomorfologia do Parque Estadual de Carlos Botelho. *Boletim Técnico Do Instituto Florestal*, 42, 71–105.
- Dunbar, R. I. M. (1996). Determinants of group size in primates: a general model. *Proceedings of the British Academy*, 88, 33–57.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2010). Bondedness and sociality, 775–803.

<http://doi.org/10.1163/000579510X501151>

- Eason, P. (1981). Harpy eagle attempts predation on adult howler monkey. *The Condor*, 91, 469–470.
- Eisenberg, J. F., Muckenhirn, N. A., & Rudran, R. (1972). The Relation between Ecology and Social Structure in Primates, 176(4037), 863–874.
- Escobar-Páramo, P. (1999). Inbreeding avoidance and the evolution of male mating strategies. *Doctoral Dissertation. Stony Brook University, New York*.
- Eshchar, Y., Izar, P., Visalberghi, E., Resende, B., & Fragaszy, D. (2016). When and where to practice: social influences on the development of nut-cracking in bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*). *Animal Cognition*, 19(3). <http://doi.org/10.1007/s10071-016-0965-6>
- Fedigan, L., & Bergstrom, M. (2010). Dominance among female white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*): hierarchical linearity, nepotism, strength and stability. *Behaviour*, 147(7), 899–931. <http://doi.org/10.1163/000579510X497283>
- Fedigan, L., & Jack, K. (2009). Female dispersal in a female-philopatric species, *Cebus capucinus*. *Behaviour*, 146(4), 471–497. <http://doi.org/10.1163/156853909X404420>
- Ferrari, S. F., & Digby, L. J. (1996). Wild *Callithrix* groups: Stable extended families? *American Journal of Primatology*, 38(1), 19–27. [http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)38:1<19::AID-AJP3>3.3.CO;2-F](http://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1<19::AID-AJP3>3.3.CO;2-F)
- Ferreira, R. G., Jerusalinsky, L., Silva, T. C. F., de Souza Fialho, M., de Araújo Roque, A., Fernandes, A., & Arruda, F. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. *Primates*, 50(4), 357–362. <http://doi.org/10.1007/s10329-009-0156-z>
- Ferreira, R. G., Lee, P. C., & Izar, P. (2008). Exchange, affiliation, and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 68(8), 765–76. <http://doi.org/10.1002/ajp.20277>

- Ferreira, R. G., Lee, P. C., & Izar, P. (2008). Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 79(6), 463–75. <http://doi.org/10.1159/000158525>
- Flack, J. C., Girvan, M., de Waal, F. B. M., & Krakauer, D. C. (2006). Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, 439(7075), 426–429. <http://doi.org/10.1038/nature04326>
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-378632-6.00007-0>
- Fleagle, J. G., & Mittermeier, R. A. (1980). Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 52(3), 301–314. <http://doi.org/10.1002/ajpa.1330520302>
- Fogaça, M. D. (2009). Estratégias de seleção de sítios de dormida por *Cebus nigrinus*. *Dissertação (Psicologia (Psicologia Experimental)) - Universidade de São Paulo, São Paulo*.
- Fogaça, M. D. (2014). Comportamento alimentar e propriedades físicas dos alimentos consumidos por macacos-prego (*Sapajus nigrinus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, SP. *Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo*.
- Foley, R. A. (1990). The causes of brain enlargement in human evolution. *Behavioural & Brain Science*, 13, 354–356. <http://doi.org/10.1017/S0140525X00079103>
- Foley, R. A. (2001). In the Shadow of the Modern Synthesis ? *Paleoanthropology*, 14, 5–14.
- Foster, S. A. (2013). Evolution of behavioural phenotypes: Influences of ancestry and expression. *Animal Behaviour*, 85(5), 1061–1075. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.008>
- Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & de Oliveira, M. G. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal*

- of Primatology*, 64(4), 359–66. <http://doi.org/10.1002/ajp.20085>
- Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368(1630), 20120410. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0410>
- Fragaszy, D. M., Greenberg, R., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P., & Liu, Q. (2010). How wild bearded capuchin monkeys select stones and nuts to minimize the number of strikes per nut cracked. *Animal Behaviour*, 80(2). <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.018>
- Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2016). Body mass in wild bearded capuchins, (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, 78(4), 473–484. <http://doi.org/10.1002/ajp.22509>
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Reading. <http://doi.org/10.1007/s10329-005-0129-9>
- Freckleton, R., Harvey, P., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712–726. <http://doi.org/10.1086/285592>
- Fukuda, F. (1989). Habitual fission-fusion and social organization of the Hakone troop T of Japanese macaques in Kanagawa prefecture, Japan. *International Journal of Primatology*, 10(5), 419–439. <http://doi.org/10.1007/BF02736369>
- Garber, P. A. (1997). One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 5(6), 187–199. [http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1997\)5:6<187::AID-EVAN1>3.0.CO;2-A](http://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1997)5:6<187::AID-EVAN1>3.0.CO;2-A)
- Gillespie, T. R., & Chapman, C. A. (2001). Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): An evaluation of the generality of the ecological-

- constraints model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(4), 329–338.
<http://doi.org/10.1007/s002650100371>
- Godfrey, S. S., Bull, C. M., James, R., & Murray, K. (2009). Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Egernia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 1045–1056. <http://doi.org/10.1007/s00265-009-0730-9>
- Gogarten, J. F., & Koenig, A. (2013). Reproductive seasonality is a poor predictor of receptive synchrony and male reproductive skew among nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1), 123–134.
<http://doi.org/10.1007/s00265-012-1432-2>
- Goldizen, A. W. (1988). Tamarin and marmoset mating systems: Unusual flexibility. *Trends in Ecology and Evolution*, 3(2), 36–40. [http://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90045-6](http://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90045-6)
- Grafen, A. (1984). Natural Selection, Kin Selection, and Group Selection. *Behavioural Ecology*. <http://doi.org/papers2://publication/uuid/3E0E8E8B-B12A-46D2-AEA0-2062D25A790C>
- Griffiths, P. (2002). What is innateness? *The Monist*, 85(1), 70–85.
- Griffiths, P. E., & Gray, R. D. (2001). Darwinism and developmental systems. *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*, 195–218.
<http://doi.org/10.1.1.41.8606>
- Groves, C. (2001). Primate Taxonomy. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 407–408. <http://doi.org/10.1002/ajpa.20020>
- Groves, C. (2012). Species Concept in Primates. *American Journal of Primatology*, 74(8), 687–691. <http://doi.org/10.1002/ajp.22035>
- Hall, C. L., & Fedigan, L. M. (1997). Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53(5): 1069–1082.
<http://doi.org/10.1006/anbe.1996.0392>

- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52. [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](http://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Hanya, G., Matsubara, M., Hayaishi, S., Zamma, K., Yoshihiro, S., Kanaoka, M. M., ... Takahata, Y. (2008). Food conditions, competitive regime, and female social relationships in Japanese macaques: within-population variation on Yakushima. *Primates; Journal of Primatology*, 49(2), 116–25. <http://doi.org/10.1007/s10329-007-0073-y>
- Harris, T. R. (2006). Between-group contest competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 317–329. <http://doi.org/10.1007/s00265-006-0261-6>
- Heesen, M., Rogahn, S., Ostner, J., & Schülke, O. (2013). Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), 1053–1066. <http://doi.org/10.1007/s00265-013-1530-9>
- Heinze, J., & Hölldobler, B. (1993). Fighting for a harem of queens: physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(18), 8412–8414. <http://doi.org/10.1073/pnas.90.18.8412>
- Hemelrijk, C. K. (1990). Models of , and tests for , reciprocity , unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, 39, 1013–1029.
- Hemelrijk, C. K., Wantia, J., & Isler, K. (2008). Female dominance over males in primates: Self-organisation and sexual dimorphism. *PLoS ONE*, 3(7). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0002678>
- Henzi, S. P., Forshaw, N., Boner, R., Barrett, L., & Lusseau, D. (2013). Scalar social dynamics in female vervet monkey cohorts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368(1618), 20120351. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0351>

- Hill, R. A., & Lee, P. C. (1998). Predation risk as an influence on group size in cercopithecoid primates : implications for social structure. *Journal of Zoology*, 245(04), 447-456. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00119.x>
- Hill, R., & Dunbar, R. (1998). An Evaluation of the Roles of Predation Rate and Predation Risk as Selective Pressures on Primate Grouping Behaviour. *Behaviour*, 135(4), 411–
<http://doi.org/430.10.1163/156853998793066195>
- Hinde, R. (1976). Interactions , Relationships and Social Structure. *Man, New Series*, 11(1), 1–17. <http://doi.org/10.2307/2800384>
- Hinde, R. A. (1983). *Primate Social Relationships, an Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hogan, J. A. (2014). A framework for the study of behavior. *Behavioural Processes*, 1–9. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.05.003>
- Holekamp, K., Boydston, E., & Smale, L. (2000). Group travel in social carnivores. In: Boinski S, Garber PA, editors. *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* Chicago: University of Chicago Press. (pp. 587–627).
- Houle, D. (1992). Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130(1), 195–204. <http://doi.org/citeulike-article-id:10041224>
- Hrdy, S. B. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1(1), 13–40. [http://doi.org/10.1016/0162-3095\(79\)90004-9](http://doi.org/10.1016/0162-3095(79)90004-9)
- Huxley, J. (1966). Ritualization of behaviour in animals and men. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 251, 249–271.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition : patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143–155. <http://doi.org/10.1093/beheco/2.2.143>
- Isbell, L. A. (1994). Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(2), 61–71.

<http://doi.org/10.1002/evan.1360030207>

- Isbell, L. A. (2004). Is there no place like home? Ecological bases of female dispersal and philopatry and their consequences for the formation of kin groups. *Kinship and Behavior in Primates*, 108, 71–108.
- Isbell, L. A. ., & Vuren, D. Van. (1996). Differential Costs of Locational and Social Dispersal and Their Consequences for Female Group-Living Primates. *Behaviour*, 133(1), 1–36.
- Isbell, L. A., Pruettz, J. D., & Young, T. P. (1998). Movements of vetvets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(2), 123–133. <http://doi.org/10.1007/s002650050420>
- Isbell, L. a., & Young, T. P. (1993). Human presence reduces predation in a free-ranging vervet monkey population in Kenya. *Animal Behaviour*. <http://doi.org/10.1006/anbe.1993.1145>
- Isbell, L., & Young, T. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139(2), 177–202. <http://doi.org/10.1163/156853902760102645>
- Izar, P. (1994). Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro. *Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo*.
- Izar, P. (1999). Aspectos de ecologia e comportamento de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em área de Mata Atlântica, São Paulo. *Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo*.
- Izar, P. (2002). Estratégias de forrageamento em *Cebus apella*. In. In F.S. Albuquerque, org *Anais XX Encontro Anual de Etologia. UFRN, Natal*, (pp. 51–63).
- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigratus* in a southeastern atlantic forest: An analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141(1). <http://doi.org/10.1163/156853904772746619>

- Izar, P. (2008). Dispersão de sementes por *Cebus nigritus* e *Brachyteles arachnoides* em área de Mata Atlântica, Parque Estadual Intervales, SP. *A Primatologia No Brasil* - 9, 8-24.
- Izar, P. (2009). Ambiente de Adaptação Evolutiva. In *Psicologia Evolucionista ed. Rio de Janeiro : Guanabara Koogan* (pp. 22-32).
- Izar, P., & Ferreira, R. G. (2007). Socioecologia de macacos-prego (*Cebus* spp .) selvagens e provisionados : uma análise comparativa. In *JC Bicca Marques (Ed.). A Primatologia no Brasil. Porto Alegre, EDIPUCRS, vol. 10*, (pp. 323-338).
- Izar, P., Ferreira, R. G., & Sato, T. (2006). Describing the organization of dominance relationships by dominance-directed tree method. *American Journal of Primatology*, 68(2). <http://doi.org/10.1002/ajp.20216>
- Izar, P., Japyassú, H. F., & Alberts, C. C. (2005). Métodos da Teoria dos Grafos para Análise Quantitativa do Comportamento. In *A. Garcia, RS Tokumaru & EB Borloti (Orgs.) Etologia: Uma Perspectiva Histórica e Tendências Contemporâneas. Vitória: Multiplicidade.* (pp. 249-258).
- Izar, P., Ramos-da-Silva, E. D., De-Resende, B. D., & Ottoni, E. B. (2007). A case of infanticide in tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *Mastozoología Neotropical*, 14(1), 73-76. http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0327-93832007000100009&lng=en&nrm=iso&tlng=en
- Izar, P., & Resende, B. D. (2007). Métodos para o estudo do comportamento. In: Rodrigues, M.M.P. & Menandro, P.R.M. (Orgs). (2007). *Lógicas metodológicas: Trajetos de pesquisa em Psicologia*. Vitória: Programa de Pós-Graduação em Psicologia da UFES / GM Editora. (p. 93-117).
- Izar, P., & Sato, T. (1997). Influência de abundância alimentar sobre a estrutura de espaçamento interindividual e relações de dominância em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). In *SF Ferrari & H. Schneider (Eds). A Primatologia no Brasil 5 ed. Belém : Editora Universitária - UFPA*, (pp. 250-267).
- Izar, P., Stone, A., Carnegie, S., & Nakai, S. (2009). *Sexual Selection, Female Choice and*

- Mating Systems. South American Primates.: Springer New York.*
<http://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3>
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-Dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., ... Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315–31. <http://doi.org/10.1002/ajp.20968>
- Izar, P., Verderane, M. P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., De Oliveira, M. G., Shirley, J., & Fragaszy, D. (2006). Cross-genus adoption of a marmoset (*Callithrix jacchus*) by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*): Case report. *American Journal of Primatology*, 68(7). <http://doi.org/10.1002/ajp.20259>
- Izawa, K. (1979). Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 20(1), 57–76. <http://doi.org/10.1007/BF02373828>
- Jacobs, A. (2010). Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together. *Behavioural Processes*, 84(3), 678–680. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.03.004>
- Janson, C. H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey, *Cebus apella* (primates: Cebidae). *Z. Tierpsychol.*, 65, 177–200. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb00098.x>
- Janson, C. H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*), 18(2), 125–138.
- Janson, C. H. (1988). Food Competition in Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*): Quantitative Effects of Group Size and Tree Productivity. *Behaviour*, 105(1), 53–76.
- Janson, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40(5), 910–921. [http://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80993-5](http://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80993-5)
- Janson, C. H. (2000). Primate socio-ecology: The end of a golden age. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 9(2), 73–86.

[http://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(2000\)9:2<73::AID-EVAN2>3.0.CO;2-X](http://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(2000)9:2<73::AID-EVAN2>3.0.CO;2-X)

- Janson, C. H., Else, J. G., & Lee, P. C. (1986). The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys (*Cebus*). In *Primate Ecology and Conservation* (Vol. III, pp. 169–179).
- Janson, C. H., Stiles, E. W., & White, D. W. (1986). Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. In *Frugivores and seed dispersal. Springer Netherlands*. (pp. 83-92)
- Janson, C. H., & Van Schaik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour*, 105(1-2), 165–186.
<http://doi.org/10.1163/156853988X00502>
- Kamilar, J. M., & Cooper, N. (2013). Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(April), 20120341. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0341>
- Kappeler, P. M., Barrett, L., Blumstein, D. T., & Clutton-Brock, T. H. (2013). Constraints and flexibility in mammalian social behaviour: introduction and synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120337–20120337. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0337>
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of Primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707–740.
<http://doi.org/10.1023/A:1015520830318>
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2004). Sexual selection in primates: review and selective preview. In P. Kappeler and C.P. van Schaik (Eds.), *Sexual Selection in Primates, New and comparative perspectives. Cambridge University Press, Cambridge*. (pp. 3–23).
- Kasper, C., & Voelkl, B. (2009). A social network analysis of primate groups. *Primates*, 50(4), 343–356. <http://doi.org/10.1007/s10329-009-0153-2>
- Kasumovic, M. M. (2013). The multidimensional consequences of the juvenile environment: Towards an integrative view of the adult phenotype. *Animal Behaviour*,

- 85(5), 1049–1059. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.009>
- Kerth, G., & König, B. (1999). Fission , Fusion and Nonrandom Associations in Female Bechstein ' s Bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136(9), 1187– 1202.
- Kierulff, M. C. M., Canale, G., & Gouveia, P. S. (2005). Monitoring the Yellow-Breasted Capuchin Monkey (*Cebus xanthosternos*) with Radiotelemetry: Choosing the Best Radiocollar. *Neotropical Primates*, 13(1), 32. <http://doi.org/10.1896/1413-4705.13.1.32>
- Kingston, J. D. (2007). Shifting adaptive landscapes: progress and challenges in reconstructing early hominid environments. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(S45), 20-58. *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 20–58. <http://doi.org/10.1002/ajpa>
- Koenig, a., Borries, C., Chalise, M. K., & Winkler, P. (1997). Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (*Presbytis entellus*). *Journal of Zoology*, 243(2), 215–235. <http://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb02778.x>
- Koenig, A. (2000). Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(2), 93–109. <http://doi.org/10.1007/s002650000198>
- Koenig, A. (2002). Competition for Resources and Its Behavioral Consequences Among Female Primates. *International Journal of Primatology*, 23(4), 759–783.
- Koenig, A., Scarry, C. J., Wheeler, B. C., & Borries, C. (2013). Variation in grouping patterns, mating systems and social structure: what socio-ecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368(1618), 20120348. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0348>
- Komers, P. E., & Brotherton, P. N. (1997). Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 264(1386), 1261–70. <http://doi.org/10.1098/rspb.1997.0174>
- Korjstjens, A., Sterck, E., & Noë, R. (2001). How adpative or phylogenetically inert is

- primate social behaviour ?A test with two sympatric colobines. *Behaviour*, 139, 203–225.
- Kutsukake, N., & Nunn, C. L. (2006). Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control, 695–706. <http://doi.org/10.1007/s00265-006-0213-1>
- Laland, K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Muller, G. B., Moczek, A., ... Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc Biol Sci*, 282(1813), 20151019. <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Le Hellaye, Y., Goossens, B., Jamart, A., & Curtis, D. J. (2010). Acquisition of fission-fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3), 349–360. <http://doi.org/10.1007/s00265-009-0851-1>
- Lee, P. C. (1994). Social structure and Evolution. In *Behaviour and Evolution*. P.J.B. Slater & T.R. Halliday, eds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lee, P. C., & Hauser, M. D. (1998). Long-term consequences of changes in territory quality on feeding and reproductive strategies of vervet monkeys. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), 347–358. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00200.x>
- Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., & Luyt, J. (2007). Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin sites. *Journal of Human Evolution*, 53(5), 595–601. <http://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.11.020>
- Lehmann, J., & Boesch, C. (2004). To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3), 207–216. <http://doi.org/10.1007/s00265-004-0781-x>
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Fission-fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: A primate case. *Evolutionary Ecology*, 21(5), 613–634. <http://doi.org/10.1007/s10682-006-9141-9>

- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74(6), 1617–1629. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.025>
- Lindenfors, P., Fröberg, L., & Nunn, C. L. (2004). Females drive primate social evolution. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271 Suppl , S101–S103. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0114>
- Lins, P. (2015). Preferência e Competição alimentar em um grupo de Sapajus flavius em fragmento de Mata Atlântica em Caaporã-Goiana – Paraíba – Brasil. *Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal*.
- Liu, Q., Simpson, K., Izar, P., Ottoni, E., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2009). Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in Piau?, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(2). <http://doi.org/10.1002/ajpa.20920>
- Lorenz, K. Z. (1974). Analogy as a source of knowledge. *Science (New York, N.Y.)*, 185(4147), 229–34. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/4833825>
- Lu, A., Koenig, A., & Borries, C. (2008). Formal submission, tolerance and socioecological models: a test with female Hanuman langurs. *Animal Behaviour*, 76(2), 415–428. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.04.006>
- Luccas, V. R. (2016). Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica. *Dissertação de mestrado. Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo, São Paulo*.
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. H. (2013). The Evolution of Social Monogamy in Mammals. *Science*, 341(6145), 526–530. <http://doi.org/10.1126/science.1238677>
- Lung, M. A., & Childress, M. J. (2007). The influence of conspecifics and predation risk on the vigilance of elk (*Cervus elaphus*) in Yellowstone National Park. *Behavioral Ecology*, 18(1), 12–20. <http://doi.org/10.1093/beheco/arl066>
- Lynch Alfaro, J. W. (2005). Male mating Strategies and Reproductive Constraints in a Group of wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 67, 313–

328. <http://doi.org/10.1002/ajp>

Lynch Alfaro, J. W. (2007). Subgrouping Patterns in a Group of Wild *Cebus apella nigrinus*. *International Journal of Primatology*, 28, 271–289. <http://doi.org/10.1007/s10764-007-9121-0>

Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., ... Alfaro, M. E. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 39(2), 272–288. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02609.x>

Lynch Alfaro, J. W., Izar, P., & Ferreira, R. G. (2014). Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of Primatology*, 76(8), 705–720. <http://doi.org/10.1002/ajp.22269>

Lynch Alfaro, J. W., Matthews, L., Boyette, A. H., MacFarlan, S. J., Phillips, K. A., Falsetico, T., ... Alfaro, M. E. (2012). Anointing variation across wild capuchin populations: A review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 299–314. <http://doi.org/10.1002/ajp.20971>

Lynch Alfaro, J. W., Silva, J. de S. E., & Rylands, A. B. (2012). How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273–286. <http://doi.org/10.1002/ajp.22007>

Lynch, J. W., & Rímoli, J. (2000). Demography and social structure of group of *Cebus apella nigrinus* (Goldfuss, 1809, Primates/Cebidae) at Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. *Neotropical Primates*, 8(2), 44–49.

Lynch, J. W., Ziegler, T. E., & Strier, K. B. (2002). Individual and seasonal variation in fecal testosterone and cortisol levels of wild male tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrinus*. *Hormones and Behavior*, 41(3), 275–87. <http://doi.org/10.1006/hbeh.2002.1772>

Lynch-Alfaro, J. W., Matthews, L., Boyette, A. H., MacFarlan, S. J., Phillips, K. A., Falsetico, T., ... Alfaro, M. E. (2012). Anointing variation across wild capuchin populations: A

- review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 299–314. <http://doi.org/10.1002/ajp.20971>
- MacArthur, R., & Pianka, E. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *American Naturalist*, 100(916), 603–609. <http://doi.org/10.1086/282454>
- MacIntosh, A. J. J., Jacobs, A., Garcia, C., Shimizu, K., Mouri, K., Huffman, M. A., & Hernandez, A. D. (2012). Monkeys in the Middle: Parasite Transmission through the Social Network of a Wild Primate. *PLoS ONE*, 7(12), 15–21. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0051144>
- Mamede, M. D. a., & de Araújo, F. S. (2008). Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 72(4), 458–470. <http://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.07.014>
- Mangalam, M., Izar, P., Visalberghi, E., & Frigaszy, D. M. (2016). Task-specific temporal organization of percussive movements in wild bearded capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 114, 129–137. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.01.011>
- Marshall, A. J., & Wrangham, R. W. (2007). Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1219–1235. <http://doi.org/10.1007/s10764-007-9218-5>
- Matsuda, I., Fukaya, K., Pasquaretta, C., & Sueur, C. (2015). Factors Influencing Grooming Social Networks: Insights from Comparisons of Colobines with Different Dispersal Patterns. In *Dispersing Primate Females* Springer Japan, (pp. 231–254). <http://doi.org/10.1007/978-4-431-55480-6>
- Matsumoto-Oda, A., Hosaka, K., & Huffman, M. a. (1998). Factors Affecting Party Size in Chimpanzees of the Mahale Mountains. *International Journal of Primatology*, 19(6), 999–1011. <http://doi.org/10.1023/A:1020322203166>
- Matsuzawa, T., & McGrew, W. C. (2008). Kinji Imanishi and 60 years of Japanese primatology. *Current Biology*. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2008.05.040>
- Matthews, L. J. (2012). Variations in sexual behavior among capuchin monkeys function

- for conspecific mate recognition: A phylogenetic analysis and a new hypothesis for female proceptivity in tufted capuchins. *American Journal of Primatology*, 74(4), 287–298. <http://doi.org/10.1002/ajp.21004>
- Maynard Smith, J. (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 209–221. [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(74\)90110-6](http://doi.org/10.1016/0022-5193(74)90110-6)
- Mayr, E. (1942). *Mayr, E. (1942). Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press.*
- McEwen, B. S., & Wingfield, J. C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior*, 43(1), 2–15. [http://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00024-7](http://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00024-7)
- McGraw, W. S., & Bshary, R. (2002). Association of terrestrial mangabeys (*Cercocebus atys*) with arboreal monkeys: Experimental evidence for the effects of reduced ground predator pressure on habitat use. *International Journal of Primatology*, 23(2), 311–325. <http://doi.org/10.1023/A:1013883528244>
- McGraw, W. S., & Zuberbühler, K. (2008). Socioecology, predation, and cognition in a community of West African monkeys. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(6), 254–266. <http://doi.org/10.1002/evan.20179>
- McGrew, W. C., & Foley, R. A. (2009). Palaeoanthropology meets primatology. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 335–336. <http://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.07.002>
- Mendonça-Furtado, O. (2012). *Medidas de metabólitos de cortisol em macacos-prego (Gênero Sapajus): análise comparativa entre populações para investigação de fatores estressores*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia Da Universidade de São PauloUniversidade de São Paulo.
- Mendonça-Furtado, O., Edaes, M., Palme, R., Rodrigues, A., Siqueira, J., & Izar, P. (2014). Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural Processes*, (Part A), 79–88.

<http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.010>

- Mendoza, S. P., Reeder, D. M., & Mason, W. a. (2003). Nature of proximate mechanisms underlying primate social systems: Simplicity and redundancy. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 11(S1), 112–116. <http://doi.org/10.1002/evan.10071>
- Milinski, M., & Parker, G. A. (1991). Competition for resources. In *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications. (pp. 137–168).
- Milton, K. (1981). Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83(3), 534-548.
- Milton, K. (1984). Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *International Journal of Primatology*, 5(5), 491–514. <http://doi.org/10.1007/BF02692271>
- Mitani, J. C. ., & Amsler, S. J. . (2003). Social and Spatial Aspects of Male Subgrouping in a Community of Wild Chimpanzees. *Behaviour*, 140(7), 869–884.
- Moraes, P. L. R. de, De Carvalho, O., & Strier, K. B. (1998). Population Variation in Patch and Party Size in Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 19(2), 325–337. <http://doi.org/10.1023/A:1020339817762>
- Moreira, C. M. (2010). Análise endócrino-comportamental dos macacos-prego (*Cebus nigrinus*) que habitam o Parque Estadual Carlos Botelho Análise endócrino-comportamental dos macacos-prego (*Cebus nigrinus*) que habitam o Parque Estadual Carlos Botelho. *Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.*, 1–152.
- Moreira, C., Peternelli-dos-Santos, L., Sousa, M., & Izar, P. (2016). Variation in glucocorticoid levels: survival and reproductive demands in wild black capuchins (*Sapajus nigrinus*). *International Journal of Psychological Research*, 9, 1–10.
- Moura, A. C. (2007). Primate group size and abundance in the Caatinga dry forest, northeastern Brazil. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1279–1297. <http://doi.org/10.1007/s10764-007-9223-8>

- Moura, A. C. D. A., & Lee, P. C. (2004). Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest. *Science (New York, N.Y.)*, 306(5703), 1909. <http://doi.org/10.1126/science.1102558>
- Mourthé, I. (2006). *A ecologia do forrageamento do muriqui-do-norte (Brachyteles hypoxanthus Kuhl, 1820)*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais.
- Mysterud, I. (2004). One name for the evolutionary baby? A preliminary guide for everyone confused by the chaos of names. *Social Science Information*, 43(1), 95–114. <http://doi.org/10.1177/05390184040707>
- Nakai, E. S. (2007). *Fissão-fusão em Cebus nigritus : flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São paulo.
- Nakai, E. S., Taira, J. T., & Izar, P. (2005). Interações de *Cebus apella nigritus* com espécies competidoras (*Brachyteles arachnoides*, *Alouatta guariba* e *Nasua nasua*) na Mata Atlântica, Parque Estadual Carlos Botelho, SP. In *XI Congresso da Sociedade Brasileira de Primatologia, Programa e Livro de resumos* (p. 137).
- Newman, M. E. J. (2003). The Structure and Function of Complex Networks. *SIAM Review*, 45(2), 167–256. <http://doi.org/10.1137/S003614450342480>
- Newman, M. E. J. (2006). Finding community structure in networks using the eigenvectors of matrices. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 74(3). <http://doi.org/10.1103/PhysRevE.74.036104>
- Newton-Fisher, N. E., Reynolds, V., & Plumptre, A. J. (2000). Food supply and chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) party size in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *International Journal of Primatology*, 21(4), 613–628. <http://doi.org/10.1023/A:1005561203763>
- Nishida, T., & Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. In *In Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. Primate societies. Chicago: The University of Chicago Press.* (pp. 165–177.).

- Noble, J. (1998). The Evolution of Animal Communication Systems: Questions of Function Examined through Simulation. *Adaptive Behavior*. Retrieved from <http://eprints.ecs.soton.ac.uk/15236/>
- Nunn, C. L., & van Schaik, C. P. (2000). Social evolution in primates: the relative roles of ecology and intersexual conflict. In C.P. van Schaik and C.H. Janson (Eds.), *Infanticide by Males and its Implications*. Cambridge University Press, Cambridge. (pp. 388–412).
- O'Brien, T. G. ., & Robinson, J. G. . (1991). Allomaternal Care by Female Wedge-Capped Capuchin Monkeys : Effects of Age , Rank and Relatedness, *119*(1), 30–50.
- Ossi, K., & Kamilar, J. M. (2006). Environmental and phylogenetic correlates of *Eulemur* behavior and ecology (Primates: Lemuridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(1), 53–64. <http://doi.org/10.1007/s00265-006-0236-7>
- Ostner, J., Nunn, C. L., & Schulke, O. (2008). Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology*, *19*(6), 1150–1158. <http://doi.org/10.1093/beheco/arn093>
- Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *17*(4), 171–178. <http://doi.org/10.1002/evan.20185>
- Parker, G. A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. In M.S. Blum and N.A. Blum (Eds.), *Sexual Selection and Reproductive Conflict in Insects*. Academic Press, New York. (pp. 123–166.).
- Pazol, K., & Cords, M. (2005). Seasonal variation in feeding behavior, competition and female social relationships in a forest dwelling guenon, the blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*), in the Kakamega Forest, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *58*(6), 566–577. <http://doi.org/10.1007/s00265-005-0953-3>
- Peres, C. A. (1994). Primate responses to phenological changes in an amazonian terra firme forest. *Biotropica*, *26*(1), 98–112. <http://doi.org/10.2307/2389114>
- Perry, S. (1997). Male-female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Behaviour*, *134*, 477–510. <http://doi.org/doi:>

10.1163/156853997X00494

- Perry, S., Manson, J. H., Muniz, L., Gros-Louis, J., & Vigilant, L. (2008). Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 76(1), 187–199. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.01.020>
- Peternelli-dos-Santos, L. (2009). . *Diferenças sexo/etárias no forrageamento de Cebus nigrinus em área de Mata Atlântica*. Dissertação (Psicologia (Psicologia Experimental)) - Universidade de São Paulo.
- Peternelli-dos-Santos, L. (2015). *Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: Sapajus libidinosus no ecótono Cerrado/Caatinga e Sapajus nigrinus na Mata Atlântica*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia Da Universidade de São Paulo Universidade de São Paulo.
- Pfeifer, R., Carvalho, W., Silva, D., Rossi, M., & Mendicino, L. (1986). Levantamento semi-detalhado dos solos do Parque Estadual de Carlos Botelho. *Boletim Técnico Do Instituto Florestal*, 40, 75–109.
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9), 481–486. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Pigliucci, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61(12), 2743–2749. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x>
- Pinha, P. S. (2007). *Interações sociais em grupos de macaco-prego (Cebus libidinosus) no Parque Nacional de Brasília*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- Pinto, N., Lasky, J., Bueno, R., Keitt, T., & Galetti, M. (2009). Primate densities in the Brazilian Atlantic Forest: the role of habitat quality and anthropogenic disturbance. In P.A. Garber, A. Estrada, J.C. Bicca-Marques, E.W. Heymann and K.B. Strier, Editors, *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation*, Springer, New York. (pp. 413–431).
- Plavcan, J. M. (2000). Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution*, 39(3), 327–44. <http://doi.org/10.1006/jhev.2000.0423>

- Pope, T. R. (2000). Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(4), 253–267. <http://doi.org/10.1007/s002650000236>
- Presotto, A. (2009). *Mapas cognitivos de primatas: análise de movimentos e rotas de Cebus nigrinus apoiada por sistemas de informação geográfica*. Tese de Doutorado, Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric? *Animal Behaviour*, 80(1), 125–132. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.009>
- Pruetz, J. D., & Isbell, L. A. (2000). Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(1), 38–47.
- Pusey, A. E., Wilson, M. L., & Collins, D. A. (2008). Human Impacts , Disease Risk , and Population Dynamics in the Chimpanzees of Gombe National Park , Tanzania, 744(June), 738–744. <http://doi.org/10.1002/ajp.20567>
- Raichlen, D. A., Gordon, A. D., & Sechrest, W. (2011). Bioenergetic Constraints on Primate Abundance. *International Journal of Primatology*, 32(1), 118–133. <http://doi.org/10.1007/s10764-010-9442-2>
- Ramírez-Llorens, P., Di Bitetti, M. S., Baldovino, M. C., & Janson, C. H. (2008). Infanticide in black capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) in Iguazú National Park, Argentina. *American Journal of Primatology*, 70(5), 473–484. <http://doi.org/10.1002/ajp.20522>
- Ramos-Fernández, G., Boyer, D., Aureli, F., & Vick, L. G. (2009). Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 999–1013. <http://doi.org/10.1007/s00265-009-0719-4>
- Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Chavira, R., Canales-Espinosa, D., & Dias, P. R. D. (2014). Primates living outside protected habitats are more stressed: The case of

- Black howler Monkeys in the yucatán peninsula. *PLoS ONE*, 9(11).
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0112329>
- Rangel-Negrín, A., Fuentes, A. C., Espinosa, D. C., & Dias, P. A. D. (2016). The loss of behavioral diversity as a consequence of anthropogenic habitat disturbance: the social interactions of black howler monkeys. *Primates*, 57(1), 9–15.
<http://doi.org/10.1007/s10329-015-0503-1>
- Rendall, D., & Di Fiore, A. (2007). Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. *Journal of Human Evolution*, 52(5), 504–21.
<http://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.11.014>
- Renn, S. C. P., & Schumer, M. E. (2013). Genetic accommodation and behavioural evolution: Insights from genomic studies. *Animal Behaviour*, 85(5), 1012–1022.
<http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.012>
- Resende, B. D. (2011). Contribuições da perspectiva evolucionista para a Gerontologia. *Kairós Gerontologia*, 14(1), 99–107.
- Rímoli, J., Strier, K. B., & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. In *A Primatologia no Brasil 9. Aracaju: Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS*. (pp. 130–146.).
- Robbins, A. M., Stoinski, T., Fawcett, K., & Robbins, M. M. (2009). Leave or conceive: natal dispersal and philopatry of female mountain gorillas in the Virunga volcano region. *Animal Behaviour*, 77(4), 831–838. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.005>
- Robinson, J. G. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour*, 29(1), 1036–1056.
- Rolian, C. (2014). Genes, development, and evolvability in primate evolution. *Evolutionary Anthropology*, 23(3), 93–104. <http://doi.org/10.1002/evan.21409>
- Romero, L. M. (2002). Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology*, 128(1), 1–24. Retrieved

from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12270784>

- Rose, L. M. (1994). Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, 15(1), 95–114. <http://doi.org/10.1007/BF02735236>
- Rosenberger, A. L. (2012). New World Monkey Nightmares: Science, Art, Use, and Abuse (?) in Platyrrhine Taxonomic Nomenclature. *American Journal of Primatology*, 74(8), 692–695. <http://doi.org/10.1002/ajp.22037>
- Ryan, S. J., Starks, P. T., Milton, K., & Getz, W. M. (2008). Intersexual Conflict and Group Size in *Alouatta palliata*: A 23-year Evaluation. *International Journal of Primatology*, 29(2), 405–420. <http://doi.org/10.1007/s10764-007-9172-2>
- Rylands, A. B., Kierulff, M. C. M., & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus* , Cebidae) of South America, 6, 97–110.
- Sabbatini, G., Stammati, M., Tavares, M., & Visalberghi, E. (2008). Behavioral flexibility of a group of bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the National Park of Brasília (Brazil): consequences of cohabitation with visitors. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 685–693. <http://doi.org/10.1590/S1519-69842008000400002>
- Schmitt, C. A., & Di Fiore, A. (2015). Brief communication: Predation risk sensitivity and the spatial organization of primate groups: A case study using GIS in lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*). *American Journal of Physical Anthropology*, 156(1), 158–165. <http://doi.org/10.1002/ajpa.22612>
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65(4), 671–698. [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](http://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)
- Seyfarth, R. M., Silk, J. B., & Cheney, D. L. (2012). Variation in personality and fitness in wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(42), 16980–16985. <http://doi.org/10.1073/pnas.1210780109>
- Shimooka, Y. (2003). Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys

- (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates; Journal of Primatology*, 44(2), 83–90. <http://doi.org/10.1007/s10329-002-0028-2>
- Shultz, S., Noë, R., McGraw, W. S., & Dunbar, R. I. M. (2004). A community-level evaluation of the impact of prey behavioural and ecological characteristics on predator diet composition. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1540), 725–732. <http://doi.org/10.1098/rspb.2003.2626>
- Shultz, S., Opie, C., & Atkinson, Q. D. (2011). Stepwise evolution of stable sociality in primates. *Nature*, 479(7372), 219–22. <http://doi.org/10.1038/nature10601>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Silk, J. B. (2002). Kin Selection in Primate Groups. *International Journal of Primatology*, 23(4), 849–875.
- Silk, J. B. (2009). Nepotistic cooperation in non-human primate groups Nepotistic cooperation in non-human primate groups. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 364, 3243–3254. <http://doi.org/10.1098/rstb.2009.0118>
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1999). The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve. *Behaviour*, 136(6), 679–703..
- Silva, S. S. B., & Ferrari, S. F. (2009). Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 71(1), 1–7. <http://doi.org/10.1002/ajp.20624>
- Silva-Jr, J. de S. (2001). *Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)*. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Silva-Jr, J. de S. (2002). Taxonomy of capuchin monkeys, *Cebus* Erxleben, 1777. *Neotropical Primates*, 10(29).
- Silveira, L. F., Beisiegel, B. de M., Curcio, F. F., Valdujo, P. H., Dixo, M., Verdade, V. K., ...

- Cunningham, P. T. M. (2010). Para que servem os inventários de fauna? *Estudos Avançados*, 24(68), 173–207. <http://doi.org/10.1590/S0103-40142010000100015>
- Smith, E. (2000). Three styles in the evolutionary analysis of human behavior. IN: Cronk, L., Chagnon, N. A., & Irons, W. (Eds.). *Adaptation and human behavior: an anthropological perspective*. Transaction Publishers.
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76(3), 619–636. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.001>
- Snaith, T. V., & Chapman, C. a. (2007). Primate group size and interpreting socioecological models: Do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(3), 94–106. <http://doi.org/10.1002/evan.20132>
- Soares, D. B., Oliveira, F. De, & Filho, M. (2011). Sobre o Processo de desertificação. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 01, 174–188.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M. P., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? *Animal Behaviour*, 83(5), 1285–1294. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.002>
- Spironello, W. R. (2001). The brown capuchin monkey (*Cebus apella*). Ecology and home range requirements in Central Amazonia. In Bierregaard, R.O., Jr; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita R., eds. *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven & London.
- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J. a. (1999). Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science (New York, N.Y.)*, 283(5400), 368–70. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9888848>
- Stanford, C. B. (2002). Avoiding Predators: Expectations and Evidence in Primate Antipredator Behavior, *International Journal of Primatology*, 23(4), 741–757.
- Sterck, E. H. (1999). Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints.

- Primates*, 40(1): 199–213. <http://doi.org/10.1007/BF02557711>
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 291–309. <http://doi.org/10.1007/s002650050390>
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Ahumada, J. A. (1994). Ecological Strategies of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*, 32, 123–140. <http://doi.org/10.1002/ajp.1350320205>
- Strier, K. B. (1989). Effects of patch size on feeding associations in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folia Primatologica*, 52(1-2), 70–77. <http://doi.org/10.1159/000156383>
- Strier, K. B. (1992). Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints. In *American Journal of Physical Anthropology* (Vol. 88, pp. 515–524). <http://doi.org/10.1002/ajpa.1330880407>
- Strier, K. B. (1994). Myth of the typical primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(S19), 233–271. <http://doi.org/10.1002/ajpa.1330370609>
- Strier, K. B. (2008). The Effects of Kin on Primate Life Histories. *Annual Review of Anthropology*, 37(1), 21–36. <http://doi.org/10.1146/annurev.anthro.37.081407.085218>
- Strier, K. B. (2009). Seeing the Forest through the Seeds. *Current Anthropology*, 50(2), 213–228. <http://doi.org/10.1086/592026>
- Strier, K. B., Lee, P. C., & Ives, A. R. (2014). Behavioral flexibility and the evolution of primate social states. *PLoS ONE*, 9(12), 1–14. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0114099>
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L. (2010). Short-term group fission processes in macaques : a social networking approach. *Journal of Experimental Biology*, 213(8), 1338–1346. <http://doi.org/10.1242/jeb.039016>
- Suscke, P. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una, sul*

- da Bahia*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Suscke, P., Verderane, M., de Oliveira, R. S., Delval, I., Fernández-Bolaños, M., & Izar, P. (2016). Predatory threat of harpy eagles for yellow-breasted capuchin monkeys in the Atlantic Forest. *Primates*. <http://doi.org/10.1007/s10329-016-0557-8>
- Symington, M. M. (1990). Fission-Fusion Social Organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11(1), 47–61.
- Taira, J. T. (2007). *Consumo do palmito juçara (Euterpe edulis) por macacos-prego (Cebus nigritus): estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet?*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São paulo.
- Talebi, M., Bastos, A., & Lee, P. C. (2005). Diet of southern muriquis in continuous Brazilian Atlantic forest. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1175–1187. <http://doi.org/10.1007/s10764-005-6463-3>
- Tanner, C. J., Salal, G. D., & Jackson, A. L. (2011). Feeding and non-feeding aggression can be induced in invasive shore crabs by altering food distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 249–256. <http://doi.org/10.1007/s00265-010-1033-x>
- Taylor, J. H., & French, J. A. (2015). Oxytocin and vasopressin enhance responsiveness to infant stimuli in adult marmosets. *Hormones and Behavior*, 75, 154–159. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2015.10.002>
- Teichroeb, J. A., & Sicotte, P. (2008). Social correlates of fecal testosterone in male ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*): The effect of male reproductive competition in aseasonal breeders. *Hormones and Behavior*, 54(3), 417–423. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.04.006>
- Thierry, B. (2008). Primate socioecology, the lost dream of ecological determinism. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(2), 93–96. <http://doi.org/10.1002/evan.20168>
- Thierry, B. (2013). Identifying constraints in the evolution of primate societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*,

368(1618), 20120342. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0342>

- Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C. L., Petit, O., Abegg, C., & de Waal, F. B. M. (2008). A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, 75(3), 847–860. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.07.006>
- Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Janson, C. H., & Schino, G. (2011). Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioral Ecology*, 22(3), 663–669. <http://doi.org/10.1093/beheco/arr028>
- Tiddi, B., Aureli, F., & Schino, G. (2010). Grooming for infant handling in tufted capuchin monkeys: a reappraisal of the primate infant market. *Animal Behaviour*, 79(5), 1115–1123. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.02.008>
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., & Voelkl, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8), 812–20. <http://doi.org/10.1002/ajp.20939>
- Tinbergen, N. (1964). The evolution of signalling devices. In Etkin, W. (Ed.), *Social Behavior and Organization Among Vertebrates*. University of Chicago Press, Chicago (pp. 206–230).
- Tokuda, M. (2012). *Dispersão e estrutura social de macacos-prego (Sapajus nigritus) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Tokuda, M., Boubli, J. P., Mourthé, I., Izar, P., Possamai, C. B., & Strier, K. B. (2014). Males follow females during fissioning of a group of northern muriquis. *American Journal of Primatology*, 76(6), 529–538. <http://doi.org/10.1002/ajp.22244>
- Tomasello, M. (2010). Human Culture in Evolutionary Perspective, *Advances in culture and psychology*, 1: 5–52.
- Torres-de-Assumpção, C. (1983). *An ecological study of the primates of southeastern Brazil, with a reappraisal of Cebus apella races*. Edinburgh: University of Edinburgh.

- Treves, A., & Karanth, K. U. (2003). Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide. *Conservation Biology*, 17(6), 1491–1499. <http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x>
- Trivers, R. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*: 35-57. <http://doi.org/10.1086/406755>
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine de Gruyter, New York, 136-179.
- Ungar, P. S., Grine, F. E., & Teaford, M. F. (2006). Diet in Early Homo: A Review of the Evidence and a New Model of Adaptive Versatility Peter. *Annual Review of Anthropology*, 35(1), 209–228. <http://doi.org/10.1146/annurev.anthro.35.081705.123153>
- Ungar, P. S., Krueger, K. L., Blumenschine, R. J., Njau, J., & Scott, R. S. (2012). Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995-2007. *Journal of Human Evolution*, 63(2), 429–437. <http://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.04.006>
- Van Belle, S., & Bicca-Marques, J. C. (2015). Insights into reproductive strategies and sexual selection in howler monkeys. In: *Kowalewski, M. M., Garber, P. A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., & Youlatos, D. (Eds.). Howler monkeys: behavior, ecology, and conservation*. Springer. (pp. 383–409). <http://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4>
- Van Belle, S., & Estrada, A. (2008). Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology*, 70(6), 613–619. <http://doi.org/10.1002/ajp.20534>
- van Schaik, C. P. (1983). Why Are Diurnal Primates Living in Groups? *Behaviour*, 87(1), 120–144. <http://doi.org/10.1163/156853983X00147>
- van Schaik, C. P. (1989). The Ecology of Social Relationships Amongst Female Primates. *Standen, V., Foley, R. A. (eds.). Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications 195–218. <http://doi.org/10.1017/S1461145712000284>
- van Schaik, C. P. (1999). The socioecology of fission-fusion sociality in Orangutans.

- Primates*, 40(1), 69–86. <http://doi.org/10.1007/BF02557703>
- van Schaik, C. P., & Hörstermann, M. (1994). Predation risk and the number of adult males in a primate group: a comparative test. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 261–272. <http://doi.org/10.1007/BF00170707>
- Verderane, M. P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono Cerrado/Caatinga*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- Verderane, M. P., Izar, P., Visalberghi, E., & Frigaszy, D. M. (2013). Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): An analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, 150(6), 659–689. <http://doi.org/10.1163/1568539X-00003076>
- Vieira, E. M., & Izar, P. (1999). Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology*, 145(1), 75–82. <http://doi.org/10.1023/A:1009859810148>
- Visalberghi, E., & Addessi, E. (2013). Selectivity in Stone Tool use by wild bearded capuchin monkeys - field observatoions and experimental evidence. *Nova Acta Leopoldina*, 380, 191–204.
- Visalberghi, E., Addessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2009). Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys. *Current Biology*, 19(3). <http://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.064>
- Visalberghi, E., Fragaszy, D. M., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and tool use. *Science*, 308, 951. <http://doi.org/10.1126/science.308.5724.951c>
- Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E., Izar, P., De Oliveira, M. G., & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, 132(3). <http://doi.org/10.1002/ajpa.20546>
- Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Ramos da Silva, E. D., Andrade, F. R. D., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of

- hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates*, 50(2). <http://doi.org/10.1007/s10329-008-0127-9>
- Vogel, E. R., & Janson, C. H. (2007). Predicting the frequency of food-related agonism in white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), using a novel focal-tree method. *American Journal of Primatology*, 69(5), 533–50. <http://doi.org/10.1002/ajp.20368>
- Wallace, R. B. (2006). Seasonal variations in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a Southern Amazonian tropical forest. *American Journal of Primatology*, 68(4), 313–332. <http://doi.org/10.1002/ajp.20227>
- Wheeler, B. C., Scarry, C. J., & Koenig, A. (2013). Rates of agonism among female primates: A cross-taxon perspective. *Behavioral Ecology*, 24(6), 1369–1380. <http://doi.org/10.1093/beheco/art076>
- White, F. J., & Wrangham, R. W. (1988). Feeding competition and patch size in the chimpanzee species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behaviour*, 105(663), 148–164. <http://doi.org/10.1163/156853988X00494>
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: Analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 765–778. <http://doi.org/10.1007/s00265-008-0697-y>
- Wikberg, E. C., Ting, N., & Sicotte, P. (2014). Familiarity is more important than phenotypic similarity in shaping social relationships in a facultative female dispersed primate, *Colobus vellerosus*. *Behavioural Processes*, 106, 27–35. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.04.002>
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap. Cambridge, Mass.
- Wiszniewski, J., Allen, S. J., & Mo, L. M. (2009). Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins, 77, 1449–1457. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.025>
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz, W. M. (2005). The socioecology of elephants: Analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69(6), 1357–1371. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.08.018>

- Wrangham, R. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Physiological Research*, 64(6), 897–905. <http://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Wright, B. W., Wright, K. A., Chalk, J., Verderane, M. P., Fragaszy, D., Visalberghi, E., ... Vinyard, C. (2009). Fallback foraging as a way of life: Using dietary toughness to compare the fallback signal among capuchins and implications for interpreting morphological variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4), 687–699. <http://doi.org/10.1002/ajpa.21116>
- Wright, K. A. (2005). *Interspecific and ontogenetic variation in locomotor behavior, habitat use, and postcranial morphology in Cebus apella and Cebus olivaceus*. Diss. Northwestern University.
- Wright, K. A. (2007). The relationship between locomotor behavior and limb morphology in brown (*Cebus apella*) and weeper (*Cebus olivaceus*) capuchins. *American Journal of Primatology*, 69(7), 736–756. <http://doi.org/10.1002/ajp.20391>
- Wright, K. A., Wright, B. W., Ford, S. M., Fragaszy, D., Izar, P., Norconk, M., ... Lynch Alfaro, J. W. (2015). The effects of ecology and evolutionary history on robust capuchin morphological diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82(PB), 455–466. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.009>
- Yamamoto, M. E., Araujo, A., Arruda, M. de F., Lima, A. K. M., Siqueira, J. de O., & Hattori, W. T. (2014). Male and female breeding strategies in a cooperative primate. *Behavioural Processes*, (Part A), 27–33. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.009>
- Yamamoto, M. E., Arruda, F., Alencar, A., & Araújo, M. B. C. de S. A. (2009). Mating systems and female–female competition in the common Marmoset, *Callithrix jacchus*. In *The Smallest Anthropoids*. Springer US. (pp. 119–133).
- Zhang, S. Y. (1995). Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by Brown Capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 16(3), 489–507. <http://doi.org/10.1007/BF02735799>