UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Andrews Michel Fernandes Oliveira Nunes

# Identificação da cultura do uso de varetas para sondagem em populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

**São Paulo**

**julho/2023**

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Andrews Michel Fernandes Oliveira Nunes

# Identificação da cultura do uso de varetas para sondagem em populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

## Versão corrigida

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Psicologia.

Orientador: Dr. Tiago Falótico

**São Paulo**

**julho/2023**

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

Catalogação na publicação Biblioteca
Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo Dados
fornecidos pelo(a) autor(a)

Nunes, Andrews Michel Fernandes Oliveira

Identificação da cultura do uso de varetas para sondagem em populações selvagens de macacos-prego (Sapajus libidinosus) / Andrews Michel Fernandes Oliveira

Nunes; orientador Tiago Falótico. -- São Paulo, 2023.

85 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -

- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2023.

1. Utilização de ferramenta. 2. Primatas. 3. Cultura animal. 4. Tradição. 5. Comportamento animal. I. Falótico, Tiago, orient. II. Título.

Nome: Nunes, Andrews Michel Fernandes Oliveira

Título: Identificação da cultura do uso de varetas para sondagem em populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

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

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Dedico este trabalho a minha mãe (*in memorian*), que era uma sonhadora e sempre sorria com as belas coisas da vida. Sem o seu amor incondicional, não teria chegado até aqui.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha esposa Cristiane por todo amor, carinho e paciência durante todo o processo do mestrado, por todos os conselhos que me deu e por sempre estar comigo nos momentos mais difíceis e também nos momentos de alegrias. Sem ela não conseguiria chegar até aqui. Aos meus filhos Vitor e Lucas por sempre me trazer alegria e sempre com curiosidades me perguntar sobre os macacos e outros bichos que por vezes viam em fotos que eu enviava do campo. Só tenho a agradecer a esta família linda que eu tenho e tanto amo. Obrigado por me darem suporte e amor. Vocês são meu alicerce. Amo vocês.

Agradeço ao meu orientador Dr. Tiago Falótico que desde o começo sempre esteve ao meu lado, me ensinando e me apoiando. Agradeço por todo o ensinamento em campo no qual sempre estava disposto a responder as minhas dúvidas e curiosidades. Agradeço por todas as vezes que me apoiou em momentos difíceis da pesquisa, pelos elogios e cobranças feitas em momentos que era necessário. Por me dar a oportunidade de conhecer os macacos-prego e poder trabalhar com eles. Um desejo que sempre tive durante a graduação e que agora está se concretizando. Obrigado por tudo.

Agradeço a Tati Valença por todos os momentos em me deu força para continuar e realizar o meu sonho de trabalhar com primatas. Por estar ao meu lado em campo em Ubajara em dias de sol e de chuva e sempre ajudando com os aparatos e com a pesquisa. Agradeço a Beatriz Cabrera pelas conversas e pelo apoio nesse processo de minha vida, sempre me aconselhando e dando força para seguir nesse caminho!

Agradeço ao meu amigo Henrique Rufo que sempre me inspirou no mundo da primatologia e que mesmo antes de estar no mestrado sempre tivemos longas conversas sobre divulgação científica, biologia e primatologia! Agradeço a Amanda Macedo e a todos e a todas que de alguma forma participaram e estiveram presentes nesse processo.

Agradeço ao Prof. Dr. Eduardo Ottoni e a Profª. Drª Renata Ferreira pelos comentários, críticas e sugestões durante a qualificação que me ajudou a melhorar este trabalho de pesquisa.

Ao IBAMA pela autorização para a realização desta pesquisa

A FAPESP pelo suporte financeiro (processo: 2020/10412-8)

E a todos que de alguma forma cruzaram meu caminho nos Parques em que estive trabalhando em campo. E aos macacos que me encantaram desde o primeiro momento que os vi. Em especial um macho-adulto (Naso) e sua família do grupo Mínimo que sempre lembro com muito carinho.

## RESUMO

Nunes, A. M. F. O. (2023). Identificação da cultura do uso de varetas para sondagem em populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Macacos-prego são um modelo interessante para estudos de cultura e tradições de uso de objetos, pois são manipulativos, inovadores na solução de problemas e tolerantes a presença de outros indivíduos aumentando a possibilidade de aprendizagem social. Diversos estudos relacionados à variação cultural no uso de pedras como ferramentas por macacos-prego foram realizados, mas pouco se sabe sobre a variação do uso de ferramentas de sondas. Estudos feitos no Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC) mostraram que os macacos-prego que lá habitam utilizam varetas para sondar fendas, buracos e para obter mel de abelhas. Sendo a única população conhecida que faz o uso de varetas habitualmente. O objetivo dessa pesquisa foi desenvolver e aplicar testes de campo para grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) não habituados das populações dos Parques Nacionais de Ubajara (PNU) e da Chapada dos Veadeiros (PNCV), para obter informações sobre a ocorrência de comportamentos de uso de sonda e verificar variações comportamentais entre populações. Para avaliar o uso de sondas foi elaborado um aparato experimental de sondagem que foi exposto em 3 fases: (1) sem facilitação, (2) vareta disponível em cima do aparato e (3) varetas pré-inseridas. Usamos o PNSC como linha de base. Nessa população o aparato foi resolvido na fase 1 como esperado. Entretanto, nas outras populações testadas os indivíduos não utilizaram varetas no aparato em nenhuma fase. Isso indica que os indivíduos destas populações (PNU e PNCV) não possuem este comportamento de uso de sonda em seu repertório, ao menos nesse contexto. Os resultados sugerem também que o uso de ferramentas de sonda não é uma inovação facilmente desenvolvida pelos indivíduos, o que pode ajudar a explicar sua ausência na maioria das populações de macacos-prego.



**Palavras chaves:** variação cultural, uso de ferramentas, tradições

## ABSTRACT

Nunes, A. M. F. O. (2023). Identification of the probing stick tool culture in wild populations of capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) (master's dissertation). Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Capuchin monkeys are an interesting model for studying object use culture and traditions, as they are manipulative, innovative regarding problem-solving, and tolerant of the presence of other individuals, increasing the possibility of social learning. Several studies have been conducted on stone tool cultural variation by capuchin monkeys, but little is known about the variation in the use of probing tools. Studies carried out in the Serra da Capivara National Park (PNSC) have shown that capuchin monkeys living there use sticks to probe cracks, holes, and to obtain honey from bee nests. This population is the only known that habitually uses stick tools for this purpose. The aim of this research was to develop and apply field tests to groups of unhabituated capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) from the populations of the Ubajara National Park (PNU) and the Chapada dos Veadeiros National Park (PNCV), to gather information on the occurrence of probe tool-use behaviors and to verify behavioral variations between populations. An experimental probing apparatus was designed to evaluate the use of probing tools. It was exposed in 3 phases: (1) without facilitation, (2) stick available on top of the apparatus, and (3) pre-inserted sticks. We used the PNSC population as a baseline. In this population, the apparatus was solved in phase 1 as expected. However, in the other two tested populations, no individual used sticks on the apparatus in any phase. This indicates that individuals from these populations (PNU and PNCV) do not possess this probing tool-use behavior in their repertoire, at least in this context. The results also suggest that the use of probing tools is not easily innovated, helping to explain the absence of stick use in most capuchin monkey populations.



**Keywords:** cultural variation, tool use, traditions

# LISTA DE FIGURAS

**Figura 1 - Localização do Parque Nacional de Ubajara, CE; Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO; e Parque Nacional Serra da Capivara, PI, Brasil. (Fonte: Google Earth, 2020)..... 35**

**Figura 2 - medidas do aparato naturalístico (Fonte: elaborado pelo autor, 2023)..... 39**

**Figura 3 - Aparato naturalístico. Esquerda, aparato instalado; direita, a parte traseira do aparato. ……..... 40**

**Figura 4 - Macacos-prego (*Sapajus* sp.) do Parque Estadual do Tietê utilizando o aparato naturalístico…… 42**

**Figura 5 - Macaco-prego adulto macho utilizando a caixa problema naturalística no Parque Nacional Serra da Capivara……..…….. 49**

**Figura 6 - Taxa de sondagem no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional Serra da Capivara na Fase 1 do experimento……....…… 50**

**Figura 7 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional Serra da Capivara em relação ao sexo dos indivíduos…… 53**

**Figura 8 - Taxa de lambidas nas varetas por indivíduos do Parque Nacional Serra da Capivara na Fase 1 do experimento……... 54**

**Figura 9 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos…….. 56**

**Figura 10 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional de Ubajara em relação às fases do experimento…… 57**

**Figura 11 - Taxa de lambidas nas varetas por indivíduos do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos ……... 62**

**Figura 12 - Taxa de lambidas nas varetas por indivíduos do Parque Nacional de Ubajara em relação às fases dos experimentos…….. 63**

**Figura 13 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação ao sexo dos indivíduos…… 64**

**Figura 14 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico por indivíduos do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação às fases do experimento……... 65**

**Figura 15 - Taxa de lambidas nas varetas por indivíduos do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos…… 70**

**Figura 16 - Taxa de lambidas nas varetas por indivíduos do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação às fases dos experimentos…… 71**

# LISTA DE TABELAS

**Tabela 1 – Indivíduos do grupo Sertão…….. 36**

**Tabela 2 – Etograma elaborado para analisar a interação dos macacos-prego com os aparatos. O etograma foi elaborado e será usado diretamente em inglês pois está padronizado no formato dos protocolos do projeto CapCult no qual esta pesquisa está inserida……. 42**

**Tabela 3 – Resumo das interações dos macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê com o aparato naturalístico durante as fases de teste…….. 44**

**Tabela 4 – Resumo das fases experimentais…… 46**

**Tabela 5 - Resumo das interações dos macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara com o aparato naturalístico durante as fases de linha de base do projeto e frequência de sucesso de inserções nos orifícios (sondagens)..... 51**

**Tabela 6 - Resumo dos das interações dos macacos-prego do Parque Nacional de Ubajara com o aparato naturalístico durante as três fases do projeto e frequência de lambidas por minuto……. 58**

**Tabela 7 - Resumo dos das interações dos macacos-prego do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros com o aparato naturalístico durante as três fases do projeto e frequência de lambidas por minuto……..... 66**

**Tabela 8 - Resumo dos resultados entre as fases do experimento por local estudado…….. 72**

## LISTA DE SIGLAS

FBV - Fazenda da Boa Vista

PET - Parque Ecológico do Tietê

PNSC - Parque Nacional Serra da Capivara

PNU- Parque Nacional de Ubajara

PNCV - Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros

**SUMÁRIO**


**1. INTRODUÇÃO…… 14**

**1.1. Cultura e suas definições…… 14**

**1.2. Cultura em animais não humanos…… 17**

**1.3. Cultura em primatas……... 20**

**1.4. Variação cultural em grandes primatas…….. 21**

**1.5. Macacos-prego…….. 25**

**2. Objetivos……... 33**

**3. MATERIAL E MÉTODOS…… 34**

**3.1. Áreas de estudo…… 34**

**3.1.1. Parque Nacional de Ubajara……... 34**

**3.1.2. Grupo estudado…… 36**

**3.1.3. Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros……. 37**

**3.1.4. Grupo estudado…… 37**

**3.1.5. Parque Nacional Serra da Capivara…… 37**

**3.1.6. Grupo estudado…… 38**

**3.1.7. Aparato…… 38**

**4. PROCEDIMENTOS…….. 40**

**4.1.1 Pré-teste para avaliar a resistência e eficiência do aparato……... 40**

**4.1.2. Procedimentos para avaliar uso de sondas em novas populações… 45**

**4.1.3. Análises estatísticas…… 47**

**5. RESULTADOS…….. 49**

**5.1.1. Linha de base no Parque Nacional Serra da Capivara…… 49**

**5.1.2. – Resultados Ubajara……... 54**

**5.1.3. – Resultados Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros……... 63**

**5.1.4. – Comparação entre locais…… 71**

**6. DISCUSSÃO…… 73**

**6.1.1. - Linha de base - Serra da Capivara…… 73**

**6.1.2. - Uso de ferramentas de sonda em novas populações…….. 74**

**6.1.3. - Chapada dos Veadeiros…… 75**

**6.1.4. - Parque Nacional de Ubajara…….. 76**

**7. CONCLUSÃO……... 80**

**8. REFERÊNCIAS…… 81**

# 1. Introdução

## 1.1. Cultura e suas definições

O termo cultura possui diversas definições, muitas delas ligadas a diferentes povos ou pensamentos. Na antropologia estas definições são numerosas e podem influenciar em outras disciplinas. Uma definição seminal cunhada por Tylor (1903) diz que “cultura ou civilização é aquela que inclui conhecimentos, crenças, arte, moral, lei, costume e quaisquer outras capacidades e hábitos adquiridos pelo homem como membros da sociedade”. Esta definição traz três importantes pontos. O primeiro é que Tylor enxerga a cultura não somente como uma produção intelectual ou uma produção artística de uma sociedade, sendo necessário que seja também adicionada às questões culturais, as crenças e a moral, pois estas também impulsionam aspectos de cultura em uma sociedade humana. Tylor também traz para esta definição que a cultura não é formada por um grupo de pessoas, ela é adquirida por estar inserida dentro de uma sociedade. E por último Tylor mostra o quão é complexo definir cultura e como essas definições variam em relação aos aspectos de interações da existência humana (Bradley, 2014).

Posteriormente no século XX, e com o crescimento dos estudos de antropologia, as definições de cultura foram passando por ajustes. Boas (1940) traz em sua definição que cultura "abrange todas as manifestações dos hábitos sociais de uma comunidade, as reações dos indivíduos afetadas pelos hábitos do grupo em que vive e os produtos das atividades humanas determinadas por esses hábitos.” (Kroeber & Kluckhohn, 1952). Boas via a cultura muito diferente de Tylor; Boas enxergava a cultura de modo que as pessoas pudessem pensar e agir ao invés de ser algo que evolui do mais antigo até o mais avançado ao longo do tempo. Em 1952 foi feita uma revisão de mais de cem definições de cultura por Kroeber e Kluckhohn. Nesta revisão os autores viram que as definições de cultura não variam tanto, mas existiam elementos que se destacavam. Eles perceberam o quão vasta eram essas definições e cunharam a seguinte definição: “a cultura consiste em padrões que são explícitos e implícitos de e para o comportamento adquirido e transmitido por símbolos, que constituem realizações distintas de grupos humanos, incluindo encarnações em seus artefatos e em ideias tradicionais que estão relacionadas historicamente derivadas ou

selecionadas”. Nesta definição os autores trazem um significado temporal para a definição de cultura, no qual mostram que o passado molda o futuro, sendo algo que flui, mas não alterando o que era antes (Bradley, 2014).

Estas definições mostram que muitos antropólogos consideram cultura de maneira restrita a humanos e estabelecem a cultura em torno da moralidade, política, linguagem e instituições, o que exclui totalmente outras espécies de animais. Mais tarde o antropólogo Alfred Kroeber (Kroeber 1928; Kroeber e Kluckhohn,1952) considerou a possibilidade de que existisse cultura em animais não humanos, principalmente em primatas não humanos (Humle & Fisher, 2009).

Atualmente uma ampla série de estudos abordam as questões da cultura em outras espécies de animais. Para Whiten (2011), às tradições, o aprendizado social e a cultura têm se tornando algumas das principais áreas de estudo do comportamento animal. Como por exemplo o uso de ferramentas por primatas (Gruber et al, 2009; Gruber et al, 2011; Whiten, et al., 1999b; Haslam et al. 2018; Huffman, 1996; Kawai, 1965; Falótico et al., 2018; Cardoso e Ottoni, 2016), os modos de forrageamento (Bastian et al., 2010; Panger et al., 2002) e os costumes sociais (Whiten et al., 1999). Estes estudos mostram que a aprendizagem social e tradições existem em larga escala no reino animal.

A aprendizagem social, fator essencial para que um comportamento possa ser considerado como cultural, é definida por Heyes (1994) e Hoppitt e Laland (2008) como “qualquer processo de aprendizagem que é facilitado pela observação ou interação com outro animal ou seus produtos”. Pode ocorrer em vários canais sensoriais e por uma variedade de mecanismos, sendo que os canais sensoriais envolvem principalmente o visual e olfativo em mamíferos e os mecanismos envolvem, por exemplo, o realce de estímulo e local, emulação e imitação. O comportamento socialmente aprendido pode ser transmitido verticalmente de pais para filhos, por transmissão oblíqua no qual é transmitido de indivíduos mais velhos para os mais novos que não necessariamente são seus parentes e por transmissão horizontal entre pares da mesma geração ou até mesmo entre espécies (Cavalli-Sforza e Feldman, 1981).

A aprendizagem social facilita uma rápida transmissão do comportamento em uma variedade de circunstâncias que incluem forrageamento, rotas de imigração e a escolha de parceiros (Brakes et al. 2021). As tradições aparecem quando o aprendizado social permite que os padrões de comportamento se espalhem com fidelidade e que seja reconhecida em uma população de indivíduos. A aprendizagem social é importante para que as espécies possam ter tradições, mas não é suficiente, pois pode trazer efeitos que são somente transitórios (Whiten, 2021a). Uma definição mais ampla para que um comportamento seja considerado uma tradição é: “que este esteja presente por um tempo relativamente longo, e que membros do grupo compartilhem algumas características e as adquiram por meio das diversas formas de aprendizado social” (Fragaszy e Perry, 2003). As questões ecológicas e genéticas não podem ser deixadas de lado, pois atuam e influenciam no comportamento dos animais e em suas tradições. Contudo, é essencial que esteja presente um tipo de aprendizagem socialmente mediada na aquisição do comportamento para que este possa ser considerado uma tradição. Tradições podem sustentar a manutenção de práticas mais adaptativas como, por exemplo, rotas de migração de um grupo, ou pode resultar em disseminação de uma inovação específica em um novo grupo como a inovação no processamento de alimentos, um novo item na dieta ou até mesmo no modo de como regular a temperatura do corpo (Fragaszy e Perry, 2003).

Algumas definições sugerem que cultura e tradições são sinônimos. Neste trabalho iremos tratar cultura e tradição como sinônimos. Para outros autores é necessário critérios adicionais para cultura, que são consideradas humanas, incluindo o ensino e imitação ou um agrupamento de vários tipos de tradições (Whiten, 2021b).

Uma definição mais abrangente de cultura no qual animais humanos e não humanos estão inseridos, e que iremos usar neste trabalho, vê cultura como “todos os padrões de comportamento típicos de grupo, compartilhada por membros de comunidades animais que são até certo ponto dependentes de informações socialmente aprendidas e transmitidas” (Laland e Hoppitt, 2003). Essa definição ajuda melhor a responder à pergunta “Os animais têm cultura?” e também a entender as raízes evolutivas da cultura.

## 1.2. Cultura em animais não humanos

As primeiras evidências de cultura em animais não-humanos vieram de três descobertas. A primeira foi a observação da inovação e disseminação do comportamento de abrir tampas de garrafas de leite por chapins (*Poecile atricapilus*, antes classificado como *Parus atricapilus*) para acessar o creme que fica embaixo da tampa (Fisher e Hinde, 1949). Este comportamento foi observado pela primeira vez em 1921 em Southampton, Inglaterra. Mas logo esse comportamento se espalhou por outros lugares do Reino Unido, sendo observado no País de Gales, Escócia e Irlanda, e ainda é praticado por 11 espécies de pássaros. Para entender esse comportamento os pesquisadores enviaram um questionário a 126 ornitólogos membros da “British Trust for Ornithology", e receberam 141 registros de abertura da tampa de garrafa de leite. O método para abrir a tampa das garrafas eram os mais diversos. Para as garrafas com tampa de alumínio os indivíduos golpeavam com o bico até que formassem furos e pudessem acessar o creme do leite embaixo da tampa. As vezes esta tampa era removida diretamente ou um pequeno orifício era feito para poder acessar o leite. No caso de tampas de papelão as aves removiam o topo da tampa, ou iam retirando pedaços do papelão até este ficar fino o suficiente para ser furado. A tampa por vezes também era removida e carregadas pelas garras enquanto o creme era bicado. Esses dados mostraram que o comportamento havia se espalhado rapidamente entre populações e espécies, e era bastante variado, sugerindo um padrão de tradição comportamental.

Uma segunda descoberta foi a observação de variação no dialeto da vocalização do pardal-de-coroa-branca (*Zonotrichia leucophrys*) entre diferentes regiões da América do Norte, associada a experimentos de laboratório para confirmar modelos existentes de aprendizado e que forneceu evidências iniciais de cultura vocal em animais. Nesta espécie cada macho adulto tem um padrão único de canto e contém pequenas variações de omissão ou de repetição, mas compartilhando algumas características em sua canção (dialeto). Indivíduos que foram capturados entre 30 e 100 dias de vida e colocados em uma câmara acústica, onde não tinham mais contato com o canto da espécie, mantiveram o padrão de canto típico. Se

tivessem sido capturados com idade inferior a 14 dias e colocados na câmara a prova de som, desenvolveriam um canto diferente daquele típico da espécie, mostrando que a exposição ao canto de coespecíficos durante um período crítico era necessário para o aprendizado vocal (Marler e Tamura, 1964).

Para testar o desenvolvimento do canto dos filhotes foi feito um treinamento para observar se no período crítico estes indivíduos aprenderiam o canto da espécie a que eram expostos. Machos da espécie *Z. leucophrys* com idades de 5 a 10 dias foram expostos aos cantos da sua espécie ou de outra espécie. Em ambos os casos os jovens desenvolveram cantos similares ao da espécie a que foram expostos, mostrando que há aprendizagem vocal a partir da exposição aos cantos de coespecíficos mais velhos durante um período crítico do desenvolvimento (Marler e Tamura, 1964).

Estudos feitos com cetáceos também demonstraram que algumas espécies possuem variação cultural em seu dialeto de chamado em diferentes populações (Whitehead, 2009). Essa diferença no dialeto de populações distintas mostra uma evolução lenta e paralela que não só mostra a evolução cultural como indica que baleias moldam sua estrutura social usando estes marcadores culturais (Whitehead, 2009). Cachalotes (*Physeter macrocephalus*) são animais que possuem um sistema social matrilinear, tendo sua informação cultural transmitida matrilinearmente. Outro exemplo é o canto dos machos de baleias jubartes (*Megaptera novaeangliae*), no qual os machos de qualquer bacia oceânica fazem o mesmo canto anual, que mudam com o passar dos anos (Whitehead, 2009).

A terceira descoberta foi a da inovação nos comportamentos de forrageamento em macacos japoneses (*Macaca fuscata*). Em 1952 foi observada pela primeira vez uma fêmea lavando batatas na água para retirar a areia ao redor do tubérculo (Kawai,1965). Posteriormente foi observada a difusão gradual deste comportamento no qual 11 indivíduos adquiriram o comportamento através da aprendizagem social após observar aquela fêmea lavando as batatas para retirar a areia. Este comportamento teve posteriormente uma variação. No começo os indivíduos lavavam as batatas em um riacho de água doce que desaguava no mar. A partir de 1957 foi observado muitos indivíduos lavando batatas em água salgada. Em 1961 os indivíduos lavavam batatas tanto em água doce como em água salgada. Os indivíduos

também variaram o modo de limpar a areia. A fêmea inovadora inicialmente fazia o comportamento típico que consiste em mergulhar a batata e tirar areia com a outra mão, mas outra forma era deixar a batata cair e rolar com uma mão. E a terceira forma, que o autor chamou de comportamento tempero, no qual os indivíduos mergulhavam a batata na água toda vez que roíam o tubérculo. Além disso este estudo também mostrou a inovação no comportamento de lavagem de trigo, no comportamento de banho no qual os macacos entravam na água para pegar amendoim e, por último, o comportamento de pedir “Give-me-some”, no qual o indivíduo levanta a mão como sinal para pedir algo. Estes comportamentos foram considerados como tradições nessa população estudada (Kawai,1965).

Os termos utilizados para descrever a lavagem de batatas por macacos japoneses (*M. fuscata*) descritos acima eram os termos subcultura e pré-cultura. Mas esse termo só aparece nas traduções para o inglês. Um dos pioneiros da primatologia Japonesa, Imanishi, usa a palavra japonesa *kaluchua* em um ensaio japonês no qual discute a evolução da humanidade (Imanishi, 1952). *kaluchua* é um termo adaptado da palavra *culture* em inglês. Esse termo tem uma definição mais ampla sobre cultura e foi utilizado para substituir a palavra *bunka* que na língua japonesa significa cultura. Neste ensaio Imanishi coloca diálogos no qual um evolucionista, representando a si próprio, um Humano representado um leigo, uma vespa e um chimpanzé discutindo a evolução humana. Em um dos diálogos o humano diz que nos tornamos humanos graças a *bunka* e o evolucionista ao introduzir *kaluchua* diz que em nenhum momento ele disse *bunka* e sim *kaluchua* e no decorrer do texto Imanishi começa a introduzir o conceito desta palavra. O motivo de ser usada *kaluchua* e não *Bunka* foi porque Imanishi entendia que a palavra *bunka* era centrada em humanos e esse termo trazia a ideia de um aspecto nobre e sofisticado e também bastante complexo em relação às atividades intelectuais. Kawamura (1959) e Kwai (1965) usaram em seus artigos em inglês os termos pré-cultura, mas em seus escritos em japonês eles utilizaram a palavra *kaluchua*. Hoje muitos dos primatólogos japoneses voltaram a utilizar a palavra *bunka* em seus escritos em japonês (Nakamura e Nishida, 2006), indicando que o termo mais restrito também se aplica aos animais.

Os estudos de cultura em animais não humanos são pois podemos entender se há diferenças nos comportamentos destes indivíduos e também poder entender mais sobre as transmissões culturais e inovações comportamentais, seja este em

estudos de laboratório ou na natureza. Após mostrar esses exemplos de cultura em animais, iremos agora mostrar evidências culturais em primatas.

### 1.3. Cultura em primatas

Estudos sobre chimpanzés (*Pan troglodytes*) em ambiente natural no leste da África reportaram pela primeira vez variações no comportamento desses primatas (Goodall,1973; McGrew e Tutin, 1978). Estes estudos inspiraram diversas outras publicações sobre a variedade comportamental em chimpanzés (Humle e Fisher, 2013) e em outros primatas, como os estudos que indicam variações comportamentais em orangotangos (Bastian, et al. 2010; Van Schaik & Knott, 2001). Um outro estudo mostra variação no comportamento de manipulação de pedras por macacos-japoneses (*Macaca fuscata*). Este comportamento consiste em esfregar, arremessar uma ou mais pedras ou batê-las em contexto de brincadeiras (Huffman, 1996).

O método da exclusão é o mais utilizado para estabelecer se determinado comportamento é potencialmente cultural. Este método foi utilizado por Whiten e colaboradores (1999a) para detectar variações comportamentais entre 7 populações selvagens de chimpanzés e para entender o repertório cultural desses primatas, em diferentes regiões da África. A variação cultural seria identificada quando um determinado comportamento fosse registrado como costumeiro ou habitual em algumas comunidades, porém ausente sem explicação ecológica ou genética em outras. Os pesquisadores propuseram uma lista de potenciais elementos culturais, de modo que se pudesse registrar a variabilidade no repertório cultural de cada população. Ao compararem as suas observações de campo, puderam identificar 39 comportamentos potencialmente tradicionais, incluindo catação, uso de ferramentas e comportamento de corte. Este método tenta excluir potenciais fatores genéticos e ecológicos, podendo classificar os comportamentos como culturais, mas não leva em conta diretamente a influência da aprendizagem social. Além do uso de ferramentas e forrageamento, esse método foi utilizado também para verificar variação nos repertórios gestuais de grandes primatas (Hobaiter e Byrne, 2011; Genty et al., 2009; Cartmill e Byrne 2010; Liebal, Pika e Tomasello, 2006) e para estudar variação no domínio vocal ( Hopkins et. al., 2007). Para alguns autores o método de exclusão é

problemático pois ignora influências genéticas e ecológicas potencialmente relevantes, e não leva em conta diretamente a influência da aprendizagem social na manutenção dos comportamentos (Laland & Galef, 2009). No entanto, este método se torna bastante útil quando se concentra nas diferenças entre comunidades e populações. Vários estudos usam esse método para identificar cultura e variação cultural em populações de chimpanzés e outros primatas (Motes-Rodrigo; Tennie, 2021).

### 1.4. Variação cultural em grandes primatas

Além dos estudos citados acima, que mostraram a variação entre diversas populações de chimpanzés, algumas investigações também compararam grupos próximos. No Parque Nacional de Tai, na Costa do Marfim, foram comparados três grupos vizinhos de chimpanzés, divididos em grupos do norte, sul e leste. Os pesquisadores registraram o material dos martelos usados para a quebra de noz de coula (*Coula edulis*), analisando variação na seleção do martelo. Chimpanzés do grupo norte e leste selecionavam martelos de pedra com menor frequência, conforme a temporada de coula avançava e os frutos ficavam mais fáceis de abrir sem ferramentas ou com ferramentas mais leves. Os chimpanzés do grupo sul selecionavam martelos de pedra com a mesma frequência durante toda a temporada. Este grupo teve um aumento maior na seleção de ferramentas de pedra no final da temporada de coula, enquanto os grupos leste e norte tiveram uma diminuição no uso das ferramentas de pedra. Os três grupos também diferiram no tamanho dos martelos de madeira ao longo do tempo, conforme a diminuição da dureza da coula. Foi observado que os chimpanzés do grupo norte utilizavam martelos de madeira, menores que os martelos utilizados pelo grupo leste. O grupo leste utilizava martelos maiores que os do norte quando as nozes ficavam mais secas. O grupo de chimpanzés do sul utilizavam martelos comparativamente maiores durante todo o período de coula. Isso mostra que diferenças culturais podem ser encontradas em comunidades vizinhas e até mesmo em locais espacialmente próximos. Em estudos posteriores foi observado que fêmeas migrantes também podiam aprender as

variações comportamentais do grupo para o qual migravam, sugerindo um processo de conformidade cultural (Luncz et al. 2014).

Observações feitas na Tanzânia, no Parque Nacional de Gombe, com duas populações de chimpanzés denominadas Kasekela e Mitumba identificaram que diferiam no uso de sondas para pescar cupins (Pascual-Garrido, 2019). Neste estudo foram observados 13 cupinzeiros de *Macrotermes*, os montes foram selecionados aleatoriamente em um local onde os chimpanzés sempre frequentavam. Os resultados mostraram que as ferramentas usadas pela população de Kasekela eram mais longas e mais grossas que as ferramentas utilizadas pela população de Mitumba para pesca de cupins. As varetas de Kasekela tinham um tamanho médio de 28,1 cm, e as de Mitumba um tamanho médio de 23,5 cm. Estas variações nas características da ferramenta podem acontecer devido às variações na disponibilidade ecológica dos materiais, ou possivelmente focado no comportamento do inseto (presa) enquanto outros aspectos podem ser atribuídos a influências sociais e, portanto, podem ser consideradas culturais. Estas diferenças culturais entre comunidades vizinhas estão relacionadas às escolhas dos materiais vegetais. É especulado que na comunidade de Gombe uma fêmea tenha sido a responsável por espalhar a cultura da pesca de cupins com o uso de ferramentas entre as comunidades de Mitumba e Kasekela, pois o uso de ferramentas é aprendido nos primeiros anos de vida e as mães são os principais modelos de aprendizagem. Este trabalho mostra que estas diferenças são socialmente transmitidas entre as comunidades vizinhas, indicando existência de subcultura entre elas (Pascual-Garrido, 2019).

Outro estudo evidenciando diferenças entre populações comparou chimpanzés da subespécie *Pan troglodytes schweinfurthii* em Uganda, uma localizada em Sonso, nas florestas de Budongo, e outra localizada em Kanyawara, no Parque Nacional de Kibale, distantes 180 km. Este estudo comparou o desempenho desses chimpanzés em uma tarefa idêntica no qual eles podiam extrair o mel de buracos perfurados em um tronco. A população de Kanyawara usa naturalmente varetas para extrair mel. Já a população de Sonso utiliza folhas como esponja para retirada do mel, ou os dedos para se alimentarem, mas não usam espontaneamente varetas para forrageamento. Dois tipos de furos foram feitos nos troncos por pesquisadores. O primeiro tipo de furo tinha 11 cm de profundidade e era preenchido com apenas 6 cm de mel. Este primeiro furo não necessitava de ferramenta para a retirada do mel. Dos 13 indivíduos

observados em Sonso, dois destes inseriram as folhas para extrair o mel. O segundo tipo de furo tinha 16 cm e foi preenchido com 10 cm de mel. Nesse segundo furo era necessário o uso de ferramentas para a retirada do mel. Nessa situação foi observado indivíduos da comunidade de Sonso mastigando folhas para formar esponjas e usando a esponja para a retirada do mel. Em Kanyawara os indivíduos em sua maioria fabricaram varetas espontaneamente para acessar o mel, tanto no primeiro tipo de furo (mais raso), como no mais profundo. Nesta população não foi observado nenhum indivíduo utilizando folhas para extrair o mel. Este estudo mostrou as diferenças nos hábitos alimentares desses indivíduos de comunidades distintas e sugere que os chimpanzés de cada comunidades usam seus conhecimentos culturais para resolver a tarefa (Gruber et al., 2009).

Um segundo estudo feito por Gruber e colaboradores (2011) comparou novamente as mesmas duas populações de chimpanzés. Neste experimento foi apresentado um tronco cortado de 50 cm de comprimento com um orifício, no qual os chimpanzés poderiam inserir galhos para retirarem o mel armazenado ali pelos pesquisadores. Galhos, ainda com folhas, foram colocados próximos aos troncos. Foi observada, novamente, uma variação comportamental entre as duas populações. Na população de Sonso os chimpanzés retiravam as folhas das varetas com os lábios e rolavam as folhas na boca até formarem esponjas, descartando as varetas em seguida. Usavam a esponja para alcançar e retirar o mel dos buracos no tronco. Porém, não foi observado a inserção das varetas no tronco. Um segundo experimento foi feito somente com esta população, pré-inserindo as varetas nos troncos para observar se desta vez eles iriam interagir com as ferramentas. Nesta segunda tentativa, eles retiraram as varetas, mas nenhum deles as reinseriram para retirar o mel de dentro do tronco. Já na população de Kanyawara, foi observado alguns chimpanzés utilizando as varetas com a parte que estavam sem as folhas e as inserindo dentro do tronco para retirar o mel, mas não foram vistos retirando e usando as folhas. Alguns retiraram as folhas e as descartaram logo em seguida, mas não produziram esponjas como a população de Sonso. Outros indivíduos simplesmente ignoraram as ferramentas, ou só fabricaram as ferramentas sem inseri-las no tronco. Este estudo mostrou que existe uma variação no comportamento desses primatas em relação a utilização da ferramenta ou no modo que interagiram com o tronco para retirar o mel de acordo com a cultura de cada população.

Em orangotangos também foram observadas variações locais de comportamentos. Segundo estudos de Bastian e colaboradores (2010), foi verificado que duas populações de orangotangos (*Pongo pygmaeus wurmbii*) possuem variações em sua dieta alimentar. Foi observado que tanto orangotangos de Tuanan, como os de Sungai Landing, passavam o maior tempo forrageando preferencialmente atrás de frutos. Entretanto, foi verificado que estas duas populações, na falta de disponibilidade de frutos, variavam sua dieta alimentar. A população de Taunan tinha preferências em comer flores durante a escassez de frutos, e a população de Sungai tinha preferência por cascas e tipos de folhagens. Segundo os autores, esta variação está ligada ao tipo de aprendizagem que cada população tinha em relação a sua dieta. Para verificar isso foram testados 3 modelos. O primeiro modelo supunha a aprendizagem individual ou exclusiva no qual os indivíduos maduros adquirem suas dietas de forma independente por não ter ou ignorar oportunidades de aprender socialmente. Neste modelo os autores esperavam que os indivíduos decidissem de forma independente se um item desconhecido devia ou não ser incluído em sua dieta alimentar. O segundo modelo previa o aprendizado social exclusivo. Neste modelo os indivíduos adquirem suas dietas exclusivamente adotando as escolhas alimentares de outros por intermédio da aprendizagem social quando imaturos. Este mantém a sua preferência devido a relutância ou a incapacidade de explorar o meio individualmente. Neste modelo foi esperado que houvesse uma homogeneidade entre os locais desde que os indivíduos estivessem ligados em uma rede social de aprendizagem. E o terceiro modelo previa a aprendizagem social suplementada. Neste modelo os indivíduos em maturação inicialmente dependem da aprendizagem social, mas após esse período estes indivíduos podem ajustar a composição de sua dieta através de sua experiência individual. Neste, a aprendizagem individual pode substituir a aprendizagem social adquirida anteriormente. Este modelo também prevê que a escolha alimentar dos indivíduos pode convergir, sendo assim as dietas deveriam ser abundantemente homogêneas. Os dados suportaram os modelos 1 e 3, mostrando que tanto o aprendizado individual como o social foram importantes na seleção da dieta desses indivíduos, o que poderia explicar as principais diferenças na dieta entre estes locais. Estes resultados mostram que comparações dos padrões alimentares, mesmo removendo alguns fatores estatísticos e ainda levando em consideração algumas diferenças ecológicas, não se produziu fortes evidências de tradições alimentares. Este estudo também mostra que a maior probabilidade de adquirir

preferências alimentares tem relação com as longas associações mães-filhos e pelas inúmeras oportunidades de aprendizagem social, especialmente quando novas técnicas de processamento de alimentos são produzidas ou quando há um feedback negativo em relação ao alimento (Bastian et al., 2010)

Van Schaik e Knott (2001) também observaram que os orangotangos variam no modo de processar o fruto de *Nessia* sp. para se alimentarem de suas sementes. Na população de Suang Balinbing foi observado que estes primatas geralmente utilizam galhos retos e curtos como ferramentas, depois que os frutos já estão abertos, para retirar a semente. Nos primeiros dois meses da estação de frutos, somente machos adultos eram vistos processando os frutos com as próprias mãos e abrindo-os para se alimentar. Após esses dois meses, indivíduos de outras faixas etárias e fêmeas adultas se aproximavam das árvores com ferramentas para poderem se alimentar da semente de *Nessia* sp. Já na população de Gunung Palung, na ilha de Bornéu, estes animais se alimentavam de um número maior de sementes daquela mesma espécie. Diferente da população de Suang, que retiravam os pelos dos frutos com as costas dos dedos, estes primatas colhiam estes frutos quando estes estavam mais secos e, por esse motivo, conseguiam processá-los com os dedos sem que fossem espetados. O uso de ferramentas foi verificado na maior parte do tempo em populações de Suang, mas não foi observado nas populações de Gunung Panung, evidenciando uma variação entre estas duas populações no modo em que processam o mesmo fruto.

### 1.5. Macacos-prego

Macacos-prego (*Sapajus* sp. e *Cebus* sp.) são um modelo interessante para estudo de cultura e tradições, pois são inovadores na solução de problemas e bastante tolerantes, até durante o forrageamento, aumentando a possibilidade de transmissão de informações entre indivíduos pela aprendizagem social (Fragaszy et al., 2004). Estudos comparando populações de macacos-prego registraram variações no comportamento destes primatas.

Um estudo feito por Panger e colaboradores (2002) verificou uma variação entre populações de *C. capucinus* na Costa Rica, com diferenças nas técnicas de processamento dos alimentos. Foram comparados indivíduos de 4 locais e foi descoberto que 20 dos 61 alimentos que são comuns na dieta destes primatas foram processados de formas diferentes. Em 17 dos 20 casos, a diferença envolveu uma ação comum, bater e esfregar um tipo de alimento, em um determinado local, mas não em outros. Estes resultados mostram que os *C. capucinus* podem variar em seu comportamento de forrageamento em locais que são próximos geograficamente e ecologicamente, mostrando que estes primatas possuem uma variação cultural no modo como forrageiam.

O comportamento de uso de ferramentas por *Sapajus* também apresenta variações populacionais. Segundo Ottoni e Izar (2008), o uso de ferramentas de forma habitual foi observado em duas espécies de macacos-prego, *Sapajus libidinosus* e *Sapajus xanthosternos*, mas com diferenças entre populações.

Diversos estudos anteriores supunham que o uso de ferramentas por macacos-prego era realizado somente em cativeiro (Ottoni e Izar, 2008). Contudo, ao observar macacos em semiliberdade e, posteriormente, macacos-prego selvagens (*S. libidinosus*), vivendo na Caatinga e no Cerrado do Brasil, foi notado que esse comportamento era comum. As populações de macacos-prego destes biomas são mais terrestres, o que facilita a interação com pedras e recursos que necessitam de uso de ferramentas de pedra para o seu processamento (Falótico & Ottoni, 2023). O comportamento de quebra de frutos encapsulados com o uso de ferramentas de pedra é a mais frequente observada em grupos selvagens. Os macacos-prego utilizam essas ferramentas de pedras para abrir sementes ou frutos encapsulados; escavar o solo ou cortar partes de plantas e amassar tubérculos (Mannu & Ottoni, 2009). Ferramentas de pedras também foram registradas sendo arremessadas por fêmeas no cio para chamar a atenção dos machos (Falótico & Ottoni, 2013). Foi observado também a utilização de varetas como sondas para desentocar pequenos vertebrados e invertebrados, ou para retirar mel de ninhos de vespas (Falótico, 2011). Mas, até o momento, estes últimos comportamentos só foram observados habitualmente em grupos de *S. libidinosus* do Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC), no sul do Piauí (Falótico, 2022)

Nos grupos de *S. libidinosus* da população da Fazenda Boa Vista (FBV), localizada no sul do PI, foi observado somente o uso habitual de ferramentas de pedras para quebra de frutos encapsulados (Visalberghi & Fragaszy, 2013). Outra diferença entre esta população e a da PNSC é o modo como estes animais lidam e processam as castanhas de caju. Segundo Sirianni & Visalberghi, (2013), foi observado na população da FBV o comportamento de esfregar as castanhas frescas em superfícies rugosas para poder acessar o endosperma. Após essa raspagem os macacos retiram a castanha de dentro do fruto e a comem. Foi especulado que este comportamento é para evitar queimaduras causadas pelas substâncias cáusticas que estão presentes no fruto. Para evitar morder diretamente o fruto fresco, eles o esfregam em superfícies rugosas. Quando o fruto já está seco os macacos utilizam ferramentas de pedra para quebrar os frutos. Os macacos evitam morder mesmo os frutos secos, pois a substância cáustica está presente em todos os estágios de maturação do fruto. Já em grupos do PNSC foi observado a utilização de ferramentas de pedra para processar as castanhas nos dois estágios, mudando o tamanho da ferramenta utilizada dependendo do estágio do fruto (Luncz et al., 2016). Os macacos-prego selecionaram as ferramentas dependendo do estágio de maturação da castanha de caju. Quando os frutos ainda estavam frescos, os indivíduos utilizavam pedras maiores. Quando o fruto estava mais seco, os indivíduos utilizavam pedras menores. Uma possível explicação para o uso de uma ferramenta maior para processar a castanha fresca seria para se proteger do líquido cáustico, mais abundante nessa fase. Este estudo mostra também que os indivíduos jovens têm mais interesse no processamento de caju, diferente dos estudos da FBV no qual os adultos tinham mais interesse no processamento desse fruto. Esses resultados mostram que pode haver uma variação cultural entre estas populações (Luncz et al., 2016).

O uso habitual de varetas por macacos-prego em vida livre foi documentado pela primeira vez por Moura e Lee (2004) no PNSC. Em um estudo mais detalhado no mesmo local, Mannu e Ottoni (2009) observaram o uso de varetas para sondar rachaduras em paredes, buracos e cascas de árvores em busca de mel, abelhas ou até mesmo água. As ferramentas de sondas usadas eram obtidas de diversas plantas e variavam de uma a sete varetas por episódio. A sondagem era frequentemente intercalada pela inspeção (cheirando) da ponta das varetas, a inserção dos dedos ou da boca nos orifícios ou bordas dos locais de sondagem. As ferramentas podiam ser

produzidas ou modificadas pelos macacos-prego. Esse processo envolvia destacar o galho com as mãos ou boca, cortar as pontas ou retirar os ramos laterais. Estas ferramentas foram produzidas ou modificadas em 75,4% nos eventos de adultos e subadultos. Além do uso para sondagem, foram observados 3 casos em que os macacos usaram as varetas como “armas”. Em um dos casos um dos indivíduos usou uma vareta fazendo movimento de lança em direção a um gambá, em outro uma juvenil fêmea foi observada tentando bater em um escorpião usando a vareta como se fosse um porrete.

Um trabalho posterior (Falótico & Ottoni, 2014) mostrou detalhadamente o uso de varetas em dois outros grupos de macacos-prego (*S. libidinosus*) que ainda não haviam sido estudados no PNSC. Os indivíduos destes grupos também mostraram serem proficientes no uso de ferramentas de sondagem para desentocar vertebrados, retirar mel de ninhos de abelhas ou vespas, e de troncos. O tamanho das varetas usadas não diferenciou entre o estudo anterior e este, as varetas coletadas tinham o tamanho médio de 27,9 cm e a espessura média era 4,7 mm. Falótico e Ottoni (2014) também observaram um forte viés sexual no comportamento de sondagem: os machos realizaram quase todos os episódios. Somente 3% dos eventos foram realizados por fêmeas juvenis, e nenhuma fêmea adulta foi observada utilizando estas ferramentas. Diferente das ferramentas percussivas para quebra frutos muito duros, no qual o peso da ferramenta e tamanho do corpo do macaco podem influenciar o resultado da quebra, o uso de varetas não tem essa restrição. De fato, existe um viés sexual no caso das ferramentas de pedra, machos quebram mais frequentemente recursos muito duros enquanto as fêmeas por uma questão de economia de energia ou incapacidade, coletam as sobras que caem dos frutos que os machos processam. No entanto, em situações experimentais, as fêmeas utilizam ferramentas de sonda com destreza, mostrando que o viés sexual não está ligado a questões físicas ou cognitivas. Para os autores uma das possíveis explicações é que o uso de ferramentas de sonda tem uma taxa de sucesso muito baixa, não produzindo muitas sobras, além de ser menos observado. Outro motivo para o viés poderia ser diferentes preferências alimentares. No entanto, as fêmeas predam os mesmos animais que os machos, incluindo lagartos, o principal alvo do uso de varetas (Falótico e Ottoni, 2014).

Para entender melhor esse viés, um estudo sobre a ontogenia do uso de varetas foi feito no PNSC. Foi investigado se este viés sexual era influenciado por

oportunidades de aprendizado, incluindo proximidade e observação do uso de ferramentas de sondagem pelos imaturos (Falótico et al., 2021). Os resultados mostraram que os machos jovens manipularam varetas e pedras com mais frequência que as fêmeas, suportando a hipótese de que machos imaturos manipulariam objetos mais frequentemente que fêmeas imaturas. A segunda hipótese testada foi de que machos imaturos teriam mais oportunidades sociais para observar que fêmeas imaturas. Essa hipótese não foi suportada, já que ambos os sexos apresentaram conexões similares com potenciais modelos (machos mais velhos) nas redes sociais analisadas. A última hipótese testada era de que machos observariam mais o uso de varetas do que fêmeas. Os resultados suportaram essa hipótese, mostrando que indivíduos machos que estavam próximos de um evento de uso de varetas observavam o evento com uma frequência duas vezes maior que as fêmeas na mesma situação. Este estudo mostrou que o viés de uso de varetas se desenvolve muito cedo na ontogenia e que a motivação para observar parece ser o principal fator na diferença entre sexos no desenvolvimento deste comportamento (Falótico et al., 2021).

Num estudo com o objetivo de comparar a resolução de um problema por duas populações de macacos-prego com diferentes kits de ferramentas, PNSC e FBV, Cardoso e Ottoni (2016) apresentaram aos macacos uma caixa problema de acrílico com melaço que necessitava da inserção de varetas para ser solucionada. Era esperado que os indivíduos do PNSC, que usam ferramentas de sonda, usassem as varetas para resolver esta caixa e os indivíduos do FBV tentassem utilizar pedras para resolver este problema. Os macacos-prego do PNSC utilizaram as varetas rapidamente, pois já eram habituados com o uso dessa ferramenta. Neste local não foi observado nenhuma fêmea fazendo o manuseio das varetas para tentar retirar o melaço de dentro da caixa – o que era esperado, uma vez que as fêmeas dessa população geralmente não usam varetas (Falótico & Ottoni, 2014) –, e os mais jovens tiveram dificuldades em resolver o problema. Já os machos adultos realizaram a tarefa sem nenhum problema. Nesta população também foi observado a fabricação de varetas, que eram destacadas das árvores e utilizadas para obter o melaço da caixa. Já na população da FBV, não foi observada a utilização nem de pedras e nem de varetas para acessar o melaço. Esse último já era esperado pois estudos anteriores nunca haviam registrado o uso de varetas nesta população (Visalberghi e Fragaszy,

2013). O experimento teve uma nova fase na FBV, disponibilizando varetas pré-inseridas nas caixas. Entretanto, mesmo nessa situação facilitada os macacos da FBV apenas puxavam as varetas, lambiam-nas e as descartavam em seguida, sem nunca reinserirem as ferramentas (Cardoso & Ottoni, 2016). Esse estudo mostrou a diferença de comportamento entre duas populações da mesma espécie, mas com diferentes repertórios de uso de objetos, quando apresentadas ao mesmo problema.

As diferenças nos “kits de ferramentas” ou nas técnicas entre as duas populações de *S. libidinosus* selvagens longamente estudadas (FBV e PNSC), trouxeram informações importantes sobre as variações do comportamento do uso de ferramentas. Estudos em outras localidades, como o Parque Nacional Serra das Confusões (PNSCo), sul do Piauí (Falótico et al. 2018) e Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV), Goiás (Falótico et al. 2022), começaram a estender o mapa das tradições dos macacos-prego com o objetivo de comparar o uso de ferramentas de pedra e o processamento de frutos encapsulados. Foi observado que há diferenças nas ferramentas de pedra utilizadas para o processamento de alimentos, assim como o alvo do processamento. Os martelos utilizados no PNSCo são semelhantes aos utilizados no PNSC, mas são mais leves que os martelos da FBV. Os da FBV são mais pesados devido à quebra dos cocos altamente resistentes. Já os martelos de pedra da Serra Talhada apresentam os mesmos padrões de FBV. Martelos mais pesados para quebra de coco e martelos mais leves para sementes de menor resistência (Falótico et al. 2018).

O mesmo padrão já havia sido observado por Ferreira e colaboradores (2006), que identificaram em duas populações de *S. libidinosus* no Rio Grande do Norte a escolha de ferramentas de pedras diferentes para cada tipo de semente que é processada. As análises do peso indicaram que as pedras presentes nas bigornas variam de peso dependendo dos tipos de sementes associadas. As comparações entre os martelos associados a essas sementes mostraram uma correlação positiva entre o tamanho da semente e o peso dos martelos. Este estudo reforça que estes primatas podem escolher o tamanho das pedras para determinadas sementes dependendo do recurso processado.

Um estudo comparativo entre três populações descreveu e comparou a disponibilidade de matéria prima lítica, propriedades físicas dos recursos alimentares

e as características de três populações de *S. libidinosus* que utilizam ferramentas de pedra para processar recursos alimentares (PNSC, PNSCo e PNCV). Este estudo mostrou que as pedras do Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (PNCV) são mais pesadas que as outras localidades estudadas. A análise comparou os recursos presentes em mais de um local e as ferramentas de pedras usadas para processar estes itens. As ferramentas de pedra analisadas foram significativamente diferentes entre as populações. O PNCV tinha as ferramentas mais pesadas (a maior pedra encontrada pesava 5700 g). Nos outros dois locais, os recursos foram de dureza mais baixa e as ferramentas de pedra mais leves. As diferenças observadas quanto ao uso de ferramentas de pedra entre estas populações podem ser parcialmente explicadas por fatores ecológicos, como por exemplo a disponibilidade dos materiais líticos e os recursos alimentares. No entanto, a preferência por ferramentas mais parecidas com aquelas usadas para processar o recurso mais comum em cada área, mesmo quando uma ferramenta menor seria mais eficiente para processar recursos similares entre as populações, mostrou que os macacos são afetados pela cultura de cada local (Falótico et al. 2022).

Em um estudo feito por Falótico e colaboradores (no prelo), foram mapeados os sítios de quebra no qual os macacos-prego do Parque Nacional de Ubajara (PNU), Ceará, utilizam ferramentas de pedras. Foi identificado que estes indivíduos habitualmente usam ferramentas de pedra para quebra de macaúba e babaçu. Esses dois recursos nunca haviam sido observados sendo processados com ferramentas de pedra na mesma população, o que revela uma possível variação. Além disso, há diferenças no tamanho de ferramentas usadas e na disponibilidade de recursos entre a região do topo da serra e do pé da serra do parque, indicando que grupos vizinhos e próximos podem variar bastante no seu comportamento.

Muitos dos trabalhos feitos com macacos-prego mostrando variações comportamentais são focados no uso de ferramentas de pedras. Os estudos sobre uso de varetas ainda são muito recentes e somente foram comparadas duas populações de vida livre, do Parque Nacional Serra da Capivara e da Fazenda da Boa Vista (Cardoso & Ottoni, 2016). Para entender melhor a variação do uso de varetas e determinar se, e como, outras populações de macacos-prego utilizam esse tipo de ferramenta, testamos duas populações ainda não estudadas, usando o PNSC como linha de base, já que esta população utiliza varetas habitualmente. Existem alguns

relatos ocasionais em outras populações, como em um grupo de *Sapajus flavius* na Paraíba (Souto et al., 2011), mas nenhum relato, até o momento, de uso habitual de varetas em outras populações além daquela do PNSC. Utilizamos aparatos idênticos em todos os locais para identificar se os macacos-prego possuíam o comportamento de uso de varetas para sondagem em seu repertório e se esse era diferente entre as populações.

Este trabalho teve como foco o uso de varetas pois conhecemos somente uma população de macacos-prego (no PNSC) que utilizam estas ferramentas espontaneamente e sabemos que existe uma diferença no repertório comportamental destes primatas com os macacos-prego da FBV (Cardoso e Ottoni, 2016). Por meio deste experimento avaliamos a presença natural do comportamento de uso de varetas para sondagem em duas novas populações e comparamos com aquelas já estudadas. Nossa hipótese é que se o comportamento de uso de varetas como sondas fosse parte do repertório destas populações os indivíduos iriam resolver o experimento seguindo o mesmo padrão conhecido no PNSC. As previsões foram: 1) Machos irão utilizar varetas, pois na população de macacos-prego do PNSC, somente machos utilizam esse tipo de ferramenta; 2) fêmeas não utilizarão as varetas, pelo mesmo motivo; 3) imaturos até 1,5 anos utilizarão varetas para sondagem com menos proficiência, pois são jovens e ainda em processo de aprendizagem; 4) juvenis de 3 a 5 anos serão observados utilizando com sucesso as varetas para sondagem pois foram observados indivíduos nessa faixa de idade usando com sucesso esse tipo de ferramenta (Falótico et al., 2021).

## 2. Objetivos

Desenvolver e aplicar testes de campo para grupos de macacos-prego, habituados ou não, para obter informações sobre a ocorrência de comportamentos de uso de varetas como sondas. Os dados deste estudo serão usados para investigar as variações comportamentais entre populações de macacos-prego, provendo subsídios para entender a variação cultural dessa espécie.

## 3. Material e métodos

A presença ou não do comportamento de sonda com varetas foi explorada em duas populações não previamente estudadas de macacos-prego (*S. libidinosus*), no Parque Nacional de Ubajara (PNU) e no Parque Nacional Chapada dos Veadeiros (PNCV). Também foi realizada uma linha de base com os macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC), uma população que usa habitualmente ferramentas de varetas. Foram usados inicialmente dois tipos de aparatospara os testes (ver seção 3.1.7). O primeiro foi um aparato naturalístico que foi desenvolvido e testado no âmbito deste projeto, e o segundo foi uma caixa de acrílico já usada anteriormente em outros trabalhos (Cardoso & Ottoni, 2016). Esta segunda caixa foi abandonada pois houve dificuldade de habituação a ela com os macacos do Parque Nacional de Ubajara e do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros.

### 3.1. Áreas de estudo

#### 3.1.1. Parque Nacional de Ubajara

O PNU (Figura 1) está localizado no Ceará e possui uma área de 6.288 hectares. Está inserido no bioma da Caatinga, e está dividido em uma área de mata úmida associada à seguinte formação florestal, higrófila, perenifólia e subperenifólia que está sempre associada a altitudes. Mata úmida é considerada como formações de altitude e pela formação vegetacional e florística representam remanescentes da mata atlântica driádica. Esta área fica localizada no planalto de Ibiapaba, parte alta de Ibiapaba-Serra Grande. Podemos citar algumas espécies que representam a mata úmida: *Acacia polycephala, Acrocomia aculeata, Basiloxylum brasiliensis, Pilocarpus jaborandi*, também faz parte dessa mata os babaçuais que também ocorrem nas encostas e no topo da Serra de Ibiapaba. Podemos citar também entre as vegetações o andá-açu (*Johannesia princeps*), aroeira (*Myracrodum urundu*), cedro (*Cedrella* sp.), eucaliptos (*Eucaliptus citriodora)* e jatobá (*Hymenaea coubarril*) (ICMBIO, 2020). E por uma mata seca que é uma vegetação mesófila predominante presente na encosta da Serra da Ibiapaba. A definição de mata seca segundo Fernandes & Bezerra (1990) é uma vegetação natural, caracterizada pela composição florística cujos representantes

não costumam ocorrer na área de caatinga. Podemos citar algumas espécies que são representativas da mata seca: *Talisia esculenta*, *Ceiba glaziovii*, *Machaerium acutifolium* entre outras. Esta área está localizada na parte baixa do parque conhecida como vale. A temperatura média do local varia entre 20 e 22° na Serra da Ibiapaba (Falótico et al., no prelo), onde o parque está localizado; os meses de junho e julho são os meses de temperaturas mais amenas; e os meses de outubro e novembro são os mais quentes do ano. O parque possui uma grande diversidade de fauna. Entre os mamíferos podemos citar três espécies de primatas: saguis (*Callithrix jacchus*), macacos-pregos (*S. libidinosus*) e macaco-guariba (*Alouatta ululata*) (ICMBIO, 2020).

Os indivíduos desta população do PNU usam habitualmente ferramentas de pedras para processar frutos de macaúba e babaçu (Falótico et al., no prelo).

Figura 1 - Localização do Parque Nacional de Ubajara, CE; Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, GO; e Parque Nacional Serra da Capivara, PI, Brasil. Fonte: Google Earth, 2020.

### 3.1.2 Grupo estudado

O grupo estudado (Tabela 1) vive na área baixa e mais seca do Parque Nacional de Ubajara (GPS -3,82740 -40,89499), no qual o grupo foi seguido diariamente e habituado a presença dos pesquisadores, fazendo com que tivéssemos noção da rota que o grupo fazia diariamente. O local escolhido para o experimento foi em uma área no qual os macacos quebram coco de macaúba (*Acrocomia aculeata*) e passam uma boa parte do tempo.

O grupo Sertão tem cerca de 30 indivíduos, divididos entre infante (0 a 1.5 anos), juvenil 1 (1.5 a 3 anos), juvenil 2 (3 a 5 anos), e subadulto e adultos (>5 anos).

Tabela 1 – Indivíduos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do grupo Sertão, Parque Nacional de Ubajara, CE.

| **Indivíduo** | **Sexo** | **Faixa etária** |
|---|---|---|
| Fabiano | Macho | Adulto |
| Cuscuz | Macho | Adulto |
| Chicó | Macho | Adulto |
| Baião | Macho | Adulto |
| Mucunzá | Macho | Subadulto |
| Canjica | Macho | Subadulto |
| João Grilo | Macho | Subadulto |
| Baleia | Fêmea | Adulta |
| Maria Bonita | Fêmea | Adulta |
| Tapioca | Fêmea | Adulta |
| Cordel | Fêmea | Adulta |
| Mandacarú | Fêmea | Adulta |
| Cajuína | Fêmea | Adulta |
| Conceição | Fêmea | Adulta |
| Maria Moura | Fêmea | Adulta |
| Xote | Fêmea | Adulta |

### 3.1.3. Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros

O PNCV está localizado no nordeste de Goiás (Figura 1), foi criado no ano de 1961, possui uma área aproximada de 415.000 hectares e está inserido no bioma Cerrado. A temperatura média deste local varia entre 21 e 25°C entre junho e setembro; e entre 18° e 22°C nos outros meses, podendo atingir a máxima de 40°C e mínima de 0°C. O parque possui uma grande diversidade de fauna, ao todo são descritas 197 espécies de mamíferos incluindo macacos-prego (*S. libidinosus*). Entre os animais ameaçados de extinção podemos citar o lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) e o cachorro vinagre (*Speothos venaticus*); A onça vermelha (*Puma concolor*), veado campeiro (*Ozotocerus bezoarticus*), tamanduá bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*) entre outros. Entre a vegetação cerca de 2/3 das terras são formadas por savanas estacionais que são o Cerrado sensu stricto e Cerrado ralo, também são encontrados cerradão, matas de galeria, matas secas, campos e veredas. podemos encontrar 10.000 espécies de plantas (ICMBIO, 2020), incluindo *Manihot irwinii* (Euphorbiaceae), jatobá (*Hymenaea coubarril*), e palmeiras (*Attalea* e *Syagrus*). Todos essas espécies são processadas com ferramentas por macacos-prego em outras populações.

### 3.1.4. Grupo estudado

O grupo estudado de *S. libidinosus* (grupo Mariri), tem cerca de 38 indivíduos entre machos, fêmeas e juvenis. Este grupo já era conhecido por pesquisas anteriores feitas nessa região do parque e os seus indivíduos foram registrados usando ferramentas de pedra (Falótico et al. 2021).

### 3.1.5. Parque Nacional Serra da Capivara

O PNSC fica localizado no estado do Piauí (Figura 1), localizado nos municípios de São Raimundo Nonato e Coronel José dias, contém 129.953 ha e está inserido no bioma de Caatinga, no qual possui uma grande diversidade de fauna incluindo macacos-prego (*S. libidinosus*), Saguis (*Calithrix jacchus*) e Bugios (*Allouata caraya*). Entre a vegetação podemos encontrar 615 espécies de xerófila do sudeste do Piauí,

que se dividem em 355 lenhosas e 260 herbáceas. A temperatura média anual de 28 ºC. Nos meses mais quentes a temperatura média é de 31 ºC, com máximas de 47 ºC (ICMBIO, 2020).

### 3.1.6. Grupo estudado

Os grupos de *S. libidinosus* estudados habitam a área do Boqueirão da Pedra Furada e as áreas do entorno. Os grupos interagiram com o aparato na área da gameleira (GPS -8,83201 -42,55158), localizado próximo de um caldeirão e comedouro no qual é feito o provisionamento de água e comida em épocas de seca (julho a novembro) pela administração do parque.

O grupo da Pedra Furada variou entre 34 e 38 indivíduos, divididos entre infantes (0-1.5 anos); juvenis 1 (1,5 a 3 anos); juvenis 2 (3 a 5 anos) e subadultos e adultos (>5 anos). Este grupo é conhecido por utilizar varetas (sondas) como extensão do braço para desentocar pequenos vertebrados e também para a retirada de mel de troncos (Falótico, 2014). Sendo assim um ótimo modelo para nosso estudo.

O grupo Mínimo é composto por por 1 macho adulto, 2 fêmeas adultas e 1 juvenil 1 e um juvenil 2.

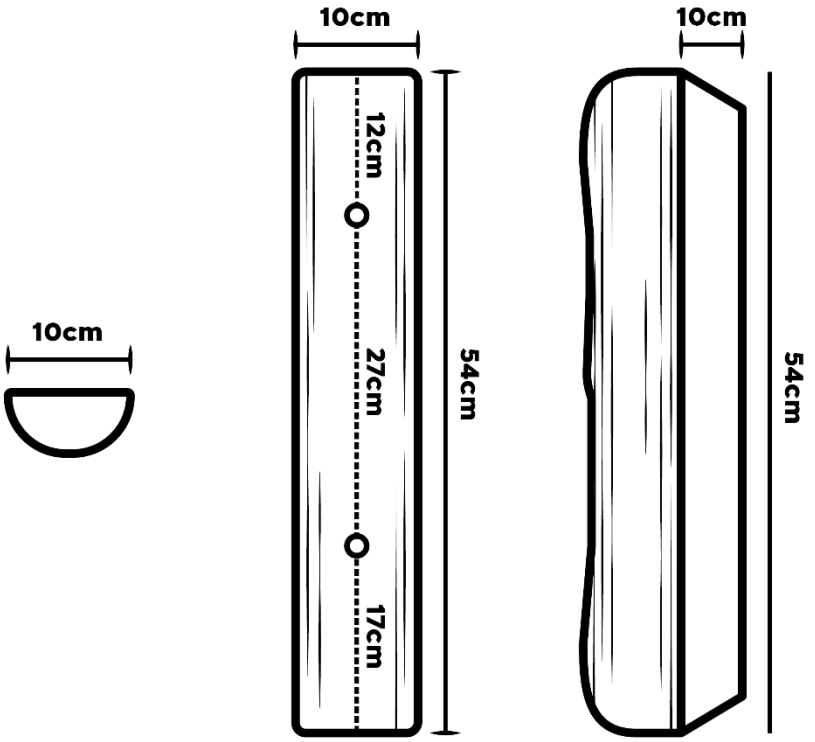
### 3.1.7. Aparato

Para testar a presença do uso de varetas no repertório dos macacos-prego, foi usado um aparato naturalístico de madeira. Inicialmente também seria usado um aparato de acrílico similar ao de Cardoso e Ottoni (2016), no entanto, durante as primeiras apresentações do aparato aos grupos não habituados, foi notada uma grande neofobia dos indivíduos em relação a ele. Por esse motivo o uso do aparato de acrílico foi descontinuado no início das coletas de dados.

O aparato naturalístico foi construído a partir de um tronco (comprimento x largura: 54 x 10 cm) com dois orifícios de 1,6 cm de diâmetro e com aproximadamente 7 cm de profundidade até a recompensa (mel ou melado). Os furos foram feitos na parte central, a 15 cm de distância da parte de cima do tronco e 12 cm da parte de baixo, com 27cm entre os furos (Figura 2). Nesse aparato a recompensa está visualmente oculta. O tronco foi serrado longitudinalmente na parte de trás para melhor apoiar nas árvores em que seria fixado. Para fixar o tronco na árvore foram

utilizadas duas fitas de compressão (Figura 3). O aparato foi fixado entre 1,5 e 2m de altura (do orifício inferior até o solo).

Figura 2 – Medidas do aparato naturalístico para sondagem utilizado na pesquisa. O aparato possui dois orifícios onde mel é disponibilizado e é necessário o uso de uma vareta (sonda) para acessar totalmente a recompensa.




Fonte: ilustrado pelo autor, 2023

Figura 3 – Aparato naturalístico usado na pesquisa. Esquerda, aparato instalado; direita, a parte traseira do aparato.

Fonte: registrado pelo autor, 2021

Para testar o aparato antes de sua apresentação aos grupos selvagens, ele foi exposto a um grupo de macacos-prego habituado no Parque Ecológico do Tietê (PET, ver abaixo).

## 4. Procedimentos

### 4.1.1 Pré-teste para avaliar a resistência e eficiência do aparato

Para avaliarmos a resistência e eficiência do aparato antes de apresentar aos grupos não habituados de macacos-prego, ele foi exposto a um grupo de *Sapajus* sp. no Parque Ecológico do Tietê (PET). Este grupo já era habituado e foi alvo de estudos anteriores (Coelho et al., 2011; Corat e Ottoni, 2013; Rufo, 2019). O PET foi utilizado para esse teste prévio pois nestes locais alguns macacos utilizam esse tipo de ferramenta e já foram expostos a caixas de sonda simples feita de acrílico (Rufo, 2019).

Para avaliar a resistência do aparato foram analisados os comportamentos de danificação do aparato naturalístico e para avaliar eficiência foram analisadas a exploração e utilização da vareta no aparato (Figura 4).

Durante cinco dias de exposição do aparato (23 e 16/09/2020 e 03, 12 e 13/03/2021), registramos um total de 6h40min de interação de 14 macacos-prego com o aparato naturalístico (Figura 3), no qual pudemos avaliar a resistência do aparato aos macacos e refinar, através dos vídeos, um etograma para ser usado nas análises (Tabela 2).

No dia 16 de setembro/2020 10 adultos (6 machos e 4 fêmeas) interagiram com o aparato. Somente 2 machos adultos (Frodo e Acácio), manipularam as varetas em comportamentos dirigidos ao aparato. Não houve sucesso em sondar (enfiar a vareta e retirar a recompensa do aparato) nos 3 eventos registrados. Observamos também os seguintes comportamentos direcionados ao aparato pelos indivíduos: colocar o dedo no orifício do aparato, lamber mão, puxar a casca do tronco e lamber a superfície do aparato.

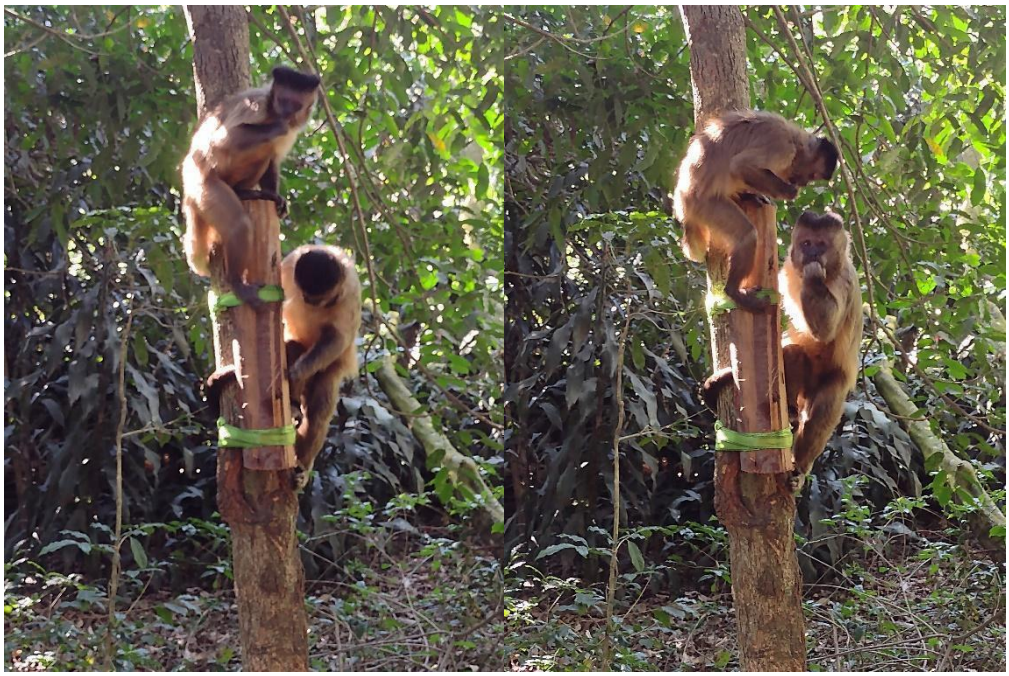
No dia 23 de setembro/2020, 6 adultos (4 machos e 2 fêmeas) interagiram com a caixa. Neste dia foi observado 1 macho (Acerola) manipulando a vareta, inicialmente sem sucesso. Após 10 minutos esse macho teve sucesso na retirada do mel com a vareta, realizando 39 tentativas de sondagem e uma no qual houve sucesso, onde o indivíduo inseriu a vareta 35 vezes no orifício do aparato.

No dia 03 de março de 2021, 2 adultos machos (Acerola e Caju) interagiram com a caixa e utilizaram varetas para a retirada do mel, sendo um total de 48 tentativas sem sucesso, e 39 com sucesso. Observamos também os seguintes comportamentos direcionados ao aparato pelos indivíduos: colocar o dedo no orifício do aparato, lamber mão, puxar a casca do tronco e lamber a superfície do aparato.

Nos dias 12 e 13 de julho de 2021 a interação com a caixa problema naturalística foi feita por 7 machos, 1 fêmea e 2 juvenis. Neste dia foi observado 1 macho utilizando a vareta feita da casca do próprio tronco, para retirada do melaço do tronco. O resumo dos resultados do teste no PET está apresentado na Tabela 3.

O aparato resistiu aos macacos do PET, ficando íntegro mesmo após >6h de exposição e 3h45min. de interação com o aparato, incluindo mordidas, puxões e tentativas de descascar o tronco. Foi considerado que o aparato estava pronto para ser usado nos locais da pesquisa.

Figura 4 – Macacos-prego (*Sapajus* sp.) do Parque Ecológico do Tietê interagindo com o aparato naturalístico durante o teste de eficiência e resistência do aparato.



Fonte: registrado em campo pelo autor, 2021

Após a análise dos vídeos do pré-teste, foi elaborado o etograma usado para analisar a interação dos macacos com os aparatos (Tabela 2).

Tabela 2 – Etograma elaborado para analisar a interação dos macacos-prego com os aparatos. O etograma foi elaborado e será usado diretamente em inglês pois está padronizado no formato dos protocolos do projeto CapCult no qual esta pesquisa está inserida.

| Comportamento | Descrição |
|---|---|
| **Apparatus** | |
| Insert Finger | Insert finger into one of the holes in the apparatus |
| Lick Orifice | Insert the tongue in one of the holes in the apparatus |
| Lick Apparatus | Lick the surface of the apparatus |
| Tap fingers | Tap with fingers on the surface of apparatus |
| Hit with Stone | Hit the apparatus with a stone tool |

Continua

| | |
|---|---|
| Peel Trunk | Pull the fiber from the trunk apparatus until it is completely or partly removed from the trunk |
| Bite apparatus | Bites the surface of the apparatus |
| Lick Hand | Lick fingers and hand |
| Contact apparatus | Focal animal is touching the apparatus with any part of its body |
| **Sticks** | |
| Hold Stick | Manipulate stick - Including any manipulation with a stick, even if the monkey is not using the stick as a tool. |
| Bite Stick | Bring stick to mouth and bite the tip |
| Rub Stick | Rub stick on the surface of the apparatus |
| Probe with stick | Insert stick in one of the apparatus apertures, making movements from side to side or back and forth with the stick |
| Lick Stick | Lick the tip of the stick, each lick is an event |
| Drop Stick | Drop the stick before or after use |
| Pull Inserted stick | Pull stick that is inserted in the hole of apparatus |
| Modify stick | Remove lateral branches from the side or cut the tip of a stick |
| Insert | Insert stick in one of the openings of the apparatus |
| Rotate stick | Rotate stick, changing the sides of the tips |
| Attempt to insert Stick | Direct the tip of the stick to the surface of the apparatus, in an apparent attempt to insert the stick in an opening |
| **Social** | |
| Peer | Observe attentively an individual in close range (<1m) |
| Vocalize | Vocalizes |
| Threat | Threat a conspecific or another animal |

Continuação

| | |
|---|---|
| Be Threated | Being threatened by a conspecific |
| Individuals within 1m | Individuals up to one meter while focal animal has contact with apparatus. |
| Be observed | Observed by conspecific while in contact with apparatus |
| Individuals within 5m | Individuals up to five meter while focal animal has contact with apparatus. |
| **Individual** | |
| Scratch | Animal scratches itself |
| Vigilance | Animal stands in a bipedal position or on four limbs and look around, scanning the environment. |
| Other | Any other behavior of interest not included in the ethogram (describe the behavior in comments) |

Conclusão

Tabela 3 – Resumo das interações dos macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê com o aparato naturalístico durante as fases de teste.

| Indivíduo | Quantidade de Interação | Tempo de Interação (min) | Tentativas | Frequência de sucesso | Sexo |
|---|---|---|---|---|---|
| Açaí | 2 | 7,05 | 0 | 0 | macho |
| Acerola | 21 | 77,3 | 64 | 52 | macho |

Continua

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Acácio | 10 | 19,95 | 2 | 0 | macho |
| Ana | 3 | 8,33 | 0 | 0 | fêmea |
| Amora | 1 | 2,09 | 0 | 0 | fêmea |
| Cisca | 3 | 3,33 | 0 | 0 | fêmea |
| Caju | 11 | 36,05 | 27 | 22 | macho |

Continua

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Cacá | 1 | 5,01 | 0 | 0 | macho |
| Feioso | 6 | 12,16 | 0 | 0 | macho |
| Frodo | 9 | 27,42 | 0 | 0 | macho |
| Janete | 2 | 5,99 | 0 | 0 | fêmea |
| Químico | 1 | 2,41 | 0 | 0 | macho |
| Vader | 5 | 10,58 | 0 | 0 | macho |
| Vodka | 3 | 7,16 | 0 | 0 | macho |

Conclusão

### **4.1.2**. **Procedimentos para avaliar uso de sondas em novas populações**

A apresentação dos aparatos foi dividida em 3 fases (Tabela 4). Na primeira fase o aparato foi apresentado aos macacos sem nenhuma facilitação, e observamos se estes resolveriam o aparato de forma natural. Caso os macacos alcançassem o critério de resolução de 10 usos de varetas por indivíduos com mais de 3 anos (faixa etária juvenil 2 ou mais velhos), o experimento seria encerrado, caso contrário, após 2h de interação com o aparato sem resolução, seria iniciada a Fase 2. A segunda fase adicionava a disponibilização de varetas (hashis/chopsticks, 20cm comprimento e 5.4mm espessura) em cima do aparato, e foi observado se os indivíduos resolveriam o aparato usando as varetas disponibilizadas. Usando o mesmo critério anterior, essa fase poderia ser encerrada ou prosseguir para a Fase 3. Na terceira fase o aparato era apresentado com uma vareta inserida em cada orifício. Se após duas horas de exposição nessa última fase os macacos não usassem as varetas como sondas para obter a recompensa do aparato, seria considerado que o comportamento de uso de varetas como sondas não estava presente no repertório do grupo e nem é facilmente inovado/aprendido.

Tabela 4 – Descrição das fases do experimento.

| **Fase** | **Descrição** | **Facilitação** | **Critérios** |
|---|---|---|---|
| Fase 1 | Aparato naturalístico para testar o uso espontâneo de varetas (sonda) em situação naturalística. | Nenhuma | *Resolução*: Utilizar varetas naturais 10 vezes<br>*Falha*: Interação de até duas horas com a caixa sem uso das varetas. |
| Fase 2 | Se o aparato não for resolvido espontaneamente ,disponibilizaremos varetas em cima da caixa. | Uma vareta disponibilizada no topo do aparato | *Resolução:* Usar 10 vezes como sonda a vareta disponibilizada na caixa nos orifícios.<br>*Falha*: Interação de até duas horas com a caixa sem uso das varetas. |
| Fase 3 | Caso a fase 2 não seja resolvida, uma terceira fase será feita com varetas inseridas nos orifícios do aparato. | Duas varetas inseridas nos buracos do aparato | *Resolução:* Retirar as varetas dos buracos e voltar a inseri-las por 10 vezes.<br>*Falha*: Interação de até duas horas com a caixa sem uso das varetas. |

Os macacos foram expostos ao aparato naturalístico até completar 2 horas de manipulação/exploração por pelo menos metade dos indivíduos com mais de 3 anos do grupo, ou até a maioria dos adultos de algum sexo resolverem a caixa 10 vezes. O sucesso por só um sexo foi aceito pois na única população conhecida que usa habitualmente varetas elas são usadas somente pelos machos (Falótico e Ottoni, 2014). As interações dos macacos-prego com o aparato foram registradas por armadilhas fotográficas (Bushnell Trophy Cam HD Camo), método já utilizado em situação semelhante em outros primatas não habituados (Luncz et al., 2017). As câmeras foram programadas para gravarem por 40 s com intervalo de 0,6 s entre um vídeo e outro. As câmeras foram instaladas a ~1,70 m do chão, a uma distância de pelo menos 1,5 m do aparato. No caso dos macacos habituados foram utilizadas também câmeras de mão (Câmera de vídeo Sony Handycam HDR-CX405 Full HD NTSC/PAL) e tripés pelos pesquisadores, filmando diretamente as interações. Neste caso as filmagens começavam a partir do momento em que algum macaco entrava em contato com o aparato e eram encerradas quando os macacos ficavam sem contato com o aparato por mais de 4 s. Para garantir que os macacos se interessassem e se aproximasse da caixa, foram oferecidas frutas na parte superior da caixa e o mel era pincelado no orifício do aparato.

### **4.1.3**. **Análises estatísticas**

Foram criados modelos GLMM (Generalized Linear Mixed Model) para comparar diferenças na variável dependente tempo de interação com o aparato entre as variáveis independentes sexo, fases experimentais e locais de pesquisa. A distribuição usada foi a Gamma. Foram usadas as identidades dos indivíduos como variável randômica.

Testes não-paramétricos de Kruskal-Wallis foram usados para comparar diferenças nas variáveis dependentes frequência de lambidas nas varetas e frequência de sondagem entre as variáveis independentes sexo e fases experimentais.

Não foram feitas comparações estatísticas entre faixas etárias, pois houve pouca participação de juvenis nos experimentos.

Todas as análises foram realizadas na plataforma R 4.3 (R Core Team, 2023) usando os pacotes *stats* e *lme4,* com limite de confiança de 0,05.

# 5. Resultados

## 5.1.1. Linha de base no Parque Nacional Serra da Capivara

Para determinar uma linha de base de uma população que usa varetas, expusemos o aparato (Figura 2) para o grupo Pedra Furada, no PNSC. Essa população usa habitualmente varetas como sondas para desentocar pequenos vertebrados e para retirar mel de abelha de troncos (Falótico e Ottoni, 2014). Esse grupo também já foi alvo de experimentos de sonda em aparatos experimentais de acrílico (Cardoso e Ottoni, 2016).

Figura 5 – Macaco-prego (*Sapajus libidinosus*) adulto macho utilizando o aparato naturalístico no Parque Nacional Serra da Capivara, PI.

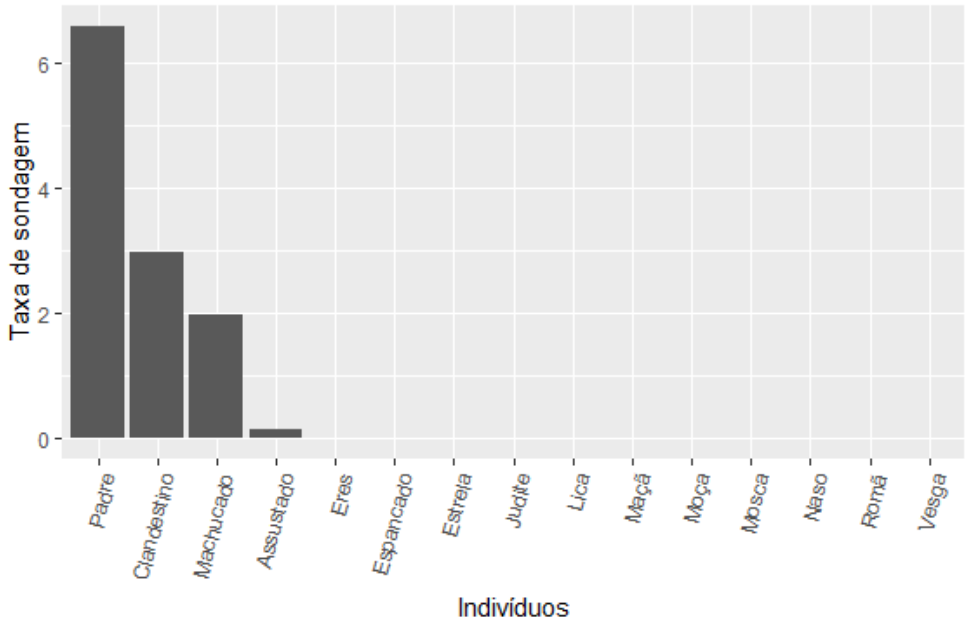
Fonte: registrado em campo pelo autor, 2021

A primeira coleta de dados foi realizada no PNSC no período de 31/08/2021 a 25/09/2021. O aparato naturalístico foi apresentado pela primeira vez a um grupo de macacos-prego (grupo Mínimo), formado por 2 fêmeas adultas, 1 macho adulto e 2 juvenis. Este grupo interagiu com o aparato por 1h45 min. O macho adulto (Naso) foi o que mais interagiu (1h01min.), no entanto sem utilizar varetas para obter a recompensa, o que foi inesperado. O grupo da Pedra Furada, que é o grupo mais conhecido, interagiu por 1h38 min com o aparato naturalístico (Tabela 5) e foi resolvido imediatamente por dois machos adultos desse grupo, Assustado esteve em contato

com o aparato por 19,93 minutos e inseriu a vareta no orifício 3 vezes e a taxa de sondagem foi de 0,15 e lambeu a vareta 33 vezes. A taxa de lambida desse indivíduo foi de 1,65 lambidas por segundo. O segundo indivíduo a interagir com o aparato foi o Padre. Este indivíduo teve contato com o aparato por 19,86 minutos e inseriu a vareta 131 vezes no orifício do aparato e a taxa de sondagem foi de 6,6 minutos por inserção (Tabela 5) e a taxa de lambida desse indivíduo foi de 44,9 lambidas por minuto (Tabela 5).

No período de 08/08/2022 a 12/08/2022 foi feita uma segunda coleta de dados no PNSC no qual foram registrados 5h01min de vídeo. Destes registros foram observadas 3h47min de interação dos indivíduos do grupo PF com o aparato (Tabela 5). No total participaram 2 machos adultos (Assustado e Clandestino), 5 fêmeas adultas (Romã, Vesga, Moça, Maçã e Lica) 1 juvenil 2 (Machucado). Nesta segunda coleta, dois indivíduos resolveram o aparato e utilizaram varetas para sondagem (Machucado e Clandestino, Tabela 5). As fêmeas que participaram do experimento nessa segunda coleta somente lamberam o aparato ou inseriram o dedo no orifício, mas não usaram varetas para sondagem.

Figura 6 - Taxa de sondagem no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara na Fase 1 do experimento.




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

Tabela 5 - Resumo dos das interações dos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara com o aparato naturalístico durante as fases de linha de base do projeto, mostrando a frequência de sucesso de inserções nos orifícios (sondagens), taxa de lambidas por minuto e a taxa de sondagens por minuto.

| Fase | Indivíduo | Idade | Sexo | Interação (min) | Taxa de lambida por minuto (licking rate /min) | Frequência de uso de varetas naturais (inserção da vareta) | Taxa de sondagem por minuto (probing rate/min) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fase 1 | Espancado | Adulto | Macho | 2,95 | 0 | 0 | 0 |
| | Lica | Adulto | Fêmea | 9,68 | 0 | 0 | 0 |
| | Mosca | Subadulto | Macho | 19,76 | 0 | 0 | 0 |
| | Padre | Adulto | Macho | 19,86 | 44,91 | 131 | 6,6 |
| | Moça | Adulto | Fêmea | 13,95 | 0 | 0 | 0 |
| | Assustado | Adulto | Macho | 19,93 | 1,65 | 3 | 0,15 |
| | Romã | Adulto | Fêmea | 1,03 | 0 | 0 | 0 |
| | Vesga | Adulto | Fêmea | 6,57 | 0 | 0 | 0 |
| | Machucado | Juvenil 2 | Macho | 111,77 | 23,66 | 221 | 1,98 |

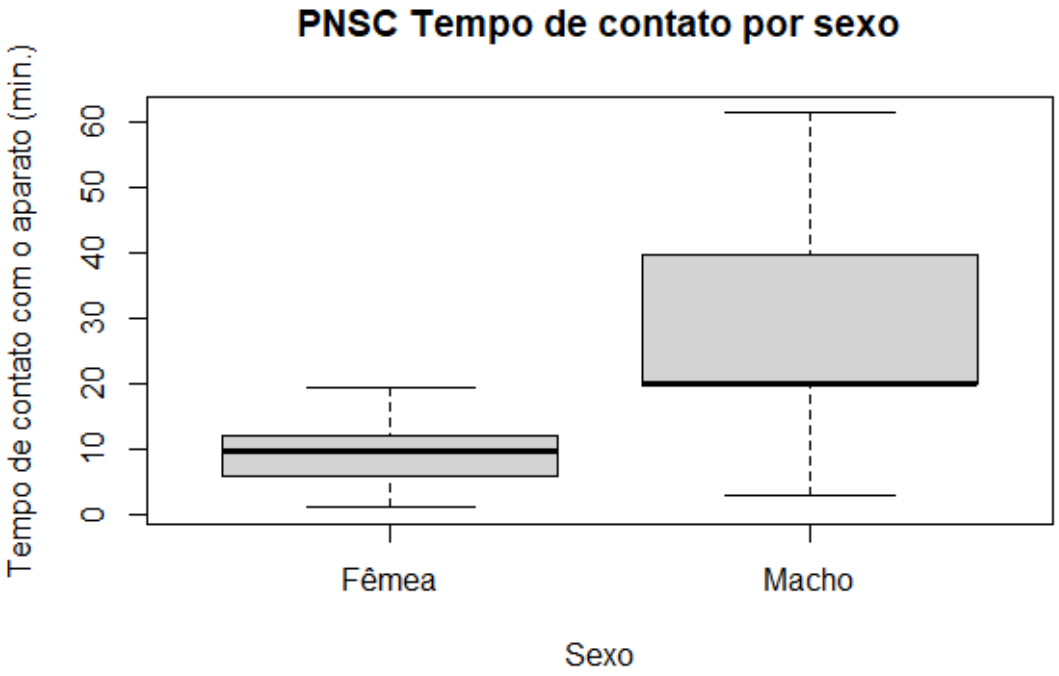
Continua

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Clandestino | Adulto | Macho | 39,65 | 27,13 | 118 | 2,98 |
| | Maçã | Adulto | Fêmea | 5,02 | 0 | 0 | 0 |
| | Naso | Adulto | Macho | 61,22 | 0 | 0 | 0 |
| | Judite | Adulto | Fêmea | 10,25 | 0 | 0 | 0 |
| | Estrela | Adulto | Fêmea | 19,44 | 0 | 0 | 0 |

Conclusão

Os resultados mostraram que houve diferença no tempo de contato no aparato por sexo (Figura 7). Machos ficaram em contato com o aparato por mais tempo do que as fêmeas (GLMM, t = - 2,971 p = 0,00297).

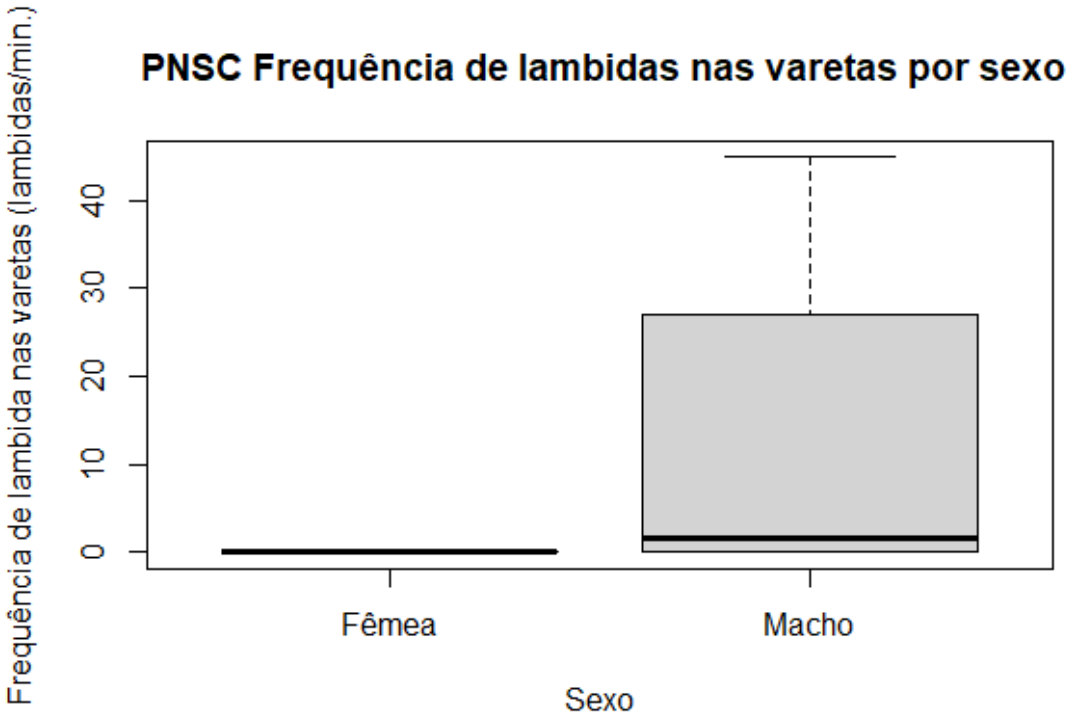
Figura 7 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara em relação ao sexo dos indivíduos.




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

A taxa de lambidas nas varetas por sexo também teve diferenças entre machos e fêmeas (Kruskal-Wallis, $\chi 2 = 5,0096$; df = 1; p = 0,02521). Os únicos a usarem ferramentas de sondagem foram os machos (Figura 8). Não houve nenhuma tentativa de sondagem pelas fêmeas e nenhuma delas pegou varetas que os machos descartavam após o seu uso.

Figura 8 - Taxa de lambidas nas varetas pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara na Fase 1 do experimento.




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

As análises em relação as lambidas por fases não foram realizadas pois nesta população os indivíduos resolveram o aparato na primeira fase do experimento, não havendo outras fases.

### 5.1.2 – Resultados Ubajara

O primeiro período de coleta foi de 29/09/2021 a 12/10/2021. Instalamos dois aparatos naturalístico, próximos aos sítios de quebra de frutos encapsulados em dois pontos do parque onde os macacos-prego frequentavam. Como os macacos não eram ainda totalmente habituados à presença de observadores, instalamos câmeras-traps em frente aos aparatos para registrar os comportamentos.

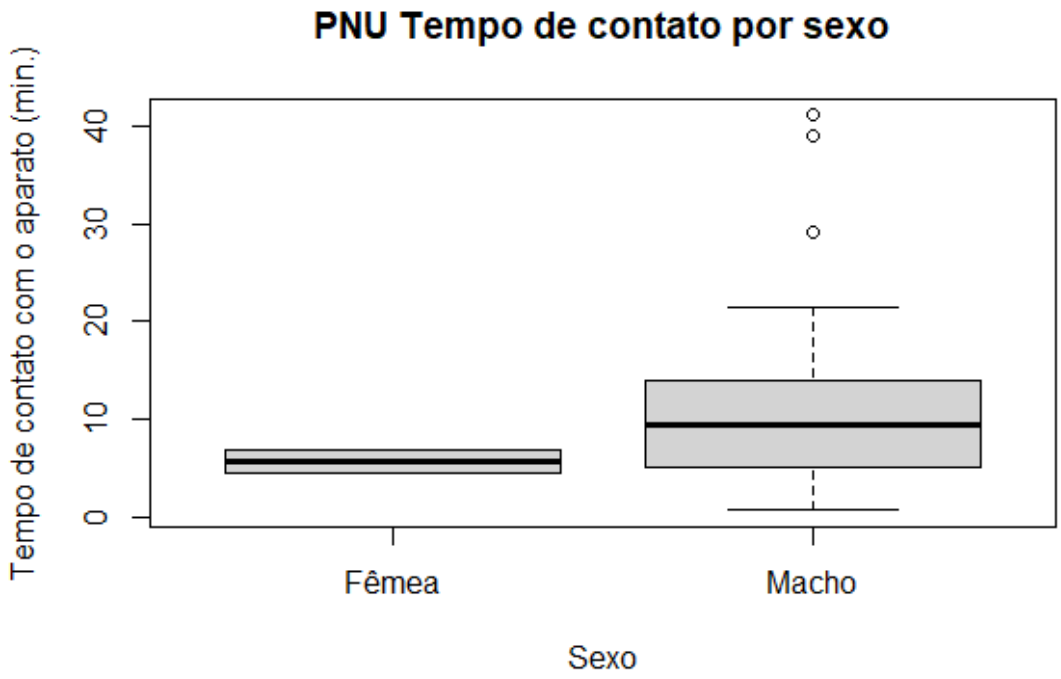
Nesse período, registramos 4h14min de vídeos, mas foram registrados somente 34 min de interação dos macacos com o aparato naturalístico (Tabela, 6). Nenhum indivíduo foi registrado usando varetas para tentar acessar o mel. Após esse período, caixas naturalísticas foram retiradas e a doutoranda Tatiane Valença, integrante do projeto CapCult, iniciou o acompanhamento contínuo dos grupos na região, monitorando as câmeras-trap que continuaram instaladas no local.

No mesmo período as caixas de acrílico também haviam sido instaladas. Uma caixa foi instalada no planalto e 2 caixas foram instaladas na parte do vale próximas aos sítios de quebra desses indivíduos. Entretanto, os indivíduos interagiram com o aparato por apenas 4 segundos. Após o período de coleta foi feito um período de habituação que foi de 13/10/2021 a 07/03/2022. Mesmo com esse período de habituação os macacos não interagiram com a caixa de acrílico, diferente do aparato naturalístico em que os indivíduos interagiram com maior frequência. Por esse motivo resolvemos manter somente os aparatos naturalísticos neste local.

No período de 07/03/2022 a 13/04/2022 foi feita a segunda etapa de coleta no Parque Nacional de Ubajara. Os aparatos foram realocados para uma área no qual os macacos estavam quebrando macaúbas com maior frequência. Foram instalados 3 aparatos em diferentes locais nessa mesma região para que não houvesse monopolização em um único aparato. Foi ofertado frutas e mel para que os macacos notassem os aparatos e interagissem com eles. Durante a fase 2 e 3 a apresentação de frutas foi diminuída, deixando só o mel. Após esse tempo de habituação os indivíduos tiveram uma interação mais intensa com o aparato naturalístico.

Em nosso experimento participaram 10 machos adultos, 1 subadulto, 2 fêmeas, e pelo menos 5 juvenis 1 e 2. As análises feitas mostraram que não houve diferença entre os sexos (Figura 9) no tempo de contato com o aparato (GLMM, $t = - 0,810$ $p = 0,4181$).

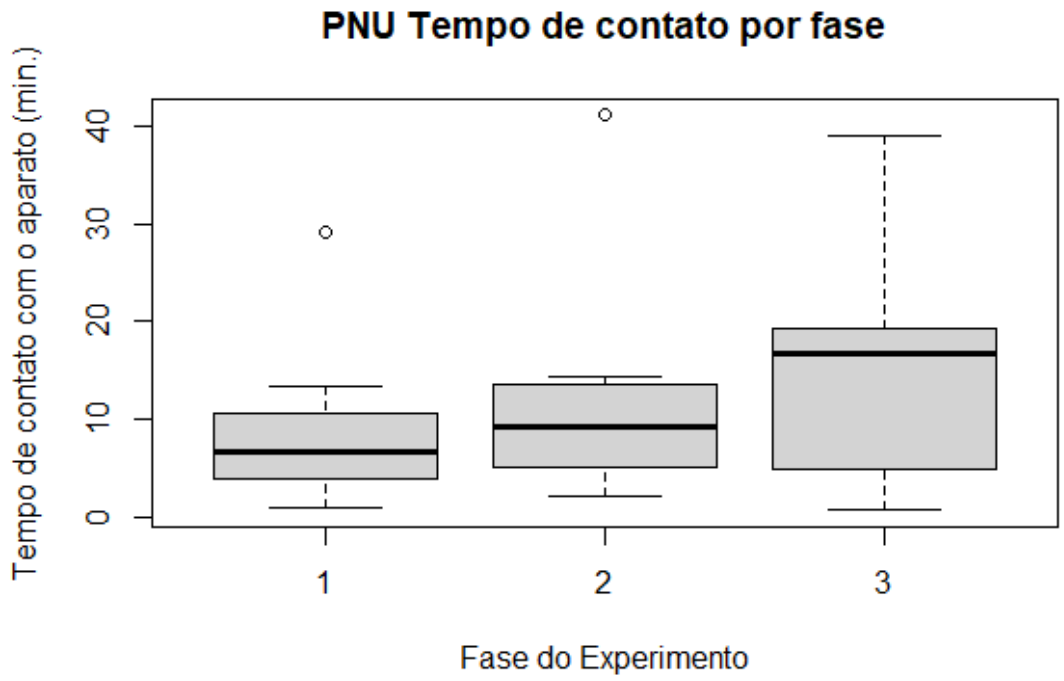
Figura 9 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

O tempo de contato (Figura 10) também não apresentou diferença estatisticamente significante entre as fases experimentais (GLMM, t = - 1,332; p = 0.1829).

Figura 10 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara em relação às fases do experimento




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

A Fase 1 (sem facilitação) foi finalizada sem registro dos macacos utilizarem varetas naturalmente. Nessa fase foram registrados um total de 2h25min de interação dos macacos com o aparato. Na Fase 2 (vareta disponível) foram registrados 2h20min de interação. Nesta segunda fase também não houve sucesso no uso de sondas. Os indivíduos ao entrarem em contato com a vareta disponibilizada, lambiam ou largavam a vareta no chão sem inserirem novamente no orifício. As lambidas nas varetas nesta fase foram devido as varetas terem entrado em contato com um pouco do mel que ficou na parte de cima do aparato. Entretanto, foi um número muito pequeno de lambidas nas varetas. Na Fase 3 (varetas inseridas nos buracos), houve 2h34min de interação com o aparato. Nessa terceira fase também não houve reinserção das varetas ou uso delas como sondas. Os indivíduos retiravam, lambiam e descartavam as varetas pré-inseridas (Tabela, 6).

Tabela 6 - Resumo das interações dos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara com o aparato naturalístico durante as três fases do projeto, mostrando a frequência de lambidas por minuto, a frequência de lambidas e a frequência de uso de varetas provisionadas. O traço significa que não houve a disponibilização das varetas naquela fase do experimento.

| Fase | Indivíduo | Idade | Sexo | Interação (min) | Taxa de lambida por minuto nas varetas (licking rate /min) | Frequência de uso de varetas naturais (inserção da vareta) | Frequência de uso de varetas provisionadas |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fase 1 | Baleia | Adulto | Fêmea | 6,77 | 0 | 0 | - |
| | Celestino | Adulto | Macho | 5,58 | 0 | 0 | - |
| | Chicó | Adulto | Macho | 13,43 | 0 | 0 | - |
| | Eurico | Adulto | Macho | 9,79 | 0 | 0 | - |
| | Fabiano | Adulto | Macho | 2,42 | 0 | 0 | - |
| | Jesuino | Subadulto | Macho | 0,31 | 0 | 0 | - |
| | Lobo | Adulto | Macho | 29,20 | 0 | 0 | - |
| | Mucunzá | Adulto | Macho | 11,46 | 0 | 0 | - |

Continua

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Paçoca | Adulto | Macho | 9,33 | 0 | 0 | - |
| | Quadrado | Adulto | Macho | 6,73 | 0 | 0 | - |
| | Baião | Adulto | Macho | 1,85 | 0 | 0 | - |
| | Vesgo | Adulto | Macho | 0,98 | 0 | 0 | - |
| | Vicente | Adulto | Macho | 6,25 | 0 | 0 | - |
| | * | Juvenil 1 | Indeterminado | 1,95 | 0 | 0 | - |
| | * | Juvenil 1 | Indeterminado | 45,34 | 0 | 0 | - |
| Fase 2 | Celestino | Adulto | Macho | 9,49 | 0 | 0 | 0 |
| | Chicó | Adulto | Macho | 13,58 | 0 | 0 | 0 |
| | Eurico | Adulto | Macho | 14,41 | 1,8 | 0 | 0 |
| | Fabiano | Adulto | Macho | 10,96 | 0,46 | 0 | 0 |
| | Giló | Adulto | Macho | 2,28 | 0 | 0 | 0 |
| | Jesuino | Subadulto | Macho | 0,52 | 0 | 0 | 0 |

Continuação

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Lobo | Adulto | Macho | 5,02 | 0 | 0 | 0 |
| | Mucunzá | Adulto | Macho | 9,01 | 0 | 0 | 0 |
| | Paçoca | Adulto | Macho | 41,07 | 0,05 | 0 | 0 |
| | Serafine | Adulto | Macho | 2,18 | 0 | 0 | 0 |
| | Vicente | Adulto | Macho | 6,01 | 0 | 0 | 0 |
| | * | Juvenil 1 | indeterminado | 0,28 | 0 | 0 | 0 |
| | * | Juvenil 2 | Indeterminado | 25,36 | 2,05 | 0 | 0 |
| Fase 3 | Vicente | Adulto | Macho | 16,63 | 7,40 | 0 | 0 |
| | Eurico | Adulto | Macho | 21,50 | 5,07 | 0 | 0 |
| | Paçoca | Adulto | Macho | 5,22 | 0,77 | 0 | 0 |
| | Jesuíno | Juvenil 2 | Macho | 36,83 | 3,74 | 0 | 0 |
| | Chicó | Adulto | Macho | 38,97 | 2,36 | 0 | 0 |
| | Baião | Adulto | Macho | 0,68 | 0 | 0 | 0 |

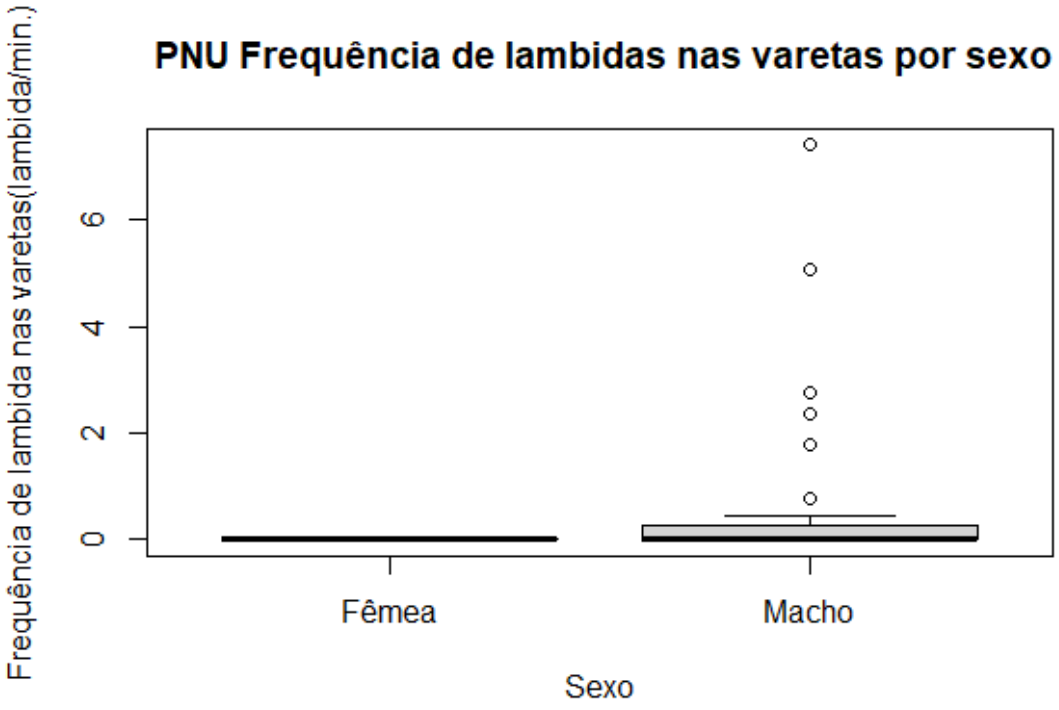
Continuação

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Fabiano | Adulto | Macho | 17,17 | 2,74 | 0 | 0 |
| Baleia | Adulto | Fêmea | 4,41 | 0 | 0 | 0 |
| Mucunzá | Subadulto | Macho | 4,29 | 3,26 | 0 | 0 |
| * | Juvenil 2 | Indeterminado | 8,74 | 2,52 | 0 | 0 |

Conclusão

Em relação as lambidas nas varetas (Figura 11), nossos resultados mostraram que não houve diferença significativa entre os sexos (Kruskal-Wallis, $\chi 2 = 0{,}76379$, df = 1, p = 0,3821).

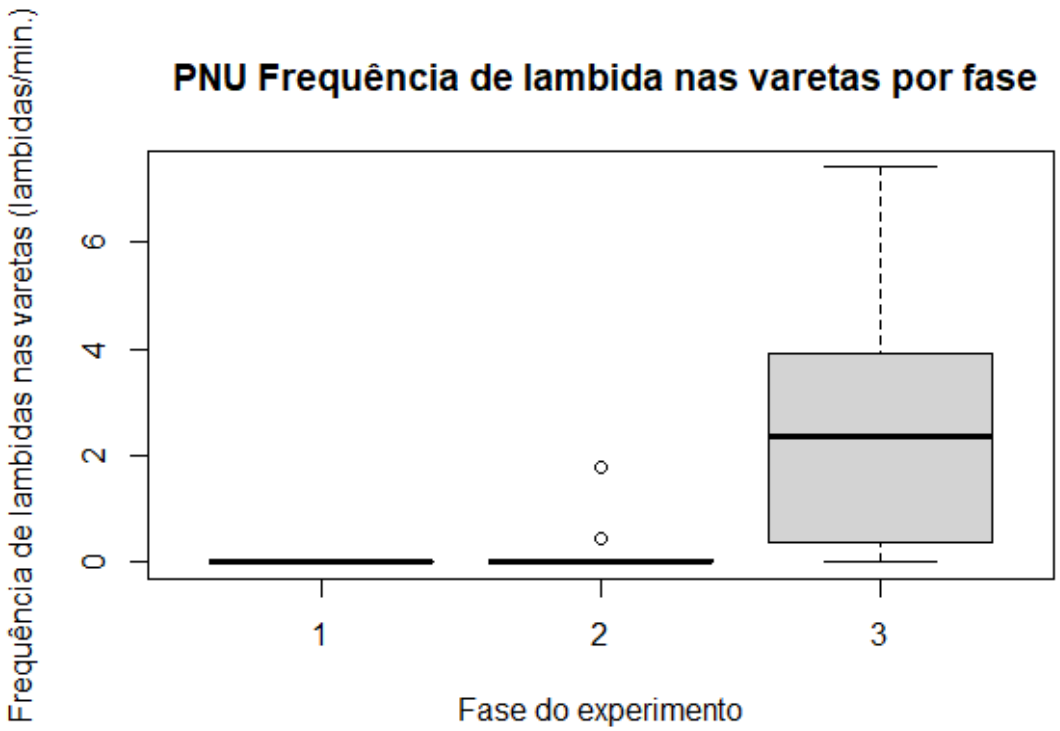
Figura 11 - Taxa de lambidas nas varetas pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

Em relação a taxa de lambidas (Figura 12) por fase os resultados mostram que houve uma diferença em relação às lambidas nas varetas (Kruskal-Wallis, $\chi 2 = 12{,}544$; df = 2, p = 0,001889). A fase 3 foi a que teve mais lambidas nas varetas (Comparação pairwise, Fases 1-3 p=0,0014; Fases 2-3 p=0,0047). Na fase 3, como as varetas ficaram pré-inseridas nos orifícios do aparato, os indivíduos retiravam a vareta e logo depois as lambiam. Após fazerem isso, os indivíduos descartavam as varetas sem inseri-las novamente.

Figura 12 - Taxa de lambidas nas varetas pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara em relação às fases dos experimentos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

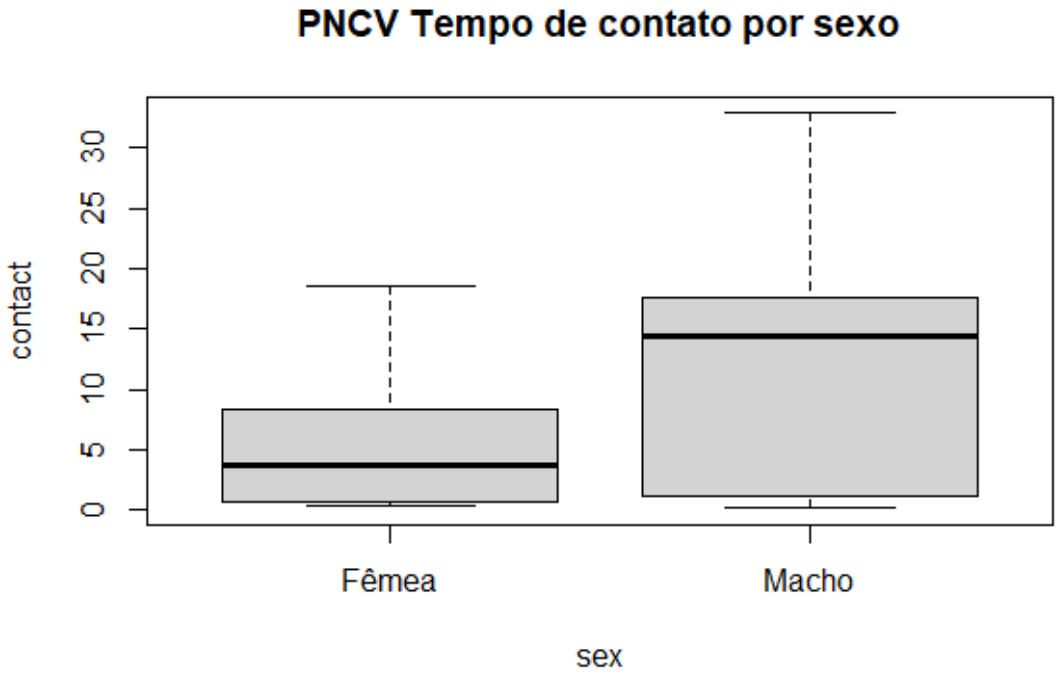
### 5.1.3 – Resultados Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros

No período de 22/06/2022 a 04/07/2022 foram realizadas as coletas de dados no PNCV. Foram instalados 5 aparatos em espaços diferentes (pelo menos 10m um do outro) para que não houvesse a monopolização do aparato. Colocamos frutas em cima do aparato e em 2 cevas próximas. Foram instaladas câmeras-traps em frente aos aparatos para registrar o comportamento dos macacos com os aparatos naturalísticos.

Neste local participaram deste experimento 5 machos adultos, 6 fêmeas adultas, 4 subadultos, e pelo menos 6 juvenis 1 e juvenis 2. As análises feitas

mostraram que não houve diferença entre os sexos no tempo de contato com o aparato (GLMM; t = -0,001; p = 0,9988). (Figura 13). Tanto os machos como as fêmeas interagiram da mesma intensidade com o aparato.

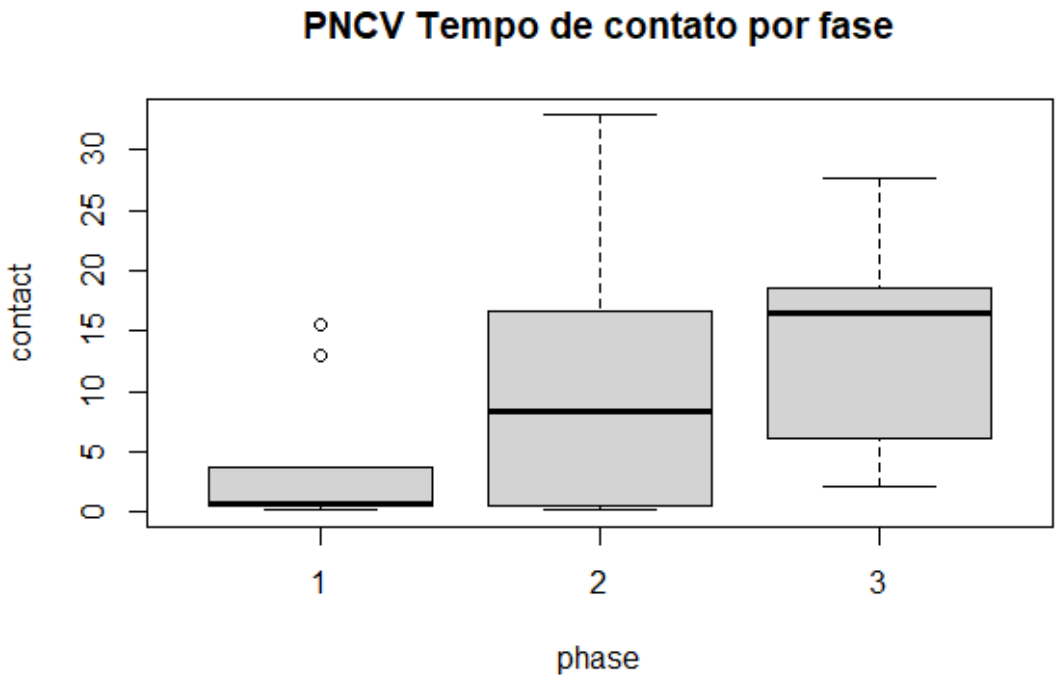
Figura 13 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação ao sexo dos indivíduos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

O tempo de contato dos indivíduos com o aparato entre as fases (Figura 14) também não foi diferente (GLMM; t = -0,848; p = 0,3962).

Figura 14 - Tempo de contato no aparato experimental naturalístico pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação às fases do experimento




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

Os macacos interagiram por 2h17min com os aparatos na Fase 1, não usando varetas para obter o mel. Na Fase 2 foram registrados um total de 2h20 minutos de interação, no qual os macacos também não alcançaram os critérios de resolução da fase. Os indivíduos retiravam as varetas de cima dos aparatos, as vezes as lambiam, descartando-as em seguida. Na Fase 3, com as varetas inseridas nos orifícios, os macacos tiveram uma interação de 2h05min com os aparatos. Do mesmo modo que na fase anterior, os indivíduos descartavam as varetas ou retiravam as varetas dos orifícios, lambiam, descartando-as em seguida. Não foi atingido o critério de resolução na Fase 3 (Tabela 7).

Tabela 7 - Resumo dos das interações dos macacos-prego do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros com o aparato naturalístico durante as três fases do projeto mostrando a frequência de sucesso de inserções nos orifícios (sondagens), taxa de lambidas por minuto e a taxa de sondagens por minuto.

| Fase | Indivíduo | Idade | Sexo | Contato com aparato (min) | Taxa de lambida por minuto nas varetas (licking rate /min) | Frequência de uso de varetas naturais (inserção da vareta) | Frequência de uso de varetas provisionadas |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Fase 1** | Aklla | Adulto | Fêmea | 12,95 | 0 | 0 | - |
| | Ari | Adulto | Fêmea | 0,71 | 0 | 0 | - |
| | Boca Mole | Adulto | Macho | 15,45 | 0 | 0 | - |
| | Chifrinho | Juvenil 2 | Macho | 8,73 | 0 | 0 | - |
| | Copas | Adulto | Fêmea | 3,66 | 0 | 0 | - |
| | Cotoco | Adulto | Macho | 1,83 | 0 | 0 | - |
| | Kiru | Subadulto | Macho | 15,10 | 0 | 0 | - |
| | Laranja | Adulto | Macho | 0,49 | 0 | 0 | - |
| | Leque | Adulto | Fêmea | 0,63 | 0 | 0 | - |

Continua

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Mancha | Subadulto | Macho | 10,02 | 0 | 0 | - |
| | Máscara | Subadulto | Macho | 7,38 | 0 | 0 | - |
| | Onda | Adulto | Macho | 0,12 | 0 | 0 | - |
| | Tuta | Subadulto | Macho | 2,09 | 0 | 0 | - |
| | Vírgula | Macho | Macho | 15,80 | 0 | 0 | - |
| | Wing | Juvenil 2 | Macho | 9,20 | 0 | 0 | - |
| | Juvenil 1 | Juvenil 1 | Indeterminado | 4,03 | 0 | 0 | - |
| | Juvenil 2 | Juvenil 2 | Indeterminado | 36,45 | 0 | 0 | - |
| | Zaia | Adulto | Fêmea | 0,49 | 0 | 0 | - |
| **Fase 2** | Aklla | Adulto | Fêmea | 8,59 | 3,14 | 0 | 0 |
| | Boca Mole | Adulto | Macho | 32,85 | 0,64 | 0 | 0 |
| | Caliandra | Adulto | Fêmea | 0,76 | 0 | 0 | 0 |
| | Copas | Adulto | Fêmea | 8,02 | 2,99 | 0 | 0 |

Continuação

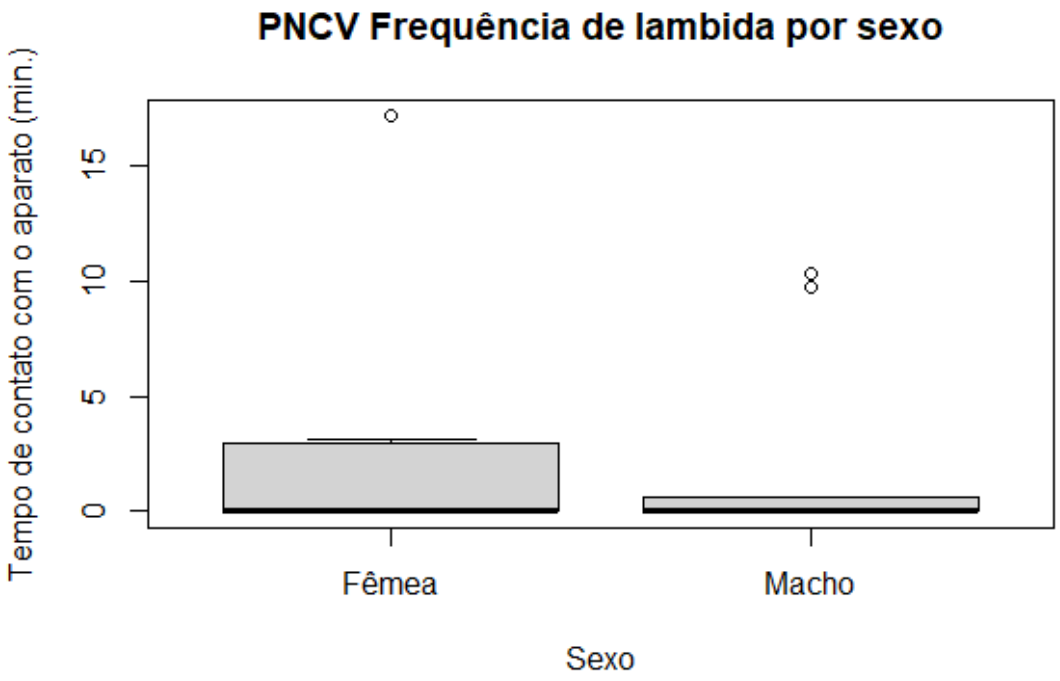
| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Cotoco | Adulto | Macho | 18,76 | 0,53 | 0 | 0 |
| | Faixa | Juvenil 2 | Macho | 1,65 | 3,63 | 0 | 0 |
| | Kiru | Subadulto | Macho | 22,19 | 0,90 | 0 | 0 |
| | Leque | Adulto | Fêmea | 0,35 | 0 | 0 | 0 |
| | Mancha | Subadulto | Macho | 2,37 | 2,95 | 0 | 0 |
| | Máscara | Subadulto | Macho | 2,50 | 2,00 | 0 | 0 |
| | Pé Torto | Adulto | Macho | 0,23 | 0 | 0 | 0 |
| | Vírgula | Adulto | Macho | 14,36 | 0,41 | 0 | 0 |
| | Juvenil 1 | Juvenil 1 | Indeterminado | 4,72 | 0,84 | 0 | 0 |
| | Juvenil 2 | Juvenil 2 | indeterminado | 12,19 | 0,57 | 0 | 0 |
| **Fase 3** | Aklla | Adulto | Fêmea | 6,11 | 17,18 | 0 | 0 |
| | Boca Mole | Adulto | Macho | 27,57 | 10,37 | 0 | 0 |
| | Copas | Adulto | Fêmea | 18,6 | 3,01 | 0 | 0 |
| | Cotoco | Adulto | Macho | 2,14 | 0 | 0 | 0 |

Continuação

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Kiru | Subadulto | Macho | 26,31 | 8,36 | 0 | 0 |
| Mancha | Subadulto | Macho | 9,34 | 12,20 | 0 | 0 |
| Máscara | Subadulto | Macho | 3,19 | 6,89 | 0 | 0 |
| Vírgula | Adulto | Macho | 16,45 | 9,78 | 0 | 0 |
| Juvenil 1 | Juvenil 1 | Indeterminado | 4,42 | 16,28 | 0 | 0 |
| Juvenil 2 | Juvenil 2 | Indeterminado | 9,23 | 6,17 | 0 | 0 |

Em relação as lambidas nas varetas (Figura 15), nossos resultados mostraram que não houve diferença entre os sexos (Kruskal-Wallis, $\chi 2 = 0{,}012212$; df = 1, p = 0,912).

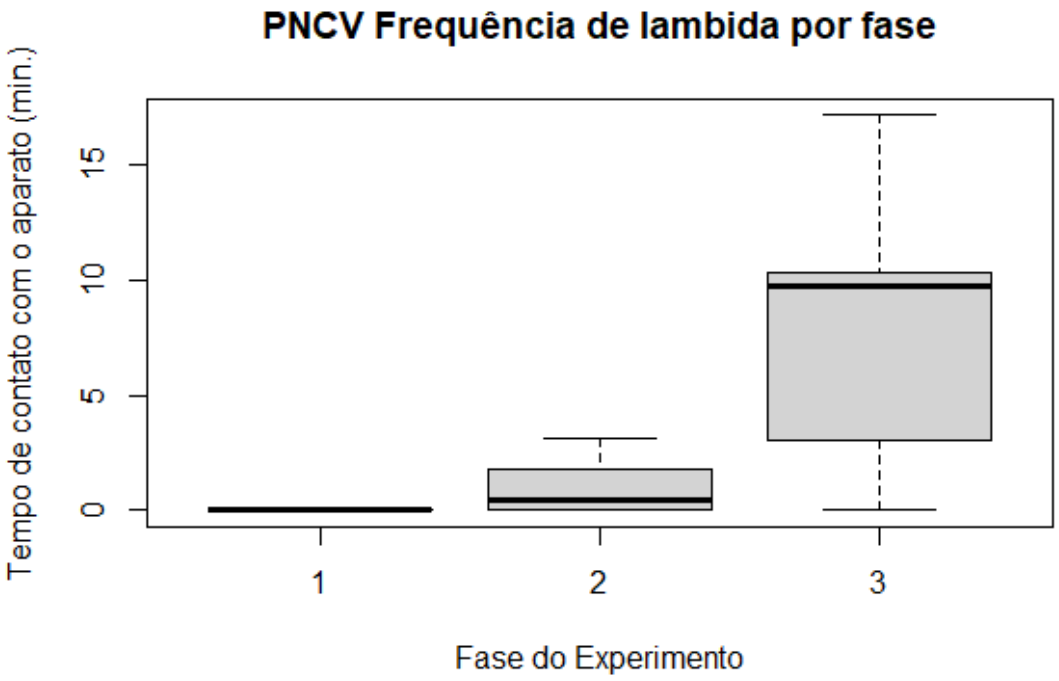
Figura 15 - Taxa de lambidas nas varetas pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional de Ubajara em relação ao sexo dos indivíduos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

Em relação a taxa de lambidas por fase (Figura 16), houve uma diferença significativa entre as fases (Kruskal-Wallis, $\chi 2 = 11{,}367$, df = 2, p = 0,003401). A fase 3 foi a que teve mais lambidas nas varetas (Comparação pairwise, Fases 1-3 p=0,0007; Fases 2-3 p=0,0029).

Figura 16 - Taxa de lambidas nas varetas pelos macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Chapada dos Veadeiros em relação às fases dos experimentos




Fonte: Elaborado pelo autor, 2023

### 5.1.4 – Comparação entre locais

Nossos resultados mostraram que os indivíduos do PNSC utilizaram varetas no aparato e houve uma diferença entre as lambidas nas varetas e nas inserções nos orifícios, no qual somente machos utilizaram varetas naturalmente. Nos outros dois grupos PNU e PNCV não houve em nenhum momento a inserção de varetas naturalmente e, mesmo nas fases de facilitação, os indivíduos lambiam as varetas ou descartavam em seguida sem inseri-las novamente. Isso indica que nessas duas populações não há utilização de varetas para sondagem, ao menos nesse contexto (Ver tabela 8).

Tabela 8 - Resultado geral do experimento em cada local estudado. PNSC – Parque Nacional Serra da Capivara; PNU – Parque Nacional de Ubajara; PNCV – Parque Nacional Chapada dos Veadeiros.

| Local | Indivíduos participantes (> Juvenil 2) | Usaram varetas | Observados usando vareta naturalmente |
|---|---|---|---|
| **PNSC** | 12 | Fase 1 | Sim (Falótico e Ottoni, 2019) |
| **PNU** | 14 | Não | Sim (T. Valença, comunicação pessoal |
| **PNCV** | 18 | Não | Não |

## 6. Discussão

Esta pesquisa teve como proposta identificar a presença e variação do uso de varetas como sondas por macacos-prego em duas populações não previamente estudadas de dois parques nacionais (Ubajara e Chapada dos Veadeiros). Desenvolvemos um aparato naturalístico feito de madeira (tronco) que necessitava do uso sondas para obtenção total de recompensa (mel) para identificar se os novos grupos investigados possuíam o comportamento de uso de varetas como sondas em seu repertório e se este era diferente de outras populações. O experimento foi realizado em 3 fases. A primeira para observar se os indivíduos utilizavam varetas naturalmente, como parte de seu repertório. Caso contrário, duas outras fases facilitadas foram implementadas. A segunda com varetas artificiais disponibilizadas em cima do aparato e a terceira com varetas inseridas nos orifícios do aparato.

### 6.1.1 - Linha de base - Serra da Capivara

Em nosso estudo utilizamos como linha de base os macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara, pois neste local os indivíduos de ao menos 4 grupos utilizam habitualmente varetas como sondas para desentocar pequenos vertebrados de tocas ou também para retirar mel de troncos. (Mannu e Ottoni, 2009; Moura e Lee, 2004; Falótico e Ottoni, 2014; Falótico et al., 2021). Quando apresentadas aos aparatos deste estudo, os machos do grupo Pedra Furada utilizaram varetas imediatamente no aparato no primeiro dia em que foi exposto aos indivíduos. O grupo Mínimo, no qual havia somente um macho adulto, não fez uso de ferramentas de sonda mesmo tendo um tempo de interação considerável com o aparato (1h45 min). Como não sabemos o histórico desse indivíduo e como não houve as fases facilitadas de exposição do aparato, uma vez que o grupo PF finalizou o aparato na fase 1, não sabemos qual seria o resultado desse indivíduo nas fases com facilitação, na qual ele talvez tivesse usado varetas. As fêmeas que interagiram com o aparato não fizeram uso de ferramentas de sondas, somente retirando varetas já inseridas ou lambendo o aparato. Esse viés de sexo era esperado pois observações naturalísticas e experimentais nessa população já relatavam esse viés quase total para o uso de

varetas pelos machos (Falótico e Ottoni, 2014; Cardoso e Ottoni, 2016; Falótico et al., 2021). Os resultados da presente pesquisa mostraram uma diferença no tempo de contato com o aparato e na taxa de lambidas. Os machos ficaram mais tempo em contato com o aparato e foram o que mais lamberam as varetas, uma vez que foram os únicos a resolverem o aparato.

Fêmeas são proficientes no uso de ferramentas de pedra em outras situações, não existindo nenhuma restrição física que as impeça de usar varetas como ferramentas. Uma explicação poderia ser um viés motivacional durante a ontogenia do uso das varetas, em que os machos têm um interesse maior na observação do uso de varetas, enquanto as fêmeas raramente o fazem (Falótico et al., 2021).

Esse resultado na Serra da Capivara demonstrou que nesse contexto o aparato serviu a seu propósito de determinar que aqueles indivíduos tinham o uso de varetas como sondas em seu repertório. É importante salientar que esse grupo, além de ser formado por indivíduos que usam habitualmente varetas (ao menos os machos) e ser altamente habituado a observação por humano, também já tinham tido contato anteriormente com aparatos experimentais (Cardoso e Ottoni, 2016; Coelho, 2015; Corat, 2016).

### 6.1.2 - Uso de ferramentas de sonda em novas populações

Existe uma grande variabilidade comportamental no uso de ferramentas de pedras por macacos-prego (Visalberghi & Fragaszy, 2013; Siriane & Visalberghi, 2013; Luncz et al, 2016; Falótico et al. 2018; Falótico 2022; de Moraes et al; 2014; Mendes et al, 2015), mas até o momento somente uma população (PNSC) conhecida usa habitualmente ferramentas para sondagem. Levantamos a hipótese de que se os indivíduos das novas populações testadas tivessem em seu repertório comportamental o uso de varetas, iriam usar espontaneamente varetas no aparato e estes seriam usados primariamente pelos machos dessas populações. No entanto, os macacos-prego das populações da Chapada dos Veadeiros e de Ubajara não utilizaram ferramentas de sondagem em nosso aparato em nenhuma das três fases experimentais a que foram apresentados. Os indivíduos que interagiram com o nosso

aparato por um período de duas horas, tanto machos quanto fêmeas, mas não utilizaram varetas como sondas. Ambos os sexos tiveram tempos e taxas de interação similares com o aparato. Isso indica que nenhuma dessas duas populações possuem o uso de ferramentas de sonda em seu repertório comportamental, ao menos não no contexto analisado. Este resultado foi similar aos de uma população que sabidamente não faz uso de ferramentas de varetas, Fazenda Boa Vista, no qual os indivíduos também não utilizaram varetas como sondas em uma situação experimental (Cardoso e Ottoni, 2016). Neste experimento também foram feitas duas fases de facilitação (vareta em cima do aparato e varetas inseridas no aparato) e mesmo assim os indivíduos da FBV não fizeram o uso da ferramenta. Foi observado que os indivíduos retiravam as varetas pré-inseridas na caixa e logo após descartavam as varetas ou simplesmente não tinham interesse nelas (Cardoso e Ottoni, 2016).

### 6.1.3 - Chapada dos Veadeiros

Nossos resultados mostraram que esta população, até onde sabemos, não faz uso de ferramentas de sondagem para mel. Além disso, em estudos pontuais nesta população (Falótico et al., 2022) também não foi observado o comportamento de sondagem para a obtenção de mel. Há somente uma observação pontual de um indivíduo juvenil macho aparentemente usando uma vareta em contexto de ameaça, mas sem detalhes do alvo ou se realmente foi um uso de vareta, devido a pouca visibilidade do evento (T. Falótico, comunicação pessoal). Durante o experimento os indivíduos ficaram em contato com o aparato por mais de duas horas e não utilizaram varetas naturalmente. Nas fases de facilitação (vareta em cima do aparato e varetas pré-inseridas) os indivíduos descartavam as varetas, ou as lambiam e as descartavam em seguida, sugerindo que estes indivíduos não têm o uso de varetas em seu repertório.

Como não houve uso de varetas, não pudemos fazer a comparação de sexo e idade do comportamento, mas a análise dos tempos de contato com o aparato por sexo e por fase mostrou que não houve diferença no tempo de contato com o aparato no PNCV. Machos e fêmeas interagiram da mesma intensidade com o aparato.

No pré-teste no PET, onde sabíamos que alguns indivíduos aprenderam a utilizar varetas em experimentos anteriores (Rufo, 2019), alguns machos do grupo ao chegarem próximos do aparato e depois de lamberem o mel que estava no orifício, fabricaram varetas e as utilizaram de imediato em nosso aparato. Junto com o resultado no PNSC, isso mostra que o aparato pode potencialmente ser utilizado para identificar indivíduos que usam varetas em seu repertório em populações ainda não estudadas.

Nossos resultados no PNCV mostraram que estes indivíduos não utilizam ferramentas de sonda, pelo menos em contextos similares ao do aparato. Não podemos descartar que estes indivíduos utilizem varetas em outros contextos. Seria necessário um acompanhamento mais longo e habituação para identificar comportamentos mais raros nesta população.

### 6.1.4 - Parque Nacional de Ubajara

No PNU os resultados são parecidos com os dados do PNCV. Em nenhuma das fases houve tentativa de utilização de varetas no aparato. Os indivíduos tiveram um total de 2h25min de contato com o aparato e em nenhum momento estes indivíduos utilizaram varetas para tentar retirar o mel dos orifícios. Mesmo nas fases de facilitação os indivíduos descartavam as varetas ou lambiam após retirar as varetas pré-inseridas nos orifícios e descartavam em seguida, sem reinseri-las. Nesta população também não houve diferença no tempo de contato com o aparato por sexo e nem na taxa de lambida por sexo, mas houve uma diferença na taxa de lambidas em relação às fases do experimento, sendo a fase 3 aquela com mais lambidas, pois as varetas estavam pré-inseridas nos orifícios.

Apesar de não utilizarem as varetas em nosso aparato, foram observados indivíduos desta população utilizando varetas para desentocar aranhas do solo, e mamangavas e outros artrópodes não identificados de troncos (T. Valença, comunicação pessoal). Os quatros primeiros casos aconteceram antes de nós começarmos as fases de facilitação com o aparato. Conforme o grupo Sertão foi sendo acompanhado com mais frequência, observou-se que outros machos do grupo (até

aqueles que não participaram do experimento) também utilizavam varetas no solo. Pelo que foi observado até o momento, os indivíduos fazem o uso de varetas principalmente no solo para desentocar aranhas, mas também usam varetas em árvores e fendas de rocha, embora em menor frequência. O uso de varetas para obter mel não foi observado nessa população. Aparentemente os macacos não generalizaram o uso desta ferramenta para o contexto do experimento. Isso pode acontecer por diversos motivos. Uma possível explicação seria que estes macacos estão em um nicho ecológico específico, onde tem desafios distintos que podem levar ao uso de ferramentas em contextos específicos e relevantes aos indivíduos. Podemos pensar que cada população tem um desenvolvimento e um conjunto de fatores que levam a uma vantagem competitiva e este vantagem poderia levar a um aumento na exposição a objetos em locais específicos, fazendo com que a aprendizagem e comportamento fiquem mais restritos a alguns locais, tornando os indivíduos mais especializados em usar ferramentas de um certo modo.

Existe um período no qual os macacos-prego aprendem a manipular objetos. Para a quebra de frutos encapsulados este período se inicia entre 8 e 12 semanas e um indivíduo só vai se tornar proficiente a partir dos 3 anos em diante. A curiosidade dos infantes e os machos adultos tolerantes à presença dos indivíduos mais jovens fazem com que os indivíduos aprendam mais facilmente quem são os melhores modelos no uso de ferramentas e aprendam a usar ferramentas de pedra a partir da interação com os objetos (Ottoni, 2021). Já o uso de ferramentas de sonda é diferente. Os eventos geralmente são curtos e a aprendizagem social é restrita à observação destes curtos episódios. Outra diferença é que a quebra de frutos que têm sítios de quebras duradouros e os indivíduos reutilizam várias vezes a mesma ferramenta e local de quebra, facilitando um aprendizado mais rápido (Ottoni, 2021). Já as ferramentas de sondas raramente são reutilizadas por outros indivíduos (Ottoni, 2021). No PNU os eventos de uso de varetas no solo são, aparentemente, curtos e restritos a algumas áreas, podendo fazer com que o aprendizado desse comportamento seja mais limitado, o que pode influenciar no contexto em que estes indivíduos aprendem a usar varetas de sondas e este contexto pode não ser tão generalizável, o que resultou nestes indivíduos não utilizarem varetas nos aparatos.

O aparato elevado e fixado em árvores do presente estudo foi elaborado com base nos estudos de Cardoso e Ottoni (2016) e no comportamento conhecido no

PNSC do uso de varetas para obter mel de troncos (Falótico e Ottoni, 2014). Como os indivíduos do PNU utilizam varetas no solo para desentocar aranhas, é possível que o contexto do aparato não seja familiar a eles e a generalização não ocorreu rapidamente.

Se o aparato permanecesse exposto ao grupo por um período maior, esperaríamos que em algum momento houvesse um aprendizado/inovação individual na resolução do aparato com as varetas, com base nos estudos de Rufo, 2019. Entretanto, esse não era o objetivo do presente estudo.

Limitações do aparato, tais como o aparato estar em árvores e os indivíduos utilizarem as varetas primariamente no solo ou próximo, podem ter sido a razão dos indivíduos do PNU não utilizarem varetas no aparato do experimento. Na Serra da Capivara (PNSC) os indivíduos utilizam varetas para desentocar pequenos vertebrados de fendas e também para a obtenção de mel e outros recursos de troncos. Os resultados que obtivemos mostraram que o aparato é eficiente e adequado ao menos para identificar a presença do comportamento de uso de varetas para a obtenção de mel, uma vez que os dois grupos que usam varetas de sonda para obtenção desse tipo de recurso conseguiram resolver o aparato já na primeira fase (PET e PNSC). O aparato não foi eficiente para identificar o uso de varetas no PNU pois o grupo possivelmente não faz uso de varetas para retirar mel, mas principalmente para desentocar artrópodes no solo ou próximo a ele. Por esses indivíduos usarem uma estratégia diferente para o uso de ferramenta de sonda o nosso aparato acabou se mostrando limitado para identificar o uso de ferramentas de sondas em outros contextos.

Os nossos resultados mostram que o uso do aparato é adequado para avaliar o uso de varetas para obtenção de mel em novas populações, mas não descarta a possibilidade destes indivíduos usarem varetas em outros contextos.

Para pesquisas futuras seria interessante criar um aparato que fosse instalado próximo ao solo e em áreas onde estes indivíduos fazem a sondagem espontânea. Um exemplo seria um aparato que pudesse ser enterrado e que tivesse algum atrativo que os indivíduos pudessem retirar de dentro desse aparato, ou um aparato próximo do chão simulando um ninho de aranha. Outra limitação do procedimento pode ter

sido na monopolização do aparato por um macho no PNU que participou intensamente do experimento, em muitos momentos monopolizando os aparatos, sendo necessário colocar mais aparatos para que outros indivíduos possam participar do experimento.

## 7. - Conclusão

Além de mostrar que o comportamento do uso de sonda pode não estar presente no repertório dessas populações, ao menos no contexto do experimento, os resultados também indicam que a sonda não é prontamente aprendida pelos indivíduos o que pode explicar a ausência do comportamento de uso de varetas na maioria das populações estudadas de macacos-prego.

O uso de ferramentas por macacos-prego é um comportamento complexo e variável, podendo gerar diversas tradições diferentes dependendo das variáveis ambientais em que as populações estão inseridas e das inovações que surgem da interação dos macacos com o ambiente. Outros primatas apresentam variações comportamentais complexas, como chimpanzés, orangotangos, macacos japoneses (Kawai, 1965; Whiten et al., 1999; Luncz et al., 2014; Pascual-Garrido, 2009; Gruber et al., 2009; Gruber et al. 2011; Van Schaik e Knott, 2001; Bastian et al., 2010), mostrando que as bases para comportamento culturais estão presentes nos primatas de forma geral.

Estudos futuros e mais aprofundados devem ser feitos para que possamos ampliar este conhecimento do uso de ferramentas de sonda. Os resultados deste trabalho já expandem o conhecimento sobre o uso de ferramentas de sondagem por macacos-prego em outras populações que ainda não haviam sido estudadas, identificando diferenças culturais entre as populações e contribuindo para a literatura sobre a cultura animal e sua diversidade.

## 8. Referências


Bastian, M. L., Zweifel, N., Vogel, E. R., Wich, S. A., & van Schaik, C. P. (2010). Diet traditions in wild orangutans. American journal of physical anthropology, 143(2), 175–187. https://doi.org/10.1002/ajpa.21304

Bradley, N. (2014). What is Culture? A brief look at the development of 'culture' and its understanding in language teaching. *Language and Culture*. 31. 40-55.

Brakes, P., Carroll, E. L., Dall, S. R. X., Keith, S. A., McGregor, P. K., Mesnick, S. L., Noad, M. J., Rendell, L., Robbins, M. M., Rutz, C., Thornton, A., Whiten, A., Whiting, M. J., Aplin, L. M., Bearhop, S., Ciucci, P., Fishlock, V., Ford, J. K. B., Notarbartolo di Sciara, G., Simmonds, M. P., Garland, E. C. (2021). A deepening understanding of animal culture suggests lessons for conservation. Proceedings. *Biological sciences*, 288. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2718

Boas, F. (1940). Race, Language and Culture. Nature, 145(3669), 951–952. https://doi.org/10.1038/145951a0

Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (1981). Cultural transmission and evolution: a quantitative approach. *Monographs in population biology*, 16, 1–388.

Cartmill, E. A., & Byrne, R. W. (2010). Semantics of primate gestures: intentional meanings of orangutan gestures. *Animal cognition*, 13(6), 793–804. https://doi.org/10.1007/s10071-010-0328-7

Cardoso, R. M., & Ottoni, E. B. (2016). The effects of tradition on problem solving by two wild populations of bearded capuchin monkeys in a probing task. *Biology letters*, 12(11), 20160604. https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0604

Coelho, C. G. (2011). *Observações por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar coco por macacos-prego (Cebus sp.) em semi-liberdade*. Dissertação de mestrado defendida pelo Instituto de Psicologia da Universidade da Cidade de São Paulo.

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

Falótico, T. Valença, T., Verderane, M.P. et al. (no prelo). Mapping nut-cracking in a new population of wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Ubajara National Park, Brazil. *American Journal of Primatology*.

Falótico, T. (2022). Robust capuchin tool use cognition in the wild. Current Opinion in *Behavioral Sciences*, 46, 101170. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2022.101170

Falótico, T., Valença, T., Verderane, M. P., & Fogaça, M. D. (2022). Stone tools differences across three capuchin monkey populations: food's physical properties, ecology, and culture. *Scientific Reports*, *12*(1), 14365. https://doi.org/10.1038/s41598-022-18661-3

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2023). Greater tool use diversity is associated with increased terrestriality in wild capuchin monkeys. *American Journal of Biological Anthropology*, *181*(2), 312–317. https://doi.org/10.1002/ajpa.24740

Falótico, T. (2011). *Uso de ferramentas por macacos-prego (Sapajus libidinosus) do Parque Nacional Serra da Capivara – PI*. Dissertação de doutorado defendida pelo Instituto de Psicologia da Universidade da Cidade de São Paulo.

Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q., Rufo, H. P., & Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Serra das Confusões National Park, Brazil. *Primates; Journal of Primatology*, *59*(4), 385–394. https://doi.org/10.1007/s10329-018-0660-0

Falótico, T., Luncz, L. V., Svensson, M. S., & Haslam, M. (2016). Cashew Nut Positioning during Stone Tool Use by Wild Bearded Capuchin Monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Folia Primatologica*; *International Journal of Primatology*, 87(6), 392–397. https://doi.org/10.1159/000459621

Falótico, T., Bueno, C. Q., & Ottoni, E. B. (2021). Ontogeny and sex differences in object manipulation and probe tool use by wild tufted capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, *83*(5), e23251 https://doi.org/10.1002/ajp.23251

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2013). Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*. PloS one, 8(11), e79535. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079535

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2014). Sexual bias in probe tool manufacture and use by wild bearded capuchin monkeys. *Behavioural Processes*, 108, 117–122. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.036

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2016). The manifold use of pounding stone tools by wild capuchin monkeys of Serra da Capivara National Park, Brazil. Behaviour, 153(4), 421–442. https://doi.org/10.1163/1568539X-00003357

Ferreira, R.G., Emidio, R.A. and Jerusalinsky, L. (2010), Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (Cebus libidinosus) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, 72: 270-275. https://doi.org/10.1002/ajp.20771

Fisher, J. Hinde, R. A. The opening of milk bottles by birds. Birds 42, 347–357 (1949).

Fragaszy, D., & Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. In D. Fragaszy & S. Perry (Eds.), The Biology of Traditions: Models and Evidence (pp. 1-32). *Cambridge: Cambridge University Press*. https://doi.org/10.1017/CBO978051158402

Fragaszy, D. M., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & Oliveira, M. G. de. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, *64*(4), 359–366.

Fragaszy, D., Visalberghi, E., Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge: *Cambridge University Press*. (1st ed.)

Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., & Byrne, R. W. (2009). Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): *Repertoire, Intentionality and Possible Origins. Animal Cognition*, 12(3), 527–546. https://doi.org/10.1007/s10071-009-0213-4

Gruber, T., Muller, M. N., Strimling, P., Wrangham, R., & Zuberbühler, K. (2009). Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task. *Current Biology*, 19(21), 1806–1810. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.060

Gruber, T., Muller, M. N., Reynolds, V., Wrangham, R., & Zuberbühler, K. (2011). Community-specific evaluation of tool affordances in wild chimpanzees. *Scientific Reports*, *1*, 128. https://doi.org/10.1038/srep00128

Haslam, M., Falótico, T., Luncz, L. V. (2018). Recognizing culture in wild primate tool use. In L. D. D. Paolo, L. Desirè, F. D. Vincenzo, & F. D. Petrillo (Eds.), *Evolution of Primate Social Cognition* (Vol. 71, pp. 199–209). *Springer International Publishing*. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93776-2_13

Heyes C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69(2), 207–231. https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1994.tb01506.x

Hobaiter, C., & Byrne, R. W. (2011). The gestural repertoire of the wild chimpanzee. *Animal Cognition*, 14(5), 745–767. https://doi.org/10.1007/s10071-011-0409-2

Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*, 73(2), 281–286. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.004

Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2013). Social Learning: An Introduction to Mechanisms, Methods, and Models. *Princeton University Press*. http://www.jstor.org/stable/j.ctt2jc8mh

Huffman, M. A. (1996). Acquisition of innovative cultural behaviors in nonhuman primates: A case study of stone handling, a socially transmitted behavior in Japanese macaques. In C. M. Heyes & B. G. Galef, Jr. (Eds.), Social learning in animals: The roots of culture (pp. 267–289). *Academic Press*. https://doi.org/10.1016/B978-012273965-1/50014-5

Humle, T., & Newton-Fisher, N.E. (2009). Culture in non-human primates: definitions and evidence. In Understanding Cultural Transmission in Anthropology: A Critical Synthesis. Theory & Methodology in Anthropology . *Berghahn Books*. (Chapter 2 – pp 80-95).

Instituto Chico Mendes (ICMBIO). (2020). Atributos naturais do Parque Nacional de Ubajara. Recuperado de https://www.icmbio.gov.br/parnaubajara/atributos-naturais

Imanishi, K. (1952). Evolution of humanity. In Imanishi, K. (Ed.), Man (pp. 36-94). Mainichi-Shinbun-sha, Tokyo. (in Japanese)

Kawai, M. (1965). Newly acquired pre-cultural behaviour of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates* 6, 1–30 . https://doi.org/10.1007/BF01794457

Kroeber, A. L. (1928). Tribes and Temples. Frans Blom and Oliver LaFarge. *American Anthropologist*, 30(1), 133–135. doi:10.1525/aa.1928.30.1.02a00160

Kroeber, A. L., & Kluckhohn, C. (1952). Culture: a critical review of concepts and definitions. *Papers. Peabody Museum of Archaeology & Ethnology*, Harvard University, 47(1), viii, 223.

Kluckhohn, C. (1962). Culture and behavior. Free Press Glencoe.

Laland, K. N., & Galef, B. G. (Eds.). (2009). The question of animal culture. *Harvard University Press*.

Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology*: Issues, News, and Reviews, 12(3), 150–159.

Liebal, K., Pika, S., & Tomasello, M. (2006). Gestural communication of orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Gesture, 6*(1), 1–38. https://doi.org/10.1075/gest.6.1.02lie

Luncz, L. V, Falótico, T., Pascual-Garrido, A., Corat, C., Mosley, H., Haslam, M. (2016). Wild capuchin monkeys adjust stone tools according to changing nut properties. *Scientific Reports*, *6*(1), 33089.

Luncz, L. V, and Boesch, C. (2014). Tradition over trend: Neighboring chimpanzee communities maintain differences in cultural behavior despite frequent immigration of adult females. *American journal of primatology* *76*(7) 649-57. https://doi.org/10.1002/ajp.22259

Marler, P. Tamura, M. Tamura, (1964). Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146, 1483–1486

Mannu, M., & Ottoni, E. B. (2009). The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*, 71(3), 242–251. https://doi.org/10.1002/ajp.20642

McGrew, W. C., & Tutin, C. E. G. (1978). Evidence for a Social Custom in Wild Chimpanzees? *Man*, 13(2), 234–251. https://doi.org/10.2307/2800247

Motes-Rodrigo, A., & Tennie, C. (2021). The Method of Local Restriction: in search of potential great ape culture-dependent forms. *Biological Reviews*, 96. https://doi.org/10.1111/brv.12710

Moraes, B. L. C. (2013). Uso de pedras como ferramentas para obtenção de alimentos por macacos-prego selvagens (Sapajus libidinosus) [Dissertação de mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco]

Moura, A. C., & Lee, P. C. (2004). Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest. *Science*. 306(5703), 1909. https://doi.org/10.1126/science.1102558

Nakamura, M., & Nishida, T. (2006). Subtle behavioral variation in wild chimpanzees, with special reference to Imanishi's concept of kaluchua. *Primates; Journal of Primatology*, 47(1), 35–42. https://doi.org/10.1007/s10329-005-0142-z

Ottoni, E.B. (2021). The Lasting and the Passing: Behavioural Traditions and Opportunities for Social Learning in Wild Tufted Capuchin Monkeys. In: Anderson, J.R., Kuroshima, H. (eds) *Comparative Cognition*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-2028-7_10

Ottoni, E. B., Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, *17*(4), 171–178. https://doi.org/10.1002/evan.20185

Panger, M. A., Perry, S., Rose, L., Gros-Louis, J., Vogel, E., Mackinnon, K. C., & Baker, M. (2002). Cross-site differences in foraging behavior of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 119(1), 52–66. https://doi.org/10.1002/ajpa.10103

Pascual-Garrido, A. Cultural variation between neighbouring communities of chimpanzees at Gombe, Tanzania. *Science* Rep 9, 8260 (2019). https://doi.org/10.1038/s41598-019-44703-4

R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Rufo, H. P. (2019). *Difusão experimentalmente induzida do uso de ferramentas de sonda em um grupo semi-livre de macacos-prego (Sapajus sp.)*. Masters Dissertation, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. https://doi.org/10.11606/d.47.2019.tde-25112019-164354

Shumaker, R. W, Walkup, K. R., Beck, B. B. (2011) *Animal Tool Behavior*. JHU Press.

Van Schaik, C. P., & Knott, C. D. (2001). Geographic variation in tool use on Neesia fruits in orangutans. *American Journal of Physical Anthropology*, 114(4), 331–342. https://doi.org/10.1002/ajpa.1045

Sirianni, G., & Visalberghi, E. (2013). Wild bearded capuchins process cashew nuts without contacting caustic compounds. *American Journal of Primatology*, 75(4), 387–393. https://doi.org/10.1002/ajp.22119

Souto, A., Bione, C. B. C., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D., & Schiel, N. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology Letters*, 7(4), 532–535. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0034

Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition. Cambridge, MA:Harvard University Press.

Tylor, E. B. (1889). Primitive culture: Researches into the development of mythology, philosophy, religion, language, art and custom (3rd American from 2nd English ed.). *Henry Holt and Company*. https://doi.org/10.1037/12987-000

Van Lawick-Goodall J. (1973). The behavior of chimpanzees in their natural habitat. *The American journal of psychiatry*, 130(1), 1–12. https://doi.org/10.1176/ajp.130.1.1

Visalberghi, E., Fragaszy, D. M. (2013). The Etho-*Cebus* Project: Stone-tool use by wild capuchin monkeys. In C. M. Sanz, J. Call, & C. Boesch (Eds.), *Tool use in animals: cognition and ecology* (pp. 203–222). *Cambridge University Press*.

Whitehead, H. (2009). Culture in Whales and Dolphins. Encyclopedia of Marine Mammals, 292–294. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00068-7

Whiten A, Goodall J, McGrew, W. C, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama, Y, et al. (1999a). Cultures in chimpanzees. *Nature*, *399*(6737), 682–685.

Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W., & Boesch, C. (2001). *Charting Cultural Variation in Chimpanzees. Behaviour*, 138, 1481–1516. http://www.jstor.org/stable/4535905

Whiten, A., Hinde, R. A., Laland, K. N., & Stringer, C. B. (2011). Culture evolves. Philosophical Transactions of the Royal Society B: *Biological Sciences*, 366(1567), 938–948. doi:10.1098/rstb.2010.0372

Whiten A. (2021a). The burgeoning reach of animal culture. *Science (New York, N.Y.)*, *372*(6537), eabe6514. https://doi.org/10.1126/science.abe6514

Whiten, A. (2021b). The psychological reach of culture in animals' lives. *Current Directions in Psychological Science*, 30(3), 211–217. https://doi.org/10.1177/0963721421993119