

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA
EXPERIMENTAL

Emily Nascimento Faverin

Desenvolvimento social de macacos-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus
xanthosternos*) em um ambiente hostil



São Paulo

2021

EMILY NASCIMENTO FAVERIN

**Desenvolvimento social de macacos-prego-do-peito-amarelo
(*Sapajus xanthosternos*) em um ambiente hostil**

Versão Original

Dissertação apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo para
obter o título de Mestre em Ciência
Área de concentração: Psicologia
Experimental
Orientadora: Prof. Dra. Patrícia Izar

São Paulo

2021

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTA
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)

Nascimento Faverin, Emily

Desenvolvimento social de macacos-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus xanthosternus*) em um ambiente hostil / Emily Nascimento Faverin, orientadora
Patricia Izar. -- São Paulo, 2021.

50 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -
- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2021.

1. Desenvolvimento. 2. *Sapajus xanthosternus*. 3. Inaturos. 4. Associação espacial. 5. Rede social. I. Izar, Patricia, orient. II. Título.

Nome: Faverin, Emily Nascimento

Título: Desenvolvimento social de macacos-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus xanthosternos*) em um ambiente hostil

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obter o título de Mestre em Ciência

Aprovado em:

Banca examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____

Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____

Julgamento _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____

Julgamento _____

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora professora Dra. Patrícia Izar por todo o apoio, compreensão, disponibilidade e força que me deu em todo o momento no mestrado, que alcança e acolhe aos seus alunos/orientados não apenas academicamente. Expresso minha enorme admiração por uma mulher e profissional que sempre busca atuar no mundo através da compreensão do lugar e papael que exerce na sociedade.

Agradeço ao professor Dr. Nicolas Châline por todo apoio, ajuda constante, amizade genuína e companhia dessa pandemia no laboratório. Enquanto cuidávamos das formigas, conversávamos, ouvíamos músicas brasileiras e francesas. A professora Dra. Ronara Ferreira Châline com quem aprendi muito, até mesmo a fazer apresentações mais bonitas no power point, por todo carinho e a quem admiro muito como pesquisadora, mulher, mãe. Agradeço a professora Dra. Briseida Resende por todo carinho, boas conversas e cafés compartilhados, além de ter me ajudado a expandir a mente conhecendo mais sobre a teoria dos sistemas em desenvolvimento. Agradeço a Gi que tem uma ternura e que dá vontade de sentar ao lado e passar o dia todo! Por ter recuperado trabalhos que perdi no computador e fiquei desesperada, mas ela com toda calma e boa vontade recuperou!

Agradeço aos meus amigos e colegas dos laboratórios LEDIS, LEEIS e LECA. A Lulu pela amizade tão bonita que espero que seja pra muito além do mestrado, com tantas conversas, risos, vivências compartilhadas e carinho, que tem um jeitinho acelerado que a faz ouvir meus áudios na velocidade 2x! Dona de uma carinha empolgada e com um andar todo especial. A Paula que tenho a alegria de ter como amiga, mesmo morando em outro estado sempre é tão presente na minha vida! Com uma amizade dedicada, carinhosa e acolhedora. A Vivi, amiga tão querida, especial e generosa, escritora de um livro lindo de poesia! A gente não pôde se ver durante a pandemia, mas sempre a encontro em seus poemas. Muito obrigada por toda a ajuda com a organização de minha escrita! À Mabs que foi uma surpresa tão boa quando chegou ao laboratório com seujeitinho, já arrumando a sala 39 deixando-a mais aconchegante como uma expressão do aconchego que também me traz como amiga! Que compreende tanto o que quero dizer mesmo com meu jeito um tanto atrapalhado de explicar. A Jani por tantas trocas, que já desenhou até gráficos pra me ajudar a pensar na resolução de questões pessoais! Que é sempre tão disponível e amiga. A Marie por todos os momentos bons que compartilhados, conversas sobre música, que faz doces deliciosos e toca violino que eita! A Irene que me ajudou a me organizar lá no início do mestrado quando eu estava ansiosa e meio perdida, sem saber bem como começar meu trabalho. Ao Marcelo por toda disponibilidade em conversar sobre SNA colaborando com meu trabalho. A Nat que sempre me incentivou

tanto me fazendo me sentir capaz de concluir essa pesquisa, a todo o carinho e momentos incríveis na Rebio-Una juntamente com a Juliana a quem também agradeço por esses momentos e por nossas conversas. A Catatau, Cats, Ju por todas as conversas, amizade e que é dotada de um humor rápido e inteligente. Ao Flavinho pela amizade, trocas, carinho e ajuda nessa reta final! A Cris que muitas vezes traz uma perspectiva nova nas conversas e me faz pensar em algo que eu não pensaria se ela não estivesse presente. A Carol pela amizade, comunicação cuidadosa que nem aponta nem os dentes sujos de comida das amigas pra não chateá-las. Ao Fran pelas conversas, com sua paixão pelas plantas que me contagiou aumentando ainda mais a minha vontade de colocar plantas pra todolado em casa! A Veri por todos os momentos compartilhados, que canta no karaokê como ninguém e possui expressões corporais ótimas quando conta suas histórias. A Lu Amaral que é tão querida e com quem adoro conversar. Ao Guilbert que socorre quem precisa de ajuda com planilhas e afins, a Nayara que me ajudou com os vídeos dos macacos, que é tão empenhada e persistente. Ao Fernando (Perdido) pelas conversas e bons momentos. A Ana Flávia, Júlia, Pilar, Igor, Naila, Luiza Relvas (Parma), Bruna (salsa), Tati e todos os demais alunos que estão chegando e não tive como me aproximar muito já que a pandemia atropelou nossas vidas. Mas desejo a todos muito sucesso e a certeza de que vai dar certo! Agradeço à Neide, às equipes que trabalham na segurança e na limpeza do IP presencialmente durante a quarentena, mesmo num momento tão doloroso fizeram companhia e possibilitaram que eu pudesse utilizar os espaços do instituto. Agradeço também ao Instituto de Psicologia e em especial ao departamento PSE.

Agradeço ao LEDIS e LEEIS em conjunto também por todas as oportunidades que tive de cursar o mestrado de forma intensa, vivenciando muitas experiências inesquecíveis! Como as viagens para FBV, PECB, Rebio-Una, ao Pará no campo das formigas e para a aldeia dos guaranis através da Rede. Vivenciar a universidade ao máximo possível também me fez crescer muito pessoalmente.

Agradeço ao Binho Robson dos Santos), nosso assistente de campo, por ter me recebido tão bem na Rebio-Una, ao grupo de macacos-prego-do-peito-amarelo que permitem que nossas pesquisas sejam realizadas e apesar de viverem num ambiente tão perigoso não perdem a ternura!

Agradeço ao meu querido grupo da turma 020 da psico em que tive a honra de ser monitora! Juntos conseguimos realizar um trabalho bom e num clima muito gostoso.

Aos meus amados amigos do CRUSP!!! Com quem vive tantos momentos, sendo dos melhores e mais difíceis também que já tive. Mas que com os amigos do nosso amado “fundão”, o abandono da universidade com a moradia estudantil, não nos impediu de

compartilhar o sentimento de lar! Sentimento esse possível, pois está muito além das condições das paredes do famigerado CRUSP. Então agradeço demais por nossos laços de amizade, Marcela, Rafa, Júlia, Poca, Heloba, Wes, Lucas R, Lucas 2, Gustavo, Angelita, Luís, Marcos, Juarez, Lucas do 503. Saudades de dançar, cozinhar, tentar tocar pandeiro, assistir TV coberta com uma mantinha junto com vocês!

Ao meu psicólogo, Cláudio Granado que me ajudou tanto nessa trajetória, que torceu por mim e foi quem me falou pela primeira vez dos estudos dos primatas na psico. A todos os meus amigos de outros contextos, mas que com o acolhimento e força me fizeram me sentir melhor por inúmeras vezes.

Agradeço hoje e sempre pela minha família que é pequena, mas tão tão amada! Minha mãe por acreditar tanto em mim e me enxergar com os olhos do mais puro e intenso amor, por todo o suporte de ter sido uma mãe e pai (pãe) incrível, tenho sorte demais! A minha avó com quem sempre pude contar e que enche meu peito de amor e vontade de guardá-la numa caixinha pra proteger de tudo. Ao meu irmão com quem pude me desenvolver e também ver crescer e se tornar uma pessoa tão bonita em tantos aspectos. A minha cunhada Bruna pela amizade, conversas, momentos e risadas. Aos meus gatos Pedrinho e Frida que me ajudaram a recuperar as energias nessa caminhada.

Este trabalho foi concluído durante a pandemia de covid19, normalmente já é bastante difícil concluir um trabalho de pós-graduação. Mas, neste momento, a dor pela perda de mais de 600 mil brasileiros; as cenas de terror diárias mundo afora estampadas nos telejornais; o medo que a doença atingisse gravemente um de nós e/ou de nossos amores, me fez ter a sensação constante de que um monstro baforava em nossas portas. Sem esquecer o quanto tudo se tornou ainda mais cruel devido à incapacidade e maldoso descaso do atual governante do Brasil. Além dos ataques aos profissionais da ciência, cultura, jornalismo, meio ambiente, saúde física e mental e aos povos originários. Portanto, agradeço a todas e todos que trabalharam e ainda trabalham para que estes pilares se mantenham em pé. Dedico este trabalho às vítimas da covid19 e aos que junto a nós resistiram sendo essenciais para que chegássemos aqui.

RESUMO

O desenvolvimento social faz parte da maturação de organismos sociais; é crucial para que os indivíduos possam aprender como se comportar num ambiente social complexo e dinâmico. Este ambiente social complexo resulta das relações interindividuais, que são identificadas pela repetição de interações entre os membros de um grupo. A Análise de Redes Sociais (SNA) é uma ferramenta para analisar essa estrutura de forma quantitativa e qualitativa. Embora haja diversos trabalhos com primatas utilizando a SNA, estudos sobre o desenvolvimento social de imaturos são incipientes, principalmente investigações longitudinais de populações selvagens. O macaco-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus xanthosternos*), apresenta longa imaturidade e vive em um ambiente social complexo. Dessa forma, torna-se adequado para este estudo, que teve por objetivo investigar o desenvolvimento da rede social de imaturos de uma população selvagem de e testar a hipótese de que o desenvolvimento social acompanha o processo de independência materna. Com vídeos coletados em campo, analisamos a dinâmica de associação espacial de oito imaturos. A partir desses dados foi construída uma rede egocêntrica para cada imaturo a cada mês de vida, baseadas em matrizes com o índice de associação simples, ao longo dos três primeiros anos de vida dos imaturos. Assim, foi possível analisar as mudanças das propriedades das redes. O desenvolvimento social não acompanhou a maturação física e o desenvolvimento da independência materna, foi mais acelerado e dinâmico, resultando numa infância curta. Os três primeiros meses de vida foram um marco na ontogênese da rede social dos imaturos; houve o maior número de parceiros de associação que visitavam o filhote frequentemente e ao mesmo tempo. A juventude dos imaturos foi um período de maior isolamento, possivelmente em função da confluência da diminuição da tolerância dos adultos e das mudanças no estilo social intrínsecas aos juvenis, em que há um aumento da exploração do ambiente, da ansiedade e de comportamentos de exposição a riscos. Sugerimos que o padrão de desenvolvimento social mais rápido tenha ocorrido em função das características e condições ecológicas a que o grupo estudado está submetido. Os macacos-prego-do-peito-amarelo deste estudo são sujeitos a um alto risco de predação e pressão de caça, com isso pode ocorrer uma pressão para o desenvolvimento social acelerado.

Palavras chave: Imaturo, rede social, desenvolvimento, *Sapajus xanthosternos*, associação espacial.

ABSTRACT

The social development is part of an organism maturation; it is essential for the individual learning of social behaviours and integration in a complex social environment. This complex social environment comprises the interindividual relationships, revealed by the repeated interaction among group members. Social network analysis (SNA) allows for a quantitative as well as qualitative analyses of this social structure. In spite of several primate studies that have employed the SNA, there is a lack of studies on the initial social development, in particular using longitudinal data of wild populations. The yellow breasted capuchin monkey (*Sapajus xanthosternos*) presents a long period of immaturity, and lives in a complex social environment. Therefore, it is a good model for a study aiming at investigating the development of the immature social network in a wild population and testing the hypothesis that the social development follows the acquisition of independency from maternal care. Using a video data base recorded in the field, we analysed the dynamics of association of eighth youngsters. We built an egocentric network for each immature at each month of life based on matrices of simple association index, throughout the first three years of life. We then analysed changes in network measures. The social development did not follow the physical maturation and independency from maternal care; it was faster and more dynamic, resulting in a short infancy. The first three months of life were an ontogenetic mile stone of the social network; there were more association partners that visited then immature often and at the same time. The juvenility was a period of increased social isolation, likely due to the joint effects of decreased tolerance from the adults and intrinsic juvenile social style, that includes more exploration of the habitat, more anxiety and risky behaviours. We suggest that this faster social development reflects the ecological features surrounding the studied social group. The studied yellow breasted capuchin monkeys are submitted to a high risk of predation and hunting pressure what might induce a faster social development.

Keywords: Immature, social network, development, *Sapajus xanthosternos*, association network.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	10
2.	MATERIAL E MÉTODOS	14
	Área de estudo e sujeitos	14
	Procedimentos e coleta de dados.....	18
	Análises das Redes Sociais	19
	Métricas.....	20
	Métricas de Nós	20
	Métricas de Rede.....	20
3.	RESULTADOS.....	22
	Desenvolvimento social	22
	Grau.....	32
	Força	32
	Densidade.....	33
4.	DISCUSSÃO	35
	O efeito da atratividade e fatores sócio-ecológicos no desenvolvimento social .	36
5.	CONCLUSÃO	40
6.	REFERÊNCIAS.....	42

1. INTRODUÇÃO

Primatas são animais sociais com um longo período de imaturidade, o mais extenso dentre os mamíferos (Joffe, 1997; MacKinnon, 2013). Uma das hipóteses para a evolução da longa imaturidade primata é que a vida em um ambiente social complexo — que envolve o reconhecimento individual de todos os integrantes; interagir de acordo com experiências sociais anteriores; reconhecer as relações afiliativas e agonísticas e a posição hierárquica dos indivíduos— demanda um longo período de aprendizagem (O'Brien, 1992; Whiten & van de Waal, 2018; Woodell, 2019; Pereira & Altmann, 1985; Joffe, 1997; Dunbar, 2007; MacKinnon & Fuentes, 2011). Durante esse período de aprendizagem, o imaturo pode estabelecer suas relações mais íntimas, formar alianças, ser incorporado na hierarquia e, por fim, integrar-se à rede social do seu grupo natal.

Ao longo do desenvolvimento do infante, a inserção em seu meio social vai sendo mediada pela mãe (Maestriperi, 1995, 2018; Woodell, 2019; Wang, 2020), que atua como facilitadora social, introduzindo-o em atividades que permitem a interação com os demais indivíduos do grupo (*Callithrix jacchus*: Finkenwirth & Burkart, 2018; *Pan troglodytes*: Murray, *et al.*; 2014, para revisão ver Maestriperi, 2018). Durante as primeiras semanas de vida, o filhote permanece constantemente unido à mãe (Ross, 2003; Verderane & Izar, 2019), e assim dá início ao desenvolvimento das habilidades sociais necessárias para se integrar ao grupo (Whitten & van de Waal, 2018). Por exemplo, no contexto de forrageamento competitivo por recursos limitados, como aqueles obtidos com o uso de ferramentas (Verderane *et al.*, 2013), o filhote é exposto, junto à sua mãe, a situações que evidenciam quem são os indivíduos dominantes, os subordinados e como interagir com cada um (e.g., macacos-prego: Resende & Ottoni, 2002; Resende, 2001; *Pan troglodytes*: Lonsdorf, 2006). Dessa forma, as primeiras interações do infante ocorrem com os indivíduos pertencentes à rede social materna. Por consequência, no início da vida, a rede social do filhote é o reflexo da rede materna (MacKinnon, 2013; Maestriperi, 2018; Woodell *et al.*, 2019; Verderane & Izar, 2019).

Uma forma de acessar o desenvolvimento da rede social do infante é a dinâmica de proximidade espacial entre a díade mãe-filhote. A associação espacial revela a proximidade física entre indivíduos do grupo; geralmente se a associação é consistente em diferentes contextos e ao longo do tempo, assumimos que há uma relação afiliativa entre os indivíduos envolvidos (Sih, Hanser & McHugh, 2009; Whitehead & Dufault, 1999; Whitehead, 1999; Farine & Whitehead, 2015). Por essa medida, podemos investigar se a rede social do infante se

expande gradualmente, à medida que deixa de ser carregado pela mãe e o contato entre a díade declina (Coyne & Maestripieri, 2016; Whitten & van de Waal, 2018). Por exemplo, em cebíneos com três meses de idade os filhotes começam a quebrar o contato com as mães através de pequenas excursões pelo ambiente. Assim iniciam o processo de locomoção e alimentação independentes (*Sapajus* spp.:Verderane & Izar, 2019). Nessa fase, outros indivíduos podem carregar os filhotes por curtos períodos, mas, quando o grupo se movimenta mais rapidamente e por distâncias maiores, logo retornam para o dorso materno (*Cebus* sp.: MacKinnon, 2013). A partir do sexto mês, o imaturo já alcançou maior capacidade de locomoção e ainda é bastante tolerado pelos integrantes do grupo (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Fragaszy, Visalberghi *et al.*, 2014), torna-se um indivíduo menos passivo, que também pode escolher com quem se associar (MacKinnon, 2013). Durante a juventude primata, o indivíduo já alcançou a independência, porém ainda não atingiu a maturidade sexual (Pereira & Altmann, 1985; Altmann & Alberts, 2005; O’Connell *et al.*, 2019). Essa fase também é marcada por uma série de mudanças fisiológicas e comportamentais, incluindo suas relações sociais (Setchell & Lee, 2004). Vários estudos mostram que juvenis ficam agregados entre si formando subgrupos coesos de coetâneos (também denominados cliques ou *clusters*), como em macacos vervet (*Chlorocebus pygerythrus*, Grampp *et al.*, 2019); chimpanzés (*Pan troglodytes*, Shimada & Sueur, 2014), muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*, Tokuda *et al.*, 2012) e macacos-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus xanthosternos*, Fernández-Bolaños, 2018). Essa formação de subgrupos de coetâneos pode ser o reflexo do aumento da brincadeira entre os juvenis (Resende, Izar, & Ottoni, 2002; Shimada & Sueur, 2018; Palagi, 2018) e contribuir para o fortalecimento das relações afiliativas, permitindo um papel social central dos juvenis no grupo (Shimada & Sueur, 2014, 2017; Fernández-Bolaños, 2018).

Embora haja um corpo de literatura que investiga o efeito da complexidade social e ambiental sobre a ontogênese dos primatas (Altmann, 1985; Fragaszy, 1990; Forster & Cords, 2002; Maestripieri; 2011, 2016, 2018; von Borell, Weiss & Penke, 2019; Kulik *et al.*, 2016; Boeving *et al.*, 2020), ainda não sabemos como e quando ao longo do desenvolvimento as transições sociais acontecem. Há uma concepção tradicional na literatura de que o desenvolvimento da vida social do filhote acompanha o processo de independência materna (e.g. Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004). No entanto, ainda não temos estudos longitudinais que sustentem essa hipótese. Assim, conduzimos um estudo longitudinal do desenvolvimento da rede social de infantes de macaco-prego-do-peito-amarelo (*S. xanthosternos*), focando nas relações de associação espacial.

O macaco-prego-do-peito-amarelo (*S. xanthosternos*) é uma espécie pouco investigada dentro de um gênero relativamente bem estudado. Estudos anteriores com *Sapajus nigritus* sugerem um padrão de associação preferencial entre sexos nos adultos (Tokuda *et al.*, 2018) e relações de catação preferenciais entre indivíduos aparentados (Tiddi *et al.*, 2012) e entre fêmeas (diBitetti, 1997). Em uma população de *Sapajus libidinosus*, as relações hierárquicas afetam o padrão de associação de fêmeas (Verderane *et al.*, 2013). Em cativeiro, *Sapajus* spp. apresenta interações sociais entre juvenis e machos adultos através de brincadeiras (Welker, 1987) e os infantes expandem sua rede social para outros filhotes não aparentados a partir dos seis meses de idade (Welker, 1990). Em *Sapajus* spp. em semiliberdade, os membros do grupo se apoiam em coalizões de acordo com relações afiliativas de proximidade espacial e catação (Ferreira, Izar & Lee, 2006).

A população de *S. xanthosternos* estudada neste trabalho apresenta hierarquia de dominância parcial tolerante (Suscke, 2014). As fêmeas têm forte vínculo afiliativo entre si, com frequentes interações de catação fêmea-fêmea e entre fêmeas e o macho alfa (Suscke, 2014). Em relação às associações espaciais é um grupo coeso, sem formação de subgrupos e resiliente às alterações estruturais demográficas (Férrandez-Bolaños, 2018). Os macacos-prego-do-peito-amarelo da Rebio-Una (Reserva Biológica de Una) vivem em um ambiente com alto risco de predação terrestre e aérea (Suscke *et al.*, 2017). Além disso, estão expostos à caça (Suscke, Presotto & Izar, 2021), o que impede a otimização do uso do hábitat, pois as áreas em que há maior oferta de recurso alimentar de alta qualidade também são as de maior risco, assim os macacos-prego-de-peito-amarelo permanecem menos tempo e usufruem menos dessas áreas (Suscke, Presotto & Izar, 2021). As relações entre os indivíduos do grupo são majoritariamente afiliativas com poucos eventos agonísticos (Suscke, 2014).

Neste trabalho buscamos testar a hipótese de que, ao longo dos três primeiros anos de vida dos indivíduos, as relações e papéis sociais se transformam de acordo com a maturação física. A medida que o imaturo sofre mudanças físicas e adquire habilidades motoras para forrageio e deslocamento, também se torna independente em relação ao cuidado materno e pode estabelecer suas próprias redes sociais. Para testar essa hipótese, conduzimos um estudo empregando Análise de Redes Sociais (SNA, do inglês *social network analysis*), que tem sido amplamente aplicada em estudos com primatas (Lusseau, 2003; Ramos-Fernández, 2009; Sueur *et al.*, 2011; Shimada & Sueur, 2014; Franz, 2015; Treat, 2013; Sosa, 2016; Kulik *et al.*, 2016; Wooddell, 2019).

No que se refere às medidas de SNA, nos primeiros meses de vida, esperamos encontrar mais parceiros sociais (grau), com relações frequentes (força), em decorrência da atratividade que recém-nascidos exercem para os demais indivíduos do grupo (Izar, 1994; Ferreira, 2003; Verderane, 2005; Pinha, 2007; Tokuda, 2012). Além disso, esperamos que na rede social do recém-nascido os indivíduos estejam conectados (densidade), tendo em vista que as fêmeas do grupo estudado formam fortes vínculos afiliativos entre si, evidenciados por relações de catação (Suscke, 2014; Fernández-Bolanõs, 2019), o que as levaria a se aproximar do filhote conjuntamente.

A partir dos três primeiros meses até um ano e meio de idade, isto é, final da infância em *Sapajus* spp. (Verdrane & Izar, 2019), esperamos uma queda em todas as métricas de rede (grau, força e densidade), correspondente à transição de uma rede social duplicada pela soma dos parceiros de associação conectados ao infante e à sua mãe, para a sua própria rede social (Coyne & Maestriperieri, 2016; Whitten & van de Waal, 2018). A partir do processo de construção de suas próprias relações, esperamos uma estabilização nas propriedades de redes concomitante à gradual independência do cuidado materno (Verderane & Izar, 2019) e desenvolvimento físico (Fragaszy *et al.*, 2016) do imaturo.

Durante o início da juventude, dos 18 aos 36 meses de idade (Verderane & Izar, 2019), esperamos a manutenção de um número menor de parceiros de associação e o aumento da força das relações espaciais, bem como da densidade das redes, como resultado da maior associação com coetâneos (Grampp *et al.*, 2019; Shimada & Sueur, 2014; Fernández-Bolaños, 2018), devido ao aumento das brincadeiras entre os juvenis (Resende, Izar, & Ottoni, 2002; Shimada, & Sueur, 2018; Palagi, 2018).

Por fim, discutimos nossos resultados em comparação aos encontrados por Franco-Rogelio (2021), que investigou o desenvolvimento social de imaturos com um método similar na população de *S.libidinosus* da FBV (Fazenda Boa-Vista). Devido ao ambiente físico dos macacos-prego-do-peito-amarelo ser mais hostil em função do risco de predação e o ambiente social tolerante e afiliativo, esperamos que os marcos de desenvolvimento social sejam distintos dos encontrados na população de *S.libidinosus* da FBV.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e sujeitos

Estudamos um grupo de macacos-prego-do-peito-amarelo (*Sapajus xanthosternos*) selvagem que habita a Reserva Biológica de Una (Rebio-Una), situada no município de Una na Bahia, Brasil (fig.2). A Rebio-Una abrange uma área de 18.500ha, dos quais 7.000ha são cobertos por floresta de Mata Atlântica (MMA, 2007). É um grupo multi-macho/multi-fêmeas, com dispersão de machos e filopatria de fêmeas (Suscke, 2014), sistema social tolerante e afiliativo (fig.3), expresso pelo alto índice de catação entre fêmeas (Suscke, 2014).

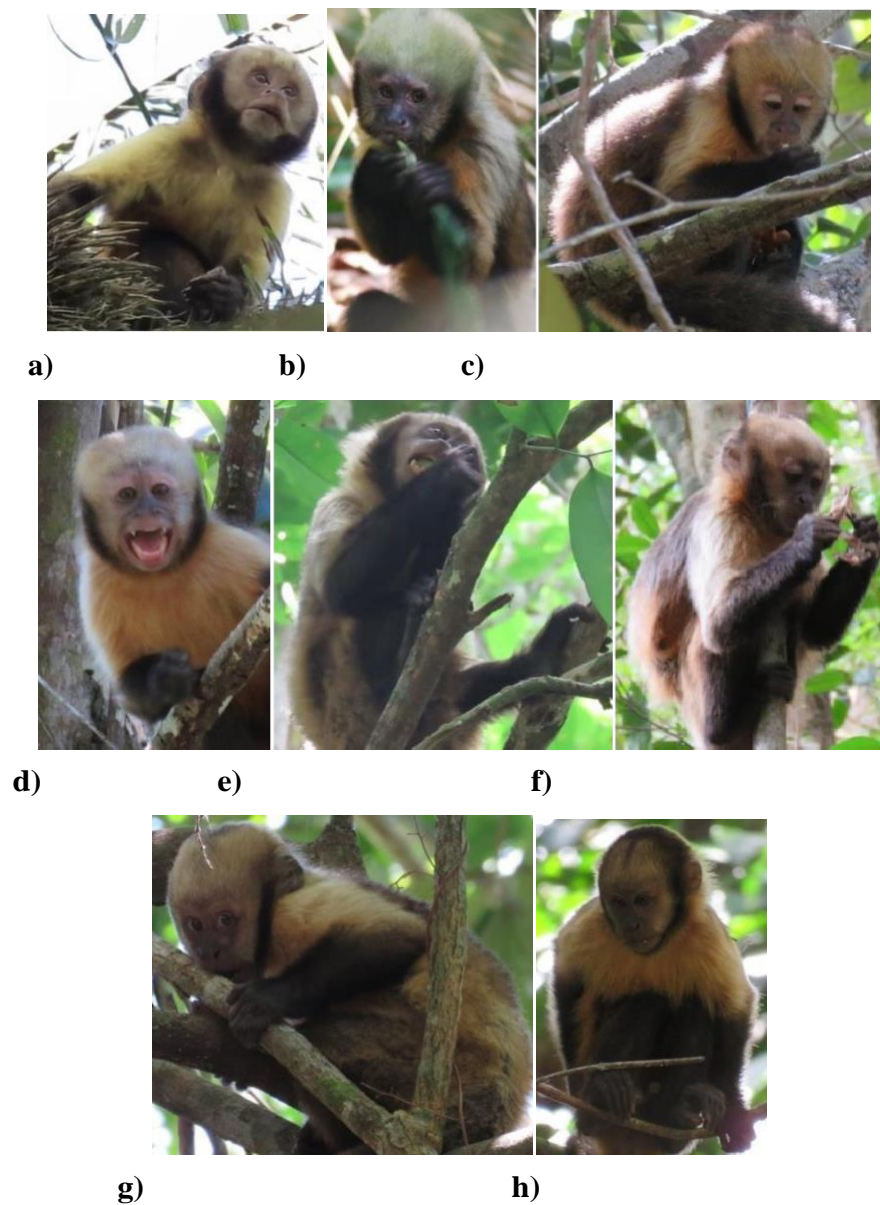
O ambiente físico é hostil (fig. 4) com alto risco de predação (Suscke *et al.*, 2017) e caça (Suscke, Presotto & Izar, 2021) e o ambiente social tolerante e afiliativo (fig.5). O número mínimo de indivíduos no grupo durante esse período variou entre 27 e 35. Estudamos oito infantes (fig.1), cinco fêmeas e três machos (tabela 1), com idades entre 0 e 3 anos, todos nascidos entre 2015 e 2016, em duas diferentes épocas de reprodução (coorte). Embora haja diferentes medidas usadas na literatura para determinar o término da infância, como o intervalo entre partos (Walters, 1987; *Papio baboons*: Hill, Lycett & Dunbar, 2000; *Sapajus* sp. Fragszy, 1990; Fragszy *et al.*, 2004; Izar *et al.*, 2004), em geral, é considerado a partir da total independência do filhote em relação aos cuidadores, quando ele pode garantir sua própria sobrevivência (Fragaszy, 1990; Lonsdorf, 2017; Palagi, 2018). De acordo com o critério de total independência materna e seguindo Verderane (*Sapajus* spp.: 2005), consideramos o término da infância quando os indivíduos completaram 1,5 anos de idade.

Tabela1: Indivíduos do grupo “Príncipe” de macacos-prego-do-peito-amarelo na Rebio-Una, Bahia. Com asterisco estão os imaturos estudados no presente trabalho, “SD” = sem dados.

Indivíduos	Código	Sexo	Idade	Nascimento /Coorte	Afiliação
Gustavo	Gus	M	Adulto	SD	SD
Larissa	Lar	F	Adulta	SD	SD
Preta	Pre	F	Adulta	SD	SD
Marcela	Mar	F	Adulta	SD	SD
Samantha	Sam	F	Adulta	SD	SD
Priscila	Pri	F	Adulta	SD	SD
Michele	Mic	F	Adulta	SD	SD
Irene	Ire	F	Adulta	SD	SD
Intruso	Int	M	Jovem/Adulto	SD	SD
Pulgui	Pul	M	Jovem/Adulto	SD	SD
Wellington	Wel	M	Jovem/Adulto	SD	SD
Rita	Rit	F	Jovem/Adulta	12/2012	Priscila
Lucas	Luc	M	Jovem	12/2012	Larissa
Mingau	Min	M	Jovem	03/2013	Marcela
Sofia	Sof	F	Infante/Juvenil	11/2013	Samantha
Pimenta	Pim	M	Infante/Juvenil	01/2014	Preta
*Rocío	Roc	M	Infante/Juvenil	01/2015-1	Priscila
*Luciano	Lui	M	Infante/Juvenil	01/2015-1	Larissa
*Mequetrefa	Meq	F	Infante/Juvenil	03/2015-1	Marcela
*Caio	Cai	M	Infante/Juvenil	03/2015-1	Michele
*Marta	Mat	F	Infante/Juvenil	11/2016-2	Marcela
*Isaque	Isa	M	Infante/Juvenil	11/2016-2	Irene
*Carol	Car	F	Infante/Juvenil	12/2016-2	Michele
*Lineo	Lin	M	Infante/Juvenil	12/2016-2	Larissa
Pigmeu	Pig	M	Infante/Juvenil	01/2016	Preta
Sumo	Sum	M	Infante/Juvenil	01/2016	Samantha
Robinho	Rob	M	Infante	11/2017	Priscila
Pedrinho	Ped	M	Infante	12/2017	Preta
Sabrina	Sab	F	Infante	01/2018	Samantha

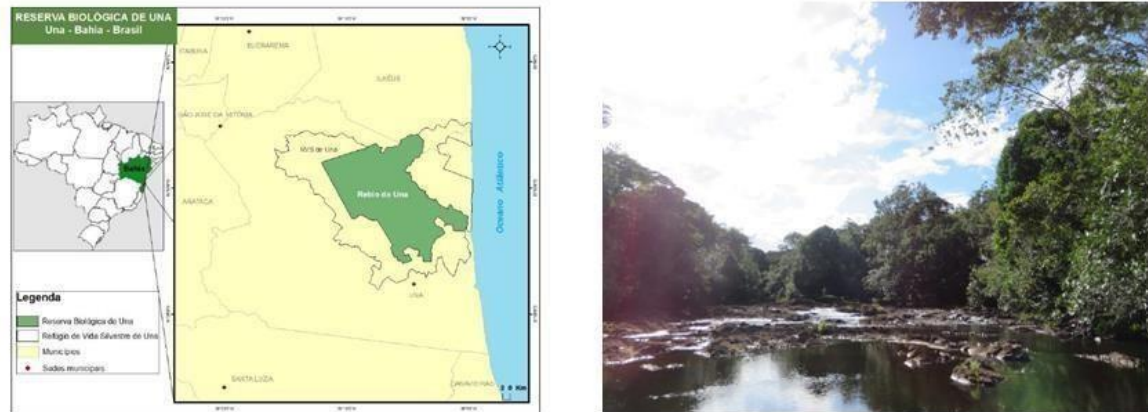
Téo	Teo	M	Infante	02/2018	Rita
Mono	Mon	M	Infante	04/2018	Marcela
Cauê	Cau	M	Infante	11/2018	Michele
Ícaro	Ica	M	Infante	11/2018	Irene

Figura 1 – Imaturos de *S.xanthosternos* do grupo Príncipe da Rebio – Una. a) Caio; b) Mequetrefa; c) Marta; d) Lineo; e) Isaque; f) Luciano; g) Carol; h) Rocío.



Fonte: Captura de tela de vídeos arquivo LEDIS USP.

Figura 2 – Reserva Biológica de Una (Rebio – Una)



a)

b)

Fonte: a) Localização da Rebio-Una. Base de dados geográficos IESB e ICMBio. b) Fotografia: Robson Santos de Oliveira (RSO).

Figura 3 – Ambiente físico hostil, com alto risco de predação aérea, terrestre e caça. Espécies animais predadoras dos macacos-prego-do-peito-amarelo: a) gavião real (*Harpia harpyja*); b) murucutu (*Pulsatrix perspicillata*); c) onça parda (*Puma concolor*); d) irara (*Eira barbara*); e) jararaca (*Bothrops jararaca*); f) Espingardas apreendidas pelo ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) em maio de 2011. Foto: Suscke (2014).

a)

b)

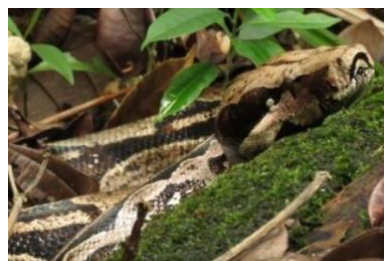
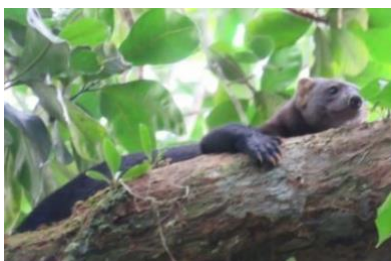
c)



d)

e)

f)



Fonte: a; b; c; d; e (RSO); f (Suscke, 2014).

Figura 4 - Sistema social tolerante e afiliativo. a) Irene abraçando Marcela enquanto Mequetrefa observa; b) Priscila catando Michele enquanto ela carrega Caio; c) Priscila catando Marcela.



a)



b)



c)

Fonte: Captura de tela de vídeos arquivo LEDIS USP.

Procedimentos e coleta de dados

Os dados utilizados neste trabalho são filmagens realizadas em campo, no período de janeiro de 2015 a dezembro de 2019 por um observador (RSO). As observações ocorreram cinco dias por semana do amanhecer ao pôr do sol. Toda semana os indivíduos focais eram escolhidos de forma pré-determinada para serem acompanhados e filmados, alternando os infantes nos dois períodos (manhã [6:00-12:00]) e tarde [12:01-18:00]). Seguindo a metodologia adotada por Delval *et al* (2020), a partir do banco de dados dos registros de vídeos coletados para cada indivíduo, selecionamos nove pontos de desenvolvimento dentro dos três primeiros anos de idade: 1, 2, 3, 6, 12, 18, 24, 30 e 36 meses de vida, a fim de acompanhar o

desenvolvimento das redes sociais. Cada ponto de desenvolvimento incluiu os vídeos das quatro semanas de filmagem correspondentes àquele mês. Analisamos, no total, 4.320 minutos (72 horas) de filmes focais. A codificação da associação espacial foi feita com o auxílio do software The Observer ® XT 13 (Noldus Information Technology, VA; Zimmerman, Bolhuis, Willemsen, Meyer e Noldus, 2009), com a utilização do “método de amostragem instantânea” (Altmann, 1974). A cada 15 segundos, todos os indivíduos que apareciam nas filmagens eram registrados: devido ao ambiente de mata fechada, os indivíduos filmados estavam necessariamente próximos aos indivíduos focais em até um metro de distância. Esses registros foram feitos durante qualquer comportamento (descanso, brincadeira, forrageamento, etc.) e foram analisados por cinco avaliadores treinados, sendo um deles a avaliadora principal dos vídeos (EF). Só foram usadas as transcrições dos vídeos validadas por índice de confiabilidade kappa entre a avaliadora principal e cada avaliador treinado superior a 0,80.

Análises das Redes Sociais

Para analisarmos o desenvolvimento social dos filhotes de forma longitudinal utilizamos a análise de redes sociais, que é um método baseado na teoria dos grafos, desenvolvido para representar as interações e/ ou associações entre os elementos de um conjunto (Izar *et al.*, 2005). Uma rede é um conjunto de componentes, chamados de vértices ou nós que se conectam através de arestas (Newman, 2003). Os nós podem representar países, instituições, populações, indivíduos e as arestas representam os tipos de interação entre os nós (Farine & Whitehead, 2015). Assim, as redes sociais possibilitam analisar de maneira quantitativa e qualitativa a estrutura social (Treat, 2013). Neste trabalho, usaremos o termo rede social como sinônimo de estrutura social e SNA para nos referir à ferramenta de análise utilizada.

Construímos duas versões de todas as redes egocêntricas, ou seja, redes sociais baseadas nas relações de um indivíduo, cada rede apresenta um focal ao longo do tempo. A primeira versão com a presença da mãe e a segunda sem a mãe dos animais focais, devido à rede de associação espacial do recém-nascido ser duplicada, como consequência da máxima proximidade espacial entre a díade mãe-filhote (Ross, 2003; Verderane & Izar, 2019). Isso foi feito para verificar se haveria uma queda na força das relações de associação do imaturo e na densidade da rede egocêntrica, já que ao retirar a mãe, as arestas correspondentes à sua conexão com os demais integrantes do grupo também seriam removidas e isso poderia refletir na rede egocêntrica do imaturo. Dessa forma, totalizamos 144 redes egocêntricas e as análises estatísticas foram feitas com as duas versões.

Para construir as redes, geramos matrizes de associação, utilizando o índice de associação simples (Cairns, 1987), calculado pela seguinte fórmula:

$$S_j(a,b) = \frac{a}{a + b + c}$$

Em que, considerando dois indivíduos A e B, “a” é o número de observações nas quais A e B são visualizados juntos, “b” é o número de observações nas quais B está presente sem A e “c” o número de observações nas quais A está presente sem B.

Para calcular as matrizes de associação e a força das associações, utilizamos o programa SOCPROG (Whitehead, 2009). Para a representação gráfica das redes, bem como para o cálculo das métricas “densidade” e “grau” usamos o programa GEPHI (Bastian *et al.* 2009).

Métricas

Com a SNA é possível avaliar a estrutura social de um grupo a partir de aspectos gerais da rede social, como a medida de “densidade”, ou com medidas individuais (métricas de nós) que nos permitem estimar a centralidade de um indivíduo na estrutura, com o uso das métricas “grau” e “força”. A seguir, definimos as métricas usadas neste trabalho.

Métricas de Nós

- Grau: mostra o número de conexões diretas que cada indivíduo possui (Farine *et al.*, 2015). Então, os macacos que possuem maior grau se associam diretamente com um número maior de indivíduos do que os macacos com menor grau.

-Força: é a soma dos índices de associações de um indivíduo com os outros, menos um (animal focal). Resulta no quão frequentes são as associações que esse indivíduo possui, quanto mais alto o índice, mais forte a associação (Barrat *et al.*, 2004).

Métricas de Rede

- Densidade: o número de arestas presentes em uma rede, dividido pelo número total de arestas possíveis, isto é, indica qual a proporção dos indivíduos da rede que estão conectados diretamente entre si. O resultado varia entre 0 e 1, sendo que o valor 1 indica que todos os indivíduos da rede estão diretamente conectados entre (Farine *et al.*, 2015).

Para verificar o efeito do desenvolvimento sobre as métricas de rede usando um modelo GLM, foi necessário reduzir a amostra de pontos de desenvolvimento em função do tamanho

amostral (levando a um menor número de graus de liberdade). Assim, realizamos uma análise de conglomerados a partir dos valores correspondentes às métricas mensais de grau, densidade e força obtidos com a SNA para cada um dos oitos sujeitos focais (tabela 1).

A partir dos resultados obtidos com a análise de conglomerados, utilizamos modelos lineares (GLM, Nelder e Wedderburn, 1972) com o programa SPSS. Fizemos um teste para verificar se havia diferença significativa nas métricas entre os pontos de desenvolvimento identificados pela análise de conglomerados. Para tanto, os valores das variáveis de cada filhote nos pontos de desenvolvimento foram consideradas variáveis dependentes. Os testes estatísticos foram conduzidos com o programa IBM SPSS Statistics 25. Aceitamos o nível de significância, de 5%, eta square como medida de tamanho de efeito e fornecemos o poder observado.

3. RESULTADOS

Desenvolvimento social

Com a análise de conglomerados, os nove meses de desenvolvimento estudados ao longo dos três primeiros anos de vida dos imaturos foram reduzidos a quatro (densidade e grau do vértice) ou três (força do vértice) pontos de desenvolvimento (tabela 2). Os mesmos pontos de desenvolvimento foram revelados tanto para as redes sociais com as mães, quanto para as redes sem elas. Tanto para o grau quanto para a densidade das redes, o primeiro ponto de desenvolvimento foi formado pelo aglomerado dos dois primeiros meses de vida. O segundo ponto de desenvolvimento correspondeu a conglomerados diferentes de cada medida, para o grau foram agrupados os meses 3 e 6, enquanto para a densidade o mês 3 ficou isolado. No terceiro ponto, para o grau o mês 12 ficou isolado, enquanto para a densidade encontramos os meses 6, 12, 30 e 36 agrupados. No quarto ponto de desenvolvimento, para o grau foram agrupados os meses 18, 24, 30 e 36, enquanto para a densidade foram agrupados os meses 18 e 24. Em relação à força, foram identificados três pontos de desenvolvimento: o primeiro correspondeu ao aglomerado formado pelos meses 1, 2 e 3; o segundo conglomerado foi composto pelos meses 6, 12, 18, 24 e 36, e o mês 30 ficou isolado no terceiro conglomerado (tabela 2).

Tabela 2: Formação dos conglomerados dos meses de vida dos filhotes correspondentes às métricas grau, densidade e força, gerados pela Análise de Conglomerados.

Grau	4 Clusters	Densidade	4 Clusters	Força	3 Clusters
g1	1	d1	1	f1	1
g2	1	d2	1	f2	1
g3	2	d3	2	f3	1
g6	2	d6	3	f6	2
g12	3	d12	3	f12	2
g18	4	d18	4	f18	2
g24	4	d24	4	f24	2
g30	4	d30	3	f30	3
g36	4	d36	3	f36	2

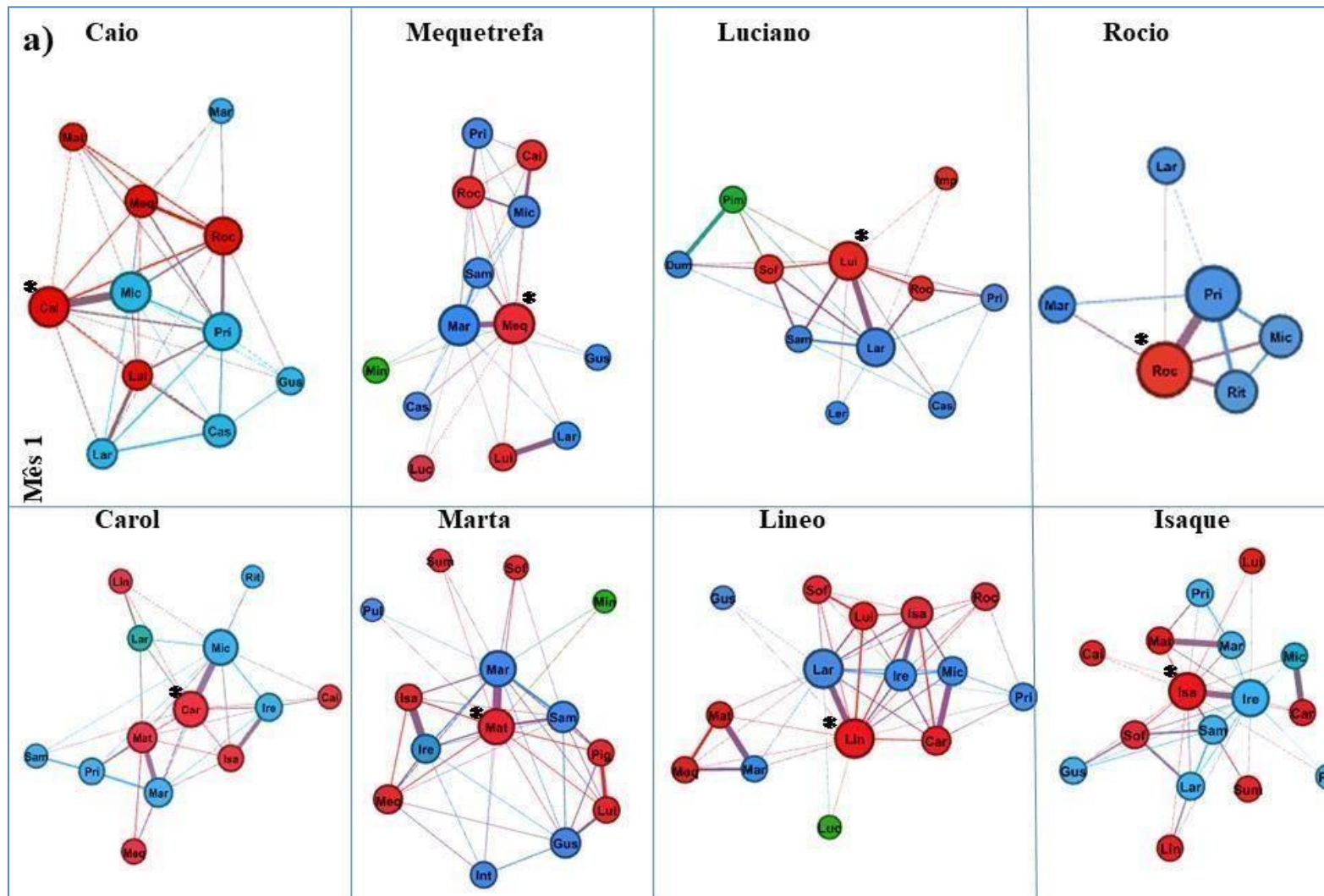


Fig.5- a) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 1º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

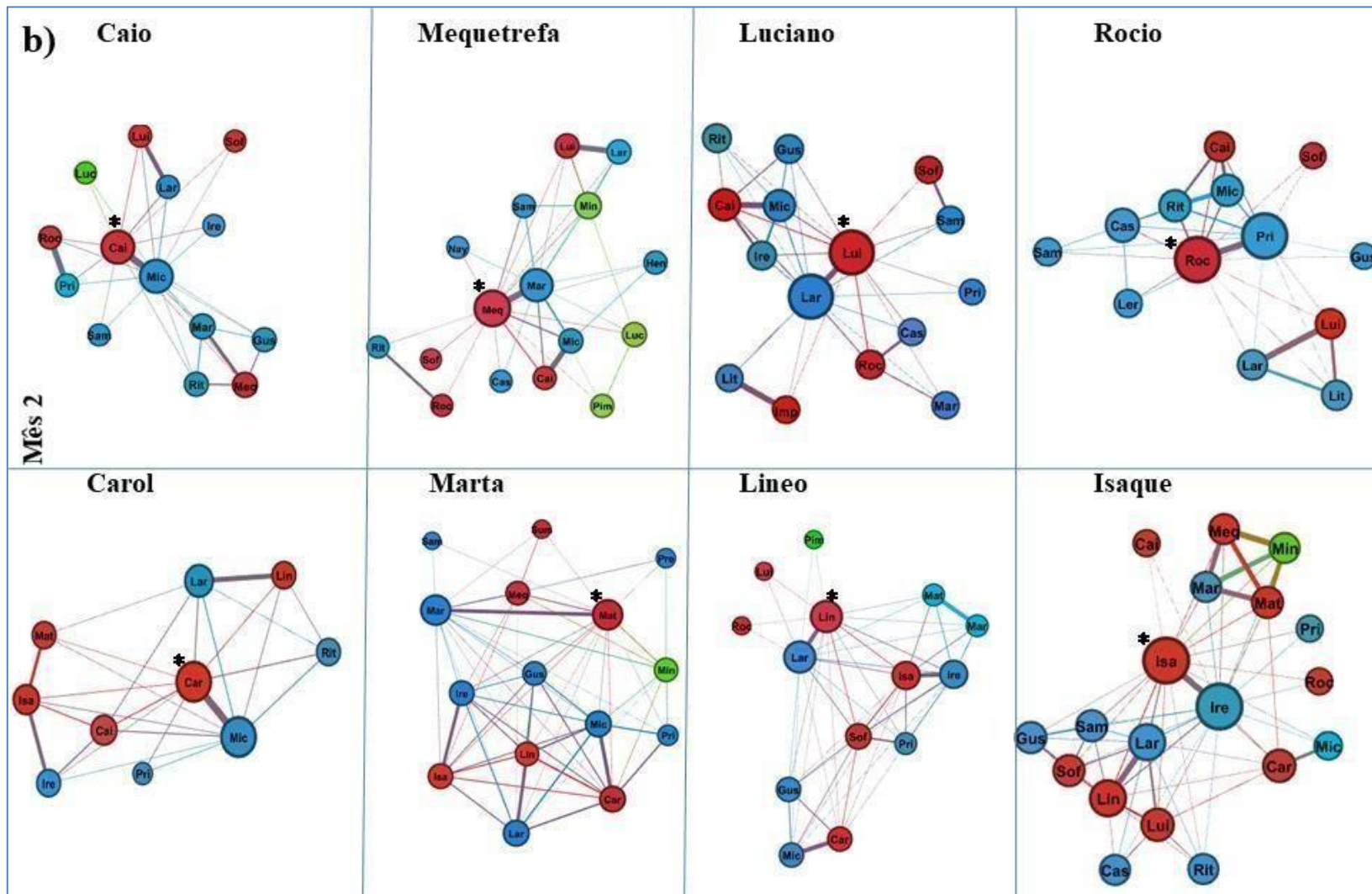


Fig.5 - b) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 2º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

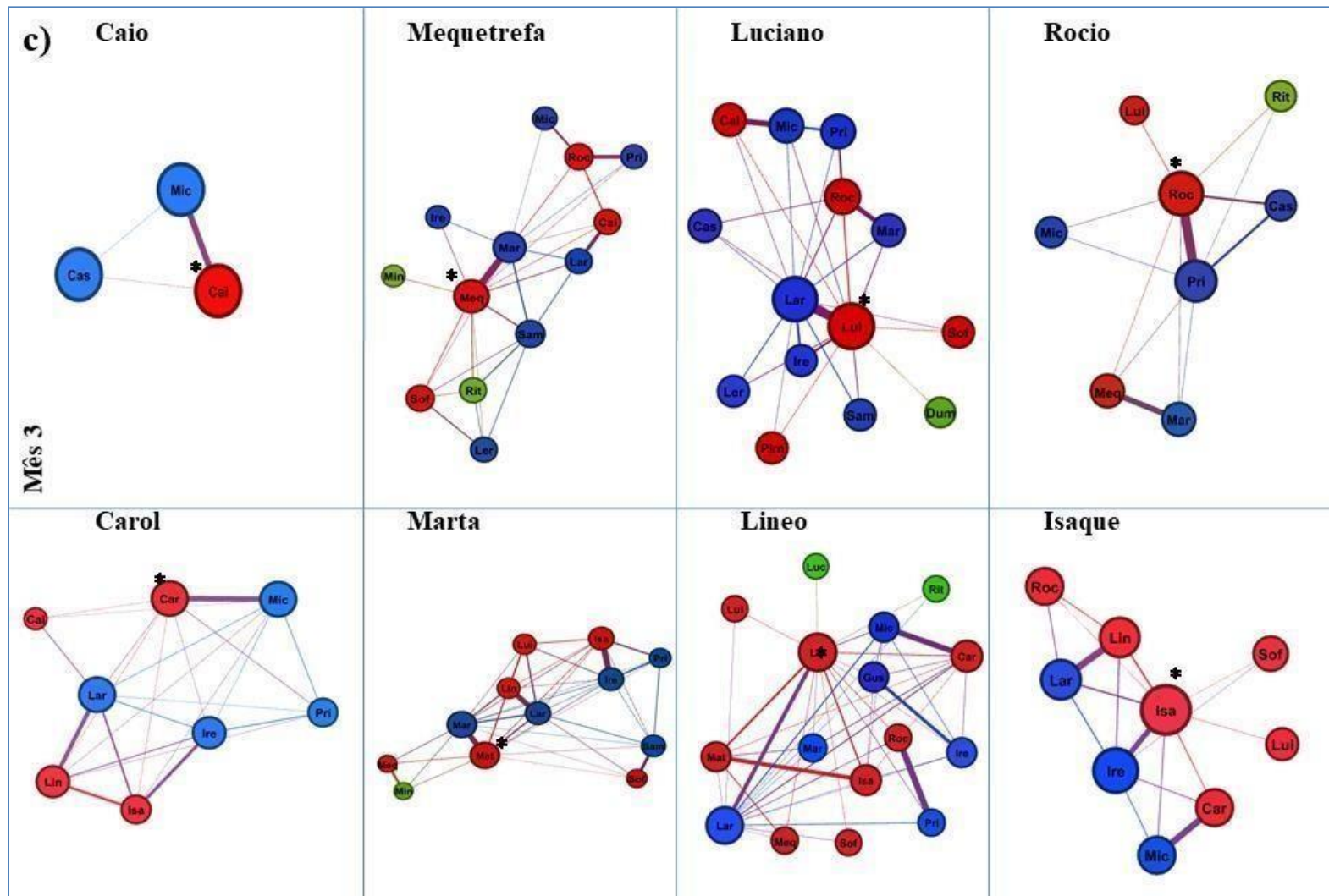


Fig.5 - c) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 3º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

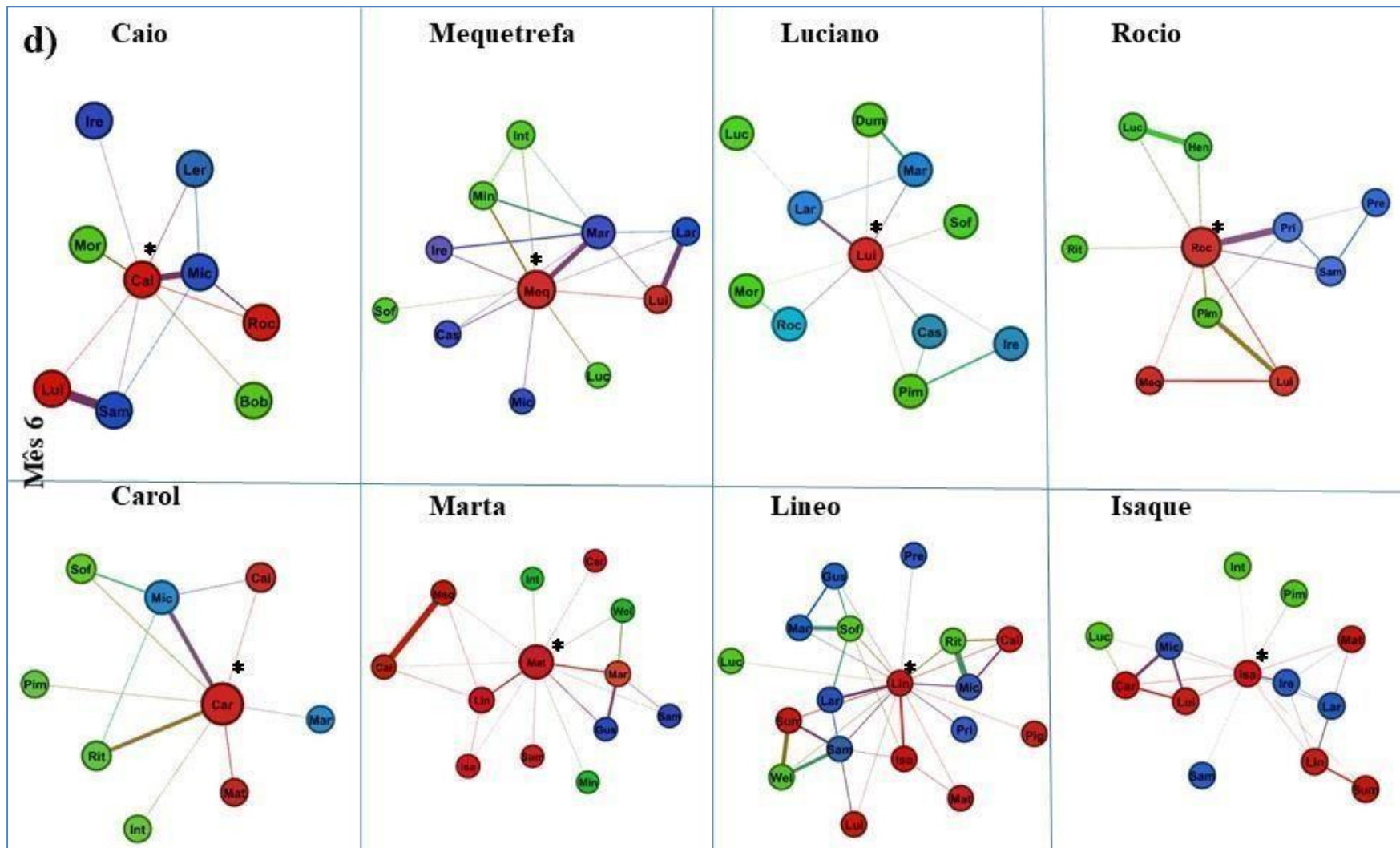


Fig.5 - d) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 6º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

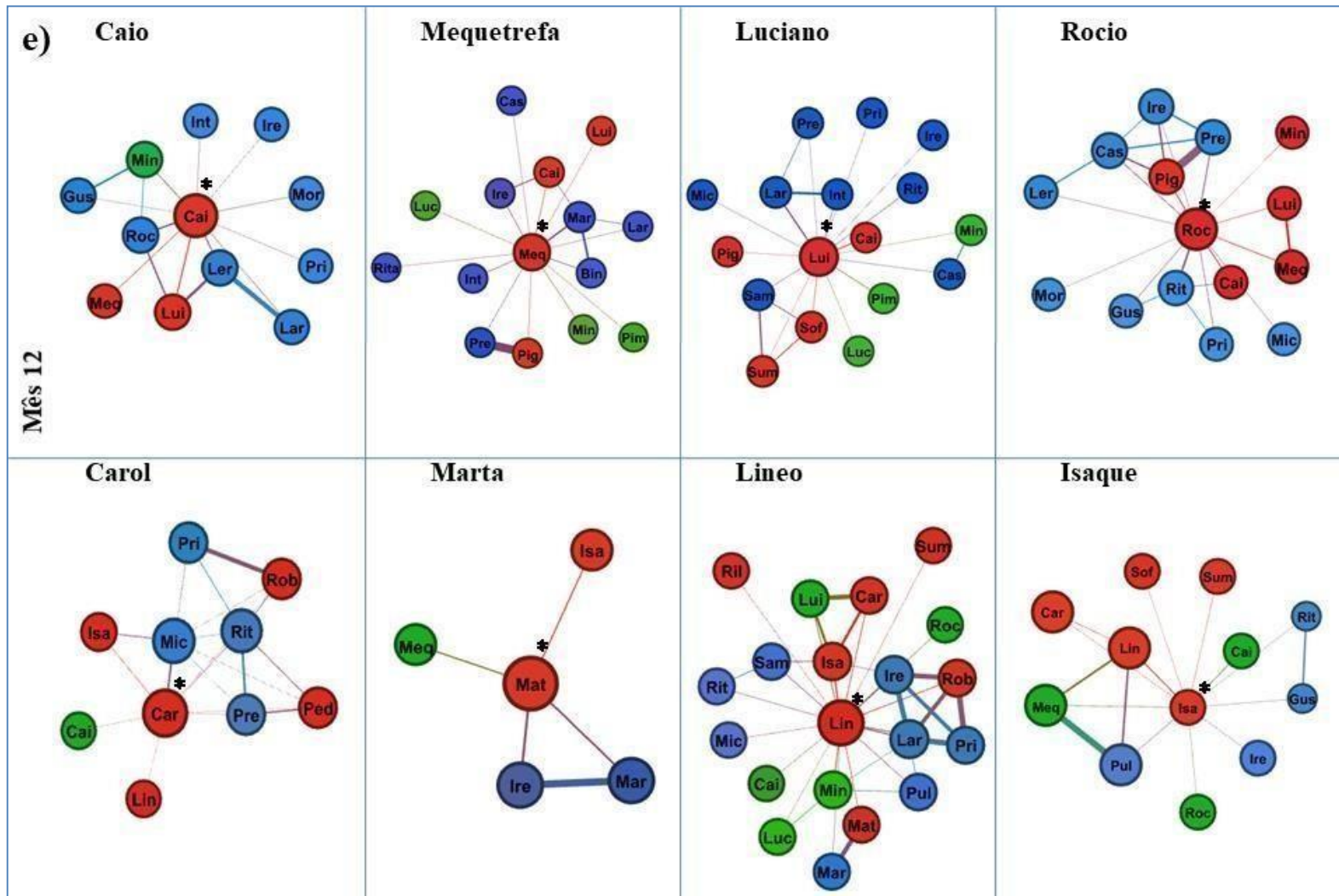


Fig.5 - e) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 12º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

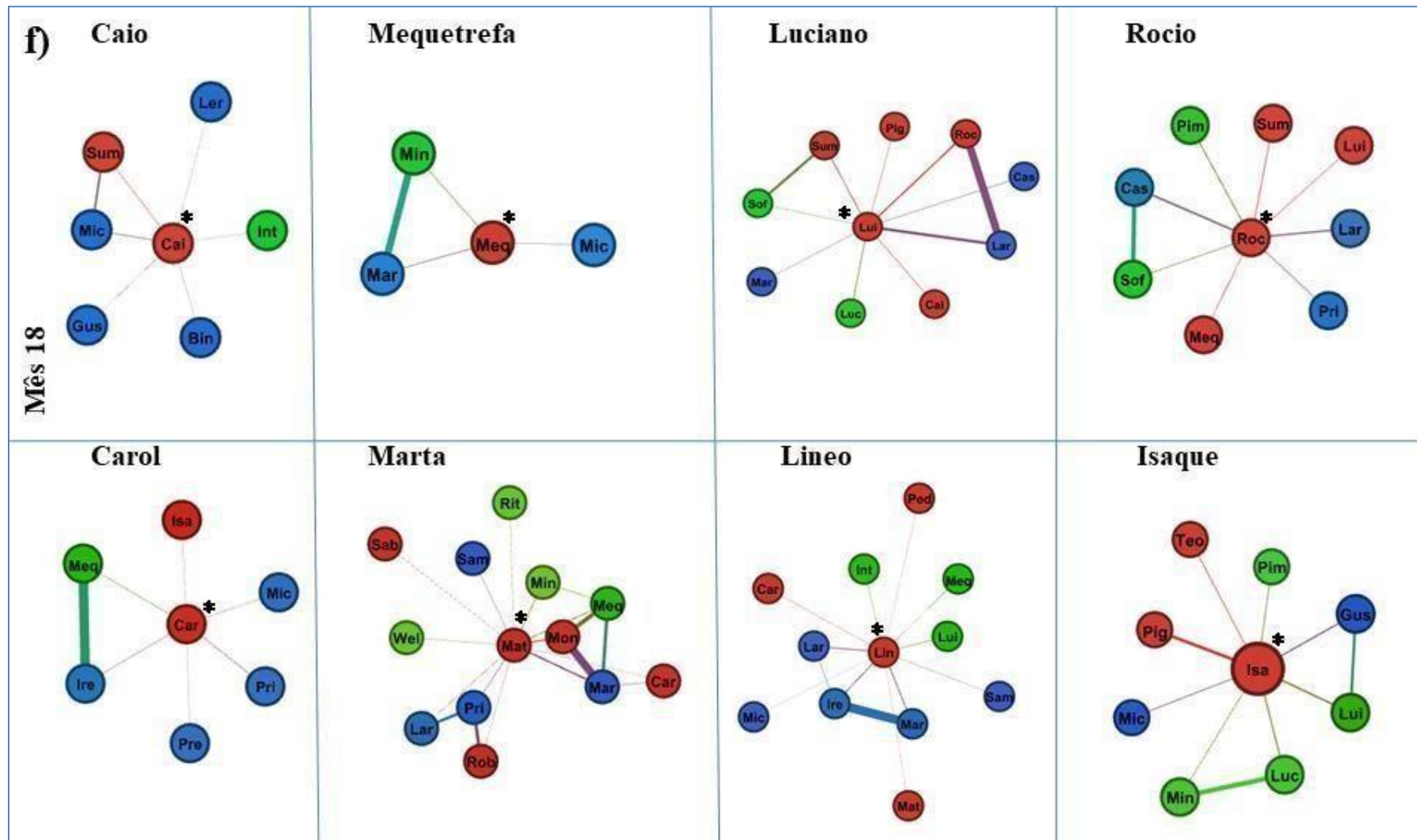


Fig.5 - f) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 18º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

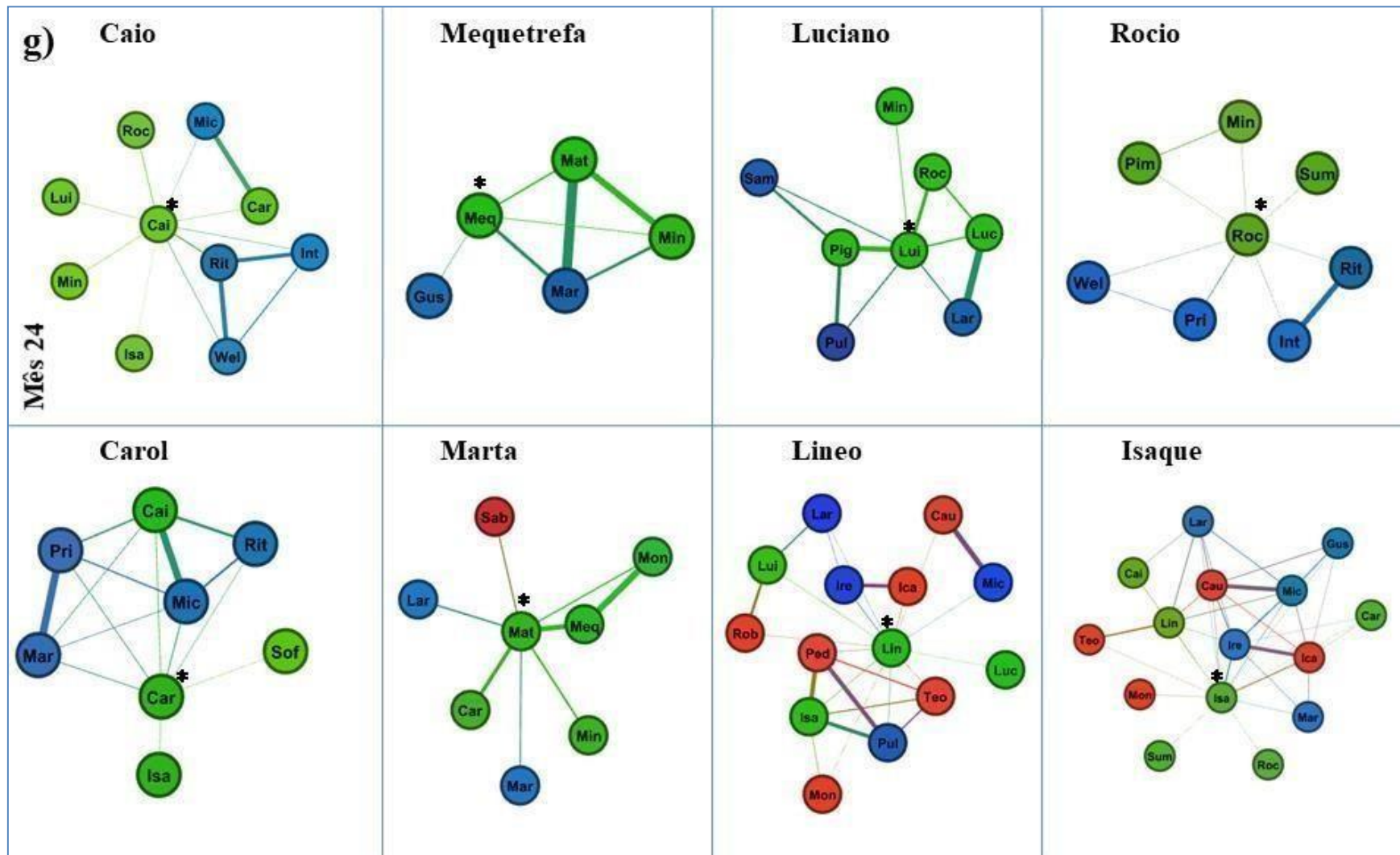


Fig.5 - g) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 24º mês de vida . Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

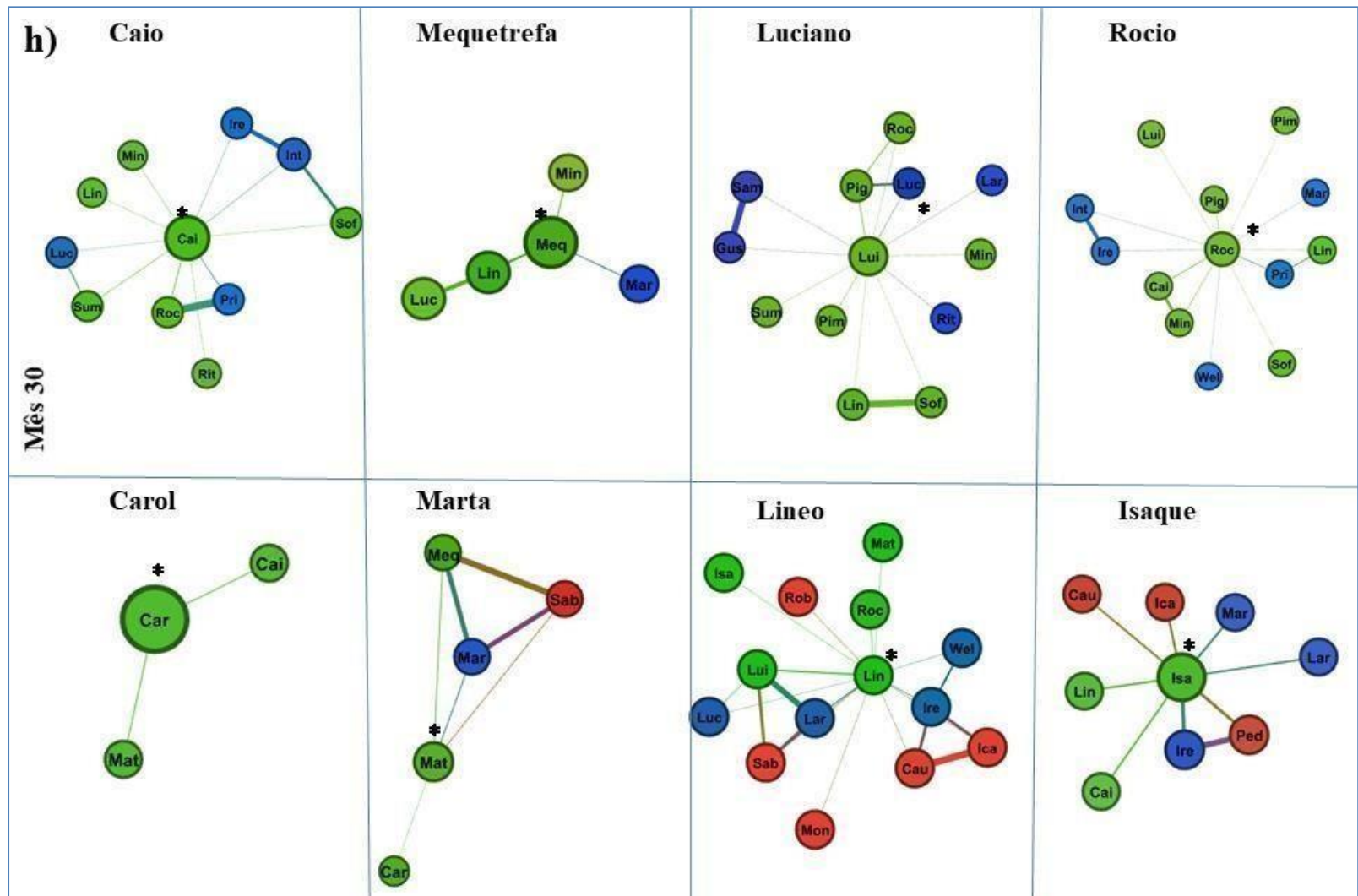


Fig.5 - h) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 30º mês de vida. Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

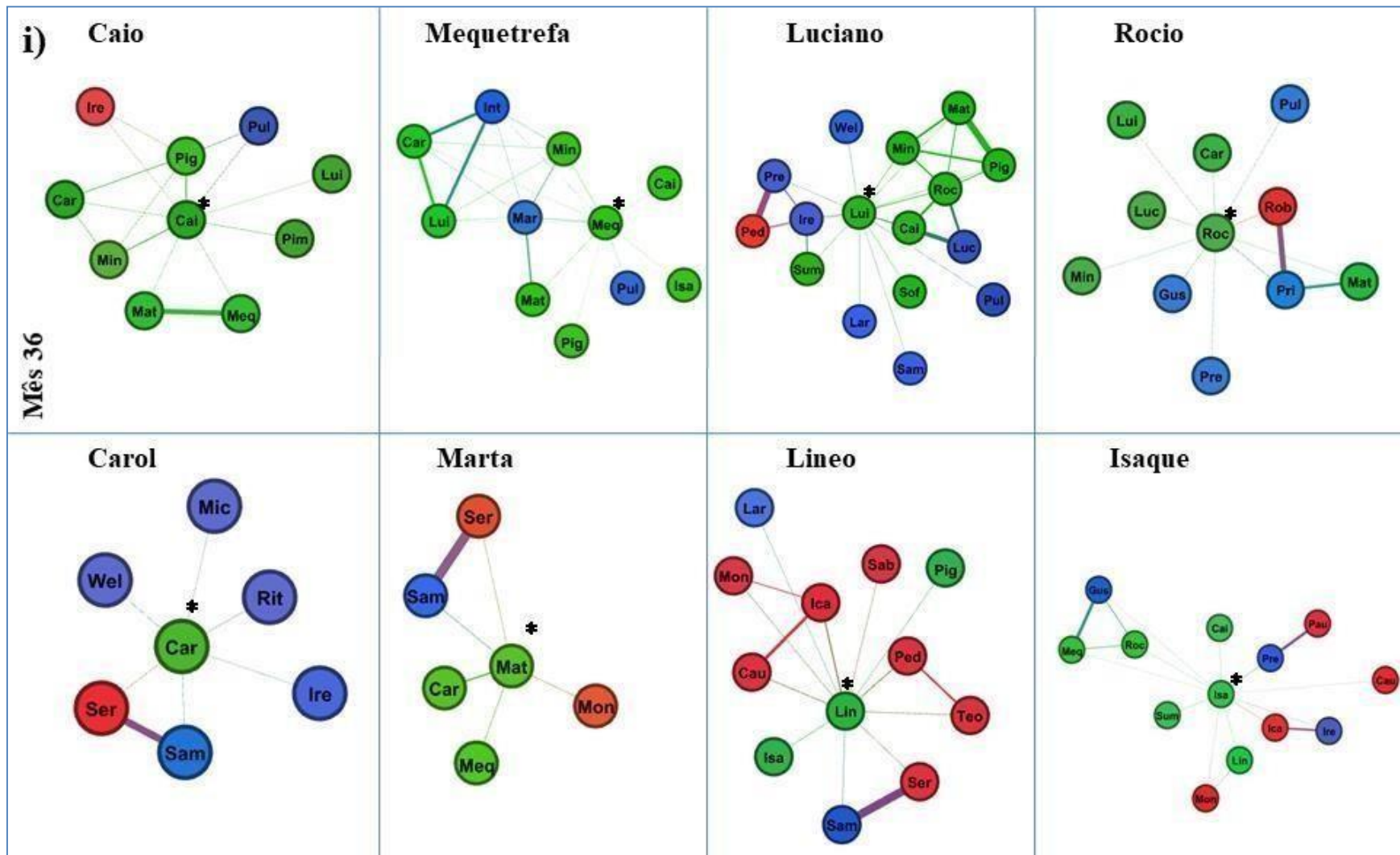
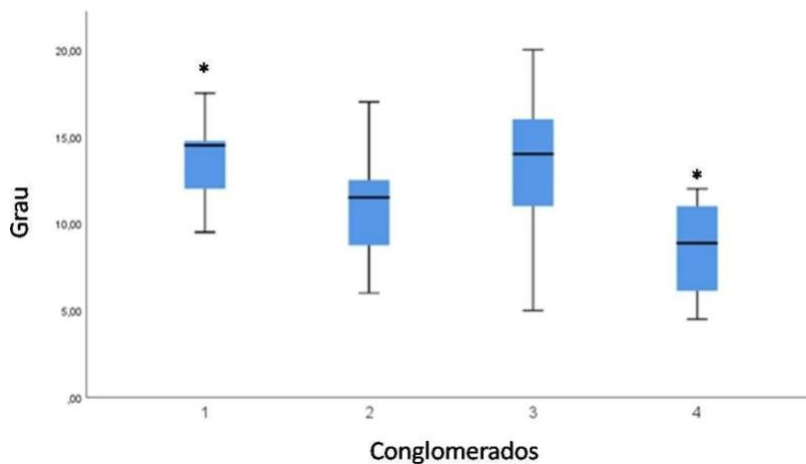


Fig. 5 - i) Redes egocêntricas de associação espacial íntima de oito imaturos de *S. xanthosternos* no 36º mês de vida. Os infantes são representados com a cor vermelha, os juvenis pela cor verde e os adultos em azul. Os indivíduos focais são indicados com o asterisco.

Grau

O grau dos focais nas redes egocêntricas diferiu entre os pontos de desenvolvimento 1 (fig.5 -a;b) e 4 (fig.5 - f; g; h; i) ($F = 19,530$; $gl = 3$; $p = 0,007$, $\eta = 0,93$; poder observado = 0,971 (fig.2). Durante a juventude, no ponto 4 de desenvolvimento (fig.5 - f; g; h; i), os animais focais passaram a se associar com menos indivíduos, reduzindo o tamanho de suas redes sociais e a se associarem com um número maior de imaturos em relação ao ponto 1 (fig.5 - a; b), ao ponto 2 (fig.5 - c; d) e ao ponto 3 (fig.5 - e) de desenvolvimento.

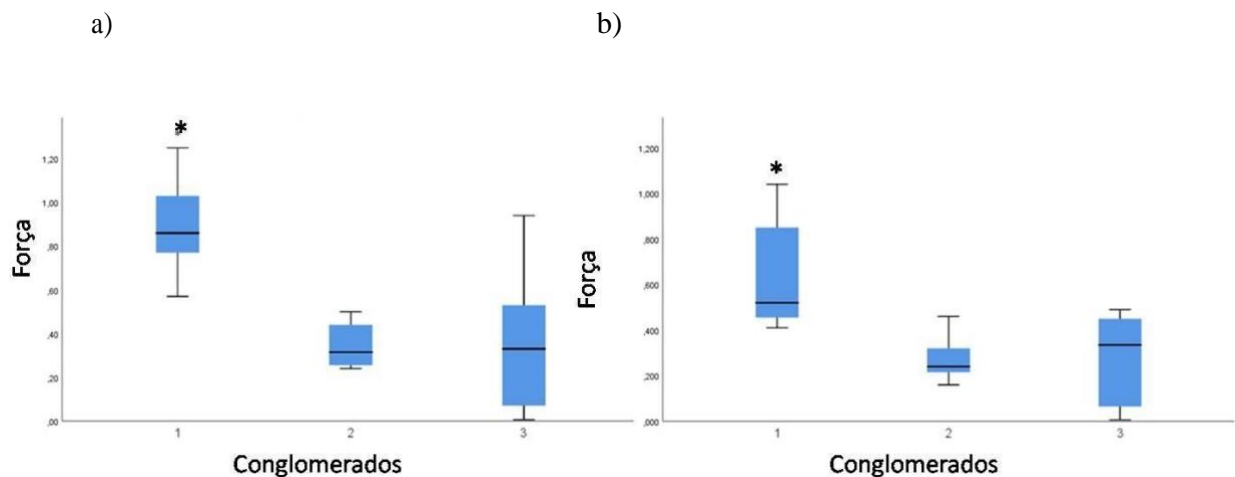
Fig.6) Diagrama de extremos e quartis da medida de grau ao longo do tempo. Houve diferença estatística entre o conglomerado 1 (meses 1 e 2) e o conglomerado 4 (meses 18, 24, 30 e 36). Comparação entre pares significativos com ajuste paracomparações múltiplas de Sidak ($p=0,001$).



Força

A força dos focais nas redes egocêntricas, com a presença da mãe (fig.7 -a) diferiu entre o primeiro ponto de desenvolvimento (meses 1, 2 e 3) e todos os outros pontos amostrais ($F= 34,767$; $gl= 2$; $p = 0,001$; $\eta= 0,933$; poder observado = 1,000). Em relação à força nas redes sem a presença das mães (fig.7-b), o primeiro ponto (meses 1, 2 e 3) também foi diferente estatisticamente dos demais ($F=9,552$; $gl=2$; $p=0,020$; $\eta= 0,793$; poder observado=0,809). Na representação gráfica das redes egocêntricas, foi possível observar uma queda na frequência de associação através da redução da espessura das arestas entre a díade mãe-filhote a partir do primeiro ponto de desenvolvimento (fig.5 - a; b; c) em relação ao ponto 2 (fig.5 - d; e; f; g; i) ponto 3 (fig.5 - h).

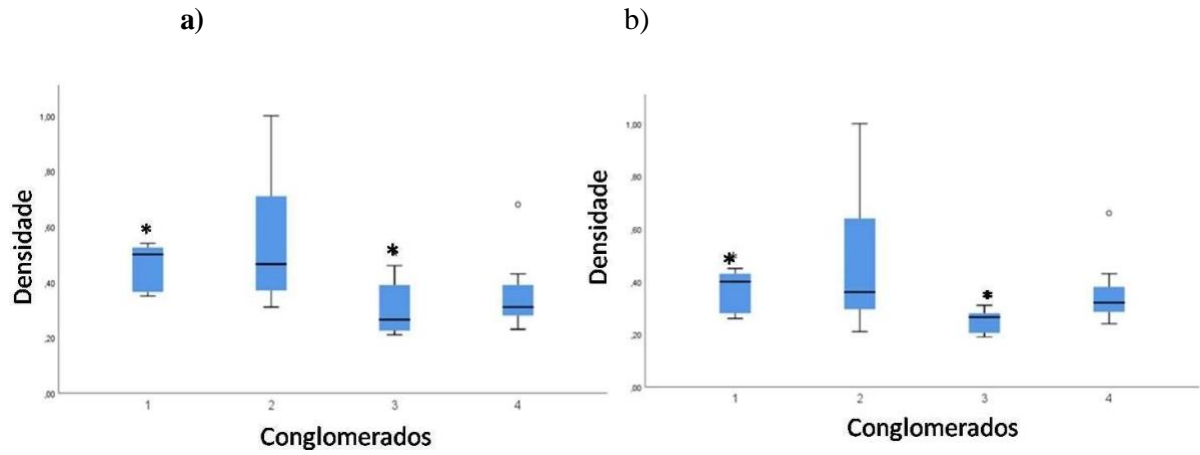
Fig.7 –Diagrama de extremos e quartis da medida de força para os 3 clusters:a) com a presença da mãe. Comparação entre pares significativos com ajuste para comparações múltiplas de Sidak: o conglomerado 1 (meses 1, 2 e 3) diferiu significativamente tanto do conglomerado 2 (meses 6, 12, 18, 24 e 36, $p=0,002$) quanto do conglomerado 3 (mês 30, $p=0,006$). Os conglomerados 2 (meses 6, 12, 18, 24 e 36) e 3 (mês 30) não diferiram significativamente; b) sem a presença da mãe. Comparação entre pares significativos com ajuste para comparações múltiplas de Sidak: da mesma forma, o conglomerado 1 (meses 1, 2 e 3) diferiu significativamente tanto do conglomerado 2 (meses 6, 12, 18, 24 e 36, $p=,015$) quanto do conglomerado 3 (mês 30, $p=,024$). Os conglomerados 2 e 3 não diferem significativamente.



Densidade

Houve diferença estatística na densidade das redes egocêntricas com a presença da mãe (fig.8-a) entre o ponto de desenvolvimento 1 (meses 1 e 2) e o ponto 3 (meses 6, 12, 30 e 36). A partir do ponto 3 de desenvolvimento (meses 6, 12, 30 e 36), a densidade das redes egocêntricas caiu significativamente ($F = 9,523$; $gl = 3$; $p = 0,027$; $\eta = 0,877$; poder observado = $0,777$). Em relação à densidade das redes sem a mãe (fig.8-b) o ponto de desenvolvimento 1 (meses 1 e 2) também diferiu do ponto 3 (meses 6, 12, 30 e 36) estatisticamente ($F = 9,064$; $gl = 3$; $p = 0,029$; $\eta = 0,872$; poder observado = $0,757$). A partir do ponto de desenvolvimento 2 (fig. 5 - d), as redes começam a adquirir um formato de estrela, em que a maioria das associações ocorre apenas diretamente com o focal e os demais indivíduos não estão bem conectados entre si. Esta conformação de estrela pode ser observada até o ponto de desenvolvimento 3 (fig. 5 - h). Ainda durante o ponto 3 (fig 5– i) os indivíduos Isaque, Luciano e Mequetrefa formaram redes aparentemente mais conectadas e com menor influência da mãe. Essas redes passam a se assemelhar às formadas durante os pontos 1 (fig.5 – a; b) e 2 (fig. 5 - c) dos filhotes.

Fig.8 - Diagrama de extremos e quartis da medida de densidade para os 4 conglomerados a) com a presença da mãe. Houve diferença entre o conglomerado 1 (meses 1 e 2) com o conglomerado 3 (6, 12, 30 e 36). Comparação entre pares significativos com ajuste para comparações múltiplas de Sidak ($p= 0,012$). b) sem a presença da mãe. Também houve diferença entre os conglomerados 1 e 3. Comparação entre pares significativos ajuste para comparações múltiplas de Sidak ($p= 0,023$). Os conglomerados 2 (mês 3) e 4 (meses 18 e 24) não diferiram dos demais.



4. DISCUSSÃO

Conduzimos um estudo longitudinal pelos três primeiros anos de vida de oito imaturos de uma população selvagem de macaco-prego-do-peito-amarelo, para investigar a hipótese de que as métricas de rede de associação espacial íntima, grau, força e densidade mudam obedecendo ao desenvolvimento da independência em relação ao cuidado materno e com o amadurecimento físico do indivíduo. Devido à gradual diminuição do contato físico com a mãe, promovido pelo transporte e outros cuidados no início da vida (Verderane & Izar, 2019), previmos uma queda das métricas de rede ao longo da infância, refletindo a transição de uma rede que incluiria as associações do imaturo e de sua mãe (MacKinnon, 2013; Maestripieri, 2018; Wooddell *et al.*, 2019; Verderane & Izar, 2019) para uma rede própria do imaturo, cada vez mais independente da rede materna (Coyne & Maestripieri, 2016; Whitten & van de Waal, 2018). Durante a juventude (dos 18 aos 36 meses de idade), esperávamos a manutenção de um valor mais baixo de grau, e um processo inverso para força e densidade, comum aumento em consequência da maior associação espacial com coetâneos (Grampp *et al.*, 2019; Shimada & Sueur, 2014; Fernández-Bolaños, 2018), devido ao aumento das brincadeiras entre os juvenis (Palagi, 2018; Resende, Izar, & Ottoni, 200).

Os resultados aqui apresentados nos levam a rejeitar essa hipótese. Em primeiro lugar, embora as métricas de rede tenham caído ao longo da infância dos indivíduos, essa queda não correspondeu à independência gradual em relação aos cuidados maternos. Ao considerarmos os valores de grau da rede egocêntrica, a infância dos macacos-prego-de-peito-amarelo compreende apenas os doze primeiros meses de vida, quando não houve uma queda gradual conforme o esperado, mas uma variação não significativa. No 18º mês já encontramos valores similares à juventude. Para as métricas de densidade e força, a infância dos macacos-prego-de-peito-amarelo compreende apenas os três primeiros meses de vida, quando os valores dessas métricas são mais altos do que no restante da imaturidade estudada. Em segundo lugar, todas as métricas de rede tiveram valores mais baixos na juventude do que nos primeiros meses de vida. Em terceiro lugar, a remoção da mãe não alterou as propriedades de força e densidade das redes, o que revela a importância de outros integrantes da rede social do imaturo, que se associam a ele independentemente da presença de sua mãe.

Portanto, o desenvolvimento inicial da rede egocêntrica de macacos-prego-do-peito-amarelo não reflete o desenvolvimento da independência em relação ao cuidado materno. A juventude começa mais cedo e é um período de desenvolvimento social em que a rede

egocêntrica sofre uma redução de tamanho e frequência de associações íntimas também diminui. Nossos resultados sugerem que as transformações da vida social do imaturo refletem a mudança na sua atratividade para os parceiros sociais e não o processo de independência do cuidado materno, do amadurecimento motor, da aquisição de competências de forrageio e deslocamento. A seguir discutiremos essa afirmação.

4.1. O efeito da atratividade e fatores sócio-ecológicos no desenvolvimento social

Os três primeiros meses de vida foram um marco na ontogênese da rede social dos imaturos, quando houve o maior valor de grau do vértice, de força nas relações de associação e de densidade das redes egocêntricas. Atribuímos os altos valores de grau, força e densidade à atratividade inicial exercida por filhotes de primatas (O'Brien & Robinson, 1991; Silk, 1998) e ao forte vínculo afiliativo entre as fêmeas adultas, que proporciona maior longevidade (*Macaca mulatta*: Ellis *et al.*, 2019; *Papio hamadryas ursin*: Silk *et al.*, 2010) e é expressa através de altas taxas de catação (*Procolobus rufomitratu tephrosceles*: Tombak *et al.*, 2019; *Sapajus xanthosternos*: Suscke, 2014; Fernández-Bolaños *et al.*, 2020). Consideramos que esse vínculo entre as fêmeas explique as visitas poliádicas aos recém-nascidos e, conseqüentemente, a maior densidade da rede egocêntrica dos imaturo aqui observada. A atratividade de infantes primatas é bem documentada na literatura (O'Brien & Robinson, 1991; Silk, 1998; Izar, 1994; Ferreira, 2003; Verderane, 2005; Pinha, 2007; Tokuda, 2012), mas nossos resultados mostram que essa atratividade é mais intensa nos três primeiros meses de vida de macacos-prego-do-peito-amarelo. Nos meses subsequentes da infância, embora ainda haja um número alto de indivíduos que se associam intimamente ao filhote (grau estável), as associações passam a ser diádicas (menor densidade) e menos frequentes (menor força).

Neste estudo, os agrupamentos dos meses 6, 12 e 18 com os meses 24, 30 e 36, que correspondem à juventude (Verderane & Izar, 2019), é uma evidência de que os indivíduos estudados apresentam um desenvolvimento social mais acelerado e dinâmico do que o esperado pelo processo de independência materna e maturação física do indivíduo. Além disso, os infantes começaram a brincar aos seis meses, com aumento e pico na frequência desse comportamento quando completaram um ano de idade (Faverin, dados não publicados). Nossos resultados, que mostram os imaturos brincando mais com um ano de idade, fase normalmente considerada como infância (Verderane & Izar, 2019), desafiam a concepção mais comum de que em primatas, a brincadeira seja um comportamento que atinja maior frequência durante juventude (Palagi, 2018; Resende, Izar & Ottoni, 2002). Em mamíferos, o quanto se brinca

pode não diferir entre indivíduos que cresceram em condições ecológicas distintas, mas a distribuição deste comportamento ao longo do desenvolvimento pode variar a depender das condições ambientais (Bekoff, 1984). Em dois estudos com o mesmo grupo selvagem de *Macaca thibetana* foram encontrados resultados diferentes, um estudo em que os infantes brincaram mais com um ano de idade, que seria o final da infância (Wang *et al.*, 2021) e o outro em que o pico de eventos de brincadeira foi registrado quando os indivíduos atingiram 2,5 anos de idade, fase juvenil (Mayhew; Funkhouser & Wright 2020). É possível que fatores do ambiente físico e social tenham afetado o momento em que os imaturos tenham brincado mais. O desenvolvimento social de macacos-prego-do-peito-amarelo mais acelerado que o amadurecimento físico, também desafia hipóteses correntes na literatura relacionando a evolução do longo período de imaturidade primata à aquisição de habilidades sociais (O'Brien & Robinson, 1992; Whiten & van de Waal, 2018; Woodell, 2019; Pereira & Altmann, 1985; Joffe, 1997; Dunbar, 2007; MacKinnon & Fuentes, 2011).

Sugerimos que esse padrão de desenvolvimento social mais rápido e dinâmico encontrado se deva às características e condições ecológicas a que o grupo estudado está submetido. De fato, um estudo longitudinal de desenvolvimento social de infantes de *S. libidinosus* vivendo em condições ecológicas mais favoráveis do que a população aqui estudada, com abundância de fontes de alimentos de alta qualidade (Izar *et al.*, 2012), mostrou uma infância mais longa e juventude típica, com eventos de brincadeira (Franco-Rogélio, 2021). Os macacos-prego-do-peito-amarelo deste estudo são sujeitos a um alto risco de predação (Suscke *et al.*, 2017) e pressão de caça, o que faz com que, ao explorar sua área de vida, permaneçam mais tempo em áreas com menor oferta de alimento, mas com menor risco de predação e caça (Suscke, Presotto & Izar, 2021). Por outro lado, o ambiente social é favorável, com poucos eventos agonísticos e relações afiliativas expressas através do alto índice de catação entre os indivíduos do grupo (Suscke, 2014).

Em primatas, o infante enfrenta riscos de mortalidade dependentes ou independentes do cuidado materno; a desnutrição é um risco que pode ser atenuado com um maior investimento materno na amamentação, mas o risco de morte por predação independe do cuidado materno, mesmo com maior investimento, a sobrevivência dos infantes permanece ameaçada (Lycett & Barrett, 1998). Estudos com cercopithecóides (*Theropithecus gelada*: Ohsawa & Dunbar, 1984; *Papio cynocephalus* Lycett & Barrett, 1998; Hill, Lycett & Dunbar, 2000) sugerem que fêmeas primatas adotam uma estratégia reprodutiva que favorece o nascimento de um número maior de filhotes e redução de cuidado materno quando os riscos de mortalidade para o filhote

independem do grau de investimento materno. Por sua vez, a estratégia reprodutiva das fêmeas afeta o desenvolvimento de filhotes em inúmeras espécies (lagomorfos: Sheriff, Krebs, & Boonstra; roedores: Mashoodh, Sinal, & Perrot-Sinal, 2009; e aves: Coslovsky & Richner, 2011; Fontaine & Martin, 2006). Assim, um ambiente desfavorável pode acelerar o amadurecimento de primatas (e.g. *Colobus vellerosus*: Badescu *et al.*, 2016). O ambiente menos seguro, com circunstâncias adversas também tem influência diretamente no desenvolvimento de humanos, que são forçados a amadurecer mais rapidamente, interrompem os estudos e se casam mais cedo (Berezkei & Csanaky, 2000). Esse percurso ontogenético, leva ao número maior de filhos como forma de compensação pelo aumento da mortalidade (Berezkei & Csanaky, 2000). Portanto, sugerimos que as condições ecológicas desfavoráveis influenciaram diretamente no encurtamento da infância social nos macacos-prego-de-peito-amarelo observado neste estudo.

Conforme já apresentado, o esperado aumento na força das associações espaciais e na densidade das redes devido à brincadeira com coetâneos (Shimada & Sueur, 2014; Fernández-Bolaños, 2018) ocorreu na infância e não na juventude. O juvenil passou mais tempo isolado dos demais integrantes do grupo. Observamos uma queda de sociabilidade expressa por um decréscimo ainda mais acentuado tanto para o grau, quanto para força e densidade. Esse maior isolamento em primatas juvenis pode revelar uma diminuição da tolerância dos adultos que é tipicamente direcionada aos filhotes (Fragaszy, Visalberghi, & Fedigan, 2004; Fragaszy, Visalberghi *et al.*, 2014), enquanto durante a juventude os indivíduos se tornam vítimas de agonismo (Izar & Sato, 1997; Stevenson, 1998; Izar, 2004; Mumby & Vinicius, 2008), tendem a passar longos períodos forrageando sozinhos e, assim evitam a competição por alimentos com indivíduos mais velhos (Howells, 2018; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2007).

Condizente com a diminuição da rede é o estilo social referente à sociabilidade. Em macacos-prego-de-peito-amarelo, os juvenis são caracterizados por menor vigilância, catação e proximidade com outros indivíduos (Delval *et al.*, 2020), além de apresentarem uma queda na manutenção da atenção aos demais integrantes do grupo (Fernández-Bolaños, 2018). Explorar o ambiente desafiando seus perigos pode ser um comportamento inerente à juventude que proporciona maior desenvolvimento motor (e.g. *Cercopithecus aethiops*: Fairbanks, 1992) e ocorre concomitantemente ao aumento da ansiedade (Delval *et al.*, 2020) que, por sua vez, pode favorecer o comportamento de risco. A mudança na atratividade do imaturo para os integrantes do grupo, somada ao estilo social ao longo dos marcos de desenvolvimento do próprio indivíduo, podem compor um mecanismo de retroalimentação com fatores extrínsecos (redução

da atratividade e tolerância) e intrínsecos (estilo social mais solitário). Na medida em que ele é menos tolerado também tende a se isolar e, dessa forma, evita interações agonísticas.

5. CONCLUSÃO

Para macacos-prego-do-peito-amarelo vivendo num ambiente hostil, mostramos um desenvolvimento social mais acelerado, que não acompanhou a maturação física e o desenvolvimento da independência materna, que culminou em uma infância curta. Os três primeiros meses de vida foram um marco na ontogênese da rede social dos imaturos; houve o maior número de parceiros de associação que visitavam o filhote frequentemente e ao mesmo tempo. Sugerimos que esse marco é reflexo da atratividade exercida pelos filhotes, assim como o vínculo afiliativo entre as fêmeas do grupo, que proporcionaram visitas conjuntas. Este estudo contribuiu para identificar em que fase de desenvolvimento essa atratividade opera e quando é mais intensa. Dessa forma, descobrimos que a atratividade pelos infantes se dá em um momento pontual, subsequente ao nascimento até os três meses de idade, e que não persiste ao longo de toda a infância, apesar da tolerância que os indivíduos do grupo têm em relação aos filhotes.

Como consequência do desenvolvimento social mais acelerado e dinâmico, nossos resultados desafiam duas concepções correntes na literatura. A primeira que relaciona a evolução do longo período de imaturidade dos primatas à necessidade de aquisição de conhecimento e habilidades sociais. A segunda de que indivíduos juvenis brinquem mais durante a juventude, nossos resultados indicaram que o pico do comportamento de brincadeira ocorreu quando os indivíduos tinham apenas um ano de idade. Sugerimos que o padrão de desenvolvimento social mais rápido e dinâmico tenha ocorrido em função das características e condições ecológicas a que o grupo estudado está submetido. Os macacos-prego-do-peito-amarelo deste estudo são sujeitos a um alto risco de predação e pressão de caça, com isso pode ocorrer uma pressão seletiva para que os indivíduos se desenvolvam socialmente de forma mais rápida. Como apontamento para pesquisas futuras com primatas em condições ambientais adversas, é necessário investigar a estratégia reprodutiva adotada pelas fêmeas, o que afeta o intervalo entre partos, bem como o investimento materno. Tais pesquisas permitirão confirmar se há um amadurecimento precoce dos indivíduos que se desenvolvem sobre estas circunstâncias.

A juventude dos imaturos foi um período de maior isolamento, possivelmente em função da confluência da diminuição da tolerância dos adultos e das mudanças no estilo social intrínsecas aos juvenis, em que há um aumento da exploração do ambiente, da ansiedade e de comportamentos de exposição a riscos. Embora durante a juventude os registros de brincadeiras tenham sido menores do que na infância, não podemos descartar a influência do viés de

amostragem de vídeos de animais focais, pois é possível que episódios de brincadeiras não tenham sido registrados devido a essa limitação.

Por fim, devemos ressaltar o papel do ser humano como um predador de animais silvestres, inclusive primatas, que além do risco de morte também sofrem com mudanças no delineamento da curva ontogenética, afetando a infância. Adicionamos à literatura que já mostrou a influência antrópica sobre o uso do habitat por esta população, e em última instância na preservação destas populações por não poderem usufruir de seu hábitat maximizando a aquisição de recursos alimentares de alta qualidade. Com isso, não perdemos apenas em termos de diversidade biológica, mas também comportamental.

6. REFERÊNCIAS¹

- Agostini, I., & Visalberghi, E. (2005). Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 65(4), 335-351.
- Altmann, J. (1980) Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior sampling methods. – *Behaviour* 49: 227-267.
- Altmann, J., & Alberts, S. C. (2005). Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(5), 490-501.
- Bădescu, I., Wikberg, E. C., MacDonald, L. J., Fox, S. A., Vayro, J. V., Crotty, A., & Sicotte, P. (2016). Infanticide pressure accelerates infant development in a wild primate. *Animal Behaviour*, 114, 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.013>
- Barrat, A., Barthelemy, M., Pastor-Satorras, R., & Vespignani, A. (2004). The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 101(11), 3747-3752.
- Bastian M., Heymann S., Jacomy M. (2009). *Gephi*: an open source software for exploring and manipulating networks. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media.
- Bekoff, M. (1984). Social Play Behavior. *BioScience*, 34(4), 228–233. <https://doi.org/10.2307/1309460>
- Bereczkei, T., & Csanaky, A. (2001). Stressful family environment, mortality, and child socialisation: Life-history strategies among adolescents and adults from unfavourable social circumstances. *International Journal of Behavioral Development*, 25(6), 501–508. <https://doi.org/10.1080/01650250042000573>
- Bjorklund, D. F. (2006). Mother knows best: Epigenetic inheritance, maternal effects, and the evolution of human intelligence. *Developmental Review*, 26(2), 213-242.
- Bjorklund, D. F., & Pellegrini, A. D. (2002). *The origins of human nature: Evolutionary developmental psychology*. American Psychological Association
- Boeving, E. R., Rodrigues, M. A., & Nelson, E. L. (2020). Network analysis as a tool to understand social development in spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 82(11), e23182.
- Boinski, S., Treves, A. D. R. I. A. N., & Chapman, C. A. (2000). A critical evaluation of the influence of predators on primates: effects on group travel. *On the move: How and why animals travel in groups*, 43-72
- Bowlby, J. (1969). *Apego: a natureza do vínculo*. São Paulo, SP: Martins Fontes.
- Brent, L. J., Lehmann, J., & Ramos-Fernández, G. (2011). Social network analysis in the study of nonhuman primates: A historical perspective. *American Journal of Primatology*, 73(8), 720-730.
- Cairs, S. J., & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35(5), 1454-1469.

- Carminatti, M. O. F. (2009). Efeitos da paridade da mãe e do sexo do filhote sobre o estilo de cuidado materno e desenvolvimento de filhotes de macacos-prego (*Cebus*). Dissertação de mestrado apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Carvalho, C. E. D. (2013). *Estudo da motivação para manipulação e para brincadeira social em macacos-prego (Sapajussp.)* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- Coyne, S. P., Maestripieri, D. (2016). *Effects of genes and early experience on the development of primate behavior and stress reactivity. Environmental Experience and Plasticity of the Developing Brain, 161–184.* doi:10.1002/9781118931684.ch8
- Coslovsky, M., & Richner, H. (2011). Predation risk affects offspring growth via maternal effects: Maternal effects due to predation risk. *Functional Ecology, 25*(4), 878–888. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01834.x>
- Delval, I., Fernández-Bolaños, M., & Izar, P. (2020). A longitudinal assessment of behavioral development in wild capuchins: Personality is not established in the first 3 years. *American Journal of Primatology, 82*(11), e23116. <https://doi.org/10.1002/ajp.23116>
- Deputte, B. L. (2000). Primate socialization revisited: Theoretical and practical issues in social ontogeny. *Advances in the Study of Behavior, 29*, 99-157.
- Di Bitetti, M. S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal Behaviour, 54*(1), 199–211. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0416>
- Dib, L., Figueira, J., & Strier, K. (2002). Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour, 139*(2), 315-342.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007). Evolution in the Social Brain. *Science, 317*(5843), 1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1145463>
- Ellis, S., Snyder-Mackler, N., Ruiz-Lambides, A., Platt, M. L., & Brent, L. J. N. (2019). Deconstructing sociality: The types of social connections that predict longevity in a group-living primate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 286*(1917), 20191991. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1991>
- Emory, G. R., Payne, R. G., & Chance, M. R. A. (1979). Observations on a newly described usage of the primate play face. *Behavioural processes, 4*(1), 61-71.
- Farine, D. R., & Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of Animal Ecology, 84*(5), 1144-1163.
- Fernández-Bolaños, M., Delval, I., de Oliveira, R. S., & Izar, P. (2020). Assessing the personality structure of wild capuchin monkeys (*Sapajus xanthosternos*) using trait rating and behavioral coding. *Journal of Comparative Psychology*.
- Fernández-Bolaños, M. (2018). *The individual and the social structure in Sapajus xanthosternos* [Doutorado em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo]. <https://teses.usp.br/teses/disponiveis/47/47132/tde-25062019-155820/pt-br.php>
- Ferreira, R. G., Izar, P., & Lee, P. C. (2006). Exchange, affiliation, and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology, 68*(8), 765–776. <https://doi.org/10.1002/ajp.20277>
- Finkenwirth, C., & Burkart, J. M. (2018). Why help? Relationship quality, not strategic

- grooming predicts infant-care in group-living marmosets. *Physiology & behavior*, 193, 108-116.
- Flynn, E. G., Laland, K. N., Kendal, R. L., & Kendal, J. R. (2013). Target article with commentaries: Developmental niche construction. *Developmental Science*, 16(2), 296-313.
- Fontaine, J. J., & Martin, T. E. (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4), 428–434. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>
- Forster, S. & Cords, M. (2002). Development of mother-infant relationship and infant behavior in wild blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). In: The Guimons: Diversity and adaptation in African monkeys. Eds. Glenn and Cords, pp. 245-272. Kluwer Academic/Plenum publishers. New York.
- Fragaszy, D. M. (1990). Early behavioral development in capuchins (*Cebus*). *Folia Primatologica*, 54(3-4), 119-128.
- Fragaszy, D. M., Barton, S. A., Keo, S., Patel, R., Izar, P., Visalberghi, E., & Haslam, M. (2020). Adult and juvenile bearded capuchin monkeys handle stone hammers differently during nut-cracking. *American Journal of Primatology*, e23156.
- Fragaszy, D. M., & Mitchell, G. (1974). Infant socialization in primates. *Journal of Human Evolution*, 3(6), 563-574.
- Fragaszy, D. M., Morrow, K. S., Baldree, R., Unholz, E., Izar, P., Visalberghi, E., & Haslam, M. (2019). How bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) prepare to use a stone to crack nuts. *American Journal of Primatology*, 81(3), e22958.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge University Press.
- Franco-Rogelio, M.-C. (2021). *Desenvolvimento social de macacos-prego (Sapajus libidinosus) selvagens de 0 a 3 anos de idade* [Mestrado em Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/D.47.2021.tde-28052021-133823>
- Franz, M., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2015). Knockouts of high-ranking males have limited impact on baboon social networks. *Current zoology*, 61(1), 107-113.
- Grampp, M., Sueur, C., van de Waal, E., & Botting, J. (2019). Social attention biases in juvenile wild vervet monkeys: implications for socialisation and social learning processes. *Primates*, 60(3), 261-275.
- Haslam, M., Cardoso, R. M., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2014). Stone Anvil Damage by Wild Bearded Capuchins (*Sapajus libidinosus*) during Pounding Tool Use: A Field Experiment. *PLoS ONE*, 9(11), e111273. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111273>
- Hill, R. A. (2000). Ecological and social determinants of birth intervals in baboons. *Behavioral Ecology*, 11(5), 560–564. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.5.560>
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17.
- Hinde, R.A. (1983). Primate social relationship. Blackwell, London
- Howard, A., Mainali, K., Fagan, W. F., Visalberghi, E., Izar, P., Jones, C., & Fragaszy, D. (2018). Foraging and inter-individual distances of bearded capuchin monkeys. *American journal*

of primatology, 80(8), e22900.

Howells, M. (2018). Puberty in nonhuman primates. In W. Trevathan, M. Cartmill, D. Dufour, C. Larsen, D. ORourke, K. Rosenberg, & K. Strier (Orgs.), *The International Encyclopedia of Biological Anthropology* (pp. 1–2). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0413>

Izar, P., Japyassú, H. F., & Alberts, C. C. (2005). Métodos da teoria dos grafos para análise quantitativa do comportamento. *Etologia: uma perspectiva histórica e tendências contemporâneas. Multiplicidade, Vitória*, 249-258.

Izar, P. (1994). Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em semi-cativeiro. Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

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*: Socioecology of Tufted Capuchin Monkeys. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315–331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>

Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebusapella*). *Primates*, 21(4), 443-467.

Joffe, T. H. (1997). Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates. *Journal of human evolution*, 32(6), 593-605.

Kulik, L., Langos, D., & Widdig, A. (2016). Mothers make a difference: Mothers develop weaker bonds with immature sons than daughters. *PloS one*, 11(5), e0154845.

Lewontin, R. C. (1983). The organism as the subject and object of evolution.

Lonsdorf, E. V. (2006). What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? *Animal cognition*, 9(1), 36-46.

Lonsdorf, E. V. (2017). Sex differences in nonhuman primate behavioral development. *Journal of Neuroscience Research*, 95(1-2), 213-221. doi: 10.1002/jnr.23862

Lusseau, D. (2003). The emergent properties of a dolphin social network. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(Suppl 2), S186-S188.

Lycett, J. E., Henzi, S. P., & Barrett, L. (1998). Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(1), 49–56. <https://doi.org/10.1007/s002650050410>

MacKinnon, K. C. (2013). Ontogeny of Social Behavior in the Genus *Cebus* and the Application of an Integrative Framework for Examining Plasticity and Complexity in Evolution. In K. B. H. Clancy, K. Hinde, & J. N. Rutherford (Orgs.), *Building Babies* (p. 387–408). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4060-4_17

MacKinnon, K. C., & Fuentes, A. (2011). Primates, Niche Construction, and Social Complexity: The Roles of Social Cooperation and Altruism. In R. W. Sussman & C. R. Cloninger (Orgs.), *Origins of Altruism and Cooperation* (p. 121–143). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9520-9_7

Maestriperi, D. (1995). First steps in the macaque world: do rhesus mothers encourage their

infants' independent locomotion? *Animal Behaviour*, 49(6), 1541-1549.

Maestriperi, D. (2018). Maternal influences on primate social development. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8), 130.

Mashoodh, R., Sinal, C. J., & Perrot-Sinal, T. S. (2009). Predation threat exerts specific effects on rat maternal behaviour and anxiety-related behaviour of male and female offspring. *Physiology & Behavior*, 96(4–5), 693–702. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.01.001>

Matsumura, S., & Okamoto, K. (1997). Factors affecting proximity among members of a wild group of moor macaques during feeding, moving, and resting. *International Journal of Primatology*, 18(6), 929-940.

Mayhem, Jessica A., Funkhouser, Jake A., & Wright, Kaitlin R. (2020). Considering Social Play in Primates: A Case Study in Juvenile Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*). In J.-H. Li, L. Sun, & P. M. Kappeler (Eds.), *The Behavioral Ecology of the Tibetan Macaque*. Springer International Publishing. <http://link.springer.com/10.1007/978-3-030-27920-2>

Mumby, H., & Vinicius, L. (2008). Primate growth in the slow lane: A study of inter-species variation in the growth constant A. *Evolutionary Biology*, 35(4), 287-295.

Murray, C. M., Lonsdorf, E. V., Stanton, M. A., Wellens, K. R., Miller, J. A., Goodall, J., & Pusey, A. E. (2014). Early social exposure in wild chimpanzees: Mothers with sons are more gregarious than mothers with daughters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(51), 18189–18194. <https://doi.org/10.1073/pnas.1409507111>

Newman, M. E. (2003). Properties of highly clustered networks. *Physical Review E*, 68(2), 026121.

O'Brien, T. G., & Robinson, J. G. (1991). Allomaternal care by female wedge-capped capuchin monkeys: effects of age, rank and relatedness. *Behaviour*, 119(1-2), 30-50. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853991X00355>.

O'Connell, C. A., Susanto, T. W., & Knott, C. D. (2019). Sociosexual behavioral patterns involving nulliparous female orangutans (*Pongo* sp.) reflect unique challenges during the adolescent period. *American Journal of Primatology*, e23058.

Ohsawa H, Dunbar RIM (1984) Variations in the demographic structure and dynamics of gelada baboon populations. *BehavEcolSociobiol* 15:231-240.

Palagi, E. (2018). Not just for fun! Social play as a springboard for adult social competence in human and non-human primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(6), 90.

Parker, K. J., & Maestriperi, D. (2011). Identifying key features of early stressful experiences that produce stress vulnerability and resilience in primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 35(7), 1466-1483.

Pereira, M. E., & Altmann, J. (1985). Development of social behavior in free-living nonhuman primates. *Nonhuman primate models for human growth and development*, 217-309.

Pinha, O. S. (2007). Interações sociais em grupos de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília. *Universidade de Brasília*.

Ramos-Fernández G, Boyer D, Aureli F, Vick LG (2009) Association networks in spidermonkeys (*Ateles geoffroyi*). *BehavEcolSociobiol* 63:999–1013. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0099-9>

[://doi.org/10.1007/s00265-009-0719-4](https://doi.org/10.1007/s00265-009-0719-4)

Ramos-Fernández, G., & Morales, J. M. (2014). Unraveling fission-fusion dynamics: how sub group properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(8), 1225-1235.

Ramos-Fernández, G., Boyer, D., Aureli, F., & Vick, L. G. (2009). Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 999-1013.

Resende, B. D. D., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2004). Brincadeira social e tolerância espacial em macacos-prego (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, 6(1), 55-61.

Resende, B. D., & Ottoni, E. B. (2002). Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas em macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia*, 7(1), 173-180.

Ross, C. (2003). Life History, Infant Care Strategies, and Brain Size in Primates. *Primate life histories and socioecology*, 266.

Setchell, J. M., & Lee, P. (2004). Development and sexual selection in primates. In Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 175–195). Cambridge: Cambridge University Press.

Sheriff, M. J., Krebs, C. J., & Boonstra, R. (2009). The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 78(6), 1249–1258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01552.x>

Shimada, M., & Sueur, C. (2014). The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania. *American Journal of Primatology*, 76(11), 1025-1036.

Shimada, M., & Sueur, C. (2018). Social play among juvenile wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) strengthens their social bonds. *American journal of primatology*, 80(1), e22728.

Sih, A., Hanser, S. F., & McHugh, K. A. (2009). Social network theory: New insights and issues for behavioral ecologists. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 975–988. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0725-6>

Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Strong and Consistent Social Bonds Enhance the Longevity of Female Baboons. *Current Biology*, 20(15), 1359–1361. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.067>

Silk, J. B., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1996). The form and function of post-conflict interactions between female baboons. *Animal Behaviour*, 52(2), 259–268. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0171>

Smith-Aguilar, S. E., Aureli, F., Busia, L., Schaffner, C., & Ramos-Fernández, G. (2019). Using multiplex networks to capture the multidimensional nature of social structure. *Primates*, 60(3), 277-295.

Sommer, V., & Mendoza-Granados, D. (1995). Play as indicator of habitat quality: a field study of langur monkeys (*Presbytis entellus*). *Ethology*, 99(3), 177-192.

Sosa, S. (2016). The influence of gender, age, matriline and hierarchical rank on individual social position, role and interactional patterns in *Macaca sylvanus* at ‘La Forêt des singes’: A

multilevel social network approach. *Frontiers in psychology*, 7, 529.

Spinka, M., Newberry, R. C., & Bekoff, M. (2001). Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly review of biology*, 76(2), 141-168.

Stevenson, P. R. ([s.d.]). *Proximal Spacing Between Individuals in a Group of Woolly Monkeys (Lagothrix lagotricha) in Tinigua National Park, Colombia*. 13.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K., & Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, 82(4), 845-852.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A., Watanabe, K., & Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, 82, 845-852.

Suscke, P. G. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una, sulda Bahia*. Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo.

Suscke, P., Presotto, A., & Izar, P. (2021). The role of hunting on Sapajus xanthosternos' landscape of fear in the Atlantic Forest, Brazil. *American Journal of Primatology*, 83(5), e23243. <https://doi.org/10.1002/ajp.23243>

Suscke, P., Verderane, M., de Oliveira, R. S., Delval, I., Fernández-Bolaños, M., & Izar, P. (2017). Predatory threat of harpy eagles for yellow-breasted capuchin monkeys in the Atlantic Forest. *Primates*, 58, 141-147. <https://doi.org/10.1007/s10329-016-0557-8>.

Tiddi, B., Aureli, F., & Schino, G. (2012). Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *PloSone*, 7(5), e36641.

Tokuda, M., (phdtheses) (2012). *Dispersão e estrutura social de macacos-prego (Sapajus nigritus) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo*.

Tokuda, M., Boubli, J. P., Izar, P., & Strier, K. B. (2012). Social cliques in male northern muriquis *Brachyteles hypoxanthus*. *Current Zoology*, 58(2), 342-352.

Tokuda, M., Martins, M. M., & Izar, P. (2018). Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). *actaethologica*, 21(1), 1-11.

Tombak, K. J., Wikberg, E. C., Rubenstein, D. I., & Chapman, C. A. (2019). Reciprocity and rotating social advantage among females in egalitarian primate societies. *Animal Behaviour*, 157, 189-200. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.09.010>

Treat, C. (2013). *A Social Network Analysis of Hamadryas Baboons*.

Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection* (Vol. 136, p. 179). Cambridge: Biological Laboratories, Harvard University.

Van de Waal E, Bshary R, Whiten A (2014) Wild vervet monkey infants acquire the food-processing variants of their mothers. *AnimBehav*.

Van deWaal E, Borgeaud C, Whiten A (2013) Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*.

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.

- 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. (2005). Estilos de cuidado materno e desenvolvimento das relações sociais de infantes de macacos prego, *cebusapella*, de 0 a 18 meses de idade. Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- Von Borell, C. J., Weiss, A., & Penke, L. (2019). Developing individual differences in primate behavior: the role of genes, environment, and their interplay. *Behavioral ecology and sociobiology*, 73(2), 20.
- Walters, J. R. (1987). Transition to adulthood. Em: *Primates Societies*. Eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhasaker, T. T. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Wang, X., Xia, D.-P., Sun, L., Garber, P. A., Kyes, R. C., Sheeran, L. K., Sun, B.-H., Li, B.-W., & Li, J.-H. (2020). Infant attraction: Why social bridging matters for female leadership in Tibetan macaques. *Current Zoology*, 66(6), 635–642. <https://doi.org/10.1093/cz/zoaa026>
- Welker, C., Becker, P., Höhmann, H., & Schäfer-Witt, C. (1987). Social Relations in Groups of the Black-Capped Capuchin *Cebus apella* in Captivity. *Folia Primatologica*, 49(1), 33–47. <https://doi.org/10.1159/000156306>
- Welker, C., Becker, P., Höhmann, H., & Schäfer-Witt, C. (1990). Social Relations in Groups of the Black-Capped Capuchin (*Cebus apella*) in Captivity. *Folia Primatologica*, 54(1–2), 16–33. <https://doi.org/10.1159/000156423>
- Whitehead, H. A. L. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57(6), F26-F29.
- Whitehead, H., & Dufault, S. (1999). Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals. *Adv Stud Behav*, 28, 33-74.
- Whiten, A., & van de Waal, E. (2018). The pervasive role of social learning in primate lifetime development. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(5), 80. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2489-3>
- Wooddell, L. J., Kaburu, S. S. K., & Dettmer, A. M. (2020). Dominance rank predicts social network position across developmental stages in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 82(11). <https://doi.org/10.1002/ajp.23024>