UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

Investigação do uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra das Confusões – PI

Paulo Henrique Módena Coutinho

São Paulo

2020

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

Investigação do uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra das Confusões – PI

Paulo Henrique Módena Coutinho

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Prof° Eduardo Benedicto Ottoni

São Paulo

2020

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)

Coutinho, Paulo Henrique Módena
Investigação do uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra das Confusões – PI / Paulo Henrique Módena Coutinho; Orientador Eduardo Benedicto Ottoni – São Paulo, 2020.
166f.
Tese (Doutorado – Programa de Pós-graduação em Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, 2020.

1. macacos-prego. 2. uso de ferramentas. 3. tradição comportamental 4. ecologia, 5. Sapajus. I. Eduardo Benedicto Ottoni, orient. II. Título.

Nome: Coutinho, Paulo Henrique Módena

Título: Investigação do uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra das Confusões – PI.

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

Aprovado em: ___ / ___ / ___

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____
Instituição: _____
Assinatura:_____

Prof. Dr. _____
Instituição: _____
Assinatura:_____

Prof. Dr. _____
Instituição: _____
Assinatura:_____

Prof. Dr. _____
Instituição: _____
Assinatura:_____

Prof. Dr. _____
Instituição: _____
Assinatura:_____

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, por toda dedicação, suporte e carinho durante a trajetória de minha formação. Sua serenidade e obstinação sempre foram fonte de inspiração para seguir adiante com meus sonhos. Ao Sr. Marcos André Ribeiro, pela idiossincrasia da ideia de parceria e carinho que transbordou e me alcançou como uma onda no MAR.

Ao meu orientador, Profº Eduardo B. Ottoni, pelo modo peculiar de transmitir segurança, confiança e companheirismo, desde nossa primeira reunião de longas quatro horas. Sua influência sobre minha formação é muito anterior ao meu ingresso no doutorado. Serei sempre muito grato pela inspiração e por seu acolhimento.

Ao Sr. José Wilmington Paes Landim, o Mitinha, pelo apoio logístico imprescindível ao desenvolvimento da pesquisa no Parque Nacional Serra das Confusões. Mais que isso, sua amizade e solicitude tornaram os anos de experiência em Caracol-PI uma jornada mais leve e rica.

À querida Gláucia Spinelli, que foi precisa nas palavras e nos momentos de apoio, quando eu já não via mais meios de concretizar esse trabalho. Que força!

A todos os funcionários do Parque Nacional Serra das Confusões, que de algum modo contribuíram para o desenvolvimento do trabalho de campo, em especial aos guardas parque Neri, Edimilson, Ney, Nelsinho, Carleandro, Constantino, Carlinhos e Filemon, com quem compartilhei toda a estada na sede da UC e que me ajudaram a ressignificar a ideia de companhia.

Aos pesquisadores Tiago Falótico e Michele Verderane, por todas as sugestões, comentários e orientações durante a qualificação, que nortearam as melhorias deste trabalho. Também agradeço ao Tiago pela amizade e ajuda sem as quais esse trabalho não sairia do campo das ideias.

Aos meus colegas do Laboratório de Etologia Cognitiva, Raphael Cardoso, Henrique Rufo, Clara Corat pelas conversas e trocas de experiências que, pontualmente, contribuíram

para minha formação ao longo desses quatro anos. À Camila G. Coelho, primeira colega dos tempos de USP a me dizer, “você precisa conversar com o Edu”.

Às agências de fomento FAPESP (Processo 2014/04181-0) pelo suporte financeiro e ao CNPq (Processo 870230/1997-2) pela bolsa de doutorado concedida.

Ao IBAMA/ICMBio, pela autorização (n° 55303-1)para a realização da pesquisa dentro do Parque Nacional Serra das Confusões.

Ao Valdenor Dias da Silva “Negão”, meu assistente de campo, pelo apoio durante boa parte do período de coleta de dados. E também à sua família, que fez de sua casa minha segunda morada durante o trabalho de campo. Família é riqueza.

Às queridas Cleonice Sabino e Eva (FUNDHAM), pela recepção e cuidado em todas as minhas passagens pelo PROART, em São Raimundo Nonato.

A todos os funcionários da Universidade de São Paulo que participaram da superação de inúmeros obstáculos para a concretização dessa pesquisa, em especial, Noel Santos pela construção das caixas-problema, Graziela Abe pelo auxílio na organização de toda a documentação de campo e Luiz Silva dos Santos pela análise estatística dos dados.

Aos demais, que a seu modo, com carinho, amor e companheirismo, tiveram papel fundamental nas etapas de idealização, construção e realização do meu sonho acadêmico. Tomara que siga havendo espaço e tempo(s) para mais saltos!

"As ferramentas que eles foram programados para usar eram bastante simples, mas podiam mudar aquele mundo e tornar os homens-macacos seus senhores. A mais primitiva era a pedra de mão, que multiplicava o poder de um golpe em muitas vezes."

Arthur C. Clarke

2001 – Uma Odisseia no Espaço (1968)

RESUMO

Coutinho, P.H.M. (2020). Investigação do uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra das Confusões.

O uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*), comum nas populações selvagens dos biomas da Caatinga e Cerrado, é variável quanto ao uso de percutores e varetas. Uma das explicações para as diferenças observadas no conjunto de ferramentas entre grupos de macacos-prego seria a ocorrência de tradições comportamentais típicas dessas populações. O objetivo deste trabalho foi (1) descrever o repertório do uso de ferramentas de grupos de macacos-prego do Parque Nacional Serra das Confusões (PNSCo) e, (2) determinar a sazonalidade dos parâmetros climáticos locais e o possível efeito sobre a frequência do uso de ferramentas, a fim de identificar aspectos que contribuíssem para a compreensão das diferenças no repertório instrumental de populações equidistantes da área de estudo dessa pesquisa, numa perspectiva comparativa. Os três grupos identificados na área estudada – Gruta do Boi (GB), Olho D'água (OA) e Alto da Caatinga (AC) – fazem uso habitual de ferramentas líticas para quebrar frutos duros e sementes. Observou-se correlação positiva entre o aumento da frequência de uso de ferramentas líticas e o período seco (maio-setembro) para a exploração de sementes e frutos encapsulados, e variação do peso dos percutores em função do recurso processado. Evidências indiretas do uso de ferramentas restrito à área mais árida do PNSCo – alto das chapadas – sugerem o uso de pedras para cavar e extrair artrópodes e órgãos de armazenamento subterrâneo. Dois experimentos foram realizados nos meses finais da coleta de dados, a fim de confirmar o uso de pedras para cavar e verificar a ocorrência do uso de varetas. Em um experimento semelhante ao proposto às populações do Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC) e Fazenda Boa Vista (FBV), apresentamos uma tarefa que exigia o uso de varetas para obter melaço dentro de uma caixa-problema. Foi verificado que, apesar de algumas tentativas ineptas do uso de varetas e episódios de percussão de pedras contra a caixa, os grupos de macacos-prego do PNSCo não conseguiram acessar o melaço. No experimento de uso de pedras para cavar, apresentamos ao grupo GB buracos preenchidos com amendoins e cobertos por terra que foram escavados pelos macacos-prego com o uso das mãos, sem haver qualquer registro do uso de pedras. Nossas observações foram comparadas com os dados das populações do PNSC e FBV, que apresentam diferenças no repertório do uso de ferramentas. A comparação dos repertórios das populações do PNSCo, do PNSC e da FBV e suas respectivas circunstâncias ecológicas não explica inteiramente as diferenças constatadas, sugerindo uma componente tradicional (socialmente transmitido) no uso de ferramentas por essas populações.

Palavras-chave: macacos-prego, *Sapajus*, uso de ferramentas, ecologia, tradição.

ABSTRACT

Coutinho, P.H.M. (2020). Investigation of a spontaneous tool-use by wild tufted capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) from Serra das Confusões National Park.

Tool use by tufted capuchin monkeys *(Sapajus libidinosus)*, common in the wild populations of the Caatinga and Cerrado biomes, is variable regarding the use of stones and sticks. One explanation for the differences in the toolkit observed between groups of tufted capuchin monkeys would be the occurrence of behavioral traditions typical of these populations. The objective of this survey was (1) to describe the tool-use repertoire of wild tufted capuchin monkeys from the Serra das Confusões National Park (PNSCo) and, (2) to determine the seasonality of local climatic parameters and the possible effect on the frequency of tool-use in order to identify aspects that contribute to the understanding of the differences in the instrumental repertoire of two populations equidistant from the area of this research, through the comparative method. The three groups identified in the studied area – Gruta do Boi (GB), Olho D'água (OA) and Alto da Caatinga (AC) – make regular use of lithic tools to break hard fruits and seeds. There was a positive correlation between the increased frequency of lithic tool usage and the dry season (from May to September) for the exploration of encapsulated fruits and seeds, and variation in the weight of the strikers according to the processed food. An indirect evidence of tool-use restricted to the most arid area of the PNSCo – high plateaus – indicates the use of stones to dig and extract arthropods and the excavation of underground storage organs. Two experiments were carried out in the final months of data collection, in order to confirm the use of stones for digging and to verify the use of sticks in this population. In a similar experiment to that proposed to the Serra da Capivara National Park (PNSC) and Fazenda Boa Vista (FBV) populations, we presented a task that required the use of sticks to obtain molasses from a problem box. It was found that, despite some inept attempts to use sticks and stone percussion episodes against the box, groups of capuchin monkeys at PNSCo were unable to access the molasses. In the experiment of using stones for digging, we presented to the GB group holes filled with peanuts and covered with earth, which were dug by the capuchin monkeys with their hands, without any record of the use of stones. Our observations were compared with data from the PNSC and FBV populations, which show differences in the tool-use repertoire. The comparison between PNSCo, PNSC and FBV populations' tookits and their ecological circunstances does not fully explain the observed differences, suggesting a traditional (socially transmitted) component in their tool-use traditions.

Keywords: capuchin monkeys, *Sapajus*, tool-use, ecology, tradition.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa da localização da Fazenda Boa Vista (A), Parque Nacional da Serra da Capivara (B) e Parque Nacional Serra das Confusões (C). Em destaque, a proximidade entre os Parques Nacionais Serra das Confusões e Serra da Capivara, e sua extensão. (Fonte da imagem: Google Earth Pro). 48

Figura 2. Paisagem do "Mirante Janela do Sertão" no PNSCo. Chapada e cobertura vegetal dos vales no auge do período seco. 50

Figura 3. Paisagem da "Gruta do Boi" no PNSCo. Chapada e cobertura vegetal do boqueirão no fim do período chuvoso. 51

Figura 4. Dados meteorológicos – precipitação, temperaturas (média, máxima e mínima) e umidade relativa do ar – obtidas da estação meteorológica automática instalada nas imediações da área de pesquisa (janeiro/2017 a janeiro/2019). 53

Figura 5. Saco coletor de material vegetal utilizado ao longo dos transectos da Trilha da Gruta do Boi e Trilha Alto da Caatinga. 55

Figura 6. Armadilha de queda (*pitfall*) utilizada ao longo dos transectos da Trilha da Gruta do Boi e Trilha Alto da Caatinga para a coleta de invertebrados e pequenos vertebrados. 56

Figura 7. Sítios de quebra. (A) – ANV264 – cocos – *Attalea maripa*), (B) – ANV 124 – jatobá – *Hymenaea martiana*, (C) – ANV 212 – mirindiba – *Buchenavia grandis*. 57

Figura 8. Registro dos sítios de quebra. Esquema de mensuração das dimensões das ferramentas de pedra (martelos e bigornas), identificação da composição geológica, identificação do fruto processado e pesagem de cascas. 58

Figura 9. Itens processados por macacos-prego com ferramentas percutoras nos sítios de quebra identificados no PNSCo. (A) mirindiba, (B) jatobá, (C) maniçoba, e (D) cocos. 59

Figura 10. Ferramentas líticas registradas em contexto de escavação nas proximidades da Trilha do Alto da Caatinga. 60

Figura 11. Foto de satélite da área de estudo. Indicação das áreas de 65

aprovisionamento e instalação de armadilhas fotográficas (Google Earth).

Figura 12. Caixa-problema utilizada no experimento. Aparato instalado dentro de uma das áreas de aprovisionamento. Na parte superior, a abertura que permitia acesso – com uso de sondas – ao melaço contido no interior da caixa. 68

Figura 13. Experimento do uso de pedras para cavar. (A) Fase 1 – buraco com armazenamento de amendoins e sem cobertura de terra, (B) Fase 2 – buraco com armazenamento de amendoins e parcialmente coberto por terra, (C) Área do experimento – espaço de 1m entre os buracos e armadilha fotográfica instalada a 3m de distância. 70

Figura 14. Observação indireta da ocorrência de macacos-prego *(Sapajus libidinosus*) na área de estudo. (A) rastros de um grupo no leito de um rio pluvial na Trilha da Gruta do Boi; (B) Sítio de quebra de mirindiba na Trilha do Cemitério. 77

Figura 15. Relação entre os valores mensais de precipitação e registro de sítios de quebra no PNSCo entre os anos de 2017 e 2018. 78

Figura 16. Valores absolutos da composição de martelos ebigornas identificados no PNSCo. 79

Figura 17. Dimensões médias e desvio padrão de pesos e medidas por fruto encapsulado processado nos sítios de quebra no PNSCo. 82

Figura 18. Peso médio dos martelos por fruto processado. Linha vermelha indica o peso médio dos martelos (N=799) amostrados no PNSCo. 83

Figura 19. Aranhas encontradas em área de chapada no PNSCo, nos primeiros dias do período chuvoso de 2018. (A) espécime róseo com dorso do abdômen negro, (B) espécime negro com dorso do abdômen amarelo. 84

Figura 20. Evidência da exploração de aranhas buraqueiras. (A) buraco cavado sem auxílio de pedras. (B) marca de pegada de macaco-prego na proximidade do buraco. 85

Figura 21. Variação sazonal da porcentagem dos frutos encapsulados processados nos sítios de quebra reutilizados entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019. 88

Figura 22. Flutuação da frequência de reutilização dos sítios de quebra entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019, com forte evidência (laranja) e fraca evidência (azul) de reutilização. 89

Figura 23. Porcentagem mensal de reutilização dos sítios de quebra com entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019, com forte evidência (laranja) e fraca evidência (azul) de reutilização. 90

Figura 24. Valores mensais da disponibilidade de recursos animais (invertebrados e répteis) obtidos nas armadilhas de quebra. 92

Figura 26. Valores mensais médios da disponibilidade de recursos vegetais (flores, frutos e sementes) obtidos nos sacos coletores. 93

Figura 26. Valores mensais da disponibilidade de recursos vegetais (flores, frutos e sementes) obtidos nos sacos coletores, registro de novos sítios de quebra. 94

Figura 27. Área de uso dos grupos GB (em azul), OA (em vermelho) e AC (em verde), calculado pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MCP). 97

Figura 28. Frequência do uso de ferramentas para os grupos GB, OA e AC. Os comportamentos foram agrupados por gênero e faixa etária. (MA) machos adultos, (FA) fêmeas adultas, (MS) machos subadultos, (MJ) machos jovens, (FJ) fêmeas jovens, (I in) infantes indeterminados). 100

Figura 29. Número total de visitas e respostas ao experimento de sondas pelos macacos-prego do grupo do Olho D'água. (O1 e O2) machos adultos, (O3) fêmea adulta, (O4) macho subadulto, (O5 e O6) fêmeas juvenis, (O7 e O8) infantes. 104

Figura 30. Intervenção experimental do uso de sondas na área de aprovisionamento do Olho D'água. (A) modificação da vareta. (B) manipulação de ferramenta lítica sobre a tampa da caixa-problema. 105

Figura 31. Intervenção experimental do uso de sondas na área de aprovisionamento da Gruta do Boi. (A) Manipulação da sonda sobre a caixa-problema. (B) Inserção da sonda na abertura da caixa-problema. 106

Figura 32. Média de visitas e respostas ao experimento de sondas pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi agrupados por faixa etária. Adultos (N=6), Subadultos (N=1), Juvenis (N=2), Infantes (N=3). 107

Figura 33. Número de interações por categoria comportamental para os experimentos de sondas. Dados do grupo da Gruta do Boi agrupados por faixa etária. Adultos (N=6), Subadultos (N=1), Juvenis (N=2), Infantes (N=3). (MAN) manipulação com mãos, dedos e língua; (SON) modificação e/ou uso de sondas; (PED) transporte e uso de pedras. 108

Figura 34. Frequência absoluta dos comportamentos exibidos pelos indivíduos do grupo da Gruta do Boi. (G1, G2, G3) machos adultos; (G4, G5) fêmeas adultas; (G7) macho subadulto, (G8 e G9) machos juvenis, (G10, G11, G12) infantes. 111

Figura 35. Experimento com pedras para cavar na área de aprovisionamento da Gruta do Boi. (A) inspeção dos buracos por um macho adulto acompanhado de ou filhote. (B) Comportamento de escavação manual exibido por um macho adulto. 111

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Composição dos grupos de *S. libidinosus* identificados no PNSCo entre março/2017 e janeiro/2019. Os sujeitos marcados com * desapareceram de seus grupos durante o desenvolvimento da pesquisa, sem a confirmação de morte ou migração. 64

Tabela 2. Definições operacionais dos eventos comportamentais realizados pelos macacos-prego durante as interações com as caixas-problema. 69

Tabela 3. Definições operacionais dos eventos comportamentais de uso de pedras para cavar realizados pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi. 71

Tabela 4. Dados climatológicos no (PNSCo), (FBV) e (PNSC). Fonte: (a) estação meteorológica automática (período de janeiro de 2017 a janeiro de 2019), (b) Verderane, 2010, (c) Falótico & Ottoni, 2014, (d) Falótico & Ottoni, 2016), (e) Visalberghi et al, 2013). 74

Tabela 5. Recursos vegetais consumidos pelos grupos de macacos-prego do PNSCo e variação dos períodos de frutificação e disponibilidade. (*) Frutos encapsulados encontrados em sítios de quebra. 76

Tabela 6. Dimensões médias e desvio padrão (±) de martelos e bigornas identificadas no PNSCo. 80

Tabela 7. Número de sítios de quebra por fruto encapsulado, distância média da fonte (árvore) mais próxima do sítio e quantidade de frutos processados (média ± dp). 81

Tabela 8. Dimensão média e desvio padrão (±) de martelos por recurso explorado no PNSCo. "N" indica o número de sítios de quebra identificados com determinado recurso alimentar. 83

Tabela 9. Comparação das dimensões médias de rochas compostas por arenito e limonita, utilizadas para exploração de recursos sob o solo pelo grupo do Alto da Caatinga e buracos cavados com ou sem ferramentas líticas (*escavação manual) (média, ±dp). Recursos: (a) aranhas, (l) raiz de louro. 86

Tabela 10. Transporte de ferramentas para quebra de frutos encapsulados por composição geológica. As distâncias foram estimadas através da 87

mudança de posição dos martelos durante as análises de reutilização dos sítios de quebra.

Tabela 11. Tipo de evidência da reutilização de sítios de quebra nos períodos seco e chuvoso: (3) – presença de martelo(s) e restos de fruto(s); (2) – presença de martelo(s), e (1) – presença de restos de fruto(s). 88

Tabela 12. Porcentagem das rochas disponíveis na superfície, martelos registrados nos sítios de quebra e martelos transportados entre sítios de quebra nas áreas de uso no PNSCo 91

Tabela 13. Tempo dedicado ao acompanhamento dos grupos de macacos-prego identificados no PNSCo. 95

Tabela 14. Tempo total de registro dos grupos de macacos-prego identificados no PNSCo por meio de armadilhas fotográficas. 95

Tabela 15. Áreas de uso e deslocamento diário médio dos grupos GB e OA. Estimativa das áreas calculado pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MCP), com inclusão das áreas de chapada entre vales. 96

Tabela 16. Tempo total do e números de registro de episódios de uso de percutores para a quebra de frutos encapsulados e sementes: grupo (GB); grupo (OA); grupo (AC). 99

Tabela 17. Frequência do uso de ferramentas para quebrar frutos encapsulados por três grupos do PNSCo durante o período de registro por armadilhas fotográficas: grupo (GB); grupo (OA); grupo (AC). 100

Tabela 18. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego do grupo do Olho D'água. IM: inserção das mãos, BS: bater/sacudir, TC: tocar a caixa, MS: modificar sonda, US: usar sonda, TP: transportar pedra, BP: bater com pedras. 103

Tabela 19. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi. IM: inserção das mãos, BS: bater/sacudir, TC: tocar a caixa, MS: modificar sonda, US: usar sonda, TP: transportar pedra, BP: bater com pedras. 106

Tabela 20. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelo grupo da Gruta do Boi. TM: tocar com as mãos, TO: transportar objeto, CM: cavar com as mãos, CP: cavar com pedras. 109

SUMÁRIO

PRÓLOGO	18
1. INTRODUÇÃO	19
1.1. Macacos-prego	20
1.1.1. Taxonomia	20
1.1.2. Ciclo de Vida	21
1.1.3. Estrutura Social	21
1.1.4. Ecologia	22
1.2. Uso de Ferramentas	24
1.2.1. Uso de Ferramentas Líticas por macacos-prego	29
1.2.2. Uso de Sondas por macacos-prego	32
1.3. Tradições Comportamentais	35
1.3.1. Tradições Comportamentais em macacos-prego	42
1.4. Objetivos	43
1.4.1. Fazenda Boa Vista (FBV)	43
1.4.2. Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC)	44
1.4.3. Objetivos Específicos	46
2. MATERIAIS E MÉTODOS	48
2.1. Local de Estudo	48
2.2. Coleta de Dados Ecológicos	52
2.2.1. Dados Climáticos	52
2.2.2. Disponibilidade de Recursos	54
2.2.2.1. Espécies Vegetais	55
2.2.2.2. Espécies Animais	56
2.3. Observações Indiretas do Uso de Ferramentas	56
2.4. Observações Diretas	61
2.4.1. Sujeitos	62
2.4.2. Área de Uso	66
2.5. Intervenções Experimentais	66
2.5.1. Uso de Sondas	67
2.5.2. Experimento de Uso de Pedras para Cavar	70
2.6. Análise de Dados	72
3. RESULTADOS	74
3.1. Dados Climatológicos	74
3.2. Distribuição de Recursos	75
3.3. Observações Indiretas	77
3.3.1. Registro de Sítios de Quebra	78

3.3.2. Processamento de Frutos 80
3.3.3. Descrição das Ferramentas Líticas 81
3.3.3.1. Martelos 81
3.3.3.2. Enxadas 84
3.3.4. Transporte de Martelos 86
3.3.5. Reutilização de Sítios de Quebra 87
3.4. Disponibilidade de Rochas na Superfície 90
3.5. Disponibilidade Alimentar 91
3.6. Observações Diretas 94
3.6.1. Acompanhamento de Grupos 94
3.6.2. Área de Uso 96
3.7. Registro por Armadilhas Fotográficas 98
3.8. Intervenções Experimentais 101
3.8.1. Experimento de Uso de Sondas 101
3.8.1.1. Grupo do Olho D'água 102
3.8.1.2. Grupo da Gruta do Boi 105
3.8.2. Experimento de Uso de Pedras de Escavação 108
4. DISCUSSÃO 112
4.1. Caracterização do Ambiente 114
4.2. Caracterização do Repertório Instrumental 117
4.2.1. Ferramentas Líticas Percussivas 117
4.2.2. Ferramentas Liticas para Cavar 117
4.2.3. Explicações Ecológicas 118
4.3. Ambiente e Uso de Ferramentas 119
4.4. Características Físicas das Ferramentas Percussivas 121
4.4.1. Transporte de Ferramentas Líticas para Quebrar 122
4.4.2. Uso dos Sítios de Quebra 125
4.5. Intervenções Experimentais 126
4.5.1. Experimentos de Uso de Pedras para Cavar 126
4.5.2. Experimento de Uso de Sondas 128
4.6. Tradições no uso de Ferramentas 133
4.7. Perspectivas Futuras 134
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 136
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 138
7. APÊNDICES 153

PRÓLOGO: O amanhecer da humanidade

Nas primeiras páginas do roteiro de *"2001 – uma Odisseia no Espaço"*, parcialmente inspirado no conto "*A Sentinela de Clarke"* – ambos assinados pelo escritor e inventor britânico Arthur C. Clarke – acompanhamos a trajetória de "aquele-que-vigia-a-lua" numa história que se tornaria um clássico do cinema mundial. O hominídeo transformava sua vida, e a dos membros de seu grupo, a partir da aquisição e transmissão de habilidades manipulativas que envolviam, entre outros feitos, usar ferramentas para acessar alimentos antes intangíveis, enfrentar potenciais predadores e grupos intraespecíficos que competiam pelos mesmos recursos locais, numa sequência de ações que culminava na transição imagética e evolutiva, representada ali pelo lançamento ao ar de uma ferramenta óssea que se transformava em uma nave no espaço.

Passando ao largo da sugestão da influência metafísica do monolito (curiosa ou ironicamente uma pedra) sobre os "*insights"* que ocorreram a "aquele-que-vigia-a-lua" e, em última análise, desencadearam a evolução tecnológica, ontogenética e filogenética daquela linhagem, a passagem lança luz a relevância do repertório instrumental de uma espécie como um constructo de superação às pressões seletivas a que estão submetidos, temporal e localmente, os membros de um grupo ou população, que compõem um conjunto de comportamentos compreendidos possivelmente como tradições.

1. INTRODUÇÃO

A ideia de evolução biológica das espécies, popularizada pela publicação de "*A Origem das espécies*", de Charles Darwin (1859), nos faz perguntar sobre aspectos da evolução humana e o desenvolvimento de comportamentos complexos como o uso de ferramentas, a organização social, desenvolvimento da linguagem e profusão cultural, que nos induzem ao inescapável olhar intrigado para os primatas não-humanos (Fouts, 1997). A separação recente entre os chimpanzés e a linhagem dos humanos é relativamente recente (cerca de 6 milhões de anos), e a condição de espécies contemporâneas, que coexistem no tempo e, ocasionalmente no espaço, os colocam em lugar de destaque como sujeitos de nossa autoanálise.

Jane Goodall (1991), ao longo de décadas de acompanhamento de uma população de chimpanzés selvagens em Gombe (Tanzânia) nos trouxe um quadro inesperadamente complexo sobre a estrutura social e capacidades cognitivas desta espécie em contexto natural. Frans de Waal (2007), em sua divagação sobre por que somos como somos, abordou a diferença dos critérios de hierarquização social observado em chimpanzés (*Pan troglodytes*), que estabelecem sua organização com base na força física, e bonobos (*Pan paniscus*), que estruturam-se em sociedades matriarcais onde a solução de conflitos passa pelo papel proeminente da atividade sexual. A pluralidade dos aspectos da vida social desses primatas, favoreceram modelos e teorias em que as capacidades cognitivas que orientam as relações sociais passaram a parecer mais importantes que aquelas selecionadas para que lidemos com o ambiente circundante.

Bonobos, apesar de pertencerem à espécie vivente mais próxima dos chimpanzés, não foram observados usando ferramentas na natureza, apresentam apenas em laboratório capacidade similar à dos chimpanzés (Visalberghi, Fragaszy & Savage-Rumbaugh, 1995). E se chimpanzés são os grandes representantes do velho mundo que

nos fizeram repensar a exclusividade humana no que diz respeito ao uso de ferramentas e desenvolvimento tecnológico, entre os primatas neotropicais, os macacos-prego de topete nos fazem debruçar sobre os mecanismos cognitivos, aspectos ecológicos e sociais que favoreceram o surgimento de comportamentos complexos, como a produção e uso de ferramentas líticas e os mecanismos de difusão de comportamentos.

1.1. Macacos-prego

1.1.1. Taxonomia

Macacos-prego pertencem a um clado monofilético (Cebinae) de primatas neotropicais com extensa área de ocorrência que vai da América Central ao sudeste da América do Sul, podendo ser encontrado em uma grande variedade de habitats; do semiárido às florestas tropicais, mangues, savanas e florestas inundáveis (Lynch-Alfaro et al, 2012). Embora compreendam um clado consistente, existem diferenças morfológicas e genéticas substanciais entre duas subseções desse clado. Assim, atualmente as 12 espécies de macacos-prego são distribuídas em dois gêneros, *Cebus* (formas gráceis ou sem tufos) e *Sapajus* (formas robustas ou de tufos). As espécies de *Sapajus* diferem de *Cebus* por apresentarem várias características cranianas (como crista sagital, mandíbulas mais curtas e arcos zigomáticos maiores) e pós-cranianas que lhes permitem explorar alimentos mais resistentes. Além disso, eles têm membros anteriores e mãos mais curtos, o que pode ser devido a uma maior partição de tempo entre os estilos de vida terrestre e arbóreo do que o visto em espécies do gênero *Cebus* (Alfaro, 2005; Alfaro & Rylands, 2012). De porte médio, os macacos-prego têm corpo robusto e ligeiro dimorfismo sexual, como machos pesando entre 3,0 e 4,0kg e fêmeas entre 2,5 e 3,0kg.

1.1.2. Ciclo de Vida

Os macacos-prego são caracterizados por um longo período de vida, desenvolvimento lento e baixa taxa de natalidade (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004), em que as fêmeas geralmente têm um filhote por ano. Em regiões com clara definição dos período de seca e chuva, observa-se a sazonalidade no período de acasalamento, com concentração das cópulas no período seco, e ocorrência dos nascimentos no período chuvoso (Lynch-Alfaro, 2005). Os infantes nascem em um estágio semi-altricial de desenvolvimento, sem pelos sobre o corpo, olhos abertos, pouca capacidade de locomoção e regulação da temperatural corporal, sendo totalmente dependentes de mães e/ou alocuidadores até por volta do 18° mês de vida. Os indivíduos alcançam a idade adulta aproximadamente aos 5 anos (Fragaszy & Bard, 1996), quando as fêmeas buscam a atenção do macho, seguindo-o, emitindo vocalizações, expressões faciais e, no caso particular de um grupo selvagem, manipulando objetos com finalidade comunicativa (Falótico & Ottoni, 2013).

1.1.3. Estrutura Social

A análise demográfica de diferentes espécies de macacos-prego (gêneros *Cebus* e *Sapajus*) indica que os grupos contêm vários machos e fêmeas, com proporções macho/fêmea variando entre 0,56 e 1,20 (Fragaszy et al, 2004). Primatas neotropicais tipicamente apresentam dispersão de ambos os sexos ou filopatria masculina com dispersão feminina (Strier, 1990). Os macacos-prego, no entanto, contrariam a norma e são conhecidos por exibirem filopatria feminina, com dispersão masculina na puberdade - semelhante à maioria dos macacos do Velho Mundo. Hierarquias de dominância em macacos-prego são geralmente descritas como parciais, ocorrendo entre machos e fêmeas, com um macho alfa dominante sobre todos os outros membros do grupo. A

maturidade sexual é atingida por volta dos 7 anos de idade para machos e 4 anos para fêmeas e a escolha do parceiro pela fêmea é enviesada para o macho dominante (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004).

Entre as espécies, há variação no tamanho de grupo atribuído pelas pressões de cada ambiente. De acordo com a literatura, os grupos de *S. libidinosus* compreendem de 12 a 27 indivíduos (Fragaszy et al, 2004), havendo estudos que relatam grupos de tamanhos muito maiores, como no Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC; grupo da Pedra Furada) com até 45 indivíduos (Falótico, 2011) e um grupo em um manguezal no Maranhão com 31 indivíduos (Cutrim, 2013).

Os altos níveis de tolerância social verificados entre os macacos-prego (Fragaszy et al, 2004), permite que indivíduos inexperientes provem novos alimentos que adquirem dos mais velhos através da partilha direta ou do *"scrounging"* (recolher alimento derrubado ou dispensado por outro indivíduo), além de viabilizar a aquisição de padrões de forrageamento (Agostini e Visalberghi, 2005) e comportamentos complexos, como a manipulação de ferramentas líticas para a exploração de frutos duros.

1.1.4. Ecologia

Diurnos, os macacos-prego são preferencialmente arborícolas, apresentando locomoção predominantemente quadrúpede, porém com deslocamento bípede e terrestrialidade facultativo e variável, de acordo com as condições ecológicas encontradas no habitat (Napier & Napier, 1967; Mittermeier & Coimbra-Filho, 1982). Onívoros, os indivíduos dos gêneros *Sapajus* e *Cebus* apresentam dieta bastante variável, que inclui itens vegetais, além de invertebrados e pequenos vertebrados, com adaptações à ingestão de alimentos duros. A plasticidade na dieta e na exploração de

recursos disponíveis no ambiente é fundamental para a ampla distribuição geográfica dos macacos-prego, que se estende desde a Costa Rica até o sul do Paraguai e norte da Argentina e por todo o Brasil (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004).

A ingestão de alimentos de origem animal é ocasional, sendo composta por ovos de algumas espécies, grande número de artrópodes, e pequenos vertebrados (Fragaszy et al, 2004). Apesar disso, o consumo de insetos e vertebrados corresponde apenas entre 0,45 e 3,75% da dieta (Janson & Goldsmith, 1995). Em contrapartida, o número de espécies de plantas que são consumidas por macacos-prego é grande, com mais de 200 espécies (Fragaszy & Visalberghi, 2004). Usualmente, os frutos são os principais itens ingeridos e, por isso, os macacos desempenham um importante papel ecológico na dispersão de sementes. As espécies de plantas que são importantes na dieta desses primatas variam de acordo com a região que habitam e a estação do ano (Janson, 2000; Janson & Smith, 2003). O forrageamento é oportunístico, com emprego de técnicas extrativas para obtenção de itens alimentares encapsulados, como larvas de insetos, a castanha do caju ou meristema de palmeiras (Taira et al, 2002; Falótico et al, 2017a), e uso espontâneo de ferramentas (uso de percutores para romper frutos duros e sementes, por exemplo) tanto em cativeiro quanto em populações selvagens (Ottoni & Izar, 2008).Essa forma de obtenção de alimento confere uma vantagem adaptativa, por tornar a dieta dos macacos-prego mais flexível, ampliando as chances de sobrevivência em ambientes áridos.

Algumas populações dos biomas Caatinga e Cerrado alocam grande parte do dia para atividades de forrageamento em que é comum observar os macacos fazendo uso de pedras para quebrar frutos encapsulados (Ottoni & Izar, 2008; Mannu & Ottoni, 2009), em um comportamento que não parece comum a todas as formas robustas de macacos-prego. Distribuídas por praticamente todo o território brasileiro (Lynch Alfaro et al,

2012), as populações selvagens de macacos-prego de florestas decíduas e semidecíduas, como Floresta Amazônica e Mata Atlântica não apresentam o uso espontâneo e habitual de ferramentas (Ottoni & Izar, 2008). Em área de manguezal, onde existem registros do uso de ferramentas de quebra para acessar animais encapsulados, o uso de solo por populações de macacos-prego, apesar de mais frequente que o de populações de floresta úmida, é inferior ao das populações do Cerrado e Caatinga (Cultrim, 2013). Em áreas secas, é observado o uso de ferramentas para abrir frutos duros e processar sementes. No entanto, o comportamento de uso de ferramentas para acessar recursos alimentares intangíveis parece estar mais relacionado com hábitos de forrageamento terrestres, do que à pouca disponibilidade de alimento (Spagnoletti et al, 2012; Falótico et al, 2017b).

1.2. Uso de Ferramentas

O uso de ferramentas, considerado um comportamento tipicamente humano até o início da segunda metade do século XX, tem nos trabalhos de Köhler (1925) um dos alicerces para a discussão do caráter manipulativo – em contraponto ao caráter de manufatura – que orientaria a revisão conceitual do termo. Na publicação do livro "a inteligência dos antropoides", Köhler (1925) apresenta descreve trechos de seu trabalho sobre aprendizagem em chimpanzés e dá ênfase ao uso habitual de objetos:

> *[...] o antropoide estava preso em uma jaula gradeada, observando-me. Fora do alcance dos seus braços, cavei um buraco, coloquei algumas frutas e cobri tudo — buraco e arredores — com areia. O chimpanzé não conseguia alcançar o alimento desejado, porque o buraco havia sido cavado bem longe de sua jaula. Assim que me aproximei das grades, ele me agarrou o braço e tentou empurrá-lo*

> *em direção ao alimento escondido, reação que adotava sempre que não conseguia alcançar, por seus próprios meios, o objetivo desejado. Quarenta e cinco minutos depois, joguei uma vara dentro da jaula, no lado oposto ao do buraco que continha as desejadas frutas. Acostumado que estava a usar varas como instrumentos, o antropoide imediatamente se apossou dela, dirigiu-se para as barras próximas do buraco, e começou a escavar a areia no ponto exato onde estavam enterradas as frutas. Conseguiu desenterrá-la e puxá-las para si. (Köhler, 1925).*

O próprio autor, primeiramente concentrado na investigação da inteligência dos chimpanzés, encontrou nos trabalhos de campo com primatas não-humanos (Goodall, 1964; Nishida, 1973; McGrew, 1974) base mais sólida para falar sobre "uso de instrumentos", uma vez que eram publicados relatos de uso e produção de ferramentas em contexto natural. Nesse contexto, fazia-se urgente a ressignificação objetiva do uso de ferramentas, destacando-se como ponto de ruptura paradigmática a definição abrangente de Beck (1980), amplamente adotada em estudos sobre o repertório instrumental de animais não-humanos:

> *O uso de ferramenta é o emprego externo de um objeto solto no ambiente para alterar de forma mais eficiente a forma, posição ou condição de outro objeto, outro organismo ou o próprio usuário quando este segura ou carrega a ferramenta durante ou imediatamente antes do uso e é responsável para a orientação adequada e eficaz da ferramenta (Beck. 1980).*

St. Armant & Horton (2008), ampliando a definição clássica de Beck, que não salienta o potencial comunicativo e sensorial do uso de ferramentas, a definem a partir de duas subcategorias: a) comportamentos voltados ao emprego de um objeto a fim de alterar outro objeto e, b) e comportamentos que promovam a mediação do fluxo de informação entre o usuário de uma ferramenta e outros organismos no ambiente. Tal definição contempla e amplia definições anteriores (Hall, 1963; Beck, 1980; Goodall, 1991), fundamentalmente no que diz respeito a não exigência de consciência ou entendimento causal por parte do usuário, a natureza do objeto e a transferência de informações no ambiente. Essa revisão aborda tanto as formas mais estereotipadas de uso de ferramentas quanto aquelas que envolvem maior flexibilidade, semelhante ao que é observado em primatas, grupo para o qual a aprendizagem parece ser muito importante.

Uma revisão recente da literatura sobre o uso de ferramentas por animais não-humanos realizada por Shumaker, Walkup e Beck (2011), define uso de ferramentas como o emprego de objeto externo ao organismo, sob o qual o usuário deve manter contato e orientação durante o episódio de uso, alterando assim a forma, posição ou condição de outro objeto, outro organismo ou a si próprio.

Em ambiente natural, o uso de ferramentas, verificado em diversos grupos animais, pode ser decorrência da adaptação biológica, pertencente ao repertório comportamental "típico da espécie", ou seja, se desenvolve de forma previsível, "pré-programada", com pouca variação em função do contexto – uso estereotipado de ferramentas. Invertebrados geralmente usam ferramentas de modo bastante estereotipado, em que a resposta a um estímulo, geralmente, é um comportamento típico daquela espécie – do uso de partículas de areia por formigas para coletar água (Pierce,

1986) ao comportamento de aranhas do gênero *Ariadne,* que combinam teias e pedras para detectar a vibração de presas na entrada de suas tocas (Henschel, 1995). Por outro lado, entre os vertebrados superiores, é verificado o uso de ferramentas em indivíduos detentores de experiências individuais ou sociais, acumuladas ao longo de sua história de vida, sendo o comportamento flexível e modulado em função do contexto (Biro, Haslam & Rutz, 2013). Aves apresentam nas famílias de corvídeos e psitacídeos alguns exemplos de uso de ferramentas. Araras azuis *(Anodorhynchus hyacinthinus)* foram observadas em laboratório usando pedaços de madeira para apoiar cocos e abrir o fruto (Borsari & Ottoni, 2005). Corvos da Nova Caledônia (*Corvus moneduloides*) submetidos a experimentos em laboratório demonstram escolha de ferramentas adequadas a determinadas tarefas (Chappell & Kacelnik, 2004) e a manufatura de ferramentas para extrair alimentos de aparatos experimentais (Weir et al, 2002).

Entre os mamíferos, são encontradas formas mais flexíveis de uso de ferramentas. Elefantes podem ser observado usando ferramentas, em cativeiro e vida livre, em casos em que empregam ferramentas como varetas para se coçar (Byrne, Bates & Moss, 2009). Lontras *(Enhydra lutriz)*, para abrir conchas duras, usam as patas para bater a presa contra uma rocha que colocam em seu ventre (Fujii et al, 2015). Cetáceos, comparáveis aos primatas em testes de resolução de problemas, apesar das limitações morfológicas para o uso de ferramentas, utilizam esponjas para sondar o fundo do oceano em busca de alimento (Mann & Sargeant, 2009). No que diz respeito aos primatas, o uso de ferramentas se mostra mais diversificado. O tema tem sido objeto de inúmeros estudos, principalmente em chimpanzés (*Pan troglodytes*), tanto em ambiente natural como em laboratório (Whiten & Boesch, 2001), como os já referenciados estudos pioneiros de Köhler (1925) sobre resolução de problemas que envolviam a manipulação de caixas e bastões. Estudos naturalísticos também mostram que chimpanzés utilizam diversas

ferramentas para obter alimentos, além de poder utilizá-los em outros contextos comportamentais. Podem utilizar pedras para quebras frutos encapsulados (Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997; McGrew, 1992), fabricar e usar varetas para capturar formigas e cupins (Humle & Matsuzawa, 2002) ou empilhar folhas secas para sentar-se em solo úmido (Hirata, Myowa & Matsuzawa, 1998). Gorilas das montanhas *(Gorilla gorilla)* já foram observados usando troncos em aparente função de cajado para atravessas ambientes alagados e pantanosos (Breuer et al, 2005). Orangotangos (*Pongo pigmaeus)* já demonstraram grande capacidade manipulativa e de resolução de problemas (Lethmate, 1982), no entanto, o uso de ferramentas em ambiente natural parece restrito a populações especialmente gregárias (um importante indicador do papel da aprendizagem social). (van Schaik *et al.*, 1999). No que se refere aos macacos do Velho Mundo, Malaivijitnond e colaboradores (2007) registraram o uso espontâneo de barras para alcançar alimentos e relatos do uso de pedras para destacar e quebrar moluscos em populações livres de *Macaca fascicularis aurea*. Em pesquisa mais recente (Tan et al, 2016), foi observado entre macacos-de-cauda-longa *(Macaca fascicularis)* uma sequência comportamental complexa de obtenção, remoção de pelos irritantes e abertura de frutos de cactos (Opuntia sp.), que envolvia a abrasão do alimento em rochas e posterior lavagem.

van Schaik *et al.* (1999) propuseram um modelo que previa que o uso habitual de ferramentas em uma população de primatas dependeria de três fatores: demandas ecológicas (exploração de alimentos encapsulados); fatores genéticos (as habilidades motoras envolvidas na tarefa e meios de aquisição de habilidades complexas); e tolerância social, (proximidade entre indivíduos facilitando a observação de comportamentos complexos). Para os autores, apenas os fatores ecológicos e genéticos não explicariam a distribuição do uso de ferramentas em ambientes naturais, atribuindo

grande importância ao grau de tolerância social para difusão e plasticidade do uso de ferramentas (van Schaik, 2003; van Schaik & Pradhan, 2003). Dentre os primatas do Novo Mundo, os macacos-prego atendem aos critérios postulados por van Schaik e colaboradores (1999), uma vez que apresentam habilidades manipulativas e cognitivas, algumas espécies habitam ambientes inóspitos, e mostram grande tolerância social intragrupo.

1.2.1. Uso de ferramentas líticas por macacos-prego

Em laboratório e cativeiro, macacos-prego podem usas pedras para quebrar cocos (Visalberghi, 1990), fabricar e usar ferramentas para extrair recompensas de tubos (Westergaard & Fragaszy, 1987), usar ferramentas sequenciais (Westergaard & Suomi, 1993) usar uma ferramenta para produzir outra (Westergaard & Suomi, 1994) e cavar (Westergaard & Suomi, 1995; Lavalle, 1999). Apesar do uso prolífico das ferramentas, um estudo experimental em contexto natural demonstrou que *S. nigritus* em liberdade podem usar varetas como sondas para resolver problemas, mas tem problemas na generalização funcional da ferramenta (Garber et al, 2012).

Em meados de 1996, Mannu & Ottoni já constatavam o uso espontâneo de pedras para quebrar frutos da espécie *Syagrus romanzoffiana* em um grupo de macacos-prego (*Sapajus sp*.) em semiliberdade, verificando que o comportamento não se restringia aos períodos de escassez alimentar, sendo comum mesmo em circunstâncias em que o aprovisionamento de alimentos era farto (Ottoni & Mannu, 2001). Sabemos hoje que o uso espontâneo de pedras para quebrar frutos encapsulados é também bastante comum pelo Centro-oeste e Nordeste brasileiro segundo evidências diretas e indiretas (Moura, 2007; Ottoni & Izar, 2008; Mendes *et al.*, 2015).

Por muito tempo o uso de ferramentas por macacos-prego foi observado somente em indivíduos de cativeiro ou em semiliberdade, mas não nos grupos livres mais estudados dos biomas da Amazônia (*Sapajus apella*) e Mata Atlântica (*Sapajus nigritus*). No entanto, estudos dos últimos 10 anos mostram que o uso de ferramentas é bastante comum nas populações de *Sapajus libidinosus* dos biomas de Cerrado e Caatinga (Ottoni & Izar, 2008; Mendes et al, 2015), *Sapajus xanthosternos* (Canale et al, 2009) e *Sapajus flavius* (Souto et al, 2011). Entre os primatas do Novo Mundo, as formas robustas de macacos-prego (*Sapajus sp.*) apresentam as maiores habilidades manipulativas e cognitivas até hoje verificadas (Fragaszy et al, 2004). Estudos realizados em grupos mantidos em semiliberdade no Parque Ecológico do Tietê (Mannu & Ottoni 1996; Mannu & Ottoni, 2001; Resende, Ottoni & Fragaszy, 2008), detectaram o uso espontâneo e rotineiro de ferramentas e desencadearam crescente esforço no estudo de populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) no Cerrado e Caatinga, que utilizam ferramentas durante o forrageamento (Fragaszy et al., 2004, Mannu & Ottoni, 2009; Ottoni & Izar, 2008) e para fins comunicativos (Falótico & Ottoni, 2013).

O emprego das ferramentas percutoras para quebrar frutos encapsulados requer uma manipulação elaborada de objetos e complexos processos cognitivos, desde a obtenção de um “martelo” e uma “bigorna” adequados, até o correto posicionamento do recurso, das ferramentas e golpe direcionado para acessar o alimento. Alguns estudos vêm testando hipóteses para explicar a ocorrência do uso de ferramentas na exploração de alimentos encapsulados por macacos-prego em contextos ecológicos e ambientais específicos (Moura & Lee, 2004; Ottoni & Izar, 2008; Spagnoletti et al, 2012). De acordo com Moura e Lee (2004), as estratégias de forrageamento de uma espécie seriam uma consequência do que está disponível no habitat, em vez de uma consequência secundária da mudança de substrato ou modo de locomoção. Nesse sentido, o uso de ferramentas

permitiria que os macacos-prego sobrevivessem em ambientes inóspitos – em regra, durante a estação seca – explorando recursos de difícil acesso através do uso de ferramentas ("hipótese da necessidade"). Coussi-Korbel & Fragaszy (1995), no entanto, argumentam que o uso de ferramentas emerge da acessibilidade a martelos e recursos alimentares duros, sendo mais provável ocorrer em ambientes com elevada disponibilidade de alimento, onde as populações apresentam alto grau de tolerância social e coesão grupal.

Visalberghi e colaboradores (2005) propõem a "hipótese da terrestrialidade", em que a ocupação do solo, o uso de ferramentas e limitações alimentares de regiões áridas estão potencialmente ligadas. Os autores propõem, no entanto, que a terrestrialidade – a maior frequência de ocupação do solo por populações do cerrado e caatinga – promove o uso de ferramentas em macacos-prego, como extensão natural das ações típicas de forrageamento.

Incomum como parte do repertório de tradições sociais e extrativistas de forrageamento das formas gráceis de macacos-prego, Barrett e colaboradores (2018) relataram o primeiro caso de uso habitual de ferramentas de pedra na população de capuchinhos-de-cara-branca (*Cebus imitator*) no Parque Nacional de Coiba, para processamento de sementes, caranguejos eremitas, caracóis marinhos, caranguejos terrestres e outros itens em área costeira no Panamá, em contexto que igualmente enfraquece a hipótese de escassez de recursos como pressão local para o surgimento do uso de percutores, Entretanto, esse estudo configura ineditismo na verificação do uso de ferramentas por populações selvagens do gênero *Cebus*.

Estudos realizados com as populações de *Sapajus* do cerrado e caatinga relatam o uso espontâneo e extensivo de ferramentas para quebrar frutos duros (Moura, 2004; Moura & Lee, 2004; Waga et al, 2006; Ottoni & Izar, 2008; Mannu & Ottoni, 2009). Entre

as populações da caatinga, destacam-se os grupos de macacos-prego no Parque Nacional da Serra da Capivara, onde ferramentas líticas podem também ser utilizadas para quebrar troncos mortos em busca de artrópodes e pequenos vertebrados (Mannu & Ottoni, 2009), processar frutos com compostos cáusticos (Sirianni & Visalberghi, 2013), retirar recursos alimentares do subsolo (Falótico, Siqueira & Ottoni, 2017), pulverizar seixos (Falótico e Ottoni, 2016) ou em contexto comunicativo (Falótico & Ottoni, 2013). Até o presente momento, outras populações que fazem uso de ferramentas líticas vêm sendo descobertas em ambiente de errado e caatinga (Mendes e al, 2015; Ferreira et al, 2010), sendo que evidências arqueológicas obtidas recentemente demonstram que a prática de uso de ferramentas líticas por macacos-prego no Nordeste brasileiro ocorre há pelo menos 3 mil anos (Falótico et al, 2019).

1.2.2. Uso de sondas por macacos-prego

A investigação do comportamento de uso instrumental em primatas não-humanos não se restringe ao uso de ferramentas líticas. Chimpanzés fabricam e usam varetas para captura de cupins, formigas e extração de mel, sendo que em alguns locais as ferramentas são fabricadas de acordo com o recurso a ser explorado (Humle & Matsusawa, 2002). Westergaard e Fragaszy (1987), ao trabalhar com primatas do novo mundo, apresentaram aos macacos-prego (*Sapajus sp.*) em um clássico experimento de laboratório, um aparato que dependia do uso de varetas como sondas para se obter uma recompensa. Os resultados demonstraram que os macacos-prego têm capacidade de modificar estruturalmente a ferramenta para adequá-la à tarefa, removendo ramos laterais ou alterando o comprimento das varetas. Em experimento realizado por Visalberghi & Limongelli (1994), os macacos foram submetidos a um teste em que o objetivo envolvia a retirada de uma recompensa do interior de um tubo cilíndrico

transparente com o uso de varetas, havendo uma armadilha no meio do tubo, uma abertura por onde a recompensa poderia cair e ficar inacessível. Os indivíduos desafiados foram bem-sucedidos na realização da tarefa, sendo capazes de evitar a armadilha e empurrar a recompensa pelo lado correto do tubo, não compreendendo, porém, a causalidade da tarefa, uma vez que quando a armadilha era "retirada" do contexto experimental, os indivíduos seguiam o mesmo padrão de resposta. Garber, Gomes e Bicca-Marques (2012) realizaram a replicação do teste com um grupo de macacos-prego da espécie *Sapajus nigritus*, não observando sucesso na realização da tarefa.

Relatos anedóticos sobre o uso de sondas ampliam sua ocorrência para outras espécies de macacos-prego selvagens em biomas onde o uso de ferramentas em contexto natural é raro. Souto e colaboradores (2011) observaram indivíduos da espécie *Sapajus flavius* em região de Mata Atlântica fazendo uso de sondas para capturar cupins (N=10) em forrageamento terrestre.

A verificação do comportamento manipulativo de sondas em contexto natural conta até o presente momento com um único grupo do PNSC que faz o uso habitual de varetas em contexto de forrageamento, ao desentocar presas (artrópodes ou pequenos vertebrados, como lagartos) e extrair recursos de ocos de árvores (Mannu & Ottoni, 2009), havendo um viés sexual no uso dessas ferramentas, com o uso predominante por machos (Falótico & Ottoni, 2014).

A constatação da peculiaridade do uso habitual de sondas por um único grupo levou os pesquisadores do Laboratório de Etologia Cognitiva a realizar um trabalho experimental, comparando o repertório manipulativo do grupo da Pedra Furada no PNSC e grupo Chicão na Fazenda Boa Vista (FBV), encontrando diferença no desempenho do uso de sondas entre os grupos (Cardoso & Ottoni, 2016). A intervenção

experimental consistiu em apresentar uma caixa-problema que continha um recurso alimentar (melaço) acessível exclusivamente pelo uso proficiente de sondas na abertura do aparato. Enquanto o grupo da Pedra Furada foi capaz de resolver a tarefa nos primeiros instantes do experimento, o grupo Chicão, mesmo após dias de exposição e facilitação das condições experimentais, não resolveu a tarefa. A diferença no padrão de resposta dos dois grupos pode ser atribuída à ausência do uso de sondas no repertório instrumental da população FBV. No entanto, os pesquisadores notaram nessa população – em oposição ao que foi observado no PNSC – a ausência do transporte de ferramentas líticas para a tentativa de ruptura do material por percussão, o que poderia ser esperado, uma vez que fazem o uso habitual de ferramentas líticas para quebrar frutos duros. O grupo do PNSC, previamente conhecido pelo extenso uso de ferramentas líticas e uso habitual das sondas (Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2014), apresentou maior interação com as caixas-problema, transportando ferramentas líticas e varetas para a área do experimento. Rapidamente, não alcançando sucesso na percussão das ferramentas líticas contra a caixa-problema, o grupo da Pedra Furada solucionou o problema pela inserção de sondas na abertura de acesso ao melaço ainda no primeiro dia de apresentação do aparato, em comportamento realizado apenas por machos. Assim como ocasionalmente aconteceu com os indivíduos do grupo Chicão após etapas de facilitação, as fêmeas do grupo da Pedra Furada só aproveitavam o melaço impregnado nas varetas inseridas e abandonadas pelos machos, sem que realizassem a reinserção.

Cardoso (2013) estendeu o experimento a uma população semilivre de macacos-prego (*Sapajus sp.*) no Parque Municipal Bouganville, em Goiânia/GO, que não apresentava previamente o uso de varetas em seu repertório instrumental. As mesmas etapas de desenvolvimento apresentadas para o Grupo Chicão foram cumpridas, inclusive com as fases de facilitação do acesso ao melaço. Ao final do experimento, alguns

indivíduos foram capazes de solucionar a tarefa, com melhor desempenho para uma fêmea adulta, indicando que não há barreira física ou cognitiva que sustente o viés sexual observado no grupo do PNSC.

Em desenvolvimento de pesquisa no Parque Ecológico do Tietê, Rufo (2019) disponibilizou caixas-problema a um grupo de macacos-prego (*Sapajus sp.*) que poderiam extrair melaço e alimentos sólidos do aparato através do uso de sondas. Após algumas horas de apresentação do aparato, um macho adulto teve sucesso na resolução da tarefa, seguido por outros cinco machos que resolveram a tarefa após longo período de exposição. Foi verificado que o contato social e a facilitação da extração de sondas levaram ao aumento da manipulação de varetas na caixa-problema. Em etapa subsequente da pesquisa, foi apresentada uma variação da caixa-problema, que permitiu ao pesquisador verificar a rápida generalização das sondas para a resolução de uma tarefa funcionalmente semelhante.

1.3. Tradições Comportamentais

Assim como a definição do uso de ferramentas, o termo cultura foi um conceito forjado nos moldes da antropologia, construído a partir de várias acepções de imperativo humano, como apresentado no livro “Primitive Culture” de Edward B. Tylor:

> *[...] todo aquele complexo que inclui o conhecimento, as crenças, a arte, a moral, a lei, os costumes e todos os outros hábitos e capacidades adquiridos pelo homem como membro de uma sociedade" (Tylor, 1873).*

Em oposição a essa visão estritamente antropocêntrica, é possível, na opinião de alguns pensadores e estudiosos do comportamento, identificar "traços culturais" em alguns animais superiores, especialmente aves e mamíferos (Whiten & van de Waal, 2018). Jane Goodall, em seu icônico artigo a respeito do comportamento alimentar de chimpanzés da Reserva de Gombe (1964) usou o termo tradição para se referir a manutenção e transmissão do comportamento entre membros do grupo estudado, e fomentou nas publicações científicas de décadas seguintes o debate sobre as reais bases da cultura em primatas. Contudo, apesar da ancestralidade comum entre homens e chimpanzés, os primeiros estudos a utilizarem o conceito de tradições em animais não-humanos, não foram, como talvez se esperasse, com primatas e nem mesmo com mamíferos, cabendo essa honra ao estudo sobre a disseminação do comportamento de abrir garrafas de leite por melharucos britânicos (*Parus sp*.), datado de 1921 (Lestel, 2001). Os estudos pioneiros sobre tradições em primatas foram realizados na década de 60 com grupos de macacos japoneses *(Macaca fuscata)* da ilha de Koshima que, provisionados com batatas jogadas na praia, lavavam o alimento na água do mar para remover a areia, sendo, esse e outros comportamentos inovadores difundidos pelo grupo, em uma interpretação de "sub-cultura" ou tradição (Kawamura, 1959; Kawai, 1965).

Cada vez mais estudos e dados apoiavam a ideia de que tradições são bastante comuns entre os animais, não sendo uma característica exclusivamente humana (Nishida, 1987), e, portanto, o termo cultura passou a ser utilizado de maneira diversa na literatura, na maior parte das vezes sendo aplicada como sinônimo de tradição (Whiten et al, 1999).

Para Fragaszy e Visalberghi (2001), um comportamento para se manter como tradição, depende da ação constante de manipulação e modificação do ambiente por

agentes dinâmicos. Laland e colaboradores (2000) vão além da influência imediata que um indivíduo pode ter sobre outro e introduzem o conceito de construção de nicho, que seria uma modificação do meio, resultado do comportamento dos próprios indivíduos. O conceito de nicho construído enriquece os processos evolutivos por dinamizar o indivíduo, seus caracteres e comportamento, retirando-o da condição passiva de alvo da seleção natural, expondo-o a ambientes modificados e com diferentes pressões seletivas (Odling-Smee, 1988).

Em primatas, as variações do uso de ferramentas, entre outros comportamentos, constituem excelente objeto de pesquisa de tradições comportamentais. A técnica de produção de ferramentas, além de sua forma de uso, é ensinada de geração em geração entre os chimpanzés e macacos-prego (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004), corroborando a ideia da existência da produção de cultura material e transmissão social, faltando aos primatas não-humanos apenas a construção de produtos tecnologicamente mais complexos. De acordo com Whiten e colaboradores (2009), por exemplo, chimpanzés possuem um rico repertório de ferramentas mantidos ao longo de gerações, com clara variação intra-específica de tradições.

Com base nas diferenças de padrões comportamentais entre populações de chimpanzés, Whiten e colaboradores (1999) propuseram um método para determinar se um comportamento comporia uma tradição. Segundo os autores, a transmissão transgeracional de um comportamento pode ocorrer tanto geneticamente quanto através da aprendizagem social, com processos de variação e seleção moldando a evolução biológica no primeiro caso, e a evolução cultural no segundo. O método comparativo, também chamado de “método de exclusão”, “método etnográfico”, parte do pressuposto que se duas populações apresentarem diferenças entre si, e se estas diferenças não puderem ser atribuídas à (hipotéticas) diferenças genéticas ou à

diferenças ambientais, então provavelmente se trataria de uma tradição comportamental.

Embora seja um importante ponto de partida na detecção de tradições, Fragaszy e Perry (2003) argumentam que o método não confere prova da existência ou não de uma tradição por duas razões: a) apesar da evolução cultural ocorrer por intermédio da aprendizagem social, o método comparativo em si não avalia as influências sociais na aprendizagem, elemento imprescindível para qualificar um comportamento como tradição; b) a abordagem comparativa está sujeita a falsos positivos, em que diferenças comportamentais entre populações decorrem de fatores associais e não de aprendizagem socialmente mediada, e falsos negativos, em que comportamentos não diferem entre as populações mas dependem de aprendizagem socialmente mediada para serem adquiridos. As autoras redefinem tradições comportamentais como padrões de comportamentos duradouros compartilhados por, pelo menos, dois indivíduos e que são, ao menos parcialmente adquiridos por aprendizagem socialmente mediada, apresentando na abertura do livro *"The Biology of Traditions"*, a seguinte consideração:

> *Os cientistas comportamentais frequentemente consideram o aprendizado social em animais não humanos como um precursor da cultura como a conhecemos nos humanos. Cultura tem muitos significados em antropologia, incluindo sistemas de crenças, códigos de conduta e assim por diante, que não esperamos que existam em espécies não humanas. O único elemento essencial da cultura humana potencialmente compartilhado com espécies não-humanas é a continuação de práticas comportamentais através das gerações por meio da aprendizagem social. A despeito do propósito*

> *antropocêntrico, não biológico do significado de cultura, estamos interessadas em tradições como características do comportamento em animais não humanos, sem nos preocuparmos se essas tradições atendem a algum conjunto particular de critérios para nomeação como "cultural". (Fragaszy & Perry, 2003, p.2).*

van Schaik (2003), por sua vez, afirmam que o método comparativo pode ser um bom ponto de partida para identificar potenciais tradições comportamentais, uma vez que estudos de campo comparativos identificam a existência de padrões espaço-temporais de ocorrência dos comportamentos, podendo revelar comportamentos típicos de uma espécie e outros que são raros e, eventualmente, únicos das populações estudadas. Assim, apesar de poder gerar falsos positivos e falsos negativos, o método comparativo pode contribuir com a detecção de tradições potenciais a serem melhor examinadas.

Apesar das contribuições para o desenvolvimento do raciocínio comparativo na investigação de tradições em animais não-humanos, Galef (1992), também acredita ser essencial que a aprendizagem social seja demonstrada para que um comportamento possa ser caracterizado como uma tradição. Em revisão do procedimento do método comparativo, (Schuppli & van Schaik, 2019) usado para mapear variação comportamental entre populações e buscar evidências de cultura, os pesquisadores concluíram que o método tem grandes deficiências ao capturar a diversidade e complexidade cultural. Em nova proposta metodológica, sugerem a contagem direta de habilidades socialmente aprendidas, que revela maior número de elementos culturais e correlatos ecológicos para os comportamentos, concluindo que, mais do que se imagina,

processos culturais são amplamente difundida entre os animais e constituem uma importante via de adaptação local.

Fragaszy e Perry (2003) apontam que é extremamente difícil se certificar de que as populações não apresentam diferenças genéticas significativas e determinar o grau de fluxo genético entre as populações. Quanto às diferenças ecológicas, seria inviável o esforço necessário para avaliar todos os fatores ecológicos que poderiam diferir entre as áreas habitadas pelos grupos estudados. Assim sendo, ao identificarmos um comportamento duradouro compartilhado pelos membros de um grupo, devemos avaliar se o mesmo depende de contribuições sociais para ser adquirido por um membro inexperiente. Cabe nesse ponto da investigação se perguntar qual é o nível da contribuição social para entender um comportamento como tradição: se basta a aprendizagem por tentativa e erro, em uma condição de clara de *local enhancement*, onde a presença dos elementos de um sítio de quebra de frutos duros reúne os elementos necessários a realização do comportamento, ou se deveria ocorrer a aprendizagem socialmente mediada, através da emulação ou imitação de coespecíficos durante a realização do comportamento.

Um estudo longitudinal de quatro anos, descrevendo a aquisição do comportamento de quebra de cocos por infantes de chimpanzés verificou que, com aproximadamente um ano de idade, os chimpanzés começaram a manipular cocos e pedras sozinhos. Por volta dos dois anos, passam a manipular os dois objetos de forma associada, mas apenas entre os três e cinco anos de idade que os indivíduos passam a associar os três objetos (fruto, bigorna e martelo) de forma necessária para romper o fruto adequadamente (Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997). Ao longo de todo o processo de aquisição da técnica de quebrar os frutos, os filhotes observam as mães e outros chimpanzés quebrando frutos nos sítios, enquanto eles mesmos manipulavam

alguns elementos. À medida que se desenvolvem, infantes e juvenis passam cada vez mais tempo observando a quebra de frutos, de observar suas mães para observar adultos mais habilidosos nessa tarefa.

Inoue-Nakamura & Matsuzawa (1997) concluem, que é provável que a aprendizagem social tenha um papel relevante na aquisição do uso de ferramentas pelos jovens chimpanzés, excluindo, no entanto, a possibilidade de imitação do comportamento, argumentando que os infantes, mesmo após terem observado a quebra proficiente dos frutos, combinavam os elementos de forma inapropriada e não repetiam a ordem de relações entre martelo, frutos e bigorna demonstrada pelos indivíduos foco de sua observação. Os autores propõem que a aprendizagem ocorre pela emulação do comportamento observado, e que os infantes *"aprenderiam a função geral da relação entre a pedra e o fruto"* e a *"meta final como apresentada pelo modelo"*. Assim, caberia aos jovens chimpanzés desenvolverem sozinhos o "como chegar" nessa meta, de modo particular, como evidenciado pelo fato de que, gradualmente, os infantes aumentaram a frequência de respostas adequadas até obterem proficiência no comportamento de quebra.

A ontogenia do comportamento de quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (*Sapajus sp.*) no Parque Ecológico do Tietê foi descrito por Resende e Ottoni (2002), mostrando como o comportamento se desenvolve a partir de padrões gerais de exploração de objetos por infantes, seguido de tentativas ineptas de associar martelos e cocos, até a associação dos três elementos na ordem temporal e espacial adequada, acessando assim o recurso desejado. O processo se assemelha ao que é visto em infantes de chimpanzés, porém com algumas variações nos níveis de dificuldade para utilizar a pedra de forma percussiva, enquanto macacos-prego enfrentam maior dificuldade no posicionamento do fruto sobre a bigorna (Resende et al, 2008). Essa diferença poderia

ser explicada pelo hábito mais terrestre de chimpanzés, ao passo que macacos-prego são prioritariamente arborícolas.

1.3.1. Tradições comportamentais em macacos-prego

Perry e colaboradores (2003) identificaram tradições nos comportamentos sociais de *Cebus capucinus*, que, apesar de comuns em alguns grupos, não ocorrem em todas as populações de macacos-prego da Costa Rica. Alguns comportamentos podem ser menos duradouros e como convenções ou uma moda, surgir independentemente, em diversos grupos, se manter por diferentes intervalos de tempo, e eventualmente desaparecer. Entre espécies do gênero *Sapajus* das populações de Caatinga e Cerrado, é verificada a ocorrência de variação comportamental e diferenças entre o repertório de uso de ferramentas de populações alopátricas (Visalberghi & Adessi, 2003; Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2013,2014). Atualmente, outras pesquisas realizadas e ambiente de cerrado, caatinga e áreas de mosaico de vegetação, como em Tocantins e Goiás, vem descobrindo populações que fazem o uso costumeiro de ferramentas (Mendes et al, 2015), e eventuais diferenças abrem a possibilidade de testar a natureza das relações sociais entre indivíduos de grupos que sustentam a construção de tradições, apesar de não serem descartados os efeitos de fatores genéticos e ecológicos em muitos casos (Ottoni & Izar, 2008).

As diferenças conhecidas entre o repertório instrumental de duas populações de *S. libidinosus* que se encontram pouco mais de 300km distante entre si, impele os pesquisadores a buscar o padrão comportamental e repertório de uso de ferramentas em uma população a meio caminho – equidistante das duas – condição em que se encaixa o Parque Nacional Serra das Confusões, uma vez que a análise pelo método comparativo pode revelar processos ecológicos, sociais e culturais que desempenham

papel importante na diversificação de uso de ferramentas e formação de diferentes tradições comportamentais entre essas populações.

1.4. Objetivos

A presente tese dá continuidade à pesquisa que vem sendo desenvolvida há mais de uma década com as populações do Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC) e Fazenda Boa Vista (FBV), em domínios morfoclimáticos de Cerrado e Caatinga onde, sabidamente, há o emprego de ferramentas líticas para a quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (*Sapajus libidinosus).*

1.4.1. Fazenda Boa Vista (FBV)

Ao sul do Estado do Piauí, localiza-se a Fazenda Boa Vista (município de Gilbués), local de desenvolvimento de pesquisa longitudinal sobre o uso de ferramentas por populações selvagens de macacos-prego, distante cerca de 320km do PNSC, em um ambiente de cerrado (Oliveira & Marquis, 2002; Dal Vechio et al, 2016). A composição do solo na região determina a escassez das pedras de seixo de quartzo, levando os macacos-prego a transportarem os martelos de até 1 kg por grandes distâncias até os sítios de quebra. (Visalberghi et al., 2009; Spagnoletti et al., 2011), onde os grupos de macacos-prego utilizam ferramentas líticas para a quebra de cocos, alguns extremamente duros (Fragaszy *et al.*, 2004). Os percutores também são usados para processar castanhas de caju *(Anacardium sp.)*, evitando o contato com o composto cáustico da semente (Sirianni & Visalberghi, 2013). Extremamente especialistas, os grupos de macacos-prego da região não utilizam ferramentas líticas em outros contextos. Além da característica restrita do uso de ferramentas líticas para quebrar frutos resistentes (os grupos do PNSC utilizam pedras em um contexto de generalização funcional muito mais amplo) (Falótico & Ottoni,

2014) – sabe-se que os grupos da FBV não apresentam o uso de varetas em seu repertório de uso de ferramentas.

1.4.2. Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC)

O Parque Nacional da Serra da Capivara abriga uma das populações de macacos-prego mais estudada do bioma Caatinga (Moura, 2004; Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2013, 2014, 2016; Falótico et al, 2019) que apresenta o kit de ferramentas mais variado entre as populações conhecidas até o presente momento, além de demonstrarem grande generalização funcional no emprego das ferramentas (Mannu & Ottoni, 2009). Indivíduos dessa população utilizam pedras como martelos para quebrar frutos encapsulados e sementes (Moura, 2004), soltar as camadas superficiais de solo e cavar buracos em busca de raízes (Falótico et al, 2017b), quebrar madeira em busca de invertebrados e soltar pedras de conglomerados sedimentares em exemplo provável de uso combinatório de ferramentas (Falótico E Ottoni, 2016).

O uso de estruturas vegetais como sondas para exploração de recursos alimentares é comum na região (Mannu & Ottoni, 2009), havendo entre os membros do grupo da Pedra Furada um viés sexual para o uso proficiente de varetas para machos (Falótico & Ottoni, 2014). Sua produção pode envolver modificações como destacar um galho, remover folhas e ramos laterais e/ou afinamento das pontas, entretanto, tais modificações não são regra para o uso.

Em experimento que visava verificar a diferença no desempenho das duas populações diante de uma tarefa de uso de varetas para obter melaço no interior de uma caixa-problema, Cardoso & Ottoni (2016) verificaram que a população da FBV, que não faz uso habitual de varetas, não foi capaz de resolver a tarefa proposta, enquanto a população do PNSC, usuária de sondas em contexto exploratório, resolveu rapidamente o

problema. Estes resultados claramente distintos nos disponibilizam uma possibilidade adicional na investigação (indireta) do uso de sondas em outras populações, enquanto alternativa/complemento à observação direta, uma vez que a relativa infrequência do uso de sondas, aliada à pouca habituação dos grupos de macacos, poderia levar a um "falso negativo".

Essas diferenças observadas no conjunto de ferramentas das duas populações, em um contexto de semelhança ecológica e improvável possibilidade de diferenças genéticas relevantes, torna a investigação do repertório instrumental da população do PNSCo, a meio caminho daquelas, extremamente relevante, justificando o objetivo central do presente estudo.

Em paralelo ao levantamento do repertório do uso de ferramentas, a caracterização das condições climáticas, físicas e ecológicas do PNSCo serviram à comparação de condições as quais estão submetidas aquela população e os grupos do PNSC e FBV, a fim de examinar potenciais influências ambientais por trás das diferenças entre seus "*tookits".*

O caráter da pesquisa longitudinal realizada na FBV e PNSC, bom como o conhecimento da diferença entre o repertório instrumental das duas populações conhecidas de *Sapajus libidinosus* justificam a importância da revisão dos aspectos ecológicos, sociais e culturais da região aos quais estão submetidos os grupos locais, a fim de buscar a compreensão do repertório instrumental da população do Parque Nacional Serra das Confusões à luz da comparação dos dados coletados durante essa pesquisa.

Por se tratar do início do desenvolvimento de pesquisa no PNSCo – o que equivale a dizer que os grupos locais ainda não eram habituados a presença do observador, e nem sequer conhecidos quanto a sua área de uso e ocorrência, implicando grande

investimento na busca ativa dos grupos – o estudo direto da aprendizagem social na disseminação do uso de ferramentas, numa escala ontogenética, não seria viável no escopo desta pesquisa. Assim, o esforço da pesquisa concentrou-se no levantamento de dados ecológicos do PNSCo, na observação do repertório instrumental dos grupos locais em contexto natural e na verificação experimental do uso de pedras para cavar e uso de sondas.

Não tendo sido observado o uso natural de varetas e pedras para cavar até os últimos meses da coleta de dados, uma replicação do experimento sobre uso de sondas em caixas-problema (Cardoso & Ottoni, 2016) foi realizada, com o objetivo de comparar a performance da população do PNSCo às das populações de FBV e PNSC, como possível evidência indireta da familiaridade dos macacos do PNSCo com estas ferramentas. O experimento de uso de pedras para cavar foi apresentado a um grupo do PNSCo, também a fim de verificar a ocorrência do uso habitual de pedras em contexto de escavação, verificado apenas indiretamente pelo registro de buracos com evidências da retirada de raízes e artrópodes nas imediações da área de chapada.

1.4.3. Objetivos específicos

- Descrever as características ecológicas da área nos períodos de seca e chuva, registrando os fatores ambientais (temperatura, umidade, pluviosidade), a disponibilidade alimentar de frutos, sementes e recursos animais em relação a variação sazonal, bem como as determinar as características dos frutos encapsulados disponíveis;

- Descrever os tipos de uso de ferramentas líticas e, eventualmente, identificar outras formas de uso de ferramentas líticas não observadas em estudos anteriores (Falótico et al, 2018);
- Descrever as características físicas das ferramentas líticas (tamanho, peso e formato) e determinar se há diferenças físicas entre ferramentas utilizadas para diferentes funções;
- Verificar a ocorrência uso de sondas nos grupos de macacos-prego do PNSCo e descrever o(s) contexto(s) de utilização.
- Identificar as diferenças entre os repertórios instrumentais dos grupos do PNSCo, PNSC e FBV e analisar através do método comparativo (Whiten et al, 1999) os aspectos ecológicos e culturais que possam determinar essas diferenças ou semelhanças.
- Investigar eventuais diferenças no repertório instrumental dos grupos do PNSCo e suas potenciais explicações ecológicas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

A pesquisa foi realizada no Parque Nacional Serra das Confusões (PNSCo), localizado nos municípios de Guariba, Caracol, Santa Luz, Cristino Castro, Jurema, Alvorada do Gurguéia, Canto do Buriti, Tamboril do Piauí, Bom Jesus, Redenção do Gurguéia e Curimatá, no estado do Piauí, entre as coordenadas 08°32′–09°16′S, 43°15′–43°51′W, sendo o principal acesso à unidade pelo município de Caracol (IBAMA, 2003). Essa unidade de conservação está localizada aproximadamente a meia distância de outras duas áreas onde são realizados estudos de longa duração sobre uso de ferramentas por macacos-prego, o Parque Nacional Serra da Capivara (PNSC) e Fazenda Boa Vista (FBV) (Figura 1).

Figura 1. Mapa da localização da Fazenda Boa Vista (A), Parque Nacional da Serra da Capivara (B) e Parque Nacional Serra das Confusões (C). Em destaque, a proximidade entre os Parques Nacionais Serra das Confusões e Serra da Capivara, e sua extensão. (Fonte da imagem: Google Earth Pro).

O PNSCo foi criado pelo Decreto s/n° de 2 de outubro de 1998 e Decreto de Ampliação s/n° de 30 de dezembro de 2010, e está localizado entre 9º 27' 30'', 9º 31' 00'' de latitude sul e 43º 05' 1'', 43º 56' 00'' de longitude oeste, com uma área de 823.435,70 hectares, tendo como objetivo básico a preservação de ecossistemas naturais do domínio de cerrado e ecótono cerrado/caatinga, além da proteção de sítios arqueológicos (ICMBio/IPHAM). O bioma predominante é a savana seca (Caatinga) em suas áreas leste e norte, ao passo que a sudoeste, sua paisagem mais úmida é caracterizada como Cerrado, definindo em áreas de transição porções de ecótono caatinga/cerrado (Olson, et al, 2001). A região tem clima semiárido, com temperatura média anual de 28° C, máxima de 35°C e mínima de 12°C. O início da estação das chuvas entre outubro e novembro constitui o período mais quente do ano. Nesse período, a temperatura média é de 31°C, máximas de 45°C e a distribuição espacial de precipitação é diversificada, com pluviosidade média de 650mm (Dal Vechio et al. 2016). O período seco ocorre de abril a outubro, com grande variação diária de temperatura, em que a temperatura se aproxima de 40°C (+/-5) durante o dia e 12°C (+/-3) durante a noite (MMA/SBF, 2002).

Geologicamente, o parque está na bacia Paleo-Mesozoica Piauí-Maranhão, na faixa de contato entre a formação Serra Grande e a bacia sedimentar do Vale do Paranaíba (Bour & Zaher, 2005). Apresenta duas paisagens características: uma superfície plana com altitude média de 700m (alto da serra) (Figuras 2 e 3) e uma superfície ondulada, com altitude média de 600m em rocha cristalina (IBAMA 2003).

A vegetação é composta por árvores de até 20m nas encostas de vales, como *Hymenaea spp., Manihot spp., Anacardium spp., Copaifera langsdorffii, Dimorphandra gardneriana, Thiloa glaucocarpa* (Veloso, 1991), que crescem em solo arenoso e produz uma grande quantidade de serrapilheira que enriquece os substratos (Dal Vechio *et al*., 2016). Nas localizações mais elevadas encontramos árvores xerofíticas de porte mediano

(até 6 m) que crescem em um solo arenoso (Bour & Zaher, 2005). Nos vales úmidos formados por rios intermitentes, é possível encontrar remanescentes de vegetação da floresta tropical, como bromélias e samambaias, embora essas formações representem uma pequena porcentagem da totalidade da área dessa unidade de conservação (IBAMA 2003).

Figura 2. Paisagem do "Mirante Janela do Sertão" no PNSCo. Chapada e cobertura vegetal dos vales no auge do período seco.

O PNSCo tem uma fauna diversificada e algumas espécies de Caatinga endêmicas, sendo uma das áreas mais bem preservadas de ocorrência do ecótono cerrado/caatinga (Gregorin et al., 2008), incluindo as três espécies de primatas que habitam a região, macacos-prego (*S. libidinosus*); bugios (*Allouata caraya*) e saguis de tufo branco (*Callithrix jacchus*). Por se tratar de uma unidade de conservação que, nos termos do IBAMA, mantém "estado primitivo de conservação", até o início da pesquisa a área não contava com infraestrutura para acolhimento de pesquisadores e instalação de

equipamentos, pessoal capacitado para conduzir e/ou acompanhar equipes de pesquisadores.

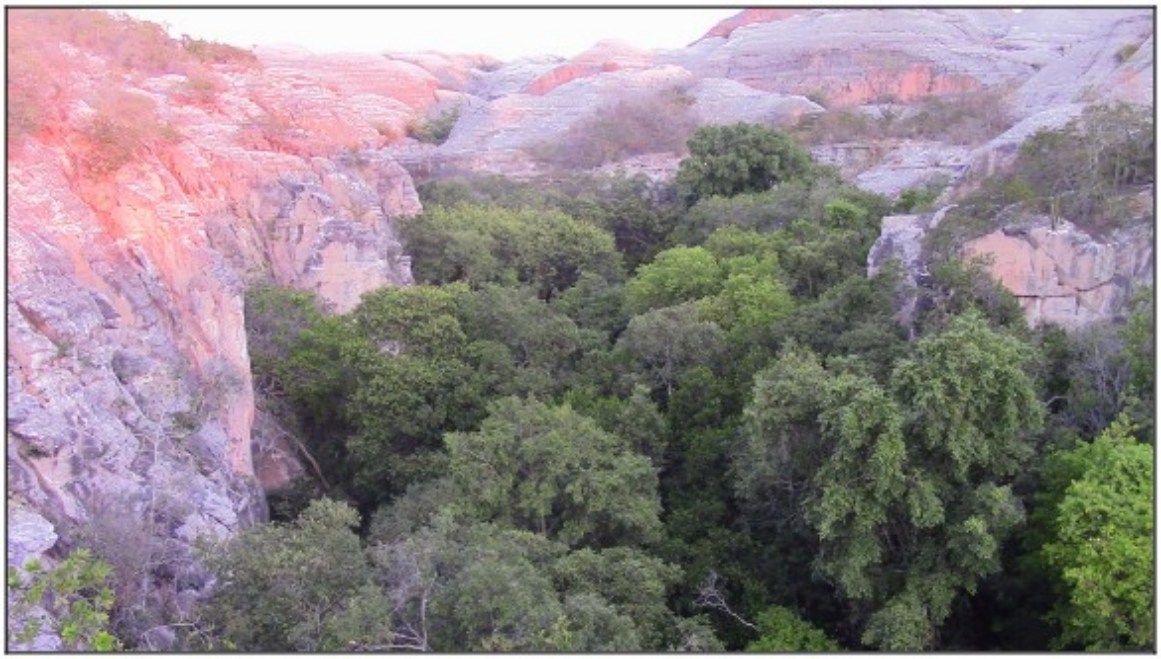

Figura 3. Paisagem da "Gruta do Boi" no PNSCo. Chapada e cobertura vegetal do boqueirão no fim do período chuvoso.

Apesar da existência de um plano de manejo (Gonçalves, 2003), havia a falta de estudos anteriores ou dados de monitoramento que pudessem nortear as buscas por grupos de macacos-prego pela área do parque, o que exigiu a revisão das etapas iniciais do cronograma de campo planejado para o período. Sendo a área carente de recursos que subsidiassem a manutenção das edificações, deslocamento de pessoal, o monitoramento e preservação da área, aprovisionamento de animais, entre outros, os meses iniciais de campo foram destinados à a) instalação de uma base de pesquisa no centro de visitantes, b) seleção e treinamento de assistente de campo, c) busca das áreas de maior ocorrência de grupos de macacos-prego (baseadas em observações indiretas do uso de ferramentas líticas, rastros – fezes e pegadas –, e indicações de povoados no

entorno da área do parque) e d) instalações de áreas de aprovisionamento para os grupos de macacos-prego.

2.2. Coleta de dados ecológicos

As atividades de campo ocorreram pelo período de 24 meses, com início no primeiro semestre de 2017 e conclusão em 2019. Entre os dias 07 de fevereiro de 2017 e 27 de janeiro de 2019, foram acumulados 473 dias de atividades *in loco*, num esforço de campo estimado em 3311 horas. O período de permanência na área de estudo tinha duração média de 45 dias consecutivos com intervalos de 10 dias, com foco na coleta de dados climáticos e ecológicos dos períodos seco e chuvoso, observação indireta do uso de ferramentas, caracterização de aspectos físicos dos sítios de quebra e ferramentas percutoras, além da identificação e mensuração dos recursos alimentares processados nesses sítios, rastreamento de grupo(s) de macaco(s)-prego para identificação, habituação e acompanhamento, até o início da fase de observação direta do uso de ferramentas e determinação de tamanho da área de uso dos grupos durante os períodos seco e chuvoso. A caracterização da área e identificação do repertório instrumental da população local serviu à comparação dos comportamentos de uso de ferramentas conhecidos para as populações já estudadas no PNSC e FBV.

2.2.1. Dados climáticos

Aproximadamente dois terços do estado do Piauí, na região centro-sul, apresentam domínio dos climas seco e da caatinga. Dada a extensão e relevo da área em que se insere o PNSCo, a unidade de conservação apresenta composição característica da caatinga, das chapadas até o início da descida da serra (porção nordeste da UC), a partir de onde predomina o ecótono caatinga/cerrado (porção sudoeste da UC) (Olson et al,

2001). A região tem clima semiárido, com temperatura média anual de 28° C. O início da estação das chuvas, entre outubro e novembro, se estende até meados de maio, quando se inicia o período seco que dura até as primeiras chuvas no fim de outubro. Em sua área a distribuição espacial de precipitação é diversificada, com pluviosidade média entre 600 e 1600 mm.

Para determinar os parâmetros meteorológicos de temperatura (°C), pluviosidade (mm) e umidade (%), direção e velocidade do vento (m/s), a coleta de dados foi realizada por meio da estação meteorológica automática OREGON SCIENTIFIC 200A, instalada ao lado do centro de visitantes, próximo da entrada principal do PNSCo, entre 9°13'34'' de latitude sul e 43°27'47''de longitude oeste. Os dados coletados foram comparados com valores obtidos junto ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) – Estação Automática de Caracol-A337. Através dos dados coletados, a definição dos períodos de seca e chuva, conforme indicados nessa pesquisa, foi baseada nos dias das primeiras chuvas no final da estação seca e redução do índice pluviométrico no final da estação chuvosa, definindo como o período chuvoso os intervalos de novembro/16 – maio/17, novembro 17 – abril/18, novembro/18 – abril/19 e para o período seco os intervalos de junho/17 – outubro/17, maio/18 – setembro/18 (Figura 4).

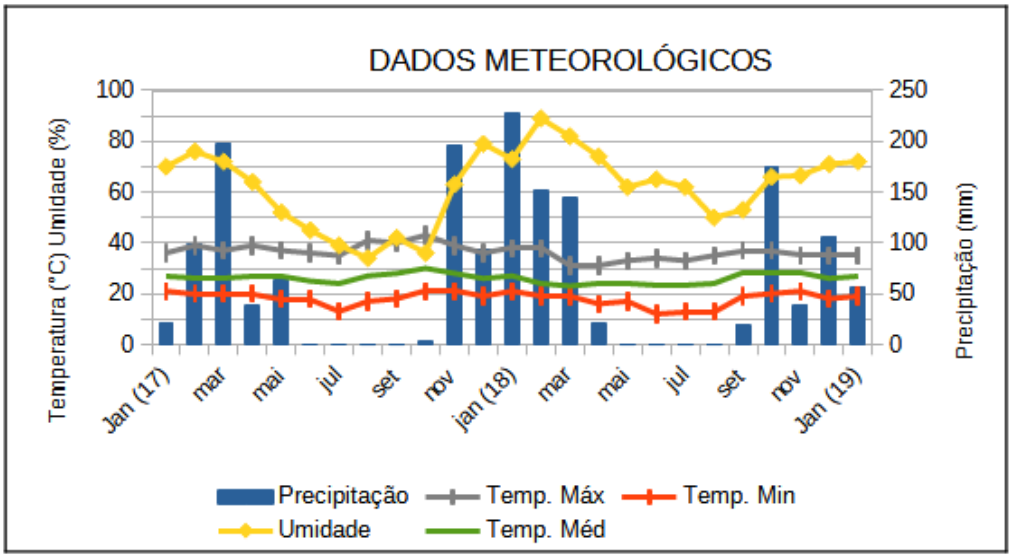

Figura 4. Dados meteorológicos – precipitação, temperaturas (média, máxima e mínima) e umidade relativa do ar – obtidas da estação meteorológica automática instalada nas imediações da área de pesquisa (janeiro/2017 a janeiro/2019).

Os dados foram coletados em três diferentes períodos do dia (manhã, tarde e noite, aproximadamente às 6h, 13h e 21h, respectivamente), registrados no sistema de armazenamento da estação meteorológica – *"datalogger"* – e transcritos em planilhas no Libre Office 7.0.3.1. Os valores obtidos foram verificados a fim de determinar as variações climatológicas entre os períodos de seca e chuva para a região.

2.2.2. Disponibilidade de recursos

A medida da oferta alimentar natural de origem animal e vegetal possibilitou verificar a disponibilidade de alimentos ao longo dos períodos de seca e chuva, sua biomassa, característica e distribuição. A definição dos locais de instalação dos sacos coletores e armadilhas de queda "*pitfall*" considerou os pontos com maior número de sítios de quebra identificados em expedições anteriores e no presente estudo (2011, 2016 e 2017) e o avistamento dos grupos dentro da área de uso, contemplando dois ambientes característicos da região – fundos de vale e chapadas – como segue: 1) um

transecto na Trilha da Gruta do Boi (GB) entre os pontos 9°13’04’’S; 43°29’36’’O e 9°12’54’’S; 32°29’57’’O, com elevação média de 523m, e 2) um transecto na Trilha Alto da Caatinga (AC), entre os pontos 9°12’25’’S e 43°28’05’’O, com elevação média de 682m.

Para a descrição fenológica dos recursos vegetais consumíveis dentro das áreas de uso identificadas, foi realizado o censo de espécies, sua marcação, numeração e registro do início da floração, frutificação e dispersão dos frutos (v. 3.2). Todos os espécimes avistados foram registrados com GPS e suas posições foram plotadas em mapas através do programa Google Earth Pro, definindo as áreas de distribuição dos frutos duros e carnosos disponíveis nas áreas de uso dos grupos locais.

2.2.2.1. Espécies vegetais

Para a coleta e identificação das espécies vegetais e oferta alimentar, foram utilizados sacos coletores fixados nas árvores, a 1m de altura do solo, instalados com distância média de 20 metros ao longo de um transecto de 1000m, totalizando 50 sacos. Os sacos coletores foram confeccionados a partir de aros de arame cobertos por sacos plásticos de 30cm de profundidade, totalizando uma área de coleta de 345cm^2 por saco coletor. Após seco, o material coletado era pesado e classificado como folha, fruto ou semente.

Figura 5. Saco coletor de material vegetal utilizado ao longo dos transectos da Trilha da Gruta do Boi e Trilha Alto da Caatinga.

2.2.2.2. Espécies animais

A determinação da disponibilidade de espécies animais (invertebrados e alguns répteis) foi obtida através da instalação de armadilhas de queda *"pitfall"*, em mesma quantidade, locais e disposição dos sacos coletores. As armadilhas foram confeccionadas a partir de garrafas pet de 1,5l (10cm de diâm.), cortadas transversalmente na região mediana, com a parte inferior enterrada no solo e a parte superior colocada, em direção contrária, formando um funil, no interior da parte enterrada. A permissão para a coleta de material biológico foi previamente concedida pelo ICMBio/IBAMA (Nº55303-1).

Figura 6. Armadilha de queda (*pitfall*) utilizada ao longo dos transectos da Trilha da Gruta do Boi e Trilha Alto da Caatinga para a coleta de invertebrados e pequenos vertebrados.

2.3. Observações indiretas do uso de ferramentas

Sítios de quebra de alimentos encapsulados são caracterizados pela presença de uma superfície resistente e plana (bigorna) para apoio dos recursos alimentares, ferramentas líticas utilizadas como percursores (martelos) e evidências de uso do local (Matsuzawa, 1994) como desgaste da superfície plana, cascas de frutos ou manchas oleaginosas no martelo e/ou na bigorna, no caso de processamento de castanhas de caju (Figura 7).

Figura 7. Sítios de quebra. (A) – ANV264 – cocos – *Attalea maripa*), (B) – ANV 124 – jatobá – *Hymenaea martiana*, (C) - ANV 212 – mirindiba – *Buchenavia grandis*.

Para esse estudo, o critério definido para caracterizar um sítio de quebra envolvia a presença de três elementos, 1) uma superfície plana (bigorna) com sinais de uso para apoio de frutos, 2) um ou mais percutores (martelos) em cima ou próximos da bigorna e 3) restos dos alimentos processados sobre a bigorna ou ao seu redor (raio aproximado de 30 cm), conforme critério utilizado em levantamento anterior na mesma área (Falótico et al, 2018, adaptado de Visalberghi et al, 2007). Quando encontrados, os sítios de quebra tinham a sua localização registrada em GPS e seus elementos registrados, medidos (largura, comprimento e espessura) com paquímetros digitais (Dexter 150mm) e pesados em balança de precisão conforme protocolo de Falótico & Ottoni (2016). Rochas foram identificadas por sua composição, e frutos pelos resíduos presentes. (cascas ou restos/manchas do endosperma). O substrato utilizado como "bigorna" foi classificado quanto ao tipo de rocha ou material vegetal, e o "martelo", classificado de acordo com o tipo de rocha. A distância entre cada sítio de quebra e as árvores produtoras dos recursos alimentares explorados foi aferido por uma trena eletrônica a laser, a fim de estimar a distância média de transporte de alimentos até um sítio de quebra.

Figura 8. Registro dos sítios de quebra. Esquema de mensuração das dimensões das ferramentas de pedra (martelos e bigornas), identificação da composição geológica, identificação do fruto processado e pesagem de cascas.

Após a identificação e registro de um sítio de quebra, tais pontos foram visitados quinzenalmente para que fosse efetuada a identificação, contagem e pesagem de eventuais restos de frutos ou sementes, para estimar a frequência de reutilização dos sítios pelos animais, bem como as quantidades de frutos e/ou sementes consumidos. Os sítios revisitados foram classificados de acordo com a robustez dos indícios de reutilização encontrados, sendo: valor 3 para sítios com novo(s) martelo(s) ou mudança na posição de martelo(s) anteriormente registrado(s) além da presença de restos de frutos; valor 2 para sítios com novo(s) martelo(s) ou mudança na posição de martelo(s) já registrado(s); valor 1 para sítios que apresentem restos de frutos, sem que houvesse mudança na posição de martelo(s) anteriormente registrado(s) ou presença de novo(s) martelo(s), conforme método utilizado por Visalberghi e colaboradores (2013), na verificação de repetição de uso dos sítios de quebra na FBV.

A inspeção regular dos sítios de quebra previamente registrados nos permitiu identificar eventuais transportes de martelos entre sítios de quebra e estimar a distância

média percorrida pelos macacos-prego. Para essa medida, era calculada a distância entre o ponto original de registro do martelo e o sítio de quebra em que foi posteriormente utilizado, não sendo consideradas distâncias inferiores a 50cm. O código de identificação preenchido na superfície da ferramenta permitiu identificar a localização do sítio de quebra original.

Para estimar o consumo de frutos através da pesagem dos restos de cascas encontrados nos sítios, foram coletadas amostras de 100 frutos de jatobá (*Hymenaea martiana*), sementes de maniçoba (*Manihot carthaginensis*), sementes de mirindiba (*Buchenavia grandis*) e cocos de palmeiras (*Attalea maripa*), retirado o conteúdo, pesados e medidos em balança de precisão e paquímetros digitais para a determinação dos valores médios de peso das cascas de cada recurso por unidade (Figura 8).

Figura 9. Itens processados por macacos-prego com ferramentas percutoras nos sítios de quebra identificados no PNSCo. (A) mirindiba, (B) jatobá, (C) maniçoba, e (D) cocos.

Outra medida relacionada à observação indireta do uso de ferramentas compreendeu a amostragem da disponibilidade de rochas de superfície. A determinação dos pontos de amostragem ocorreu pelo sorteio de pontos de coordenadas geográficas

dentro da área de uso dos grupos estudados, onde foram analisadas as dimensões, peso e composição das pedras soltas disponíveis sobre a superfície de vales e chapadas. Parcelas de 1x1m foram definidas, marcadas no GPS, e todas as pedras presentes com medida igual ou superior a 2 cm de comprimento foram mensuradas. O valor médio de dimensões e peso das pedras foi comparado com as medidas das diferentes ferramentas líticas associadas aos grupos do PNSCo para verificarmos se havia algum padrão na escolha dos percutores.

Durante as inspeções de busca de novos sítios de quebra e frequência de reutilização, foram encontrados buracos escavados dentro da área de chapada – uma possível evidência de escavações realizadas por macacos-prego, conforme contexto descrito no PNSC (Falótico, 2011). Adaptando o protocolo de identificação de sítios de quebra (Visalberghi et al, 2007), foram registrados a) a localização dos buracos escavados; b) a evidência de escavação manual ou por uso de percutores; c) o recurso alimentar explorado, d) a profundidade do buraco escavado e; e) as características físicas das pedras de cavar encontradas em distância de até 30 cm a partir da borda dos buracos (Figura 10).

Figura 10. Ferramentas líticas registradas em contexto de escavação nas proximidades da Trilha do Alto da Caatinga.

2.4. Observações diretas

Há vários indicadores que permitem a identificação *a posteriori* do uso de ferramentas líticas de percussão. Para os macacos-prego, no que se refere ao uso de sondas, usualmente apenas a observação direta permite sua identificação. O mesmo se aplica em algum grau à identificação do uso de pedras em contextos não-percussivos. Assim, o encontro e acompanhamento de grupos de macacos-prego na região era fundamental para ampliar o conhecimento acerca de seu repertório de uso de ferramentas.

Em expedição ao PNSCo em 2016, Falótico e colaboradores (2018), registraram 57 sítios de quebra, em evidência indireta do uso de ferramentas líticas por aquela população, sem que houvesse o avistamento de grupos. A presente pesquisa deu início à investigação sistemática do uso espontâneo de ferramentas e tradições comportamentais em macacos-prego do PNSCo, de modo que parte fundamental da atividade de campo envolveu identificar os grupos locais, determinar suas rotas, área de uso, identificá-los individualmente e habituá-los a presença de pesquisadores. Nesse intuito, uma área de cerca de 50km^2, a partir da localização da guarita do sobrado e centro de visitantes (Figura 1), foi definida com base, principalmente, pela(o) a) identificação de sítios de quebra por observação indireta na expedição de maio de 2016 e sítios de quebra identificados nessa pesquisa, b) identificação de rastros, como pegadas e fezes, e c) avistamento dos grupos.

Nessa etapa, a coleta de dados comportamentais relacionados ao uso de ferramentas foi realizada através do método "*ad libitum*" (Altmann, 1974), registrando-se os eventos observados de uso de ferramentas com o auxílio de filmadora. O registro evento era iniciado quando um membro do grupo acompanhado começava a usar uma ferramenta ou quando o pesquisador avistava um episódio de uso de ferramentas já

iniciado. Esses dados foram utilizados para determinar quais tipos de uso de ferramentas ocorrem nos grupos do PNSCo, e se ocorre a aproximação de observadores aos manipuladores (distância aproximada de 3 metros) e o consumo oportunístico de alimento pelos observadores coespecíficos "*scrounging*". Ao fim da observação, era feito o registro e caracterização da ferramenta utilizada.

2.4.1. Sujeitos

Foram identificados 3 grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) dentro da área de estudo. Dois grupos habitavam a área da Trilha da Gruta do Boi e Trilha do Cemitério, ao passo que o terceiro grupo foi avistado apenas nos arredores da Trilha do Alto da Caatinga. O grupo de macacos-prego da Gruta do Boi (GB) foi identificado em março de 2017 e avistado frequentemente até janeiro de 2019. Contava com 12 indivíduos: 3 machos adultos, 1 macho subadulto e 3 machos juvenis, 3 fêmeas adultas e 2 infantes. Durante o período da coleta de dados ocorreram 2 desaparecimentos, sem que houvesse a confirmação de migração ou morte dos indivíduos. Nesse mesmo período, 3 carcaças oriundas de caça foram encontradas dentro da área de pesquisa sem que fosse possível fazer a identificação dos indivíduos. O grupo de macacos-prego do Olho d'Água (OA) foi identificado em outubro de 2017 e avistado frequentemente até o fim do período de coleta de dados. Num total de 8 indivíduos, contava com 2 machos adultos, 1 macho subadulto, 1 fêmea adulta, 2 fêmeas juvenis e 2 infantes de sexo não identificado. O grupo do Alto da Caatinga (AC) foi avistado ocasionalmente, 14 vezes durante todo o período de coleta de dados e contava com 1 macho adulto, 1 macho juvenil, 2 fêmeas adultas e um infante de sexo não identificado (Tabela1).

A partir abril de 2017 foram mantidos dentro da área de estudo 4 pontos de aprovisionamento. Dois pontos foram mantidos dentro de uma área conhecida como

Trilha da Gruta do Boi, um ponto na Trilha do Cemitério e outro em área de chapada, próximo a Trilha do Alto da Caatinga. Os locais de aprovisionamento eram abastecidos semanalmente com bananas, mandioca, milho e frutos verdes de maniçoba ou mirindiba, a fim de promover a habituação dos animais e/ou maximizar a possibilidade de registro dos comportamentos de uso de ferramentas. Além dos esforços em promover a habituação, na impossibilidade de acompanhar com regularidade e observar diretamente o uso de ferramentas por grupos locais de *S. libidinosus*, foram instaladas armadilhas fotográficas, que viabilizaram o registro do uso de ferramentas líticas em contexto natural, registrar testes com caixas-problema para uso de sondas e verificar o aparente uso de pedras para cavar. Foram utilizadas 4 armadilhas fotográficas da marca Bushnell, modelo Essential E3 Trophy 16mp 720p Hd, instaladas nas áreas de aprovisionamento mencionadas anteriormente, no período entre julho de 2017 e janeiro de 2019. Esse procedimento permitiu verificar o tamanho dos grupos e identificar os indivíduos (Figura 11).

Os critérios para classificação dos indivíduos dos grupos identificados seguiram aqueles apresentados por Resende (2002), em que são considerados infantes os indivíduos desde seu nascimento até quando deixam de ser carregados e amamentados pela mãe ou outras fêmeas do grupo; juvenis, os indivíduos independentes até aproximadamente 5 anos de idade; subadultos, os machos entre 5 e 8 anos, e; adultos, os machos maiores de 8 anos e fêmeas a partir de 180 dias antes do nascimento do seu primeiro filhote.

Tabela 1. Composição dos grupos de *S. libidinosus* identificados no PNSCo entre março/2017 e janeiro/2019. Os sujeitos marcados com * desapareceram de seus grupos durante o desenvolvimento da pesquisa, sem a confirmação de morte ou migração.

GRUPO GRUTA DO BOI		
Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
G1	M	Adulto
G2	M	Adulto
G3	M	Adulto*
G4	F	Adulto
G5	F	Adulto
G6	F	Adulto
G7	M	Subadulto
G8	M	Juvenil
G9	M	Juvenil
G10	?	Infante*
G11	?	Infante
G12	?	Infante
GRUPO OLHO D'ÁGUA		
Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
O1	M	Adulto
O2	M	Adulto
O3	F	Adulto
O4	M	Subadulto
O5	F	Juvenil
O6	F	Juvenil
O7	?	Infante
O8	?	Infante
GRUPO ALTO CAATINGA		
Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
A1	M	Adulto
A2	F	Adulto
A3	F	Adulto
A4	M	Juvenil
A5	?	Infante

Figura 11. Foto de satélite da área de estudo. Indicação das áreas de aprovisionamento e instalação de armadilhas fotográficas (Fonte: Google Earth Pro).

2.4.2. Área de Uso

Durante todo o período de contato do pesquisador principal com os grupos da Gruta do Boi, Olho d'Água e Alto da Caatinga foram marcados pontos de GPS a cada 15 minutos. O equipamento utilizado foi o Garmin GPSmap 64Sx. Esses dados foram utilizados para determinar as rotas e estimar a área de uso dos grupos. As áreas de uso de cada grupo foram determinadas através do método de Mínimo Polígono Convexo (MCP), usando o programa Google Earth Pro.

2.5. Intervenções experimentais

Diante da falta de habituação dos grupos à presença dos pesquisadores, e a fim de verificar a amplitude do repertório instrumental da população do PNSCo, foram realizados dois experimentos entre outubro de 2018 e janeiro de 2019, uma vez que as limitações à observação direta poderiam ter ocasionado "falsos negativos" no que se refere à possível generalização do uso de ferramentas líticas e ao uso de sondas, observados em grupos do PNSC, mas não nos grupos da FBV. Ambas as intervenções foram reservadas para os meses finais de coleta, a fim de não interferir na observação naturalística do comportamento instrumental dos grupos do PNSCo. Nessa etapa, para as duas intervenções experimentais, a coleta dos dados comportamentais foi realizada através do método de "Todas as Ocorrências" (Altmann, 1974), registrando-se todas as interações dos indivíduos com os equipamentos. O evento era iniciado quando o sujeito se aproximava da área (cerca de 30cm a partir do centro do buraco e das caixas-problema) e explorava visual, olfativa ou manipulativamente o aparato. Esse método de coleta também pode ser descrito como "evento focal" (Coelho et al, 2015), quando o registro da interação do sujeito com a caixa-problema prossegue até o fim do episódio,

ou seja, quando o sujeito se afasta da área de instalação do aparato por um intervalo de tempo maior que 10s.

2.5.1. Experimento de uso de sondas

Para a investigação do uso de sondas em contexto de forrageamento, foram confeccionadas caixas-problema que permitiam o acesso a um recurso alimentar apenas pelo uso de varetas. Para o delineamento experimental, foram adotadas as mesmas condições e equipamentos aos quais foram submetidos os grupos da FBV e do PNSC (Cardoso & Ottoni, 2016). Foram construídas 4 caixas de acrílico transparente em formato retangular de 20x15x30cm (comprimento x largura x altura) com uma fenda longitudinal na parte superior da caixa com 15cm de comprimento e 1cm de largura (Figura 12). No interior da caixa havia uma gaveta de 19x14x04cm (comprimento x largura x espessura) onde ficava armazenada uma solução de melaço de cana, acessível apenas pelo vão na parte superior da caixa. O equipamento era fixado em uma árvore dentro das áreas de aprovisionamento e as interações dos macacos-prego eram registradas por armadilhas fotográficas da marca Bushnell, modelo Essential E3 Trophy 16mp 720p Hd.

Para a realização do experimento, foram instaladas duas caixas-problema em cada área de aprovisionamento, para evitar o eventual monopólio da caixa por machos adultos e, consequentemente, aumentar a chance de acesso aos demais indivíduos do grupo. Para acessar o melaço depositado no interior da caixa, os macacos-prego deveriam utilizar objetos apropriados ao vão na parte superior da caixa, como varetas ou qualquer instrumento comprido, rígido ou flexível com alcance mínimo de 15cm e espessura máxima de 1cm.

Figura 12. Caixa-problema utilizada no experimento. Aparato instalado dentro de uma das áreas de aprovisionamento. Na parte superior, a abertura que permitia acesso – com uso de sondas – ao melaço contido no interior da caixa.

Para realizar a habituação dos grupos ao novo aparato, as caixas foram instaladas nos locais determinados, onde permaneceram vazias por 5 dias. Ao fim desse período, as caixas foram abastecidas com melaço e mantidas abertas por 2 dias, viabilizando o acesso irrestrito ao recurso. Após o período de habituação, foi iniciada a fase de apresentação do problema, com o melaço contido no interior da caixa fechada, acessível apenas pelo uso de sondas. Após o término da fase de teste, foi realizada fase de facilitação da tarefa (Pós-teste), em que varetas foram inseridas na abertura das caixas-problema e ficaram disponíveis aos macacos-prego, a fim de observar a eventual remoção das varetas, consumo do melaço e reinserção. As caixas ficaram disponibilizadas – instaladas na área de aprovisionamento – por todo o período de exposição da intervenção experimental.

As armadilhas fotográficas eram acionadas a qualquer interação dos indivíduos com as caixas-problema, havendo o registro do indivíduo manipulador, o tempo de interação e o tipo de manipulação (partes do corpo, sondas ou pedras). A quantificação

dos comportamentos manipulativos seguiu as definições operacionais do etograma apresentado na Tabela 2, adaptado de Cardoso (2013), a fim de comparar os dados obtidos com os resultados apresentados pelos grupos do PNSC e FBV.

Tabela 2. Definições operacionais dos eventos comportamentais realizados pelos macacos-prego durante as interações com as caixas-problema.

Evento	Definição Operacional
Visitar (VI)	Ação que se inicia quando o macaco alcança a área de 10cm ao redor das caixas-problema e permanece por, no mínimo 10s. A ação termina quando o mesmo indivíduo se afasta do local por mais de 10s.
Inserir as Mãos (IM)	Inserir as mãos ou dedos na abertura da caixa-problema na tentativa de acessar o melaço.
Tocar (TC)	Encostar os dedos, mãos, pés ou língua sobre a estrutura da caixa.
Bater / Sacudir (BS)	Bater, sacudir, esfregar com a palma das mãos, puxar ou empurrar a caixa-problema.
Manipular Varetas (MV)	Manipular sonda em ação direcionada a caixa-problema. A manipulação pode ser definida como: sucesso) inserção de um objeto na abertura da caixa e acesso ao melaço, consumindo-o ao final; fracasso) realizar movimentos não apropriados para a obtenção do melaço no interior do aparato.
Modificar Galhos (MG)	Destacar um graveto a partir de um recurso vegetal fixo ou solto no ambiente, que não pode ser carregado pelo animal, ou modificar as características físicas de um material para usá-lo como sonda.
Usar Percutores (BP)	Manipular ferramenta lítica em ação direcionada à caixa-problema, desferindo golpes contra sua superfície.

2.5.2. Experimento de uso de pedras para cavar

Durante o período de intervenções experimentais, foram realizados testes de escavação com ferramentas líticas, no intuito de comprovar o uso de pedras em contexto de extrusão de alimentos sob o solo, uma vez que foram encontradas evidências indiretas do uso pedras para cavar dentro da área de uso do grupo do Alto da Caatinga (Figura 10). O desenho experimental compreendeu a confecção de 2 buracos de 15x20cm (profundidade x diâmetro) distantes 1m entre si, em cada área de aprovisionamento, identificados por estacas coloridas a 10cm da borda dos buracos. O experimento foi realizado em 3 fases sequenciais: 1) fase de habituação, em que amendoins eram armazenados no fundo dos buracos, sem qualquer cobertura, e que durava até que a metade dos indivíduos do grupo acessassem os recursos por 3 vezes; Fase de Teste I)os buracos eram abastecidos de amendoins e parcialmente cobertos por terra que deveria ser removida manualmente por metade dos indivíduos do grupo por 3 vezes e; Fase de Teste II) os buracos eram reabastecidos de amendoins e completamente cobertos por terra compacta (Figura 13). Esta última fase era concluída após a escavação dos buracos por metade dos indivíduos do grupo.

Figura 13. Experimento do uso de pedras para cavar. (A) Fase 1 – buraco com armazenamento de amendoins e sem cobertura de terra, (B) Fase 2 – buraco com armazenamento de amendoins e parcialmente coberto por terra, (C) Área do experimento – espaço de 1m entre os buracos e armadilha fotográfica instalada a 3m de distância.

O registro da interação dos grupos com os buracos de amendoins era feito através das armadilhas fotográficas, instaladas a 3m de distância dos buracos e cerca de 30cm acima do solo. A coleta dos dados compreendia a identificação de sexo e idade do indivíduo, o tempo de permanência e interação, o meio de escavação (com ou sem a utilização de ferramentas), o consumo de alimento e a ocorrência de "*scrounging*". Os comportamentos foram quantificados seguindo as definições operacionais apresentadas na Tabela 3.

Tabela 3. Definições operacionais dos eventos comportamentais de uso de pedras para cavar realizados pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi.

Evento	**Definição Operacional**
Visitar (VI)	Ação que se inicia quando o macaco alcança a área de 30cm ao redor dos buracos cavados e permanece por, no mínimo 10s. A ação termina quando o mesmo indivíduo se afasta do local por mais de 10s.
Tocar com as Mãos (TM)	Bater, encostar, apoiar ou esfregar na superfície coberta dos buracos sem que ocorra a escavação manual.
Transportar Pedra (TP)	Carregar ferramenta lítica disponível no ambiente até a área de 30cm ao redor dos buracos do experimento.
Cavar com as Mãos (CM)	Comportamento de escavação usando somente as mãos. Intervalo mensurado entre o início e fim da remoção só substrato sobre o buraco.
Cavar com Pedras (CM)	Comportamento de escavação usando somente ferramentas líticas presentes no local. Intervalo mensurado entre o início e fim da remoção do substrato sobre o buraco.

Os registros visuais das intervenções experimentais foram transcritos e analisados através do programa *Behavioral Observation Research Interactive Software* BORIS 7.9.19.

2.6. Análise dos Dados

Os dados climáticos coletados foram comparados com a disponibilidade mensal e sazonal de recursos alimentares vegetais e animais através do teste U de Mann-Whitney (para 2 variáveis) e as provas de Kruskal-Wallis (para n variáveis), sendo significativo o valor de p=0,05. Para a comparação de médias usamos ANOVA.

Os dados referentes às dimensões das ferramentas foram utilizados para refinar a descrição dos tipos de ferramentas utilizados pela população do PNSCo e para comparação com as ferramentas das outras populações PNSC e FBV), através do Teste *t*.

As frequências de abertura e reutilização dos sítios de quebra foram comparadas com a disponibilidade de recursos alimentares (dados de coletas de recursos animais e vegetais) entre os períodos de seca e chuva por ANOVA e com os dados climáticos pelo Teste *t,* para determinar a correlação entre as variáveis ambientais e a ocorrência do comportamento de uso de ferramentas líticas.

Para comparar as dimensões (peso, comprimento, largura e espessura) e o tipo de material dos martelos e bigornas (arenito, limonita, madeira ou exsudato vegetal) usados para processar os frutos encapsulados, usamos o modelo linear generalizado (GLM) para testar o efeito dos tipos de recurso alimentar e da composição do martelo sobre as dimensões das ferramentas selecionadas.

A distância média entre sítios de quebra e fontes alimentares foram comparadas por teste de Kruskal-Wallis para determinar a correlação entre essas variáveis e a distância do transporte das ferramentas líticas. Os dados obtidos das dimensões das

ferramentas foram utilizados para refinar a descrição dos tipos de ferramentas utilizadas pelos grupos do PNSCo e para comparação com os dados oriundos dos grupos do PNSC e FBV.

O pequeno número amostral de interações nos dois experimentos nos levou a optar pela descrição e análise qualitativas dos comportamentos dirigidos às caixas-problema do experimento de uso de sondas, e das interações com o experimento de uso de pedras para cavar, a fim de verificar possíveis diferenças por sexo e faixa etária na frequência da manipulação de ferramentas líticas e varetas.

3. RESULTADOS

3.1. Dados climatológicos

A análise dos parâmetros climáticos indicou que a região apresenta duas estações bem definidas quanto ao regime de chuvas: uma estação seca (de maio a setembro) e uma estação chuvosa (de outubro a abril). Ao longo da coleta dos dados, de fevereiro de 2017 a janeiro de 2019, a temperatura média do período seco foi de 25,5°C (temperatura máxima de 41°C e temperatura mínima de 13°C) e a média da umidade relativa do ar foi de 51,5% (umidade relativa máxima de 62,8% e mínima de 8%). No período chuvoso, a temperatura média foi de 27,4°C (temperatura máxima de 43°C e mínima de 16°), e a média da umidade relativa do ar foi de 78,3% (umidade relativa máxima de 97,1% e mínima de 17,7%). A Tabela 4 indica os valores médios de temperatura, precipitação e umidade relativa do ar para o PNSCo, PNSC e FBV, e indicação dos respectivos biomas (Dal Vecchio et al, 2016; Oliveira, 2002, Visalberghi et al, 2016).

A precipitação acumulada para o período de fevereiro de 2017 a janeiro de 2019 foi de 1658,4mm, com média anual de 829mm. O período seco apresentou valor médio de precipitação de 42,15mm/ano (dp= ±3,97), ao passo que o período chuvoso apresentou valor médio de precipitação de 787,5mm/ano (dp= ±10,25).

Tabela 4. Dados climatológicos no Parque Nacional Serra das Confusões (PNSCo), Fazenda Boa Vista (FBV) e Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC). Fonte: (a) estação meteorológica automática Oregon Scientific 200A (período de janeiro de 2017 a janeiro de 2019), (b) Verderane, 2010, (c) Falótico & Ottoni, 2014, (d) Falótico & Ottoni, 2016), (e) Visalberghi et al, 2013).

	Temp. Média	Umidade (%)	Chuva (mm)	Bioma	Fonte
PNSCo	*26,4 °C*	*66,1*	*829*	*Cerrado/Caatinga*	*a*
FBV	*27,1 °C*	*69,5*	*1289*	*Cerrado, Cerrado/Caatinga*	*b, e*
PNSC	*28,1°C*	*63,1*	*681*	*Caatinga*	*c, d*

Os dados climatológicos do Parque Nacional da Serra da Capivara (PNSC) foram coletados das estações automatizadas do INMET em São Raimundo Nonato/PI e São João do Piauí/PI entre agosto de 2007 e agosto de 2008 (médias extraídas de Falótico e Ottoni, 2014). Os valores de referência para a Fazenda Boa Vista (FBV) foram coletados da estação automatizada do INMET em Gilbués/PI, entre junho de 2007 e maio de 2008 (médias extraídas de Verderane, 2010).

3.2. Distribuição de recursos

O registro dos períodos de floração e frutificação das fontes de recursos encapsulados (N=100 pontos/espécie vegetal) permitiu determinar o intervalo de produtividade para cada um dos recursos identificados nos sítios de quebra (Tabela 5). Localizadas no fundo de vales úmidos e proximidades de antigas ocupações humanas, as árvores da mirindiba (*Buchenavia grandis*) apresentaram formação de flores no início de abril, com frutificação e queda dos frutos entre maio e junho. Os jatobás (*Hymenaea martiana*), mais amplamente distribuídos entre vales e encostas de chapadas tiveram a floração iniciada no período chuvoso, mais especificamente em janeiro, com queda dos frutos concentrada de junho a dezembro. Nas chapadas e borda de serra, a maniçoba (*Manihot carthaginensis*) apresentou estreita relação com a sazonalidade local, com floração no mês de dezembro e frutificação no início da estação seca (maio), o que disponibiliza as sementes do fruto pelo período seco e primeiros meses do período chuvoso. As palmeiras (*Attalea maripa*) concentram-se em apenas dois pontos dentro da área de estudo (N=47). Com floração pouco vistosa, a frutificação e queda dos frutos ocorreu no período chuvoso, entre os meses de fevereiro e abril, o que influenciou o período de processamento de frutos nos sítios de quebra.

Tabela 5. Recursos vegetais consumidos pelos grupos de macacos-prego do PNSCo e variação dos períodos de frutificação e disponibilidade. (*) Frutos encapsulados encontrados em sítios de quebra.

	Período de Frutificação		**Recurso Consumível**			
Nome Científico	Chuvoso	Seco	Flor	Fruto	Caule	Raiz
Mangifera indica		x		x		
Anacardium occidentale		x		x		
Manihot carthaginensis *		x		x	x	
Hymenaea martiana *	x	x		x		
Ximenia americana	x			x		
Psidium guajava		x		x		
Buchenavia grandis *		x		x		
Ziziphus joazeiro	x	x			x	
*Attalea maripa**	x			x		
Copaifera largdosffii	x	x		x		
Erythroxylum laetevirens		x		x		
Spondias tuberosa	x			x		
Brosimium gaudichaudii	x			x		
Bauhinia forficata		x		x		
Cereus jamaracu	x		x	x		
Dioclea edulis	x	x		x		
Thiloa glaucocarpa		x				x

A busca pelos grupos de macacos-prego dentro da área de uso nos permitiu identificar a distribuição dos recursos alimentares encapsulados consumidos pelos grupos locais: maniçoba (*Manihot carthaginensis*), jatobá (*Hymenaea martiana*), cocos (*Attalea maripa*) e mirindiba (*Buchenavia grandis*), além de verificar a variação sazonal da disponibilidade dos frutos e outros recursos vegetais confirmadamente consumidos. Entre eles, 1) os **frutos carnosos**: caju (*Anacardium occidentale),* manga *(Mangifera indica),* ameixa-do-mato *(Ximenia americana),* goiaba *(Psidium guajava),* joá *(Ziziphus joazeiro),* fruto do cipó *(Dioclea edulis)* inharé *(Brosimium gaudichaudii),* catuaba *(Erythroxylum catuaba),* umbu *(Spondias tuberosa)* e o fruto do mandacaru *(Cereus*

jamacaru); 2) as **sementes**: copaíba *(Copaifera langdosffii),* miroró *(Bauhinia corifolia)* e 3) **raízes**: farinha-seca *(Thiloe glaucocarpa),* batata do umbu *(Spondias tuberosa)* e raiz-de-louro *(Ocotea sp.)*.

3.3. Observações indiretas

Através do deslocamento por trilhas a leste do limite do Parque Nacional da Serra das Confusões (PNSCo), a cerca de 5km da localização da sede e museu (9°13.6'S; 43°27.8'S), foram identificadas evidências da ocorrência de grupos de macacos-prego (Figura 14) e o vasto registro de sítios de quebra de frutos encapsulados. A identificação desses pontos conspícuos permitiu identificar os recursos vegetais processados por ferramentas líticas, caracterizar os aspectos físicos desses percutores, a correlação entre ferramenta e o fruto encapsulado processado, além de investigar o padrão sazonal do uso dos sítios de quebra.

Figura 14. Observação indireta da ocorrência de macacos-prego *(Sapajus libidinosus*) na área de estudo. (A) rastros de um grupo no leito de um rio pluvial na Trilha da Gruta do Boi; (B) Sítio de quebra de mirindiba na Trilha do Cemitério.

3.3.1. Registro de sítios de quebra

Foram registrados 616 sítios de quebra e 799 martelos por observação indireta do uso de ferramentas. O aumento da ocorrência dos sítios de quebra dentro da área de pesquisa no início do período seco foi verificado nos dois anos de coletas de dados, em junho de 2017 e junho de 2018. O registro dos sítios de quebra durante todo o período de campo corroborou a hipótese da relação entre a variação sazonal na precipitação e o uso de pedras para quebrar, com o aumento da ocorrência de sítios de quebra no início do período seco (Figura 15), reforçada pelo início do período de frutificação de alguns frutos encapsulados explorados pelos grupos locais nas áreas estudadas, como a mirindiba (*Buchenavia grandis*) em meados de maio e o jatobá (*Hymenaea martiana*) a partir da segunda quinzena de junho.

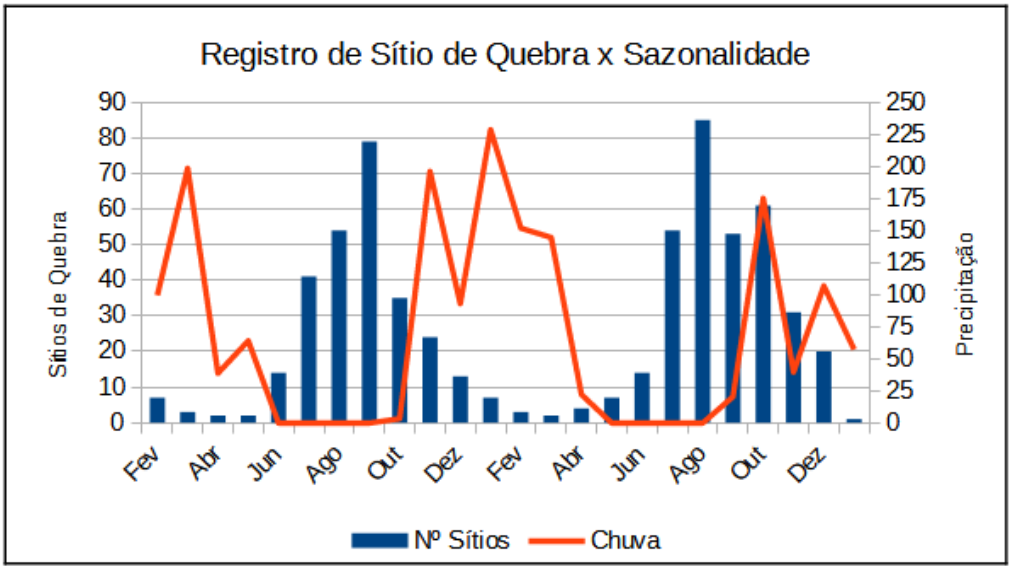

Figura 15. Relação entre os valores mensais de precipitação e registro de sítios de quebra no PNSCo entre os anos de 2017 e 2018.

Foram identificados dois tipos de rochas sedimentares na região, resultantes da deposição de areia, quartzo e processos naturais de cimentação, variando em dureza e coloração. Bigornas e martelos foram identificados como arenito (termo geral) no maior

número de elementos coletados (Tabela 6), sendo somente as rochas mais friáveis nomeadas como arenito (82,7%). As ferramentas mais resistentes, como limonita[1] (12,6%), apresentaram traços de óxido de ferro em sua composição (Ribeiro, 1999), resultando em ferramentas menos porosas que o arenito, de coloração alaranjada com pequenas incrustações brilhantes.

Fragmentos secos de troncos (0,6%) e resina (exsudatos) da vegetação arbustiva (0,1%) foram raramente identificados como martelos em sítios de quebra. No entanto, troncos serviram de bigornas para o processamento de sementes de maniçoba (*Manihot carthaginensis*) em 4,7% (N=28) dos eventos totais registrados (Figura 16).

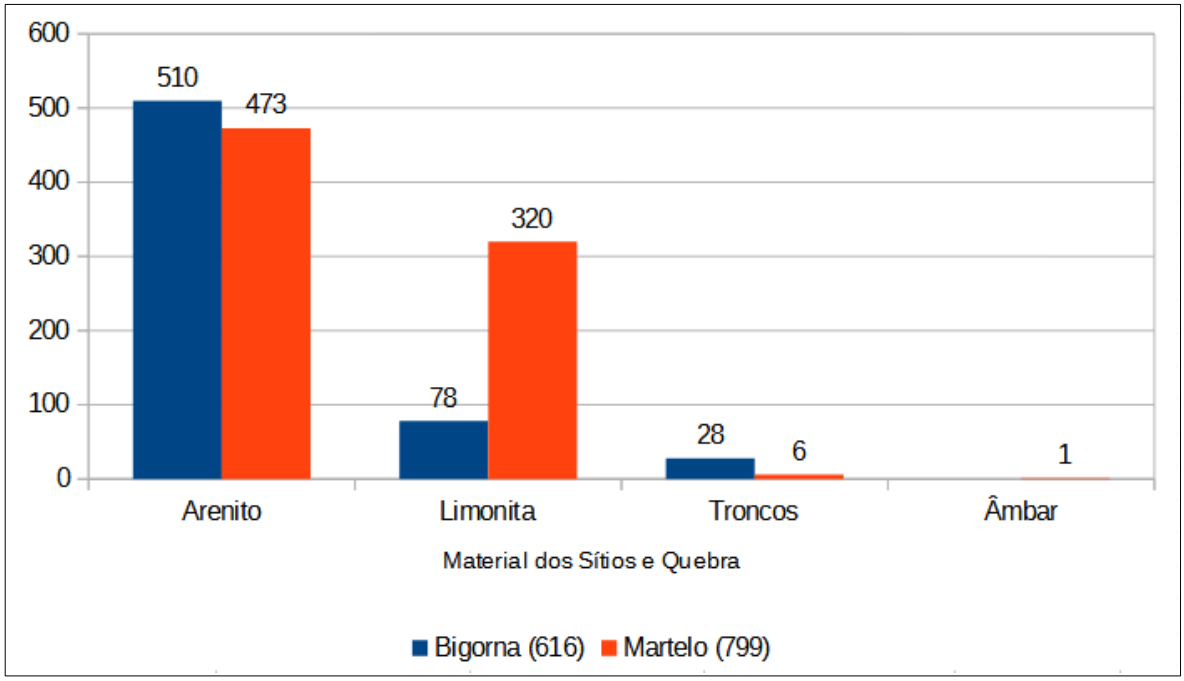

Figura 16. Valores absolutos da composição de martelos e bigornas identificados no PNSCo.

A Tabela 6 mostra as médias de peso e dimensões dos martelos, e comprimento e largura das bigornas amostrados. Verificamos que as superfícies planas de desgaste difuso e maiores fraturas concêntricas, em que os frutos encapsulados são apoiados

[1] Limonita é um tipo de rocha sedimentar resultante de depósito ferruginoso ou substituição química em solos, composto predominantemente por magnetita, óxidos ou hidróxidos de ferro e quartzo, decorrentes de zona de intemperismo intenso, faixa que abrange no território brasileiro o PNSCo. Essa descrição segue adotada em nosso trabalho em virtude da utilização em pesquisa anterior (Falótico et al, 2018).

antes do impacto do martelo, são maiores (485,08mm x 287,17mm) que os martelos (90,68mm x 61,68mm). As medidas de peso e espessura das bigornas não foram aferidas em razão da fixação desse material no substrato.

Tabela 6. Dimensões médias e desvio padrão (±) de martelos e bigornas identificadas no PNSCo.

	Peso (g)	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)
Bigorna (n=616)	-	485,08 (dp ±376,66)	287,17 (dp ±234,07)	-
Martelo (n=799)	267,98 (dp ±214,53)	90,68 (dp ±29,29)	61,68 (dp ±19,77)	35,60 (dp ± 12,51)

3.3.2. Processamento de frutos

Entre os 616 sítios de quebra identificados e registrados, 272 (44,1%) apresentavam restos de mirindiba (*Buchenavia grandis*), cujas árvores distavam em média 7,38m dos sítios de quebra, onde eram processados, em média, 32 frutos desta espécie por sítio. Fragmentos de cascas de jatobá (*Hymenaea martiana)* foram encontrados em 219 (35,5%) sítios de quebra, que distavam cerca de 6,71m das árvores produtoras. Nesses sítios foram processados entre 2 e 3 frutos de jatobá, de acordo com o cálculo do peso médio do fruto (média= 29,61g; dp= ±16,25)[2]. As sementes de maniçoba (*Manihot carthaginensis*) foram encontradas em 109 (17,8%) sítios de quebra, com distância média de 5,24m entre os locais de processamento e as fontes do recurso, ao passo que as sementes de coco (*Attalea maripa*) foram registradas em 16 (2,5%) pontos, contando com a maior distância média entre a fonte do recurso e os sítios de quebra (11,11m) e média de 18 frutos processados por sítio (Tabela 7). A distância mínima média entre a fonte do recurso processado e o sítio de quebra foi de 8,75m, havendo variação na distância de acordo com o tipo de fruto encapsulado (Kruskal-Wallis, k-w=9,13; df=3; p=0,032).

[2] A descrição estatística da dimensão dos frutos encapsulados encontrados no PNSCo está disponível no APÊNDICE I

Tabela 7. Número de sítios de quebra por fruto encapsulado, distância média da fonte (árvore) mais próxima do sítio e quantidade de frutos processados (média ± dp).

	Peso médio/fruto (g)	N° de Sítios	Distância do Sítio (m)	Restos/Sítio (g)
Hymenaea martiana	29,61 (dp ±16,26)	219 (35,5%)	6,71 (dp ±4,33)	80,13 (dp ±82,10)
Manihot carthaginensis	1,26 (dp ±0,15)	109 (17.8%)	5,24 (dp ±4,44)	6,58 (dp ±11,36)
Attalea maripa	4,40 (dp ±0,57)	16 (2,5%)	11,11 (dp ± 5,79)	82,23 (dp ±111,93)
Buchenavia grandis	1,78 (dp ±0,53)	272 (44,1%)	7,38 (dp ±6,30)	58,26 (dp ±179,84)

3.3.3. Descrição das ferramentas líticas

O uso de ferramentas, comportamento manipulativo que representa uma pequena parte do orçamento diário dos grupos de macacos-prego da caatinga (Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2016; Visalberghi et l, 2013), foi identificado através da observação indireta e registros de armadilha fotográfica nos 3 grupos estudados na área do PNSCo. O uso de ferramentas líticas foi identificado em dois contextos: **1) Ferramentas de pedra para quebrar, esmagar ou acessar o alimento ("martelos")** – usadas para quebrar sementes, esmagar frutos duros ou pequenos animais sobre superfícies planas (bigornas); **2) Ferramentas de pedra para cavar ("enxadas")** – usadas para bater no solo e remover a terra solta, com as mãos ou com a pedra, para acessar raízes, tubérculos e aranhas.

3.3.3.1. Martelos

Os martelos coletados sobre ou ao redor das bigornas identificadas no PNSCo apresentaram peso médio próximo àquele do obtido no PNSC (221g; Falótico & Ottoni 2016), e menor que o valor médio dos martelos identificados na FBV (1168g; Visalberghi et al. 2007). Essa diferença pode ser atribuída à variedade e dureza dos recursos

explorados por essas populações, cabendo à população FBV o uso de martelos mais pesados para a ruptura de frutos encapsulados de maior resistência. O peso médio dos martelos (N=799) identificados nos sítios de quebra do PNSCo foi de 267,98g, conforme indicado na Tabela 6, havendo, no entanto, variação do valor médio dos percutores em função do fruto encapsulado processado (Figura 17).

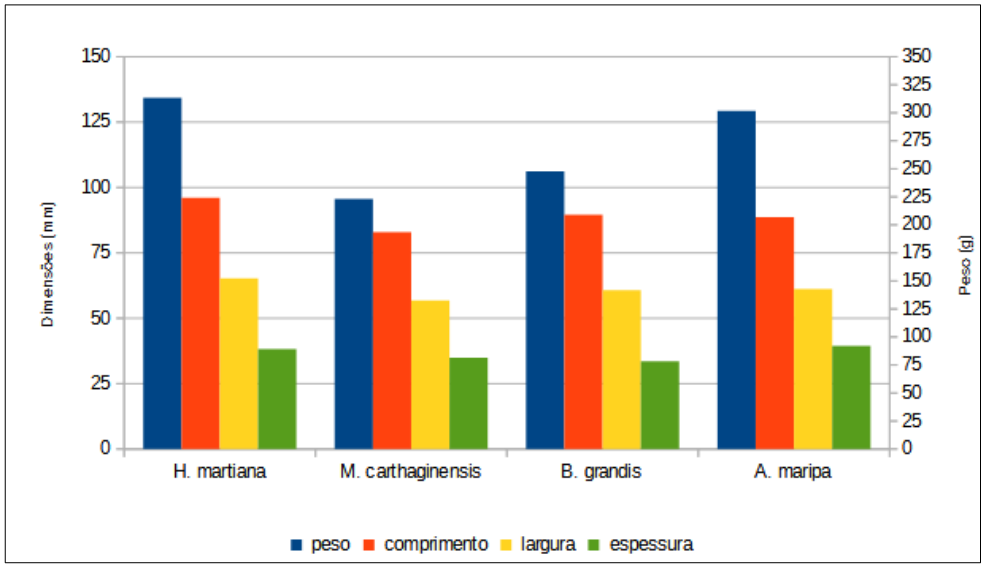

Figura 17. Dimensões médias e desvio padrão de pesos e medidas por fruto encapsulado processado no PNSCo.

Foram calculadas as dimensões médias dos martelos usados para o processamento de cada um dos frutos encapsulados identificados na área de coleta (Tabela 8). Os martelos utilizados para o processamento de sementes de maniçoba (*Manihot carthaginensis*) eram os mais leves e menores entre aqueles utilizados para o processamento dos frutos encapsulados identificados (peso médio= 223,08g [dp= ±203,34]; dimensões médias= 82,95 x 56,87 x 34,91mm). Para a ruptura dos frutos de jatobá (*Hymenaea martiana*), eram utilizados os martelos mais pesados e maiores (peso médio= 313,32g [dp= ±241,54]; dimensões médias= 96,15 x 65,26 x 38,20mm) (Figura 18). Utilizando testes de comparações múltiplas (correção de Bonferroni), foi

verificada a variação de peso entre os martelos, havendo diferença significativa entre os pesos dos martelos para processamento do jatobá e maniçoba (p=0,000) e jatobá e mirindiba (p=0,001). Não houve variação significativa na comparação pareada entre o peso dos martelos usados para a quebra de jatobá e coco (p=1,000), maniçoba e mirindiba (p=1,000), mirindiba e coco (p=1,000) e maniçoba e coco (p=0,722).

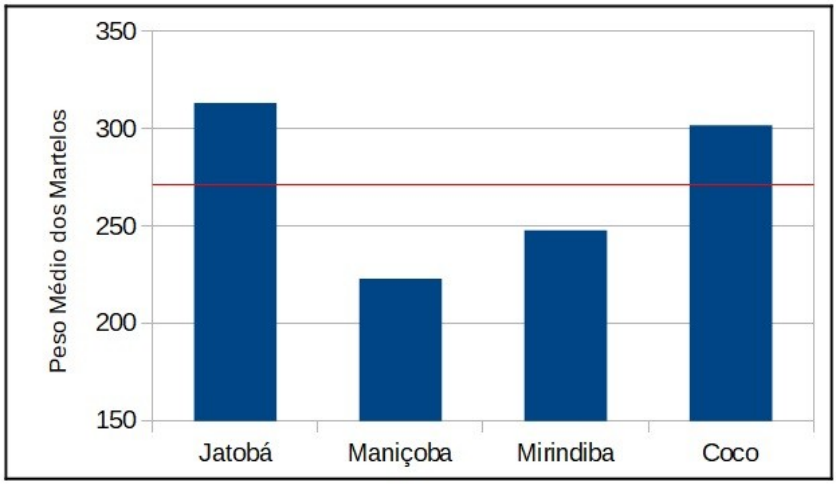

Figura 18. Peso médio dos martelos por fruto processado. Linha vermelha indica o peso médio dos martelos (N=799) amostrados no PNSCo.

Tabela 8. Dimensão média e desvio padrão (±) de martelos por recurso explorado no PNSCo. "N" indica o número de sítios de quebra identificados com determinado recurso alimentar.

Recurso Alimentar	N	Peso (g)	Comp. (mm)	Larg. (mm)	Esp. (mm)
H. martiana	219	313,32 (dp ±241,54)	96,15 (dp ±30,77)	65,26 (dp ±19,38)	38,2 (dp ±13,41)
M. carthaginensis	109	223,08 (dp ±203,34)	82,95 (dp ±29,22)	56,87 (dp ±20,33)	34,91 (dp ±12,14)
A. maripa	19	301,81 (dp ±269,92)	88,7 (dp ±38,81)	61,19 (dp ±27,38)	39,46 (dp ±15,34)
B. grandis	272	247,86 (dp ±184,58)	89,56 (dp ±26,66)	60,8 (dp ±18,92)	33,58 (dp ±11,34)

3.3.3.2. Enxadas

Durante o início do período chuvoso de 2018 (julho), foram encontrados buracos escavados nas imediações da Trilha do Alto da Caatinga. No percurso dos transectos dentro da área de uso foram observados buracos (aproximadamente 10/15cm de diâmetro) com areia revolvida ao seu redor, presença ocasional de rochas de arenito e limonita, raízes partidas ou restos de tocas de artrópodes. No mesmo período, foram identificados orifícios de tocas de aranhas buraqueiras nos trechos de chapada, com a presença de espécimes de coloração rósea e outros de coloração preta (Figura 19) – o que reforçava a ideia de exploração local de recursos pelos macacos-prego do grupo AC – não havendo identificação das espécies. Outro aspecto relevante na observação do possível contexto de escavação foi se tratar de uma área comum de exploração de sementes de maniçoba através do uso de percutores, ou seja, ser área conhecida pelo grupo, e ocorrer ali farinha-seca *(Ocotea sp.)* e arbustos de onde é extraída a raiz de louro *(Thiloa glaucocarpa)*. Assim, a detecção desses elementos ao redor dos buracos situados dentro de área de uso do grupo AC foi definida como critério para classificar essas evidências como locais de escavação de macacos-prego (v. 2.2.3.).

Figura 19. Aranhas encontradas em área de chapada no PNSCo, nos primeiros dias do período chuvoso de 2018. (A) espécime róseo com dorso do abdômen negro, (B) espécime negro com dorso do abdômen amarelo.

Foram coletadas as medidas das ferramentas líticas (N=18) encontradas junto aos buracos, o recurso explorado e a profundidade da área escavada. A partir da análise das pedras identificadas ao redor dos buracos cavados, obteve-se o valor médio de 77,38g (dp ±48,43). Essas ferramentas foram utilizadas aparentemente em dois contextos, extrusão de aranhas e consumo de raiz de louro, não havendo variação significativa na profundidade dos buracos cavados em função do recurso explorado (Teste t, t=-0,675; df=27,081; p=0,505). A profundidade dos buracos cavados manualmente (N=28) para a exploração de aranhas buraqueiras e raízes de louro, também foi registrada. Nesses buracos não foram registradas ferramentas líticas no raio de 30cm a partir do buraco, porém, foram encontradas pegadas de macacos-prego na areia do entorno dos buracos (Figura 20), sendo considerada evidência de escavação manual a presença de pegadas num raio de 30cm a partir do buraco.

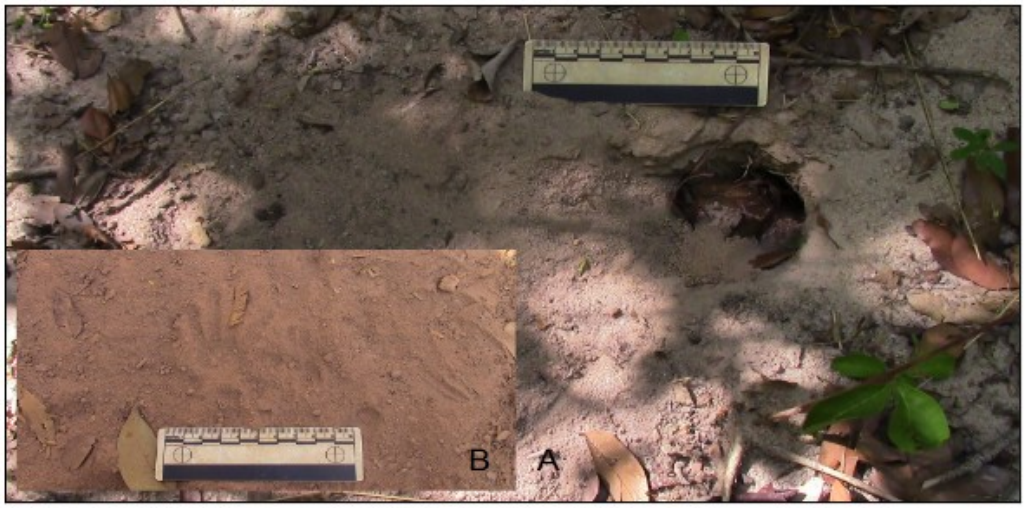

Figura 20. Evidência da exploração de aranhas buraqueiras. (A) buraco cavado sem auxílio de pedras. (B) marca de pegada de macaco-prego na proximidade do buraco.

A Tabela 9 apresenta a dimensão média das ferramentas líticas associadas ao contexto de escavação dos buracos, sua composição geológica e o recurso explorado. O teste de amostras independentes indicou diferenças estatisticamente significativas ao

nível de 5% entre a profundidade dos buracos cavados com ferramentas de arenito e limonita (Teste t, t=2,342; df=12,386; p=0,037). Não houve diferença significativa na profundidade dos buracos cavados manualmente (10,67cm) ou com o auxílio de pedras de cavar (8,72cm dp= ±3,01).

Tabela 9. Comparação das dimensões médias de rochas compostas por arenito e limonita, utilizadas para exploração de recursos sob o solo pelo grupo do Alto da Caatinga e buracos cavados com ou sem ferramentas líticas (*escavação manual) (média, ±dp). Recursos: (a) aranhas, (l) raiz de louro.

Tipo de Rocha	Nº de Registros	Peso	Comp. (mm)	Larg. (mm)	Esp. (mm)	Prof. Buraco (cm)	Recursos
Arenito	10	97,33 (dp ±55,21)	74,99 (dp ±28,69)	50,60 (dp ±16,93)	35,85 (dp ±7,99)	10,25 (dp ±3,01)	a (6), l (4)
Limonita	8	52,45 (dp ±22,31)	61,63 (dp ±28,23)	36,31 (dp ±6,49)	27,12 (dp ±8,94)	7,25 (dp ±1,83)	a (2), l (6)
Nenhum(*)	28	-	-	-	-	10,67 (dp ±1,83)	A (19), l (9)

3.3.4. Transporte de martelos

O transporte de ferramentas foi verificado a partir do censo de reutilização dos sítios de quebra adotado durante todo o período de coleta de dados (v. 2.2.3). A Tabela 10 mostra a frequência de episódios em que foi registrado o transporte por distâncias superiores a 50cm. Foram registrados 56 eventos de transporte de martelos, sendo obtidos os valores de distância de transporte e peso das ferramentas de arenito e limonita (N=22) transportados entre sítios de quebra previamente identificados ou entre um sítio de quebra previamente conhecido (origem do martelo) e um novo sítio de quebra (destino do martelo).

Tabela 10. Transporte de ferramentas para quebra de frutos encapsulados por composição geológica. As distâncias foram estimadas através da mudança de posição dos martelos durante as análises de reutilização dos sítios de quebra.

Tipo de Rocha	N° de Episódios	Peso (g)	Distância Média	Dist. Máxima
Arenito	34	328,7 (dp ±218,79)	4,15 (dp ±2,84)	10,33
Limonita	22	313,49 (dp ±172,89)	10,22 (dp ±4,77)	21,03

Não houve variação significativa entre o peso dos percutores de arenito e limonita, no entanto, foi verificada uma diferença significativa (Teste t, t=-5,38; df= 30,73; p= 0,000) para a distância média de transporte das ferramentas compostas por limonita (média=10,22m; dp= ±4,77), que representou o dobro da distância de transporte dos martelos de arenito (média=4,15m; dp= ±2,84). Mesmo havendo pequena diferença no peso dos dois tipos de martelos, a composição geológica da ferramenta da limonita confere ao material maior resistência aos impactos do processamento dos frutos encapsulados. Normalmente os macacos asseguram o recurso alimentar e depois pegam a ferramenta – caso em que transportam um percutor até a bigorna se não há uma ferramenta no sítio de quebra (Falótico, 2006), o que poderia justificar o transporte de ferramentas de maior qualidade por maiores distâncias. Outro aspecto observado é que o peso médio dos martelos transportados – 322,72g – (N=56) é superior ao peso médio do total de martelos aferidos durante a pesquisa (N=799), equivalente a 267,98g, numa outra possível evidência da seleção das ferramentas percutoras.

3.3.5. Reutilização de sítios de quebra

Foram registrados 1036 casos de reutilização de sítios de quebra (v. 2.2.3.) entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019, concentrados entre o período seco e primeiros meses do período chuvoso, em razão da ocorrência dos frutos de jatobá e mirindiba nas

áreas de uso, não havendo variação significativa no registro de reutilização entre as estações seca e chuvosa (Tabela 11).

Tabela 11. Tipo de evidência da reutilização de sítios de quebra nos períodos seco e chuvoso. (adaptado de Visalberghi et al, 2013): (3) – presença de martelo(s) e restos de fruto(s); (2) – presença de martelo(s), e (1) – presença de restos de fruto(s).

	N	Recurso	(3)	(2)	(1)
Período Chuvoso	500	jatobá (n=306), mirindiba (N=101), maniçoba (N= 83)	425	27	48
Período Seco	536	mirindiba (N=276), maniçoba (N=193), jatobá (N=53), cocos (N=14)	460	36	40

O jatobá foi o fruto mais processado nos meses chuvosos, sendo encontrado em 51,02% dos eventos de reutilização registrados, seguido de maniçoba (32,17%) e mirindiba (16,83%), para o total de 500 reutilizações registradas no período. Ao longo do período seco foram registrados 536 eventos de reutilização de sítios de quebra, na seguinte proporção de frutos processados: mirindiba (51,49%), maniçoba (36,01%) e jatobá (9,89%) (Figura 21).

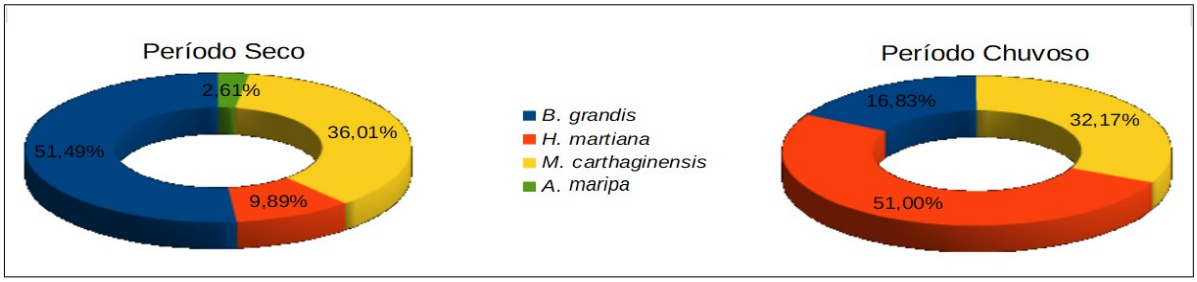

Figura 21. Variação sazonal da porcentagem dos frutos encapsulados processados nos sítios de quebra reusados entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019.

A reutilização dos sítios foi classificada de acordo com uma escala de 1 a 3 (Tabela 11), adaptada de Visalberghi et al., (2013). No entanto, para a demonstração da robustez da evidência de reutilização, o registro foi agrupado em duas categorias. Como casos de "forte" evidência de reutilização foram agrupados os registros da ocorrência de restos de

frutos sobre as bigornas e mudança na posição dos martelos (3) e os registros de restos de frutos sobre as bigornas (1). Os registros de mudança de posição dos martelos sobre as bigornas (2), corresponderam as evidências "fracas" de reutilização dos sítios de quebra (Figura 22).

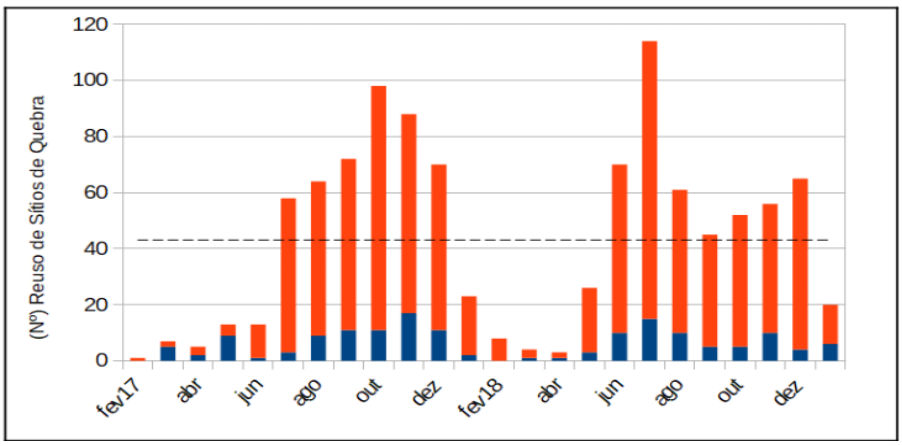

Figura 22. Flutuação da frequência de reutilização dos sítios de quebra entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019, com forte evidência (laranja) e fraca evidência (azul) de reutilização.

Os sítios de quebra foram utilizados durante todos os meses da pesquisa, com uma média anual de 43 registros de reutilização dentro das áreas estudadas (mín=1, máx=114). A distribuição da reutilização dos sítios de quebra ao longo do período de estudo demonstra uma variação sazonal atrelada a ocorrência dos frutos encapsulados identificados na região, em especial, pela quebra das sementes de mirindiba no período seco (a partir de julho) e quebra dos frutos de jatobá no início do período chuvoso (outubro e novembro). A análise da reutilização dos 616 sítios de quebra identificados no PNSCo, mostra que 62,66% (N=386) dos sítios de quebra não foram reutilizados. Dos 230 sítios de quebra onde foram encontradas evidência de reutilização (37,24% do total), 14,67% (N=152) corresponderam a locais com evidências fracas de reutilização, enquanto sítios com evidências fortes de reutilização corresponderam a 85,52%

(N=884) do total (Figura 23). A porcentagem média mensal de reutilização dos sítios de quebra durante os 24 meses de coleta de dados foi de 27,21%.

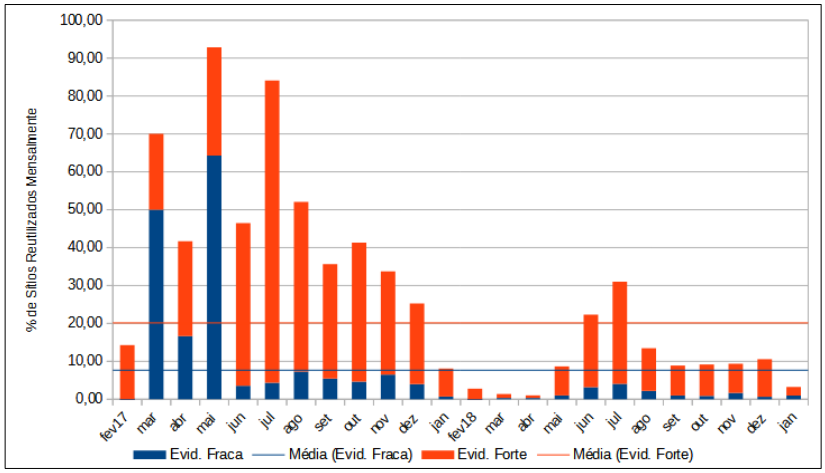

Figura 23. Porcentagem mensal de reutilização dos sítios de quebra com entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2019, com forte evidência (laranja) e fraca evidência (azul) de reutilização.

3.4. Disponibilidade de rochas na superfície

A coleta das rochas soltas disponíveis na superfície dos pontos: Gruta do Boi (TG), Alto da Chapada (AC), Trilha do Cemitério (TC) e Olho D'água (OA) produziu uma amostra de 344 elementos (v. 2.2.3.) com peso médio de 156,16g (dp= ±177,52). O teste de amostras independentes encontrou valor significativamente menor que o peso médio dos martelos registrados nos sítios de quebra durante o período de coleta (Teste t, t=8,49; df=1,140; p=0,001). Entre os pontos de coleta amostrados, o trecho da Gruta do Boi apresentou amostras com maior valor médio de rochas com potencial percussivo, disponíveis na superfície (N=144/m2). A análise da composição geológica dessas rochas indicou que o arenito representa 64,53% (N=222) do material de superfície com tamanho mínimo superior a 2cm. Limonita correspondeu a 29,06% (N=100) do material amostrado, ao passo que o quartzito (N=22) foi encontrado exclusivamente nas amostras da Trilha Cores da Caatinga, correspondendo a 6,39% do total.

O exame da disponibilidade das rochas de superfície, martelos registrados nos sítios de quebra e martelos transportados entre os sítios de quebra indica semelhança da porcentagem de martelos de arenito e limonita encontrados nos sítios de quebra e transportados entre sítios (Tabela 12). Os martelos de limonita representam cerca de 40% das ferramentas utilizadas para a quebra de recursos encapsulados e dos martelos transportados, enquanto representam 29,06% das rochas disponíveis sobre o solo das áreas de uso.

Tabela 12. Porcentagem das rochas disponíveis na superfície, martelos registrados nos sítios de quebra e martelos transportados entre sítios de quebra nas áreas de uso no PNSCo

	Arenito	Limonita	Quartzito	TOTAL
Rochas de Superfície	64,53% (N=222)	29,06% (N=100)	6,39% (N=22)	344
Martelos nos Sítios	59,2% (N=473)	40,1% (N=320)	-	793
Martelos Transportados	60,71% (N=34)	39,28% (N=22)	-	56

3.5. Disponibilidade alimentar

Com a amostragem dos recursos animais (invertebrados e répteis) e matéria vegetal (flores, frutos e sementes) temos uma medida indireta da disponibilidade alimentar mensal na área de estudo. A Figura 24 mostra a variação quantidade de recursos animais capturados mensalmente (g/m^2), enquanto a Figura 25 mostra a quantidade coletada de flores, frutos e sementes para o mesmo período. As diferenças da disponibilidade de artrópodes entre as estações seca e chuvosa foi significativa (Teste t, t=2,539; df= 9,878; p=0,036). Notamos a diminuição da disponibilidade de recursos animais entre os meses de maio e agosto de 2018, seguido de um aumento a partir de setembro do mesmo ano, com a ocorrência de aranhas e pequenos lagartos na chapada e

maior presença de miriápodes nos vales e boqueirões. Não houve, no entanto, diferença significativa na disponibilidade de recursos vegetais entre as estações seca e chuvosa (Teste t, t=0,280; df= 8,626; p=0,726), uma vez que frutos carnosos são mais disponíveis no período chuvoso, enquanto os frutos duros e frutos deiscentes são mais abundantes no período seco.

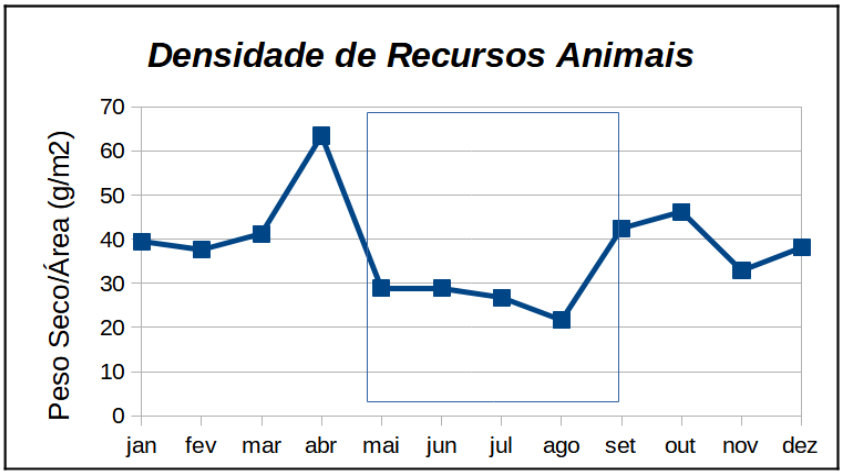

Figura 24. Valores mensais da disponibilidade de recursos animais (invertebrados e répteis) obtidos nas armadilhas de quebra. O intervalo da caixa indica o período seco.

A partir de julho de 2018 nota-se o aumento da disponibilidade de recursos vegetais que se estende pelos primeiros meses do período chuvoso, com a crescente frutificação e dispersão dos frutos de jatobá na cobertura verde dos vales e encostas e, nas chapadas, a abertura e queda da maniçoba, que disponibiliza no solo o fruto carnoso e sementes que são processadas nos sítios de quebra.

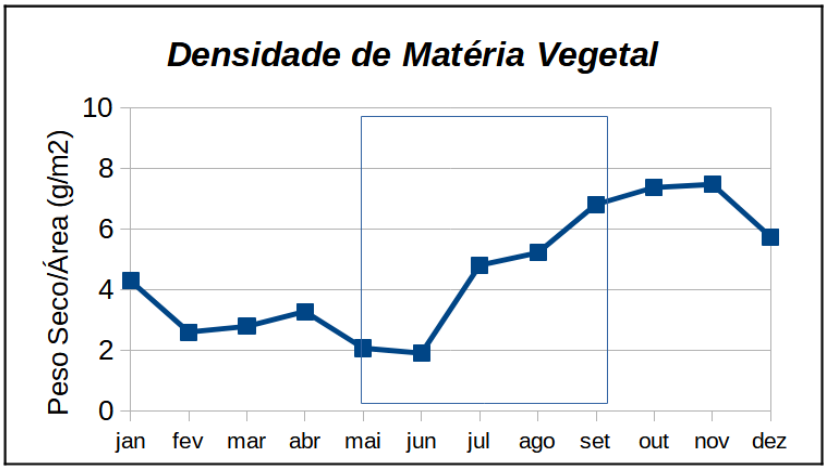

Figura 25. Valores mensais da disponibilidade de recursos vegetais (flores, frutos e sementes) obtidos nos sacos coletores. O intervalo da caixa indica o período seco.

A correlação entre a média da disponibilidade mensal dos recursos alimentares (animais e vegetais) e valores absolutos do registro de novos sítios de quebra, de janeiro a dezembro de 2018, indicam que a disponibilidade vegetal está significativamente associada (Teste *t*, t= 2,715; df= 21; p= 0,0131) ao aumento do número de novos sítios de quebra na área estudada (Figura 26). Ao comparar a frequência de uso de ferramentas (número de novos sítios de quebra) entre as estações seca e chuvosa, verificamos o aumento do uso de ferramentas nos meses da estação seca, sendo a taxa de disponibilidade vegetal aquela associada a esse efeito.

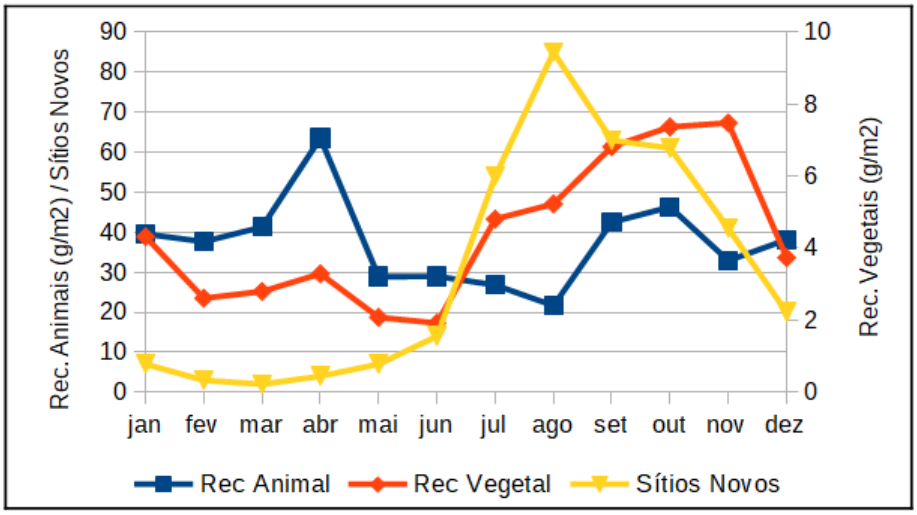

Figura 26. Valores mensais da disponibilidade de recursos vegetais (flores, frutos e sementes) obtidos nos sacos coletores, registro de novos sítios de quebra.

3.6. Observações diretas

Nessa etapa da pesquisa, após o encontro de 3 grupos de macacos-prego no PNSCo, foi estimada a área de uso de cada um dos grupos, observado o uso de ferramentas líticas para a quebra de frutos encapsulados em condições naturais e foram realizadas as intervenções experimentais a fim de verificar o uso de ferramentas líticas para a extrusão de alimentos e exploração do solo, além do uso de sondas em caixas-problema.

3.6.1. Acompanhamento dos grupos

Entre maio de 2017 e janeiro de 2019, foram realizadas 883,13h de atividades de campo voltadas ao acompanhamento dos grupos da Gruta do Boi (GB), Olho d'Água (OA) e Alto da Caatinga (AC), o que corresponde ao tempo total de contato do pesquisador com os grupos estudados (Tabela 13). O grupo GB foi acompanhado de maio de 2017 a dezembro de 2018, enquanto o grupo OA foi acompanhado entre outubro de 2017 e janeiro de 2019. O grupo AC foi identificado inicialmente em agosto de 2017, porém, até o término da pesquisa, foram avistados apenas ocasionalmente (N=14), de modo que a

observação do repertório instrumental desse grupo foi feita através do registro de armadilhas fotográficas, e sua área de uso foi calculada com base nos pontos de avistamento e registro de sítios de quebra.

Tabela 13. Tempo dedicado ao acompanhamento dos grupos de macacos-prego identificados no PNSCo.

	Contato (h)	**Período**
GB	503,22	mai/17 - dez/18
OA	378,6	out/17 - jan/19
AC	1,31	Ago/17 - ocasionalmente
TOTAL	883,13	-

A análise dos vídeos de armadilhas fotográficas coletados nos quatro pontos de aprovisionamento mantidos dentro da área de pesquisa: Gruta do Boi (GB), Olho D'água (OA), Trilha do Cemitério (TC) e Alto da Caatinga (AC) resultou no total de 38,61h de registros diretos dos grupos locais (Tabela 14), que corresponde ao tempo total de permanência dos grupos nas áreas de aprovisionamento entre julho de 2017 e outubro de 2018, ou seja, tempo em que os comportamentos de forrageamento, quebra de frutos encapsulados e interações foram registrados pelas armadilhas fotográficas. Na ocasião, de checagem dos vídeos, sítios de quebra identificados foram medidos e os valores obtidos foram tratados junto com os valores das características físicas dos sítios de quebra identificados por observação indireta.

Tabela 14. Tempo total de registro dos grupos de macacos-prego identificados no PNSCo por meio de armadilhas fotográficas.

	Contato (h)	**Período**
GB	15,08h	jul/17 - out/18
OA	22,92h	ago/17 - out/18
AC	0,6h	ago/17 - out/18
TOTAL	38,61h	-

3.6.2. Área de uso

Através do registro dos pontos de avistamento dos três principais grupos estudados no PNSCo, foram calculadas as respectivas áreas de uso, apresentadas na Tabela 15. Os valores obtidos possivelmente foram subestimados, uma vez que durante o deslocamento, os grupos passam por áreas inacessíveis ao pesquisador, o que impede o registro dos pontos de GPS. No entanto, com o emprego do método do Mínimo Polígono Convexo (MCP), os ajustes da área incluíram as chapadas que muitas vezes dividiam vales onde os grupos forrageavam, viabilizando a definição das áreas apresentadas na Figura 27. Apesar de muitas críticas, o mínimo polígono convexo é o estimador mais utilizado para calcular a área de vida (Laver, 2008), abrangendo todas as localizações de ocorrência do grupo e podendo incorporar áreas com poucos registros, o que pode, em contrapartida, somar ao valor total, áreas nunca usadas pelos grupos.

Tabela 15. Áreas de uso e deslocamento diário médio dos grupos GB e OA. Estimativa das áreas calculado pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MCP), com inclusão das áreas de chapada entre vales.

GRUPO	Área de Uso (ha) Método MPC
GB	283
OA	187
AC	225

As áreas de uso dos grupos da Gruta do Boi (GB) e Olho D'água (OA) apresentam uma sobreposição nos limites da estrada principal que liga o acesso principal do PNSCo ao povoado do Capim. Dentro dessa área de sobreposição são encontrados pés de manga (*Mangifera indica*), cajus (*Anacardium occidentale*) e goiabas (*Psidium guajava*) onde os grupos eram avistados forrageando na copa das árvores, além de 3 olhos d'água que eram visitados regularmente. Apesar disso, não houve nenhum registro da ocorrência simultânea desses grupos em quaisquer desses pontos.

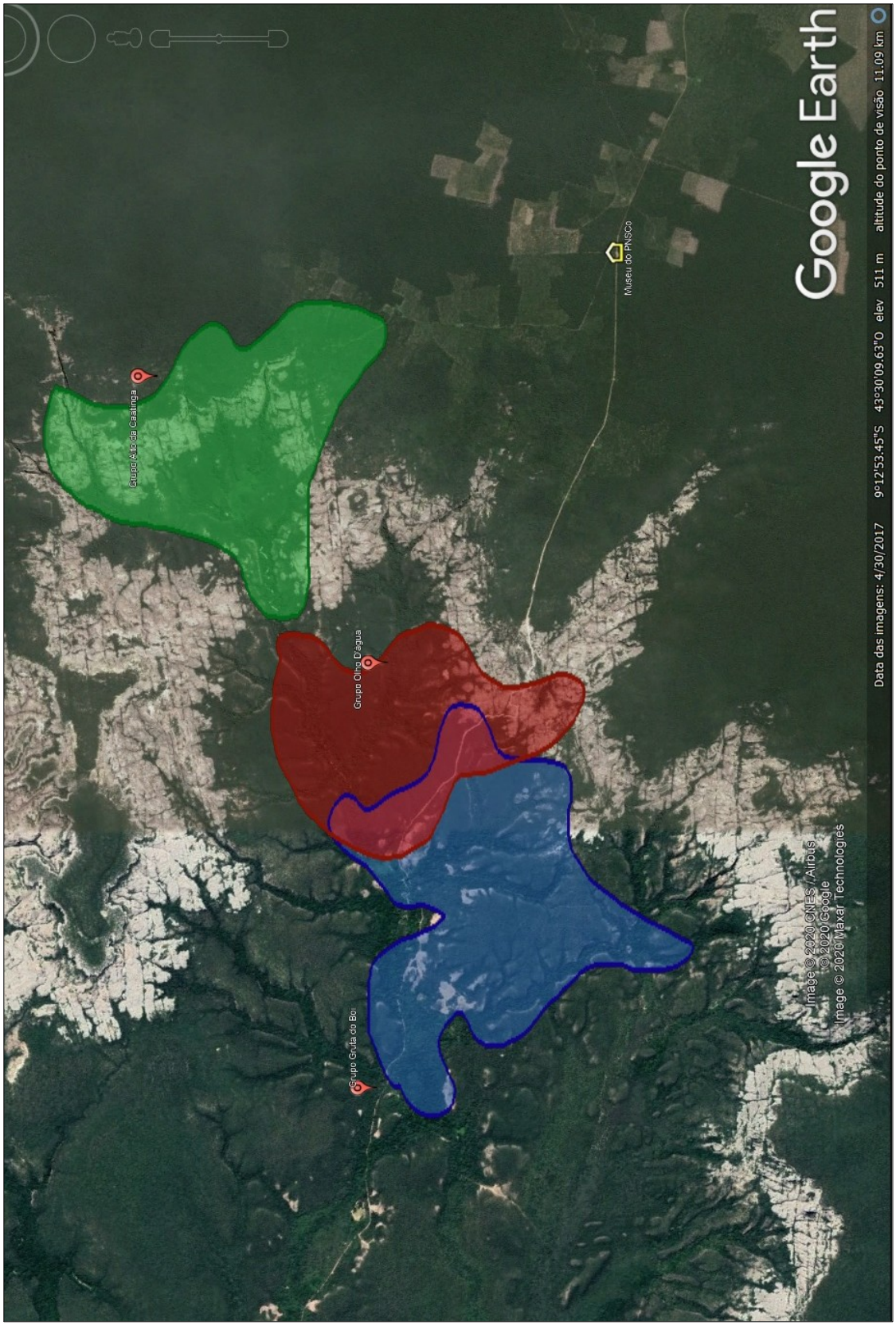

Figura 27. Área de uso dos grupos GB (em azul), OA (em vermelho) e AC (em verde), calculado pelo método do Mínimo Polígono Convexo (MCP).

3.7. Registro por armadilhas fotográficas

A análise dos registros das armadilhas fotográficas resultou, na soma dos registros dos 3 grupos do PNSCo, em 204 episódios de uso de ferramentas para quebrar frutos encapsulados, produzindo taxa geral média de uso de percutores de 3,31 episódios por hora[3] (Tabela 16). Ao lançar mão do registro de comportamentos manipulativos em áreas de aprovisionamento onde eram disponibilizados alguns recursos alimentares, que também eram esmagados pelo uso de pedras (as áreas de aprovisionamento foram instaladas em locais onde previamente foram encontrados sítios de quebra para processamento de recursos disponíveis no ambiente), o pesquisador entendeu que houve superestimação da taxa média de uso de ferramentas para os grupos locais, uma vez que alguns dos alimentos ofertados nas áreas de aprovisionamento também eram processados em sítios de quebra.

Os registros do grupo da Gruta do Boi, encontrado mais frequentemente nas áreas de aprovisionamento de ocorrência natural de mirindiba *(Buchenavia grandis)* e jatobá *(Hymenaea martiana)* – áreas de maior concentração de sítios de quebra – correspondem a 67,10% do tempo de registro das armadilhas fotográficas, onde apresentaram taxa geral de 4,05 episódios de quebra por hora. O grupo do Olho D'água frequentou mais regularmente a área de ocorrência de jatobá, correspondendo a 31,60% dos registros em armadilhas fotográficas. O grupo apresentou taxa geral de 2,90 episódios de quebra por hora. Restrito a área de chapada onde o fruto encapsulado mais abundante é a maniçoba (*Manihot carthaginensis*), o grupo do Alto da Caatinga foi registrado em três ocasiões quebrando sementes com percutores, apresentando taxa geral de uso de ferramentas de 3 episódios por hora. Os valores apresentados abaixo representam 100% dos episódios de uso de ferramentas registrados pelas armadilhas

[3] Frequência absoluta de uso de ferramentas para cada indivíduo dos grupos GB, OA e AC disponível no APÊNDICE J.

fotográficas, uma vez que o reconhecimento da identidade do indivíduo observado não foi definido como critério para o registro ou descarte do comportamento.

Tabela 16. Frequência do uso de ferramentas para quebrar frutos encapsulados por três grupos do PNSCo durante o período de registro por armadilhas fotográficas: (GB) grupo da gruta do boi; (OA) grupo do olho d'água; (AC) grupo do alto da caatinga.

GRUPOS	REGISTRO (h)	Episódios de Quebra	Episódio/h
OA	15,08h	64	2,90
GB	22,92h	137	4,05
AC	0,6h	3	3
TOTAL	38,61h	204	3,31h

Entre os dados dos sujeitos identificados por gênero, a verificação da frequência do uso de ferramentas líticas nos grupos no PNSCo mostra uma distribuição assimétrica (11 machos; 8 fêmeas – 73,05% e 26,95%, respectivamente) (Figura 28). No grupo GB, o uso de ferramentas líticas por machos representou 75,45% do total de observações (média= 17 registros/ind.), e fêmeas, 25,55% das observações (média= 11,6 registros/ind.). No grupo OA, os machos representaram 73,33% das observações de quebra de frutos duros (média=14,7 registros/ind.), e fêmeas, 26,66% (média= 6,66 registros/ind.). O grupo AC, apenas os machos foram registrados usando percutores para quebrar sementes de maniçoba (N=3; média=1,5 registros/ind.) (Tabela 17).

Tabela 17. Frequência do uso de ferramentas para quebrar frutos encapsulados por três grupos do PNSCo durante o período de registro por armadilhas fotográficas: (GB) grupo da gruta do boi; (OA) grupo do olho d'água; (AC) grupo do alto da caatinga. Valores agrupados por sexo.

	F. Etária	Episódios de Quebra	N° / Ind.	% Total / F. Etária	Média / Ind.
GB	MA	102	6	50,00%	17,0
	FA	35	3	17,15%	11,6
OA	MA	44	3	21,56%	14,7
	FA	20	3	9,80%	10,0
AC	MA	3	2	1,49%	1,5
	FA	0	2	0,00%	0,0
TOTAL		204	19	100,00%	

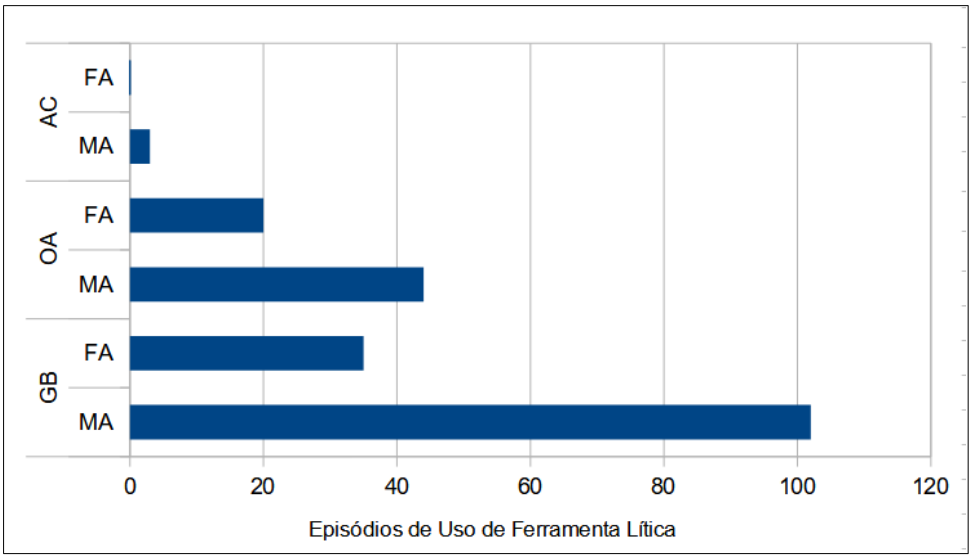

Figura 28. Frequência do uso de ferramentas para os grupos GB, OA e AC. Os comportamentos foram agrupados por gênero.

Não foram registrados episódios de uso de ferramentas de pedra para cavar nas imagens obtidas através das armadilhas fotográficas, apesar do registro ocasional (N=4) de um macho adulto do grupo do Olho D'água raspando uma pedra sobre a superfície arenosa do vale, em um comportamento semelhante ao uso de um rastelo, sem funcionalidade aparente. O critério para instalação das áreas de aprovisionamento considerou os pontos com maior número de sítios de quebra de sementes e frutos encapsulados. Após a verificação de evidência do uso de pedras para cavar nas

proximidades da área de aprovisionamento da Trilha do Alto da Caatinga, duas armadilhas fotográficas foram instaladas, não ocorrendo, no entanto, registro do uso de pedras para cavar.

3.8. Intervenções experimentais

A observação naturalística do uso de ferramentas pelos grupos de macacos-prego da população do PNSCo permitiu constatar o emprego sistemático de percutores de arenito e limonita para quebrar e processar frutos encapsulados em sítios de quebra entre maio de 2017 e janeiro de 2019. Não foi, entretanto, observado, por esta via, o uso de sondas, nem o uso de ferramentas líticas em outros contextos, como para escavar o solo, tal como é observado nos grupos do PNSC (Falótico & Ottoni, 2013; 2014; 2016). Dado o menor tempo de observação, entretanto, bem como o menor grau de habituação desta população, a observação naturalística, por si só, não seria suficiente para evidenciar inequivocamente a ausência destas formas de uso de ferramentas na população do PNSCo. Para otimizar as oportunidades de observação de tais comportamentos, as observações naturalísticas foram complementadas por experimentos de campo, realizados entre outubro de 2018 e janeiro de 2019.

3.8.1. Experimento de uso de sondas

Os grupos da Gruta do Boi e Olho D'água interagiram com as caixas-problema para uso de sondas durante todo o período de permanência do equipamento nas respectivas áreas de aprovisionamento. Apesar da instalação do aparato também na área de aprovisionamento da chapada, o grupo do Alto da Caatinga não foi avistado durante o período de exposição ao experimento, não havendo dados desse grupo. Durante a fase de teste, os macacos-prego do grupo Olho D'água e Gruta do Boi frequentaram

regularmente as áreas de instalação do aparato, interagiram com as caixas-problema, mas exibiram poucos comportamentos de inserção das varetas na abertura da caixa-problema durante as interações. Com base nos registros das etapas de habituação I e II, que precederam o experimento, é possível afirmar que a rara emissão de comportamentos com manipulação de sondas não se deve à falta de interesse pelo recurso alimentar, uma vez que o melaço foi consumido e esgotado sempre que acessível, mesmo que apenas sobre a parte superior da caixa.

Após a fase de teste, na etapa subsequente de facilitação da tarefa, o consumo de melaço na ponta de sondas pré-inseridas foi observado, sem que ocorresse a reinserção da ferramenta no vão da caixa-problema (Pós-teste).

3.8.1.1. Grupo do Olho D'água

O grupo do Olho D'água interagiu com as caixas-problema por 4,25 horas, num total de 297 visitas ao longo dos 17 dias da fase de teste da intervenção experimental[4]. Em geral, houve poucos episódios de interação com a caixa-problema nas áreas de aprovisionamento, quando os comportamentos de inserir as mãos na abertura das caixas-problema, bater, sacudir e tocá-la com a ponta dos dedos foram os mais frequentes nas interações com o aparato (N=106), na comparação com as manipulações com pedras e sondas. O transporte de pedras e seu uso percussivo dirigido à caixa-problema foram observados em 31 episódios (Tabela 18). Do total de 145 respostas dirigidas ao aparato experimental, os infantes exibiram maior interação (N=67, média= 4,79, dp= ±4,82), seguidos dos juvenis (N=47, média= 3,36, dp= ±2,10), dos adultos (N=29, média= 1,28, dp= ±2,01) e do macho subadulto (N=2, média= 0,29, dp= ±0,76). Ao agrupar os comportamentos observados em 3 categorias manipulativas – 1)

[4] Datas de coletas de dados do experimento de uso de sondas para o grupo OA disponíveis no Apêndice A.

manipulação da caixa-problema com as partes do corpo, 2) manipulação da caixa-problema com varetas e 3) manipulação da caixa-problema com pedras – verificamos que a manipulação sem uso de ferramentas correspondeu a 73,10%, manipulação com uso de pedras, 21,37% e manipulação com uso sondas, 5,51% dos comportamentos dirigidos ao aparato. A Figura 29 indica o número total de visitas e respostas direcionadas às caixas-problema por cada um dos indivíduos do grupo do Olho D'água.

Tabela 18. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego do grupo do Olho D'água. IM: inserção das mãos, BS: bater/sacudir, TC: tocar a caixa, MG: modificar galhos, MV: manipular vareta, TP: transportar pedra, BP: bater com pedras (definições operacionais na Tabela 2).

Sujeito	Sexo	Idade	Total de Visitas	Total de Respostas	Comportamentos						
					IM	BS	TC	MG	MV	TP	BP
O1	M	A	18	11	4	2	-	1	-	-	4
O2	M	A	23	8	4	-	1	-	-	3	-
O3	F	A	16	10	-	7	3	-	-	-	-
O4	M	S	7	2	2	-	-	-	-	-	-
O5	F	J	52	22	5	4	3	-	2	5	3
O6	F	J	48	25	8	6	2	1	3	3	2
O7	?	I	61	34	9	6	16	-	-	-	3
O8	?	I	72	33	6	7	11	-	1	3	5

A frequência da manipulação de varetas pela população do PNSCo não diferiu entre adultos e infantes. As duas fêmeas juvenis do grupo foram, no total, responsáveis por 75% dos eventos de uso de varetas (N=6), incluindo modificações de galhos (ver definições operacionais na Tabela 2) (Figura 30a) e manipulação dirigida à caixa-problema – não tendo, entretanto, alcançando o êxito na obtenção do melaço no interior do aparato. Por outro lado, o número de episódios em que os indivíduos bateram ferramentas líticas contra as caixas-problema (N=31) sugere a generalização funcional

de uma ferramenta amplamente utilizada por essa população no contexto de quebra de frutos encapsulados (Figura 30b).

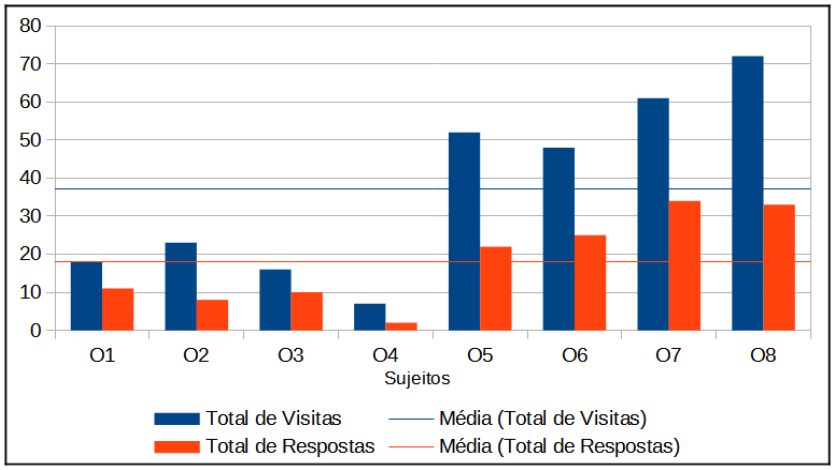

Figura 29. Número total de visitas e respostas ao experimento de sondas pelos macacos-prego do grupo do Olho D'água. (O1 e O2) machos adultos, (O3) fêmea adulta, (O4) macho subadulto, (O5 e O6) fêmeas juvenis, (O7 e O8) infantes.

Na fase de facilitação do uso de varetas (Pós-teste), sondas disponibilizadas já pré-inseridas na abertura da caixa-problema e embebidas em melaço foram manipuladas (adultos: N=18; jovens: N=13; infantes: N=2), num contexto em que as sondas eram retiradas da abertura dos aparatos e o melaço era consumido. Em seguida, era observado o abandono da vareta, sem a inserção ou reaproveitamento da ferramenta. Sondas dispostas ao redor das caixas-problema foram recolhidas pelos indivíduos adultos e manipuladas sem sucesso (definição no etograma) em direção à abertura na tampa do equipamento (N=9) (v. 2.2.5.1.).

Figura 30. Experimento de uso de sondas na área de aprovisionamento do Olho D'água. (A) modificação por redução do comprimento de sonda. (B) percussão de ferramenta lítica sobre a tampa da caixa-problema.

3.8.1.2. Grupo da Gruta do Boi

Ao longo dos 29 dias de exposição do grupo às caixas-problema, registramos 9,75h de interações com o aparato, contabilizando 495 visitas realizadas pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi[5]. As interações foram registradas pelo acionamento automático das armadilhas fotográficas, em contexto de livre acesso às caixas-problema. Na impossibilidade de identificar individualmente os membros do grupo da gruta do Boi, os dados foram agrupados nas seguintes faixas etárias: adultos, subadultos, juvenis e infantes, sem distinção por sexo.

Foram registrados 448 episódios de interação com a caixa-problema (Tabela 19). As interações manipulativas sem utilização de objetos, que envolveram tocar, bater e sacudir com as mãos, inserir mãos, dedos ou língua representaram 83,71% (N=375) dos comportamentos dirigidos ao equipamento. A percussão de pedras contra a caixa-problema correspondeu a 10,49% (N=47) dos episódios observados entre adultos, subadultos juvenis e infantes. A manipulação de varetas representou 5,80% (N=26) dos comportamentos dirigidos à caixa-problema, havendo apenas 2 respostas bem sucedidas

[5] Datas de coleta e dados do experimento de uso de sondas para o grupo GB disponíveis no Apêndice B.

de inserção de sondas, – o que significa o acesso ao melaço e aproveitamento do recurso impregnado na ferramenta inserida – ambas realizadas pelo mesmo indivíduo jovem daquele grupo (Figura 30). No 19° dia de exposição das caixas-problema, o membro do grupo GB recolheu um galho caído no solo ao redor do aparato e, após tentativas ineptas de inserção, alcançou o melaço com a vareta. No mesmo dia, em nova visita ao aparato, após seguidas tentativas de inserir a vareta abandonada sobre a caixa, o indivíduo apresentou o segundo episódio bem-sucedido ao obter o melaço por inserção da vareta.

Tabela 19. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi (registros agrupados por faixa etária). IM: inserção das mãos, BS: bater/sacudir, TC: tocar a caixa, MS: modificar galhos, MV: manipular vareta, TP: transportar pedra, BP: bater com pedras.

Faixa Etária	Nº Indivíduos	Total de Visitas	Total de Respostas	Comportamentos						
				IM	BS	TC	MG	MV	TP	BP
A	6	146	127	47	36	25	3	5	4	7
S	1	43	25	12	3	7	-	2	1	-
J	2	139	144	37	33	44	1	11	13	5
I	3	167	152	51	31	49	-	4	9	8

Figura 31. Intervenção experimental do uso de sondas na área de aprovisionamento da Gruta do Boi. (A) manipulação da sonda sobre a caixa-problema. (B) Inserção da sonda na abertura da caixa-problema e aproveitamento do melaço.

A Figura 32 mostra a distribuição da frequência média de visitas e comportamentos dirigidos às caixas-problema por faixa etária, havendo maior interesse

e interação com o aparato por parte de juvenis (média= 36 respostas/ind.), como observado no grupo do Olho D'água. O único subadulto do grupo, um macho, realizou 25 comportamentos em interações com o aparato, apresentando 2 tentativas ineptas de manipulação de varetas e 1 transporte de pedra à caixa-problema. Infantes apresentaram média de 16,88 respostas dirigidas ao aparato, ocasiões em que houve o registro da manipulação inepta de varetas (N=4), transporte de pedras (N=9) e de golpes com percutores contra a caixa (N=8). Os membros do grupo da Gruta do Boi interagiram com o equipamento sem o uso de objetos, empregando as mãos, dedos e língua, em média, em 84,59% (dp= ±3,82%) dos episódios, seguido da manipulação com pedras em 9,09% (dp= ±3,75%) destes, e manipulação com varetas em 6,31% (dp= ±2,61%) dos comportamentos registrados (Figura 33).

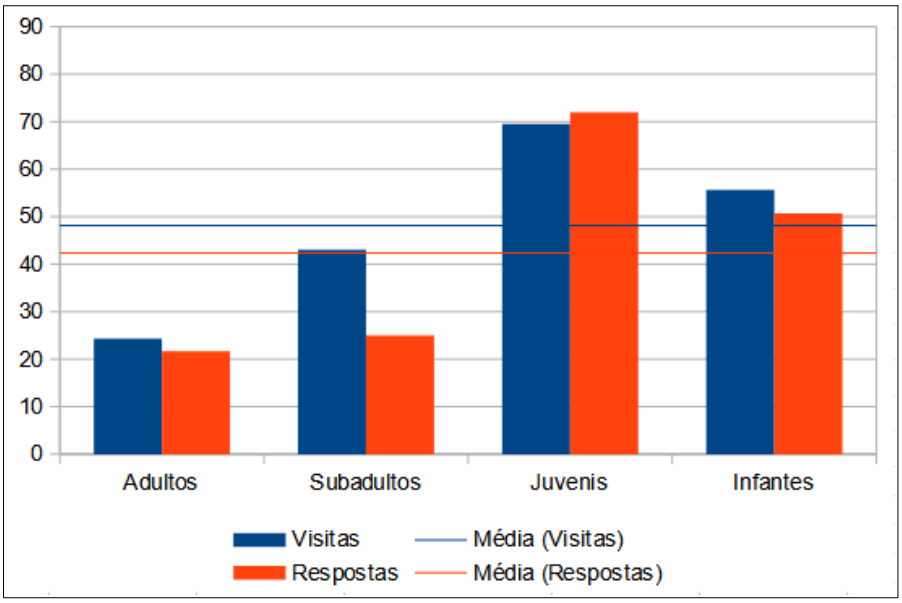

Figura 32. Média de visitas e respostas ao experimento de sondas pelos macacos-prego do grupo da Gruta do Boi. Agrupados por faixa etária: adultos (N=6), subadultos (N=1), juvenis (N=2), infantes (N=3).

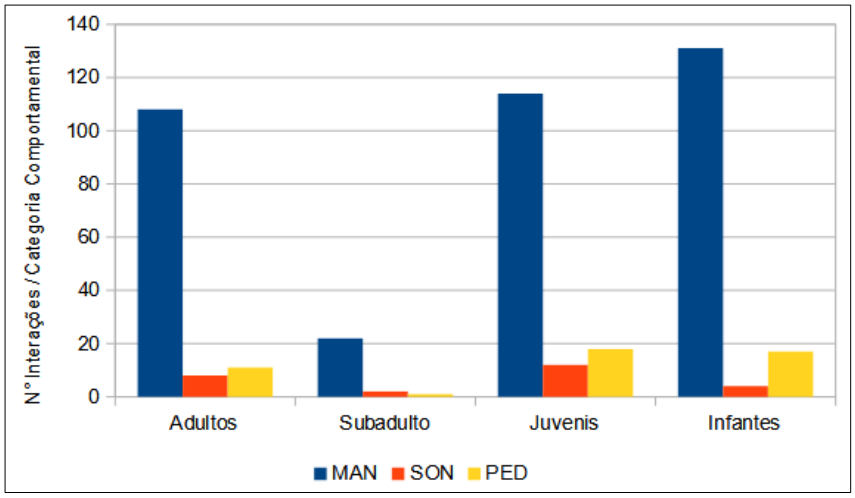

Figura 33. Número de interações por categoria comportamental para os experimentos de sondas. Dados do grupo da Gruta do Boi agrupados por faixa etária.: adultos (N=6), subadultos (N=1), juvenis (N=2), infantes (N=3). Categorias: (MAN) manipulação com mãos, dedos e língua; (SON) modificação e/ou uso de sondas; (PED) transporte e uso de pedras.

Na fase de facilitação do acesso do recurso no interior da caixa-problema, as sondas pré-inseridas foram removidas do aparato pelos macacos e o melaço na ponta da ferramenta foi consumido (adultos: N=13; subadulto: N=2; jovens: N=09; infantes: N=1), sem haver, no entanto inserção da vareta.

3.8.2. Experimento de Pedras de Escavação

O grupo da Gruta do Boi foi o único na área de pesquisa a cumprir as 3 etapas do protocolo do experimento de pedras para cavar (v 2.2.5.2.)[6]. O grupo AC não apareceu na área de aprovisionamento do Alto da Caatinga durante os dias que o aparato ficou instalado enquanto o grupo OA só foi exposto a primeira fase do protocolo (buracos abertos), de forma que os eventos decorrentes das interações do grupo do Olho D'água e Alto da Caatinga foram desprezados. De acordo com o protocolo de apresentação do

[6] Datas de coletas dos dados do experimento de uso de pedras para cavar do grupo GB disponíveis no Apêndice C.

experimento, a realização das fases sequenciais é critério imprescindível. A ausência do grupo do Alto da Caatinga durante os meses dedicados à aplicação das intervenções experimentais interrompeu as atividades na área de chapada logo após a apresentação da primeira fase. O grupo do Olho D'água, exposto às duas primeiras fases, não foi submetido às condições da terceira fase, inviabilizando o experimento com este grupo.

De acordo com o protocolo experimental destinado à verificação do comportamento de escavação com pedras como parte do repertório instrumental da população testada, o grupo da Gruta do Boi foi exposto ao teste pelo período de 8 dias. Passadas as duas fases de habituação, (1) buracos abertos e (2) buracos parcialmente cobertos, foram registradas 1,26 horas de interações durante 2 dias não-consecutivos de exposição à condição em que os buracos completamente cobertos continham amendoins em seu interior. Foram contabilizadas 57 visitas à área de teste (Tabela 20). Na impossibilidade de identificar individualmente os membros do grupo da gruta do Boi, os dados foram agrupados nas faixas etárias: adultos, subadultos, juvenis e infantes, sem distinção por sexo.

Tabela 20. Total de respostas emitidas durante as visitas realizadas pelo grupo da Gruta do Boi (valores agrupados por faixa etária). TM: tocar com as mãos, TO: transportar pedra, CM: cavar com as mãos, CP: cavar com pedras.

N° de Ind.	Sexo	F. Etária	Total de Visitas	Total de Respostas	Comportamentos			
					TM	TP	CM	CP
3	M	A	26	48	9	2	37	
3	F	A	2	4	1		3	
1	M	S	3	1	1			
2	M	J	5	10	2		8	
3	?	I	21	42	29	4	9	
TOTAL			57	105	42	6	57	0

Observamos 105 episódios de interação com os buracos demarcados. As interações que envolveram tocar os buracos ou bordas com as mãos representaram 40% (N=42) dos comportamentos dirigidos aos buracos. A escavação com as mãos correspondeu a 54,28% (N=57) dos episódios observados entre adultos, subadultos juvenis e infantes. Foram observados 6 episódios de transporte de pedras até a área do experimento (5,71% do total de episódios registrados), não havendo nenhum registro de escavação com uso de pedras. Nessas ocasiões, infantes que já carregavam pedras, ao entrar na área do experimento, largaram o objeto e passaram o observar o macho que cavava os buracos com as mãos e retirava os amendoins. O mesmo vale para os registros (N=2) do macho adulto que transportava uma pedra ao entrar na área do experimento e a abandonou assim que iniciou a interação com os buracos. A Figura 34 mostra a frequência de comportamentos registrados durante o teste de escavação, agrupado por faixa etária. Os machos adultos estiveram mais envolvidos em comportamentos de cavar com as mãos (N=37; média=12,33; dp=±4,04), ao passo que os filhotes, em geral, apenas tocavam a borda dos buracos (N=29; média=9,67; dp= ±4,04) enquanto observavam o comportamento de escavação dos machos adultos, aproveitando-se dos restos dos recursos explorados (Figura 35). O comportamento observado por meio da intervenção experimental corroborou parcialmente a descrição das atividades de escavação do PNSC (Falótico et al, 2017b), em que os autores afirmam que os macacos-prego exploram órgãos vegetais de subsolo e recursos animais fossoriais com as mãos e através do emprego de ferramentas líticas. No PNSCo, foi verificada experimentalmente a escavação de buracos para exploração de alimentos utilizando apenas as mãos, não tendo sido observado o uso de pedras para cavar.

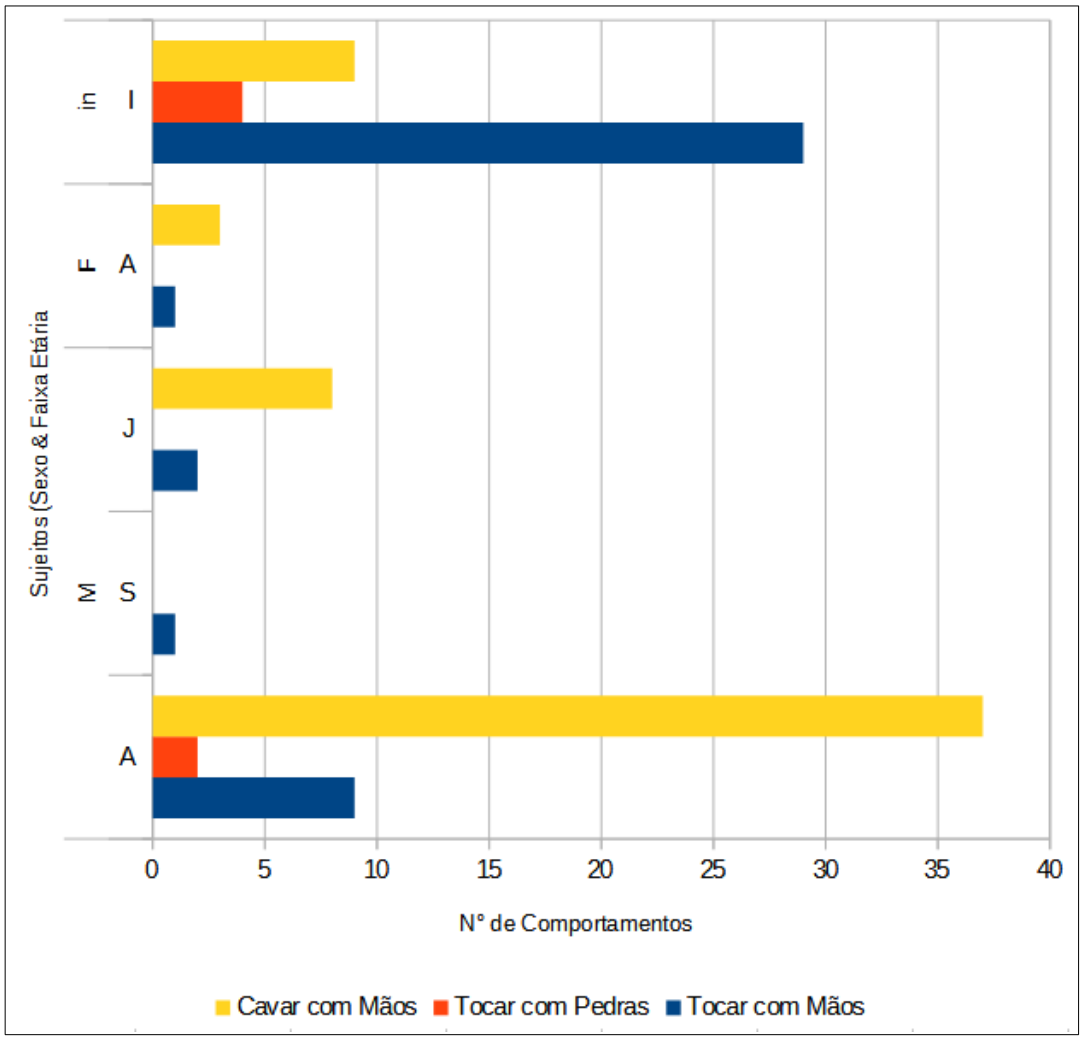

Figura 34. Frequência absoluta dos comportamentos exibidos pelo grupo da Gruta do Boi (valores agrupados por sexo e faixa etária). (MA) machos adultos; (FA) fêmeas adultas; (MS) macho subadulto, (MJ) machos juvenis, (Iin) infantes de gênero não identificado.

Figura 35. Experimento com pedras para cavar na área de aprovisionamento da Gruta do Boi. (A) inspeção dos buracos por um macho adulto acompanhado de ou filhote. (B) comportamento de escavação manual exibido por um macho adulto.

4. DISCUSSÃO

O objetivo principal dessa pesquisa foi identificar o repertório instrumental da população selvagem de macacos-prego do Parque Nacional Serra das Confusões e, com base nos estudos longitudinais realizados com as populações de macacos-prego do Parque Nacional da Serra da Capivara e Fazenda Boa Vista, investigar diferenças comportamentais do repertório de uso de ferramentas que, potencialmente, constituem tradições comportamentais. Os resultados da pesquisa sobre o uso de ferramentas nos grupos de macacos-prego do PNSCo permitiram verificar aspectos da demografia do uso de ferramentas nos três grupos estudados – quais tipos de ferramentas são usadas, quando são usadas e para que são usadas – oferecendo uma visão geral sobre o repertório instrumental dessa população, e comparando esses dados com as populações citadas, todas em localidades situadas nas faixas de transição dos domínios morfoclimáticos do cerrado e caatinga (Ab'Sáber, 2003). Vale frisar que o caráter inicial da pesquisa, que não conta com o mesmo volume de observações de áreas onde ocorrem estudos longitudinais, como PNSC e FBV, implica maiores chances de apresentar falsos negativos, pela falta de registro de comportamentos que eventualmente existam nos repertórios dos grupos estudados, mas que não foram detectadas.

O caráter pioneiro da pesquisa realizada no PNSCo acarretou entraves no desenvolvimento das etapas de identificação, habituação e acompanhamento dos grupos locais, indispensáveis para a coleta de dados. Desse modo, o esforço de campo foi concentrado na caracterização da área, na coleta dos dados ecológicos da área de uso dos 3 grupos identificados e na observação do repertório de uso de ferramentas desses grupos.

Dentro da área em que foi realizada a coleta de dados são verificadas algumas atividades humanas, que, a despeito dos instrumentos legais que elencam as ações

permitidas em uma unidade de conservação, produzem influência negativa sobre a fauna local. Aparentemente, as interações negativas promovidas pela caça ilegal (durante a realização de pesquisa posterior na área, foram encontrados restos de 3 macacos-prego dentro da área de uso do grupo Olho D'água, decorrentes de caça) e prática da pecuária extensiva interferem na exploração espacial da área de uso dos grupos locais. A presença humana associada ao gado nas áreas de ocorrência de mangas, cajus e jatobás afugenta os grupos, que sobem para a vegetação arbórea e iniciam o deslocamento. O mesmo é observado em decorrência do trânsito de caçadores dentro da área de uso dos macacos-prego (registro pessoal), que, em regra, provoca o início das vocalizações de alarme e o deslocamento do grupo.

Esses impactos antrópicos interferiram no registro dos comportamentos de uso de ferramentas durante o forrageamento extrativo, uma vez que os animais paravam as atividades e iniciavam o deslocamento pelo extrato arbóreo quando notavam a presença humana, mesmo após meses de habituação e instalação das áreas de aprovisionamento.

Desse modo, apesar de haver acompanhamento regular dos grupos, a observação dos comportamentos de uso de ferramentas se deu pelos registros das armadilhas fotográficas instaladas nos quatro pontos de aprovisionamento dentro da área de pesquisa (ver seção 2.2.4.1.), que mostraram que os três grupos do PNSCo usam ferramentas líticas como percutores, restando dúvida, porém, quanto à diversificação do uso das ferramentas líticas e do emprego de sondas em contextos naturais, o que gerou a demanda da realização das intervenções experimentais.

Três grupos da população de macacos-prego do PNSCo, pouco conhecida até o início dessa pesquisa, foram identificados e acompanhados a partir dos meses iniciais do trabalho de campo, havendo o registro direto e indireto do uso costumeiro (Whiten, et al, 1999) de pedras como percutores durante o processamento de sementes e frutos

encapsulados, em uma combinação de elementos líticos (bigorna e martelos), que servem de apoio e ferramenta de impacto, respectivamente, para o rompimento do recurso alimentar (Visalberghi, 1990; Visalberghi & Fragaszy, 2013). Os primeiros registros do uso de ferramentas líticas pela população do PNSCo foram obtidos por observação indireta, através da identificação de sítios de quebra nas imediações do acesso principal da unidade de conservação – área do ecótono Cerrado/Caatinga, a oeste da unidade de conservação (ver Figura 1) –, em que foram encontrados 57 sítios de quebra com evidências de exploração e consumo de jatobá, maniçoba, mirindiba e coco (Falótico et al, 2018). Os dois anos de atividades de campo que resultaram na presente pesquisa corroboraram os dados anteriores através da observação direta do uso de ferramentas de pedra para quebrar frutos encapsulados por três grupos locais.

4.1. Caracterização do Ambiente

A caracterização do PNSC (Falótico, 2011) indica que a área apresenta características típicas do bioma Caatinga, com clima semiárido tropical sub-úmido seco (Júnior et al, 2005), estações de seca e chuva bem definidas, alta temperatura média anual e precipitação restrita ao período de chuvas, que acarreta grande variação dos tipos de recursos alimentares acessíveis à fauna local. A FBV, por sua vez, de clima tropical quente e úmido, estações de seca e chuva bem definidas e maior média anual de precipitação entre as três áreas comparadas, apresenta cobertura vegetal de grande sazonalidade da vegetação natural e diversidade de recursos vegetais exploráveis (Ribeiro, 1998). A região é classificada como parte do Bioma Cerrado (IBGE, 2004) ou do ecótono Cerrado/Caatinga (Visalberghi et al, 2013), uma vez que a definição depende muito do referencial paisagístico adotado. O PNSCo, localizado entre as duas áreas referidas, apresenta clima tropical megatérmico (Júnior et al, 2005) havendo ao longo

dos 2 anos de coleta de dados, registro de valores anuais/sazonais de temperatura, umidade e precipitação intermediários ao PNSC e FBV. De acordo com o levantamento biogeográfico realizado pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA, 2003) e Ministério do Meio Ambiente (MMA, 2002), a região é caracterizada pelo mosaico de paisagens de savana seca na chapada e planícies úmidas nos vales, que compõe o ecótono Cerrado/Caatinga, que indica haver no PNSCo aspectos ecológicos semelhantes ao PNSC e FBV.

O levantamento dos recursos vegetais explorados pela população do PNSCo indica diferenças nas espécies vegetais que ocorrem nas chapadas e nos vales úmidos. O jatobá *(Hymenaea martiana)*, a mirindiba *(Buchenavia grandis)* e os cocos de palmeiras *(Attalea maripa)* são frutos encapsulados explorados nas áreas baixas do PNSCo (altitude aproximada de 530m), enquanto a maniçoba *(Manihot carthaginensis)* é explorada no alto das chapadas nuas (altitude aproximada de 720m) durante o período seco. Os frutos carnosos – goiaba *(Psidium guajava),* joá *(Ziziphus joazeiro),* fruto do cipó *(Dioclea edulis),* inharé *(Brosimium gaudichaudii),* catuaba *(Erythroxylum catuaba),* mirindiba *(Buchenavia grandis)* – disponíveis e consumidos durante o período chuvoso pelos macacos-prego, são encontrados nas planícies úmidas. A manga *(Mangifera indica)* e o caju *(Anacardium occidentale)* também são encontrados nas planícies, onde ocupações humanas anteriores a criação da unidade conservação, cultivavam esses frutos. A ameixa-do-mato *(Ximenia americana),* o umbu *(Spondias tuberosa),* o fruto do mandacaru *(Cereus jamacaru)* e a maniçoba *(Manihot carthaginensis)* são encontrados nas chapadas e consumidos entre o fim do período chuvoso e início do período seco. Entre as raízes, encontramos a farinha-seca *(Thiloe glaucocarpa)* e as raízes de louro *(Ocotea sp.)* apenas nas áreas de chapada.

A verificação dos recursos vegetais mais consumidos pelos grupos do PNSC, indica a presença, em sua dieta, de algumas espécies comuns ao PNSCo, como o jatobá, a maniçoba, a manga, o caju, a farinha-seca e a raiz de louro. Nessa área, observa-se o consumo da polpa dos frutos carnosos e o aproveitamento de outras partes, como o caroço da manga e a castanha de caju, que são processadas através do uso de pedras para quebrar. Apesar da ocorrência de mangas e cajus na área do PNSCo, não houve nenhum registro de sítios de quebra com restos desses frutos.

Enquanto houve a verificação do uso habitual de pedras para cavar e explorar farinha-seca e raiz de louro no PNSC (Falótico & Ottoni, 2013), não houve entre os grupos do PNSCo o registro direto de exploração de recursos alimentares no subsolo, mesmo com a disponibilidade de farinha-seca e raiz de louro nas proximidades da Trilha do Alto da Caatinga. Nessa área foram encontradas evidências de escavação para exploração de órgãos de armazenamento subterrâneo e artrópodes, mas sem confirmação por observação direta.

O levantamento de espécies vegetais da FBV (Verderane, 2010) indicou a ocorrência de frutos carnosos e frutos duros que podem ser explorados pelos macacos-prego, entre eles o pequi *(Caryocar brasiliensis)*, o jatobá *(Hymenaea courbaril)*, buriti *(mauritia fluxuosa)* e o mandacaru *(Cereus giganteus).* A caracterização da oferta de recursos alimentares nas chapadas (Verderane, 2010) indicou a ocorrência de 4 espécies de palmeiras consumidas pelos macacos-prego na FBV: catulé *(Attalea barreirensis)*, tucum *(Astrocaryum campestre)*, piaçava *(Orbignya sp.)* e catulí *(Attalea sp.)*. Os frutos dessas palmeiras representam importante recurso às populações locais, havendo a necessidade do uso de ferramentas líticas pesadas para abri-los. Na região da FBV, é verificada a abundância de frutos havendo diferenças significativas apenas na oferta de invertebrados e cocos (Spagnoletti et al, 2012).

4.2. Caracterização do repertório instrumental

4.2.1. Ferramentas líticas percussivas

A descrição qualitativa dos vídeos obtidos das armadilhas fotográficas permite afirmar que os percutores para quebra de sementes e frutos encapsulados são utilizados de maneira proficiente por adultos e juvenis de ambos os sexos dos três grupos do PNSCo, e que os adultos são mais eficientes na obtenção dos recursos através do uso de ferramentas. Coube aos infantes a manipulação inepta de percutores nas situações em que os golpes aplicados não garantiam o rompimento e devido aproveitamento do recurso alimentar, cenário que corresponde aos dados referentes à ontogenia do uso de ferramentas líticas em macacos-prego (Resende & Ottoni, 2002; Coelho, 2009). Não houve diferença na comparação do repertório instrumental dos três grupos do PNSCo (GB, OA e AC).A observação direta do uso de ferramentas – observação do pesquisador e registro em armadilhas fotográficas – ofereceu dados suficientes para a verificação do uso exclusivo de ferramentas líticas para a quebra de frutos encapsulados, não havendo registro direto do uso de ferramentas líticas para cavar – assim como não foram registrados eventos envolvendo o uso de varetas em contextos naturalísticos por essa população (v. adiante).

4.2.2. Ferramentas líticas para cavar

O registro das observações indiretas de buracos cavados manualmente e uso de pedras para cavar foi restrito à área de uso do grupo do Alto da Caatinga (AC). Os grupos GB e OA, mais frequentemente acompanhados dentro das respectivas áreas de uso, não foram observados realizando exploração do subsolo por escavação manual ou através do uso de pedras para cavar, nem foram encontradas evidências indiretas desses comportamentos.

4.2.3. Explicações ecológicas

A aplicação da lógica do método comparativo/de exclusão na comparação de grupos simpátricos do PNSCo, nos permite afirmar que, não havendo motivos para supor que haja grande diferença genética, inclusive porque deve haver migração constante entre os grupos que habitam áreas vizinhas com sobreposição, a presença da escavação manual e uso de pedras para cavar pode ser explicada pela ocorrência das aranhas buraqueiras apenas nos limites das chapadas, não tendo sido coletado nenhum espécime dessas aranhas nas armadilhas de queda instaladas nas depressões e fundos de vales, ou avistado qualquer indivíduo durante a exploração das áreas, o mesmo valendo para a raiz de louro (*Ocotea sp.*), que foi identificada apenas entre as espécies vegetais da chapada.

A diferença no repertório de grupos que ocupam diferentes áreas dentro de um mesmo bioma poderia ser explicada por fatores ecológicos, porém, os dados não suportam claramenta essa hipótese. De acordo com a hipótese da oportunidade, a eventual ocorrência do uso de pedras para cavar, restrito no PNSCo ao grupo do Alto da Caatinga, se justificaria pela exposição repetida a condições ecológicas específicas (a ocorrência isolada de recursos alimentares de origem animal e vegetal, como as aranhas buraqueiras e a farinha-seca), tais como recursos alimentares "agradáveis" que demandam o uso de ferramentas para sua exploração. No entanto, apesar de não podermos afirmar a ocorrência habitual do uso de pedras para cavar no grupo do Alto da Caatinga, ou determinar o efeito dos fatores ecológicos sobre esse viés, a eventual existência desse comportamento no repertório instrumental desse grupo poderia sugerir uma variação cultural entre grupos do PNSCo.

4.3. Ambiente e uso de ferramentas

Apesar da variação das espécies de recursos alimentares presentes nos vales e chapadas, não foi verificada diferença na disponibilidade sazonal de recursos explorados através do uso de ferramentas percussivas, o que explicaria a correlação entre e o aumento da disponibilidade dos recursos vegetais entre o período seco e início do período chuvoso e a frequência de estabelecimento de novos sítios de quebra, nos dois ambientes. O uso percussivo de ferramentas líticas no forrageamento é típico de populações que habitam os biomas de cerrado e caatinga – os grupos do PNSCo, PNSC e FBV – que apresentam o forrageamento terrestre (Moura & Lee, 2004; Mannu & Ottoni, 2009; Falótico, 2011). Os grupos da FBV são observados sistematicamente há mais de uma década e são reconhecidos pelo uso costumeiro e exclusivo de pedras para quebrar frutos duros (Visalberghi & Fragaszy, 2013; Siriani & Visalberghi, 2013), enquanto os grupos do PNSC, empregam um conjunto mais diversificado de ferramentas (Moura, 2007; Mannu & Ottoni, 2009). Os grupos observados no PNSC, como o grupo da Pedra Furada e o da Jurubeba, apresentam o uso de ferramentas de pedra para quebrar, esmagar ou acessar frutos encapsulados (Moura, 2007; Mannu & Ottoni, 2009), pedras para cavar (Falótico et al, 2017b) e pedras para pulverizar seixos (Falótico & Ottoni, 2016). Até o presente momento essa é a única população de macacos-prego em que se observa a fabricação e uso de ferramentas de galhos e varetas para desentocar presas e acessar mel, além do uso de lanças usadas em episódios de ameaças interespecíficas.

A baixa produtividade em ambientes xerofíticos (Ab'Sáber, 2003) e restrição de recursos hídricos e alimentares, apontadas como causa proximal do repertório instrumental de populações de macacos-prego do cerrado e caatinga por Moura e Lee (2004), explicaria o padrão de distribuição sazonal dos sítios de quebra na área do PNSCo. A verificação do aumento do número de novos sítios de quebra e reutilização de

sítios abertos durante o período seco e início do período chuvoso indica a correlação entre o uso de ferramentas e sazonalidade, embora não tenha sido notada a diferença significativa entre a disponibilidade de recursos vegetais entre as estações de seca e chuva. O início do período chuvoso induz o término do período de dormência de algumas fontes de recursos carnosos locais (Escobar et al, 2018) que acabam frutificando próximo ao início do período seco, tais como os cajueiros, mangueiras, goiabeiras e mirindibas, ao passo que alguns recursos frutificam durante o período seco e parte do período chuvoso, como os jatobás e maniçobas, o que mantém alta a frequência de uso dos sítios de quebra nos primeiros meses da estação chuvosa. Ou seja, ainda que a oferta de alimento vegetal pareça bem distribuída entre as estações, há variação na frutificação dos frutos duros e carnosos. Falótico (2011) encontrou alta correlação positiva entre a frequência do uso das ferramentas de quebra e a disponibilidade de recursos vegetais no PNSC, assim como Verderane (2010) também mostrou que na FBV o uso de ferramentas de quebrar não estava relacionado com a pouca oferta dos alimentos "preferidos" (Spagnoletti et al, 2012).

A análise da disponibilidade alimentar mostrou que não há diferença significativa entre a oferta de recursos vegetais durante as estações de seca e chuva, enquanto a disponibilidade de recursos animais varia de acordo com a sazonalidade, havendo o aumento da disponibilidade de artrópodes no período chuvoso, em uma diferença significativa entre as estações seca e chuvosa.

Moura e Lee (2004), apontam com causa proximal do uso de ferramentas em populações do semiárido a baixa disponibilidade de alimentos, que levaria os macacos-prego a explorar recursos de reserva, inacessíveis ao consumo sem o uso de percutores. Nossos resultados nos levam a rejeitar essa hipótese, uma vez que, mostraram que a variação na frequência do uso de ferramentas de quebra não está relacionada à

diminuição da disponibilidade de recursos vegetais (Spagnoletti et al, 2012), mas a sazonalidade dos períodos de seca e chuva. O levantamento dos recursos vegetais na área do PNSCo mostra que as ferramentas de quebra são utilizadas quando há mais frutos encapsulados e sementes no ambiente, o que não significa a carência de frutos carnosos disponíveis ao consumo.

Não foi encontrada correlação entre a disponibilidade de recursos animais e a frequência do uso de ferramentas de quebra. No entanto, a observação indireta do uso de pedras para cavar indicou evidência do uso da ferramenta para explorar as aranhas buraqueiras na área do grupo do Alto da Caatinga no início do período chuvoso, de forma que, para esse caso, poderíamos falar no uso de uma ferramenta em função da disponibilidade sazonal de um recurso no ambiente. Os buracos cavados com as mãos ou com pedras para a exploração da raiz de louro e farinha-seca nas áreas de chapada, foram observados em áreas próximas às tocas de aranhas buraqueiras aproximadamente no mesmo período.

4.4. Características físicas das ferramentas percussivas

A análise das características físicas das ferramentas percussivas coletadas no PNSCo demonstrou que peso e tamanho dos martelos dependem do alimento que será processado pelos macacos-prego. Frutos encapsulados como o jatobá (*Hymenaea martiana*) e cocos de palmeiras (*Attalea maripa*) são mais resistentes que as sementes de maniçoba (*Manihot carthaginensis*) e mirindiba (*Buchenavia grandis*), exigindo o uso de martelos mais pesados para a ruptura dos frutos. A comparação com o material lítico disponível na área indicou que as ferramentas utilizadas para a quebra de sementes e frutos são significativamente maiores que as rochas de superfície presentes nas áreas amostradas, o que sugere um processo ativo de escolha da ferramenta, conforme

relatado em dados anteriores sobre seleção de pedras para quebrar (Spagnoletti et al, 2011; Falótico & Ottoni, 2016).

A comparação entre o peso médio dos martelos nas populações do PNSCo, PNSC e FBV indica que o peso das ferramentas varia em função do recurso a ser explorado localmente e da composição do material – martelos de arenito, mais porosos e menos densos que os martelos de limonita, constituem ferramentas que esfarelam mais facilmente quando utilizadas para romper sementes e frutos encapsulados. Os martelos encontrados nos locais de processamento variaram muito no tamanho e peso. O peso médio dos martelos no PNSCo é semelhante ao do PNSC (Falótico & Ottoni, 2016) e mais leve que os martelos da FBV (Visalberghi et al, 2007), o que poderia ser atribuído ao caráter dos recursos explorados nas duas áreas. A análise dos dados coletados, portanto, sugere uma escolha ativa dos percutores pelos macacos.

Na FBV, martelos mais pesados são utilizados para quebrar frutos de palmeiras, enquanto frutos menos resistentes são processados através do uso de martelos mais leves (média=127g.) (Spagnoletti, et al, 2011). Na região da Serra Talhada, é observado o mesmo padrão de uso de percutores, havendo diferença na resistência e peso dos martelos em função dos frutos processados (de Moraes et al, 2014), indicando que essas áreas apresentam semelhanças no peso de martelos empregados na quebra de frutos de baixa resistência, e especificidades na quebra de frutos de alta resistência (não observado nas populações do PNSC e PNSCo).

4.4.1. Transporte de ferramentas líticas para quebrar

A análise do transporte de pedras para quebrar no PNSCo indicou que não há diferença significativa no peso dos martelos transportados em função de sua composição geológica, ao passo que a distância do transporte de martelos de limonita é duas vezes

maior que aquela verificada para os martelos de arenito (distância média e máxima de transporte dos martelos; Tabela 11). Ao considerar a maior eficiência das pedras de limonita em função de sua resistência, seria de se esperar o transporte dessas ferramentas por maiores distâncias – do ponto de origem até o local de uso – ao verificar o comum esfarelamento das rochas de arenito sobre os sítios de quebra. Luncz e colaboradores (2016), em estudo sobre o transporte de ferramentas por chimpanzés do Parque Nacional de Tai, na Costa do Marfim/África, indicam a gradual diminuição do peso das ferramentas de quebra ao longo de uma faixa de mais de 2km, a partir do local de origem do material (afloramentos rochosos). Estes autores verificaram que os locais de quebra de frutos duros – florestas e área pantanosas – não dispunham de pedras de granito sobre o solo, demonstrando que as pedras foram transportadas pelos chimpanzés, do local original até os pontos de processamento dos recursos. O método da coleta utilizado na PNSCo nos permitiu mensurar a distância de transporte entre sítios de quebra, sem que tenhamos verificado o transporte de pedras a partir de seus locais originais. As áreas em que foram encontrados os sítios de quebra, com poucas exceções, estavam localizadas nas encostas de morros e cânions, onde a deposição dos fragmentos de arenito e limonita eram comuns pelo desgaste, erosão e deslizamento dos paredões. Assim, havendo a ocorrência de recursos alimentares nessas áreas, as rochas eram usadas para a abertura dos frutos e quebra das sementes na mesma localidade. A verificação do transporte de martelos na FBV (Visalberghi et al, 2013), indicou que os macacos-prego transportam os percutores entre os sítios de quebra, sugerindo o reaproveitamento de ferramentas previamente selecionadas e utilizadas em sítios de quebra passados.

Ao verificarmos a distância média entre os sítios de quebra e a fonte mais próxima do recurso explorado, notamos que os recursos foram transportados por

distâncias maiores que os martelos, sugerindo uma priorização da garantia do recurso alimentar seguida da obtenção do material para seu processamento, como observado em Corat e colaboradores (2016). As explicações proximais para a ocorrência do uso de ferramentas em determinadas populações de primatas não-humanos envolvem, alternativamente a hipótese da oportunidade e a hipótese da necessidade (ou gargalo energético). Com base na hipótese da oportunidade, o uso das ferramentas emerge do acesso simultâneo a martelos e recursos encapsulados (v. 3.5.). Ao aplicar essas hipóteses à ocorrência do transporte de ferramentas, poderíamos interpretar que ao encontro e coleta dos frutos com casca ou sementes, segue-se a busca pela ferramenta que viabiliza a exploração e consumo do recurso intangível, em contraponto a hipótese da necessidade, que prediz que o uso/transporte de ferramentas surge da necessidade que quebrar os alimentos encapsulados como resposta à escassez de recursos alimentares.

No PNSCo, nos locais de ocorrência de recursos como as palmeiras, os macacos otimizavam o transporte e materiais carregando os cocos de palmeiras por distâncias médias de 11,11m até um sítio de quebra, quando, então, selecionavam os martelos potenciais dentre as pedras mais próximas da bigorna para processamento dos frutos, mesmo que nesses locais a disponibilidade de pedras na superfície fosse escassa e de baixa qualidade (martelos de arenito extremamente friáveis). Já nos vales onde foram identificadas as maiores concentrações de mirindiba – fruto com maior número médio de unidades processadas por sítio de quebra (32 unidades) – e rochas disponíveis sobre a superfície, a distância entre a fonte do recurso e o local de processamento (média= 7,38m; dp= ±6,30) foi pouco maior que a distância média de transporte dos martelos (média= 6,53m; dp= ±4,74m).

4.4.2. Uso dos sítios de quebra

De maneira geral, os macacos-prego exploram os locais com maiores concentrações de fontes de alimentos e afloramentos rochosos, coletando o alimento disponível e em seguida se dirigindo aos sítios de quebra. Ao longo dos dois anos de coleta de dados, foram registrados 616 novos sítios de quebra e 1036 casos de reutilização de sítios. Havendo grande disponibilidade de rochas sobre a superfície das áreas de uso/vida no PNSCo, os grupos ficam menos restritos às bigornas potenciais disponíveis nas imediações dos locais de processamento de frutos encapsulados e sementes, estabelecendo grande número de sítios de quebra. A análise de reutilização dos sítios de quebra abertos no PNSCo no período de 24 meses mostrou distribuição irregular, com reutilização de pouco mais de 1/3 do total de sítios identificados durante a pesquisa.

Em pesquisa realizada na FBV ao longo de 36 meses, Visalberghi e colaboradores (2013) analisaram o uso repetido, com consistência sazonal de 58 sítios de quebra, durante visita mensal dos pontos catalogados. A verificação frequente dos sítios de quebra na região mostrou uma porcentagem média de 35% de reutilização dos sítios de quebra. Ao analisar mensalmente os sítios de quebra do PNSCo, verificamos 27,21% de reutilização dos sítios. Ao comparar essas diferenças, poderíamos atribuir a pequena diferença na reutilização dos sítios de quebra no PNSCo à grande disponibilidade de material lítico disponível sobre o solo nas áreas de concentração de frutos encapsulados e sementes consumidas pelos macacos-prego, que os levaria a explorar os percutores mais próximos do local de encontro do alimento.

4.5. Intervenções experimentais

4.5.1. Experimento de uso de pedras para cavar

Vários tipos de alimentos são explorados pelos grupos da Serra da Capivara (PNSC) através do uso de pedras para cavar. Em geral, as escavações são realizadas em áreas previamente exploradas por outros macacos ou por catetos, onde são encontrados recursos alimentares como a farinha-seca, raiz de louro ou artrópodes subterrâneos. Na área do PNSCo, esses recursos foram encontrados exclusivamente nas imediações da chapada, próximos do limite de paredões rochosos. Nessas áreas, a ocorrência de rochas de superfície é pouco comum, estando disponíveisno solo alguns blocos de arenito que se desfazem muito facilmente.

Em função da ocorrência restrita desses recursos aos ambientes de chapada, a intervenção experimental foi planejada para a área de aprovisionamento do grupo do Alto da Caatinga, o que não foi concretizado pela ausência do grupo entre a fase de instalação do aparato e o fim do período de campo. Ao considerar, no entanto, a improbabilidade de diferenças genéticas entre os grupos locais, e a possibilidade de migração entre os grupos, o que possibilitaria a transmissão de tradições comportamentais e tecnológicas o experimento foi realizado com o grupo da Gruta do Boi. Após as etapas de habituação, foi observada a interação de machos adultos com os buracos artificiais e sua escavação manual, sob observação de infantes, sem que ocorresse qualquer evento de escavação com pedras. Falótico (2011), observou o uso costumeiro de pedras para cavar entre juvenis, subadultos e adultos do grupo da Pedra Furada. Naquele ambiente, o sucesso na aquisição dos recursos pode variar entre as faixas etárias de acordo com o recurso explorado. As batatas de farinha-seca não estão presentes em todas as raízes exploradas e a exploração das aranhas requer a proficiente identificação das entradas dos túneis, o que reduz o sucesso de indivíduos juvenis.

A razão para o resultado negativo dos testes com pedras para cavar, não parece estar associada exclusivamente a aspectos ecológicos. Em que pese a farinha-seca e a raiz de louro estarem associadas aos topos de morros e chapadas, ocorre na área a disponibilidade de espécies vegetais com órgão de armazenamento subterrâneo que poderiam ser escavadas e consumidas (foram encontradas na área duas espécies não identificadas de vegetais que possuem batatas em suas raízes). O mesmo poderia ser dito sobre a ausência de aranhas buraqueiras no subsolo dos vales, onde são encontrados outros artrópodes consumidos pelos macacos-prego (i.e., escorpiões e lacraias). Além disso, nesse ambiente, verifica-se maior disponibilidade de rochas de superfície em comparação aos topos de morros e chapadas, o que facilitaria o acesso às pedras adequadas ao uso como ferramentas.

A escavação manual dos buracos disponibilizados durante o experimento demonstrou a ocorrência de comportamentos exploratórios envolvendo a extrusão manual de alimentos do solo, porém não indicou que o uso de pedras para cavar faça parte do repertório instrumental desse grupo, verificado unicamente pelas observações indiretas em área de chapada. A busca por fatores ecológicos que pudessem explicar a ausência do comportamento nos vales e ocorrência nas chapadas, nos levou a considerar a composição do solo nas duas localidades. Nas chapadas, o solo arenoso apresenta consistência granulosa, pouco compacta e com baixa disponibilidade de pedras na superfície ao passo que o solo dos vales é mais compacto e apresenta rochas de arenito e limonita incrustadas na superfície. Essa diferença viabilizaria o acesso aos recursos localizados sob o solo das chapadas pela escavação de buracos com as mãos e através do auxílio de pedras, enquanto o comportamento seria menos provável nos vales pela dificuldade de retirar os alimentos do solo.

A hipótese da necessidade, umas das possíveis explicações para inovação e manutenção do uso de ferramentas, afirma que este é sustentado pela necessidade de acessar alimentos de reserva em épocas de escassez alimentar, como nos períodos de seca. Apesar da disponibilidade de recursos alimentares no PNSCo indicar que não há diferença significativa na oferta de recursos vegetais entre as estações seca e chuvosa, a diferença na composição florística dos vales e chapadas poderia explicar o uso de pedras para cavar no grupo AC, ao passo que o comportamento não foi confirmado no grupo GB. No entanto, aqui, parece novamente ser mais adequada a uma perspectiva "ampliada" da hipótese da oportunidade, em que o solo menos compacto ofereceria maior possibilidade de exploração dos alimentos, em oposição às condições dos vales. Não obstante, a confirmação da ocorrência ou falta do comportamento na população do PNSCo depende de mais observações e desenhos experimentais adequados.

4.5.2. Experimento de uso de sondas

Após o acompanhamento dos três grupos pelas respectivas áreas de uso ao longo do período de coleta, não foram observados eventos de uso de sondas nem encontradas evidências locais (em contextos naturais, o uso dessa ferramenta costuma ser rápido, ocasional e não deixa sinais facilmente reconhecíveis no ambiente). A partir das diferenças observadas por Cardoso e Ottoni (2016), entre uma população usuária habitual de sondas (PNSC) e outra que não apresentava o uso de sondas em seu repertório cultural (FBV), diante de uma tarefa idêntica, entretanto, dispúnhamos de um potencial teste experimental para examinar a potencial familiaridade dos macacos do PNSCo com ferramentas de sonda. Cardoso e Ottoni (2016), em um experimento de campo que comparou o desempenho dos grupos de macacos-prego do PNSC e FBV numa tarefa envolvendo o acesso a melaço em uma caixa-problema, verificaram que apenas a

população que já exibia o uso habitual de ferramentas de sonda conseguiu resolver o problema, sugerindo que seu repertório cultural moldou sua abordagem à nova tarefa, enquanto os membros da população que não apresentava o uso habitual de ferramentas não utilizaram sondas durante a exposição ao aparato. Havendo manipulação de varetas em direção a caixa-problema e o eventual sucesso na realização da tarefa, teríamos uma indicação sugestiva do uso espontâneo de sondas por essa população, embora não verificado durante o período de observação naturalística, seja pela baixa frequência do comportamento, seja pela falta de habituação do grupo ao pesquisador, o que levaria a redução das oportunidades de observação.

Quanto ao uso de ferramentas líticas neste contexto, após a verificação do uso habitual de pedras para quebrar frutos duros e baseados no repertório instrumental da população da FBV – de uso restrito dos percutores para quebrar frutos duros – e da população do PNSC – que faz o uso generalizado de ferramentas líticas – esperava-se a ausência de manipulação de percutores sobre o aparato, uma vez que o grupo AC foi o único do PNSCo que apresentou evidências indiretas do uso de ferramentas líticas para cavar.

Durante o período de realização do experimento, membros dos grupos GB e OA manipularam as caixas-problema e ocasionalmente transportaram ferramentas líticas até a área do equipamento, em ocasiões em que tentaram acessar o melaço pela ruptura do aparato através do uso dos martelos, sugerindo uma possível generalização do uso de ferramentas líticas. No entanto, durante todo o período de exposição, apesar da manipulação ocasional de varetas e tentativas de inserção, os grupos não demonstraram proficiência no uso das varetas, com exceção de dois eventos de inserção e acesso ao melaço por um jovem macho do grupo da Gruta do Boi. Rufo (2019), em experimento realizado com um grupo de macacos-prego *(Sapajus libidinosus)* semilivres, apresentou

uma caixa-problema da qual os indivíduos poderiam extrair melaço ou alimentos sólidos através de ferramentas de sondas. Após um longo período de apresentação do experimento, apenas um macho fez uso proficiente das varetas, no que foi seguido semanas depois por outros cinco machos.

A comparação dos resultados obtidos por Cardoso e Ottoni (2016) com o que foi observado nessa pesquisa demonstra três perfis diferentes de interação com o equipamento. Enquanto os grupos do PNSCo, apesar da pouca interação com o aparato, transportaram objetos, manipularam sondas e percutores, os membros do grupo Chicão (FBV) não transportaram objetos e exibiram pouca interação com as caixas disponibilizadas. Já grupo da Pedra Furada (PNSC) interagiu com frequência com o problema apresentado, transportou percutores e varetas até as caixas, e os manipuladores de sondas obtiveram o recurso alimentar. Essa diferença no perfil de interação com as caixas-problema suscita a discussão de algumas hipóteses sobre o viés responsivo de cada população. Cardoso e Ottoni (2016), verificaram, ainda, diferenças entre as populações dos macacos-prego, usuárias (PNSC) e não usuárias de sondas (FBV), quanto ao investimento de tempo na interação e resolução da tarefa. Os resultados indicaram que grupos não-usuários de sondas investiram pouco tempo nas tarefas propostas em comparação com os grupos usuários, por fim não alcançando a solução exigida na caixa-problema.

Os grupos do PNSCo transportaram percutores e varetas às caixas e manipularam de forma inepta as varetas. Em eventos ocasionais de interação com o aparato (N=5), duas fêmeas juvenis do grupo OA manipularam varetas em direção às caixa-problema, sem que conseguissem introduzi-las corretamente na abertura para alcançar o melaço. Entre os membros do grupo GB, foram observados 24 comportamentos ineptos de uso de varetas nas caixas-problema (manipulações que não resultavam em acesso ao melaço.

Por 2 ocasiões, um único indivíduo (macho juvenil) conseguiu realizar a tarefa de modo proficiente (inseriu a vareta na abertura da caixa-problema e alcançou o melaço). Esse resultado aproxima as populações do PNSCo e FBV, que exibiram poucos comportamentos dirigidos à caixa e não foi observada a manipulação proficiente de varetas. Houve, no entanto, o transporte de varetas e a verificação de um indivíduo inovador (manipulação de sondas com sucesso) no PNSCo; nada que sugira a familiaridade com o uso de sondas.

O transporte e manipulação de pedras na caixa-problema também foi observado nos grupos GB e OA, apesar de verificarmos no repertório instrumental dessa população apenas o uso de pedras para quebrar como comportamento habitual. Os grupos da FBV, habituados a quebra de cocos-de-palmeira extremamente duros (i.e. *Orbignya sp.*), que exigem o uso de percutores em média quatro vezes mais pesados que aqueles utilizados pelas populações do PNSC e PNSCo, também não tentaram usar pedras para abrir as caixas. Raramente transportavam objetos até o aparato e quando o faziam, não tentavam acessar a abertura da caixa. Os macacos do grupo do PNSC transportaram pedras até a caixa e tentaram usá-las percussivamente para romper a caixa, mas, não tendo sucesso em obter acesso ao melaço dessa forma, logo passaram a manipular as varetas na abertura do aparato.

A disponibilidade de material lítico poderia explicar a diferença no uso de ferramentas entre essas populações, uma vez que, enquanto há grande disponibilidade de rochas de superfície no PNSC e PNSCo, é dado que há a escassez de ferramentas líticas potenciais na área de do FBV. Em função da menor disponibilidade de pedras no ambiente, a generalização espontânea do uso de percutores – como para cavar – seria menos provável na população da FBV, e de fato não houve a manipulação de percutores em direção à caixa. A população do PNSCo, em contrapartida, apesar de apresentar em

seu repertório instrumental observado apenas o uso de pedras para quebrar, ocupa área com grande disponibilidade de pedras de arenito e limonita sob a superfície. Não foi observado o comportamento de cavar com pedras nos grupos GB e OA. No entanto, evidência indireta do uso de pedras para cavar entre os membros do grupo AC poderia corroborar a hipótese de generalização espontânea do uso de percutores, como foi observado nas tentativas de romper as caixas-problema, em comportamento semelhante ao que foi observado por Cardoso e Ottoni (2016) na população da PNSC e ausente na população da FBV.

O forrageio extrativo no solo, comum às populações do Cerrado e Caatinga e verificado nas populações do PNSC (Falótico, 2011) e FBV (Verderane, 2010), oferece aos macacos-prego grande possibilidade de manipular objetos que, oportunamente, podem ser utilizados como ferramentas (Visalberghi et al, 2005). Nesse cenário, a terrestrialidade aumentaria a probabilidade de que um grupo empregasse função a um objeto, assim como favoreceria a observação dos episódios de uso de ferramentas por coespecíficos. De acordo com Meulen e colaboradores (2013), a ocorrência do uso complexo de ferramentas é mais provável em populações (ou espécies) que realizam forrageio extrativo predominantemente no solo ao invés do extrato arbóreo. No entanto, a despeito da semelhança no tipo de forrageio extrativo entre essas populações, o repertório de uso de ferramentas é restrito ao uso de percutores para quebrar frutos duros e sementes nas populações da FBV e do PNSCo, enquanto a população do PNSC apresenta maior gradiente de generalização no uso de ferramentas líticas, que pode ser favorecido pela grande disponibilidade de rochas na superfície do solo.

4.6. Tradições no uso de ferramentas

O método comparativo foi utilizado para examinar os grupos estudados no PNSCo, PNSC e FBV, onde os repertórios de uso de ferramentas, na ausência de fatores ecológicos suficientes para causar as diferenças verificadas, podem ser entendidos como potenciais tradições comportamentais. Entre as populações do PNSCo, PNSC e FBV, as únicas ferramentas comuns aos grupos estudados são as pedras para quebrar sementes e frutos encapsulados, amplamente verificada como parte do repertório instrumental das populações que ocorrem nos biomas Cerrado e Caatinga (Moura, 2007, Mendes et al 2015). Foi observado entre os grupos do PNSCo o uso habitual de pedras para quebrar frutos encapsulados e sementes, sem que fossem identificadas outras formas de uso de ferramentas, de forma semelhante ao observado na população da FBV (Visalberghi et al, 2007; Spagnoletti et al, 2011).

Não foi observado o uso de sondas pela população do PNSCo, assim como o comportamento não é observado na população da FBV. Além do diversificado repertório de uso de ferramentas líticas, até o presente momento a população do PNSC segue como a única conhecida que faz o uso habitual de ferramentas de sonda no forrageio extrativo (Mannu & Ottoni, 2009), observando-se um viés sexual em favor dos machos. As intervenções experimentais realizadas no PNSCo serviram para testar a ocorrência do uso de sondas e ferramentas para cavar em contextos induzidos experimentalmente, uma vez que os comportamentos não foram verificados durante o período de acompanhamento dos grupos, e em função dos resultados previamente obtidos com populações estudadas por mais tempo, cujo repertório instrumental já era melhor conhecido, que sugerem possíveis inferências, a partir da performance nos experimentos com as caixas de melado, sobre eventuais comportamentos (ainda) não observados nesta população. Os resultados negativos para os dois experimentos sugerem a ausência

do comportamento no repertório instrumental, a exemplo do que é conhecido para a população da FBV.

A composição dos *"toolkits"* das populações do PNSCo, PNSC e FBV pode ser consequência de vários fatores ocorrendo em conjunto, como a diferença disponibilidade de material bruto adequado (como pedras e varetas), os tamanhos dos grupos (que proporcionam chances diferentes de ocorrência de inovações e rápida difusão de uma tradição comportamental) (Heinrich, 2004; Heinrich & Gil-White, 2001), maior utilização do extrato terrestre da área de uso, que gera mais oportunidades para a observação dos indivíduos usando ferramenta. Quando examinamos, nos termos do "método comparativo", as diferenças entre os repertórios instrumentais dos grupos estudados nessa tese com os grupos do PNSC e FBV, notamos que mesmo não podendo descartar as diferenças ecológicas entre os ambientes, elas não parecem capazes de explicar a toda a variação observada, constituindo assim, potenciais tradições comportamentais locais.

4.7. Perspectivas Futuras

Nesse trabalho, buscamos observar o uso de ferramentas pelos grupos selvagens de macacos-prego do PNSCo, mas nos deparamos com limitações comuns às observações naturalísticas que, possivelmente interferiram na observação de comportamentos menos frequentes, de forma que não é possível afirmar categoricamente que alguns comportamentos não fazem parte do repertório instrumental da população apenas pela apresentação da intervenção experimental. Nesse sentido, um próximo passo seria a aplicação de métodos de registro por armadilhas fotográficas dentro das áreas de uso definidas nessa pesquisa – em maior

diversidade de paisagens – a fim de verificar comportamentos manipulativos em diferentes paisagens ocupadas pelos macacos-prego.

O registro das evidências indiretas do uso de pedras para cavar em área de chapada nos estimula a considerar a realização do experimento de uso de pedras para cavar com o grupo AC, uma vez que este foi realizado com o grupo GB, que apresenta área de uso restrita aos vales e morros, onde não houve a observação direta nem o registro indireto de escavação. Entretanto, ao considerar a disponibilidade de recursos alimentares e percussivos nessa área – que aparentemente facilitaria a ocorrência do comportamento de escavação – parece necessário buscar alternativas a fim de compreender quais são os fatores ecológicos e sociais que influenciam o uso de ferramentas de sondas e pedras de cavar.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O levantamento de fatores ambientais permitiu verificar algumas correlações entre o uso de ferramentas de quebra e a sazonalidade, indicando que o uso de percutores é mais frequente entre o período seco e início do período chuvoso, quando há maior disponibilidade de frutos encapsulados e sementes de frutos carnosos sobre o solo, apesar de não haver diferença significativa da disponibilidade de recursos vegetais ao longo do ano.

A comparação da composição fenológica e parâmetros climáticos indica ocorrer maior semelhança entre PNSCo e PNSC, mais a sudeste do Estado do Piauí, do que com a FBV, ao sul do Estado. Esse resultado, assim, não permite uma explicação da maior diversidade do *"toolkit"* dos grupos estudados no PNSC - em oposição ao repertório restrito ao uso de pedras para quebrar, descrito para os grupos do PNSCo – exclusivamente em função de fatores ecológicos. Outrossim, apesar de haver maior semelhança entre os recursos alimentares disponíveis no PNSC e PNSCo e clara diferença na disponibilidade de ferramentas líticas entre PNSCo e FBV, essas duas populações apresentam, aparentemente, repertórios instrumentais similares.

A apresentação da tarefa que exigia o uso de sondas pelos macacos-prego apontou diferenças no desempenho da população do PNSCo, em comparação aos resultados obtidos no PNSC e FBV, indicando uma possível generalização do uso de ferramentas nessa população (diferentemente do observado na FBV), mas (quase total) ausência de sucesso na tarefa. A tarefa do uso de pedras para cavar, por sua vez, sugere a ausência desse comportamento em situações naturais/espontâneas no grupo que habita as áreas de vegetação mais densa do PNSCo, mas não exclui definitivamente a possibilidade de ocorrência desse comportamento nessa população. Assim, ressaltamos a importância da realização e o aumento dos esforços em experimentos de campo e

observações naturalísticas mais prolongadas, que viabilizem a identificação de comportamentos de baixa frequência e menos conspícuos que o uso de percutores para quebrar frutos duros.

Nosso esforço no levantamento do uso de ferramentas dos grupos selvagens de *Sapajus libidinosus* do Parque Nacional Serra das Confusões, representa o entendimento da importância de ampliar o mapeamento do repertório instrumental das populações do Cerrado e Caatinga. A aplicação do "método comparativo" nos permitiu buscar fatores ecológicos que, ao não explicarem integralmente as variações comportamentais entre populações equidistantes do PNSC, PNSCo e FBV, favorecem um entendimento destas variedades de uso de ferramentas como consequência de processos de transmissão social de informação disseminando inovações locais, ou seja, enquanto tradições comportamentais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ab'Sáber, A. N. (2003). Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. Ateliê Editorial, ed.2, 159p.

Agostini, I. & Visalberghi, E. (2005). Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild capuchin monkeys *(Cebus nigritus)*. *American Journal of Primatology*, vol.65, 335-351.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.

Beck, B. (1980). Animal tool behavior. New York: Garland STPM Press.

Biro, D., Haslam, M. & Rutz, C. (2013). Tool use as adaptation. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 368, 01-08.

Bour, R., & Zaher, H. (2005). A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of northeastern Brazil (Chelonii, Chelidae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, *45*(24), 295–311. doi:10.1590/S0031-10492005002400001

Breuer, T., Ndoundou-Hockemb, M. & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology*, 3(11), 380.

Barrett, B. J., Monteza-Moreno, C. M., Dogandzic, T., Zwyns, N., Ibanez, A., Crofoot, M. C. (2018). Habitual stone-tool-aided extractive foraging in white-faced capuchins, *Cebus capucinus. Royal Society Open Science.* 5:181002, http://dx.doi.org/10.1098/rsos.181002

Byrne, R. W. & Russon, A. E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 667-721.

Cardoso, R. M. (2013). Resolução de problema por macacos-prego selvagens (*Sapajus libidinosus*) de duas populações com diferentes repertórios de uso de ferramentas. Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia, USP, SP.

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*, v.12, n.11, p.604.

Chappell, J. & Kacelnick, A. (2002) Selection of tool diameter by New Caledonian crows (Corvus moneduloides). Animal Cognition, v.7 (2), 121-127. doi: 10.1007/s10071-003-0202-y

Coelho, C. G. (2009). Observação por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos por macacos-prego (Cebus sp.) em semiliberdade. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Coelho, C. G., Falótico, T., Izar P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O. & Ottoni, E. B. (2015) Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus spp*). *Animal Cognition*, 18, 911-919.

Corat, C., Siqueira, J., Ottoni, E. B. (2016). Sequential organization and optimization of the nut-cracking behavior of semi-free tufted capuchin monkeys (*Sapajus sp.*). *Primates,* 57(1), 113–121. doi:10.1007/s10329-015-0491-1

Cutrim, F. H. R. (2013). Padrão comportamental e uso de ferramentas em macacos-prego *(Sapajus libidinosus)* residentes em manguezal (Tese de doutorado) Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Dal Vechio, F., Teixeira, M., Jr, Recoder, R. S., Rodrigues, M. T., Zaher, H. (2016). The herpetofauna of Parque Nacional da Serra das Confusões, state of Piauí, Brazil, with a regional species list from an ecotonal area of Cerrado and Caatinga. *Biota Neotropica*, *16*(3). doi:10.1590/1676-0611-BN-2015-0105

Darwin, R. C. (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, London: John Murray.

de Moraes, B. L. C.; da Silva Souto, A; Schiel, N. (2014). Adaptability in stone tool-use by wild capuchin monkeys (sapajus libidinosus). American Journal of Primatology. v.76, (10), 967-977.

de Waal, F. (2007). Eu, primata, por que somos como somos. (1° ed., p.344) Companhia das Letras.

Escobar, D. F. E., Silveira, F. A. O., Morellato, L. P. C. (2018). Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. A*nnals of Botany*, –. doi:10.1093/aob/mcy006

Falótico, T. (2011). Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional da Serra da Capivara-PI. Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia, USP, SP.

Falótico, T. & Ottoni, E. B. (2013). Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*. *PLoS ONE* 8: e79535.

Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2014). Sexual bias in probe tool manufacture and use by wild bearded capuchin monkeys. *Behavioural Processes*, *108*, 117–122.

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.

Falótico, T., Luncz, L. V., Svensson, M. S., Haslam, M. (2017a). Cashew nut positioning during stone tool use by wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Folia Primatologica*, v.87, n.6, p.392-397.

Falótico, T., Siqueira, J. O. & Ottoni, B. (2017b). Digging up food: Excavation stone tool use by wild capuchin monkeys. *Scientific Report*s, v.7, n.1.

Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q, Rufo, H., Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys *(Sapajus libidinosus)* at Serra das Confusões National Park, Brazil. *Primates.* v.59(4), 385-394.

Falótico, T., Proffitt, T., Ottoni, E. B., Staff, R. A., Haslam, M. (2019). Three thousand years of wild capuchin stone tool use. Nature Ecology and Evolution, v.3(7), 1034-1038. DOI: 10.1038/s41559-019-0904-4

Ferreira, R. G., Emidio, R. A., Jerusalinsky, L. (2010). Three stones for three seeds: Natural occurance of selective tool use by capuchin (*Cebus libidinosus*) based on analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, v.72(3), 270-275.

Fouts, R. S. (1997). *Next of kin*. (11° ed, 420pp), W. Morrow & Co., NY.

Fragaszy D.M. & Perry S. (2003). Towards a biology of traditions. Em: Fragaszy D. M., Perry S. (eds.) *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-32.

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

Fragaszy, D. & Visalberghi, E. (2004). Social biased learning in monkeys. *Learning & Behavior*, 32(1), 24-35.

Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. & Fedigan, L. M. (2004). The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus*. (1st. Ed, p.339). Cambridge: Cambridge University Press.

Fragaszy, D. M.; Biro, D.; Eshchar, Y.; Humle, T.; Izar, P.; Resende, B.; Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions Biological Sciences*. v.368(1630).

Fujii, J. A.; Ralls, K.; Tinker, M. T. (2015). Ecological drivers of variation in tool-use frequency across sea otter populations. *Behavioral Ecology, 26(2), 519–526.* doi:10.1093/beheco/aru220.

Galef, B. G. (1992). The question of animal culture. *Human Nature*, vol3(2), 157-178. doi:10.1007/BF02692251.

Garber, P. A., Gomes, D. F., Bicca-Marques, J. C. (2012). Experimental field study of problem-solving using tools in free-ranging capuchins (*Sapajus nigritus*, formerly *Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, v.74, n.4, 344-358.

Gonçalves MR (2003) Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra das Confusões do IBAMA. Available at: <http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgs-unidades-coservacao/parna_serra_das_confusoes.pdf>

Goodall, J. (1964) Tool-using and aimed throwing in a community of free living chimpanzees. *Nature.*

Goodall, J. (1991). *Uma janela para a vida*: 30 anos com os chimpanzés da Tanzânia. Rio de Janeiro: Zahar, 277p.

Hall, K. R. L. (1963). Tool-using performances as indicators of behavioural adaptability. *Current Anthropology*, 4(5), 479-494.

Haslam, M. & Falótico, T. (2015). Nasal probe and toothpick tool use by a wild female bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*). *Primates,* 56(3), 211-214.

Heinrich, J. (2004). Inequity aversion in capuchins? Nature 428: 139

Heinrich, J. & Gil-White, F. J. (2001). The evolution of prestige: freely conferred deference as a mechanism for enhancing the benefits of cultural transmission. *Evolution and Human Behaviour,* 22: 165-196.

Henschel, J. R. (1995). Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib desert. *Ethology*, 101, 187-199.

Hirata, S., Myowa, M. & Matsuzawa, T. (1998). Use of leaves as cushions to sit on wet ground by wild chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 44, 215-220.

Humle, T. & Matsuzawa, T. (2002). Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology*, 3, 133-148.

Inoue-Nakamura, N. & Matsuzawa, T. (1997). Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodites*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 159-173.

IBAMA. (2003). *Plano de manejo do Parque Nacional da Serra das Confusões - PI*. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis - IBAMA. http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgs-unidades-coservacao/parna_serra_das_confusoes.pdf

IBGE. (2004). Mapa de Biomas do Brasil: escala 1:5.000.000. Disponível em <http://mapas.ibge.gov.br/biomas2/viewer.htm> Acesso em 12 março de 2018.

Janik, V. M. & Slater, P. J. B. (2003). Traditions in mammalian and avian cocal communication. In: D. Fragaszy & S. Perry (eds.) Biology of Traditions, 213-235. Cambridge University Press.

Janson, C. H. (2000). Primate socio-ecology: the end of golden age. Evolutionary Anthropology, v.9, 73-86.

Janson, C. H.; Goldsmith, M. L. (1995). Predicting group size in primatesforaging costs and predation risks. Behavioral Ecology, v.6, 326-336.

Janson, C. H. & Smith, E. A. (2003). The evolution of culture: new perspectives and evidences. *Evolutionary Anthropology,* Malden, v.12, n.2, p.57-60. 2003.

Júnior A. S. A., Edson Alves Bastos, E. A., Barros, A. H. C., da Silva, C., Gomes, A. A. N. (2005). *Revista Científica Agronômica*. v.36(2).

Kawamura, S. (1959). The process of sub-culture propagation among Japanese macaques. *Primates,* v.2, 43–60.

Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates,* v.6, 1–30.

Köhler, W. (1925). The mentality of the apes. London: Penguin Books.

Laland, K. M., Odling-Smee, F. J., Feldman, N. W. (2000). Niche construction, biological evolution and cultural chance. *Behavioral and Brain Science*, v.23, 131-146.

Lavalle, A. C. (1999). Capuchin (*Cebus apella*) tool use in a captive naturalistic environment. *International Journal of Primatology*, 20(3), 399-414.

Laver, P. N. & Kelly, M. J. (2008). A critical review of home range studies. *The Journal of Wildlife Management*. 72, 290-298. doi.org/10.2193/2005-589

Lethmate, J. (1982). Tool using skills of orangutangs. *Journal of Human Evolution*, 11(1), 49-64.

Lestel, D. (2001). As origens animais da cultura. Lisboa, Instituto Piaget, 304p.

Luncz, L. V., Proffitt, T., Kulik, L., Haslam, M., Wittig, R. M. (2016). Distance-decay effect in stone tool transport by wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845), 20161607. doi:10.1098/rspb.2016.1607

Lynch-Alfaro, J. W. (2005). Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). *American Journal of Primatology*. 67(3): 313-328. doi:10.1002/ajp.20188

Lynch-Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, O., Gutiérrez-Espeleta, G. A., & Alfaro, M. E. (2012). Explosive Pleistocene range expansion lead to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, v.39, n.2, p.272-288.

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

Malaivijitnond, S., Lekpryoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S., Cheewatham, C. & Hamada, Y. (2007). Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 02, 227-233.

Mann, J. & Sargeant, B. (2009). Tool-use in wild bottlenose dolphins. In: Perrin, W. F., Würsig, B. G., Thewissen, J. G. M. (eds.) Encyclopedia of marine mammals. Amsterdam: Elsevier/Academic Press.

Mannu, M. & Ottoni, E., B. (1996). Observações preliminares das técnicas de forrageamento e uso espontâneo de ferramentas por um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semicativeiro. *Anais de Etologia*, 14, 384.

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*, 70, 1-10.

Matsuzawa, T. (1994). Field experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild. Em Chimpanzees cultures. R.W. Wrangham, W.C. McGrew, F.B.M.Waal & P.G.Heltne, eds. Harvard University Press, 351-370.

McGrew W. C. (1974). Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of Human Evolution* 3, 501-508.

McGrew, W. C. (1992). Chimpanzee material culture – Implications for Human Evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Mendes, F.D.C., Cardoso, R.M., Ottoni, E.B., Izar, P., Villar, D.N.A. & Marquezan, R.F. (2015). Diversity of nutcracking tool sites used by *Sapajus libidinosus* in Brazilian Cerrado. *American Journal of Primatology,* 77, 535-546.

Meulen, E. J. M., Seed, A. M. & Mann, J. (2013). If a first you don't suceed… Studies on ontogeny shed light on the cognitive demands of habitual tool-use. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 368, 01-12.

Ministério do Meio Ambiente / Secretaria de Biodiversidade e Florestas. (2002). Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros.

Mittermeier, R. A. & Coimbra-Filho, A.C. (1982). Distributions and conservations of new world primate species used in biomedical research. Em: reproduction in New World Primates, Hearn, J. (ed). MTP press, Hingham.

Moura, A. C. A. (2004). The capuchin monkey and the caatinga dry forest: a hard life in a harsh habitat. Tese de Doutorado. University of Cambridge, Cambridge (UK).

Moura, A. C. (2007). Stone banging by wild capuchin monkeys: an unusual auditory display. *Folia Primatologica*, v.78, n.1, 36-45.

Moura, A. C. A., Lee, P. C. (2004). Capuchin stone tool in caatinga dry forest. *Science*, 306 (5703):1909-1910.

Napier, J. R. & Napier, P. H (1967). A handobook of living primates. Academic Press, New York.

Nishida, T. (1973). The ant-gathering behaviour by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Journal of Human Evolution*. V.2, n.5, 357-364.

Nishida, T. (1987). Local traditions and cultural transmission. Em: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & Struhsaker TT (eds.), *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago, p.578.

Odling-Smee, F. J. (1988). Niche-construction phenotypes. In: Plotkin, H. C. (ed.) The role of behavior in evolution. Cambridge, MA, US: The MIT Press: 73-132.

Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (2002). The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. New York: Columbia University Press.

Ottoni, E. B. (2009). Uso de ferramentas e tradições comportamentais em macacos-prego (*Cebus spp*). Tese de livre docência. Instituto de Psicologia. USP, SP.

Ottoni, E. B. & Cardoso, R. M. (2014). Tool use traditions' effects on problem-solving in two wild bearded capuchin monkey (*Sapajus libidinosus*) populations. Abstracts of the XXV Congress of the International Primatological Society (Hanoi, 2014).

Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary anthropology*, 17, 171-178.

Ottoni, E. B. & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22(3), 347-358.

Ottoni, E. B., Resende, B. D. & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool using skills. *Animal Cognition*, 8(4), 215-219.

Pierce, J. D. (1986). A review of tool use in insects. *Florida Entomologist*, 69(1), 95-104.

Resende, B. D. (2002). Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em situação de semiliberdade. Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia, USP, SP.

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

Resende, B. D., Ottoni, E. B. & Fragaszy, D. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a perception-action perspective. *Developmental Science*, 11(6), 828-840.

Ribeiro M. R. (1999). Caracterização de solos de referência do Estado de Pernambuco. Recife: UFRPE, 104p.

Rufo, H. P. (2019). Difusão experimental induzida do uso de ferramentas de sonda em um grupo semi-livre de macacos-prego (*Sapajus sp.*). Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia, USP, SP.

Schuppli, C. & van Schaik, C. P. (2019). Animal cultures: how we've only seen the tip of the iceberg. *Evolutionary Human Sciences*, v.1(2), 1-13. doi:10.1017/ehs.2019.1

Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. (2011). Animal tool behaviour: the use and manufacture of tools by animals. John Hopkins University Press, Baltimore, USA.

Sirianni, G., Visalberghi, E. (2013). Wild Bearded Capuchins Process Cashew Nuts Without Contacting Caustic Compounds. *American Journal of Primatology*, 75(4), 387–393. doi:10.1002/ajp.22119

Souto, A., Bione, C. B. C, Bastos, M., Bezerra, B. M. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology letters*, v.7, n.4, p.532-535.

Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E.B., Izar P. & Fragaszy, D. (2011). Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of Human Evolution,* 61, 97-107.

Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M. P., Ottoni, E. B., Izar, P., Fragaszy, P. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, Cebus libidinosus. Is it a strategy to overcome food scarcity?. *Animal Behaviour, 83(5), 1285–1294.*

St. Armant, & Horton, T. E. (2008). Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, 75(4), 1199-1208.

Strier, K. B. (1990). New World primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, *11*(1), 7-19.

Taira, J. T., Verderane, M. P., Ottoni, E. B., Izar, P. (2002). Exploração das palmeiras *Euterpe edulis* e *Anchontophoenix cunninghamiana* por duas populações de macacos-prego (*Celus apella*). Anais de Etologia, v.20, p.326, 2002.

Tan, A.W.Y., Luncz, L., Haslam, M., Malaivijitnond, S & Gumert, M, D. (2016). Complex processing of prickly pear cactus *(Opuntia sp.)* by free-ranging long-tailed macaques: preliminary analysis for hierarchical organisation. *Primates* 57, 141–147 (2016). https://doi.org/10.1007/s10329-016-0525-3

Tylor, E. B. (1873). Primitive culture; researchers into the development of mythology, philosophy, religion, language, art and custom.

van de Waal, E., Borgeaud, C. & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate´s foraging decisions. *Science*, 340 (6131), 483-485.

van de Waal, E., Renevey, N., Favre, C. M., Bshary, R. (2010). Selective attention to philopatric models causes direct social learning in wild vervet monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. RSPB:20092260

van Schaik, C. P. (2003). Local traditions in orangutans and chimpanzees: social learning and social tolerance. Pp. 297-328 em Fragaszy DM & Perry S (eds.), *The biology of traditions: models and evidence*. Cambridge University Press, Cambridge.

van Schaik C. P. & Pradhan G. R. (2003). A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition. *Journal of Human Evolution* 44:645–664.

van Schaik, C. P.; Deaner, R. O. & Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution*, 36, 719-741.

van Schaik, C. P. (2003). Social learning and social tolerance in orangutans and chimpanzees. In: D. Fragaszy & S. Perry (eds.) The Biology of traditions: models and evidence, 297-328. Cambridge: Cambridge University Press.

Visalberghi, E. (1990). Tool use in *Cebus*. *Folia Primatologica* 54:146-154.

Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E. B., Izar, P., Oliveira, M. G. & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology,* 132, 426-444.

Visalberghi, E. & Adessi, E. (2003). Food for thought: social learning about food in feeding capuchin monkeys. Em: S. Perry, D. M. Fragaszy (eds.): The Biology of Tradition: models and evidence. Cambridge University Press, Massachussets, MA, USA.

Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Ramos da Silva, E. D., Andrade, F..R.D., Ottoni, E. B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates,* 50, 95–104

Visalberghi, E., Haslam, M., Spagnoletti, N. E Fragaszy, D. (2013). Use of stone hammer tools and anvils by bearded capuchin monkeys over time and space: construction of an archeological record of tool use. *Journal of Archaeological Science*, 40, 3222-3232.

Visalbeghi, E., Fragaszy, D. M. & Rumbaugh, S. (1995). Performance in tool-using task by common chimpanzees *(Pan trogodytes)*, bonobos *(Pan paniscus)*, an orangutan

(Pongo pygmaeus) and capuchin monkeys *(Cebus apella)*. *Journal of Comparative Psychology,* v.109 (1), 52-60.

Waga, I., Dacier, A. K., Pinha, P. S., Tavares, M. C. H. (2006). Spontaneous tool use by wild capuchin monkeys (Cebus libidinosus) in the cerrado. *Folia Primatologica*, v.77, 337-344.

Weir, A. A. S., Kenward, B., Chappell, J & Kacelnik, A. (2002). Lateralization of tool use in New Caledonian crows *(Corvus moneduloides)*. *Proceedings of the Royal Society B.* 271S344–S346http://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0183

Westergaard, G. C. & Fragaszy, D. M. (1987). The manufacture and use of tools by capuchins monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Pyschology*, v.101, n.2, 159-168.

Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1993). Use of a tool-set by capuchin monkeys *(Cebus apella). Primates*.

Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1994). A simple stone-tool technology in monkeys. *Journal of Human Evolution,* 27(5), 399-404.

Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1995). The production and use of digging tools by monkeys: A nonhuman primate model of a hominid subsistence activity. *Journal of Anthropological Research*, 51(1), 1-8.

Whiten, A. & Ham, R. (1992). On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behavior* 21:239-283.

Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama. Y, Tutin C. E. G., Wrangham R. W. & Boesch C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682-685.

Whiten, A. & Boesch, C. (2001) The cultures of chimpanzees. *Scientific American*, 61-67.

Whiten, A., Schick, K. & Toth, N. (2009). The evolution and cultural transmission of percussive technology: integrating evidence from palaeoanthropology and primatology. *Journal of Human Evolution*. 57 (4), 420-435. doi:10.1016/j.jhevol.2008.12.010

Whiten A. & van de Waal. (2018). The pervasive role of social leaning in primate lifetime development. *Behavioral Ecology and Sociobiology.*

APÊNDICES

APÊNDICE A. Data de coletas de dados do experimento de uso de sondas, indicando a duração da coleta para cada dia e a condição de exposição grupo OA).

FASE	DATA	DURAÇÃO	CONDIÇÃO	VARETAS
Habituação I	25.10.18	00:12:52	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	26.10.18	01:42:23	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	27.10.18	00:30:16	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	28.10.18	00:27:28	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	29.10.18	00:50:43	Caixa vazia	Não disponibilizadas
Habituação II	06.11.18	01:47:01	Caixa aberta / melaço	Disponibilizadas
	07.11.18	00:45:18	Caixa aberta / melaço	Disponibilizadas
Teste	11.11.18	00:23:18	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	12.11.18	00:18:45	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	13.11.18	00:45:11	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	15.11.18	00:09:08	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	17.11.18	00:31:13	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	21.11.18	00:29:49	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	23.11.18	00:42:47	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	24.11.18	00:27:01	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	26.11.18	00:21:31	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	27.11.18	00:21:29	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	29.11.18	01:02:14	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	30.11.18	00:07:06	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	04.12.18	00:02:49	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	06.12.18	00:57:01	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	09.12.18	00:42:18	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	14.12.18	00:29:53	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	16.12.18	00:19:08	Caixa fechada	Não disponibilizadas
Pós-teste	22.12.19	01:11:06	Caixa fechada	Disponíveis pré-inseridas
	28.12.19	00:48:43	Caixa fechada	Disponíveis pré-inseridas

APÊNDICE B. Datas de coletas de dados do experimento do uso de sondas, indicando a duração da coleta para cada dia, a condição de exposição da caixa-problema e a disponibilidade de varetas (grupo GB).

FASE	DATA	DURAÇÃO	CONDIÇÃO	VARETAS
Habituação I	11.11.18	01:45:08	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	12.11.18	00:39:43	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	13.11.18	00:12:28	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	14.11.18	01:11:29	Caixa vazia	Não disponibilizadas
	15.11.18	00:07:53	Caixa vazia	Não disponibilizadas
Habituação II	23.11.18	01:49:57	Caixa aberta / melaço	Disponibilizadas
	24.11.18	02:01:31	Caixa aberta / melaço	Disponibilizadas
Teste	25.11.18	00:32:12	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	27.11.18	01:15:01	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	28.11.18	00:59:43	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	29.11.18	00:21:37	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	30.11.18	00:40:18	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	01.12.18	00:05:12	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	02.12.18	00:44:48	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	03.12.18	01:16:19	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	04.12.18	00:22:22	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	07.12.18	00:11:06	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	08.12.18	01:00:41	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	09.12.18	01:17:18	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	10.12.18	00:33:18	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	11.12.18	00:19:46	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	14.12.18	00:42:11	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	15.12.18	00:27:29	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	16.12.18	00:48:36	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	21.12.18	00:07:03	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	23.12.18	00:37:12	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	29.12.18	00:15:36	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	06.01.19	01:02:27	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	07.01.19	00:14:26	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	08.01.19	00:18:09	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	09.01.19	00:23:23	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	12.01.19	00:19:26	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	13.01.19	00:29:28	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	14.01.19	00:42:10	Caixa fechada	Não disponibilizadas

	19.01.19	00:13:22	Caixa fechada	Não disponibilizadas
	20.01.19	00:52:16	Caixa fechada	Não disponibilizadas
Pós-teste	22.01.19	00:24:15	Caixa fechada	Disponíveis pré-inseridas
	23.01.19	00:48:28	Caixa fechada	Disponíveis pré-inseridas

APÊNDICE C. Datas de coletas de dados do experimento do uso de pedras para cavar, indicando a duração da coleta para cada dia e a condição de exposição.

FASE	DATA	DURAÇÃO	CONDIÇÃO
Habituação	05.01.19	00:23:53	Buracos descobertos
Habituação	06.01.19	00:41:13	Buracos descobertos
Habituação	09.01.19	00:12:39	Buracos descobertos
Habituação	10.01.19	00:17:17	Buracos descobertos
Fase de Teste 2	13.01.19	01:18:09	Buracos semicobertos
Fase de Teste 2	17.01.19	00:27:11	Buracos semicobertos
Fase de Teste 3	21.01.19	00:54:12	Buracos cobertos
Fase de Teste 3	24.01.19	00:32:28	Buracos cobertos

APÊNDICE D. Características físicas dos martelos transportados entre sítios de quebra na área do PNSCo – distância de transporte, peso dos martelos, (c) comprimento, (l) largura e (e) espessura dos martelos.

			Medidas		
Tipo Rocha	Distância	Peso	C	L	E
arenito	1,96	618,2	125,95	113,54	50,45
limonita	14,20	227,10	104,92	41,42	36,71
arenito	0,87	372,8	98,89	45,92	55,72
arenito	0,54	116,6	72,23	45,84	25,21
limonita	4,04	437,4	106,89	88,20	42,95
limonita	8,62	149,3	82,16	41,92	25,34
limonita	13,16	228,8	78,24	59,33	26,91
limonita	9,16	216,1	112,33	75,90	42,57
arenito	1,74	169,3	75,34	49,82	26,98
limonita	12,35	134,2	73,57	58,95	31,59
arenito	4,82	1078,5	200,11	64,31	49,58
arenito	1,79	346,8	99,19	68,34	46,15
limonita	9,42	93,6	61,56	40,48	36,50
arenito	7,31	161,2	73,58	46,48	34,67
arenito	3,57	169,3	75,34	49,82	26,98
arenito	10,16	350,4	98,55	74,28	36,80
limonita	10,39	110	74,43	38,60	27,54
limonita	7,68	94,2	60,44	39,31	19,06
arenito	0,85	147,2	86,04	68,12	25,13
arenito	0,80	74,2	69,10	45,40	24,53
arenito	3,17	163,9	89,42	59,34	25,97
arenito	6,89	553,9	131,21	79,73	33,35
arenito	2,22	242,9	96,70	63,99	32,41
limonita	11,1	194,2	86,4	65,69	34,64
arenito	7,83	69,6	56,24	43,03	31,13
limonita	21,03	170,1	94,45	74,15	26,65
arenito	2,27	242,9	96,70	63,99	32,41
arenito	3,15	475,6	104,90	84,58	23,72
arenito	4,03	69,8	56,24	43,03	31,13
arenito	10,33	201,2	89,26	67,63	31,48
arenito	1,21	117,2	95,01	49,18	26,54
arenito	4,54	603,6	152,68	98,41	39,99
limonita	11,10	538,9	155,49	70,02	36,32
arenito	1,23	417,6	86,71	59,41	52,97
arenito	3,03	182,4	84,24	54,98	36,95
limonita	6,01	565,7	93,27	76,53	56,81
limonita	2,07	440,4	112,43	78,81	33,90
limonita	9,86	494,7	130,87	77,60	29,02
arenito	5,75	603,3	151,15	83,69	22,17
limonita	10,3	445,5	92,14	56,78	56,36
limonita	11,26	224,3	66,21	53,93	37,03

arenito	6,43	186,6	81,53	44,83	30,27
limonita	18,19	418,3	95,77	65,21	37,18
limonita	5,29	611,9	111,74	71,44	59,47
limonita	14,26	273,7	95,37	48,11	29,01
arenito	3,48	343,7	112,70	72,81	24,72
limonita	14,05	565,7	93,27	76,53	56,81
limonita	1,43	262,8	78,54	72,86	29,53
arenito	10,16	180,7	82,40	60,00	35,37
arenito	4,31	256,5	88,35	63,20	29,31
arenito	1,73	262,8	78,54	72,86	29,53
arenito	3,16	599,6	92,88	86,28	58,54
arenito	4,17	504,4	127,89	112,16	38,23
arenito	4,03	287,6	58,25	41,52	13,69
arenito	8,46	528,8	150,59	111,21	24,94
arenito	5,18	476,7	112,68	64,65	41,70

APÊNDICE E. Teste de correlação entre ferramentas líticas para quebra de frutos encapsulados e rochas de superfície.

		Levene's Test for Equality of Variances		t-test for Equality of Means						
									95% Confidence Interval of the Difference	
		F	Sig.	t	df	Sig. (2-tailed)	Mean Difference	Std. Error Difference	Lower	Upper
peso (g)	Equal variances assumed	11,835	,001	8,495	1140	,000	111,88440	13,17034	86,04358	137,72522
	Equal variances not assumed			9,155	778,534	,000	111,88440	12,22094	87,89451	135,87429
comp.	Equal variances assumed	,426	,514	8,088	1141	,000	15,43710	1,90872	11,69211	19,18209
	Equal variances not assumed			7,979	630,650	,000	15,43710	1,93464	11,63798	19,23622
larg.	Equal variances assumed	,012	,912	8,716	1141	,000	11,08395	1,27164	8,58893	13,57897
	Equal variances not assumed			8,747	655,376	,000	11,08395	1,26718	8,59573	13,57218
esp.	Equal variances assumed	,305	,581	8,261	1141	,000	6,80080	,82320	5,18564	8,41596
	Equal variances not assumed			8,060	615,213	,000	6,80080	,84380	5,14372	8,45788

APÊNDICE F. Teste de correlação entre a oferta de recursos animais e vegetais sazonalmente e registro de novos sítios de quebra.

		Levene's Test for Equality of Variances		t-test for Equality of Means						
									95% Confidence Interval of the Difference	
		F	Sig.	t	df	Sig. (2-tailed)	Mean Difference	Std. Error Difference	Lower	Upper
Recurso Animal	Equal variances assumed	,267	,616	2,424	10	,036	13,00686	5,36569	1,05136	24,96235
	Equal variances not assumed			2,539	9,878	,030	13,00686	5,12238	1,57437	24,43934
Recurso Vegetel	Equal variances assumed	,018	,896	,281	10	,784	,34371	1,22318	-2,38169	3,06912
	Equal variances not assumed			,280	8,626	,786	,34371	1,22885	-2,45463	3,14206
Sitios Novos	Equal variances assumed	1,436	,258	-1,576	10	,146	-24,31429	15,42610	-58,68577	10,05720
	Equal variances not assumed			-1,471	6,566	,188	-24,31429	16,52844	-63,92748	15,29891

APÊNDICE G. Teste de correlação entre dimensões dos martelos e distância do transporte.

		Levene's Test for Equality of Variances		t-test for Equality of Means						
									95% Confidence Interval of the Difference	
		F	Sig.	t	df	Sig. (2-tailed)	Mean Difference	Std. Error Difference	Lower	Upper
Distância do transporte	Equal variances assumed	3,857	,055	-5,977	54	,000	-6,07385	1,01612	-8,11105	-4,03665
	Equal variances not assumed			-5,385	30,734	,000	-6,07385	1,12791	-8,37505	-3,77265
Peso do martelo	Equal variances assumed	,386	,537	,275	54	,784	15,20455	55,32134	-95,70806	126,11715
	Equal variances not assumed			,289	51,725	,774	15,20455	52,59957	-90,35756	120,76665
Comp. do martelo	Equal variances assumed	1,330	,254	,634	54	,529	4,88813	7,71585	-10,58122	20,35748
	Equal variances not assumed			,677	53,132	,501	4,88813	7,21799	-9,58849	19,36474
Larg. do Martelo	Equal variances assumed	,697	,407	,766	54	,447	3,89329	5,08189	-6,29529	14,08187
	Equal variances not assumed			,814	52,687	,419	3,89329	4,78216	-5,69984	13,48642
Esp. do Martelo	Equal variances assumed	,054	,818	-1,054	54	,297	-3,11866	2,95907	-9,05123	2,81391
	Equal variances not assumed			-1,035	42,185	,307	-3,11866	3,01439	-9,20116	2,96383

APÊNDICE H. Teste de correlação entre peso dos martelos e profundidade dos buracos cavados com pedras (observação indireta).

		Levene's Test for Equality of Variances		t-test for Equality of Means						
									95% Confidence Interval of the Difference	
		F	Sig.	t	df	Sig. (2-tailed)	Mean Difference	Std. Error Difference	Lower	Upper
Peso da pedra	Equal variances assumed	5,738	,029	2,152	16	,047	44,88000	20,85447	,67050	89,08950
	Equal variances not assumed			2,342	12,386	,037	44,88000	19,16113	3,27547	86,48453

APÊNDICE I. Descrição estatística das dimensões dos frutos encapsulados coletados no PNSCo.

Fruto		N	Minimum	Maximum	Mean	Std. Deviation	Variance
Maniçoba	Peso	100	,70	1,50	1,2690	,15155	,023
	Comprimento	100	13,62	19,10	17,3784	1,00556	1,011
	Largura	100	8,26	15,50	14,1007	,90019	,810
	Valid N (listwise)	100					
Jatobá	Peso	100	4,00	83,70	29,6140	16,25536	264,237
	Comprimento	100	42,69	147,30	95,9571	20,04601	401,842
	Largura	100	27,86	99,89	43,7562	9,24702	85,507
	Valid N (listwise)	100					
Mirindiba	Peso	100	,60	2,90	1,7890	,53615	,287
	Comprimento	100	15,03	29,22	21,9214	2,85298	8,140
	Largura	100	8,26	25,31	15,4058	3,44854	11,892
	Valid N (listwise)	100					
Coco	Peso	14	3,60	5,10	4,4071	,57307	,328
	Comprimento	14	25,76	45,47	34,8571	5,59654	31,321
	Largura	14	13,38	26,66	18,5571	3,79627	14,412
	Valid N (listwise)	14					

APÊNDICE J. Frequência absoluta do uso de ferramentas líticas de quebrar dos grupos GB, OA e BC, por sexo e faixa etária. (MA) macho adulto, (FA) fêmea adulta, (MS) Macho subadulto, (MJ) macho juvenil, (I in) Infantes de sexo indeterminado.

	F. Etária	Pedras	N° / Ind.	% Total / F. Etária	Média / Ind.	% Total / Ind.
GB	MA	71	3	30,74%	23,7	10,24%
	FA	35	3	15,15%	11,7	5,05%
	MS	16	1	6,93%	17,0	6,93%
	MJ	15	2	6,49%	7,5	3,24%
	I (in)	18	3	7,79%	6,0	2,59%
OA	MA	41	2	17,75%	20,5	8,87%
	FA	17	1	7,36%	17,0	7,36%
	MS	3	1	1,30%	3,0	1,30%
	FJ	4	2	1,73%	2,0	0,86%
	I (in)	8	2	3,46%	4,0	1,73%
AC	MA	3	1	1,30%	3,0	1,30%
	FA	0	2	0,00%	0,0	0,00%
	MJ	0	1	0,00%	0,0	0,00%
	I (in)	0	1	0,00%	0,0	0,00%
TOTAL		231	25	100,00%		