



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

VITOR RODRIGUES LUCCAS

**Dinâmica espaço-temporal intragrupo de macacos-prego
(*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica**



São Paulo
2022

VITOR RODRIGUES LUCCAS

**Dinâmica espaço-temporal intragrupo de macacos-prego
(*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica**

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

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Profa. Patrícia Izar

São Paulo
2022

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

Luccas, Vitor Rodrigues.

Dinâmica espaço-temporal intragrupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica / Vitor Rodrigues Luccas; orientadora: Patrícia Izar. -- São Paulo, 2022.

89 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Vocalizações de longo alcance 2. Sincronia de atividade 3. Macacos-prego 4. Distância interindividual 5. Mata Atlântica
I. Título.

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 à fonte.

Catálogo na publicação

Serviço de Biblioteca e Documentação

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Nome: Luccas, Vitor Rodrigues

Titulo: Dinâmica espaço-temporal intragrupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica

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

Aprovado em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha orientada, Dra. Patrícia Izar, por acreditar em mim desde o projeto de mestrado (2013). Ela entende e respeita o estilo, jeito, de cada um e segue sua orientação baseada nesse olhar. Sempre está disposta para conversar e ajudar. Obrigado pelos ensinamentos, confiança e por compartilhar o seu entusiasmo pela pesquisa. Esse é mais um de muitos trabalhos que vamos fazer juntos.

À minha parceira de vida, Mariana, mulher guerreira e inspiradora. Sem você nada disso seria possível. A minha filha Alice, que praticamente já é uma primatóloga, acompanhou todo o processo, literalmente de pertinho, colando o banquinho dela do lado do papai para me fazer companhia enquanto escrevia a tese. Também agradeço aos meus pais e irmãos por todo apoio.

Aos companheiros de campo Edipo e Michel, pela ajuda, parceria, risadas, conversas e por sempre estarem disposto a encarar a coleta de dados, embaixo de chuva ou sol. Verdadeiras inspirações de valores e humildade.

.

À Dra. Briseida Resende e Dra. Andrea Presotto, por terem aceitado fazer parte da banca de qualificação e pelos importantes comentários que ajudaram na direção do desenvolvimento da tese.

À Gizele Zago, pelas conversas, risadas e ajuda administrativa. À Fátima Tereza Gonçalves pela ajuda e orientação nos processos realizados pelo departamento de Psicologia Experimental.

Aos alunos do IME – USP: Augusto Kira Pedroso de Lima, Lucas Abrahão de Paiva, Lucas Belleza Spina e o Prof. Victor Fossaluzza, pela ajuda do método estatístico empregado e pelas valiosas consultorias.

Aos professores do departamento de Psicologia Experimental, pelas aulas, conselhos e aprendizados. Ao Instituto Florestal e Pietro Scarascia, que permitiram a realização desta pesquisa no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

Ao CNPQ pela concessão da bolsa de doutorado (141980/2017-6), essencial para a minha sobrevivência durante esta pesquisa.

E por fim, e mais importante, aos macacos-prego do PECB que mais uma vez “autorizaram” a coleta de dados, sem a presença e contribuição deles nada disso seria possível (mal sabem eles que eu vou voltar). Obrigado.

RESUMO

Luccas, V.R. (2022). Dinâmica espaço-temporal intragrupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) na Mata Atlântica. Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Grupos de primatas podem apresentar organização social que possui uma variação na distância interindividual, onde os indivíduos podem ficar coesos ou dispersos ao longo do dia. Esse tipo de organização traz alguns desafios, principalmente relacionados à troca de informações nos momentos em que os indivíduos estão dispersos, fora do contato visual. Quando dispersos, eles usam as vocalizações de longo alcance para permanecer em contato e indicar a sua posição espacial. Essa troca de informações também é essencial para manter a sincronia de atividade entre os indivíduos, que é considerado um dos mecanismos responsáveis pela manutenção da união do grupo. Portanto, objetivo da presente pesquisa foi de investigar se as vocalizações de longo alcance tem uma relação com manutenção da distância interindividual, e se a sincronia de atividade diminui conforme os indivíduos ficam mais dispersos, fora do contato visual. Assim, foram analisadas as seguintes hipóteses: (1) As vocalizações de longo alcance ajudam no ajuste da distância interindividual; (2) o número de respostas para essas vocalizações tem relação com a identidade do emissor; (3) as vocalizações de longo alcance são emitidas dos locais que promovem uma maior eficiência de propagação. Em relação à sincronia de atividade, analisamos as hipóteses (4) de que ela é influenciada pela distância mantida entre os indivíduos e que (5) a sincronia é maior entre os indivíduos de mesmo nível hierárquico, sexo e idade. O alvo dessa investigação foi à população de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) encontrada em área de Mata Atlântica, localizada no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB). A coleta de dados ocorreu entre março/2018 e Outubro/2019. O esforço de campo total foi de 1368 h, totalizando 446 h de contato com os dois grupos estudados. Foi usado o método de varredura para registrar os comportamentos. A distância interindividual, registrada a cada varredura, foi medida usando as coordenadas da localização dos três indivíduos mais distantes entre si com auxílio de três aparelhos de GPS. As vocalizações de longo alcance foram registradas ad libitum. A análise de séries temporais indicou que a distância interindividual diminuiu após as vocalizações de longo alcance, e a análise de variância indicou que os indivíduos realizaram essas vocalizações com maior frequência dos lugares mais altos (topos de morros). Usando modelos mistos (GMM) observamos que as vocalizações emitidas pelos machos dominantes tiveram um maior número de respostas. Desta forma, os resultados corroboram com as hipóteses um, dois e três. Em relação à sincronia de atividade, uma análise de regressão logística binária e de homogeneidade indicaram, respectivamente, que a sincronia não é afetada pela distância interindividual, e que a proporção de comportamentos síncronos é a mesma entre os indivíduos de diferentes níveis hierárquicos, sexo e idade, refutando as hipóteses quatro e cinco. Esses resultados sugerem que as vocalizações de longo desempenham um papel na manutenção da distância interindividual, e vocalizar dos lugares mais altos pode ser uma forma de aumentar a eficiência de propagação dessas vocalizações. Manter a mesma sincronia de atividade quando os indivíduos estão coesos ou dispersos, pode ser uma forma de ajudar na união do grupo. Devido à complexidade deste tipo de organização social, que dificulta a comunicação e o contato entre os indivíduos, é provável que os primatas usem esses, e outros mecanismos, para manter a união e estabilidade entre os membros do grupo.

Palavras-chave: vocalizações de longo alcance, sincronia de atividade, macacos-prego, distância interindividual, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Luccas, V.R. (2022). Intragroup spatio-temporal dynamics of capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) in the Atlantic Forest. Doctoral thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Primate groups can present social organization that has a variation in the interindividual distance, where individuals can be cohesive or dispersed throughout the day. This type of organization brings some challenges, mainly related to the exchange of information at times when individuals are dispersed, out of visual contact. When dispersed, they use long-range vocalizations to stay in contact and indicate their spatial position. This exchange of information is also essential to maintain the synchrony of activity between individuals, which is considered one of the mechanisms responsible for maintaining the union of the group. Therefore, the objective of the present research was to investigate whether long-range vocalizations are related to the maintenance of inter-individual distance, and whether activity synchrony decreases as individuals become more dispersed, out of visual contact. Thus, the following hypotheses were analyzed: (1) long-range vocalizations help in adjusting interindividual distance; (2) the number of responses to these vocalizations is related to the sender's identity; (3) long-range vocalizations are emitted from locations that promote greater propagation efficiency. Regarding activity synchrony, we analyzed the hypotheses (4) that it is influenced by the distance maintained between individuals and that (5) synchrony is greater among individuals of the same rank level, sex and age. The target of this investigation was the population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) found in an area of Atlantic Forest, located in the Carlos Botelho State Park (PECB). Data collection took place between March/2018 and October/2019. The total field effort was 1368 h, totaling 446 h of contact with the two studied groups. The scan sampling method was used to record the behaviors. The interindividual distance, recorded at each scan, was measured using the location coordinates of the three most distant individuals with the aid of three GPS devices. Long-range vocalizations were recorded ad libitum. Time series analysis indicated that the interindividual distance decreased after long-range vocalizations, and analysis of variance indicated that individuals performed these vocalizations more frequently from higher places (hilltops). Using mixed models (GMM) we observed that the vocalizations emitted by dominant males had a greater number of responses. Thus, the results corroborate hypotheses one, two and three. Regarding activity synchrony, a binary logistic regression and homogeneity analysis indicated, respectively, that synchrony is not affected by the interindividual distance, and that the proportion of synchronous behaviors is the same among individuals of different rank levels, sex and age, refuting hypotheses four and five. These results suggest that long-range vocalizations play a role in maintaining interindividual distance, and vocalizing from higher places may be a way to increase the efficiency of propagation of these vocalizations. Keeping the same activity synchrony when individuals are cohesive or dispersed can be a way to help the group union. Due to the complexity of this type of social organization, which makes communication and contact between individuals difficult, it is likely that primates use these, and other mechanisms, to maintain the union and stability among group members.

Keywords: long-range vocalizations, activity synchrony, capuchin monkeys, interindividual distance, Atlantic Forest.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas>).

FIGURA 2 - (A) imagem do interior da área de estudo. (B) imagem com vista de cima da área de estudo. Fotos: Vitor Luccas, 2021.

FIGURA 3 - Diferenças entre a silhueta dos dois gêneros, à esquerda *Cebus* e a direita *Sapajus* (fonte: Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012).

FIGURA 4 - Mapa da distribuição da espécie *Sapajus nigritus*. Fonte de dados: IUCN Red List Data (2015) (www.iucnredlist.org). Mapa: Vitor Luccas.

FIGURA 5 - Figura 3. (A) macho Dom do grupo CP observando o pesquisador, (B) jovem do grupo CA forrageando. Fotos: Vitor Luccas, 2019.

FIGURA 6 - Frequência da dispersão da distância mantida entre os indivíduos registrada a cada varredura (intervalos de 5 minutos) ao longo dos 63 dias de contato, realizado entre 2018 e 2019. Na figura também está indicada o valor da moda (9 metros), medida mais repetida, da média (54 metros) e da distância limite de detecção das vocalizações de longo alcance (348 metros) usando como referência os observadores.

FIGURA 7 - Média da distância mantida entre os indivíduos registrados nas varreduras realizadas antes e depois de cada vocalização de longo alcance. A média esperada é a medida obtida usando o estimador da análise de função de transferência, indicando que na primeira varredura após a vocalização os indivíduos tendem a ficarem 1,43 vezes mais próximos.

FIGURA 8 - Gráfico mostrando a frequência de vocalizações de longo alcance e o número total de respostas para cada indivíduo dos dois grupos estudados. A fêmea Pali do grupo CP foi o único indivíduo que não foi registrado vocalizando, portanto, ela não aparece no gráfico.

FIGURA 9 - Gráfico com o número de vocalizações de longo alcance registrado para o topo de morro, encosta e vale e a proporção de tempo (varreduras) que os indivíduos passaram em cada local.

FIGURA 10 - Gráfico com a porcentagem de frequência de todos os comportamentos síncronos e não síncronos para as categorias de distâncias registradas em cada varredura (5354).

FIGURA 11 - Gráfico mostrando a frequência (proporção) de sincronia de atividade para cada dupla formada levando em conta o seu nível hierárquico, idade e sexo. Além da sincronia também foi feito o cálculo da proporção de comportamentos assíncronos entre as duplas. A proporção de comportamentos síncronos entre as duplas para cada categoria de comportamento está representada por uma cor (forrageamento: roxo; deslocamento e forrageamento: azul escuro; deslocamento; azul; descanso: verde; comendo: mostarda; comportamentos assíncronos: rosa).

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Indivíduos adultos do grupo Cara pálida.

TABELA 2 - Indivíduos adultos do grupo Caveira.

TABELA 3 - Ajuste da distância entre os três indivíduos, registradas a cada varredura (5354) usando as vocalizações de longo alcance como preditor do modelo. O Teste de Ljung-Box Q para a variável distância entre os indivíduos é analisado ao contrário do esperado para o valor p de 0,05, ou seja, o ajuste da série usando o preditor vocalização é significativo.

TABELA 4 - Frequência de vocalizações e número total de respostas para os indivíduos dos dois grupos estudados, assim como a média de respostas por vocalização. As maiores médias do número de respostas por vocalização são observadas para os machos dominantes de cada grupo: Cara pálida e Caveira.

TABELA 5 - Tabela 5. Tabela com a média da distância mantida entre os indivíduos no momento em que eles realizaram uma vocalização de longo alcance no topo de morro, encosta e vale, com o respectivo intervalo de confiança de 95%.

Sumário

1. INTRODUÇÃO	12
2. OBJETIVOS	22
3. HIPÓTESES	26
4. MATERIAIS E MÉTODOS	28
4.1. Área de estudo	28
4.2. Sujeitos	30
4.3. Grupos de estudo	33
4.4. Procedimentos	35
4.4.1. Coleta de dados	35
4.4.2. Esforço de campo	38
4.4.3. Análise de dados	39
4.4.4. Análise de Variância	41
5. RESULTADOS	44
5.1. Análise descritiva	44
5.1.1. Hipótese 1	45
5.1.2. Hipótese 2	47
5.1.3. Hipótese 3	49
5.1.4. Hipótese 4	50
5.1.5. Hipótese 5	51
6. DISCUSSÃO	54
7. CONCLUSÃO	70
REFERÊNCIAS	74

1. INTRODUÇÃO

1.1. Variação da distância interindividual

O modo como os indivíduos de um grupo social regulam a distância entre si, podendo estar mais próximos um dos outros, i.e. coesos, ou mais distantes, i.e. dispersos, é considerado um elemento importante da organização social de primatas (Kappeler, 1999; Kappeler & van Schaik, 2002).

Tradicionalmente, o padrão de coesão ou dispersão de um grupo era tido como uma característica típica da espécie (Strier, 2009). Grupos que não variam na distância mantida entre os indivíduos ao longo do dia eram considerados como uma sociedade coesa, e grupos que apresentam variação espaço-temporal na coesão, formando subgrupos que forrageiam de forma independente um do outro, eram considerados como uma sociedade do tipo fissão e fusão (Chapman, Chapman & Wrangham, 1995; Itoh & Nishida, 2007; Sakura, 1994). Estudos posteriores indicaram que a distância mantida entre os indivíduos do mesmo grupo não é uma variável dicotômica, coeso ou fissão e fusão, e também apontam a existência de outras variáveis que ajudam a compreender como os fatores ecológicos e sociais influenciam a variação da distância mantida entre os indivíduos nos grupos de primatas (Couzin, 2006; Aureli et al., 2008; Sueur et al., 2011).

Embora a distância mantida entre os indivíduos do grupo seja considerada um bom indicativo dos efeitos das variações do ambiente sobre uma unidade social de primatas (van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Sterck, Watts & van Schaik, 1997), trabalhos como o de Aureli e colaboradores (2008) passaram a explorar de forma conjunta a relação entre os fatores ecológicos (disponibilidade de alimento) e sociais (relação desenvolvida entre os indivíduos) com a coesão do grupo, investigando como tais fatores influenciam a variação

da distância entre os subgrupos formados. A partir dessa abordagem, a distância mantida entre os indivíduos do grupo, i. e. próximos (coesos) ou distantes entre si (dispersos), é a variável que está sendo utilizada como referência para analisar a relação da distância interindividual com as variações do ambiente (Aureli et al, 2012; Eckhardt, Polansky & Boesch, 2015).

Para os primatas, assim como para outros mamíferos sociais (morcegos, Kerth & König, 1999; golfinhos, Connor, Wells, Mann & Read, 2000; elefantes, Archie, Moss & Alberts, 2006; Wittemyer, Wells, Mann & Read, 2005; hienas, Holekamp, Cooper, Katona, Frank & Smale, 1997), a principal variável que influencia a distância mantida entre os membros da unidade social é a flutuação da disponibilidade de recursos, de forma que essa distância interindividual pode variar em resposta às mudanças na distribuição, na densidade e no tamanho das fontes de alimento encontradas em cada ambiente (Schrier & Swedell, 2012). Um bom exemplo empírico pode ser observado nas pesquisas de longo prazo realizadas com macacos-prego: grupos de *Sapajus nigritus*, localizados na Mata Atlântica, ficam mais dispersos em resposta à baixa disponibilidade de alimento e quando estão alimentando-se de frutos (Nakai, 2007; Lynch-Alfaro, 2007; Izar et al, 2012; Luccas & Izar, 2021), ou seja, os *S. nigritus* dispõem de uma flexibilidade de comportamentos que promovem uma resiliência em ambientes que possuem uma variação na oferta de recursos alimentares (Rímoli et al., 2008). Mas, de modo geral, em primatas, os indivíduos dentro do grupo ficam mais dispersos, quando as fontes de alimento no ambiente são escassas, porque eles se separam para percorrer um trajeto distinto, permitindo que possam explorar diferentes fontes de alimento sozinho, levando a diminuição da competição intragrupo por recursos (Chapman et al., 1995; Izar, 2004; Jacobs, 2010).

Na minha dissertação de mestrado encontrei resultados parecidos. Ao estudar um grupo de *S. nigritus* que vive em uma área de Mata Atlântica, o Parque Estadual Carlos

Botelho (PECB), constatei que o grupo ficava mais disperso quando os indivíduos estavam forrageando por frutos, e que a coesão variava ao longo do dia. Porém, diferente do observado em grupos de primatas que apresentam uma variação temporal na coesão, do tipo sociedade de fissão e fusão, em que os indivíduos podem ficar separados por dias (Ramos-Fernández, 2005), observei que a variação na coesão do grupo estudado pode ocorrer em pequenos espaços de tempos, a cada 15 minutos, girando em torno de uma distância média de coesão de 36 metros, originando a seguinte dinâmica: quando o grupo está muito coeso, os indivíduos tendem a se afastar com o passar do tempo, e quando estão muito dispersos, eles tem uma tendência, com o passar do tempo, de se aproximarem (coeso), modulando a distância entre os indivíduos de forma a ficarem próximos da distância média de coesão registrada para o grupo (36 m) (Luccas & Izar, 2021). Apesar desses resultados, ainda pouco se sabe como os indivíduos que vivem em grupos que apresentam uma variação na coesão realizam a manutenção da distância mantida entre eles, de forma a preservar a união do grupo mesmo nos momentos em que os indivíduos estão dispersos.

1.2. Comunicação de longo alcance

Segundo Noe e Laporte (2014), nos grupos de primatas que apresentam uma variação na coesão ao longo do dia, como sociedades de fissão e fusão (Aureli et al., 2008), os indivíduos mantêm a união do grupo permanecendo dentro do campo visual e através do uso de vocalizações. As vocalizações auxiliam na manutenção da distância de coesão da unidade social, pois permitem que os indivíduos mantenham o contato com os outros membros que estão próximos, ajudando na comunicação durante atividades que podem ser realizadas de forma independente, como o deslocamento e forrageamento (Harcourt et al., 1993). Essa função de facilitar a coesão do grupo é possível porque, através da comunicação por vocalizações, os indivíduos conseguem monitorar a posição espacial dos

outros membros, e assim, coordenar, por exemplo, o movimento de deslocamento do grupo (Caine & Stevens, 1990; Boinski, 1993). Além disso, quando os indivíduos estão dispersos, eles podem usar as vocalizações de longo alcance, permitindo a troca de informação mesmo quando os membros do grupo encontram-se fora do campo visual (Ramos-Fernandez et. al., 2011).

A comunicação por vocalização evoluiu principalmente em grupos de primatas que habitam áreas onde o contato visual é prejudicado, como em florestas densas (Waser & Waser, 1977; De Vore, 1979), de modo que a comunicação com outros indivíduos ou espécies que estão longe era considerada uma pressão seletiva (Bradbury & Vehrencamp, 1998). As vocalizações de longo alcance dos primatas podem ser emitidas por todos os indivíduos do grupo, machos, fêmeas e jovens (Delgado, 2006). Essas vocalizações apresentam uma adaptação no seu espectro acústico, observado na frequência sonora, que faz com que esta se propague por maiores distâncias em determinados ambientes, com uma baixa perda da fidelidade da informação contida na vocalização (Waser & Brown, 1986; Brown, Gomes & Waser, 1995; Mitani & Stuht, 1998), permitindo que os indivíduos mantenham ou retomem o contato mesmo quando longe (Caine & Stevens, 1990; Palombit, 1992; Halloy & Kleiman, 1994). Devido a essa característica, também desempenham uma importante função na comunicação entre outros grupos e espécies (Ades & Oliveira, 2004), podendo ser usadas na defesa de território, de forma análoga à encontrada em aves (de Kort, Eldermire, Cramer & Vehrencamp, 2008), com a função de repelir possíveis competidores de recursos e parceiros sexuais (Oates, Bocian & Terranova, 2000; Wich & Nunn, 2002).

Além do espectro acústico, outros fatores podem interferir na propagação dessas vocalizações, por exemplo, o local onde a vocalização é realizada (Wase & Wase 1977; Ey & Fischer, 2009). Vocalizações emitidas de locais mais baixos, próximo ao chão, sofrem

um efeito da vegetação densa, que atua como uma barreira natural, atenuando as vocalizações e dificultando a propagação por longas distâncias (Forrest, 1994). Até mesmo o chão pode gerar um “efeito do solo”, em que as ondas sonoras refletidas pelo solo interferem na própria vocalização (Attenborough, 2002). Por outro lado, vocalizações emitidas em locais mais altos sofrem menos interferência de obstáculos naturais do ambiente e do “efeito do solo”, propagando-se de maneira mais eficiente e por maiores distâncias (Macie, Fischer & Hammerschmidt, 2011).

Assim, o local de emissão de uma vocalização pode ser um fator que interfere diretamente na eficiência da comunicação acústica (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Nas aves, o local de vocalização, incluindo a altura em relação ao solo, é influenciado pelos fatores ecológicos do ambiente, de modo que em áreas de vegetação densa, as aves preferem realizar as vocalizações de longo alcance nos lugares mais altos, atingindo um público que esteja mais distante (Mathevon et al., 2005; Moller, 2011). Para os mamíferos terrestres que vocalizam, esse comportamento de vocalizar do local mais alto, em resposta as características do ambiente, como vegetação densa, ainda não foi registrado (Ladich & Winkler, 2015).

Nos primatas não humanos, o desenvolvimento da comunicação acústica, incluindo as vocalizações, tem uma origem inata (Egnor & Hauser, 2004), mas essas mesmas vocalizações podem apresentar variações que são principalmente derivadas do meio social (Mitani & Brandt, 1994; Seyfarth & Cheney, 1997). Ainda não se tem registro que a emissão das vocalizações dos primatas tenha uma relação com a altura do local onde ela é realizada, mas invariavelmente, vocalizações realizadas nos lugares mais altos propagam-se de maneira mais eficiente no ambiente (Brown et al, 1995; Maciej et al., 2011). Isso possibilita a comunicação entre os indivíduos do grupo que estão cada vez mais distantes, contanto que eles ainda estejam dentro da distância limite de detecção desta vocalização.

Em algumas espécies de primatas, como os chimpanzés e macacos-aranha, em que os grupos sociais se dividem, formam subgrupos que ficam longe um dos outros por longos períodos, os indivíduos permanecem a maior parte do tempo, mesmo quando afastados, dentro de uma distância que é inferior à distância limite de detecção das suas respectivas vocalizações, viabilizando a comunicação entre eles (Ramos-Fernandez, 2005; Eckhardt et. al., 2015). Primatas que vivem em áreas de pouca visibilidade, e apresentam uma variação na distância mantida entre os indivíduos, podem ter dificuldade em manter a coesão espacial (Aureli et al., 2008), assim, ficar dentro dos limites da comunicação auditiva pode ser especialmente benéfico, no sentido da possibilidade de manter o contato e, conseqüentemente, a estabilidade e união do grupo, mesmo nos momentos em que os indivíduos estão longe uns dos outros, dispersos (Eckhardt et. al., 2015).

Porém, para manter o contato com os outros membros do grupo, que estão dentro do alcance da comunicação auditiva, não basta apenas vocalizar, é necessário que outro indivíduo responda a essa vocalização. Por mais que a vocalização seja adaptada ao ambiente, se propagando de forma eficiente (Brown & Waser, 1988), para cada indivíduo que vocaliza existe uma assinatura vocal única, fazendo com que cada uma delas seja individualmente reconhecida (Mitani et. al., 1996; Fischer et. al., 2001). Tendo o reconhecimento do indivíduo que vocaliza como base, Digweed e colaboradores (2007) observaram que o macaco-prego-de-cara-branca responde de forma seletiva a vocalizações de longo alcance, apresentando uma preferência por responder aos membros dominantes do grupo, tanto machos e fêmeas. A hipótese é que essa seletividade em responder as vocalizações emitidas por indivíduos dominantes pode ser considerada uma adaptação. Os dominantes tem uma grande influencia social: são bons vigilantes e ajudam na defesa contra predadores e na competição intragrupo por recursos. Assim, responder

seletivamente a vocalização do dominante pode ser um modo de ter ele mais próximo, de forma que o indivíduo possa se beneficiar dessa influência.

Portanto, a resposta a uma determinada vocalização depende de quem vocaliza e do contexto social (Seyfarth & Cheney, 2017), ou seja, mesmo que os indivíduos estejam afastados, e dentro da distância limite de detecção das vocalizações, não é garantido que haverá uma comunicação entre o emissor para com os outros membros do grupo, especialmente para vocalizações emitidas por indivíduos subordinados (Digweed et al. 2007; Cheney & Seyfarth, 2018). Levando em consideração essa seletividade de respostas e os limites (distância de detecção) das vocalizações de longo alcance, podemos supor que a comunicação acústica não seja o único mecanismo responsável por manter um grupo de primatas unido, ou em contato, dentro de um contexto em que o grupo apresente na sua organização social, uma variação temporal na distância mantida entre os indivíduos.

1.3. Sincronia de atividade

Embora a comunicação por vocalizações seja uma importante ferramenta no ajuste da distância entre os indivíduos, grupos de primatas, por conta do seu complexo sistema social, podem se beneficiar quando adotam mais de um mecanismo para ajudar a manter a união entre os membros da unidade social (Dunbar, 2009; Pavelka, 2011). Um desses mecanismos é a sincronia de atividade (Kappeler & van Schaik, 2002; Sugiura, Shimooka & Tsuji, 2011). Ela acontece quando os indivíduos estão realizando a mesma atividade dentro de um determinado espaço de tempo (Rands et al. 2008), e a troca de informações visuais, auditivas e até olfatórias, são a base desta coordenação (Sumpter, 2006).

Segundo King e Colishaw (2009), entre os primatas não humanos que vivem em grupo, existe um custo em manter essa coordenação de comportamentos, pois, indivíduos de diferentes níveis hierárquicos, sexo e idade, podem não possuir as mesmas

necessidades. Esse custo é observado porque ao mudar o seu comportamento, para estar sincronizado com os outros membros do grupo, um indivíduo pode estar comprometendo o seu orçamento de atividade (tempo diário alocado em cada comportamento) (Gompper, 1996; Bourjade & Sueur, 2010). Para Conradt e Roper (2007), o custo de abdicar de um comportamento que melhor lhe beneficiaria, para poder estar em sincronia com os outros membros, pode influenciar a decisão de um indivíduo em relação à sua permanência no grupo, efeito que tem potencial de causar uma instabilidade na união da unidade social. De acordo com os autores, a necessidade dos indivíduos de sincronizar comportamentos importantes, como alimentação e descanso, tem que ser maior do que o custo, visto que esses comportamentos promovem um importante retorno energético, e também são considerados à base da integridade espacial do grupo.

Outro custo associado à sincronização de comportamentos está atrelado ao tipo de comunicação (Dávid-Barrett & Dunbar, 2012). Quando os indivíduos estão coesos, eles conseguem sincronizar suas atividades com os vizinhos mais próximos através da comunicação visual e auditiva, e quando dispersos, usam as vocalizações de longo alcance para manter a comunicação e sincronização (Cunha & Byrne, 2009). Conforme a distância mantida entre os indivíduos vai aumentando, e o grupo assim ficando mais disperso, o tipo de comunicação utilizada desempenha uma importante função na manutenção da coordenação dos comportamentos, dado que existe uma diferença na manutenção da sincronia de atividade que está atrelada ao tipo de comunicação utilizada, no caso, a visual (monitoramento social) e a auditiva (vocalizações de longo alcance) (Conradt & Roper, 2007; Stueckle & Zinner, 2008).

Isso é observado porque a troca de informação é feita de forma mais eficiente quando os indivíduos estão próximos, dentro do campo visual, se comparado nos momentos em que os indivíduos estão afastados, especialmente em ambientes de floresta

que possuem inúmeros obstáculos entre eles, como vegetação densa e galhos (King & Sueur, 2011; Sanz & Morgan, 2013). Mas é possível manter a sincronia de atividade independente do tipo de comunicação utilizada nos momentos em que o grupo está coeso ou disperso, contanto que os indivíduos estejam a uma distância que permita a troca de informação entre eles (Petit & Bom, 2010; Selmann et al. 2013). Embora, segundo Braune e colaboradores (2005), seja esperada uma menor eficiência na troca de informação e, conseqüentemente, uma menor sincronia de atividade, conforme os membros do grupo vão se afastando, ficando fora do campo visual e do limite da comunicação por vocalização. Corroborando esse efeito da distância interindividual sobre a sincronia de comportamentos, recentemente, Nishikawa e colaboradores (2021) estudaram uma população de macacos japoneses (*Macaca fuscata*) que possuem uma dinâmica de espaçamento interindividual muito parecida com dos macacos-prego do PECB. Eles observaram que a sincronia de comportamentos entre os membros do grupo diminuía conforme a distância entre eles aumentava. King e Colishaw (2009), estudando babuínos (*Papio ursinus*) observaram que dentro de um modelo estatístico, que leva em consideração o orçamento de atividade e o tipo de vegetação do ambiente (visibilidade), a coesão do grupo teve uma relação positiva com a sincronia de atividade entre os indivíduos, indo ao encontro da hipótese da estrutura de grupo, que relaciona a quebra da sincronia de atividade com o aumento da dispersão, deixando os indivíduos visualmente isolados e fora do alcance auditivo (Braune et al., 2005; Cortopassi & Bradbury, 2006). Outra hipótese, intitulada de restrições de habitat, relaciona a falta de sincronia de comportamentos com a distribuição das fontes de recursos, que pode fazer com que os indivíduos fiquem muito dispersos quando eles estão explorando distintas fontes de alimento (Vahl et al., 2007; Kazahari & Agetsuma, 2008). Levando essas duas hipóteses em consideração, podemos esperar que grupos que exibem uma variação na distância mantida entre os indivíduos, como *S. nigritus* no PECB (Luccas

& Izar, 2021), podem apresentar um desafio em manter a sincronia de atividade ao longo do dia, posto que esse tipo de organização social complexifica a comunicação e o encontro direto e indireto entre os membros do grupo conforme eles exploram o ambiente (King & Sueur, 2011).

1.4. União do grupo e distância interindividual

A análise da relação da variação da distância entre os indivíduos com esses fatores sociais, como o tipo de comunicação, troca de informação e, conseqüentemente, a sincronia de comportamentos, possibilita fazer inferências sobre os mecanismos responsáveis pela manutenção da estabilidade do grupo e de como os indivíduos ajustam a distância mantida entre eles (Eckhardt et al., 2015). Ainda que a variação da distância entre os indivíduos do grupo seja considerada uma importante característica da estrutura e organização social de primatas (Sugiura et al., 2011; Aureli et al., 2012), existem poucos trabalhos que investigam de forma experimental como a distância mantida entre os indivíduos de um grupo afeta o sistema social de primatas não humanos, e como a sincronia de atividade e estabilidade do grupo é mantida quando os indivíduos estão fora dos limites do contato visual (Ramos-Fernández et al., 2011; Otani et al., 2013). Isso ocorre, em parte, por conta de algumas dificuldades na obtenção de dados empíricos e de diferenças nos métodos empregados (Aureli et al., 2008; Smith-Aguilar, Ramos-Fernández & Getz, 2016; Allan & Hill, 2018).

Portanto, nesta pesquisa investiguei de que maneira as vocalizações de longo alcance e a sincronia de atividade atuam na estabilidade e união entre os indivíduos, principalmente nos momentos que eles estão dispersos, fora do contato visual. O modelo estudado, o gênero *Sapajus*, é um alvo apropriado para esse tipo de pesquisa, porque apresenta uma grande diversidade de comportamentos, como uso de ferramentas e a

capacidade de usar fontes alternativas de alimento, conferindo a habilidade de se adaptar a diferentes ambientes (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Visalberghi et al., 2005; Rímoli et al., 2008). Estudar os mecanismos que permeiam a variação da distância entre os indivíduos do grupo de macacos-prego pode ajudar a compreender como a sua estrutura e organização social é moldada em resposta às alterações observadas nos fatores sociais e ecológicos encontrados em cada ambiente. Além disso, os resultados obtidos podem indicar quais são os fatores responsáveis pela manutenção da estabilidade do grupo, principalmente quando os indivíduos apresentam uma variação espaço-temporal na distância mantida entre eles ao longo do dia.

2. OBJETIVOS

O objetivo desta pesquisa foi analisar os fatores envolvidos na dinâmica de variação da distância interindividual em grupos de primatas. Assim, investiguei o papel das vocalizações de longo alcance como um dos mecanismos responsáveis pela manutenção da coesão do grupo de primatas que vivem em florestas de vegetação densa, como do tipo Mata Atlântica, também analisei se as vocalizações de longo alcance são emitidas com maior frequência nos locais mais elevados dentro da área de vida, no caso, nos topos de morros, e se a distância mantida entre os indivíduos na hora da vocalização influencia a escolha do lugar para se realizar a mesma. E investiguei como a distância mantida entre os indivíduos interfere na sincronia de atividade entre os membros do grupo.

Usei como modelo a população de *Sapajus nigrinus* localizada em uma área de Mata Atlântica, no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB). Nesta mesma área, estudos de longo prazo com grupos de *S. nigrinus* são conduzidos pela Dra. Patrícia Izar desde 2001, e

a presente pesquisa pretendeu ampliar o quadro de informações e dados que se tem sobre a população de macacos-prego que habita regiões de Mata Atlântica.

Os resultados obtidos pela equipe de pesquisa nessa área (PECB), no que diz respeito ao orçamento de atividades e à organização social dos grupos de macacos-prego estudados, fornecem fortes indicativos de que no PECB a variação da coesão do grupo está relacionada com a oferta e distribuição das fontes de alimento (Izar, 2004; Nakai 2007; Izar et al. 2012; Luccas & Izar, 2021). Como citado anteriormente, minha dissertação de mestrado (Luccas, 2016) indicou que a variação da coesão do grupo de *S. nigritus* ocorre em curtos espaços de tempos (a cada 15 minutos) e gira em torno de uma distância média de 36 metros. Os dados também indicam que o grupo fica mais disperso quando os indivíduos estão forrageando por frutos. Apesar desses resultados, questões referentes aos mecanismos de coesão do grupo, principalmente quando disperso, continuaram em aberto.

Em muitas espécies de primatas existe uma correlação positiva entre o tamanho da área de vida e o alcance das vocalizações, permitindo que os indivíduos se comuniquem enquanto exploram o seu território (Ey, Pfefferle & Fischer, 2007), de forma que, manter-se dentro dos limites de detecção de vocalização de longo alcance, pode ser uma maneira de evitar uma separação permanente em grupos que apresentam uma variação na coesão (Caine & Stevens, 1990; Palombit, 1992; Halloy & Kleiman, 1994). Embora possam desempenhar diferentes funções, as vocalizações de longo alcance são únicas para cada espécie, a sua emissão e a distância de propagação estão associadas, respectivamente, a características do próprio animal e do ambiente em que ele vive (Mitani & Stuht, 1998), e essas vocalizações podem ser individualmente distantes, permitindo que os indivíduos reconheçam quem está vocalizando (Digweed et al., 2007). Apesar dessas características, ainda pouco se sabe como essas vocalizações podem influenciar a dinâmica de espaçamento social dentro do grupo, e como o reconhecimento do emissor pode afetar a

resposta a essas vocalizações pelo os outros membros. Portanto, nessa pesquisa, examinei a relação entre as vocalizações de longo alcance dos macacos-prego do PECB com a manutenção da distância mantida entre os membros da unidade social, e analisei se o número de repostas a essas vocalizações tem uma relação com a identidade do emissor.

Outro ponto relevante sobre a vocalização dos primatas é que, como em aves, elas são adaptadas para cada tipo de ambiente, favorecendo a fidelidade e eficiência da propagação da vocalização (Brown, Gomes & Waser, 1995), mas ainda não tem estudos que investigam se os primatas tem uma preferência por vocalizar no local que permita que essa vocalização propague se no ambiente de forma mais eficiência, indicando uma adaptação de vocalizar, por exemplo, em lugares mais altos, onde a vocalização encontra menos barreiras físicas, podendo ser detectada por maiores distâncias (Macie, Fischer & Hammerschmidt, 2011).

Quando comparada com outras populações de *S. nigritus*, como os de Caratinga, localizado em Minas Gerais (Lynch-Alfarto et al., 2011), e inclusive com outras espécies, como os *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista, localizada no Piauí (Izar et al. 2012), e com os *S. xanthosternos* da Reserva Biológica de Una (Suscke, 2014), localizada na Bahia, a do PECB apresenta poucos registros de interação social, que são considerados os principais mecanismos de união e estabilidade do grupo em primatas não humanos (Dunbar 2009; Pavelka 2011), tornando o estudo dos mecanismos de união dessa população especialmente interessante. Por outro lado, outros comportamentos, como forrageamento e deslocamento, através dos quais a sincronia de atividade pode acontecer (Harcourt, Stewart & Hauser, 1993), são amplamente registrados para essa população (Santos, 2009; Luccas, 2016).

Embora esses comportamentos sejam passíveis de serem sincronizados, essa sincronia ainda depende da troca de informações entre os indivíduos (Petit & Bon, 2010;

King & Sueur, 2011). Quanto mais dispersos, longe do contato visual, a informação flui de forma menos eficiente (Conrad & Roper, 2005; Berstein, 2007), e no caso de grupos de primatas que apresentam uma variação da coesão, como os macacos-prego do PECB, ficar muito disperso para diminuir a competição por recursos pode interferir ainda mais na comunicação entre os indivíduos, afetando a união, estabilidade e sincronia de comportamentos entre eles (Meunier, Leca, Deneubourg & Petit, 2006; Jacobs, 2010), ainda mais por apresentarem poucos comportamentos sociais. Como a sincronia de atividade é fundamental para a coordenação de comportamentos, tomadas de decisões coletivas e estabilidade da unidade social (Kappeler & van Schaik, 2002; Sugiura, Shimooka & Tsuji, 2011), também procurei entender nesta pesquisa quais são os efeitos da distância mantida entre os indivíduos sobre a sincronia de comportamentos, observando se existe uma diferença nesta sincronia entre os indivíduos, levando em consideração o seu nível hierárquico, sexo e idade.

Com esses objetivos, o foco desta pesquisa foi de contribuir com os estudos de espécies que não seguem um padrão em relação a sua ecologia e comportamento, considerando diferenças na sua organização social, mecanismos de estabilidade e coordenação de comportamentos, sendo importante no sentido da possibilidade de ampliar e modificar o conhecimento dos modelos socioecológicos que vem sendo usados para estudar o sistema social de primatas não humanos (Isbell & Young, 2002; Ramos-Fernández & Morales, 2014).

Dando continuidade a esses estudos, nesta pesquisa procurei responder às seguintes questões: (I) A distância mantida entre os indivíduos dentro do grupo de macacos-prego do PECB muda após a emissão de uma vocalização de longo alcance? (II) O número de respostas às vocalizações de longo alcance tem uma relação com a identidade do emissor? (III) Os macacos-prego do PECB emitem as vocalizações de longo alcance com maior

frequência nos lugares mais altos dentro da sua área de vida? (IV) A sincronia de atividade entre os indivíduos é influenciada pela distância mantida entre eles? (V) Existe uma diferença na sincronia de atividade entre os indivíduos de diferentes classes de nível hierárquico, sexo e idade?

3. HIPÓTESES

Nessa pesquisa foram testadas as seguintes hipóteses:

1 – Os macacos-prego do PECB usam as vocalizações de longo alcance para ajustar a distância interindividual.

Previsão: a previsão para essa hipótese é de que eles podem usar as vocalizações de longo alcance para retomar o contato social, ficando mais próximo, ajustando a distância mantida entre os membros do grupo. O ajuste da distância mantida entre os indivíduos é um importante fator da organização social (Kappeler, 1999; Kappeler & van Schaik, 2002), de modo que usar as vocalizações de longo alcance para aumentar a coesão pode ser uma forma de manter os indivíduos unidos, evitando uma divisão permanente do grupo (Caine & Stevens, 1990; Harcourt et al., 1993). E quando os indivíduos estão dispersos, eles usam as vocalizações de longo alcance para se comunicarem, permitindo a troca de informações sobre a posição do outro (Noe & Laporte, 2014).

2 – A identidade do emissor influencia no número de respostas para as vocalizações de longo alcance.

Previsão: para cada vocalização existe uma assinatura vocal do seu respectivo emissor, permitindo que os outros indivíduos do grupo identifiquem quem está vocalizando

(Mitani et. al., 1996; Fischer et. al., 2001). Assim, para essa hipótese, espero registrar um maior número de respostas para vocalizações de longo alcance feitas por indivíduos dominantes, pois, segundo a hipótese de Digweed e colaboradores (2007), membros do grupo respondem com maior frequência às vocalizações emitidas pelos dominantes, visto que eles são bons vigilantes e ajudam na defesa contra predadores e na competição intragrupo por recursos.

3 – Os macacos-prego emitem as vocalizações de longo alcance nos locais que promovem uma maior eficiência na sua propagação.

Previsão: como vocalizar de lugares mais altos, onde tem menos barreiras e obstáculos naturais, como vegetação e galhos, é uma forma eficiente de aumentar a distância de propagação das vocalizações (Maciej, Fischer & Hammerschmidt, 2011), espero observar uma maior frequência de vocalizações de longo alcance sendo realizada nos lugares mais altos, como topos de morros, independente do tempo que eles passam neste respectivo local. As vocalizações de longo alcance podem ser usadas para os indivíduos se comunicarem quando dispersos (Ramos-Fernandez et. al., 2011), e para que isso seja possível, essas vocalizações precisam se propagar por grandes distâncias dentro da área de vida do animal (Waser & Brown, 1986; Brown, Gomes & Waser, 1995; Mitani & Stuht, 1998).

4 – A sincronia de atividade é influenciada pela distância mantida entre os indivíduos.

Previsão: espera-se observar uma menor sincronia de atividade entre os membros da unidade social à medida que a distância entre eles aumenta, momento em que somente a comunicação por vocalização é utilizada (Cunha & Byrne, 2009). Para que ocorra a sincronia de atividade, é necessário que haja uma troca de informações (Petit & Bon, 2010;

King & Sueur, 2011), e a disseminação de uma determinada informação dentro do grupo é afetada pela distância mantida entre os seus membros (Conrad & Roper, 2005; Bernstein, 2007).

5 – A sincronia de atividade é maior entre os indivíduos que possuem um orçamento de atividade parecido.

Previsão: espero observar uma maior sincronia de comportamentos entre os indivíduos da mesma classe de nível hierárquico, sexo e idade, indicando que o orçamento de atividade pode seguir um padrão para cada uma dessas classes supracitadas. Segundo Gompper (1996), um indivíduo pode abdicar do comportamento que melhor lhe beneficiaria para estar sincronizado com o comportamento dos outros membros do grupo. Isso é observado porque o orçamento de atividade pode não ser o mesmo entre eles, pois cada um possui uma necessidade diferente (King & Cowlishaw, 2009).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

A pesquisa foi realizada no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), que é um dos três parques que, juntos, formam o maior remanescente de Mata Atlântica contínua do Brasil, totalizando mais de 1200 Km² de área protegida. A área deste é de 380 Km², e fica localizada entre os municípios de São Miguel do Arcanjo, Tapiraí, Sete Barras e Capão Bonito, na região sudoeste do Estado de São Paulo, entre as coordenadas: 24° 06' 55" e 24° 14' 41" Sul e 47° 47' 18" e 48° 07' 17" Oeste (figura 1). O relevo da região do parque é caracterizado pelo Domínio de Mares de Morros, composto por morretes e morros

paralelos, e a coleta de dados foi realizada na região mais elevada do parque, no núcleo São Miguel Arcanjo, que possui altitudes de 750 a 940 metros (Instituto Florestal, 2008). Além disso, a área ainda possui uma grande rede hidrográfica, composta por riachos e grotas, decorrente da sua geografia que recebe chuvas de relevo nestas áreas de morros (Ab’Saber, 2003).

A fitofisionomia é definida como “Floresta Latifoliada Pluvial Tropical” (figura 2), composta por espécies arbóreas que possuem grandes copas, e as famílias de espécies vegetais mais representativas na área são: Myrtaceae, Palmae, Lauraceae e Olacaceae (Negreiros et al., 1995; Dias & Couto, 2005; Presotto, 2009). A média de precipitação anual na região do PECB varia de 1700 a 2400 mm.

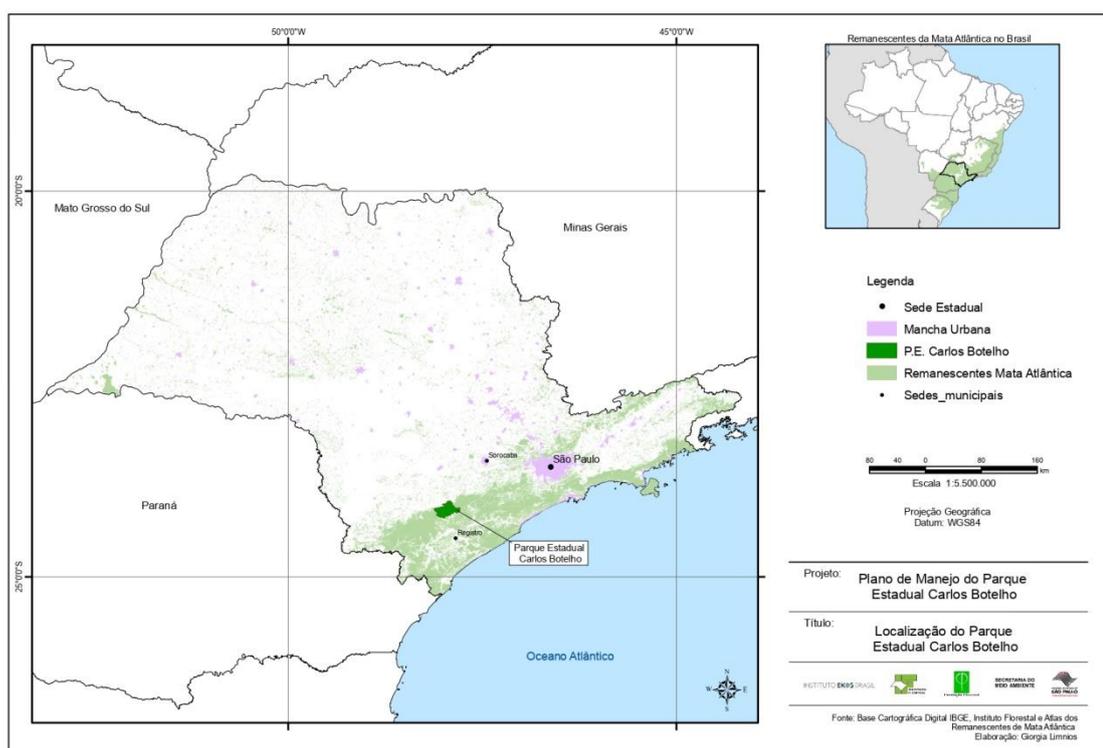


Figura 1. Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas>).



Figura 2. (A) imagem do interior da área de estudo, (B) imagem com vista de cima da área de estudo. Fotos: Vitor Luccas, 2021.

No período de maior precipitação, ou seja, entre os meses de setembro e março, com uma temperatura média de 22°C (Izar et al., 2012), é observada uma maior disponibilidade de frutos, concentrados em fontes agrupadas e bem distribuídas (Presotto, 2009). Por causa da sua localização e fitofisionomia, o PECB não apresenta déficit hídrico, mas ocorre diminuição da pluviosidade entre os meses de abril a setembro, com temperatura média de 15°C. Nesse período, os principais itens alimentares consumidos pelos *S. nigritus* são invertebrados e folhas de bromélia, com ampla distribuição e disponibilidade na área de estudo (Aguiar, 2003; Izar, 2004; Dias & Couto, 2005).

4.2. Sujeitos

Dentro dos cebídeos, a sub-família Cebinae contém os gêneros *Cebus* e *Sapajus* (Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012). Segundo a última classificação, realizada por Lynch-Alfaro e colaboradores (2012), os dois gêneros diferem em sua morfologia, ecologia e comportamento, indicando que cada gênero possui uma filogenia diferente. Para

efetuar esta diferenciação, foram realizados estudos moleculares. Portanto, o gênero *Sapajus* é representado pelas seguintes espécies: *S. apela*, *S. flavius*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosos*, *S. cay*, *S. nigrinus*, *S. robustus* e *S. xanthosternos*. Ainda segundo os autores, as principais diferenças morfológicas entre os gêneros indicados, é que *Sapajus* possui um corpo mais robusto e apresenta um “topete” na cabeça, enquanto o gênero *Cebus* tem um corpo mais esguio e não possui um topete na cabeça (figura 3).

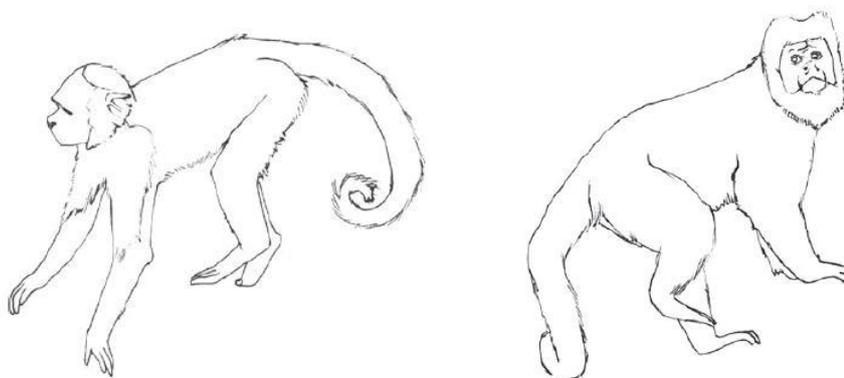


Figura 3. Diferenças entre a silhueta dos dois gêneros, à esquerda *Cebus* e a direita *Sapajus* (fonte: Lynch-Alfaro, Silva & Rylands, 2012).

A espécie *S. nigrinus* ocorre restritamente em áreas de Mata Atlântica localizadas nas regiões sul e sudeste do Brasil (estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e no noroeste da Argentina (figura 3). Assim como todas as espécies do gênero *Sapajus*, *S. nigrinus* é um primata que tem como base da sua dieta alimentar frutos e artrópodes terrestres, mas, no geral, é considerado generalista, e em período de escassez desses alimentos podem adotar uma dieta baseada em sementes, folhas, principalmente de bromélias, e pecíolo da folha da palmeira (*Euterpe edules*) (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Santos, 2015). Comportamento que, segundo Rímoli e colaboradores (2008), confere aos *S. nigrinus* uma

flexibilidade em relação ao uso de áreas fragmentadas e que possuem uma variação sazonal na destruição e ofertas de recursos.

Diferente dos primatas do Novo Mundo que também habitam áreas de Mata Atlântica, como por exemplo, a espécie *Brachyteles*, em que é observada a ausência de hierarquia entre os machos (Strier & Ziegler, 1997), o sistema de acasalamento de *S. nigritus* é caracterizado como poligínico, em que o macho dominante monopoliza a maioria das cópulas, e normalmente os grupos são matrilineares (diferente das fêmeas, os machos deixam o grupo quando chegam à fase adulta), apresentando uma organização do tipo multi-machos e multi-fêmeas (Di Bitetti & Janson, 2001; Izar, Carnegie, Stone & Nakai, 2009; Lynch-Alfaro, 2005).

Apesar de não exibir comportamentos de manipulação de ferramentas como algumas espécies do gênero *Sapajus* (Visalberghi, 1990; Visalberghi, et al., 2005), *S. nigritus* mostra grande habilidade em explorar fontes de alimento de difícil acesso, como o palmito Jussara (Santos, 2015). Além disso, diferente do esperado para populações de *Sapajus*, foram observadas no PECB fêmeas migrando entre grupos (Izar, 2004; Tokuda, Martins & Izar, 2018), indicando que a população de macacos-prego do PECB é um alvo interessante para a realização de pesquisas visando ao estudo socioecológico desses primatas.

Indivíduo	Rank	Sexo
CP	Dominante	M
Dom	Subordinado	M
Pali	Subordinado	F
Fe	Subordinado	F

Tabela 1. Indivíduos adultos do grupo Cara pálida.

O outro grupo estudado foi o Caveira, durante a minha pesquisa de mestrado também foram coletados dados deste grupo. Durante o estudo, o grupo foi composto por nove indivíduos: dois machos (Caveira e Goku), duas fêmeas (Lu e Nat), quatro jovens e um infante, sendo Caveira (Ca) o macho dominante (tabela 2).

Indivíduo	Rank	Sexo
Ca	Dominante	M
Goku	Subordinado	M
Lu	Subordinado	F
Nat	Subordinado	F

Tabela 2. Indivíduos adultos do grupo Caveira.

Ambos os grupos estavam habituados à presença de observadores humanos, e os indivíduos adultos são reconhecidos individualmente, de acordo com características únicas de cada um, como cor, forma do topete, tamanho corpóreo e cicatrizes. Os jovens e infantes não são individualmente reconhecidos, uma vez que não possuem características morfológicas de fácil distinção (Tokuda, 2012).



Figura 5. (A) macho Dom do grupo CP observando o pesquisador (B) jovem do grupo CA forrageando. Fotos: Vitor Luccas, 2017.

4.4. Procedimentos

4.4.1. Coleta de dados

Para testar as hipóteses desta pesquisa, foram coletados dados sobre as diferentes categorias de comportamento apresentada pelos membros dos dois grupos, assim como a medida da distância (metros) entre os indivíduos que se encontram nas extremidades da unidade social, os mais distantes entre si. Também foi registrada a identidade dos indivíduos que realizaram as vocalizações de longo alcance e o número de respostas emitidas pelos indivíduos do grupo para cada uma destas vocalizações.

Os dados comportamentais foram coletados mensalmente com a ajuda de dois assistentes de campo, Edipo Fernandes e Michel Soares. Assim como o pesquisador, ambos foram responsáveis pela coleta de dados, totalizando três observadores. Os dados coletados pelos assistentes de campo só foram validados a partir do momento em que o cálculo de concordância (número de observações iguais entre dois observadores divididos pelo número de observações iguais mais o número de observações diferentes vezes 100) entre eles e o pesquisador foi superior a 70% (Edipo = 79 %, Michel = 84%), indicando que os registros foram confiáveis (Fagundes, 1999). O principal método utilizado foi o de

“varredura instantânea”, com observações de 1 minuto a cada intervalo de 5 minutos (scan sampling, Altmann, 1974). Durante as varreduras cada observador registrou o número de indivíduos visíveis, a identificação deles e seus comportamentos, categorizados em: descanso: indivíduo parado, deitado ou sentado em um galho no dossel; deslocamento: indivíduo deslocando entre as árvores no dossel; forrageamento: indivíduo parado procurando por alimento dentro de bromélias ou sobre galhos e folhas; deslocamento + forrageamento: indivíduo procurando alimento enquanto se desloca ou esta em movimento com o alimento na mão; comendo: indivíduo parado comendo frutos, flor, folha ou invertebrado. O registro dos comportamentos sociais, como catação e brincadeira social, foi feito como todas as ocorrências (*ad libitum*, Altmann, 1974), pois foram atividades observadas com pouca frequência na população de *S. niritus* no PECB (Luccas, 2016). Também foi identificado o indivíduo, classificação sexo/etária e o contexto das respectivas interações.

Para medir a distância entre os indivíduos do grupo, foram utilizados três aparelhos GPS (Sistema de Posicionamento Global), da marca Garmin (modelo GPSmap 60CSx), um por observador, permitindo o registro das coordenadas de três indivíduos distintos a cada varredura. Portanto, a cada varredura foi registrado o comportamento e a posição geográfica dos três indivíduos que estavam, no momento da varredura, mais distantes entre si, localizados nas extremidades do grupo, independente de qual indivíduo fosse.

Com três observadores se comunicando e posicionando com a ajuda de um rádio comunicador para cada um (Rádio Motorola Vertex Vx-261 Vhf/uhf), sempre foi tomado o cuidado para que tivesse um observador em cada extremidade do grupo, tornando possível a posterior medida de coesão (distância mantida entre os indivíduos) (Item 4.4.3). A comunicação via rádio também ajudou a evitar o registro, dentro de cada varredura, do mesmo indivíduo por mais de um observador. Para garantir uma maior precisão das

coordenadas geográficas, o ponto de localização foi marcado na altura do solo, diretamente abaixo dos indivíduos de interesse, conforme Presotto e Izar (2010). Registros que não seguiram esse critério foram descartados durante a análise. Esse tipo de metodologia, medir a distância entre os indivíduos mais distantes do grupo, é um método convencional para calcular a medida da coesão, tanto para grupos de primatas como para outros grupos de mamíferos terrestres e aquáticos (Koenig & Borries, 2006; Smith, et al., 2008; Wiszniewski, Allen & Möller, 2009).

As vocalizações de longo alcance foram registradas como todas as ocorrências. Elas são utilizadas pelo gênero *Sapajus* quando os indivíduos estão longe uns dos outros ou quando um membro do grupo, perdido, vocaliza para encontrar os outros integrantes da unidade social. Essa vocalização é de fácil distinção das demais, ela formada por uma sequência de “assovios” e, aparentemente, é usada somente para se comunicar com os indivíduos que estão mais distantes (Di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021).

Quando um observador escutava uma vocalização de longo alcance, ele registrava a hora e o indivíduo responsável pela sua emissão e marcava, ao mesmo tempo, uma coordenada geográfica no GPS (Eckhardt et al., 2015). Além dessas informações, o observador que estava acompanhando o indivíduo que vocalizou também registrava o número de respostas, emitido pelos outros integrantes do grupo, a essa vocalização e o local aonde a vocalização foi realizada, separado em três categorias: Topo de morro: normalmente os locais mais elevados dentro da área de estudo; Encosta: locais mais baixos que os topos de morro; Vale: normalmente os locais com menor elevação.

Quando o observador escutava a vocalização, mas não conseguia identificar o emissor (por exemplo: o observador estava longe do indivíduo que vocalizou), ele também registrava a hora e o local (GPS) onde ele escutou essa vocalização. Esse registro foi feito

de forma independente para cada observador. Com esses dados foi possível calcular a distância máxima de detecção dessas vocalizações, tendo o observador humano como referência (Item 4.4.3).

É viável usar o observador humano como referência para medir o limite de detecção das vocalizações de longo alcance de primatas não humanos (Wich & Nunn, 2002), uma vez que existe uma similaridade na capacidade e sensibilidade auditiva entre os primatas (Khanna & Tonndorf, 1978; Fobes & King, 1982). As vocalizações de longo alcance possuem uma baixa frequência, permitindo que elas se propaguem de forma mais eficiente em ambientes de vegetação densa (Mitani & Stuht, 1998), e no caso dos macacos-prego, o espectro de sons da maioria das vocalizações produzidas por eles compreende frequências que estão dentro do limite da audição humana, inclusive as vocalizações de baixa frequência (8 Hz), como as de longo alcance (Fragaszy et al., 2004).

4.4.2. Esforço de campo

Durante o período de coleta de dados foram realizadas campanhas de campo mensais, com uma média de nove dias de campo por mês. A cada dia era percorrida a grade de trilhas que ficam dentro da área de vida dos grupos de estudo, localizada no núcleo São Miguel Arcanjo do PECB, com um esforço amostral diária de oito horas, com a intenção de conseguir realizar contato com os indivíduos de interesse. Quando encontrado, o grupo de interesse foi seguido durante o resto do dia, até o momento em que os indivíduos param para dormir em uma árvore, normalmente depois do pôr do sol. No dia seguinte, o grupo foi acompanhado desde a hora em que inicia as suas atividades (normalmente logo após o nascer do sol). A partir daí, caso o contato não fosse perdido, devido a mudanças climáticas, como chuvas e ventos, o grupo foi seguido o dia inteiro, até

o momento em que os indivíduos param novamente em uma árvore de dormida (final do dia).

De janeiro a março de 2018 foram feitas campanhas de campo para treinar os dois auxiliares (Edipo e Michel) no reconhecimento dos indivíduos dos dois grupos e para aperfeiçoar a metodologia utilizada. A coleta sistemática de dados teve início no final do mês de Março/2018 e se estendeu até Outubro/2019, com um total de esforço de campo de 1368 h, com um aproveitamento de horas de observação de 33%, totalizando 446 h de contato e somando 5354 varreduras dos dois grupos juntos. O mês mais expressivo, com a maior quantidade de horas de observação, foi Julho/2019 (sete dias completos de observação).

4.4.3. Análise de dados

Os principais dados obtidos com a metodologia empregada foram: comportamentos realizados pelos indivíduos, uma medida de coesão do grupo, levando em conta a distância dos três indivíduos mais distantes entre si a cada varredura, uma medida para o limite de detecção das vocalizações de longo alcance, a identidade dos indivíduos que emitiram as vocalizações de longo alcance mais o número de respostas emitidas pelos outros integrantes do grupo após as referidas vocalizações.

Para medir, a cada varredura, a distância entre os três indivíduos mais distantes entre si, todas as coordenadas registradas pelos três GPS foram plotadas no mesmo mapa base, utilizando uma ferramenta de análise espacial, denominada ArcView (versão 10.2.2). A cada varredura foram registradas três coordenadas (GPS 1, 2 e 3) representando a posição dos indivíduos localizados em extremidades opostas dentro grupo. Dessa forma, através do programa ArcView (versão 10.2.2) foi calculada a distância entre esses três

pontos, gerando uma medida em metros para cada varredura, associada ao registro do comportamento dos indivíduos visíveis daquele momento. Assim, a cada varredura foi calculada a distância entre os três indivíduos georreferenciados, fornecendo uma medida em metros da coesão do grupo a cada intervalo de 5 minutos.

Usando as coordenadas registradas pelos observadores ao escutar uma vocalização de longo alcance, foi estimada a distância de detecção desta vocalização (Which & Nunn, 2002; Ramos-Fernández, 2005; Eckhardt et al., 2015). Quando pelo menos dois observadores registraram a mesma vocalização, no programa ArcView foi calculada a medida entre as respectivas coordenadas geográficas. Foi tomada como referência, para a distância limite de detecção de vocalização, a maior medida calculada entre todos os registros em que pelo menos dois observadores escutaram ao mesmo tempo essa vocalização.

O registro das vocalizações de longo alcance gerou mais dois dados importantes, que foram o número de respostas para cada vocalização e o local aonde a vocalização foi realizada. Para contabilizar o número de respostas, foram registradas, a cada vocalização de longo alcance, quantas vocalizações de resposta foram emitidas pelos outros indivíduos do grupo logo após a essa vocalização. Em relação ao local onde a vocalização de longo alcance foi realizada, o observador que estava acompanhando o indivíduo que vocalizou registrou a identidade do indivíduo e o local onde ele vocalizou (topo de morro, encosta ou vale). Além disso, o mesmo observador também marcou uma coordenada no local aonde o indivíduo vocalizou, gerando um dado referente à elevação deste local (distância vertical entre o ponto marcado com o nível médio do mar), registrado em metros.

A sincronia de atividade foi estimada contabilizando, em cada varredura, o número de indivíduos que estavam realizando o mesmo comportamento. Dessa forma também foi

possível de observar a proporção da sincronia de atividade para cada categoria de comportamento e se existiu uma diferença na sincronia entre os indivíduos, levando em consideração seu nível hierárquico, sexo e idade (adulto ou jovem).

4.4.4. Análise de Variância

Para observar a distribuição dos respectivos valores, foi feita uma análise descritiva dos dados, calculando a média, o desvio padrão, o valor mínimo e máximo da distância mantida entre os indivíduos (variável dependente), e do limite de detecção das vocalizações de longo alcance (variáveis independentes), assim como o histograma de frequência. Os dados obtidos dos dois grupos estudados (Cara Pálida e Caveira) foram analisados em conjunto, fornecendo dados mais representativos para a população estudada.

Para observar como a distância mantida entre os indivíduos variou ao longo do tempo, foi feita uma análise de séries temporais, que é um conjunto de observações ordenadas no tempo. Nessa pesquisa, foi utilizada a medida da distância entre os três indivíduos mais distantes entre si registradas a cada varredura, ou seja, a cada 5 minutos. Essa é a primeira suposição para esse tipo de análise, observações em espaços de tempo equidistantes (Ehlers, 2007), que é adequada para trabalhar com dados longitudinais (variação da distância entre os indivíduos) provenientes de observações dependentes (do mesmo grupo). Com esse delineamento estatístico é possível analisar como a distância entre os indivíduos de cada grupo varia ao longo do tempo de observação.

Hipótese 1 - A segunda suposição para a aplicação da análise de séries temporais, é que a série analisada precisa de um número de amostras superior a 50 observações (Velicer & Fava, 2003; Velicer & Colby, 1997). Nessa pesquisa, foi realizado um total de 5354 observações no formato de varredura. Com a análise de série temporal foi possível observar se depois de cada vocalização de longo alcance (variável independente: 311),

definida como evento na série, ocorreu uma mudança significativa na distância mantida entre os indivíduos, dentro de cada grupo, em resposta a essa vocalização (variável dependente).

Hipótese 2 - Para observar se o número de respostas às vocalizações de longo alcance, variável dependente, teve uma relação com a identidade do indivíduo que vocaliza, foi feita uma análise de modelo misto (GMM), usando como variáveis independentes o número de vocalizações realizadas por cada indivíduo junto com as suas respectivas respostas, emitidas pelos outros integrantes do mesmo grupo. Essa análise permitiu observar se o número de respostas para cada vocalização de longo alcance teve uma relação com a identidade do indivíduo que vocalizou. Dentro dessa mesma análise, também foi usado como variável independente o local onde o indivíduo realizou a vocalização de longo alcance, com o objetivo de analisar se o local aonde os indivíduos vocalizam exerceu alguma influência sobre o número de respostas para essas vocalizações.

Também foi realizado um teste de qui-quadrado para analisar a existência de uma diferença significativa no número (frequência) de vocalizações de longa alcance emitida por cada indivíduo (Digweed et al, 2007).

Hipótese 3 - Inicialmente foi feita uma análise descritiva dos dados para observar quantas vocalizações de longo alcance (frequência) foram realizadas em cada um dos três locais: topo de morro, encosta e vale, e também foi calculado o tempo (número de varreduras) que os indivíduos passaram em cada um desses locais. Com esses dados foi feita uma análise de variância (ANOVA de medidas repetidas) para investigar uma possível preferência dos indivíduos de vocalizar em um determinado local. Para investigar a relação com o local aonde foi realizada a vocalização (topo de morro, encosta ou vale) com a distância mantida entre os indivíduos neste mesmo momento, foi feita uma análise

de modelos mistos (GMM), usando como variável dependente a distância entre os indivíduos no momento da vocalização, e como variável independente o local da vocalização. Com essa análise foi possível observar se no momento que a vocalização foi emitida, houve uma diferença significativa na distância mantida entre os indivíduos do grupo quando eles vocalizam no topo de morro, encosta ou vale.

Hipótese 4 – Com o método de registro utilizado, a cada varredura (5354) foram coletados dados de comportamentos e distâncias entre os três indivíduos, que para a análise das hipóteses 4 e 5, foram divididos em duplas. Ou seja, a cada varredura foram formadas três duplas (exemplo: indivíduo 1 com indivíduo 2, indivíduo 1 com indivíduo 3 e indivíduo 2 com indivíduo 3), gerando um total de 16062 duplas (número total de varreduras vezes o número de duplas formadas a cada varredura: 5354×3). Com as duplas formadas foi realizada uma análise de regressão logística binária, colocando 1 quando a dupla estava realizando o mesmo comportamento na respectiva varredura e 0 quando estavam realizando comportamentos diferentes (variável dependente), e a distância entre as duplas foi colocado como preditor do modelo estatístico (variável independente), permitindo observar se a distância mantidas entre os indivíduos teve um efeito sobre a sincronia de atividade de cada categoria de comportamento.

As três distâncias interindividuais registradas a cada varredura foram classificadas em distância máxima, intermediária e mínima. Depois, dentro destas três distâncias, foi contabilizada a frequência de comportamentos síncronos, levando em consideração todas as categorias de comportamento. Deste modo, com o objetivo de confirmar se a distância mantida entre os indivíduos influencia a sincronia de atividade, foi feita uma análise de homogeneidade entre as frequências de comportamentos síncronos (variável dependente) registrados em cada categoria de distância: máxima, do meio (intermediária) e mínima (variável independente). Essa análise foi feita junto ao Centro de Estatística Aplicada

(CEA) do Instituto de Matemática e Estatística (IME) – USP. Esta pesquisa fez parte do programa de consultoria estatística oferecida pelo instituto. A referida consultoria foi realizada pelos alunos Augusto Kira, Lucas Abrahão e Lucas Belleza, sob a orientação do Prof. Victor Fossaluzza.

Hipótese 5 – As duplas formadas foram divididas conforme o nível hierárquico, sexo e idade dos indivíduos. Como entre os jovens não foi feita distinção (item 4.3), eles foram agrupados na mesma categoria (indivíduos jovens). Dentro de cada grupo (Cara pálida e Caveira) foi contabilizada a frequência de sincronia de atividade entre as categorias de comportamento, levando em consideração as possíveis duplas que poderiam ser formadas (total de oito), agrupando os indivíduos em machos dominantes, machos subordinados, fêmeas (não existe hierarquia entre elas) e jovens (Figura 11).

Com um teste de homogeneidade entre as duplas foi possível observar se houve uma diferença significativa da frequência de comportamentos síncronos entre os indivíduos (variável dependente), levando em consideração seu nível hierárquico, sexo e idade (variável independente). Essa análise também foi realizada dentro do mesmo programa de consultoria estatística oferecida pelo IME.

5. RESULTADOS

5.1. Análise descritiva

A análise de estatística descritiva dos 63 dias que tiveram pelos menos duas horas de observação mostrou que a média da distância entre os indivíduos é de 54 metros (\pm DP = 46,35). A menor distância registrada entre os indivíduos foi de 5 metros, e a maior de 398,66 metros. A moda foi de 9,21 metros. A distância limite de detecção das vocalizações de longo alcance (item 4.4.3), tendo o observador humano como referência, foi de 348

metros (Figura 6). Dos 5354 registros, apenas 4 apresentaram distância máxima acima do limite de detecção de vocalização encontrado de 348 metros, o que corresponde a menos de 0,1% dos registros.

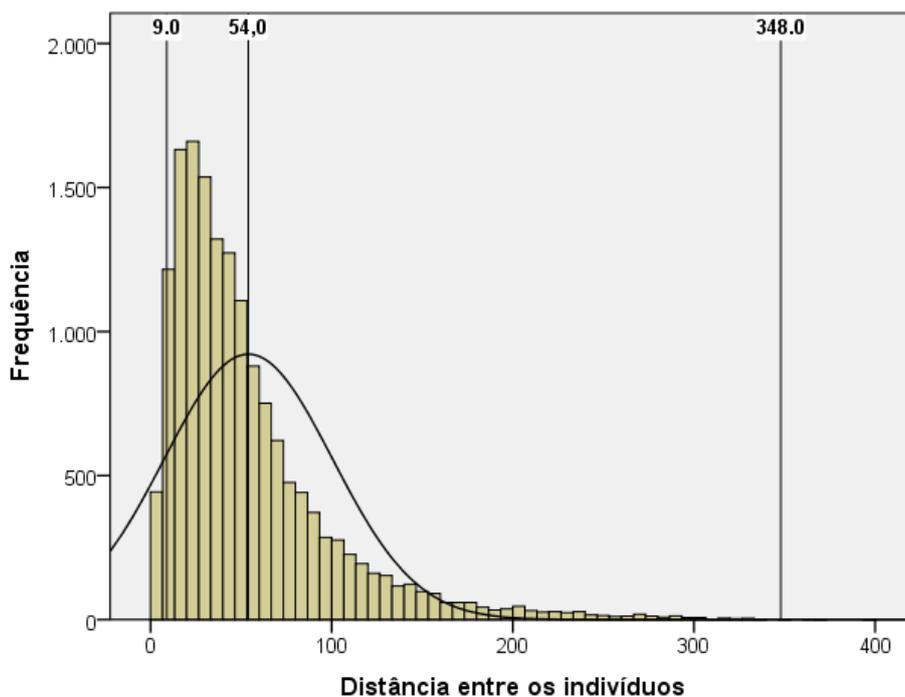


Figura 6. Frequência da dispersão da distância mantida entre os indivíduos, registrada a cada varredura (intervalos de 5 minutos) ao longo dos 63 dias de contato, entre 2018 e 2019. Na figura também está indicada o valor da moda (9 metros), medida mais repetida, a média (54 metros) e a distância limite de detecção das vocalizações de longo alcance (348 metros), usando como referência os observadores.

5.1.1. Hipótese 1

A análise da função de transferência, derivada do delineamento estatístico de séries temporais, das 311 vocalizações de longo alcance registradas, indicou que após essas vocalizações os indivíduos apresentaram uma tendência, no próximo registro, de ficarem mais próximos (valor- $p < 0,036$). Seguindo os resultados, essa mudança na distância mantida entre os indivíduos foi observada logo no primeiro registro (varredura) após a vocalização ($t = 1$), ou seja, depois de 5 minutos, com uma estimativa que os indivíduos

ficaram 1,43 vezes mais próximos (tabela 3). Embora a segunda e terceira varreduras após a vocalização tenham apresentado uma média da distância mantida entre os indivíduos menor que a média anterior à vocalização, a análise de função de transferência não indicou se nessas varreduras existiu uma diferença significativa na distância interindividual em resposta à vocalização de longo alcance.

Variável	Número de preditores	Estatística de ajuste do modelo		Teste de Ljung-Box Q		
		R-quadrado estacionário	BIC Normalizado	Estatística	DF	Sig.
Distância entre os indivíduos	1	0,283	5,638	11,063	15	0,748
–	T	Estimativa	–	–	–	–
Vocalização	1	1,43	–	–	–	0,036

Tabela 3. Ajuste da distância entre os três indivíduos, registradas a cada varredura (5354), usando as vocalizações de longo alcance como preditor do modelo. O Teste de Ljung-Box Q para a variável distância entre os indivíduos é analisado ao contrário do esperado para o valor p de 0,05, ou seja, o ajuste da série usando o preditor vocalização é significativo.

Quando analisamos a distância mantida entre os indivíduos, antes e depois de cada vocalização de longo alcance, em conjunto com o estimador (1,43) encontrado na análise de função de transferência (figura 7), observamos que a distância entre os indivíduos mudou, diminuiu, depois da emissão de uma vocalização de longo alcance.

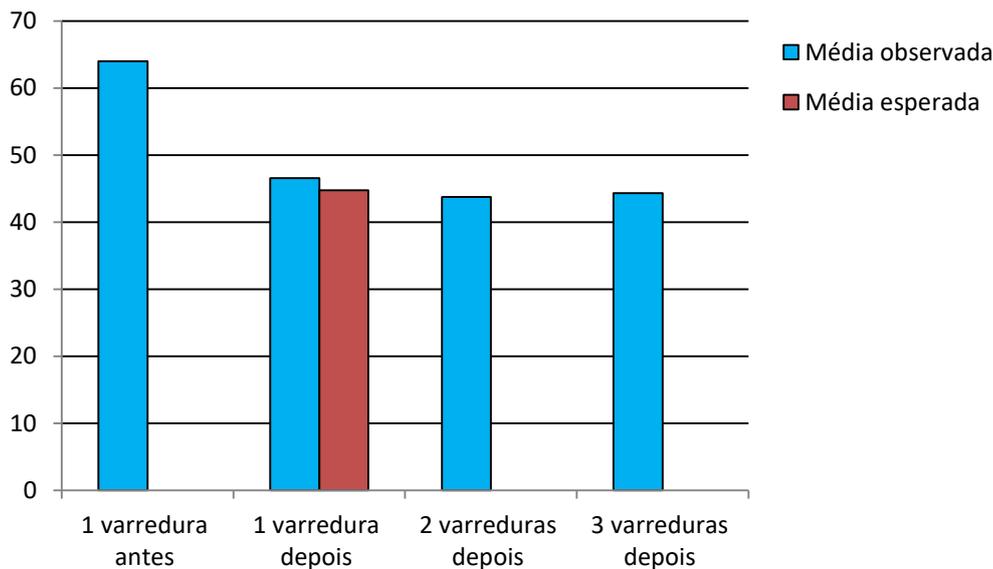


Figura 7. Média da distância mantida entre os indivíduos, registradas nas varreduras realizadas antes e depois de cada vocalização de longo alcance. A média esperada é a medida obtida usando o estimador da análise de função de transferência, indicando que na primeira varredura após a vocalização, os indivíduos tendem a ficarem 1,43 vezes mais próximos.

5.1.2. Hipótese 2

A análise de modelo misto (GMM) indicou que o número de respostas para as vocalizações de longo alcance teve uma relação com a identidade do indivíduo que vocalizou (valor- $p < 0,001$). Levando em consideração a identidade do indivíduo, o número de respostas foi significativo somente para os machos dominantes de cada grupo: Cara Pálida (valor- $p < 0,001$) e Caveira (valor- $p < 0,001$) (figura 8), para os outros indivíduos que foram registrados vocalizando não foi significativo para o número de respostas em relação à identidade do emissor (Dom valor- $p < 0,156$; Fe valor- $p < 0,117$; Goku valor- $p < 0,787$; Lu valor- $p < 0,161$; jovens valor- $p < 0,221$). A análise também indicou que o local onde a vocalização foi realizada (topo de morro, encosta ou vale), não interferiu no número de respostas pelos outros indivíduos do grupo (valor- $p < 0,394$).

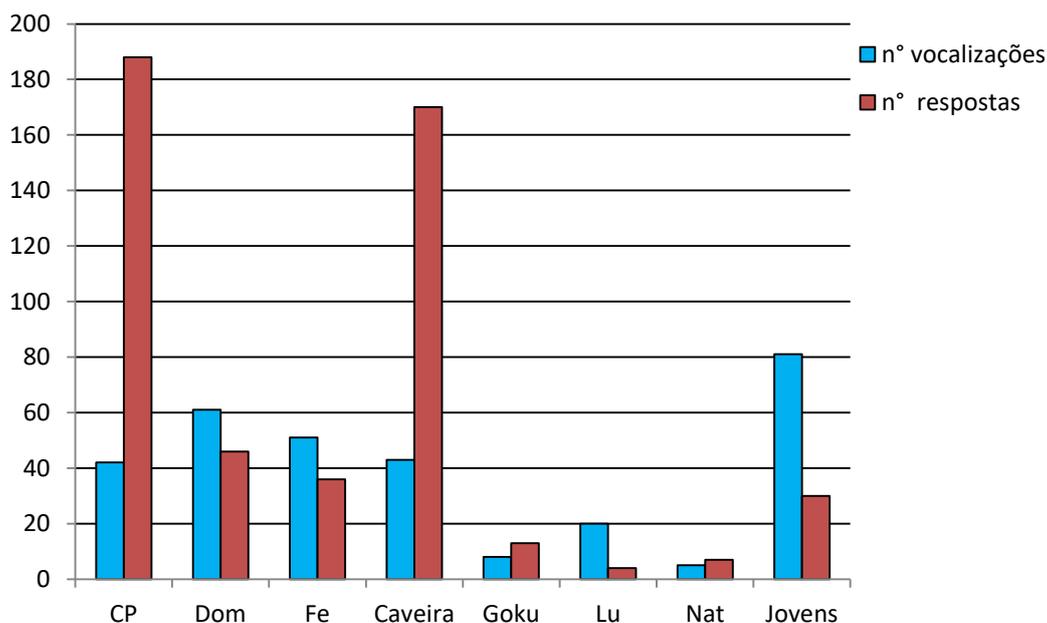


Figura 8. Gráfico mostrando a frequência de vocalizações de longo alcance e o número total de respostas para cada indivíduo dos dois grupos estudados. A fêmea Pali do grupo CP foi o único indivíduo que não foi registrado vocalizando, portanto ela não aparece no gráfico.

O teste de qui-quadrado, para observar se houve uma diferença no número (frequência) de vocalizações de longo alcance entre os indivíduos que vocalizaram, foi significativo ($\chi^2 = 125,91$, $df = 3$, $p < 0,01$). Apesar de ter o maior número de repostas total e por vocalização, os dois machos dominantes Cara Pálida e Caveira não foram os indivíduos que mais vocalizaram (tabela 4).

Indivíduo	Vocalizações	Total de respostas	Médias de respostas
Cara pálida	42	188	4,48
Dom	61	46	0,75
Fe	51	36	0,71
Caveira	43	170	3,95

Goku	8	13	1,63
Lu	20	4	0,20
Nat	5	7	1,40
Jovens	81	30	0,37

Tabela 4. Frequência de vocalizações e total de respostas para os indivíduos dos dois grupos estudados, assim como a média de respostas por vocalização. As maiores médias do número de respostas por vocalização são observadas para os machos dominantes de cada grupo: Cara pálida e Caveira.

5.1.3. Hipótese 3

Em relação ao local onde as vocalizações de longo alcance foram emitidas, a análise descritiva dos dados apontou que a maior parte das vocalizações foram realizada nos topos de morro (figura 9). O local onde os indivíduos passaram a maior parte do tempo (número de varreduras no respectivo local) foi na encosta, porém, não foi o local que apresentou o maior número de vocalizações (figura 9).

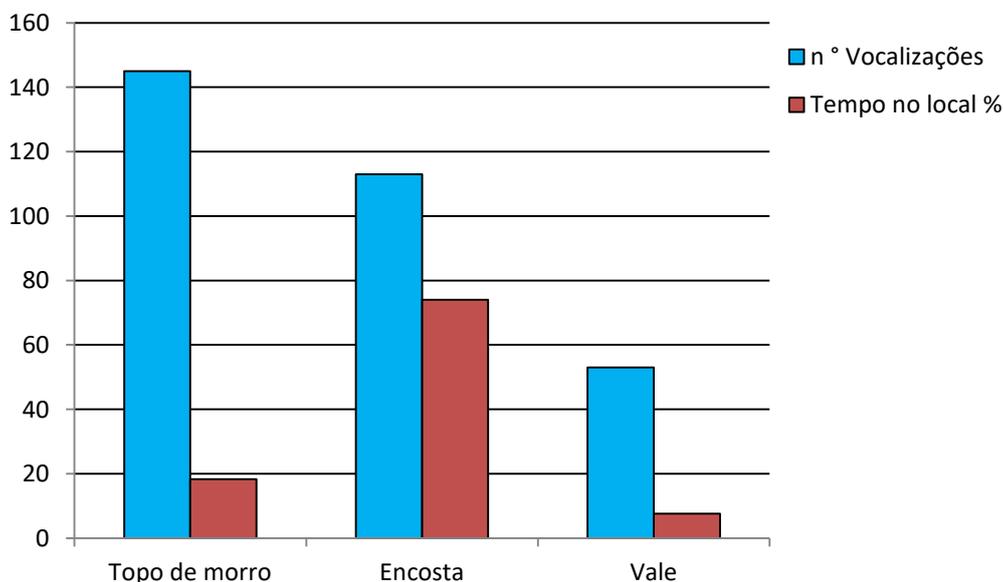


Figura 9. Gráfico com o número de vocalizações de longo alcance registrada para o topo de morro, encosta e vale, e a proporção de tempo (varreduras) que os indivíduos passaram em cada local.

A análise de variância (ANOVA de medidas repetidas) indicou uma diferença estatisticamente significativa do local onde as vocalizações de longo alcance foram realizadas ($F(2, 104) = 5,72$, valor- $p = 0,004$), sendo o topo de morro o local preferido pelos indivíduos.

A análise de modelo misto (GMM) indicou que, além dos indivíduos vocalizarem com maior frequência dos lugares mais altos, a distância mantida entre os indivíduos foi significativamente maior no momento em que eles vocalizam no topo do morro (valor- $p < 0,04$), se comparada quando eles vocalizam na encosta (valor- $p < 0,420$) ou no vale (valor- $p < 0,0338$) (tabela 5).

Local	Média	Intervalo de confiança	
		Limite inferior	Limite superior
Encosta	50,49	44,04	56,95
Topo	61,47	55,77	67,17
Vale	59,08	49,66	68,51

Tabela 5. Tabela com a média da distância mantida entre os indivíduos no momento em que eles realizaram uma vocalização de longo alcance no topo de morro, encosta e vale, com o respectivo intervalo de confiança de 95%.

5.1.4. Hipótese 4

A análise de regressão logística binária, usando a distância mantida entre os indivíduos como preditor para a sincronia de comportamento entre as duplas, indicou que entre as categorias comportamentais (descanso valor- $p < 0,877$, deslocamento valor- $p < 0,346$, forrageamento valor- $p < 0,372$, deslocamento + forrageamento valor- $p < 0,904$ e comendo valor- $p < 0,027$), somente comendo foi significativo ($[X^2(1) = 4,899$; $p < 0,027$, R^2 Negelkerke = 0,000]), apontando que a distância mantida entre os indivíduos influencia

a chance da sincronia do comportamento de comer ocorrer. Embora o comportamento de comer tenha dado significativo, a distância mantida entre os indivíduos exerce pouca, praticamente nenhuma, influência sobre a chance de ocorrer a sincronia do comportamento de comer (exponencial associado de 1,001).

A análise de homogeneidade entre a frequência da sincronia de atividade, considerando todos os comportamentos (figura 10), para cada uma das três categorias de distância observadas por registro: máxima, do meio (intermediária) e mínima de cada varredura, indicou que as três proporções são iguais (valor-p = 0,576).

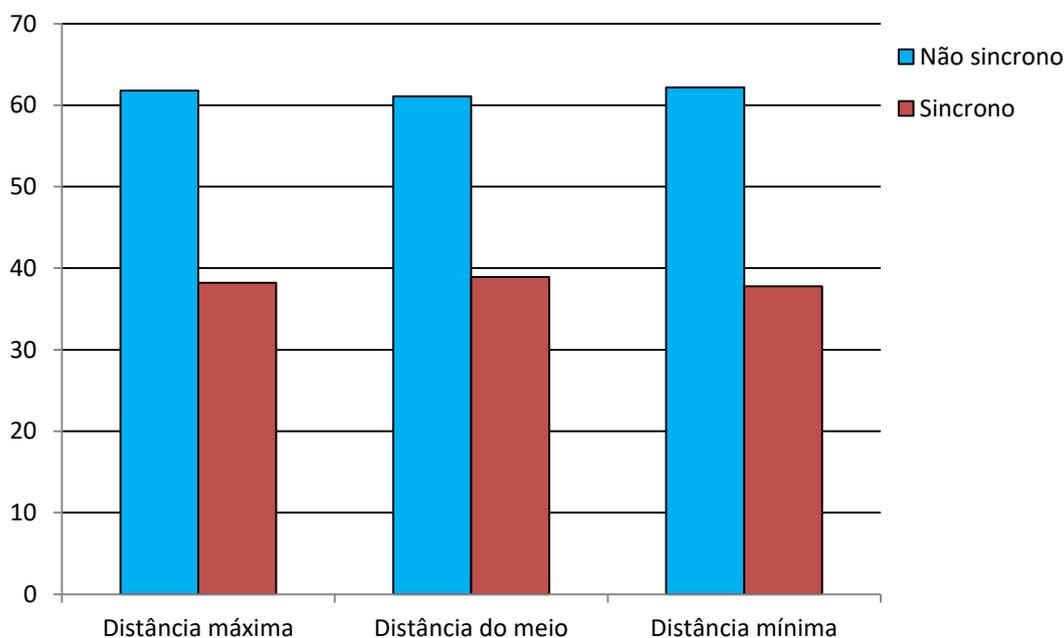


Figura 10. Gráfico com a porcentagem de frequência de todos os comportamentos síncronos e não síncronos para as categorias de distâncias registradas em cada varredura (5354).

5.1.5. Hipótese 5

O teste de homogeneidade entre todas as possíveis duplas formadas, levando em consideração o seu nível hierárquico, idade e sexo, indicou que a diferença na frequência da sincronia, levando em conta todas as categorias de comportamento, foi significativa (valor-p = 0,002). Porém, o teste não aponta em quais duplas essa diferença significativa

foi registrada. Podemos observar na figura 11 que essa diferença na sincronia é muito sutil, visto que, entre as duplas de diferentes classes de nível hierárquico, sexo e idade, as proporções de comportamentos síncronos são muito próximas. Uma nítida diferença destas proporções de comportamentos foi observada na dupla de macho subordinado e dominante, que apresentaram uma menor proporção de comportamentos assíncronos, ou seja, no geral, eles possuem uma maior sincronia se comparado com as outras duplas.

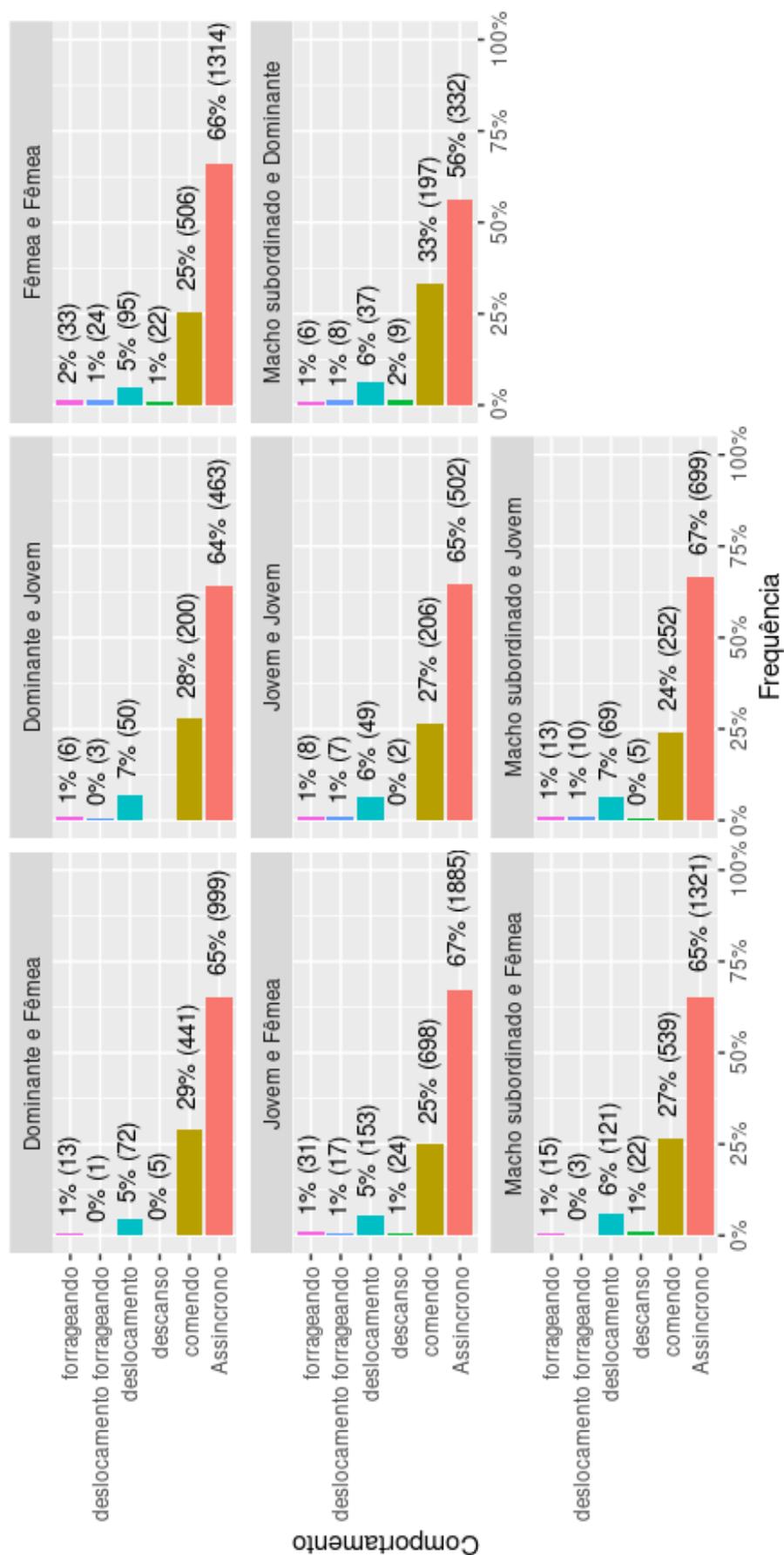


Figura 11. Gráfico mostrando a frequência (proporção) de sincronia de atividade para cada dupla formada, levando em conta o seu nível hierárquico, idade e sexo. Além da sincronia, também foi feito o cálculo da proporção de comportamentos assíncronos entre as duplas. A proporção de comportamentos síncronos entre as duplas para cada categoria de comportamento está representada por uma cor (forrageamento: roxo; deslocamento e forrageamento: azul escuro; deslocamento; azul; descanso: verde; comendo: mostarda; comportamentos assíncronos: rosa).

6. DISCUSSÃO

O foco desta pesquisa foi investigar a relação da vocalização de longo alcance com a manutenção da distância mantida entre macacos-prego do mesmo grupo no PECB, e de observar como essa distância se relaciona com a sincronia de atividade. Os resultados mostraram que a distância mantida entre os indivíduos diminuiu logo após a emissão de uma vocalização de longo alcance, indicando que ela tem um papel na manutenção da distância mantida entre os membros do grupo. Além disso, o número de respostas para as vocalizações de longo alcance teve uma relação com a identidade do emissor. Entre os indivíduos que foram registrados vocalizando, os machos dominantes receberam o maior número de respostas, independente do local (topo de morro, encosta ou vale) onde foram emitidas essas vocalizações. O número de repostas não teve relação com a frequência de emissão de vocalizações, dado que os machos dominantes não foram os indivíduos que mais vocalizaram. Analisando o local onde foram realizadas as vocalizações de longo alcance, os resultados apontaram que os indivíduos, apesar de passarem a maior parte do tempo na encosta, vocalizaram com maior frequência nos topos de morro, lugares mais altos da área de vida, e a média da distância interindividual, quando vocalizaram neste local, foi maior de quando emitiram vocalizações na encosta ou no vale.

Em relação à sincronia de atividades, os resultados revelaram que a distância interindividual não influenciou a frequência de comportamentos síncronos, ou seja, os

indivíduos conseguiram manter a mesma sincronia de atividade estando próximos ou distantes. E apesar dos resultados sugerirem que existe uma diferença da proporção de comportamentos síncronos entre os indivíduos de diferentes classes de nível hierárquico, sexo e idade, essa diferença foi muito sutil, sendo mais perceptível uma maior sincronia de comportamentos entre os machos (dominantes e subordinados).

6.1. Aumento da coesão após vocalizações de longo alcance

Os resultados corroboraram a hipótese que as vocalizações de longo alcance tiveram uma função de aumentar a coesão entre os indivíduos do grupo: após a emissão de uma vocalização de longo alcance, a distância mantida entre os membros do grupo diminuiu. Outras pesquisas focadas em estudar as vocalizações de longo alcance dos primatas relatam seu papel importante na dinâmica de espaçamento dentro do grupo, no sentido de que os indivíduos, através das vocalizações, trocam informações sobre o seu posicionamento espacial (Palombit, 1992; Boinski, 1993; Harcourt et al., 1993; Halloy & Kleiman, 1994). Mas até o momento não tinha sido gerado dados empíricos mostrando como essas mesmas vocalizações podem sinalizar de forma rápida o momento em que os indivíduos voltam a ficarem coesos. Para a população de *Sapajus nigritus* estudada, esse “sinal” para reagrupar é prontamente atendido, visto que no registro (varredura) seguinte a vocalização (5 minutos depois), foi observado um aumento estatisticamente significativo na coesão.

Para vocalizações de alerta, principalmente voltadas para apontar a presença de um possível predador, seria esperada essa rápida resposta, traduzida na mudança de comportamento: reagrupar, fugir ou de se esconder (Shutz et al., 2003; Wheeler, 2010), e ter observado esse mesmo efeito quase que imediato para a vocalização de longo alcance,

demonstra como essas vocalizações podem ser usadas na manutenção da distância mantida entre os indivíduos ao longo do dia, que varia em curtos espaços de tempo (Luccas & Izar, 2021), exigindo uma resposta rápida, como o observado, na mudança da coesão após a vocalização. Mas isso não quer dizer que eles voltaram a ficarem todos coesos, bem próximos, logo após a vocalização. Os resultados indicam que essas vocalizações foram usadas para ajustar a distância, de modo que os indivíduos possam permanecer dispersos, evitando a competição intragrupo por recursos (Luccas, 2016; Luccas & Izar, 2021), mas, ao mesmo tempo, não dispersos o bastante para causar a perda do contato acústico, e, conseqüentemente, podendo levar a uma divisão permanente da unidade social. Boinski e Campbell (1996) encontram resultados muitos parecidos ao estudarem uma vocalização de alimento do macaco-prego-de-cara-branca (*Cebus capucinus*), localizado em uma reserva biológica na Costa Rica. Eles observaram um aumento da coesão do vizinho mais próximo quando um indivíduo vocaliza indicando o encontro de uma fruteira, e esse aumento da coesão também ocorre dentro de um curto intervalo de tempo (2 minutos). Esses resultados reforçam a ideia de como as vocalizações dos primatas não humanos podem ser usadas em diferentes contextos, mas com a mesma finalidade (Hauser, 1993; Arbib et al., 2008).

Parecido com o observado por Eckhardt (2015) e Ramos-Fernandez (2005), ao estudarem, respectivamente, chimpanzés e macacos-aranha, os macacos-prego do PECB também permanecem a maior parte do tempo dentro da distância limite de detecção das vocalizações de longo alcance. Porém, a distância limite de detecção não pode ser considerada como um fator limitante da distância máxima mantida entre os *S. nigritus* do mesmo grupo para a população do PECB, porque, apesar de poucos registros (4 varreduras), os indivíduos apresentaram ao longo de todo o estudo, distâncias entre eles maiores do que a distância limite de detecção de vocalização encontrada nesta pesquisa (348 m). Mas de uma forma geral, os macacos-prego do PECB mantiveram uma distância

interindividual dentro da faixa limite da comunicação acústica. A distância de comunicação acústica como referência espacial também é observado em outras espécies de primatas, que ajustam o tamanho da sua área de vida com o alcance das vocalizações de longo alcance (Ey & Fischer, 2007). Quando não é possível usar as vocalizações para estar em contato enquanto exploram a sua área de vida, primatas não humanos, como por exemplo, o chimpanzé, podem utilizar outros meio de comunicação que se propagam por maiores distâncias, como fazer barulho utilizando galhos como baquetas, permitindo que eles se comuniquem nos momentos em que os indivíduos estão fora do limite da distância de detecção das vocalizações (Babiszewska et al., 2015). Para os macacos-prego, ainda não sabemos se existe uma relação do tamanho da área de vida com o limite da comunicação acústica, e até o momento não se tem registro do uso de outras formas de comunicação, além das vocalizações de longo alcance, que são utilizadas para os indivíduos se comunicarem quando estão dispersos, fora do contato visual.

Com os dados coletados conseguimos associar a vocalização de longo alcance como referência espacial intragrupo, mais ainda não sabe se esta mesma vocalização também desempenha uma função de espaçamento entre grupos, igual ao observado para bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*), que habita a mesma área de estudo, onde as vocalizações de longa distância tem a principal função de comunicação entre diferentes grupos, com o objetivo de afastar outros indivíduos, evitando a competição por parceiros sexuais e protegendo fontes de recursos alimentares (Steinmetz, 2005). No entanto, a população de macacos-prego do PECB possui uma variação no espaçamento interindividual que é dinâmica, e levando em consideração que: “ Em um grupo que apresenta complexos e variados modos de organização social, o desenvolvimento de um sistema comunicativo sofisticado foi, sem dúvida, fundamental para a evolução de formas

elaboradas de sociabilidade” (Oliveira, 2002, pg 1), podemos esperar que as vocalizações de longo alcance desempenhem outras funções além das apontadas nesta pesquisa.

Segundo Aureli e colaboradores (2008) e Noe e Laporte (2004), organizações sociais que apresentam uma variação na coesão são consideradas complexas, no sentido de que os indivíduos precisam ter certas habilidades que permitam manter a união do grupo quando dispersos, e essas habilidade envolvem um sistema de navegação e comunicação integradas que ajudem a manter essa estabilidade. Estudos anteriores com a população de macacos-prego PECB já mostraram que eles possuem um sistema de navegação e deslocamento bem desenvolvidos, incluindo a capacidade de reconhecer marcos no ambiente, facilitando o posicionamento espacial dentro da sua área de vida, e o uso de rotas e trajetos já conhecidos, permitindo usar atalhos entre pontos de interesse (fruteiras) (Presotto, 2009). Assim, acredito que a presente pesquisa venha contribuir com a adição de mais uma dessas habilidades dos macacos-prego: o uso das vocalizações de longo alcance para ajustar a distância entre os indivíduos enquanto exploram o ambiente, estando coesos ou dispersos.

6.2. Seletividade de reposta

Dentre todos os indivíduos dos dois grupos estudados que foram registrados realizando vocalizações de longo alcance, os machos dominantes de cada grupo (CP e Cara pálida) foram os que tiveram o maior número de respostas, corroborando a hipótese de que os macacos-prego do PECB respondem de forma seletiva, dependendo do emissor, a vocalizações de longo alcance. Esse resultado é muito parecido com o que foi registrado por Digweed e colaboradores (2007), que, ao estudarem a seletividade de respostas do macaco-prego-de-cara-branca, observaram que os machos dominantes tinham o maior

número de respostas por vocalização, e que entre os indivíduos não existe uma diferença significativa na frequência de vocalização.

No entanto, diferente do observado na pesquisa supracitada, para os macacos-prego do PECB foi registrada uma diferença significativa no número (frequência) de vocalizações de longa distância realizada por cada indivíduo. Embora os machos dominantes (Cara Pálida e Caveira) tenham tido o maior número de respostas para suas vocalizações, eles não foram os indivíduos que vocalizaram com maior frequência. De acordo com Wich e Nunn (2002), a frequência de vocalizações de longo alcance do macho dominante em primatas está associada a variações dos fatores ecológicos e sociais encontrado em cada ambiente. Esses fatores ecológicos e sociais, como distribuição de recursos e encontro entre grupos, mudam conforme os macacos-prego do PECB exploram as regiões dentro da sua área de vida (Izar, 2004; Nakai, 2007; Presotto, 2009). Portanto, essa variação na frequência de vocalizações dos machos, incluindo os dominantes, seria esperada. Mas esses dados não explicam a variação significativa no número de respostas.

Uma das hipóteses levantadas por Digweed e colaboradores (2007), para um maior número de repostas para as vocalizações de longo alcance emitidas pelos machos dominantes, é que eles são considerados bons vigias, ajudam na defesa de recursos e contra predadores, assim, responder ao indivíduo dominante seria uma forma de ter ele mais próximo, conferindo vantagens observadas dentro de um quadro ecológico. Espelhando essa hipótese para a população de macacos-prego do PECB, existem outros fatores que podem contribuir com o maior número de respostas. Os machos dominantes de macacos-prego são considerados os indivíduos, no âmbito social, mais integradores, eles são os que recebem mais catação dentro do grupo, principalmente das fêmeas e dos jovens (Izar 2004; Tiddi et al, 2012). Este é considerado um comportamento altamente afiliativo em primatas (Dunbar, 2009; Pavelka, 2011). Eles também são tolerantes com os jovens, permitindo uma

maior aproximação, fazendo com que eles sejam os principais modelos para a aprendizagem de novos comportamentos (Coelho et al., 2015;). Responder com maior frequência ao macho dominante pode ser um reflexo de que os primatas têm uma preferência de se relacionar com os membros do grupo com o qual desenvolveram uma boa relação (Takahashi & Furuichi, 1998; Silk, 2002; Botero & Stevenson, 2014). Essa ideia converge com o que foi proposto por Fischer e Price (2017), de que a comunicação acústica em primatas, incluindo a resposta do receptor, decorre da relação que foi desenvolvida entre o emissor da vocalização com os outros membros do grupo. Porém, ainda seriam necessários mais dados empíricos a fim de comprovar essa hipótese para a população de *S. nigritus* do PECB. Para analisar se o número de respostas a vocalizações de longo alcance sofre influência da relação entre os indivíduos, seria necessário identificar os membros do grupo que responderam e investigar qual o tipo de relação que foi construída entre eles e o macho dominante.

Em relação aos indivíduos do grupo, que provavelmente não têm uma relação próxima com o dominante, como os subordinados (Hinde 1983; Perry, 2011), responder às vocalizações do macho dominante, no sentido de ter ele mais próximo (segundo a hipótese de Digweed et al, 2007), não seria muito vantajoso. Na verdade, segundo Hirsh (2002), para o subordinado, ter o dominante fisicamente próximo traz algumas desvantagens consideráveis, como: (1) o dominante pode usufruir de uma fonte de alimento encontrada pelo subordinado, e se possível, monopolizar esse recurso (competição direta), (2) possibilita que o dominante vigie o subordinado, impedindo que ele tenha acesso às fêmeas que estão em estro. Mas, como no PECB ocorre o encontro entre grupos de macacos-prego (Izar, 2004; Tokuda et al, 2018), responder a vocalização do macho dominante, para ajudar na defesa de um recurso (Scarry, 2013), seria momentaneamente vantajoso. Assim, responder à vocalização de longo alcance do macho dominante seria, seguindo a hipótese

de Cheney e Seyfarth (2018), uma questão de decidir quando e como responder a um chamado, levando em conta as relações sociais construídas entre os indivíduos, conferindo uma vantagem adaptativa para o comportamento de seletividade de resposta por parte dos receptores (Owren & Rendall, 1997).

Outro ponto que merece atenção é que mesmo sem ter a maioria das suas vocalizações de longo alcance respondidas, os outros indivíduos do grupo continuam emitindo essas vocalizações, fazendo com que elas tenham apenas a função de indicar a sua localização para os outros membros do grupo (Brown et al, 1995). Nesse caso, a emissão da vocalização sem resposta, especialmente para os jovens, pode exercer uma função adaptativa no processo de percepção de informações acústicas, análoga às aves, de modo que, para processar as informações contidas em uma determinada vocalização, o indivíduo primeiro tem que ser capaz de reproduzi-la (Morton, 1998).

Para a população de macacos-prego do PECB, as vocalizações de longo alcance têm uma função de ajustar a distância mantida entre os indivíduos (item 6.1), responder de forma seletiva, com maior frequência ao macho dominante, seria tanto uma forma de indicar a sua posição espacial e, ao mesmo tempo, ter conhecimento da posição dele e, conseqüentemente, dos outros indivíduos do grupo que também respondem, respectivamente, a mesma vocalização (Noe & Laporte, 2014). Dessa forma, fazendo com que o macho dominante seja o regente (gatilho) da referência espacial da dinâmica de espaçamento entre os indivíduos, somando mais uma atribuição a sua posição de indivíduo chave (central) da rede social do grupo (Tiddi et al, 2011).

6.3. Vocalizações de lugares mais altos

As vocalizações de longo alcance para os diferentes grupos de animais que utilizam a comunicação acústica, como aves e mamíferos (Marler & Mitani, 1988), passaram por um processo adaptativo (Naguib & Wiley, 2001). A maioria dos estudos focados neste processo investiga como o espectro acústico da vocalização é adaptado para o ambiente em que o animal vive (Titze & Palaparthi, 2018), deixando uma lacuna de trabalhos que exploram outros fatores que influenciam a eficiência de transmissão destas vocalizações. O presente trabalho, além de preencher essa lacuna, traz resultados que ainda não tinham sido observados em outros estudos realizados com primatas não humanos, principalmente no que concerne o local onde as vocalizações são realizadas.

Schneider e colaboradores (2008) estudaram, entre outros fatores, a relação da altura do local com a emissão das vocalizações de longo alcance de quatro espécies simpátricas de primatas que habitam um ambiente de floresta tropical na Indonésia. Eles observaram que os primatas realizavam as vocalizações de longo alcance do extrato arbóreo mais alto. Segundo os pesquisadores, vocalizar do lugar mais alto seria em função do tempo que eles passam neste extrato, local onde os indivíduos ficam mais tempo, por conta da localização dos recursos (frutos) e sítios de dormida, e, aparentemente, vocalizar deste local não seria primariamente atribuído a uma forma de melhorar a eficiência de propagação das vocalizações. Já para os macacos- prego do PECB, observamos que eles passaram a maior parte do tempo nas encostas, mas vocalizaram com maior frequência nos topos de morro (local mais alto) (Figura 9). Esse comportamento já é observado na maioria das aves, que muitas vezes vocalizam de um lugar mais alto do que a altura em que normalmente passam a maior parte do tempo (Wiley, 1982), comportamento que até o momento não tinha sido registrado para primatas não humanos.

Embora os macacos-prego do PECB tenham vocalizado com maior frequência do local mais alto, o número de repostas para as vocalizações de longo alcance não sofreu

efeito do local onde a vocalização foi realizada, e no momento em que eles vocalizaram nos topos de morro, a média da distância mantida entre os indivíduos do grupo foi maior de quando eles vocalizaram dos outros locais (encosta e vale) (item 5.1). Esses resultados sugerem que vocalizar do local mais alto pode possibilita manter o contato com os indivíduos que estão mais distantes, e não necessariamente de estar em contato com o maior número de indivíduos. Para a população estudada, vocalizar de um lugar mais alto, principalmente em um ambiente de floresta densa, como a Mata Atlântica, pode ser uma maneira de aumentar a distância de propagação e de manter a fidelidade das informações contidas na vocalização (Marten et al., 1977; Padgham, 2004).

Para os primatas, o ambiente de floresta densa apresenta um maior desafio na propagação e fidelidade das informações contidas nas vocalizações de longo alcance (Brown et al., 1995; Kitchen et al., 2015), e nesse ambiente, vocalizações que são realizadas de lugares mais altos conseguem manter as suas características (estrutura acústica) enquanto se propagam por maiores distâncias (Waser & Waser, 1977; Maciej et al., 2011). Para outras espécies de mamíferos terrestres que usam as vocalizações de longo alcance, e inclusive apresentam uma variação na distância mantida entre os indivíduos, como hienas (East & Hofer, 1991) e elefantes (McComb et al., 2000), não teriam essa possibilidade de vocalizar, em curto prazo, do local mais alto, mas para os primatas, principalmente os arborícolas, é possível vocalizar do estrato arbóreo que aumenta a eficiência da comunicação acústica (Schneider et al., 2008). E foi esse comportamento que registramos para os macacos-prego do PECB, que, apesar de passar mais tempo nas encostas, emitem suas vocalizações de longo alcance com maior frequência dos lugares mais.

Segundo Bradbury e Vehrencamp (1998), as vocalizações de longo alcance evoluíram para se propagarem de forma eficiente com a perda mínima de sinal, e vocalizar

dos lugares mais altos, principalmente quando dispersos, pode ter sido a resposta que os macacos-prego do PECB encontraram de aperfeiçoar essa comunicação entre os indivíduos. Conforme observado nos resultados, o efeito das vocalizações sobre a diminuição da distância interindividual já é registrado na primeira observação realizada após a vocalização (depois de 5 minutos), e esse efeito pode estar diretamente ligado à própria escolha do local para vocalizar. Juntos, esses fatores podem contribuir para que a variação da distância interindividual ocorra de forma dinâmica, permitindo que os indivíduos fiquem dispersos para diminuir a competição intragrupo por alimento, e voltem a ficar coesos nos momentos em que eles se beneficiariam mais da aproximação entre eles (Luccas & Izar, 2021).

6.4. Sincronia de atividade e distância mantida entre os indivíduos

Contrariando a previsão da hipótese de que a sincronia de atividade entre os indivíduos diminui conforme eles vão ficando longe uns dos outros, os resultados mostraram que, independente da distância interindividual, a sincronização de comportamentos foi praticamente a mesma. Esse efeito também foi observado dentro de cada varredura, ou seja, em um mesmo momento, a frequência entre comportamentos síncronos entre indivíduos que estão longe ou perto foi igual. Isso não quer dizer que os membros do grupo sempre estiveram em sincronia, somente que a distância não influencia na frequência de sincronização dos comportamentos. Os resultados também indicaram que a sincronia de atividade não é influenciada pelo nível hierárquico, sexo e idade dos indivíduos.

Esse é o primeiro estudo com primatas não humanos a relatar esse tipo de resultado relacionado à sincronia de comportamentos entre os indivíduos. Os resultados da maioria

dos estudos que investigam a sincronia de atividade em primatas não humanos vai ao encontro do que foi proposto na previsão da referida hipótese, de que é observada uma relação inversa entre distância interindividual e sincronia de atividade. A previsão desta hipótese foi elaborada considerando que o aumento da distância entre os indivíduos prejudica a comunicação e a troca de informação entre eles, principalmente visuais, dificultando a manutenção da sincronia de comportamentos (Braune et al. 2005; Cortopassi & Bradbury 2006; King & Cowlishaw, 2009; Seltnann et al, 2013). Porém, os macacos-prego do PECB conseguiram manter a sincronia independente da distância interindividual, inclusive nos momentos que os membros do grupo estiveram distantes (dispersos), fora do contato visual. Esse resultado indica que para esta população a sincronia de comportamentos provavelmente ocorra por outros caminhos, que a priori não dependem da troca de informações visuais. E seguindo modelos baseados nos comportamentos dos vertebrados, seria esperado observar uma maior sincronia entre os indivíduos no comportamento de deslocamento, gerando um movimento coletivo (Couzin & Krause, 2003; Jacobs, 2010), efeito que não foi observado para os macacos-prego do PECB (figura 11).

Segundo Conrad e Roper (2000), para espécies que apresentam uma variação na coesão do grupo, em que os indivíduos podem ficar dispersos por um tempo, fora de contato, a sincronia de comportamentos é essencial para manter a união do grupo. Um fator a ser levado em conta, que também pode interferir na sincronia de comportamentos, é o tempo que os indivíduos ficam dispersos, longe uns dos outros. Ramos-Fernández e colaboradores (2011) observaram que, mesmo com a sobreposição da área de vida, incluindo o uso das mesmas rotas, sítios de dormida e fonte de recursos, diferentes sub-grupos de macacos-aranha não mantinham uma sincronização. Um dos fatores apontado pelos pesquisadores, para explicar a falta de sincronia quando dispersos, é que os sub-

grupos ficavam muito tempo (dias) afastados, sem contato, principalmente visual, impossibilitando o monitoramento dos comportamentos entre os indivíduos de diferentes sub-grupos. Na população de macaco-prego estudada, em relação à variação da distância mantida entre os membros do grupo, foi observado o oposto. A variação da distância interindividual ocorre de forma dinâmica, eles ficam dispersos e próximos varias vezes ao longo do dia, mantendo o contato com frequência quando próximos (Luccas & Izar, 2021), comportamento que pode facilitar o monitorando visual e a sincronia de atividade (Lane, 2008). Mas o monitoramento visual, que ocorre nos momentos em que os indivíduos estão coesos (próximos), não explica a mesma frequência de sincronia de comportamento observada nos momentos em que os macacos-prego estão dispersos.

Dávid-Barrett e Dunbar (2012), desenvolvendo um modelo para estudar a coordenação e sincronia de animais que vivem em grupo, apontam que, além da comunicação, o tamanho do grupo é um dos principais fatores que influenciam a sincronia de comportamentos. Para os autores, quanto maior o tamanho do grupo, mais difícil fica da informação chegar a todos os indivíduos dentro de uma janela de tempo que possibilite uma sincronia entre eles. Pesquisas com primatas não humanos que reportaram uma diminuição, ou falta, de sincronia quando os indivíduos estão dispersos, eram compostos por um grande número de indivíduos (Ramos-Fernández et al., 2011; Nishikawa et al., 2021), se comparado com o tamanho dos grupos de macacos-prego estudados nesta pesquisa (grupo CP: 8 indivíduos; grupo Caveira: 9 indivíduos). O tamanho do grupo pode ser um dos fatores que contribuem com a sincronia de atividade observada na população de *S. nigritus* do PECB, permitindo que a informação flua de forma mais eficiente, e em um curto espaço de tempo, entre poucos indivíduos, facilitando a manutenção da sincronia de comportamento entre eles (Sumpter, 2006; King et al., 2011). Para testar esta hipótese,

seria necessário realizar estudos comparativos da sincronia de atividade entre grupos de tamanhos diferentes.

Outro fator a ser levado em conta é como o tipo de organização social pode influenciar a sincronia entre os indivíduos (Conradt & Roper, 2000). Para os macacos-prego do PECB a dinâmica de espaçamento que essa população exhibe poderia ajudar na manutenção da sincronia, pois, ajustar o seu comportamento com um indivíduo que você acabou de encontrar, e vai retomar o contato novamente nos momentos que o grupo estiver coeso, constantemente trocando informação, deve ser mais viável do que tentar estar em sincronia com um indivíduo que você teve pouco, ou nenhum contato ao longo do dia (Dávid-Barrett & Dunbar, 2012). Porém, recentemente, um estudo realizado com uma população de macacos japoneses (*Macaca fuscata*) (Nishikawa et al., 2021), que possuem uma dinâmica de espaçamento interindividual muito parecida com dos macacos-prego do PECB, observou que a sincronia de comportamentos entre os membros do grupo diminuía conforme a distância entre eles aumentava. Assim, não podemos dizer que esse tipo de organização social, que possui uma dinâmica de espaçamento interindividual, seria o único fator responsável por sustentar a sincronia de atividade, independente da distância interindividual. Mas, mesmo assim, manter a sincronia de atividade também pode ser considerado um modo eficiente de evitar que os indivíduos se separem de forma definitiva (Conradt, 1998; Michelena et al, 2006).

Os indivíduos da população de macacos-prego do PECB não realizam o comportamento de catação com frequência (Santos, 2009; Presotto, 2009; Luccas e Izar, 2021), considerado um dos principais mecanismos de união e estabilidade do grupo em primatas (Dunbar, 1992; Dunbar 1996), e manter a mesma frequência de sincronia de atividade, especialmente dentro desta dinâmica de espaçamento interindividual, pode ter ajudado os macacos-prego do PECB a manter a união da unidade social, efeito observado

em vertebrados que vivem em grupos (Ruckstuhl, 2007). O próximo desafio, que pode ajudar a esclarecer a relação entre sincronia de atividade e estabilidade do grupo, seria de tentar entender de que forma a sincronia de comportamentos para essa população é mantida, mesmo quando os indivíduos estão dispersos. Considerando a complexidade deste tipo de organização social (Aureli et al., 2008), é muito provável que os primatas não humanos que apresentem esse tipo de organização utilizem um conjunto de mecanismos, incluindo os responsáveis por manter a união entre os membros do grupo, que ainda não foram explorados ou parcialmente compreendidos.

O resultado de que a proporção de sincronia de atividade de comportamentos entre os indivíduos de diferentes classes de nível hierarquia, sexo e idade, é praticamente a mesma, reforça a hipótese de que a sincronia pode ser um dos pilares responsáveis pela manutenção da estabilidade dos grupos estudados. Era esperado, seguindo a hipótese, de que as duplas formadas por indivíduos de diferentes classes apresentassem uma menor sincronia, pois cada indivíduo possui uma necessidade diferente, e para eles estarem em sincronia, em prol da coesão do grupo, resultaria em um custo individual, podendo até levar a migração para outro grupo (Conradt & Roper, 2005). A frequência e proporção de sincronia de comportamentos, observada para os macacos-prego do PECB, indica que para eles esse custo não é muito alto, visto que durante o tempo de coleta de dados (19 meses), nenhum indivíduo, de ambos os grupos, deixou a unidade social. Analisando por outra perspectiva, o custo de manter a sincronia para os indivíduos das diferentes classes pode realmente ser alto, mas o custo de não estar em sincronia e dividir o grupo, ou até migrar dele, pode ser ainda maior, pois, para cada indivíduo existe um custo em viver em grupo (transmissão de doenças e competição intragrupo), incluindo os primatas diurnos, mais os benefícios (redução do risco de predação) ainda são considerados maiores (Watve & Jog, 1997; Broom, Koenig & Borries, 2009).

Em relação ao custo, ele é gerado quando um indivíduo deixa de realizar um comportamento, relacionado com a obtenção de um recurso alimentar, para estar em sincronia com os demais (King & Sueur, 2011). Na população de macacos-prego do PECB existe uma variação no tipo e quantidade de alimentos ingeridos pelos indivíduos de diferente sexo e idade (Santos, 2009), mas os resultados indicaram que dentre as categorias de comportamentos, comendo foi a que teve a maior proporção de sincronia (figura 11). Apesar das diferentes dietas, os indivíduos foram capazes de manter, em média, mais de um quarto (27,12 %) da proporção de sincronia durante o comportamento de comer (figura 11). Para os primatas que vivem em grupo é normal observar essa sincronia durante o comportamento de alimentação, especialmente quando eles estão comendo frutos, momento em que a os indivíduos do grupo se juntam, ficando coesos, na mesma fonte de recurso (fruteira) (Agetsuma, 1995; Tombak et al., 2012). Já os macacos-prego do PECB, tem uma tendência de ficarem mais dispersos quando estão se alimentando de frutos (Luccas, 2016; Lucas & Izar 2021), e mesmo assim, apresentaram uma grande sincronia, se comparado aos outros comportamentos. De uma forma geral, manter a mesma frequência de sincronia entre os diferentes comportamentos, frente a variação da distância interindividual, pode ser a chave para a manutenção deste tipo de organização social desta população.

Nos primatas, o tipo de organização social pode influenciar todas as interações e comportamentos (Kappeler, 1999; Kasper & Voelkel, 2009), e manter a sincronia, independente da distância e classe dos indivíduos, pode ter sido resultado da influência da dinâmica de espaçamento fluida observada para esta população. A distância entre os indivíduos reflete, em parte, como os membros do grupo equilibram o balanço entre os custos e benefícios associados à vida em grupo (Dittus, 1988), e a frequência de sincronia de atividade observada pode ser uma forma de equilibrar essa balança, mas ainda seria

necessário entender de que forma, ou, quais são os mecanismos usados para manter essa sincronia. Realizar pesquisa com espécies que possuem esse tipo de organização social é um desafio, principalmente o estudo relacionado à manutenção da estrutura do grupo, que está em constante mudança (Ramos-Fernandez et. al., 2011), e investigar esses mecanismos, como a sincronia de atividade, pode nos ajudar a compreender um pouco mais sobre a plasticidade deste tipo de organização.

7. CONCLUSÃO

7.1. Distância interindividual e vocalizações de longo alcance

Investigando as vocalizações de longo alcance, observamos que elas podem desempenhar funções que estão além da necessidade dos indivíduos de manter o contato nos momentos em que o grupo está disperso. Apesar de apresentar uma variação na distância interindividual ao longo do dia, os macacos-prego do PECB permaneceram a maior parte do tempo dentro de uma distância que viabiliza a comunicação acústica. E dentro desta dinâmica de espaçamento, as vocalizações de longo alcance podem ser usadas para ajustar a distância mantida entre os membros do grupo, dado que a distância interindividual tem uma tendência de diminuir depois da emissão desse tipo de vocalização. Permanecer dentro da distância da comunicação acústica já tinha sido observado para outros primatas, mas um aumento da coesão em função de uma vocalização de longo alcance ainda não tinha sido registrado. Assim, podemos considerar que em ambientes de pouca visibilidade, como florestas densas, as vocalizações de longo alcance podem ajudar na manutenção do distanciamento entre os indivíduos, mais ainda não sabemos como esse, e outros mecanismos, contribuem um com outros para manter a estabilidade em grupos que possuem uma organização social parecida com a população de macacos-prego do PECB.

Também observamos que os macacos-prego estudados realizam alguns comportamentos que aparentemente podem ajudar na eficiência da propagação das vocalizações de longo alcance, como emitir elas com maior frequência dos lugares mais altos (topo de morro) dentro da sua área de vida. E se comparado aos outros locais (encosta e vale), a média da distância interindividual foi maior nos momentos que as vocalizações de longo alcance foram emitidas nos topos de morro. Esses resultados, além de serem inéditos para primatas não humanos, deixam mais perguntas do que respostas: como os macacos-prego desenvolveram esse comportamento de vocalizar dos lugares mais altos? É um comportamento que depende de um processo de aprendizagem? Caso a resposta seja sim, por qual processo seria? O resultado de que os machos dominantes possuem o maior número de respostas por vocalização pode ser um bom ponto de partida para futuras investigações, no sentido que as vocalizações emitidas por eles, incluindo o local onde elas são realizadas, têm uma maior relevância para os outros membros do grupo.

Portanto, os resultados obtidos nesta pesquisa são especialmente interessante porque pode direcionar outras frentes de investigações relacionada à vocalização de primatas que não esteja relacionada com o processo de adaptação do espectro acústico ou da própria morfologia do aparato vocal. Como a base estrutural para o desenvolvimento das vocalizações dos primatas não humanos é considerada inata (Egnor & Hauser, 2004; Tomasello, 2008), estudos relacionados à comunicação acústica nos primatas focam principalmente no desenvolvimento (ontogênese) do sistema vocal, incluindo a produção e percepção de estímulos acústicos e no estudo comparativo com o desenvolvimento da comunicação vocal em humanos (Owren et al., 2011; De Gregorio et al., 2021), deixando um pouco de lado o papel que o próprio local onde a comunicação (vocalização) é realizada pode ter nesse processo ontogenético.

7.2. Sincronia de atividade independente da distância.

Seguindo a previsão das hipóteses, o resultado de que a frequência de sincronia de atividade é a mesma, independente da distância interindividual, não era esperado, porém, não menos relevante. Por apresentar uma variação na distância mantida entre os indivíduos, que ficam muitas vezes ao longo do dia fora do contato visual, era esperada uma diminuição da sincronia de atividade, principalmente quando dispersos, momento que a comunicação ficaria mais prejudicada. O principal fator apontado como responsável pela diminuição da sincronia é a falta de comunicação. Assim, os resultados encontrados sugerem que os macacos-prego do PECB de alguma forma conseguem manter a comunicação mesmo quando dispersos, permitindo a troca de informação e, conseqüentemente, a manutenção da sincronia de comportamentos. Outra hipótese é que a sincronia de atividade desta população ocorra por outros caminhos, desconhecidos até o momento, que não estejam relacionados com a comunicação acústica.

Os indivíduos de diferentes classes de nível hierárquico, sexo e idade, que podem possuir necessidades divergentes em um dado momento, também apresentaram praticamente a mesma proporção de comportamentos síncronos. Considerando que a população de macacos-prego do PECB realiza poucos comportamentos de cunho social, que são importantes para manter a estabilidade do grupo, a sincronia de atividade pode ajudar nessa união. Mas ainda são necessários mais dados para investigar se a falta de correlação da sincronia de comportamentos com o aumento da distância interindividual tem uma relação com a função da sincronia de manter ou ajudar na união entre os membros da unidade social. Até o momento sabemos que, comparando com outros primatas que possuem uma variação espaço-temporal na distância mantida entre os indivíduos, parecida

com a população de macacos-prego do PECB, manter a mesma sincronia de atividade, independente da distancia interindividual, não é uma característica única de primatas que possuem esse tipo de organização social.

REFERÊNCIAS

Ab'Sáber, A. N. (2003). *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas* (Vol. 1). Ateliê Editorial.

Agetsuma, N. (1995). Foraging synchrony in a group of Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Folia Primatologica*, 64(4), 167-179.

Aguiar, O. D. (2003). Comparação entre os métodos de quadrantes e parcelas na caracterização da composição florística e fitossociológica de um trecho de floresta ombrófila densa no Parque Estadual Carlos Botelho–São Miguel Arcanjo, São Paulo. *Comparação entre os métodos de quadrantes e parcelas na caracterização da composição florística e fitossociológica de um trecho de floresta ombrófila densa no Parque Estadual" Carlos Botelho": São Miguel Arcanjo, São Paulo.*

Alfaro, J. W. L. (2005). Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 67(3), 313-328.

Alfaro, J. W. L., Matthews, L., Boyette, A. H., Macfarlan, S. J., Phillips, K. A., Falótico, T., & Alfaro, M. E. (2012). Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 299-314.

Alfaro, J. W. L., Silva Jr, J. D. S. E., & Rylands, A. B. (2012). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *S apajus* and *C ebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273-286.

Allan, A. T., & Hill, R. A. (2018). What have we been looking at? A call for consistency in studies of primate vigilance. *American journal of physical anthropology*, 165, 4-22.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227-266.

Arbib, M. A., Liebal, K., & Pika, S. (2008). Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language. *Current anthropology*, 49(6), 1053-1076.

Archie, E. A., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1586), 513-522.

Attenborough, K. (2002). Sound propagation close to the ground. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 34(1), 51-82.

Aureli, F., Schaffner, C. M., Asensio, N., & Lusseau, D. (2012). What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, ar122.

Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Di Fiore, A., Dunbar, R. I. M., Henzi, P. S., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehman, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & van Schaik, C. P. (2008). Fission–fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.

Babiszewska, M., Schel, A. M., Wilke, C., & Slocombe, K. E. (2015). Social, contextual, and individual factors affecting the occurrence and acoustic structure of drumming bouts in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American journal of physical anthropology*, 156(1), 125-134.

Bernstein, I. S. (2007). Social mechanisms in the control of primate aggression. *Primates in perspective*, 562-571.

Boinski, S. (1993). Vocal coordination of troop movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, 30(2), 85-100.

Boinski, S., & Campbell, A. F. (1996). The Huh Vocalization of White-faced Capuchins: a Spacing Call Disguised as a Food Call? *Ethology*, 102(6), 826-840.

Botero, S., & Stevenson, P. R. (2014). Coat color is not an indicator of subspecies identity in Colombian woolly monkeys. In *The Woolly Monkey* (pp. 17-31). Springer, New York, NY.

Bourjade, M., & Sueur, C. (2010). Shared or unshared consensus for collective movement? Towards methodological concerns. *Behavioural processes*.

Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1998). Principles of animal communication.

- Braune, P., Schmidt, S., & Zimmermann, E. (2005). Spacing and group coordination in a nocturnal primate, the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*): the role of olfactory and acoustic signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(6), 587-596.
- Broom, M., Koenig, A., & Borries, C. (2009). Variation in dominance hierarchies among group-living animals: modeling stability and the likelihood of coalitions. *Behavioral Ecology*, ar069.
- Brown, C. H., & Waser, P. M. (1988). Environmental influences on the structure of primate vocalizations. In *Primate vocal communication* (pp. 51-66). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Brown, C. H., Gomez, R., & Waser, P. M. (1995). Old world monkey vocalizations: adaptation to the local habitat?. *Animal behaviour*, 50(4), 945-961.
- Caine, N. G., & Stevens, C. (1990). Evidence for a "monitoring call" in red-bellied tamarins. *American Journal of Primatology*, 22(4), 251-262.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59-70.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2018). Flexible usage and social function in primate vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(9), 1974-1979.
- Coelho, C. G., Falótico, T., Izar, P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). *Animal cognition*, 18(4), 911-919.
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin. Social relationships in a fission-fusion society. Cap 4. Mann, J., RC Connor, PL Tyack y H. Whitehead (Ed.).
- Conradt, L. (1998). Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants?. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1403), 1359-1368.

- Conradt, L., & Roper, T. J. (2000). Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1458), 2213-2218.
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Consensus decision making in animals. *Trends in ecology & evolution*, 20(8), 449-456.
- Conradt, L., & Roper, T. J. (2007). Democracy in animals: the evolution of shared group decisions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1623), 2317-2326.
- Cortopassi, K. A., & Bradbury, J. W. (2006). Contact call diversity in wild orange-fronted parakeet pairs, *Aratinga canicularis*. *Animal Behaviour*, 71(5), 1141-1154.
- Couzin, I. D. (2006). Behavioral ecology: social organization in fission–fusion societies. *Current Biology*, 16(5), R169-R171.
- Couzin, I. D., & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32(1), 10-1016.
- Dávid-Barrett, T., & Dunbar, R. I. (2012). Cooperation, behavioural synchrony and status in social networks. *Journal of theoretical biology*, 308, 88-95.
- de Kort, S. R., Eldermire, E. R., Cramer, E. R., & Vehrencamp, S. L. (2009). The deterrent effect of bird song in territory defense. *Behavioral Ecology*, 20(1), 200-206.
- Delgado, R. A. (2006). Sexual selection in the loud calls of male primates: signal content and function. *International journal of primatology*, 27(1), 5-25.
- DeVore, I. (1979). *A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes* (pp. 343-362). Aldine, New York, reprinted In: *Primate Ecology: Problem-oriented Field Studies*, RW SOSSMAN (ed.), John Wiley & Sons, New York.
- Di Bitetti, M. S., & Wheeler, B. C. (2017). The vocal repertoire of the black-horned capuchin (*Cebus [Sapajus] nigritus*): an acoustic and contextual analysis.
- Dias, A. C., & do Couto, H. T. Z. (2005). Comparação de métodos de amostragem na Floresta Ombrófila Densa–Parque Estadual Carlos Botelho/SP-Brasil. Comparison of

sampling methods in the Dense Ombrophylous Forest, Carlos Botelho State Park, São Paulo, Brazil. *Revista do Instituto Florestal*.

Digweed, S. M., Fedigan, L. M., & Rendall, D. (2007). Who cares who calls? Selective responses to the lost calls of socially dominant group members in the white-faced capuchin (*Cebus Capucinus*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 69(7), 829-835.

Dittus, W. P. (1988). Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress. *Animal Behaviour*, 36(6), 1626-1645.

Dunbar, R. I. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of human evolution*, 22(6), 469-493.

Dunbar, R. I. (1996). Groups, gossip, and the evolution of language. In *New aspects of human ethology* (pp. 77-89). Springer, Boston, MA.

Dunbar, R. I. (2009). The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*, 36(5), 562-572.

East, M. L., & Hofer, H. (1991). Loud calling in a female-dominated mammalian society: I. Structure and composition of whooping bouts of spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, 42(4), 637-649.

Eckhardt, N., Polansky, L., & Boesch, C. (2015). Spatial cohesion of adult male chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Tai National Park, Côte d'Ivoire. *American Journal of Primatology*, 77(2), 125-134.

Egnor, S. R., & Hauser, M. D. (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends in neurosciences*, 27(11), 649-654.

Ehlers, R. S. (2007). Análise de séries temporais. *Laboratório de Estatística e Geoinformação. Universidade Federal do Paraná*.

Ey, E., & Fischer, J. (2009). The “acoustic adaptation hypothesis”—a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, 19(1-2), 21-48.

- Ey, E., Pfefferle, D., & Fischer, J. (2007). Do age-and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. *Primates*, 48(4), 253-267.
- Fagundes, A. J. F. M. (1981). Cálculo de concordância entre observadores. *Fagundes AJFM. Descrição, definição e registro do comportamento*. São Paulo: Edicon, 67-77.
- Fischer, J., & Price, T. (2017). Meaning, intention, and inference in primate vocal communication. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 82, 22-31.
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2001). Acoustic features of female chacma baboon barks. *Ethology*, 107(1), 33-54.
- Forrest, T. G. (1994). From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American zoologist*, 34(6), 644-654.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge University Press.
- Gompper, M. E. (1996). Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral ecology*, 7(3), 254-263.
- Halloy, M., & Kleiman, D. G. (1994). Acoustic structure of long calls in free-ranging groups of golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology*, 32(4), 303-310.
- Harcourt, A. H., Stewart, K. J., & Hauser, M. (1993). Functions of wild gorilla 'close' calls. I. Repertoire, context, and interspecific comparison. *Behaviour*, 124(1), 89-122.
- Hauser, M. D. (1993). The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *The American Naturalist*, 142(3), 528-542.
- Hinde, R. (1983). Description and proximate factors influencing social structure. *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, 65-120.
- Hirsch, B. T. (2002). Social monitoring and vigilance behavior in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(6), 458-464.
- Holekamp, K. E., Cooper, S. M., Katona, C. I., Berry, N. A., Frank, L. G., & Smale, L. (1997). Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, 78(1), 55-64.

Instituto Florestal. (2008). Parque Estadual Carlos Botelho: plano de manejo. São Paulo, Instituto Florestal.

Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155.

Isbell, L. A., & Young, T. P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139(2), 177-202.

Itoh, N., & Nishida, T. (2007). Chimpanzee grouping patterns and food availability in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 48(2), 87-96.

Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141(1), 71-99.

Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M. & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigrinus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331.

Jacobs, A. (2010). Group cohesiveness during collective movements: Travelling apart together. *Behavioural Processes*, 84(3), 678-680.

Kappeler, P. M. (1999). Convergence and divergence in primate social systems. *Primate communities*. Cambridge University Press, Cambridge, 158-170.

Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740.

Kasper, C., & Voelkl, B. (2009). A social network analysis of primate groups. *Primates*, 50(4), 343-356.

Kazahari, N., & Agetsuma, N. (2008). Social factors enhancing foraging success of a wild group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in a patchy food environment. *Behaviour*, 843-860.

- Kerth, G., & B. Konig, B. (1999). Fission, fusion and nonrandom association in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*), *Behaviour*, 136(9), 1187-1202.
- Khanna, S. M., & Tonndorf, J. (1978). Comparative cochlear anatomy and biophysics. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 64(S1), S15-S15.
- King, A. J., & Cowlishaw, G. (2009). All together now: behavioural synchrony in baboons. *Animal Behaviour*, 78(6), 1381-1387.
- King, A. J., & Sueur, C. (2011). Where next? Group coordination and collective decision making by primates. *International Journal of Primatology*, 32(6), 1245-1267.
- King, A. J., Sueur, C., Huchard, E., & Cowlishaw, G. (2011). A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Animal Behaviour*, 82(6), 1337-1345.
- King, J. E., & Fobes, J. L. (1982). Complex learning by primates. *Primate behavior*, 327-360.
- Kitchen, D. M., Cunha, R. G. T. D., Holzmann, I., & Oliveira, D. A. G. D. (2015). Function of loud calls in howler monkeys. In *Howler Monkeys* (pp. 369-399). Springer, New York, NY.
- Koenig, A., & Borries, C. (2006). The predictive power of socioecological models: a reconsideration of resource characteristics, agonism, and dominance hierarchies. In: Hohmann G, Robbins M.M, Boesch C, (Eds), *Feeding ecology in apes and other primates* (pp. 263–284), Cambridge, Cambridge University Press.
- Ladich, F., & Winkler, H. (2017). Acoustic communication in terrestrial and aquatic vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 220(13), 2306-2317.
- Lane, L. (2008). *Social influences on visual attention in primates* (Doctoral dissertation, University of Portsmouth).
- Lisboa, C. A., Mendes, F. D. C., Silveira, M., & de Souza Aguiar, L. M. (2021). The Vocal Repertoire of the Bearded Capuchin (Cebidae: *Sapajus libidinosus*): Implications for Understanding the Complexity of Neotropical Primate Communication. *Folia Primatologica*, 92(3), 151-163.

Luccas, V. R. (2016). *Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (Sapajus nigritus) na Mata Atlântica* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Luccas, V., & Izar, P. (2021). Black capuchin monkeys dynamically adjust group spread throughout the day. *Primates*, 62(5), 789-799.

Lynch-Alfaro, J. W. (2007). Subgrouping patterns in a group of wild *Cebus apella nigritus*. *International Journal of Primatology*, 28(2), 271-289.

Maciej, P., Fischer, J., & Hammerschmidt, K. (2011). Transmission characteristics of primate vocalizations: implications for acoustic analyses. *PloS one*, 6(8), e23015.

Marler, P., & Mitani, J. (1988). Vocal communication in primates and birds: parallels and contrasts. In *Primate vocal communication* (pp. 3-14). Springer, Berlin, Heidelberg.

Marten, K., Quine, D., & Marler, P. (1977). Sound transmission and its significance for animal vocalization: II. Tropical forest habitats. *Behavioral ecology and sociobiology*, 291-302.

Mathevon, N., Dabelsteen, T., & Blumenrath, S. H. (2005). Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 117(1), 442-449.

McComb, K., Moss, C., Sayialel, S., & Baker, L. (2000). Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants. *Animal behaviour*, 59(6), 1103-1109.

Meunier, H., Leca, J. B., Deneubourg, J. L., & Petit, O. (2006). Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours. *Behaviour*, 143(12), 1511-1527.

Michelena, P., Noël, S., Gautrais, J., Gerard, J. F., Deneubourg, J. L., & Bon, R. (2006). Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia*, 148(1), 170-180.

Mitani, J. C., & Brandt, K. L. (1994). Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzees. *Ethology*, 96(3), 233-252.

Mitani, J. C., & Stuht, J. (1998). The evolution of nonhuman primate loud calls: acoustic adaptation for long-distance transmission. *Primates*, 39(2), 171-182.

Mitani, J. C., Gros-Louis, J., & Macedonia, J. M. (1996). Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 17(4), 569-583.

Morton, E. S. (1998). Degradation and signal ranging in birds: memory matters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 135-137.

Naguib, M., & Wiley, R. H. (2001). Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal behaviour*, 62(5), 825-837.

Nakai, É. S. (2007). *Fissão-fusão em Cebus nigritus: Flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes* (Master dissertation, Universidade de São Paulo).

Negreiros, O.C., Custodio Filho, A., Dias, A. C., Franco, G. A. D. C., Couto, H. T. Z. do, Vieira, M. G. L., & Moura Netto, B. V. de . (1995). Análise estrutural de um trecho de floresta pluvial tropical, Parque Estadual de Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras (SP - Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, 7(1), 1-33.

Nishikawa, M., Suzuki, M., & Sprague, D. S. (2021). Activity synchrony and travel direction synchrony in wild female Japanese macaques. *Behavioural Processes*, 191, 104473.

Noë, R., & Laporte, M. (2014). Socio-spatial cognition in vervet monkeys. *Animal cognition*, 17(3), 597-607.

Oates, J. F., Bocian, C. M., & Terranova, C. J. (2000). The loud calls of black-and-white colobus monkeys: their adaptive and taxonomic significance in light of new data. *Old world monkeys*, 431-452.

Oliveira, D. A. G. (2002). Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul*: estrutura e contextos. *Universidade de São Paulo*.

Oliveira, D. A., & Ades, C. (2004). Long-distance calls in Neotropical primates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 393-398.

- Otani, Y., Sawada, A., & Hanya, G. (2014). Short-term separation from groups by male Japanese Macaques: costs and benefits in feeding behavior and social interaction. *American Journal of Primatology*, 76(4), 374-384.
- Owren, M. J., & Rendall, D. (1997). An affect-conditioning model of nonhuman primate vocal signaling. In *Communication* (pp. 299-346). Springer, Boston, MA.
- Padgham, M. (2004). Reverberation and frequency attenuation in forests—implications for acoustic communication in animals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(1), 402-410.
- Palombit, R. A. (1992). A preliminary study of vocal communication in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). II. Potential of calls to regulate intragroup spacing. *International Journal of Primatology*, 13(2), 183-207.
- Pavelka, M. S. (2011). Mechanisms of cohesion in black howler monkeys. In *Origins of Altruism and Cooperation* (pp. 167-178). Springer New York.
- Perry, S. (2011). Social traditions and social learning in capuchin monkeys (*Cebus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1567), 988-996.
- Petit, O., & Bon, R. (2010). Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, 84(3), 635-647.
- Presotto, A. (2009). Mapas cognitivos de primatas: análise de movimentos e rotas de *Cebus nigritus* apoiada por sistemas de informação geográfica.
- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric?. *Animal Behaviour*, 80(1), 125-132.
- Ramos-Fernández, G. (2005). Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates?. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1077-1092.
- Ramos-Fernández, G., & Morales, J. M. (2014). Unraveling fission-fusion dynamics: how subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(8), 1225-1235.

- Ramos-Fernández, G., Pinacho-Guendulain, B., Miranda-Pérez, A., & Boyer, D. (2011). No evidence of coordination between different subgroups in the fission–fusion society of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1367-1382.
- Rands, S. A., Cowlshaw, G., Pettifor, R. A., Rowcliffe, J. M., & Johnstone, R. A. (2008). The emergence of leaders and followers in foraging pairs when the qualities of individuals differ. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 1-17.
- Rímoli, J., Strier, K. B., & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigrinus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *A primatologia no Brasil*, 9, 130-146.
- Ruckstuhl, K. E. (2007). Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 245-257.
- Sakura, O. (1994). Factors affecting party size and composition of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) Bossou, Guinea. *International Journal of Primatology*, 15(2), 167-183.
- Santos, L. P. C. D. (2009). *Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de Cebus nigrinus em área de Mata Atlântica* (Masters dissertation, Universidade de São Paulo).
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2013). Ecological and social correlates of chimpanzee tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120416.
- Scarry, C. J. (2013). Between-group contest competition among tufted capuchin monkeys, *Sapajus nigrinus*, and the role of male resource defence. *Animal Behaviour*, 85(5), 931-939.
- Schneider, C., Hodges, K., Fischer, J., & Hammerschmidt, K. (2008). Acoustic niches of Siberut primates. *International Journal of Primatology*, 29(3), 601-613.
- Schreier, A. L., & Swedell, L. (2012). Ecology and sociality in a multilevel society: ecological determinants of spatial cohesion in hamadryas baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 580-588.
- Seltmann, A., Majolo, B., Schülke, O., & Ostner, J. (2013). The organization of collective group movements in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): social structure drives processes of group coordination in macaques. *Plos One*, 8(6), e67285.

- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1997). Behavioral mechanisms underlying vocal communication in nonhuman primates. *Animal Learning & Behavior*, 25(3), 249-267.
- Shultz, S., Faurie, C., & Noë, R. (2003). Behavioural responses of Diana monkeys to male long-distance calls: changes in ranging, association patterns and activity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(4), 238-245.
- Silk, J. B. (2002). The form and function of reconciliation in primates. *Annual review of anthropology*, 31(1), 21-44.
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76(3), 619-636.
- Smith-Aguilar, S. E., Ramos-Fernández, G., & Getz, W. M. (2016). Seasonal Changes in Socio-Spatial Structure in a Group of Free-Living Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PLoS one*, 11(6), e0157228.
- Steinmetz, S. (2005). Vocalizações de longo alcance como comunicação intra-grupal nos bugios (*Alouatta guariba*). *Neotropical Primates*, 13(2), 11-15.
- Sterck, E. H., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 291-309.
- Strier, K. B. (2009). Seeing the forest through the seeds. *Current Anthropology*, 50(2), 213-228.
- Stueckle, S., & Zinner, D. (2008). To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Animal Behaviour*, 75(6), 1995-2004.
- Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., & Aureli, F. (2011). Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608-1617.
- Sugiura, H., Shimooka, Y., & Tsuji, Y. (2011). Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1348-1366.

- Sumpter, D. J. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical transactions of the royal society B: Biological Sciences*, 361(1465), 5-22.
- Suscke, P. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una, sul da Bahia* (Doctoral dissertation, Ph. D. dissertation. University of Sao Paulo, Sao Paulo).
- Takahashi, H., & Furuichi, T. (1998). Comparative study of grooming relationships among wild Japanese macaques in Kinkazan A troop and Yakushima M troop. *Primates*, 39(3), 365-374.
- Teixeira da Cunha, R. G., & Byrne, R. W. (2009). The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions. In *South American Primates* (pp. 341-363). Springer, New York, NY.
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., & Voelkl, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8), 812-820.
- Titze, I. R., & Palaparathi, A. (2018). Radiation efficiency for long-range vocal communication in mammals and birds. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 143(5), 2813-2824.
- Tokuda, M. (2012). *Dispersão e estrutura social de macacos-prego (Sapajus nigritus) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- Tokuda, M., Martins, M. M., & Izar, P. (2018). Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). *acta ethologica*, 21(1), 1-11.
- Tombak, K. J., Reid, A. J., Chapman, C. A., Rothman, J. M., Johnson, C. A., & Reyna-Hurtado, R. (2012). Patch depletion behavior differs between sympatric folivorous primates. *Primates*, 53(1), 57-64.
- Vahl, W. K., Van Der Meer, J., Meijer, K., Piersma, T., & Weissing, F. J. (2007). Interference competition, the spatial distribution of food and free-living foragers. *Animal Behaviour*, 74(5), 1493-1503.

- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen, V., Foley, R. A. (Eds.), *Comparative Socioecology*, Blackwell, Oxford, 195-218.
- Velicer, W. F. & Colby, S. M. (1997). Time series analysis for prevention and treatment research. In K. J. Bryant, M. Windle, & S. G. West (Eds.) *The Science of Prevention: Methodological Advances from Alcohol and Substance Abuse Research*. (pp. 211-249). Washington, DC, American Psychological Association.
- Velicer, W. F., & Fava, J. L. (2003). Time series analysis. In J. Schinka & W. F. Velicer (Eds.), *Research Methods in Psychology, Handbook of psychology*, 2, 581-606.
- Visalberghi, E. (1990). Tool use in *Cebus*. *Folia Primatologica*, 54(3-4), 146-154.
- Visalberghi, E., Fragaszy, D. M., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and tool use. *Science (New York, NY)*, 308(5724), 951-2.
- Waser, P. M., & Brown, C. H. (1986). Habitat acoustics and primate communication. *American journal of primatology*, 10(2), 135-154.
- Waser, P. M., & Waser, M. S. (1977). Experimental studies of primate vocalization: Specializations for long-distance propagation. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 43(3), 239-263.
- Watve, M. G., & Jog, M. M. (1997). Epidemic diseases and host clustering: an optimum cluster size ensures maximum survival. *Journal of Theoretical Biology*, 184(2), 165-169.
- Wheeler, B. C. (2010). Production and perception of situationally variable alarm calls in wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrurus*). *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(6), 989-1000.
- Wich, S. A., & Nunn, C. L. (2002). Do male "long-distance calls" function in mate defense? A comparative study of long-distance calls in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(6), 474-484.
- Wiley, R. H. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *Acoustic communication in birds*, 1, 131-181.

Wiszniewski, J., Allen, S. J., & Möller, L. M. (2009). Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 77(6), 1449-1457.

Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz, M. (2005). The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69(6), 1357-1371.