

Universidade de São Paulo
Instituto de Psicologia

Mábia Biff Cera

Quem não chora não mama? Um estudo da reação à rejeição materna em infantes de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

São Paulo

2023

Mábia Biff Cera

Quem não chora não mama? Um estudo da reação à rejeição materna em infantes de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

Versão original

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

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Prof. Dra. Patrícia Izar

São Paulo

2023

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
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Cera, Mábia Biff

Quem não chora não mama? Um estudo da reação à rejeição materna em infantes de macacos-prego (Sapajus libidinosus) / Mábia Biff Cera; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2023.

56 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -
- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2023.

1. Relação mãe-infante. 2. Conflito pais-prole. 3. Desenvolvimento do infante. 4.
Sapajus libidinosus. I. Izar, Patrícia, orient. II. Título.

Nome: Mábia Biff Cera

Título: Quem não chora não mama? Um estudo da reação à rejeição materna em infantes de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

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

Aprovada em:

Banca Examinadora

Profa. Dra. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Profa. Dra. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Profa. Dra. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

À minha família.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Atilio e Goretti, pelo amor, apoio e por sempre me encorajarem a seguir meus caminhos pelo mundo. Às minhas irmãs Flávia e Rafaela, pelo carinho, amizade e companheirismo. Aos meus lindos e queridos sobrinhos Caetano e Aurora, por trazerem tanto amor e alegria para nossas vidas.

À minha orientadora professora Patrícia Izar, por todo acolhimento ao longo dessa jornada, pelas palavras de incentivo, por confiar e acreditar nas minhas ideias e no meu trabalho, pela disponibilidade em ajudar e guiar sempre que preciso e por ter sido fonte de força e inspiração nos muitos momentos difíceis e desafiadores para a ciência brasileira nos últimos anos.

Às professoras Briseida Resende e Ronara Ferreira e ao professor Nicolas Châline, por todo apoio e pelos ensinamentos e discussões enriquecedoras nas suas disciplinas e monitoria. Às professoras Emma Otta e Cibele Biondo pelos comentários valiosos no meu exame de qualificação. Agradeço também à Natália Albuquerque por todo o auxílio, apoio e incentivo durante a execução do meu projeto.

À Gisele Zago, por ter me acolhido prontamente desde as primeiras visitas ao laboratório, por ter aberto espaço em sua sala para que eu pudesse trabalhar e por todas as conversas e conselhos que tanto me ajudaram lá no início de tudo.

Agradeço ao Instituto de Psicologia, ao Departamento de Psicologia Experimental e todos os seus funcionários pelo suporte institucional e por cuidarem do nosso espaço de trabalho. Ao CNPq, por conceder a bolsa de mestrado, e à FAPESP pelo financiamento do projeto temático no qual este trabalho se insere.

À família M, por permitirem que nossa pesquisa seja feita em sua propriedade. Agradeço especialmente aos assistentes de campo Arizomar da Silva Oliveira, Marcio Fonseca de Oliveira e Marcos Fonseca de Oliveira pelo incrível e árduo trabalho que realizam e sem o qual este estudo não seria possível.

Agradeço imensamente à Helena Lima, ao Mateus Oka e ao Vinícius Andrietta, por se disporem a me ajudar em diversas etapas desse projeto, mas principalmente na triagem dos vídeos. O trabalho e apoio de vocês foi essencial para a conclusão deste trabalho.

À Lulu, Emy e Parma, por toda amizade, amor, ensinamentos, abraços e risadas desses últimos anos, e também por terem me ajudado tanto na jornada da pós-graduação. Aos queridos colegas do LEDIS: Marie, Wood, Catatau, Paula, Flávio, Fran, Chris, Guilbert, Nayara, Julia, Pilar, Bea. Esses tempos loucos viraram nossas interações de cabeça para baixo, mas agradeço cada um de vocês por todo apoio e contribuições ao longo dessa caminhada.

Aos meus amigos de uma vida: Ingrid, Alyssa, Fernanda, Isadora, Malu, Júlia, Bernardo, David e Pedro. Obrigada por me acompanharem para onde for. À Lari e Mari, pela amizade, companheirismo e por terem sido as melhores roomies que eu poderia ter.

Ao Fábio, pela companhia e cotidiano feliz. Pela paciência, amor, carinho e cuidado. Ao João, o cachorro mais preguiçoso, legal e carinhoso do mundo.

Por fim, aos macacos-prego da FBV, por serem tão fascinantes e por permitirem nossa presença em suas vidas.

“E cada um desses pesquisadores partirá para o campo com uma teoria, da qual nos damos conta de que, de fato, é já uma história que vai, a partir daí, produzir outras. Pois as teorias são e fabricam histórias. Certamente, toda teoria é uma ferramenta explicativa do mundo, mas é também uma história que é proposta. E cada situação de campo, cada laboratório experimental, torna-se lugar que produz histórias que vão, por sua vez, produzir outras.”

(Vinciane Despret, 2013)

RESUMO

Cera, M. B. (2023). *Quem não chora não mama? Um estudo da reação à rejeição materna em infantes de macacos-prego (Sapajus libidinosus)* (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

O cuidado materno tem papel fundamental na vida de infantes de primatas. A mãe é a principal rota de transferência de nutrientes, informações e de proteção. Porém, o estabelecimento da independência do filhote é essencial para o sucesso reprodutivo dos pais e para o desenvolvimento do próprio infante. Essa transição implica em processos de maturação fisiológica e comportamental do infante e é um período que pode envolver muitos conflitos comportamentais entre mães e filhotes. Em nosso estudo, investigamos como se desenvolvem os conflitos comportamentais relacionados ao investimento materno entre mães e infantes de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Analisamos filmagens dos primeiros 18 meses de vida de 12 infantes de um grupo de uma população selvagem de macacos-prego que habita a Fazenda Boa Vista, no estado do Piauí, Brasil. Testamos se os filhotes continuavam solicitando cuidados da mãe mesmo após o início do estabelecimento da independência alimentar e locomotora e se isso levava a um aumento nos conflitos comportamentais. Testamos também se as reações mais intensas dos infantes à rejeição materna modulavam a resposta da mãe, fazendo com que ela aceitasse as solicitações de cuidado. Nossos resultados mostraram que os infantes continuaram solicitando cuidado durante todo o período analisado. Mas, ao mesmo tempo que os infantes solicitam muito menos cuidado materno quando ficam mais velhos, as mães também se tornam menos responsivas com o passar do tempo. A intensidade e duração das birras dos infantes tiveram efeito negativo na modulação do cuidado materno: quanto mais longas e intensas as birras, menores as chances dos filhotes obterem cuidado. Os conflitos entre mães e infantes são raros, não agressivos e estão presentes desde o início do desenvolvimento. Além disso, a mãe, ao recusar as solicitações dos infantes mesmo diante de protestos, pode estar sinalizando sua indisponibilidade em continuar o investimento materno. Infantes da Fazenda Boa Vista crescem em um ambiente seguro e rico em recursos, e não parecem ser prejudicados pela rejeição da mãe. Por fim, nossos achados indicam que os conflitos comportamentais fazem parte do processo de co-regulação da díade mãe-infante e são um estímulo ao estabelecimento da independência do filhote.

Palavras-chave: Relação mãe-infante. Conflito pais-prole. Desenvolvimento do infante. *Sapajus libidinosus*

ABSTRACT

Cera, M. B. (2023). *Does the squeaky wheel get the grease? A study of infant's reactions to maternal rejections in bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus)* (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Maternal care plays a fundamental role in the lives of infant primates. The mother is the main source of nutrients, information, and protection. However, infants' independence is essential for parents' reproductive success and for infants' proper development. This transition requires physiological and behavioral maturation processes from the infant, and this may cause many behavioral conflicts between mothers and infants. We investigated how behavioral conflicts related to maternal investment develop between mothers and infants of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). We analyzed video recordings of the first 18 months of life of 12 infants from a group of a wild population that lives in Fazenda Boa Vista, in Piauí, Brazil. We tested whether the infants continued to solicit maternal care even after the establishment of nutritional and transportation independence and if this led to higher levels of behavioral conflicts. We also tested if the intensity of infants' reactions to maternal rejection somehow modulated the mothers' response, increasing their investment. Our results show that infants continued to solicit care during all our study period. However, they decreased their solicitations level as they got older. Also, the mothers became less responsive. The intensity and duration of infants' tantrums had a negative effect on maternal investment: infants were less likely to obtain care when they performed longer and more intense tantrums. Conflict between mothers and infants are rare, not aggressive and are present from the beginning of development. In addition, the mother, by refusing infants' solicitations even in the face of protests, may be signaling her unavailability to continue the investment. Infants at Fazenda Boa Vista are raised in a safe and resource-rich environment, and they do not seem to be harmed by maternal rejection. Our findings indicate that behavioral conflicts are related to co-regulation processes between mother and infant and work as a stimulus for the establishment of infants' independence.

Keywords: Mother-infant relationship. Parent-offspring conflict. Infant development. *Sapajus libidinosus*

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Imagens das díades mãe-infante estudadas.....24
- Figura 2.** Proporção mensal de episódios de sucesso e fracasso dos infantes na obtenção de cuidado materno. As barras escuras representam os episódios de sucesso e as barras claras os episódios de fracasso.....33
- Figura 3.** Média e erro padrão da latência da resposta materna às solicitações de cuidado dos infantes ao longo dos seus primeiros 18 meses de vida.....34
- Figura 4.** Proporção mensal de episódios de solicitação de cuidado com e sem agressão materna. As barras escuras representam os episódios sem agressão materna e as barras claras os episódios com agressão.....35
- Figura 5.** Proporção mensal de episódios de solicitação de cuidado com e sem birra dos infantes. As barras escuras representam os episódios sem birra e as barras claras os episódios com birra.....35
- Figura 6.** Duração média das birras médias e intensas que ocorreram durante os episódios de sucesso e fracasso dos infantes na obtenção de cuidado materno. A linha verde se refere à duração das birras médias e intensas nos episódios de sucesso. A linha vermelha se refere à duração das birras médias e intensas nos episódios de fracasso.....36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Informações gerais sobre as doze díades mãe-infante.....	23
Tabela 2. Etograma com a descrição dos comportamentos registrados para os infantes.....	26
Tabela 3. Etograma com a descrição dos comportamentos registrados para as mães.....	28
Tabela 4. Número de episódios de solicitações de cuidado materno, tempo total de observação por mês e a taxa mensal de ocorrência de episódios de solicitação.....	32
Tabela 5. Proporção mensal e erro padrão de solicitações de cuidado bem sucedidas.....	33
Tabela 6. Total de horas de vídeos mapeados e de vídeos separados para transcrição para cada díade mãe-infante por mês.....	49
Tabela 7. Número de episódios de solicitação de cuidado materno que foram registrados para cada díade mãe-infante por mês.....	51
Tabela 8. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) sucesso do infante.....	52
Tabela 9. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística <i>t</i> e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) sucesso do infante. A categoria de referência é ‘sucesso’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.....	52
Tabela 10. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) latência materna.....	53
Tabela 11. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística <i>t</i> e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) latência materna. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.....	53

Tabela 12. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) agressão materna.....	54
Tabela 13. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística <i>t</i> e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) agressão materna. A categoria de referência é ‘com agressão’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.....	54
Tabela 14. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) ocorrência de birra.....	55
Tabela 15. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística <i>t</i> e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (<i>target</i>) ocorrência de birra. A categoria de referência é ‘com birra’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.....	55
Tabela 16. Resultado do GLMM avaliando o efeito das variáveis independentes birra média e birra intensa na variável dependente (<i>target</i>) sucesso do infante.....	56
Tabela 17. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística <i>t</i> e p-valor do GLMM avaliando o efeito das variáveis independentes birra média e birra intensa na variável dependente (<i>target</i>) sucesso do infante. A categoria de referência é ‘sucesso’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.....	56

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	14
1.1 Quem não chora não mama? Cuidado parental e o conflito pais-prole	14
1.2 O cuidado materno em primatas	16
2. MATERIAL E MÉTODOS	21
2.1 Área de estudo	21
3.2 Sujeitos	21
3.2.1 Gênero Sapajus	21
3.2.2 Grupo de estudo	22
3.4 Procedimentos	24
3.5.1 Coleta de dados	24
3.5.2 Análise de vídeos	24
3.5.3 Análise de dados	30
4. RESULTADOS	32
5.1 Rejeição materna e os conflitos comportamentais na transição para independência	32
5.2 Reação dos infantes à rejeição e a modulação do cuidado	36
5. DISCUSSÃO	37
6. CONCLUSÃO	42
REFERÊNCIAS	43
APÊNDICE A	49
APÊNDICE B	51
APÊNDICE C	52

1. INTRODUÇÃO

1.1 Quem não chora não mama? Cuidado parental e o conflito pais-prole

O cuidado parental é um fator que influencia na reprodução e no desenvolvimento dos organismos (Royle, Smiseth, & Kölliker, 2012). Há uma enorme diversidade nos tipos de cuidado parental exibidos pelos diferentes taxa animais (Royle et al., 2012) e podemos pensar nessas variações como estratégias que dependem de parâmetros de história de vida. Algumas espécies apresentam ciclos de vida mais rápidos e produzem grandes ninhadas em intervalos de tempo mais curtos, e por isso não dedicam ou têm um limite menor de cuidado que podem despender com seus filhotes. Outras, como muitas espécies de primatas, têm ciclos de vida mais lentos e produzem menos filhotes em intervalos de tempo mais longos, o que permite que cuidem de seus filhotes por períodos mais prolongados. (Klopfer, 1981).

Trivers (1972) define investimento parental como qualquer comportamento materno ou paterno que aumenta as chances de sobrevivência do seu filhote, ao mesmo tempo que reduz a habilidade parental de investir recursos no restante da ninhada atual ou na prole futura. De fato, cuidado parental sempre implica em gasto de tempo, energia ou recursos, mas parece aumentar as chances de sobrevivência da prole e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo dos pais (Smiseth, Kölliker, & Royle, 2012). Portanto, dado que essa é uma relação que implica em custos e benefícios, há uma pressão seletiva para a regulação do investimento disponibilizado a cada filhote.

A teoria do conflito pais-prole, formulada por (Trivers, 1974), prevê que a assimetria genética entre pais e prole leva a um desajuste nas perspectivas sobre o nível ótimo de investimento parental. Portanto, pais e filhos agiriam de forma a tentar maximizar seu próprio sucesso reprodutivo. Para os pais, é mais adaptativo modular o seu investimento de acordo com as chances de sobrevivência de cada prole, uma vez que cada um dos seus descendentes carrega cerca de metade de seus genes. Já para os filhotes, é mais adaptativo obter o máximo de investimento para si, pois cada indivíduo é mais aparentado consigo mesmo do que com os pais e irmãos. Sendo assim, os conflitos comportamentais que Trivers viu ocorrendo entre pais e prole de espécies de aves e mamíferos nada mais seriam do que disputas que correspondem a conflitos evolutivos subjacentes, ou seja, quando um gene aumenta a aptidão de quem o carrega, ao passo que diminui a aptidão de outros membros da população, levando à evolução de contramedidas genéticas (Avital & Jablonka, 2000).

Desde que foi proposta, a teoria do conflito pais-prole foi bastante estudada em diversos organismos (*e.g.*, insetos sociais: Trivers & Hare, 1976; tesourinhas: Kölliker et al., 2015; aves: Stamps, Clark, Arrowood, & Kus, 1985; e primatas: Gomendio, 1991; Pavé, Kowalewski, Zunino, & Giraud, 2010; Lee, Ruiz-Lambides, & Higham, 2019). No entanto, testar a teoria de Trivers empiricamente é um desafio. Autores apontam que muitos trabalhos sobre conflito pais-prole se baseiam apenas em modelos teóricos e oferecem poucas previsões a serem testadas (Gomendio, 1991; Mock & Forbes, 1992). Além disso, são poucos os estudos que apresentam dados que poderiam ser interpretados indiscutivelmente como conflitos evolutivos (Avital & Jablonka, 2000). Disputas comportamentais ocorrem frequentemente entre indivíduos de uma família e nem sempre são evidências de conflitos genéticos (Avital & Jablonka, 2000; Kilner & Hinde, 2012).

É partindo desse ponto que alguns autores discutem a ideia de que as disputas entre pais e prole não seriam realmente representações de conflitos de interesse entre a díade. Altmann (1980) discute detalhadamente sobre os custos e benefícios do investimento parental para mães e filhotes de babuínos em diferentes estágios do desenvolvimento. Na sua visão, as rejeições maternas são uma forma de condicionamento do infante pela mãe, que estaria ensinando o filhote os momentos adequados para solicitar alimento ou transporte. Altmann (1980) e Bateson (1994), defenderam que a interação entre mães e infantes é algo dinâmico, na qual ambos necessitam de mecanismos de feedback contínuos para monitorarem e ajustarem seus comportamentos de acordo com as necessidades e possibilidades de cada um, sendo essas características que também dependem de fatores ecológicos, sociais e de desenvolvimento. Mais tarde, Avital e Jablonka (2000) discutiram ainda mais a ideia de que os conflitos entre pais e prole são parte do processo de maturação comportamental do infante. Os pais estariam guiando seus filhotes durante a transição para a independência, e isso seria adaptativo tanto para os pais quanto para os infantes. Um filhote excessivamente dependente pode não desenvolver os comportamentos espécie-específicos da forma e no tempo apropriados, levando à diminuição do sucesso reprodutivo dos pais (Avital & Jablonka, 2000).

Apesar das diferentes interpretações sobre os conflitos comportamentais entre pais e prole, nenhuma das hipóteses invalida a existência do fenômeno. Todas, ainda, convergem sobre a importância da relação de co-regulação entre a díade e sobre o papel ativo do filhote no estabelecimento das interações com a mãe. Avital e Jablonka (2000) afirmam que a interação com os pais é a rota principal para a transferência de informações através das gerações e que a relação da díade passa por um processo de co-adaptação. Os pais fazem parte do ambiente de desenvolvimento dos seus filhotes, e vice-versa. A trajetória dos infantes é

afetada pelo tipo de investimento que os pais serão capazes de prover; por sua vez, as respostas e a condição dos infantes também interferem na forma como os pais irão se comportar (Avital & Jablonka, 2000).

Trabalhos como o de Hinde, Buchanan, e Kilner (2009) e Caro, Griffin, Hinde, e West (2016) trazem evidências de que há um processo de co-adaptação na interação entre pais e prole. Hinde e colaboradoras (2009) usam uma espécie de canário como modelo e mostram que efeitos maternos pré-natais (*i.e.*, o aumento no depósito de hormônios andrógenos nos ovos) afetam a intensidade das solicitações de alimento dos filhotes, que é ajustada para o nível de recursos que os pais podem prover. Por sua vez, Caro et al. (2016), em um estudo comparativo entre espécies de aves, mostram que a estratégia evolutivamente estável para as solicitações dos filhotes é contingente às condições ecológicas de evolução da espécie: diferentes condições ecológicas podem favorecer diferentes sistemas de sinalização em diferentes espécies. Em ambientes mais previsíveis e onde o alimento é abundante, a prole comunica sua condição honestamente e os pais distribuem o alimento de acordo com as solicitações. Porém, em ambientes imprevisíveis e com pouca disponibilidade de alimento, os pais distribuem o alimento com base em sinais da prole que indicam que aquele indivíduo tem mais chances de sobreviver (Caro et al., 2016).

1.2 O cuidado materno em primatas

Para a maioria das espécies do reino animal, incluindo os primatas, o cuidado parental é exercido mais frequentemente pelas fêmeas, porque os custos associados a esses comportamentos são, em geral, mais altos para os machos (Queller, 1997). Os primatas nascem em estágio altricial e, no início da vida, dependem exclusivamente da mãe para amamentação, transporte e proteção (Hrdy, 2001). Além disso, os primatas também são caracterizados por um longo período de desenvolvimento pós-natal, e a relação próxima com a mãe se mantém por meses ou mesmo anos. Para mamíferos, o investimento materno é feito principalmente através da amamentação. A lactação representa o maior gasto energético do cuidado materno pós-natal (Hinde, 2009). Algumas espécies de mamíferos produzem leites muito concentrados em gorduras e proteínas, e seus infantes crescem e desmamam rapidamente (Lee, 1996). Os primatas, no entanto, adotam estratégias de história de vida mais lenta, amamentam por períodos mais prolongados e produzem leites mais diluídos (Lee, 1996; Hinde, 2009).

Uma vez que a lactação é um dos maiores investimentos feito pela mãe no filhote, a maioria dos trabalhos sobre conflito pais-prole em primatas enfoca o período de desmame nutricional (Bánszegi, Szenczi, Urrutia, & Hudson, 2017). A transição do aleitamento para o consumo de alimentos sólidos depende de diversas condições fisiológicas, como tamanho e microbiota do trato gastrointestinal, produção de enzimas e hormônios, massa corpórea e taxas metabólicas (Lee, 1996). Além disso, essa também é uma etapa que envolve processos de aprendizagem. O infante precisa se adaptar a passar mais tempo longe da mãe e aprender a forragear, o que não ocorre de forma inata (Avital & Jablonka, 2000). Esse processo exige reforçadores positivos, como saciar a fome quando se encontra o alimento, e negativos, como a recusa da mãe indicando que ela não é mais a fonte primária de alimento (Avital & Jablonka, 2000).

No entanto, a relação da mãe e do infante em diversas espécies de aves e mamíferos vai muito além da dependência nutricional ou de transporte. A proximidade física entre mãe e filhote é um componente essencial para a formação de vínculos sociais e afetivos e para a inserção do infante no seu ambiente social (Berman, 1982; Verderane & Izar, 2019). Para primatas, isso fica ainda mais evidente pelo fato dos filhotes passarem por um longo período de desenvolvimento pós-natal, como mencionado anteriormente. Ainda, de acordo com a teoria do apego (Ainsworth, 1979; Bowlby, 1984), os comportamentos de busca e manutenção da proximidade entre mãe e filhote são parte de um sistema que é muito adaptativo para diversas espécies, por garantir a proteção dos indivíduos imaturos contra predadores e outras ameaças. O sistema de apego teria tido um papel fundamental na seleção da manutenção da proximidade física da díade mãe-infante mesmo após o fim da dependência alimentar do filhote (Bowlby, 1984).

De fato, em primatas, a independência dos filhotes só acontece meses depois do início do processo de desmame. Como sugerido por Verderane e Izar (2019), esse período de apego à mãe não está relacionado apenas a nutrição e maturação física, mas também a processos psicológicos que envolvem a formação de um vínculo e a aprendizagem de diversas habilidades. Uomini, Fairlie, Gray, & Griesser (2020) também sugerem que o cuidado parental prolongado está ligado à evolução de habilidades cognitivas complexas, que só se desenvolvem dentro da contingência de um ambiente com recursos suficientes para suportar os custos do desenvolvimento de um cérebro grande, associado ao cuidado parental prolongado que garante um ambiente seguro e oportunidades para aprender com parceiros sociais tolerantes.

Considerando a relação tão próxima entre mães e infantes de primatas, é comum observarmos conflitos comportamentais entre a díade durante os períodos de transição para a independência do infante. Conforme o filhote cresce, ganha peso e se torna mais independente, suas necessidades energéticas aumentam. Conseqüentemente, os custos do investimento para a mãe também aumentam e as rejeições podem se tornar mais frequentes. Muitas vezes, quando os infantes se aproximam para mamar, as mães os afastam ou impedem seu acesso ao mamilo (Verderane & Izar, 2019). Em algumas situações, elas também podem utilizar comportamentos punitivos e agonísticos para impedir a aproximação de seus filhotes (Altmann, 1980).

Diversos estudos com primatas da família Cercopithecidae documentaram conflitos comportamentais entre mães e infantes. Gomendio (1991) mostrou que infantes de macacos rhesus (*Macaca mulatta*) fazem mais tentativas de mamar e são mais rejeitados quando a mãe retoma o período de estro. Similarmente, Maestripieri (2002) relatou que, no período reprodutivo, infantes de macacos rhesus foram os principais responsáveis por fazer contato com as mães, que, por sua vez, resistiam às aproximações e encerravam o contato com maior frequência que os infantes. DeVinney e colaboradoras (2001), também estudando macacos rhesus, encontraram uma diminuição abrupta no cuidado materno durante os três meses que antecederam e os três meses que sucederam o nascimento de um novo filhote. Apesar de não terem registrado aumento nos comportamentos de estresse expressados pelo infante, os autores notaram que as mães passaram a dirigir ao filhote mais velho comportamentos levemente agressivos ou de ameaça, o que sugeriram ser uma forma da mãe comunicar ao infante mais velho a sua indisponibilidade para prover cuidado.

Outro trabalho, desta vez com macacos *vervet* (*Chlorocebus pygerythrus*), mostrou que conflitos entre mães e infantes estão também relacionados às condições ambientais e aos intervalos entre nascimentos (Hauser & Fairbanks, 1988). Em ambientes com recursos alimentares de baixa qualidade, as mães tinham um filhote a cada dois anos e, portanto, sofriam menos pressão seletiva para reduzir o cuidado com o infante. Já em ambientes com recursos de maior qualidade, as mães produziam um filhote por ano e tinham que limitar o contato com o infante, o que levava a mais conflitos comportamentais. Altmann (1980), observando babuínos (*Papio cynocephalus*), também relatou a ocorrência de conflitos comportamentais entre mães e infantes no período quando os filhotes já são semi-independentes (entre 4 e 6 meses de idade). Como mencionado anteriormente, sua hipótese era que os infantes estariam sendo condicionados pela mãe a reestruturarem os períodos nos quais solicitam cuidado e contato.

As investigações usando primatas neotropicais como modelo de estudo são mais escassas, mas indicam que as rejeições maternas parecem ser menos frequentes e pouco marcadas por comportamentos de punição (bater, empurrar, morder) por parte da mãe. Por exemplo, em seu trabalho sobre estilos de cuidado materno em um grupo de macacos-prego (*Sapajus* spp.) de semi-liberdade, Verderane e Izar (2019) observaram que as rejeições maternas iniciaram a partir do oitavo mês e que as mães não usaram agressões físicas em nenhum momento para punir as aproximações ou tentativas de obter cuidado dos filhotes. Carvalho e Otta (1998) e Arbaiza-Bayona, Schaffner, Gutiérrez, & Aureli (2022) também registraram poucos episódios de agressão das mães em direção aos infantes de duas espécies de macacos-aranha (*Ateles paniscus* e *Ateles geoffroyi*) durante o período de estabelecimento da independência do filhote. O mesmo parece ser verdade para as rejeições maternas em bugios (*Allouata caraya*), que ocorreram em baixa frequência e sem agressões recorrentes (Pavé et al., 2010; Pavé, Kowalewski, Zunino, & Giraudó, 2015).

Investigar como se desenvolvem os conflitos comportamentais entre mães e infantes de primatas nos ajuda a compreender melhor o processo de estabelecimento da independência alimentar e locomotora dos infantes, assim como o papel de cada indivíduo nessa etapa de transição. No entanto, nos trabalhos mencionados, não foi investigado se a maneira como o infante reage às rejeições maternas afeta de alguma forma a resposta da mãe. Todos os estudos descrevem que os infantes podem expressar comportamentos de estresse, como vocalizações e birras, mas nenhum deles avalia se isso modula seu sucesso na obtenção de cuidado materno. A análise das reações dos infantes à rejeição materna e da forma como as mães respondem a essas reações pode mostrar como ocorrem os processos de co-regulação da díade, e responder se de alguma forma os comportamentos dos infantes são sinais utilizados pela mãe para modular o investimento materno.

Portanto, o objetivo deste estudo foi investigar como se desenvolvem os conflitos comportamentais relacionados ao investimento materno entre mães e infantes de uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Além disso, também tivemos como objetivo investigar se as reações mais intensas dos infantes às rejeições maternas modulam a resposta da mãe às solicitações de cuidado.

Nossa primeira hipótese foi que os infantes de macacos-prego continuariam solicitando cuidados da mãe mesmo após o início do estabelecimento da independência alimentar e locomotora e que, por isso, os conflitos comportamentais aumentariam. Isso acontece porque essa é uma etapa de transição no desenvolvimento que exige um processo de aprendizagem e condicionamento do infante pela mãe (Altmann, 1980; Avital & Jablonka,

2000). Prevíamos que, conforme o infante ficava mais velho, haveria um aumento na latência da resposta materna às suas solicitações e um aumento no número de solicitações não atendidas, indicando uma diminuição no investimento por parte da mãe. Ainda, prevíamos que haveria um aumento no número de episódios de agressão materna e na ocorrência de birra, indicando um aumento nos conflitos comportamentais.

Nossa segunda hipótese foi que a maneira como os infantes reagem à rejeição materna seria um dos fatores que modulariam a resposta da mãe. Nossa previsão era que reações mais intensas (*e.g.*, infante vocalizando ao mesmo tempo que segue a mãe ou se coça repetidamente, ou reagindo com birras) à uma primeira recusa da mãe acarretariam em sucesso na obtenção de cuidado logo após essa primeira rejeição. Essa seria uma forma dos infantes comunicarem sua condição de necessidade à mãe, que então responderia adequadamente, devido aos processos de co-adaptação da relação mãe-filhote.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Os dados desta pesquisa foram coletados na Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de conservação privada localizada no município de Gilbués, no estado do Piauí, Brasil (9°39'36" S, 45°25'10" O). A FBV está no ecótono Cerrado-Caatinga e tem uma paisagem diversificada, composta por chapadas, brejos, grotas, morros de arenito, paredões rochosos e também áreas cultivadas (Visalberghi et al., 2007; Verderane, 2010). A vegetação é heterogênea, com árvores, arbustos e palmeiras (Visalberghi et al., 2007). As estações são definidas pela sazonalidade de chuvas: a estação chuvosa vai de outubro a abril, e a seca de maio a setembro (Verderane, Izar, Visalberghi, & Fragaszy, 2013). A abundância de alimentos é alta ao longo do ano, mesmo com o período de seca (Mendonça-Furtado et al., 2014). Algumas espécies potencialmente predadoras de primatas habitam a região: os carnívoros *Puma concolor* e *Eyra barbara*; as aves de rapina *Gernoethus melanoecus*, *Polyborus plancus* e *Herpetotheres cachinnans*; e a cobra *Boa constrictor* (Verderane et al., 2013).

3.2 Sujeitos

3.2.1 Gênero *Sapajus*

Macacos-prego são primatas neotropicais que pertencem à família Cebidae. Até recentemente, macacos-prego e caiararas compunham o gênero *Cebus* e tinham suas diferenças fenotípicas atribuídas a variações entre espécies (Lynch-Alfaro, Silva, & Rylands, 2012). No entanto, dados morfológicos, genéticos, comportamentais, ecológicos e biogeográficos levantados por Lynch-Alfaro et al. (2012) levaram a uma revisão na classificação taxonômica do grupo, que foi dividido em dois gêneros: *Sapajus* (macacos-prego), que inclui os indivíduos de corpos robustos e com tufo de pelos na cabeça, e *Cebus* (caiararas), que são mais esguios e não têm tufo de pelos na cabeça. Atualmente, considera-se que o gênero *Sapajus* seja composto pelas seguintes espécies: *S. apella*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosus*, *S. cay*, *S. xanthosternus*, *S. robustus*, *S. nigritus* e *S. flavius* (Lynch-Alfaro et al., 2012). *Sapajus* tem uma ampla distribuição por toda a região neotropical e, no Brasil, ocupa áreas da região da Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004).

A espécie *S. libidinosus* ocorre no nordeste brasileiro e também em Minas Gerais, Mato Grosso, Paraguai, Bolívia e Peru (Santos, 2015). Os indivíduos têm a pelagem do corpo marrom clara e os antebraços e pernas são mais escuros, assim como os tufo de pelo na cabeça. Há dimorfismo sexual na massa corpórea, com machos pesando mais que as fêmeas (Fragaszy et al., 2016). Apesar de se alimentarem principalmente de frutas e invertebrados, macacos-prego são considerados generalistas por apresentarem alta flexibilidade na sua alimentação, consumindo também folhas, frutos, sementes, raízes e pequenos vertebrados (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004). Além disso, *S. libidinosus* também usa ferramentas para obter diversos alimentos (e.g., pedras e bigornas para quebrar cocos e castanhas: Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; pedras para desenterrar tubérculos: Moura & Lee, 2004; galhos para explorar buracos nas pedras e árvores em busca de insetos e pequenos vertebrados: Falótico & Ottoni, 2014).

A idade da primeira concepção das fêmeas é variável, mas, em grupos selvagens, é provável que ocorra entre 6 e 7 anos de idade (Verderane, 2010). O tempo de gestação é cerca de 160 dias (Fragaszy & Bard, 1997) e o intervalo entre nascimentos varia entre as diferentes espécies e populações, podendo chegar a aproximadamente 30 meses (Izar et al., 2012). Os filhotes nascem em estágio altricial e dependem das mães para nutrição, transporte e defesa (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004). A infância se encerra quando há independência alimentar e locomotora, o que se estima que aconteça por volta dos 18 meses (Verderane & Izar, 2019). Portanto, o cuidado materno ocorre por um período de tempo prolongado e envolve também outros comportamentos de interação íntima, como as interações face-a-face (Verderane, Aguiar, & Izar, 2019).

3.2.2 Grupo de estudo

Estudamos um grupo de uma população de macacos-prego selvagens da espécie *S. libidinosus* que habita a FBV. O grupo, denominado Chicão, é acompanhado por pesquisadores da FBV desde 2006 (Izar et al., 2012). Portanto, os indivíduos estão habituados à presença humana e são reconhecidos individualmente. Nesta área, os indivíduos formam um grupo multi-macho e multi-fêmea, composto geralmente por 12 a 26 indivíduos, com fêmeas filopátricas e uma hierarquia de dominância linear (Verderane et al., 2013; Mendonça-Furtado et al., 2014; Izar et al., 2021). Consomem principalmente frutas, sementes e invertebrados (Santos, 2015).

Para as observações, foram selecionados 12 infantes – 7 fêmeas e 5 machos – nascidos entre 2014 e 2017, e suas respectivas mães (Tabela 1, Figura 1). A seleção foi feita com base na regularidade e quantidade de dados disponíveis para cada um. Todos os infantes observados neste estudo foram cuidados por suas mães genéticas e, com apenas uma exceção, as mães eram multíparas.

Em 2015, o grupo Chicão se dividiu: uma matrilinea e um macho adulto se separaram e formaram o grupo que hoje é conhecido como Teninha. O mesmo aconteceu em 2018, com a saída de duas matrilineas que formaram os grupos D1 e D2. Cada uma delas foi acompanhada por um macho adulto. Em 2018 também houve mudança no macho dominante do grupo Chicão — Kascudo expulsou e substituiu Jatobá, que era o macho alfa desde 2010 (Mendonça-Furtado et al., 2014). Piaçava se manteve como fêmea dominante durante todo o período analisado.

Tabela 1. Informações gerais sobre as doze díades mãe-infante.

DÍADE	SEXO DO INFANTE	NASCIMENTO DO INFANTE	PARIDADE DA MÃE
Dita-Duca	Fêmea	29-10-2014	Multípara
Piaçava-Peteca	Fêmea	23-11-2014	Multípara
Doree-Olivia	Fêmea	25-01-2015	Multípara
Chuchu-Cacau	Macho	11-03-2015	Multípara
Dita-Dançarina	Fêmea	23-02-2016	Multípara
Chani-Hortelã	Macho	14-11-2016	Primípara
Doree-Oliveira	Macho	30-11-2016	Multípara
Pamonha-Michele	Fêmea	19-12-2016	Multípara
Dita-Dourado	Macho	02-03-2016	Multípara
Paçoca-Acerola	Fêmea	21-03-2017	Multípara
Piaçava-Pimenta	Fêmea	03-05-2017	Multípara
Chuchu-Caititu	Macho	26-06-2017	Multípara

Figura 1. Imagens das díades mãe-infante estudadas.



(A) Dita-Duca; (B) Piaçava-Peteca; (C) Doree-Olivia; (D) Chuchu-Cacau; (E) Dita-Dançařina; (F) Chani-Hortelã; (G) Doree-Oliveira; (H) Pamonha-Michele; (I) Dita-Dourado; (J) Paçoca-Acerola; (K) Piaçava-Pimenta; (L) Chuchu-Caititu

3.4 Procedimentos

3.5.1 Coleta de dados

Os dados deste trabalho foram obtidos através da transcrição de vídeos que estão disponíveis no banco de dados do Laboratório de Etologia, Desenvolvimento e Interação Social, da Universidade de São Paulo. Ao longo dos primeiros 36 meses de vida, cada infante nascido no grupo estudado foi acompanhado durante um dia inteiro, uma vez por semana, pelos assistentes de campo Marcos Fonseca de Oliveira e Arizomar da Silva Oliveira. Ambos foram treinados para filmarem todas as atividades do sujeito focal sempre que possível, seguindo o método de amostragem animal focal (Altmann, 1974), e para filmarem do início ao fim todos os episódios visíveis de interação entre o filhote focal e sua mãe (Verderane et al., 2019).

3.5.2 Análise de vídeos

Analisamos as filmagens dos infantes focais em 10 pontos do desenvolvimento ao longo dos primeiros 18 meses de vida: os meses 2, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 14, 16 e 18. Esse intervalo de tempo abrange o período no qual os infantes vão gradualmente diminuindo sua dependência da mãe para alimentação e locomoção (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Verderane & Izar, 2019). Optamos por incluir o nono mês em nossas análises, pois Verderane

e Izar (2019), em seu trabalho com um grupo de macacos-prego em semi-liberdade, mencionam que o nono mês foi marcado por reações mais acentuadas à rejeição, com os infantes apresentando uma regressão comportamental a padrões de desenvolvimento anteriores ao oitavo mês.

Na primeira etapa da análise de vídeos, eu e mais três assistentes de pesquisa (Helena Francisco Lima, Mateus Oka e Vinícius Andrietta Chagas) assistimos do início ao fim todas as gravações disponíveis para os infantes focais nos meses selecionados para observação, registrando em uma planilha todas as filmagens que continham episódios de cuidado materno. Assistimos um total de 5.353 vídeos, o que correspondeu a 213 horas, 16 minutos e 24 segundos de filmagem. Desse total, foram encontradas 1.191 filmagens com episódios de cuidado materno e 91 com episódios de rejeição. Selecionamos para transcrição apenas as filmagens nas quais visualizamos com clareza um episódio de cuidado materno ou rejeição desde o início. Episódios que já estavam acontecendo quando a filmagem era iniciada e episódios que não puderam ser visualizados com clareza não foram excluídos. Portanto, transcrevemos 440 vídeos, totalizando 29 horas, 49 minutos e 50 segundos de observação.

Antes de iniciarmos uma transcrição, assistimos ao vídeo inteiro para localizarmos os episódios a serem transcritos. Uma vez identificados os episódios, as transcrições dos comportamentos eram feitas seguindo o método de registro de todas as ocorrências (Altmann, 1974), utilizando os etogramas apresentados nas Tabelas 2 e 3. Sempre que possível, os eventos de amamentação, transporte e partilha de alimento foram transcritos do início ao fim do episódio. Quando a filmagem era interrompida antes do final do episódio, marcamos o segundo final do vídeo como o fim do episódio. Nas filmagens com rejeições maternas, registramos todos os comportamentos do infante do início do evento até o final do vídeo. Estabelecemos uma latência de 5 segundos entre os episódios de um mesmo comportamento (Verderane *et al.*, 2019). Ou seja, se o infante parasse de mamar por pelo menos 5 segundos e depois retomasse a amamentação, um novo episódio era registrado. As categorias comportamentais foram criadas com base nas observações preliminares das filmagens e nos trabalhos de Gomendio (1991), Pavé et al. (2010), Pavé et al. (2015) e Verderane e Izar (2019). As transcrições foram feitas no programa BORIS versão 7.10.7.

Um segundo observador treinado transcreveu 25% da amostra de vídeos analisados e calculamos o coeficiente de concordância de Kendall (W) para avaliarmos a confiabilidade entre observadores. Os comportamentos que tiveram concordância $W \geq 0,7$ foram mantidos nas análises. Por essa razão, os comportamentos de segurar o rabo ($W = 0,5$), bater ($W = 0,5$),

remover o infante do mamilo ($W = 0,375$) e remover a mão do infante do mamilo ($W = 0,417$) foram desconsiderados durante as análises.

No total, foram registrados 550 episódios de solicitação de cuidado. Na Tabela 6 (ver Apêndice A) apresentamos o detalhamento do total de horas de vídeos mapeados e o total de horas de vídeos separados para transcrição para cada díade por mês analisado. Na Tabela 7 (ver Apêndice B) estão os números de episódios que foram registrados por mês para cada díade.

Tabela 2. Etograma com a descrição dos comportamentos registrados para os infantes.

COMPORTAMENTOS DO INFANTE	
COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
<i>Solicitação de contato (1)</i>	Infante se aproxima da mãe e olha em sua direção, podendo emitir sons e tocar alguma parte do corpo da mãe ou não.
<i>Solicitação de amamentação (1)</i>	Infante se aproxima da mãe, olha em sua direção e toca especificamente nos mamilos da mãe. Pode emitir sons ou não.
<i>Mamar (1)</i>	Infante posiciona a cabeça na região dos mamilos da mãe. Pode ocorrer sem solicitação prévia ou após a resposta da mãe a uma solicitação. Para ser considerado um episódio de amamentação, o infante deve permanecer por pelo menos cinco segundos consecutivos com a cabeça na região dos mamilos.
<i>Ficar nas costas (1)</i>	Infante pula em cima do dorso da mãe ou se segura nos pelos da mãe e se impulsiona para cima do seu dorso. Pode ocorrer sem solicitação prévia ou após a resposta da mãe a uma solicitação. Para ser considerado um episódio de ficar nas costas, o infante deve permanecer por pelo menos cinco segundos consecutivos em cima do dorso da mãe.

<i>Tentativa de mamar (1)</i>	Infante tenta posicionar a cabeça na região dos mamilos da mãe, mas não tem sucesso.
<i>Tentativa de subir nas costas (1)</i>	Infante tenta pular ou se impulsionar para cima do dorso da mãe, mas não tem sucesso.
<i>Tentativa de pegar alimento (1)</i>	Infante estende as mãos e, com um movimento de agarrar, tenta pegar o alimento que a mãe está manipulando, mas não tem sucesso. Também pode tentar pegar o alimento com a boca.
<i>Obter alimento (1)</i>	Infante estende as mãos e, com um movimento de agarrar, consegue pegar o alimento que a mãe está manipulando. Também pode conseguir pegar o alimento com a boca.
<i>Aproximar da mãe (1)</i>	Após a resposta da mãe à solicitação, o infante se desloca e diminui a distância entre ele e a mãe.
<i>Afastar da mãe (1)</i>	Após a resposta da mãe à solicitação, o infante se desloca e aumenta a distância entre ele e a mãe.
<i>Reposicionar (1)</i>	Após a mãe virar o corpo ou a cabeça, o infante se desloca e fica novamente ao lado ou na frente dela.
<i>Vocalizar (1)</i>	Durante a solicitação ou após a resposta da mãe, o infante abre a boca e emite sons.
<i>Birra (1)</i>	Após a resposta da mãe, o infante exhibe concomitantemente comportamentos como empurrar, puxar e segurar a mãe, se sacudir ou deitar no substrato.
<i>Coçar-se (2)</i>	Após a resposta da mãe, o infante esfrega o corpo repetidamente com os dedos.
<i>Segurar o rabo (2)</i>	Após a resposta da mãe, o infante agarra o próprio rabo com as mãos. O infante também pode colocar o rabo na boca.

<i>Alotransporte (3)</i>	Após a resposta da mãe, o infante é carregado por outro indivíduo do grupo.
<i>Socializar com outro indivíduo (3)</i>	Após a resposta da mãe, o infante se engaja em catação, interação face a face ou fica em contato com outro indivíduo do grupo.
<i>Conflito com outro indivíduo (3)</i>	Após a resposta da mãe, o infante ameaça, persegue ou direciona outros comportamentos agressivos para outro indivíduo do grupo.
<i>Inativo (4)</i>	Após a recusa da mãe, o infante fica parado na posição sentado, deitado ou em pé.
<i>Alimentação (4)</i>	Após a recusa da mãe, o infante inspeciona o local a procura de algum item alimentar, ou manipula, mastiga ou ingere algum alimento.
<i>Locomoção (4)</i>	Após a recusa da mãe, o infante se desloca andando, correndo ou pulando.

(1) Comportamentos dirigidos à mãe; (2) Comportamentos autodirigidos; (3) Comportamentos dirigidos a outros indivíduos; (4) Comportamentos não dirigidos a parceiros sociais.

Tabela 3. Etograma com a descrição dos comportamentos registrados para as mães.

COMPORTAMENTOS DA MÃE	
COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
<i>Afastar do infante (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe se desloca e aumenta a distância entre ela e o infante.
<i>Aproximar do infante (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe se desloca e diminui a distância entre ela e o infante.

<i>Virar o corpo (1)</i>	Durante a interação com o infante a mãe muda a orientação do seu corpo para o lado ou em direção oposta à anterior.
<i>Conter o infante (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe segura o infante usando suas mãos ou pés e impede que ele encoste nela ou no alimento que ela está manipulando.
<i>Tirar a mão do infante do mamilo (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe remove a mão do infante que está segurando seu mamilo.
<i>Retrair a mão (1)</i>	Após a tentativa de pegar alimento do infante a mãe puxa a mão com a qual está segurando o alimento na direção do próprio corpo ou para longe do infante.
<i>Bater (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe encosta a palma da sua mão rapidamente no infante.
<i>Morder (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe abre e comprime a boca em alguma região do corpo do infante.
<i>Empurrar (1)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe encosta no infante com suas mãos ou pés e o impulsiona para longe do seu corpo. Pode também impulsionar somente as mãos do infante para longe do alimento que está manipulando.
<i>Remover infante das costas (1)</i>	A mãe vira o dorso parcialmente para trás e puxa ou empurra o infante para fora de seu dorso, encerrando o transporte ou a tentativa de subir nas costas.

<i>Remover infante do mamilo (1)</i>	A mãe empurra ou puxa o infante para fora do mamilo, encerrando a amamentação ou a tentativa de mamar.
<i>Coçar-se (2)</i>	Após a solicitação do infante a mãe esfrega o corpo repetidamente com os dedos.
<i>Comportamento não dirigido ao infante (3)</i>	Após a solicitação ou durante a interação com o infante a mãe não mantém contato visual com o infante e expressa comportamentos não dirigidos a ele, como forragear, alimentar-se, deslocar-se, ficar inativa e interagir socialmente com outros indivíduos que não o infante.

(1) Comportamentos dirigidos ao infante; (2) Comportamentos autodirigidos; (3) Comportamentos não dirigidos a parceiros sociais.

3.5.3 Análise de dados

Após a transcrição de todas as filmagens, analisamos cada episódio transcrito para extrairmos as variáveis de análise. Primeiramente, categorizamos as birras (Tabela 2) dos infantes em dois tipos, de acordo com a intensidade observada: (1) birra média, que ocorria quando o infante expressava um conjunto de comportamentos, como vocalizar, aproximar-se da mãe, se coçar, mas não expressava o comportamento descrito como birra no etograma; e (2) birra intensa, quando o infante expressava o comportamento descrito como birra. Em seguida, registramos para cada episódio:

- I. Se o infante teve ou não sucesso na obtenção de cuidado materno. Esse dado foi transformado em “0” e “1”, sendo que cada fracasso correspondeu ao número “0” e cada sucesso ao número “1”.
- II. A duração, em segundos, da solicitação do infante.
- III. Se houve ou não algum tipo de birra. Esse dado foi transformado em “0” e “1”, sendo que o número “0” representa os episódios sem birra e o número “1” os episódios com birra.
- IV. A duração, em segundos, de cada tipo de birra (média e intensa).

- V. A latência, em segundos, da resposta da mãe à solicitação do infante.
- VI. Se houve ou não agressão materna (representada pelos comportamentos morder e empurrar). Esse dado também foi transformado em “0” e “1”, sendo que o número “0” equivale aos episódios sem agressão e o número “1” aos episódios com agressão.

Todas as análises foram feitas no IBM SPSS Statistics v.23. Neste estudo, trabalhamos com dados longitudinais que envolviam observações repetidas dos mesmos indivíduos. Por essa razão, utilizamos modelos generalizados mistos (GLMM) para testar todas as nossas previsões. As variáveis identidade do infante, sexo do infante e identidade da mãe foram usadas como efeito aleatório em todos os modelos.

Para testarmos a primeira hipótese, avaliamos o efeito da idade do infante nas variáveis latência materna, sucesso do infante, agressão materna e ocorrência de birra. Para a variável contínua latência materna utilizamos a distribuição Gamma com função de ligação log, pois essa é a distribuição adequada para modelar variáveis de valores positivos (> 0) e assimétricos. Para as variáveis sucesso do infante, agressão materna e ocorrência de birra utilizamos uma regressão logística binomial com função de ligação logit. Para testarmos a segunda hipótese, avaliamos o efeito da duração das birras médias e intensas no sucesso do infante na obtenção de cuidado materno. Neste caso, também utilizamos uma regressão logística binomial com função de ligação logit.

Nos episódios de partilha de alimento, os infantes e mães mostraram padrões comportamentais muito distintos dos observados nos episódios de amamentação e transporte. Para dar conta dessa particularidade, os dados referentes a esses eventos estão sendo analisados separadamente no trabalho de conclusão de curso de Helena Francisco Lima e, portanto, foram excluídos das análises deste trabalho.

4. RESULTADOS

A maioria dos eventos de cuidado materno (cerca de 57%) ocorreu no segundo e quarto mês e o número de episódios diminuiu drasticamente ao longo dos meses analisados (Tabela 4). Nas próximas seções, trataremos dos resultados dos GLMMs e todas tabelas com os resultados dos modelos e os valores dos coeficientes estimados estão no Apêndice C (Tabelas 8 a 17).

Tabela 4. Número de episódios de solicitações de cuidado materno, tempo total de observação por mês e a taxa mensal de ocorrência de episódios de solicitação.

Mês	Nº de episódios	Tempo de observação (min)	Taxa (nº de episódios / tempo de observação)
2	207	1725	0.120
4	107	1585	0.068
6	70	1364	0.051
8	39	1390	0.028
9	37	1516	0.024
10	29	1165	0.025
12	21	916	0.023
14	22	1001	0.022
16	8	994	0.008
18	10	1130	0.009

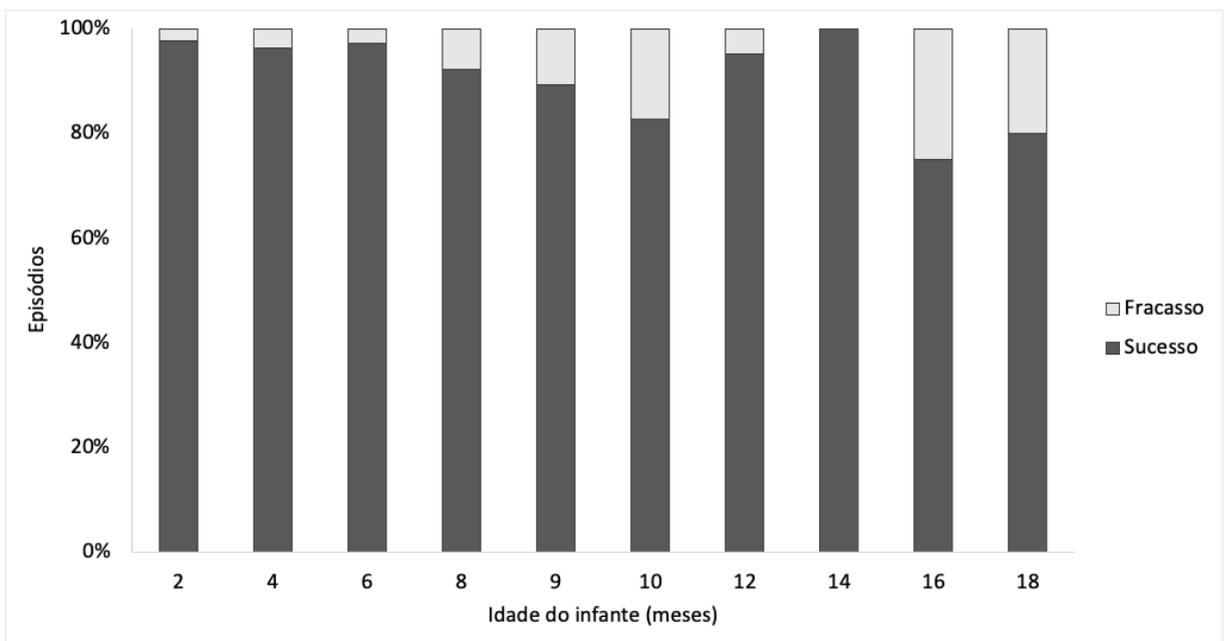
5.1 Rejeição materna e os conflitos comportamentais na transição para independência

A variação na proporção de solicitações bem sucedidas ao longo dos 10 meses observados foi pequena (Tabela 5), porém encontramos um efeito significativo da idade na chance de sucesso na obtenção de cuidado ($F_{9,540} = 2.659$, $p = 0.005$; Figura 2). Nos meses 8, 9, 10, 16 e 18 as chances do infante obter sucesso nas suas solicitações foram significativamente menores quando comparadas ao mês 2.

Tabela 5. Proporção mensal e erro padrão de solicitações de cuidado bem sucedidas.

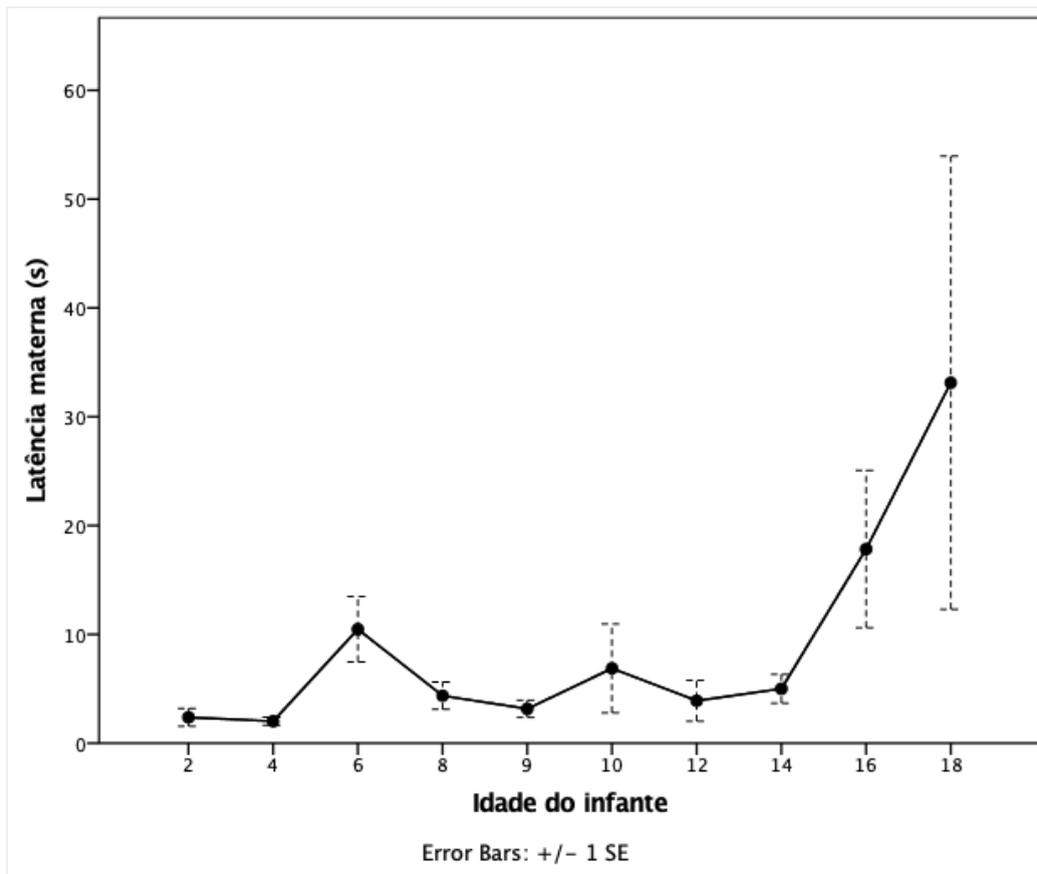
Mês	Proporção de sucessos
2	0.98 ± 0.011
4	0.96 ± 0.018
6	0.97 ± 0.020
8	0.92 ± 0.043
9	0.89 ± 0.052
10	0.83 ± 0.071
12	0.95 ± 0.048
14	1.00
16	0.75 ± 0.164
18	0.80 ± 0.133

Figura 2. Proporção mensal de episódios de sucesso e fracasso dos infantes na obtenção de cuidado materno. As barras escuras representam os episódios de sucesso e as barras claras os episódios de fracasso.



Também encontramos um efeito significativo da idade do infante na latência da resposta materna: nos meses 6 e 18 as mães demoraram mais tempo para atender às solicitações dos infantes quando comparado ao mês 2 ($F_{9,512} = 2.263$, $p = 0.017$; Figura 3).

Figura 3. Média e erro padrão da latência da resposta materna às solicitações de cuidado dos infantes ao longo dos seus primeiros 18 meses de vida.



Não houve efeito da idade nos episódios com ocorrência de agressão materna ($F_{9,540} = 0.401$, $p = 0.935$; Figura 4), mas encontramos um efeito significativo da idade na ocorrência de birras, que tiveram mais chances de acontecer nos meses 6, 10 e 18 quando comparado ao mês 2 ($F_{9,540} = 2.113$, $p = 0.027$; Figura 5).

Figura 4. Proporção mensal de episódios de solicitação de cuidado com e sem agressão materna. As barras escuras representam os episódios sem agressão materna e as barras claras os episódios com agressão.

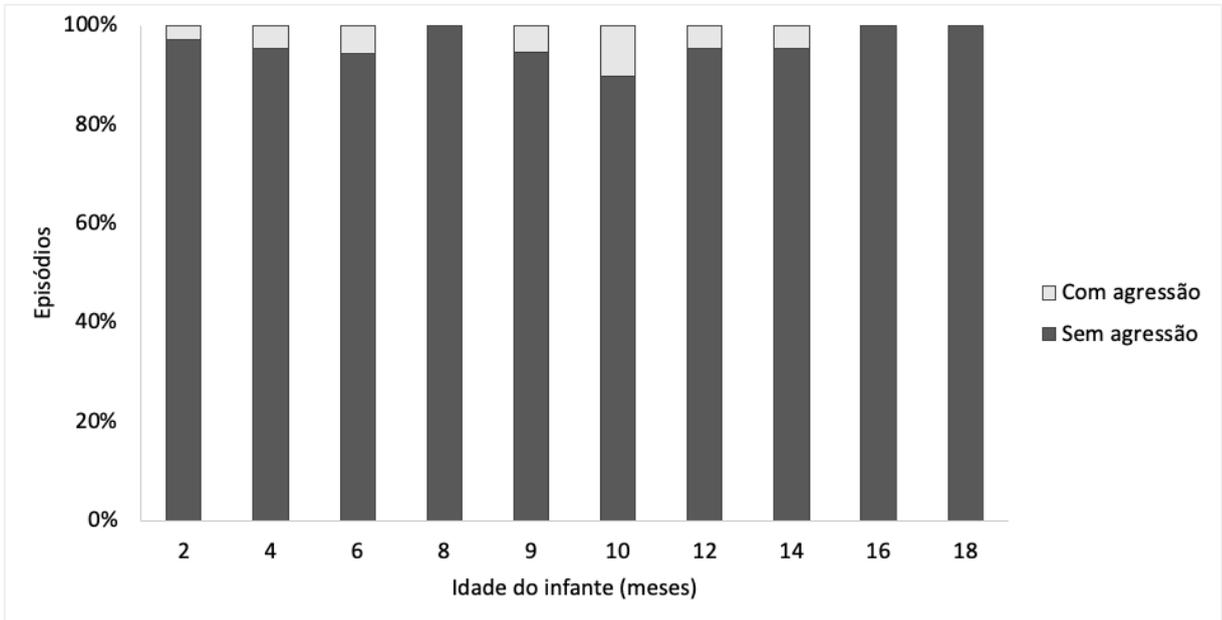
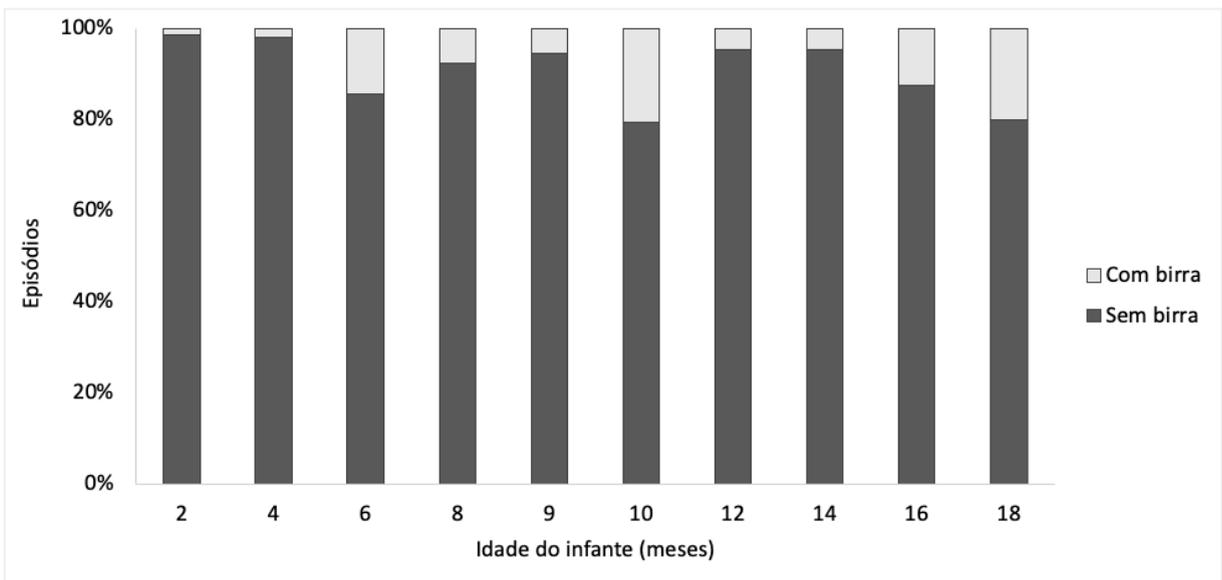


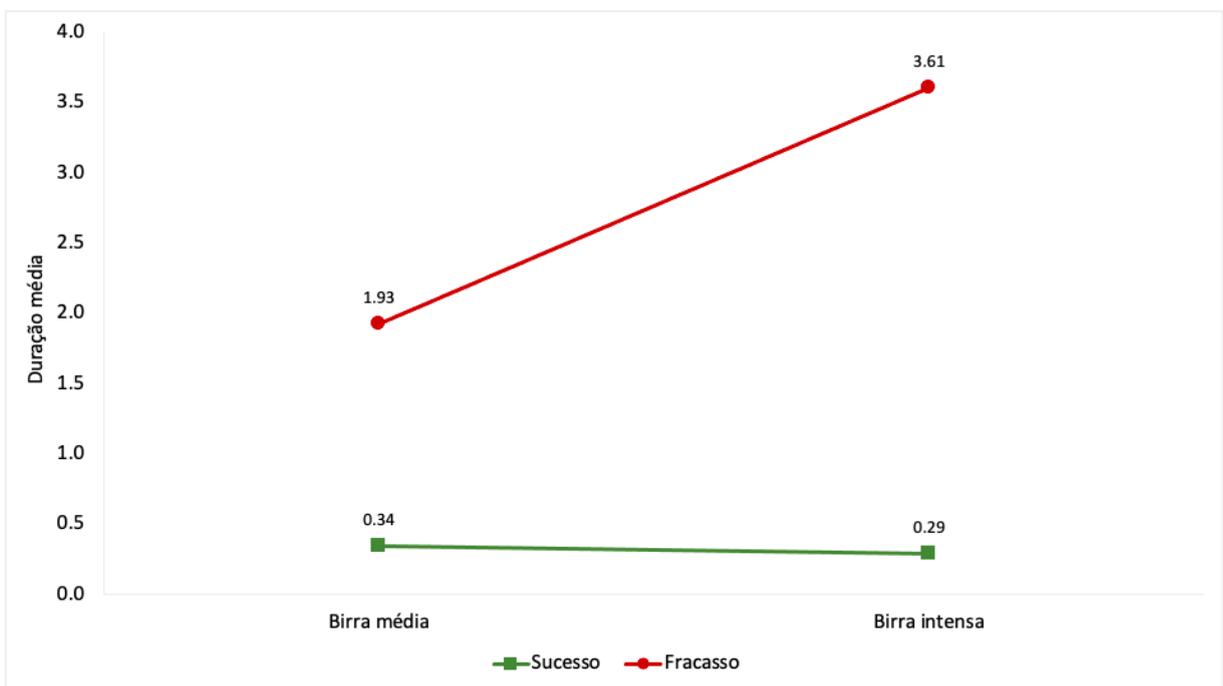
Figura 5. Proporção mensal de episódios de solicitação de cuidado com e sem birra dos infantes. As barras escuras representam os episódios sem birra e as barras claras os episódios com birra.



5.2 Reação dos infantes à rejeição e a modulação do cuidado

Não houve efeito significativo da duração das birras médias nas chances de sucesso do infante ($F_{1,547} = 2.245$, $p = 0.135$), mas encontramos um efeito significativo da duração das birras intensas nas chances de obter cuidado: quanto mais longa a birra intensa, maior a chance de fracasso do infante ($F_{1,547} = 15.374$, $p < 0.01$). Na Figura 6 vemos a duração média mensal de cada tipo de birra nos episódios em que houve sucesso e nos episódios em houve fracasso na obtenção de cuidado.

Figura 6. Duração média das birras médias e intensas que ocorreram durante os episódios de sucesso e fracasso dos infantes na obtenção de cuidado materno. A linha verde se refere à duração das birras médias e intensas nos episódios de sucesso. A linha vermelha se refere à duração das birras médias e intensas nos episódios de fracasso.



5. DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos como se desenvolvem os conflitos comportamentais entre mães e infantes de um grupo de uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) que habita a FBV, no Piauí. Através da análise de interações entre mãe e infante, testamos se os filhotes continuavam solicitando cuidados da mãe mesmo após o início do estabelecimento da independência alimentar e locomotora e se isso levava a um aumento nos conflitos comportamentais. Testamos também se as reações mais intensas dos infantes à rejeição materna modulavam a resposta da mãe, fazendo com que ela cedesse às solicitações.

Nossos resultados corroboram nossa primeira hipótese e seguem um padrão similar ao que é observado para a maioria das espécies de primatas (e.g., *Papio cynocephalus*: Altmann, 1980; *Ateles geoffroyi*: Arbaiza-Bayona et al., 2022; *Papio anubis*: Most & Strum, 2020; *Alouatta caraya*: Pavé et al., 2015). As solicitações de cuidado diminuem muito com o passar dos meses, mas não deixam de ocorrer. Embora raras, as solicitações não aceitas pela mãe aumentam conforme o infante fica mais velho. As mães também demoram mais tempo para atender às solicitações de cuidado. Vemos uma coordenação entre os comportamentos do filhote e da mãe: ao mesmo tempo que o infante se mostra mais independente e busca menos contato e investimento da mãe, a disponibilidade materna em prover cuidado também diminui.

Entretanto, as rejeições maternas não iniciaram apenas quando os infantes eram mais velhos, como foi registrado para algumas outras espécies (e.g., *Ateles geoffroyi*: Arbaiza-Bayona et al., 2022; *Ateles paniscus*: Carvalho & Otta, 1998; *Macaca mulatta*: Gomendio, 1991). Já no segundo mês de vida dos filhotes observamos solicitações não atendidas, indicando que há conflitos entre mãe e infante logo no início do desenvolvimento. Esse é um momento no qual o infante depende exclusivamente da mãe, por isso autores afirmam que conflitos entre a díade não são esperados, pois não seria adaptativo para as mães rejeitarem seus filhotes (Hrdy, 2001). No entanto, considerando que a relação entre mãe e infante passa por constantes processos de co-regulação e monitoramento (Bateson, 1994), interpretamos que nesse primeiro momento mãe e filhote estão aprendendo a ajustar os seus comportamentos em resposta às condições um do outro.

O aumento nas rejeições maternas não foi acompanhado por um aumento na expressão de comportamentos agressivos pela mãe. Mesmo havendo maior ocorrência de birras dos filhotes, as mães não responderam mais frequentemente aos infantes de maneira agonística. Resultados similares também foram observados para outros grupos de *Sapajus* (Verderane &

Izar, 2019) e para outras espécies de primatas neotropicais (*Ateles paniscus*: Carvalho & Otta, 1998; *Ateles geoffroyi*: Arbaiza-Bayona et al. 2022; *Allouata caraya*: Pavé et al., 2010). Nossos dados contribuem com mais evidências que mostram que as rejeições maternas em primatas neotropicais são mais brandas e não passam a ser mais frequentes em um determinado momento do desenvolvimento, diferindo do padrão comumente relatado para primatas da família Cercopithecidae (e.g., Altmann, 1980; Berman, Rasmussen, & Suomi, 1993).

O cuidado materno prolongado e com poucas rejeições em macacos-prego pode ser explicado pelo padrão de desenvolvimento mais lento da espécie (i.e., quando comparado a outras espécies, e.g., *Saimiri sciureus* (Fragaszy, Baer, & Adams-Curtis, 1991)). O cérebro de primatas neotropicais cresce durante a gestação e a lactação, similar ao que acontece nos símios. Para outras espécies, o crescimento cerebral ocorre principalmente durante a gestação (Arbaiza-Bayona et al., 2022; Leigh, 2004). Infantes de macacos-prego nascem com o cérebro pesando cerca de 40% do peso do cérebro de um indivíduo adulto, enquanto para outros macacos esse valor é, em média, de 55% (Fragaszy & Bard, 1997). Argumentamos que essa diferença pode justificar o investimento materno prolongado e com poucas rejeições, como visto também para *Ateles geoffroyi* (Arbaiza-Bayona et al., 2022). Além disso, os macacos-prego da FBV desenvolvem habilidades cognitivas complexas, como uso de ferramentas para obter alimento. Os infantes levam anos para dominarem a técnica e essa aprendizagem é favorecida por conviverem com adultos tolerantes, incluindo a mãe, em um ambiente que estimula a exploração desse nicho socioecológico (Fragaszy et al., 2013). Junto a isso, o cuidado parental prolongado também é uma das características que cria um ambiente seguro com oportunidades para os indivíduos adquirirem habilidades mais complexas, como sugerido por Uomini et al. (2020).

Também é importante notar que o ato de mamar nem sempre tem uma correlação direta com o consumo de leite (Cameron, 1998). Como proposto pela teoria do apego, a proximidade do infante com a mãe não envolve apenas a dependência alimentar, mas garante a criação de vínculos que são adaptativos para proteção do filhote (Bowlby, 1984). O contato com o mamilo pode ser uma busca do infante por conforto e contato com a mãe, uma forma de satisfazer uma necessidade afetiva e emocional (Cameron, 1998). Essa pode ser uma das razões pela qual encontramos uma taxa de rejeição baixa. É possível que após uma determinada idade, as poucas solicitações dos infantes não tenham a ver com nutrição, mas sim com apego, não representando um alto investimento energético para a mãe.

Contrário ao esperado, as reações dos infantes às rejeições maternas não tiveram um efeito positivo na modulação do cuidado. Na verdade, birras mais intensas e mais longas estavam relacionadas a uma maior chance da solicitação de cuidado não ser aceita. Na literatura, os efeitos das birras dos infantes de primatas não-humanos na modulação do cuidado materno foram pouco discutidos até hoje. DeVinney et al. (2001) reportaram resultados similares ao que encontramos para os nossos sujeitos: as mães de macacos rhesus se aproximavam menos dos infantes mais velhos que expressavam mais sinais de estresse (*i.e.*, vocalizavam mais). Esse resultado, no entanto, foi encontrado quando se analisou o comportamento dos filhotes mais velhos na presença de novos filhotes. No estudo de Berman et al. (1993), com indivíduos da mesma espécie e no mesmo local de estudo de DeVinney et al. (2001), foi analisada a relação entre mãe e infante no período de estro, e observou-se que as mães tornaram-se menos responsivas e mais agressivas em direção aos seus filhotes quando retomaram o ciclo reprodutivo. Em contrapartida, os infantes mostraram-se mais estressados e fizeram mais birras, o que parece ter aumentado ligeiramente o seu sucesso na obtenção de cuidado. Barrett e Henzi (2000), estudando babuínos (*Papio ursinus*), relataram que a maior parte dos infantes que observaram não expressou comportamentos de birra. Apenas infantes que estavam em condições vulneráveis devido a redução na disponibilidade de alimento fizeram birras, que foram atendidas pelas suas mães. Podemos concluir, portanto, que o cuidado materno é modulado por diversos outros fatores além da birra.

A partir dos nossos resultados, poderíamos pensar que as solicitações não atendidas e as reações intensas dos infantes à rejeição seriam uma tentativa de manipular a mãe a prover mais investimento, como proposto por Trivers (1974). Entretanto, duas observações vão na direção contrária do que seria previsto pela teoria do conflito pais-prole: (1) os infantes são os principais responsáveis pela diminuição do cuidado materno com o passar tempo, uma vez que solicitam muito menos cuidado conforme ficam mais velhos; e (2) as birras e solicitações não atendidas aconteceram desde o início do desenvolvimento do filhote, momento no qual seria improvável que o infante estivesse manipulando a mãe, considerando a dependência quase que exclusiva da mãe para amamentação e transporte.

As propostas de Altmann (1980) e Bateson (1994) parecem explicar melhor o padrão que observamos para os sujeitos do nosso estudo. Mães e infantes estão em constante monitoramento e necessitam de mecanismos de feedback contínuos para ajustarem seus comportamentos. Sugerimos que a recusa da mãe mesmo diante de birras longas e intensas podem servir como uma sinalização para o infante da sua indisponibilidade em prover cuidado. Esses seriam os momentos nos quais as mães estariam condicionando e estimulando

seus filhotes no processo de transição para a independência. Na FBV, os indivíduos têm baixo risco de predação e uma boa disponibilidade de alimento ao longo do ano (Izar et al., 2012). Na proposta de Bateson (1994), infantes que crescem em um ambiente seguro e com alta disponibilidade de recursos respondem cooperativamente aos sinais da mãe, pois não estariam sendo tão prejudicados pela rejeição materna. Por mais que tenhamos registrado um aumento na proporção de birras conforme o infante ficava mais velho, elas ainda eram raras, sendo esse mais um indício do processo de co-regulação da díade.

Além disso, apesar de não termos analisado essa variável em nosso estudo, sabemos que nenhum dos infantes observados teve que lidar com o nascimento de um irmão mais novo. Porém, o intervalo entre nascimentos para os indivíduos da FBV é de aproximadamente 22 meses (Izar et al., 2012). Logo, é bem provável que ao fim das nossas observações algumas mães já tivessem retomado o seu ciclo reprodutivo, o que pode ter influenciado negativamente a sua propensão em atender às solicitações dos filhotes, uma vez que a lactação – estimulada pela sucção do mamilo – diminui a fertilidade da mãe (Lee, 1996; Gomendio, 1991).

É importante levar em consideração que nossos dados foram obtidos através da análise de filmagens. Ao mesmo tempo que esse método traz uma enorme riqueza para a coleta de dados, por permitir que os vídeos sejam assistidos diversas vezes e em velocidade reduzida, ele também limita as nossas observações. Os vídeos são gravados com a mínima interferência humana, no ambiente natural dos indivíduos que, muitas vezes, se movimentam rapidamente entre galhos, árvores e arbustos, cruzam rios, ou sobem morros inacessíveis. Isso faz com que nem sempre tenhamos uma visão completa dos episódios, assistindo apenas recortes dos acontecimentos, pois é difícil acompanhar os indivíduos por vários minutos sem interrupção. Dito isso, é possível que não tenhamos observado as interações com birras e rejeições por tempo suficiente para visualizarmos os episódios completos.

Para humanos, observa-se que as birras envolvem dois estágios emocionais: (1) raiva, que é normalmente expressada no início do comportamento; e (2) estresse, que foi associado à expressão de tristeza e busca de conforto (Potegal & Davidson, 2003). Algumas evidências apontam que birras mais intensas, com estágios de estresse mais acentuados, estão associadas à busca da criança por reconciliação com seus pais (Potegal & Davidson, 1997). Potegal (2000) sugere que se as birras são comportamentos adaptativos, a necessidade da criança em manter um vínculo com a mãe levaria a uma predisposição à reconciliação pós-conflito. Estudos complementares, com observações mais longas, nos permitiriam verificar se comportamentos de reconciliação pós-conflito são vistos entre mães e infantes do nosso grupo

de estudo. Outro ponto muito interessante para análises futuras seria verificar se é possível distinguir diferentes estágios emocionais nas birras de macacos-prego. Achamos que comportamentos, como algumas vocalizações e os comportamentos ligados às birras descritas na Tabela 2, estariam envolvidos com processos mais associados à raiva. Já comportamentos autodirecionados, como se coçar e segurar o rabo, estariam envolvidos com expressões de estresse (seguindo as categorizações de Davidson & Potegal, 2003).

O cuidado alomaterno tem um papel crucial no desenvolvimento de infantes em primatas humanos e não-humanos (Hrdy, 2001). Investigações futuras olhando para as relações sociais dos infantes com os outros membros do grupo podem ser interessantes. Most e Strum (2020) registraram que infantes de babuínos (*Papio anubis*) que tinham mães menos responsivas apresentaram mais chances de ter figuras de apego secundário (irmãs/irmãos ou outros indivíduos adultos do grupo). Apesar do comportamento de socialização com outros indivíduos do grupo ter sido registrado poucas vezes em nosso estudo, observar esse comportamento também em outros momentos de estresse do infante, não apenas após a rejeição materna, poderia trazer mais respostas. Além disso, estudar os diferentes estilos de cuidado materno na FBV também pode trazer grandes contribuições para o nosso entendimento, já que o tipo de relação desenvolvida entre a díade mãe-infante influencia o comportamento materno e as reações dos filhotes à rejeição.

Grande parte dos estudos utiliza o comportamento de primatas não-humanos como uma ferramenta para a compreensão da evolução dos comportamentos humanos. Diversas das questões levantadas ao longo deste trabalho mostram que o caminho contrário também é válido e pode enriquecer os conceitos e metodologias que guiam os trabalhos com primatas não-humanos. De um modo geral, nosso estudo traz contribuições sobre o desenvolvimento da relação mãe-infante, abordando seus processos de co-regulação e o estabelecimento da independência do filhote. Trabalhos como o nosso ajudam a desvendar os diversos contextos nos quais a seleção natural age e a refletir sobre os seus efeitos nas diferentes trajetórias de desenvolvimento dos indivíduos.

6. CONCLUSÃO

Investigando o desenvolvimento das relações mãe-infante de *Sapajus libidinosus* que habitam a FBV, observamos características importantes das interações das díades.

Mães e infantes parecem coordenar a sua relação de maneira eficiente. Ao mesmo tempo que os infantes solicitam muito menos cuidado materno quando ficam mais velhos, as mães também se tornam menos responsivas com o passar do tempo.

Contrário a nossa previsão, vimos que, na verdade, quem chora não mama. Encontramos um efeito negativo da intensidade e duração das birras dos infantes na modulação do comportamento materno. Quanto mais longas e intensas as birras, menores as chances dos filhotes obterem cuidado. Argumentamos que a recusa da mãe mesmo diante dos protestos dos infantes seria uma forma delas sinalizarem a sua indisponibilidade em continuar investindo nos filhotes. Os infantes cooperam com suas mães, uma vez que vemos uma baixa taxa de rejeição no geral e a diminuição drástica da iniciativa dos infantes em obter cuidado. Na FBV, os indivíduos crescem em um ambiente seguro e com recursos abundantes, portanto não parecem ter prejuízo com as rejeições maternas.

De um modo geral, os conflitos comportamentais são poucos, não agressivos e estão presentes desde o início do desenvolvimento, o que indica que são parte do processo de co-regulação da díade mãe-infante e um estímulo à aprendizagem e estabelecimento da independência do filhote.

Apesar da limitação de ter sido realizado apenas com um grupo de macacos-prego e com um número pequeno de indivíduos, nosso estudo contribui com novos dados sobre o desenvolvimento das relações mãe-infante e sobre os conflitos comportamentais entre a díade. Poucos trabalhos se propõem a testar a teoria do conflito pais-prole, principalmente em espécies de primatas que exigem um acompanhamento longitudinal devido ao seu desenvolvimento lento. Ainda que seja desafiador testar a teoria para essas espécies, dado a dificuldade de incorporarmos previsões sobre os custos e benefícios diretos do investimento parental, acreditamos que, ao trazermos diferentes interpretações sobre os conflitos, podemos enriquecer o diálogo entre as diferentes perspectivas do conflito pais-prole. Os conflitos são parte intrínseca das relações sociais e tentar compreendê-los dentro de seus contextos pode ajudar a responder qual o seu papel e suas consequências no desenvolvimento dos indivíduos e suas relações.

REFERÊNCIAS

- Ainsworth, M. S. (1979). Infant-mother attachment. *American Psychologist*, *34*(10), 932-937. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.34.10.932>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, *49*(3/4), 227–267.
- Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Cambridge: Harvard University Press.
- Arbaiza-Bayona, A. L., Schaffner, C. M., Gutiérrez, G., & Aureli, F. (2022). Mother–infant relationships and infant independence in wild Geoffroy’s spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Journal of Comparative Psychology*, *136*(4), 221-235. <https://doi.org/10.1037/com0000329>
- Avital, E., & Jablonka, E. (2000). *Animal traditions: Behavioural inheritance in evolution*. Cambridge University Press.
- Bánszegi, O., Szenczi, P., Urrutia, A., & Hudson, R. (2017). Conflict or consensus? Synchronous change in mother–young vocal communication across weaning in the cat. *Animal Behaviour*, *130*, 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.06.025>
- Barrett, L., & Henzi, S. P. (2000). Are Baboon Infants Sir Phillip Sydney’s Offspring? *Ethology*, *106*(7), 645–658. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00577.x>
- Bateson, P. (1994). The dynamics of parent-offspring relationships in mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*(10), 399–403.
- Berman, C. M. (1982). The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys I. Social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, *30*(1), 149–162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80250-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80250-9)
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., & Suomi, S. J. (1993). Reproductive consequences of maternal care patterns during estrus among free-ranging rhesus monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *32*(6), 391–399. <https://doi.org/10.1007/BF00168823>
- Bowlby, J. (1984). *Apego: a natureza do vínculo* (3a ed.). São Paulo, SP: Martins Fontes
- Cameron, E. Z. (1998). Is suckling behaviour a useful predictor of milk intake? A review. *Animal Behaviour*, *56*(3), 521-532. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0793>
- Caro, S. M., Griffin, A. S., Hinde, C. A., & West, S. A. (2016). Unpredictable environments lead to the evolution of parental neglect in birds. *Nature Communications*, *7*(1),

10985. <https://doi.org/10.1038/ncomms10985>

- Carvalho, L. B. C., & Otta, E. (1998). Interação mãe-filhote em macacos-aranha (*Ateles paniscus*). *Interação em Psicologia*, 2(1), 75-96. <https://doi.org/10.5380/psi.v2i1.7648>
- Devinney, B. J., Berman, C. M., & Rasmussen, K. L. R. (2001). Changes in yearling rhesus monkeys? Relationships with their mothers after sibling birth. *American Journal of Primatology*, 54(4), 193–210. <https://doi.org/10.1002/ajp.1030>
- Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2014). Sexual bias in probe tool manufacture and use by wild bearded capuchin monkeys. *Behavioural Processes*, 108, 117–122. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.036>
- Fragaszy, D. M., Baer, J., & Adams-Curtis, L. (1991). Behavioral development and maternal care in tufted capuchins (*Cebus apella*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) from birth through seven months. *Developmental Psychobiology*, 24(6), 375–393. <https://doi.org/10.1002/dev.420240602>
- Fragaszy, D. M., & Bard, K. (1997). Comparison of Development and Life History in *Pan* and *Cebus*. *International Journal of Primatology*, 18(5), 683–701.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. (2004). *The complete capuchin*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: Temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120410. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0410>
- 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. <https://doi.org/10.1002/ajp.22509>
- Friard, O. and Gamba, M. (2016), BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol*, 7: 1325–1330. DOI:10.1111/2041-210X.12584
- Gomendio, M. (1991). Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 42(6), 993–1005. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80152-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80152-6)
- Hauser, M. D., & Fairbanks, L. A. (1988). Mother-offspring conflict in vervet monkeys: Variation in response to ecological conditions. *Animal Behaviour*, 36(3), 802–813. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80163-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80163-5)

- Hinde, C. A., Buchanan, K. L., & Kilner, R. M. (2009). Prenatal environmental effects match offspring begging to parental provisioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1668), 2787–2794. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0375>
- Hinde, K. (2009). Richer milk for sons but more milk for daughters: Sex-biased investment during lactation varies with maternal life history in rhesus macaques. *American Journal of Human Biology*, 21(4), 512–519. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20917>
- Hrdy, S. B. (2001). *Mãe natureza: uma visão feminina da evolução: maternidade, filhos e seleção natural*. Rio de Janeiro: Campus.
- Izar, P., Fernández-Bolaños, M., Seex, L., Gort, G., Suscke, P., Tokuda, M., Mendonça-Furtado, O., Verderane, M. P., & Hemelrijk, C. K. (2021). Female emancipation in a male dominant, sexually dimorphic primate under natural conditions. *PLOS ONE*, 16(4), e0249039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249039>
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315–331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>
- Kilner, R. M., & Hinde, C. A. (2012). Parent-offspring conflict. In N. J. Royle, P. T. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The evolution of parental care* (pp. 199-132). Oxford: Oxford University Press.
- Klopfer, P. H. (1981). Origins of Parental Care. In D. J. Gubernick, & P. H. Klopfer (Eds.), *Parental Care in Mammals* (pp. 1-12). Nova Iorque: Plenum Press.
- Kölliker, M., Boos, S., Wong, J. W. Y., Röllin, L., Stucki, D., Raveh, S., Wu, M., & Meunier, J. (2015). Parent-offspring conflict and the genetic trade-offs shaping parental investment. *Nature Communications*, 6(1), 6850. <https://doi.org/10.1038/ncomms7850>
- Lee, D. S., Ruiz-Lambides, A. V., & Higham, J. P. (2019). Higher offspring mortality with short interbirth intervals in free-ranging rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(13), 6057–6062. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817148116>
- Lee, P. C. (1996). The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 5(3), 87–98. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1996\)5:3<87::AID-EVAN4>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:3<87::AID-EVAN4>3.0.CO;2-T)
- Leigh, S. R. (2004). Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution.

- American Journal of Primatology*, 62(3), 139–164. <https://doi.org/10.1002/ajp.20012>
- Lynch-Alfaro, J. W., Silva, J. D. 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. <https://doi.org/10.1002/ajp.22007>
- Maestripieri, D. (2002). Parent–Offspring Conflict in Primates. *International Journal of Primatology*, 23(4), 923–951. <https://doi.org/10.1023/A:1015537201184>
- 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*, 109, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.010>
- Mock, D. W., & Forbes, L. S. (1992). Parent-offspring conflict: A Case of Arrested Development. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(12), 409–413. doi: 10.1016/0169-5347(92)90022-4.
- Most, C. A., & Strum, S. C. (2020). Bringing up baby: Maternal responsiveness, secondary attachments, and the development of infant social competence in wild olive baboons (*Papio anubis*). *Developmental Psychobiology*, 62(7), 963–978. <https://doi.org/10.1002/dev.21973>
- Moura, A. C. de A., & Lee, P. C. (2004). Capuchin Stone Tool Use in Caatinga Dry Forest. *Science*, 306(5703), 1909. <https://doi.org/10.1126/science.1102558>
- Pavé, R., Kowalewski, M. M., Peker, S. M., & Zunino, G. E. (2010). Preliminary study of mother–offspring conflict in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Primates*, 51(3), 221–226. <https://doi.org/10.1007/s10329-010-0189-3>
- Pavé, R., Kowalewski, M. M., Zunino, G. E., & Giraudo, A. R. (2015). How do demographic and social factors influence parent-offspring conflict? The case of wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *American Journal of Primatology*, 77(8), 911–923. <https://doi.org/10.1002/ajp.22420>
- Potegal, M., & Davidson, R. J. (1997). Young children’s post tantrum affiliation with their parents. *Aggressive Behavior*, 23(5), 329–341. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2337\(1997\)23:5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2337(1997)23:5)
- Potegal, M. (2000). Post-Tantrum Affiliation with Parents: The Ontogeny of Reconciliation. In F. Aureli, & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. 253–255). Berkeley: University of California Press.
- Potegal, M., & Davidson, R. J. (2003). Temper Tantrums in Young Children: 1. Behavioral

Composition: *Journal of Developmental & Behavioral Pediatrics*, 24(3), 140–147.
<https://doi.org/10.1097/00004703-200306000-00002>

- Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 264(1388), 1555–1557.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0216>
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (Eds.). (2012). *The evolution of parental care* (1a ed.). Oxford University Press.
- Santos, L. P. C. dos. (2015). *Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: Sapajus libidinosus no ecótono cerrado/caatinga e Sapajus nigritus na Mata Atlântica* [Doutorado em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/T.47.2015.tde-10082015-110633>
- Smiseth, P. T., Kölliker, M., & Royle, N. J. (2012). What is parental care? In N. J. Royle, P. T. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The evolution of parental care* (pp. 1-20). Oxford: Oxford University Press.
- Stamps, J., Clark, A., Arrowood, P., & Kus, B. (1985). Parent-Offspring Conflict in Budgerigars. *Behaviour*, 94(1–2), 1–39. <https://doi.org/10.1163/156853985X00253>
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 52-95). Chicago, EUA: Aldine-Atherton.
- Trivers, R. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14, 249–264.
- Trivers, R., & Hare, H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the social insect. *Science*, 191(4224), 249–263. <https://doi.org/10.1126/science.1108197>
- Uomini, N., Fairlie, J., Gray, R. D., & Griesser, M. (2020). Extended parenting and the evolution of cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(20190495). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0495>
- Verderane, M. P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono cerrado/caatinga* [Doutorado em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/T.47.2010.tde-27072010-084124>
- Verderane, M. P., Aguiar, R. M., & Izar, P. (2019). Face-to-face interactions between mothers and female infants in wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Developmental Psychobiology*, 62(7), 941–949. <https://doi.org/10.1002/dev.21948>
- Verderane, M. P., & Izar, P. (2019). Estilos de cuidado materno em primatas: Considerações a partir de uma espécie do Novo Mundo. *Psicologia USP*, 30, e190055.

<https://doi.org/10.1590/0103-6564e190055>

Verderane, M. P., Izar, P., Visalberghi, E., & Fragaszy, 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. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003076>

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), 426–444. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20546>

APÊNDICE A - Tabela com informações sobre o total de horas de vídeos mapeados e de vídeos separados para transcrição.

Tabela 6. Total de horas de vídeos mapeados e de vídeos separados para transcrição para cada díade mãe-infante por mês.

DÍADE	FASE DE ANÁLISE	MÊS 2	MÊS 4	MÊS 6	MÊS 8	MÊS 9	MÊS 10	MÊS 12	MÊS 14	MÊS 16	MÊS 18	TOTAL
Dita-Duca	Mapeamento	4:33:55	1:53:46	0:19:04	2:46:29	1:13:44	1:55:35	1:42:31	2:35:16	0:14:57	1:46:12	19:01:29
	Transcrição	1:29:02	0:43:15	0:02:25	0:25:08	0:12:41	0:15:42	0:02:19	0:02:22	0:00:00	0:00:00	3:12:54
Piaçava-Peteca	Mapeamento	3:49:33	0:29:34	0:58:19	3:30:43	4:04:49	3:30:09	3:36:18	3:34:31	1:31:10	1:30:02	26:35:08
	Transcrição	1:33:30	0:06:54	0:14:07	0:09:51	0:29:00	0:31:58	0:32:58	0:21:36	0:19:37	0:32:01	4:51:32
Doree-Olivia	Mapeamento	0:39:50	0:45:04	2:52:50	2:55:33	2:18:41	3:05:33	2:02:51	0:36:12	1:42:50	4:49:05	21:48:29
	Transcrição	0:05:40	0:07:12	0:40:42	0:30:10	0:14:22	0:22:48	0:09:15	0:04:49	0:00:00	0:26:26	2:41:24
Chuchu-Cacau	Mapeamento	1:48:33	3:41:30	3:45:33	3:07:03	7:13:43	4:28:38	0:59:20	2:06:57	4:26:35	2:36:10	34:14:02
	Transcrição	0:40:20	0:18:08	0:20:18	0:14:17	0:14:15	0:00:00	0:00:00	0:18:43	0:11:29	0:01:03	2:18:33
Dita-Dançarina	Mapeamento	3:49:26	2:58:16	2:02:02	2:11:08	3:13:00	1:23:25	0:17:25	1:48:09	0:20:46	0:35:16	18:38:53
	Transcrição	0:32:07	0:21:29	0:02:36	0:11:40	0:32:57	0:02:28	0:00:00	0:00:00	0:00:00	0:00:00	1:43:17
Chani-Hortelã	Mapeamento	2:06:05	2:35:34	2:33:02	1:43:00	1:07:03	0:40:28	0:26:47	0:35:14	0:32:17	0:37:05	12:56:35
	Transcrição	0:45:07	0:19:28	0:19:36	0:24:56	0:11:22	0:00:00	0:00:00	0:00:00	0:00:00	0:00:00	2:00:29
Doree-Oliveira	Mapeamento	0:38:24	2:29:15	2:31:33	0:53:53	0:48:11	0:21:54	0:42:53	0:36:05	0:10:57	1:09:35	10:22:40
	Transcrição	0:09:42	0:35:25	0:47:56	0:00:00	0:06:17	0:00:00	0:23:48	0:02:58	0:00:00	0:00:00	2:06:06

Pamonha-Michele	Mapeamento	1:34:26	1:53:44	1:38:37	0:39:59	0:24:18	0:46:28	1:02:15	0:01:44	0:57:57	0:52:15	9:51:43
	Transcrição	0:25:20	0:19:38	0:24:46	0:11:45	0:05:21	0:00:00	0:14:45	0:00:00	0:00:00	0:00:00	1:41:35
Dita-Dourado	Mapeamento	2:47:41	3:31:26	1:01:56	0:36:37	2:29:50	1:37:07	0:48:04	0:38:54	1:23:09	0:36:35	15:31:19
	Transcrição	0:38:34	0:58:58	0:08:16	0:00:00	0:06:08	0:00:00	0:00:00	0:00:00	0:01:03	0:00:00	1:52:59
Paçoca-Acerola	Mapeamento	2:13:07	1:50:55	1:42:57	2:14:06	1:21:04	0:23:57	0:32:21	0:52:43	2:36:50	1:12:30	15:00:30
	Transcrição	0:45:49	0:50:48	0:09:41	0:20:01	0:00:00	0:01:40	0:00:00	0:00:00	0:27:23	0:00:00	2:35:22
Piaçava-Pimenta	Mapeamento	2:34:13	2:20:55	1:24:33	1:20:11	0:23:26	0:26:10	0:39:44	2:35:12	0:48:27	2:35:54	15:08:45
	Transcrição	0:40:10	0:41:54	0:09:11	0:16:00	0:00:00	0:02:01	0:16:21	0:28:27	0:07:31	0:10:42	2:52:17
Chuchu-Caititu	Mapeamento	2:10:44	1:55:09	1:53:53	1:11:31	0:38:11	0:45:47	2:25:59	0:40:04	1:48:34	0:28:57	13:58:49
	Transcrição	1:13:19	0:15:36	0:10:21	0:00:00	0:00:00	0:01:58	0:02:07	0:05:55	0:04:06	0:00:00	1:53:22

APÊNDICE B - Tabela com informações sobre o número de episódios de solicitação de cuidado materno que foram registrados.

Tabela 7. Número de episódios de solicitação de cuidado materno que foram registrados para cada díade mãe-infante por mês.

DÍADE	2	4	6	8	9	10	12	14	16	18
Dita-Duca	42	17	2	7	7	7	2	1	0	0
Piaçava-Peteca	39	12	9	3	6	10	8	9	1	4
Doree-Olivia	4	3	11	7	5	9	3	1	0	4
Chuchu-Cacau	27	7	10	7	8	0	0	2	2	1
Dita-Dançarina	12	10	1	1	5	1	0	0	0	0
Chani-Hortelã	9	6	5	6	2	0	0	0	0	0
Doree-Oliveira	4	10	7	0	1	0	3	1	0	0
Pamonha-Michele	14	7	5	4	1	0	1	0	0	0
Dita-Dourado	8	8	2	0	2	0	0	0	0	0
Paçoca-Acerola	22	10	7	3	0	1	0	0	4	0
Piaçava-Pimenta	15	12	3	1	0	1	2	7	0	1
Chuchu-Caititu	11	5	8	0	0	0	2	1	1	0

APÊNDICE C - Resultados dos modelos generalizados mistos (GLMM).

Tabela 8. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) sucesso do infante.

Target: Sucesso do infante

Efeito fixo	F	df1, df2	Sig
Idade do infante	2.659	9, 540	0.005

Tabela 9. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística *t* e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) sucesso do infante. A categoria de referência é ‘sucesso’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.

Target: Sucesso do infante

Categoria de referência: Sucesso

Termo do modelo	Coefficiente estimado	Erro padrão	t	Sig.
Intercepto	-4.431	0.708	-6.256	0.000
idade = 4	0.435	0.688	0.632	0.527
idade = 6	0.831	0.873	0.952	0.342
idade = 8	1.575	0.778	2.024	0.043
idade = 9	1.649	0.717	2.301	0.022
idade = 10	2.216	0.695	3.189	0.002
idade = 12	0.980	1.148	0.853	0.394
idade = 14	-10.638	302.300	-0.035	0.972
idade = 16	3.650	1.100	3.319	0.001
idade = 18	2.951	0.995	2.966	0.003

Tabela 10. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) latência materna.

Target: Latência materna

Efeito fixo	F	df1, df2	Sig
Idade do infante	2.263	9, 512	0.017

Tabela 11. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística *t* e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) latência materna. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.

Target: Latência materna

Termo do modelo	Coefficiente estimado	Erro padrão	t	Sig.
Intercepto	0.792	0.245	3.224	0.001
idade = 4	-0.118	0.392	-0.302	0.763
idade = 6	1.462	0.456	3.205	0.001
idade = 8	0.575	0.586	0.980	0.327
idade = 9	0.340	0.608	0.559	0.576
idade = 10	1.031	0.703	1.467	0.143
idade = 12	0.679	0.759	0.895	0.371
idade = 14	0.750	0.730	1.028	0.304
idade = 16	2.133	1.338	1.594	0.112
idade = 18	2.825	1.167	2.420	0.016

Tabela 12. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) agressão materna.

Target: Agressão materna

Efeito fixo	F	df1, df2	Sig
Idade do infante	0.401	9, 540	0.935

Tabela 13. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística *t* e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) agressão materna. A categoria de referência é ‘com agressão’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.

Target: Agressão materna

Categoria de referência: Com agressão

Termo do modelo	Coefficiente estimado	Erro padrão	t	Sig.
Intercepto	3.838	0.574	6.682	0.000
idade = 4	-0.422	0.623	-0.677	0.499
idade = 6	-1.009	0.697	-1.447	0.148
idade = 8	13.922	1,015.718	0.014	0.989
idade = 9	-0.546	0.848	-0.644	0.520
idade = 10	-1.245	0.757	-1.643	0.101
idade = 12	-0.619	1.129	-0.548	0.584
idade = 14	-0.727	1.143	-0.636	0.525
idade = 16	13.166	2,291.731	0.006	0.995
idade = 18	13.823	2,051.389	0.007	0.995

Tabela 14. Resultado do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) ocorrência de birra.

Target: Ocorrência de birra

Efeito fixo	F	df1, df2	Sig
Idade do infante	2.113	9, 540	0.027

Tabela 15. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística *t* e p-valor do GLMM avaliando o efeito da variável independente idade do infante na variável dependente (*target*) ocorrência de birra. A categoria de referência é ‘com birra’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.

Target: Ocorrência de birra

Categoria de referência: Com birra

Termo do modelo	Coefficiente estimado	Erro padrão	t	Sig.
Intercepto	3.272	0.370	8.834	0.000
idade = 4	-0.068	0.622	-0.109	0.913
idade = 6	-1.481	0.504	-2.940	0.003
idade = 8	-0.852	0.692	-1.231	0.219
idade = 9	-0.576	0.770	-0.747	0.455
idade = 10	-1.930	0.589	-3.276	0.001
idade = 12	-0.491	1.002	-0.490	0.624
idade = 14	-0.462	0.993	-0.465	0.642
idade = 16	-1.331	1.129	-1.179	0.239
idade = 18	-1.887	0.873	-2.162	0.031

Tabela 16. Resultado do GLMM avaliando o efeito das variáveis independentes birra média e birra intensa na variável dependente (*target*) sucesso do infante.

Target: Sucesso do infante

Efeito fixo	F	df1, df2	Sig
Birra média	2.245	1, 547	0.135
Birra intensa	15.374	1, 547	0.000

Tabela 17. Valores dos coeficientes estimados, erro padrão, estatística *t* e p-valor do GLMM avaliando o efeito das variáveis independentes birra média e birra intensa na variável dependente (*target*) sucesso do infante. A categoria de referência é ‘sucesso’. Os valores de $p < 0.05$ estão destacados em negrito.

Target: Sucesso do infante

Categoria de referência: Sucesso

Termo do modelo	Coefficiente estimado	Erro padrão	t	Sig.
Intercepto	-3.560	0.511	-6.970	0.000
Birra média	-0.054	0.036	-1.498	0.135
Birra intensa	0.191	0.049	3.921	0.000