



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO
DE CIÊNCIAS DA VIDA E DA
NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE
NEOTROPICAL**

**MANIPULAÇÃO DE OBJETOS E USO DE FERRAMENTAS EM MACACOS-PREGO
URBANOS (*Sapajus* sp.)**

DENISE BENDER

Foz do Iguaçu
2024



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**MANIPULAÇÃO DE OBJETOS E USO DE FERRAMENTAS EM MACACOS-PREGO
URBANOS (*Sapajus sp.*)**

DENISE BENDER

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Lucas de Moraes Aguiar

Foz do Iguaçu
2024

DENISE BENDER

**MANIPULAÇÃO DE OBJETOS E USO DE FERRAMENTAS EM MACACOS-PREGO
URBANOS (*Sapajus sp.*):**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente



LUCAS DE MORAES AGUIAR

Data: 08/03/2024 15:46:49-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Lucas de Moraes Aguiar

Orientador

UNILA / UFPR

Documento assinado digitalmente



ANA PAULA VIDOTTO MAGNONI

Data: 12/03/2024 10:40:03-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Ana Paula Vidotto Magnoni

Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Documento assinado digitalmente



EDUARDO BENEDICTO OTTONI

Data: 11/03/2024 14:16:58-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Eduardo Benedicto Ottoni

Universidade de São Paulo (USP)

Foz do Iguaçu, 29 de janeiro 2024.

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - PTI

B458

Bender, Denise.

Manipulação de objetos e uso de ferramentas em macacos-prego urbanos (*Sapajus sp.*) / Denise Bender. -
Foz do Iguaçu, 2024.

41 f.: il., color.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Instituto Latino-Americano
de Ciências da Vida e da Natureza, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical. Foz do Iguaçu
- PR, 2024.

Orientador: Prof. Dr. Lucas de Moraes Aguiar.

1. Cultura material. 2. Martelo e bigorna (Ferramentas). 3. Sondas (Ferramentas). 4. Contêineres
(Ferramentas). 5. Vida selvagem urbana. I. Aguiar, Prof. Dr. Lucas de Moraes. II. Título.

CDU 574.1:591.5

AGRADECIMENTOS

À minha nona Mercedes (*in memoriam*), por ter instigado ao conhecimento da natureza.

À minha mãe, por ter me mostrado quão importante e árdua é a luta na Educação.

Ao meu pai, que me ensinou a amar e respeitar aos animais, e também a me localizar na mata.

Sem esses primeiros passos eu permaneceria em laboratório, definitivamente.

Ao meu Tio Nilson, por se envolver com meu aprendizado e perguntar das minhas notas desde 1998.

Ao meu irmão Davi, por me manter desafiada desde o momento no qual fomos apresentados.

Ao Kc, que traduz as coisas que falo quando estou nervosa desde a graduação e segura minha mão e coração desde então.

À minha amiga Bianca, pelos melhores abraços do mundo e por recentemente, me dar mais amor ainda, o Liam, meu afilhado que me dá coragem, esperança e amor abraçando minha perna nesses tempos difíceis.

À Atsler, grande amiga de fofocas, análises, estudos e desesperos.

À Gessyca, minha parceira da pós, por me abrigar por dias em sua casa, fazer comidas deliciosas, ser parceira de bar e me mostrar um tanto da tríplice fronteira.

À Ênio, Juan e Felix por todas refeições feitas juntos na mesa, por conviverem com meus surtos, por serem parceiros de bar, e principalmente por serem minha família de Foz.

À Joe, por me acolher de início e me mostrar o outro lado da tríplice fronteira. E por todos os papéis infinitos e improváveis.

À Mitzi e Sirene, que me escolheram em Foz e me acalmam com seu ronronar até hoje.

Aos estudantes do CESC, jamais pensei que conviver diariamente com adolescentes faria eu me sentir mais viva ainda.

Aos macacos do Ipê, por terem permitido que os acompanhassem e proporcionado tantas experiências e desafios únicos.

Ao secretário do PPGBN, por ser um profissional excelente e exemplar, mas acima disso, saber atender aos discentes com humanidade e humor.

Aos Professores que contribuíram na minha formação durante esse período e me mantiveram motivada.

Principalmente, ao meu orientador, Lucas, por todo ensinamento, persistência e paciência. Com certeza, a pessoa mais humana e admirável do meio acadêmico que tive contato.

"Chegará o dia em que os homens conhecerão o íntimo dos animais, e nesse dia um crime contra um animal será considerado um crime contra a humanidade."

- Leonardo da Vinci

BENDER, Denise. **Manipulação de objetos e uso de ferramentas em macacos-prego urbanos (*Sapajus sp.*)**. 2024. 41 páginas. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2024.

RESUMO

As manipulações complexas de objetos pelos primatas consistem na utilização das mãos e pés, às vezes com apoio da cauda, para realizarem ações através de movimentos combinatórios. Podem ser uma condição necessária para o uso de ferramentas, já que aumentam a familiaridade dos indivíduos com os objetos, estando relacionadas às habilidades bem-sucedidas de resolução de problemas, e o emprego desses objetos como ferramentas. Tais comportamentos em primatas não-humanos têm implicações para a compreensão da evolução do uso de ferramentas em humanos. As ferramentas de sondas são observadas em populações selvagens de macaco-prego (*Sapajus spp.*), sendo relatadas para acessar pequenas presas (insetos ou lagartos) em fendas de rochas e troncos, mel de ninhos de vespas, para cutucar sapos e cobras venenosas e raramente relatadas para acessarem e beber água. Portanto, foi investigado a manipulação de objetos e o uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus sp.*) em um fragmento urbano em Foz do Iguaçu, Sul do Brasil, onde há intenso contato com os humanos, seus alimentos e objetos descartados. Foram realizadas observações de janeiro a setembro de 2019, usando métodos amostragem de animal focal e *ad libitum*, com quatro dias amostrais mensais para cada método. Houveram 611 registros de manipulações de objetos, sendo mais utilizados os objetos de origem antrópica (61,7%, n = 234) e os indivíduos juvenis tiveram maior frequência no comportamento (77,4%; n = 473), possuindo alta tolerância de observadores próximos durante as manipulações. 87,7% das manipulações foram realizadas com o padrão motor de combinação simples de objetos em contato com superfícies, geralmente executando percussão. Foram registrados 20 eventos de uso de ferramentas, utilizando várias técnicas e diferentes objetos para obterem acesso à água, entre elas o uso de sonda, esponja e de “contêineres”, esta sendo uma nova técnica registrada em macacos-prego. Houve mais frequência de uso de ferramenta para acessar recurso hídrico durante a estação seca, dando suporte à hipótese da escassez de recursos. Nossos resultados ilustram que os macacos-prego são versáteis para utilizarem ferramentas para acessar água que é um recurso escasso no fragmento e contribuem para o conhecimento sobre o *kit* de ferramentas de primatas em ambientes urbanos.

Palavras-chave: cultura material; martelo e bigorna; sondas; contêineres; vida selvagem urbana.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1 Área de estudo	12
2.2 Sujeitos de estudo	13
2.3 Coleta e análise dos dados	14
3. RESULTADOS	17
3.1 Manipulações de objetos	17
3.2 Usos de ferramentas	21
3.2.1 <i>Uso de esponjas</i>	22
3.2.2 <i>Uso de sondas</i>	23
3.2.3 <i>Uso de martelo e bigorna</i>	23
3.2.4 <i>Uso de contêineres</i>	24
3.2.5 <i>Uso de ferramentas e índices de chuvas e de temperaturas</i>	27
4. DISCUSSÃO	28
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
6. REFERÊNCIAS	35

1. INTRODUÇÃO

Os macacos-prego do gênero *Sapajus* estão amplamente distribuídos na América do Sul, desde a bacia Amazônica, passando por todo o Brasil até o Paraguai e nordeste da Argentina (Alfaro et al., 2012). Ao longo de sua distribuição, ocupam diversos tipos de ambientes, que incluem desde os mais secos, como ambiente de Cerrados e Caatingas, até os mais úmidos como a Amazônia e a Mata Atlântica. Vivem em grupos sociais (5-40 indivíduos) multi-machos e multi-fêmeas adultos e indivíduos imaturos de várias idades (Carosi et al., 2005). São classificados como forrageadores extrativistas (Izawa, 1980) e possuem grande flexibilidade comportamental, habilitando-os habitar ampla variedade de habitats (Fragaszy, 1990; Perry et al., 2008), permitindo a sobrevivência em fragmentos antropizados e degradados (Fragaszy et al., 2004; Moura & Lee, 2004). Embora os ambientes antrópicos possam proporcionar algumas vantagens aos animais (suplementação alimentar, baixo risco de predação e aumento do tempo livre), estes também podem aumentar o risco de atropelamentos, eletrocussões, intoxicação, conflitos com seres humanos e outros estímulos estressantes, podendo haver necessidade de ajustes em seus padrões de atividades e uso de recursos (artificiais ou exóticos) (Visalberghi & Addessi, 2003).

A sazonalidade impõe a substituição de recursos nos períodos de escassez (Melin et al., 2014), exigindo a exploração de recursos alimentares substitutos de difícil acesso e que necessitam de habilidades manipulativas complexas para a aquisição, tal como o acesso a alimentos encapsulados ou incrustados (Fragaszy et al., 2004). Devido à alta capacidade cognitiva, habilidades motoras de preensão e destreza manual (Brunon et al., 2014; Spinozzi et al., 2007), os macacos-prego executam movimentos independentes dos dedos e uma variedade de apertos de precisão (Christel & Fragaszy, 2000; Spinozzi et al., 2004; Truppa et al., 2016), além de uma ampla gama de tarefas manipulativas (Fragaszy et al., 2004) e o uso de ferramentas (Phillips & Hopkins, 2007) como estratégias de forrageamento, que podem ampliar o leque alimentar incluindo em épocas de escassez.

As manipulações complexas de objetos consistem na utilização das mãos e pés, às vezes com apoio da cauda, para realizarem ações por meio de movimentos combinatórios (Torigoe, 1985). Além da cognição, acredita-se que tanto a morfologia quanto a ecologia influenciam no surgimento dessas manipulações pelos indivíduos (Cunningham et al., 2006; Gruber et al., 2010). A manipulação de objetos também reflete fatores individuais e sociais, sendo possível detectar mudanças durante o desenvolvimento e a influência de outros indivíduos (Hayashi, 2015). As manipulações podem ser uma condição necessária para desenvolver o comportamento de uso de ferramentas, já que aumentam a familiaridade dos indivíduos com os objetos, estando relacionadas às habilidades bem-sucedidas de

resolução de problemas, sendo provável o emprego como ferramentas (Estienne et al., 2019; Frigaszy & Adams-Curtis, 1991; Hayashi et al., 2006).

De acordo com Beck (1980), o uso de ferramentas é definido como “o emprego externo de um objeto ambiental independente, onde se possa alterar eficientemente sua forma, posição ou condição de outro objeto, de outro organismo ou do próprio usuário”, sendo visto como um ato de expandir os limites corpóreos dos indivíduos (Frigaszy et al., 2004). O uso de ferramentas por primatas é aplicado principalmente em contextos de forrageamento, particularmente para a obtenção de alimentos (Bentley-Condit & Smith, 2010; Koops et al., 2014), permitindo a expansão da dieta do indivíduo (Spagnoletti et al., 2012). Entre os primatas sul-americanos, os caiararas (gênero *Cebus* Erxleben, 1977) e principalmente os macacos-prego (gênero *Sapajus*), são conhecidos por serem capazes de usar ferramentas em cativeiro e em vida livre, em populações urbanas e selvagens (Frigaszy et al., 2004; Shumaker et al., 2011).

Além das reduções sazonais na disponibilidade de frutas, outras variáveis podem ter influências significativas nas inovações, aquisição e manutenção de habilidades tecnológicas em primatas, como por exemplo: abundância de alimentos de difícil acesso, terestrialidade dos indivíduos (Meulman et al., 2013), disponibilidade de materiais (exemplo: pedras, bigornas), de tempo e baixo risco de predação (Frigaszy et al., 2004). O uso de ferramentas pode ser visto como um oportunismo ecológico em situações que podem interferir no comportamento de forrageamento da espécie, havendo duas principais hipóteses propostas para explicar a distribuição de tal comportamento em macacos-prego selvagens (Spagnoletti et al., 2012). A hipótese da necessidade propõe que a principal força para o surgimento do uso de ferramentas é a baixa disponibilidade de recursos, favorecendo o uso de ferramentas para acessar alimentos substitutos durante épocas de escassez (Moura & Lee, 2004). Já a hipótese da oportunidade sugere que a presença de alimentos que requerem processamento tecnológico e a presença de matéria-prima para uso de ferramentas seriam um fator crítico (Smith, 2016). Já foram realizados testes dessas hipóteses para macacos-prego, e a da oportunidade recebeu suporte (Falótico et al., 2017; Spagnoletti et al., 2012).

Variações no uso de ferramentas foram descritas entre e dentro das espécies e em diferentes regiões geográficas. Essas diferenças intraespecíficas no uso de ferramentas levantam a questão das condições ecológicas que podem levar diferentes populações a variar os comportamentos de uso de ferramentas (Falótico & Ottoni, 2023; Meulman et al., 2013). Além disso, o ambiente social parece fornecer uma base para que os macacos-prego aprendam habilidades técnicas (Frigaszy et al., 2013).

O *kit* de ferramentas utilizado pelos macacos-prego é bastante variado e *Sapajus libidinosus* se destaca como a espécie mais pesquisada, com um repertório de uso de ferramentas amplamente documentado. Algumas populações apresentam o uso habitual de ferramentas de pedra como martelo

e bigorna para quebras (Falótico et al., 2017, 2018, 2019; Presotto et al., 2020; Visalberghi et al., 2015), havendo também registros de usos como armas, para acessar parceiros sexuais e para comunicação sonora (Falótico & Ottoni, 2013; Fernandes, 1991; Mendes et al., 2000; Moura, 2007). Também há registros sobre uso de ferramentas em outras espécies do gênero na natureza, porém com menor frequência, sendo necessários mais estudos. Entre os registros há *Sapajus* sp. usando esponja em ambiente urbano (Aguiar et al., 2014); *Sapajus flavius* utilizam martelos (Ferreira et al., 2009) e sondas (Souto et al., 2011); *Sapajus apella* também utilizam ferramentas como martelo (Boinski et al., 2000; Fernandes, 1991); *Sapajus nigritus* usando ferramentas para martelar sementes palmeiras (Rocha et al., 1998) e sondagem (Garber et al., 2012), e também há evidências indiretas do uso de ferramentas por *Sapajus xanthosternos* para quebrar nozes em seis populações (Canale et al., 2009).

Apesar da diversidade de comportamentos e de seus objetivos, a maioria das observações do uso de ferramentas em macacos estão associadas ao forrageamento (Allritz et al., 2013; Haslam, 2018; Haslam et al., 2018; Tan et al., 2015; Whiten et al., 1999). Mais especificamente, a manipulação de objetos como martelos para obter alimentos é a ferramenta mais frequentemente observada nos macacos-prego e em primatas em geral, tanto em populações selvagens como urbanas (Falótico et al., 2018; Ottoni & Izar, 2008). Ferramentas para acessar recursos alimentares podem ser resultados de manipulações combinadas como a produção e uso de sondas (Mannu & Ottoni, 2009), para cavar substrato, para bater objetos (percussão), sendo esta última uma manipulação simples, comumente realizada por macacos de todas as idades (Fragaszy et al., 2004; Fragaszy & Adams-Curtis, 1997; Izawa & Mizuno, 1977; Moura & Lee, 2004). Embora o uso de ferramentas de pedra seja observado na maioria das populações de savana estudadas (Ottoni & Izar, 2008), o uso de sondas como ferramentas possui menos registros, sendo habitual para algumas populações de *Sapajus libidinosus*, mas ausente em outras da mesma espécie (Cardoso & Ottoni, 2016; Ottoni & Izar, 2008).

Devido à grande diversidade nos repertórios de uso de ferramentas por macacos-prego, sugere-se que exista variação cultural (Fragaszy & Perry, 2003; Ottoni & Izar, 2008), necessitando comparações abrangentes entre um maior número de locais (Falótico et al., 2018). Embora exista abundância de trabalhos sobre o uso de ferramentas entre primatas não-humanos, casos de manipulação mais simples de objetos são mais raramente divulgados (Huffman & Quiatt, 1986; Mazumder & Kaburu, 2021). Devido à manipulação provavelmente ser um comportamento precursor ao uso de ferramentas, investigar a manipulação de objetos pode fornecer informações cruciais sobre as condições ecológicas, sociais e cognitivas nas quais o uso da ferramenta pode surgir, principalmente novas adaptações da vida selvagem em ambientes urbanos.

O desenvolvimento da manipulação e do uso de objetos como ferramenta geralmente é realizado por meio da atividade exploratória, que gera oportunidades de aprendizagem sobre o

reconhecimento de ações, objetos, superfícies e relações espaciais para posteriormente realizar as combinações mais adequadas (Brunon et al., 2014; Resende et al., 2008; Takeshita et al., 2005). O aparecimento do uso de ferramentas em uma população pode ocorrer, então, através de tentativas e erros ou de *insights* individuais (Fragaszy & Visalberghi, 2004), mas a manutenção é entendida principalmente por meios do aprendizado social, que depende da persistência de informações socialmente transmitidas entre os indivíduos. Os macacos-prego tendem a reduzir a frequência de manipulação de objetos com o avanço da idade (Schino & Pinzaglia, 2018), mas em contrapartida, os indivíduos adultos tendem a ser os usuários mais habilidosos de ferramentas, enquanto que os juvenis geralmente observam o processo com a tolerância dos adultos (Ottoni et al., 2005). Os juvenis são menos propensos a obter sucesso na manipulação devido à seleção e combinação inadequada de objetos (Boinski et al., 2000), apesar de já possuírem os padrões motores (Fragaszy et al., 2004; Resende et al., 2008).

Os macacos-prego em um fragmento urbano de Foz do Iguaçu, Sul do Brasil, são provisionados, possuem acesso a diversos objetos descartados pela população, e o uso de ferramentas para o consumo de água em ocos de árvores já foi registrado, utilizando-se pão e galhos como esponjas e sondas (Aguiar et al., 2014). Para entender como ocorre o comportamento de manipulação de objetos e uso de ferramentas nesta população de macacos-prego, buscamos estudar os padrões e variações durante os comportamentos. Portanto, nós (i) investigamos o investimento de tempo da população na manipulação de objetos, (ii) comparamos as frequências sexo-etárias e o contexto socioecológico das manipulações e dos usos de ferramentas, (iii) pesquisamos qual a origem dos objetos utilizados, (iv) estimamos a frequência dos padrões motores utilizados pelos indivíduos e (v) buscamos relações entre manipulação e uso de ferramentas com a pluviosidade durante o período de pesquisa.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O grupo de estudo habita um fragmento florestal isolado (25°28'56.1"S e 54°33'55.9"O, Datum WGS84) de 4,75 ha de floresta estacional semidecidual imersa em uma matriz urbana em Foz do Iguaçu, Sul do Brasil, e é localmente conhecido como Bosque do Jardim Ipê ou Bosque dos Macacos. A área foi denominada Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos a partir do decreto municipal nº 31.349, de 28 de abril de 2023, tendo objetivo de preservar os ecossistemas naturais existentes, possibilitando a realização de pesquisas científicas e o desenvolvimento de

atividades de educação ambiental e de turismo ecológico. A região pertence ao domínio da Mata Atlântica (Ribeiro et al., 2009) e o clima é classificado como subtropical, com temperaturas médias variando entre 16° e 22°C e precipitação anual entre 1.000 e 2.000 mm (Brown & Zunino, 1990; Di Bitetti et al., 2003). O fragmento é cercado por residências e possui área de recreação, portanto a população tem livre acesso ao fragmento e frequentemente alimentam os macacos, além de despejarem lixo doméstico em seu interior (Suzin et al., 2017), o qual os macacos eventualmente manipulam. O fragmento não possui córregos ou lagos e a água disponível para os macacos é aquela proveniente das chuvas armazenadas em ocos de árvores. Além disso, durante o presente estudo, ocorreram construções civis de residências vizinhas ao fragmento, disponibilizando materiais e recipientes diversos que também armazenaram água das chuvas. Há árvores frutíferas exóticas (e.g., *Morus nigra*, *Mangifera* sp., *Psidium* sp., *Eriobotrya japonica* e *Persea americana*) e nativas (e.g., *Ficus* spp., *Syagrus romanzoffiana* e *Jacaratia spinosa*) de grande importância para os animais frugívoros (Suzin et al., 2017). Segundo Gonçalves et al. (2022) os indivíduos se alimentam frequentemente de *Campomanesia xanthocarpa* (9,97%), *Allophylus edulis* (9,65%), *Syzygium cumini* (4,63%) e *Syagrus romanzoffiana* (4,37%) quando considerado apenas alimentos adquiridos da floresta.

2.2 Sujeitos de estudo

O único grupo de macacos-prego que habita o Bosque do Jardim Ipê foi composto durante o estudo por 20 indivíduos (2 machos adultos, 4 fêmeas adultas, 3 subadultos, 9 juvenis e 2 infantes, de acordo com a classificação adaptada de Izawa, 1980). Esses macacos vivem em semiliberdade, pois estão isolados ali por não haver conexão do bosque com outros fragmentos florestais. Embora *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809) ocorra naturalmente na região, os animais do bosque possuem coloração da pelagem e o formato do topete semelhantes à de *Sapajus cay* (Illiger, 1815). Portanto, esses animais serão tratados como *Sapajus* sp. Eles provavelmente foram introduzidos na área, onde vivem há pelo menos 40 anos.

A Prefeitura Municipal de Foz do Iguaçu interrompeu o fornecimento de suplementação alimentar aos macacos do bosque em 2017. Em novembro de 2018 iniciou uma campanha espontânea dos moradores e comerciantes vizinhos ao bosque para alimentar os animais, sendo fornecidos vegetais e frutas de descartes, cerca de duas vezes por semana. A dieta dos macacos consiste principalmente de vegetais (69,8%), matéria animal (20,6%) e alimentos industrializados (9,5%), havendo maior consumo dos alimentos de origem antrópica (57,5%) do que os da floresta (42,4%), (Gonçalves et al., 2022).

2.3 Coleta e análise dos dados

Foi realizado um estudo piloto de 3 meses entre outubro e dezembro de 2018 para habituar os animais à observadora e testar a metodologia. Posteriormente, as coletas foram realizadas sistematicamente de janeiro a setembro de 2019, durante oito dias mensais, acompanhando o grupo do amanhecer ao anoitecer, totalizando 72 dias de coleta de dados.

Quatro dias de amostras mensais foram realizados com amostragem do animal-focal em indivíduos das diferentes classes sexo-etárias (machos e fêmeas adultas, subadultos e juvenis) de forma sequencial e continua para cada classe durante o período de coleta. Foi registrado o comportamento predominante do animal em amostragens instantâneas sequenciais a cada 30 segundos durante 10 minutos e com intervalos de 5 minutos entre os focais (Altmann, 1974; Kaplin & William, 2013). Grande parte dos indivíduos, particularmente os juvenis, possuem muitas semelhanças físicas, não sendo possível discriminar a identidade de cada indivíduo durante a coleta de dados. Porém alguns indivíduos possuem características físicas (como manchas e deficiências) que permitem a identificação dos mesmos, tal como o macho dominante, algumas fêmeas adultas e um indivíduo juvenil que não possui dedos na mão esquerda (João sem Braço). Contudo, procuramos estar sempre no centro do grupo para observar a maioria dos indivíduos, diminuindo a probabilidade de registrar o mesmo indivíduo em amostragens sequenciais.

Consideramos as seguintes categorias comportamentais: alimentação (ingestão de item alimentar), forrageamento (busca ativa por recursos alimentares), deslocamento (andar, saltar ou correr em diferentes extratos florestais), repouso (inatividade ou ausência conspícua de outros comportamentos), interação social (brincadeira, catação, etc.), interação com humanos (interação com visitantes ou com a observadora), atrito com animais domésticos e manipulação de objetos. Essas categorias foram quantificadas para analisar o orçamento diário dos animais, e avaliar o investimento de tempo que os macacos despendem em manipulação e uso de ferramentas dentre o rol de suas atividades.

Nos quatro dias subsequentes de amostragens foi utilizado o método *ad libitum* (Altmann, 1974), observando a maior quantidade de indivíduos possível no campo de visão para registrar os comportamentos com uso de objetos.

Os comportamentos de uso da ferramenta e a manipulação de objetos foram registrados por gravação de voz e/ou vídeo. Foi considerado um registro de manipulação quando o animal iniciou e encerrou o manuseio de um objeto (natural ou artificial) durante um tempo igual ou superior a 20 segundos (Melin et al., 2014). Já para registrar o uso de ferramenta, foram considerados comportamentos onde a manipulação finalística de objeto(s) para a resolução de um problema

conforme Beck (1980), citado acima. Para cada evento de manipulação ou uso de ferramentas foram anotadas informações descritivas e variáveis independentes, tais como a duração do evento, a classe sexo-etária do emissor, o tipo de objeto, audiência, isto é, indivíduos que estavam mais próximos do emissor, o estrato arbóreo, a possível função, e se houve sucesso ou não de acesso com o uso de ferramenta.

Para determinar a audiência de um evento, primeiramente identificamos o indivíduo responsável pelo comportamento, e registramos o quantitativo de indivíduos próximos (até 3 metros de distância do evento) que observavam atentamente o indivíduo emissor da manipulação ou uso de ferramentas por pelo menos 10 segundos. Estes eventos foram classificados de acordo com o quantitativo de observadores: sem audiência (nenhum indivíduo observando), 1 a 3 indivíduos, 4 a 6, 7 a 9 e 10 a 12 observando o evento de uso. Os eventos de manipulação foram classificados de acordo com os padrões motores descritos na Tabela 1, conforme Resende et al. (2008).

Tabela 1. Categorias de comportamento de manipulação de objetos (conforme Resende et al. 2008).

Classe manipulatória	Ação
Manipulação simples (MS)	Manipulação direta de objetos ou do substrato (por exemplo: segurar galho).
Manipulação combinatória 1 (C1)	Trazer um objeto em contato com uma superfície (por exemplo: bater um objeto contra uma superfície).
Manipulação combinatória 2 (C2)	A manipulação simultânea de dois objetos destacados (por exemplo: segurar uma pedra em cada mão e batê-los).
Manipulação combinatória 3 (C3)	A manipulação sequencial de dois objetos, relacionados à mesma atividade, um dos quais está em contato com o substrato (por exemplo, esmagar uma semente contra substrato com uma pedra) ou de três objetos (por exemplo, batendo duas sementes contra uma pedra).

Para categorizar o uso de ferramentas, utilizou-se as categorias de Frigaszy et al. (2004), onde a ordem refere-se ao número de relações entre objetos e superfícies que são necessárias para o número de ações em uma sequência (Tabela 2).

Tabela 2. Categorias de uso de ferramentas (conforme Frigaszy et al. 2004).

Classe de uso de ferramenta	Ação
Relações estáticas de primeira ordem (RE1)	Utilizar um objeto em uma superfície fixa ou objeto fixo para alcançar o objetivo (por exemplo utilizar pedra em uma semente fixa na superfície).

Relações dinâmicas de primeira ordem (RD1)	Utilizar objeto A em relação a um objeto B que se move. Como a ação com A altera o estado de B, B deve ser monitorado à medida que a ação avança. Por exemplo o ato de empurrar o alimento para fora de um tubo com um graveto.
Relações sequenciais de segunda ordem (RS2)	Utilizar objeto A em relação ao objeto B após a colocação do objeto B em relação a um terceiro objeto C (superfície ou objeto). Nesse caso, uma relação estática entre B e C e, em seguida, uma relação dinâmica entre A e B é produzida. Por exemplo, martelar uma pedra contra uma semente colocada sobre uma segunda pedra.
Relações de segunda ordem simultâneas (R2SI)	Objeto A em relação ao objeto B mantendo B em relação a C (superfície ou objeto). Nesse caso, duas relações dinâmicas (entre A e B e entre B e C) são coordenadas simultaneamente. Por exemplo, martelar uma pedra contra uma semente em uma superfície de bigorna, segurando a semente (para evitar que caia da bigorna).

Em relação às ferramentas de mergulho, considerou-se como o uso de ferramentas de sondas, a inserção de um objeto através de uma abertura de forma que sua extremidade entre em contato com um líquido, com um recurso alimentar, ou outro objeto alvo; ou segurar um objeto acima de um líquido e baixá-lo até que seja feito contato entre o objeto e o alvo (Steinberg et al., 2022). O uso de ferramenta do tipo esponja foi classificado quando houve ação de compactação de um objeto e a inserção do mesmo em um recipiente para atingir um alvo líquido, requerendo duas mãos: uma para guiar o material e outra para compactar. O objeto deve ter capacidade de absorver o líquido, e o animal usa ambas as mãos em várias posições para direcionar a ferramenta para o alvo (Shumaker et al., 2011). Para os usos de objetos que tiveram um outro padrão motor e forma do material para acessar líquidos, como por exemplo, a inserção de recipientes menores em maiores contendo líquido havendo a extração deste, foi classificada como uso de “contêiner” (Gruber et al., 2010).

Foram excluídos os registros de animal-focal no primeiro mês de amostragem devido à adaptação do método. O restante dos registros de padrão das atividades diárias foi expresso em frequências, calculadas a partir do número de ocorrências de cada categoria, dividido pelo total de registros. Para todas ocorrências de manipulações, cada dia amostral foi considerado uma repetição. Os objetos foram categorizados como de origem antrópica ou natural e aplicado o Teste T para

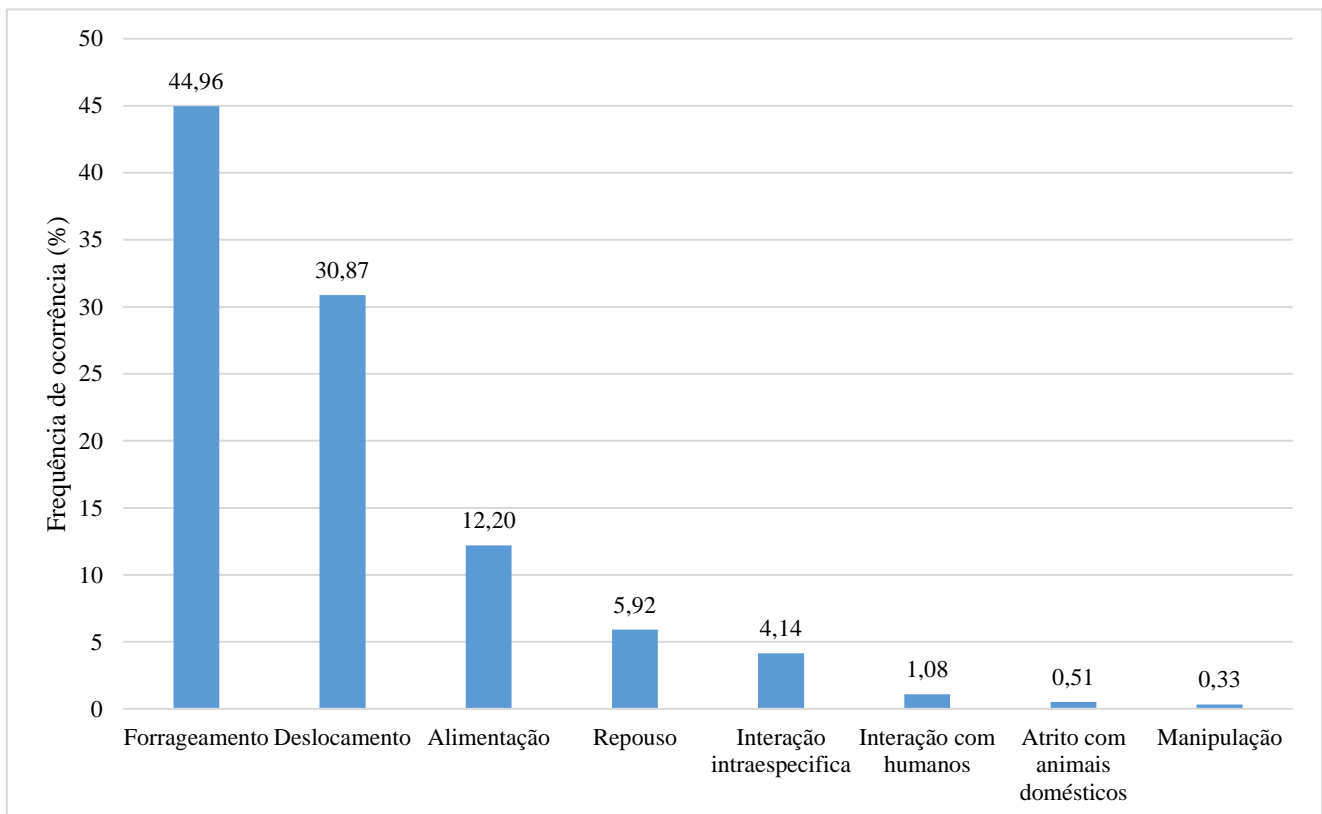
investigar se houve diferença de uso entre as distintas origens do material. Já para avaliar possíveis diferenças e identificar possíveis padrões entre as distintas classes sexo-etárias que manipularam objetos, categorias de padrões de manipulação e quantidade de indivíduos observando a ação de um emissor foram utilizadas Análises de Variância (ANOVA). Comparamos a quantidade de registros de uso de ferramentas com os dados pluviométricos e de temperaturas médias mensais, registrados pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) durante o período de coleta dos dados comportamentais, para entender em quais meses ou estação houve mais ocorrências de uso.

3. RESULTADOS

3.1 Manipulações de objetos

Os dados foram coletados por aproximadamente 865 horas de contato direto com o grupo de macacos-prego. Os indivíduos investiram mais tempo forrageando (44,96 %) e deslocando (30,87%), seguidos por alimentação (12,20%), repouso (5,92%), interação intraespecífica (4,14%), interação com humanos (1,08%) e manipulações de objetos (0,33%) (Figura 1). As manipulações de objeto tiveram a menor frequência de registros dentre as atividades diárias, não havendo registros de uso de ferramentas durante as amostragens por animal focal.

Figura 1. Investimento de tempo em atividades diárias por *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.



Registramos $n = 611$ manipulações de objetos com a metodologia de *ad libitum*, sendo que destas, 61,7% foram realizadas com materiais de origem antrópica, diferindo significativa das taxas de manipulação de objetos naturais (38,3%; $t = -4.5747$, $df = 66.68$, $p\text{-value} = < 0,05$) (Figura 2). Foram registradas manipulações envolvendo uma variedade de materiais antrópicos, tais como plásticos (garrafas, recipientes, sacolas), metais (latas descartáveis, dispositivos eletrônicos), papel (caixas e embalagens) e de vidros (garrafas, fragmentos).

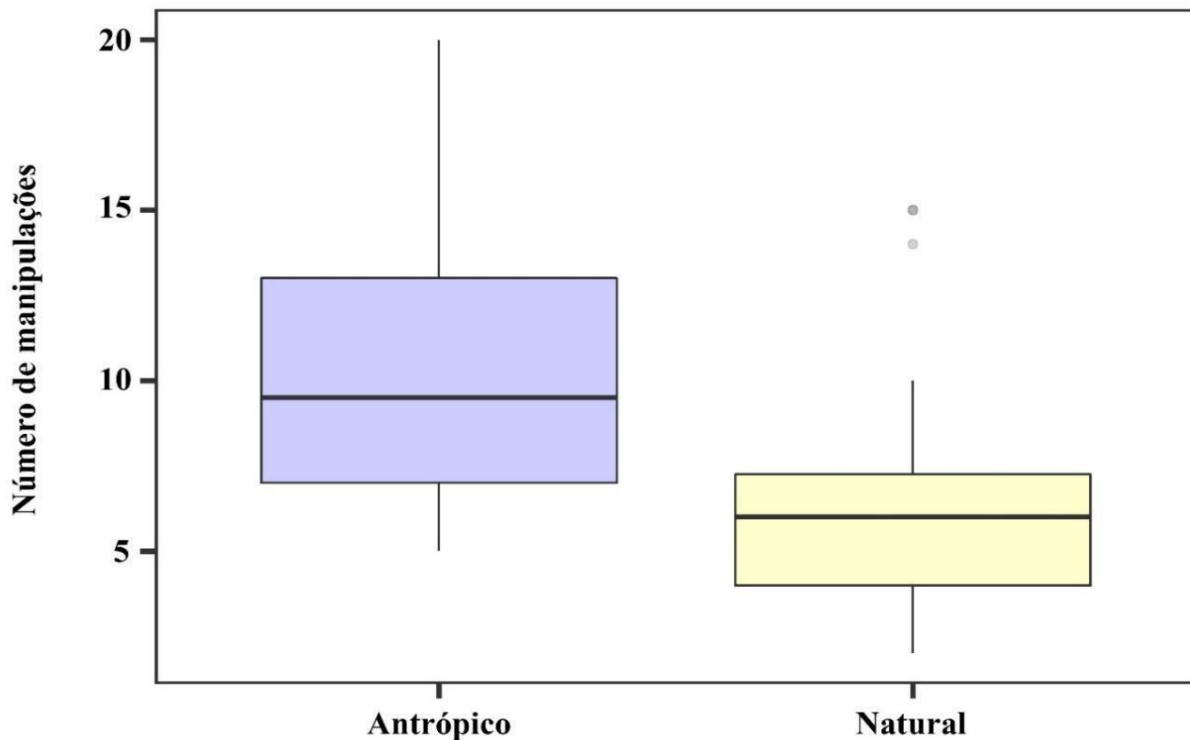


Figura 2. Variação no número de registros de manipulações de objetos de diferentes origens observada em *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR. Os pontos indicam outliers, valores que estão significativamente fora do padrão em relação aos demais dados.

Os indivíduos juvenis manipularam objetos com maior frequência (77,4%; $n=473$) do que as outras classes sexo-etárias, havendo diferença significativa entre elas (Anova: $Df = 3$, $F\text{ value} = 210.1$, $p = < 0,05$) (Tabela 3, Figura 3). Quanto aos subadultos houve frequência de 11,45% de manipulações, seguidos de manipulações de fêmeas adultas (6,21%) e de machos adultos (4,90%).

Tabela 3. Resultado de ANOVA sobre a diferença de número de registros de manipulações de objetos entre as classes sexo-etárias de *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

	diff ¹	lwr ²	upr ³	p adj ⁴
Juvenil – Fêmea adulta	12.08333	10.57404	13.59263	0.00000
Macho adulto – Fêmea adulta	-0.22222	-1.73152	1.287074	0.980838
Subadulto – Fêmea adulta	0.888889	-0.62041	2.398185	0.421615
Macho adulto - Juvenil	-12.3056	-13.8149	-10.7963	0.000000

Subadulto - juvenil	-11.1944	-12.7037	-9.68515	0.000000
Subadulto- Macho adulto	1.111111	-0.39818	2.620407	0.2268

¹diff: difference/diferença; ²lwr: lower/limite inferior; ³upr: upper/limite superior; ⁴p adj: valor de p ajustado. As comparações com resultados de diferenças significativas estão em negrito.

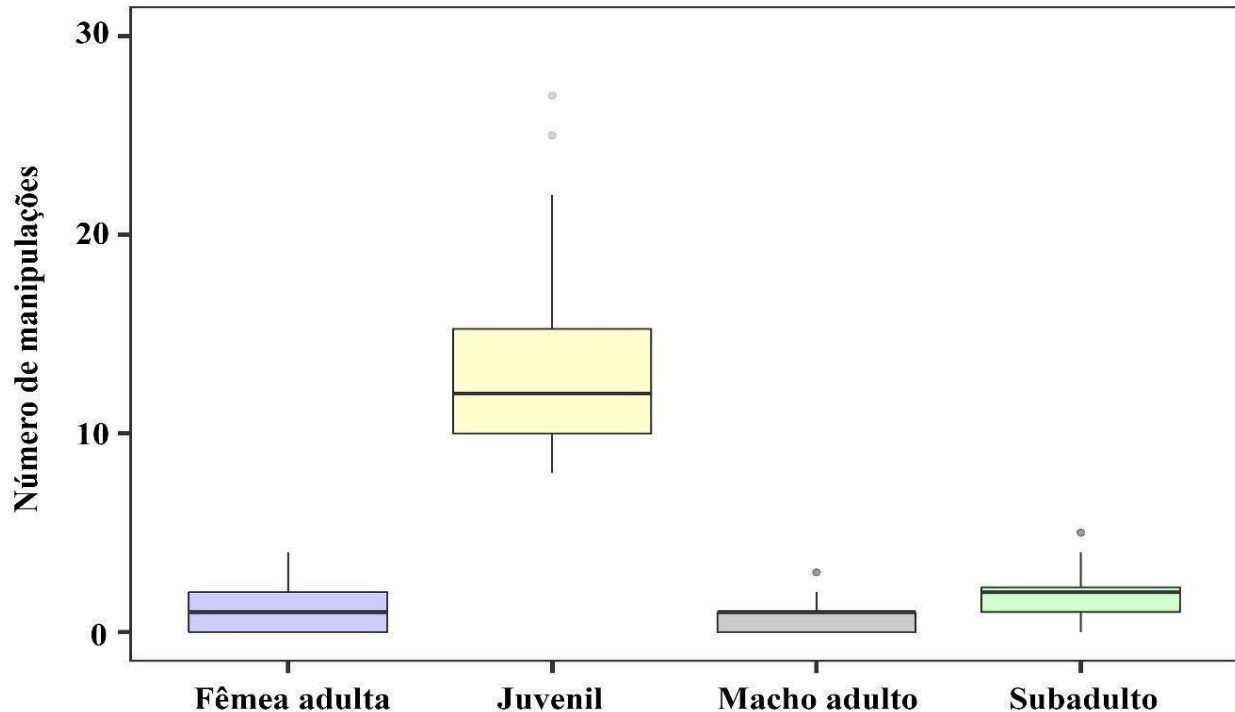


Figura 3. Variação entre registros de manipulações de objetos observada entre as classes sexo-etárias em *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR. Os pontos indicam outliers, valores que estão significativamente fora do padrão em relação aos demais dados.

Todos os eventos de manipulação foram classificados em diferentes categorias de padrão motor, conforme explicado na Tabela 1. Em 87,72% dos registros de manipulações foram do tipo Combinatórias 1 (C1), havendo manipulação direta de objetos em contato com superfícies, comumente executando percussão, e 11,62% foram de Manipulação Simples. Estas duas categorias foram significativamente mais frequentes quando comparadas às demais categorias (Anova: Df = 3, F value = 225.4, $p < 0,05$) (Figura 4).

No contexto social das manipulações de objetos, houve diferenças significativas entre as categorias de número de observadores de um emissor (Anova: Df = 4, F valor = 37.81, $p < 0,05$), não ocorrendo diferenças apenas entre 7 a 9 indivíduos e 10 a 12 indivíduos observando e entre nenhum (0) e 4 a 6 observadores da manipulação (Figura 5). Em apenas 17,51% dos registros não haviam indivíduos próximos observando as ações realizadas de manipulação.

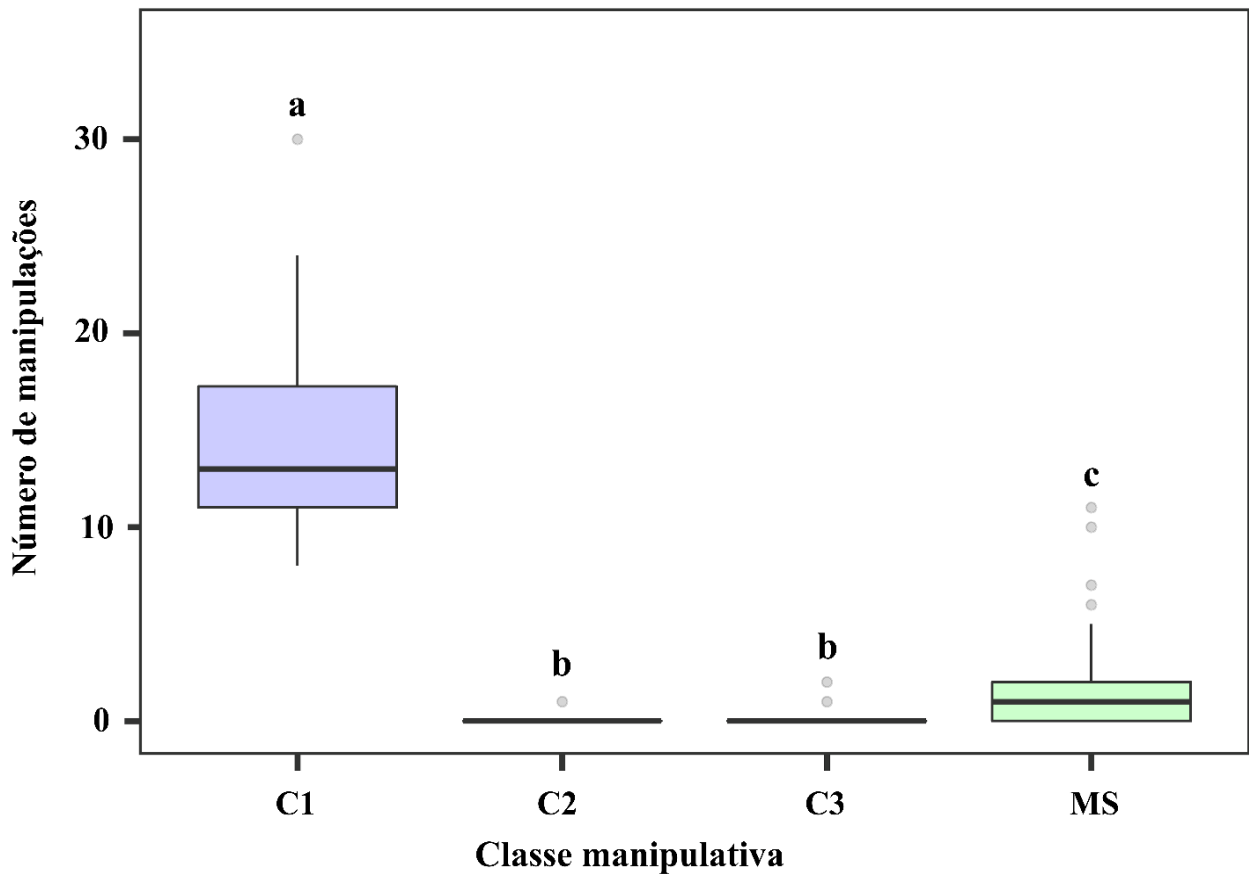


Figura 4. Variação entre os registros de manipulação de objetos de acordo com as classes de padrão motor observada em *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR. As siglas das categorias C1, C2, C3 e MS estão explicadas nos métodos. Os pontos indicam outliers, valores que estão significativamente fora do padrão em relação aos demais dados.

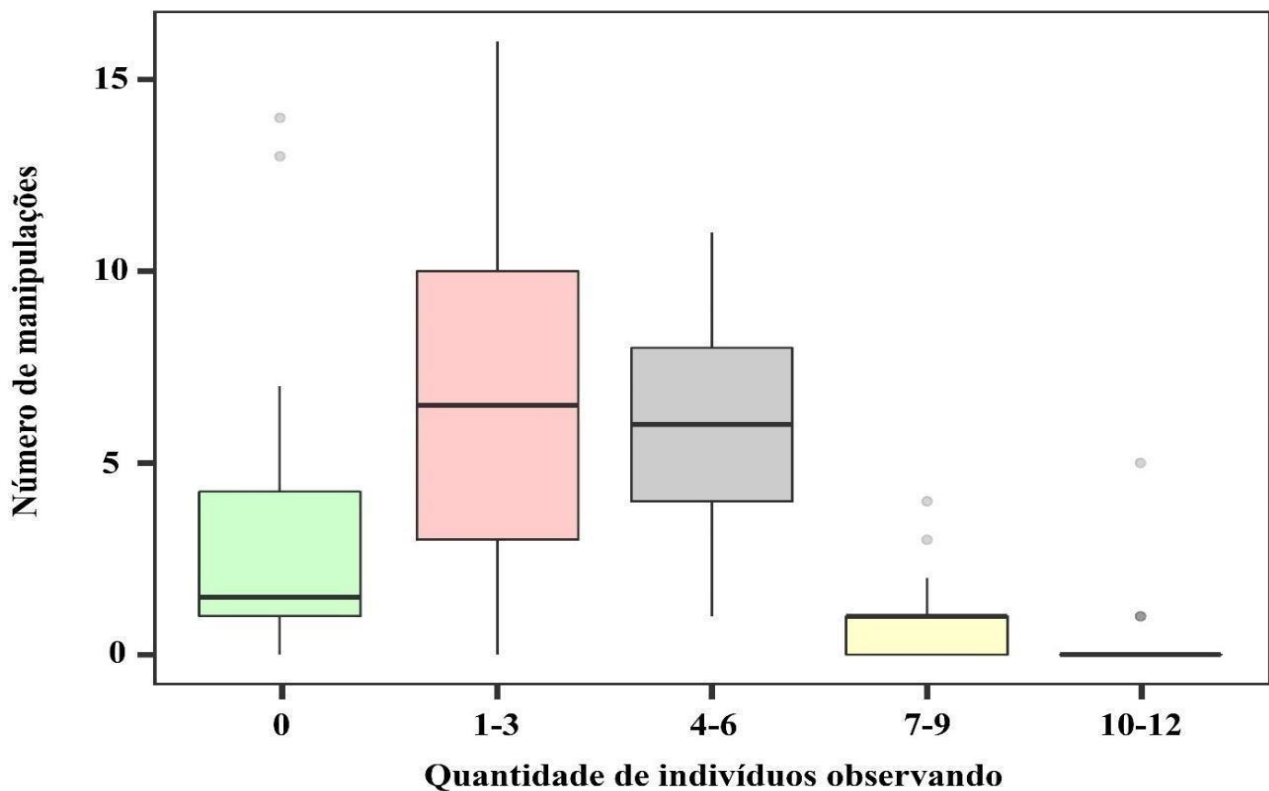


Figura 5. Variação de registros entre as categorias de número de indivíduos observando um emissor de manipulação de objetos em *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR. Os pontos indicam outliers, valores que estão significativamente fora do padrão em relação aos demais dados.

3.2 Usos de ferramentas

Durante as amostragens pelo método *ad libitum* foram registrados 20 eventos de uso de ferramentas (Tabela 5), sendo majoritariamente feitas por juvenis e apenas um registro por um macho adulto. Em 90% dos eventos foram realizados o padrão motor “relações dinâmicas de primeira ordem”, ou seja, o uso de objeto destacado com o objetivo de acessar e transportar recurso, no caso, hídrico (n = 18). Os macacos utilizam-se de várias técnicas e de diferentes ferramentas (Tabela 5), sendo registrados 16 eventos de uso de contêiner, dois usos de esponja, um uso de sonda e um uso de martelo e bigorna para quebra.

Foi possível identificar que 13 registros de uso de contêiner foram realizados pelo mesmo indivíduo juvenil que possui deficiência em seu membro anterior, o "João sem Braço" (Figura 9 - b). Geralmente ocorriam etapas de modificações e manipulações no objeto para então usá-lo como ferramenta (n = 14), quando não possuíam dimensões apropriadas para inserção na cavidade e, após as modificações, havia a melhora da funcionalidade ou eficiência da ferramenta. Tais modificações para a construção da ferramenta eram realizadas com auxílio dos dentes, removendo partes dos objetos adequando suas dimensões para inserção na cavidade e também construindo uma abertura, possibilitando o carregamento de recurso hídrico.

Finalmente, em 75% dos eventos de uso de ferramentas haviam indivíduos observando o emissor do uso, atingindo até 11 observadores pertencentes a várias classes sexo-etárias, mas apesar disso, os indivíduos não conseguiram reproduzir e obter sucesso no uso das ferramentas naqueles eventos observados. Os eventos, registros e técnicas de uso de ferramentas observadas estão descritas abaixo na Tabela 5.

Tabela 5. Registros de usos de ferramentas realizados por *Sapajus* sp. no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

Data do registro	Indivíduo e/ou classe sexo-etária	Objetos	Tipo de uso	Ações da ferramenta	Recurso adquirido
20/01/19	Macho adulto (Moreno)	Sementes	RS2	Martelo (quebra)	Abacate
20/01/19	Juvenil (João sem Braço)	Banana	RD1	Esponja	Água
27/03/19	Juvenil (João sem Braço)	Lata	RD1	Contêiner	Água
27/03/19	Juvenil	Pet	RD1	Contêiner	Água
27/03/19	Juvenil (João sem Braço)	Isqueiro	RD1	Contêiner	Água
27/03/19	Juvenil (João sem Braço)	Batata doce	RD1	Esponja	Água
12/07/19	Juvenil	Araçá e graveto	RD1	Sonda	Polpa
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Pet	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Marmita	RD1	Contêiner	Água

23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Desengripante	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil	Desengripante	RD1	Contêiner	Água
23/08/19	Juvenil	Mamão	RD1	Contêiner	Água
24/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água
24/08/19	Juvenil (João sem Braço)	Mamão	RD1	Contêiner	Água

3.2.1 *Uso de esponjas*

Esta técnica foi registrada duas vezes, ambas sendo realizadas pelo indivíduo juvenil “João sem Braço”. O primeiro registro ocorreu com uso de pericarpo (casca) de banana, após se alimentar da fruta que foi fornecida por turistas. O indivíduo utilizou a casca para inseri-la em oco de árvore para absorver a água e depois sugou o líquido. Foram feitas tentativas de comprimir a casca manualmente e, após, o material foi descartado (Figura 6 - a).

No segundo evento, o juvenil “João sem Braço”, após adquirir batata doce cozida (alimento antrópico), partilhou o alimento com outro indivíduo juvenil (“Piratinha”) que se alimentou dela. Em contrapartida, “João sem Braço” mergulhou o restante da batata doce em uma cavidade de árvore por duas vezes seguidas, sugou a água que foi absorvida a cada inserção e depois a descartou (Figura 6 - b).



Figura 6. (a) Pericarpo de banana e (b) fragmento de batata doce cozida. Ambos foram utilizados como ferramentas de esponjas por *Sapajus* sp. para obtenção de água, no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, Foz do Iguaçu/PR.

3.2.2 Uso de sondas

Um indivíduo juvenil, em estrato arbóreo, utilizou um graveto para perfurar um fruto de araçá (*Psidium* sp.), realizando o processo de inserção do graveto no fruto por três vezes seguidas. Após, sugou a polpa aderida ao graveto e realizou o descarte do restante do fruto e da ferramenta utilizada. Tal técnica foi registrada somente uma vez e não havia audiência.

3.2.3 Uso de martelo e bigorna

Obtemos um registro de uso de objetos por um macho adulto (“Moreno”), similares ao padrão motor de ferramentas de quebra (relação sequencial de segunda ordem), através de martelo e bigorna, quando ele apoiou um fruto imaturo de abacate (*Persea americana*) em um pedaço de tronco caído no solo servindo como bigorna e usou sementes secas de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) para percursionar a mesma repetidas vezes como martelo no fruto, porém, não obteve êxito aparente. Após, consumiu parte do mesocarpo e abandonou os objetos (Figura 7).



Figura 7. Sementes de jervá (*Syagrus romanzoffiana*) utilizadas por um macho adulto de *Sapajus* sp. como martelo em um fruto imaturo de abacate (*Persea americana*), que foi apoiado em um pedaço de tronco no solo, no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

3.2.4 Uso de contêineres

Foram registrados 16 eventos de utilização de objetos como ferramentas de “contêineres”, até o momento desta pesquisa não há relatos conhecidos do uso dessa técnica em macacos-prego de vida livre. O uso de “contêiner” consistiu na utilização de objetos naturais e antrópicos com cavidades, com aberturas existentes ou perfurações feitas pelos macacos, para inserirem o objeto em uma cavidade com água e transportar o líquido até a boca para o consumo. Durante o período de março a agosto de 2019, observou-se que macacos juvenis utilizaram-se de diversos materiais (plásticos, metais, poliestireno, gravetos e frutos naturais e de suplementação), com o propósito de extrair água de cavidades e transportá-la até a boca. Todos os eventos tiveram a modificação de um objeto para uso como contêiner, com exceção dos registros de reutilização.

Em 27 de março de 2019, em um intervalo de aproximadamente quatro horas, o indivíduo “João sem Braço” usou dois objetos diferentes para uso como contêiner: perfurou com os dentes uma lata de alumínio amassada (Figura 8, a e b) e removeu o gatilho de um isqueiro também com auxílio dos dentes (Figura 8, c - d), para inserir ambos em um mesmo oco de árvore, enchê-los de água e consumir o gotejamento à uma curta distância do oco. Houve alternância com manipulações

percussivas dos objetos, o que aparentemente desencadeou a chegada de uma observadora, “Piratinha”.

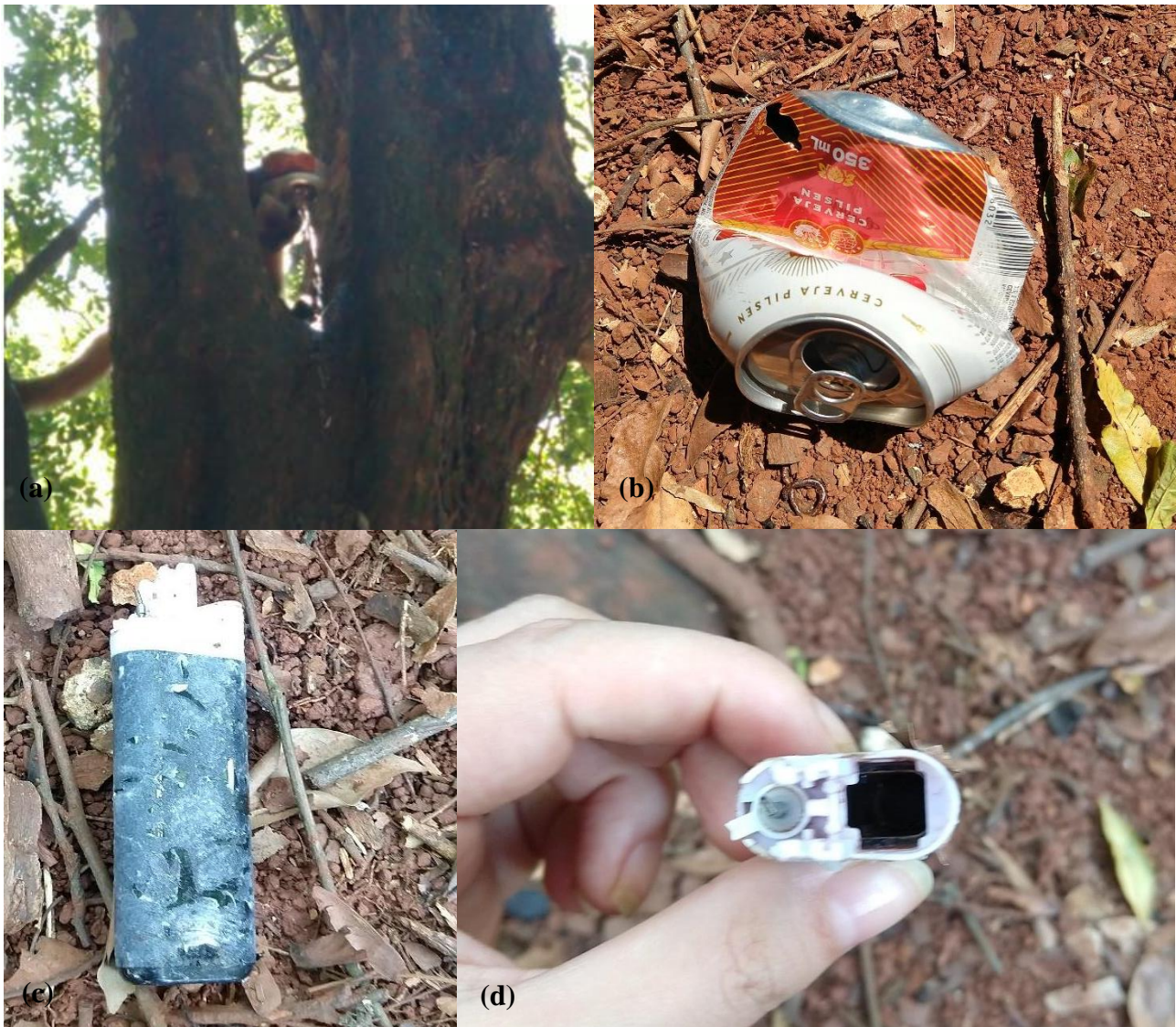


Figura 8. Objetos utilizados como contêineres em oco de árvore pelo juvenil "João sem Braço". Uma lata de alumínio amassada que foi perfurada pelos dentes do animal (a e b), e um isqueiro cujo gatilho foi removido (c e d) no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

Durante os dias 23 e 24 de agosto de 2019 ocorreram vários eventos de uso de contêineres ($n = 13$) para alcançar água da chuva em cavidades de objetos antrópicos como baldes metálicos e brechas de tijolos de muros. Dentre os eventos foram utilizados materiais de origem antrópica como latas, embalagens para marmitex e garrafas pet. O indivíduo “João sem Braço” tentou por diversas vezes inserir uma lata com tubo extensor (desengripante) em uma maior que continha água, até finalmente modificar a ferramenta removendo o tubo para obter sucesso na obtenção de água (Figura 9, a e b). Também utilizou uma embalagem de poliestireno de marmitta descartada para tentar inserir na mesma lata maior, mas sem sucesso e, após algumas tentativas, a modificou, rasgando-a com os dentes, diminuindo o tamanho da embalagem e a inseriu e transportou o líquido até a boca (Figura 9, c). Em outro evento, foi utilizado o fundo de uma garrafa PET descartado, porém, ao modificá-la

fazendo perfuração com os dentes, “João sem Braço” não obteve mais sucesso no transporte de água (Figura 9, d).



Figura 9. Objetos utilizados como contêineres para acessar água em baldes metálicos e brechas de tijolos. Uma lata com tubo extensor (desengripante) (a e b), uma embalagem de marmitex (c) e o fundo de uma garrafa PET, no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

A maior frequência de contêineres utilizada foi de origem natural (56,25%, $n = 9$), tal como os frutos imaturos de mamão (*Carica* sp.) obtidos na mata. Em quatro eventos o fruto foi perfurado com auxílio dos dentes para realizar uma abertura e nos outros eventos os mesmos frutos modificados foram reutilizados (Figura 10). Os objetos foram inseridos várias vezes em um balde metálico com água e, apesar dos indivíduos consumirem a água contida no contêiner após a imersão no mesmo, houve pouca ingestão do fruto após consumirem a água, sendo logo descartados.

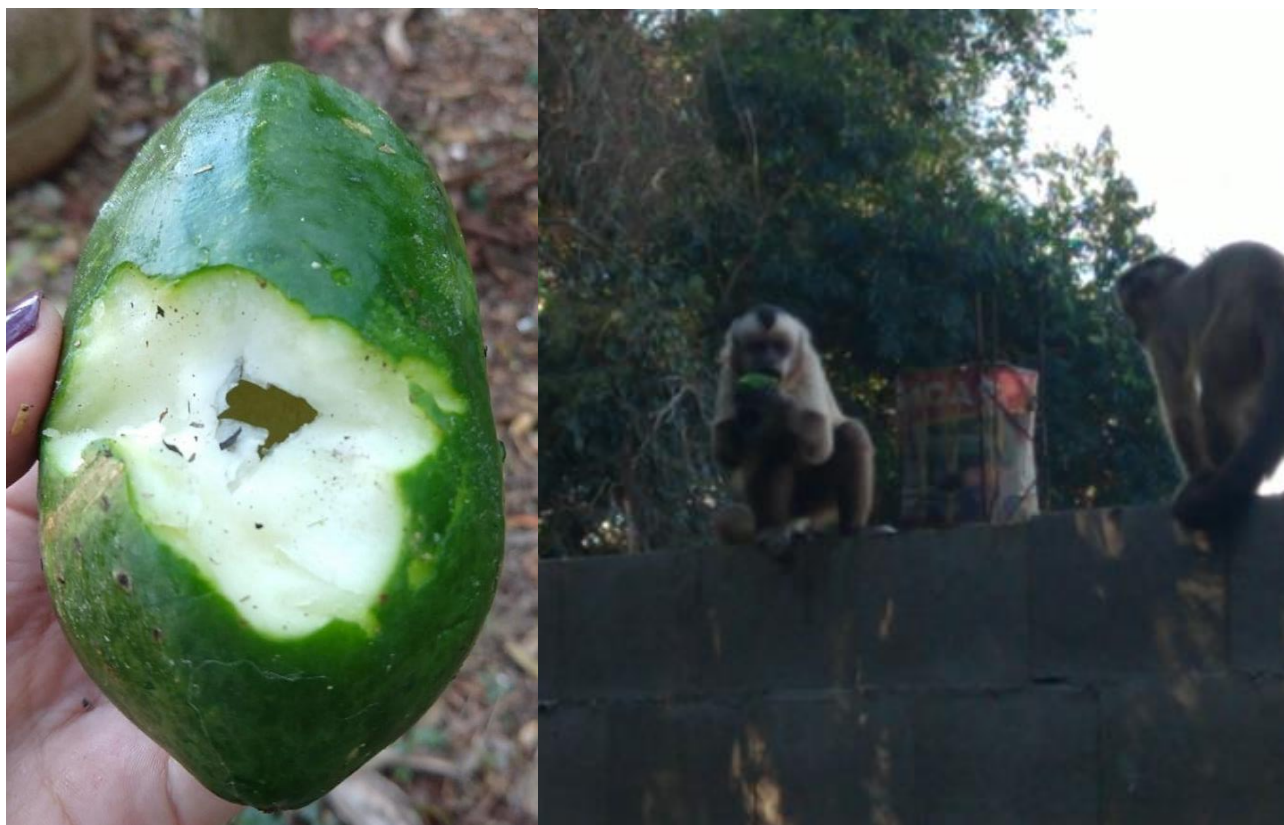


Figura 10. Fruto imaturo de mamão (*Carica* sp.) perfurado para uso como contêiner em balde metálico contendo água por *Sapajus* sp., no Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos, em Foz do Iguaçu/PR.

3.2.5. *Uso de ferramentas e índices de chuvas e de temperaturas*

Durante o período de janeiro a setembro de 2019, a temperatura média mensal variou de 17,6°C a 26,9°C e a precipitação média mensal de 0 a 246,4mm acumulados (dados coletados na Estação Meteorológica de Foz do Iguaçu - A846 pelo Instituto Nacional de Meteorologia, INMET, durante o período do estudo), havendo a presença de uma estação seca bem definida e mais fria, que se estendeu de junho a setembro de 2019. Conforme o gráfico abaixo (Figura 11), observa-se um aumento proeminente no uso de ferramentas para a obtenção de água durante os meses de julho e agosto ($n = 14$) nesta estação mais seca (o volume total de chuvas combinado para estes dois meses foi de apenas 15,2 mm; Figura 11).

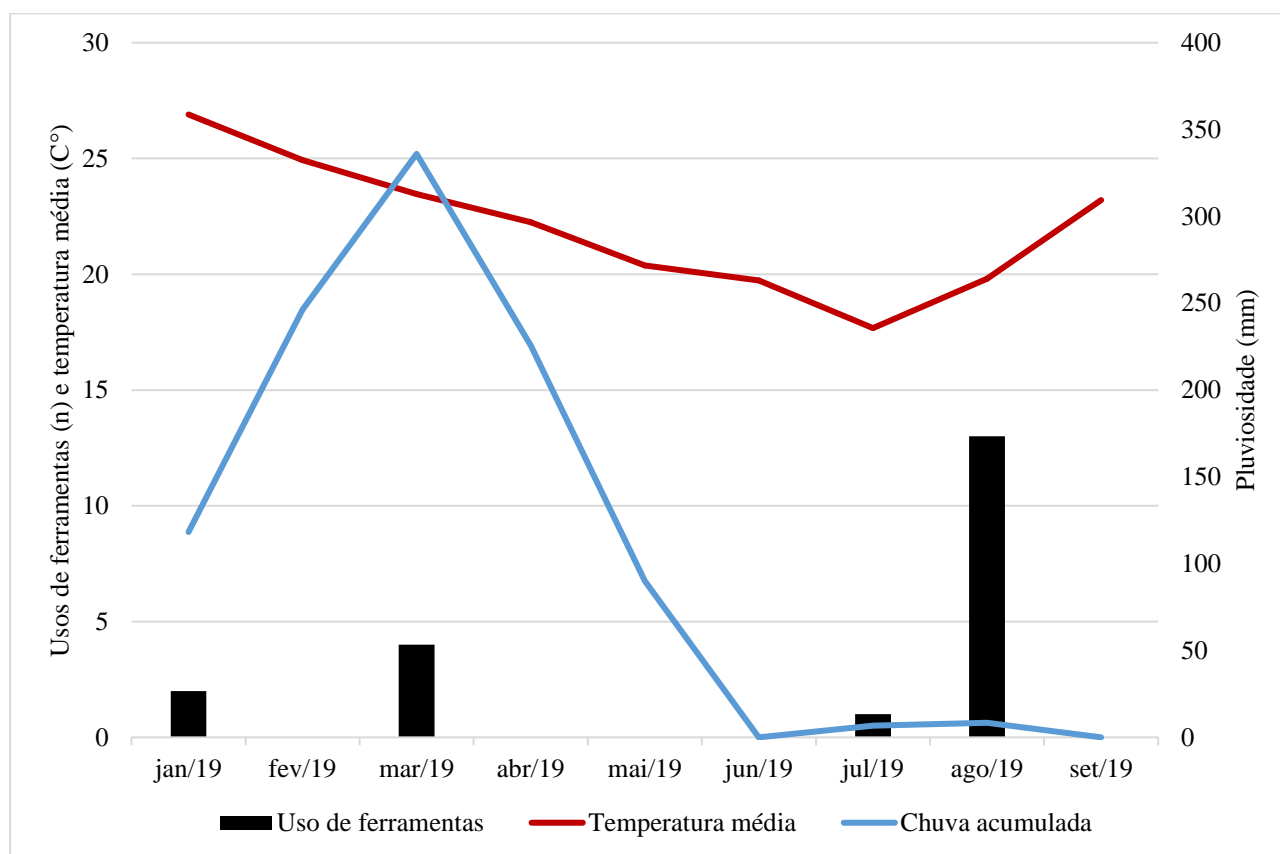


Figura 11. Distribuição dos registros de uso de ferramentas ao longo dos meses de estudo comparados aos índices pluviométricos e de temperaturas médias mensais (Fonte: INMET, Estação Meteorológica de Foz do Iguaçu, A846).

4. DISCUSSÃO

Adicionamos novos dados e técnicas de uso de ferramenta para beber água aos registros de comportamento de uso de ferramentas e manipulação de objetos por macacos-prego. Nossas observações mostram que os macacos-prego do Parque Natural Municipal do Bosque dos Macacos realizam usualmente manipulações combinatórias de primeira ordem, e com maior frequência entre indivíduos juvenis. Esse surgimento precoce de habilidades manipulativas se assemelha a estudos realizados em outras populações de macacos-prego que comumente usam ferramentas (Falótico et al., 2021; Resende et al., 2008). Em *Sapajus cay*, há registro de manipulação complexa combinatória de objetos na natureza, observadas nas tentativas de abrir a fruta de Jequitibá (*Carinaiana estrellensis*; Smith, 2016).

Tipicamente, os primatas utilizam as mãos para explorar uma ampla gama de recursos em seu ambiente. As habilidades de realizar movimentos manuais habilidosos e de manipular objetos são marcos na evolução dessa Ordem de mamíferos, sendo que a manipulação de objetos necessita de habilidades cognitivas específicas, como a capacidade de planejar ações e de relacionar objetos a outros objetos e substratos (Truppa et al., 2018). A exploração e manipulação combinatória de objetos e superfícies e o *feedback* gerado pelas ações produzem informações que orientam a atividade

subsequente e podem levar à aquisição do uso de ferramentas (Visalberghi & Fragaszy, 2012). Portanto, a detecção de padrões de manipulação específicos de uma determinada espécie ou de um determinado grupo de espécies pode esclarecer fatores que contribuem para a evolução da manipulação de objetos (Torigoe, 1985). Evidências comparativas de manipulação também são necessárias, sendo que análises intensivas e extensas da manipulação de objetos em primatas podem, assim, ajudar a elucidar as condições e restrições subjacentes à ocorrência do uso de ferramentas, que é uma das estratégias mais eficazes de adaptação ao ambiente (Proffitt et al., 2023).

O aprendizado do uso de ferramentas implica na gestão dos múltiplos graus de liberdade envolvidos na geração das forças, trajetórias e orientações corretas que a ferramenta faz com objetos e superfícies, e para fazer isso habilmente é necessária uma prática considerável (Bril et al., 2010). A aquisição do uso de ferramentas também é apoiada por características situacionais e sociais que motivam os indivíduos a manipular os materiais relevantes no lugar certo (Eshchar et al., 2016; Fragaszy et al., 2017). Do ponto de vista cognitivo, o uso de ferramentas exige que os macacos-prego percebam que um objetivo está além de suas habilidades, reconheçam que um objeto pode servir como meio para aumentar suas habilidades e executem os movimentos necessários para usar a ferramenta. (Truppa et al., 2018).

Apesar do número de registros de uso de ferramentas na população do Bosque ser comparativamente baixo ao de outras populações de uso habitual, alguns comportamentos parecem ser específicos da população, como a fabricação e uso de objetos como contêineres para beberem água, até onde sabemos, não havia sido relatada anteriormente para macacos-prego. Há registros de uso de contêineres para obter e transportar fluídos em populações livres e selvagens e *Pan troglodytes*, em *Pan paniscus* captivos (Gruber et al., 2010) e em *Saimiri sciureus sciureus* cativos utilizando objetos de enriquecimento ambiental (Buckmaster et al., 2015). O uso consistente dos mesmos objetos para alcançar a água, como por exemplo o fruto imaturo de mamão (*Carica* sp.), indica uma inteligência sensorio-motora avançada, memória, capacidade de planejar e capacidade de mapear mentalmente seu território (Mazumder & Kaburu, 2021). O uso de diferentes técnicas para beber água observadas nos macacos do Bosque, muito provavelmente são soluções adaptativas para condições de disponibilidade reduzida do recurso durante períodos do ano (Lanjouw, 2002), uma vez que no fragmento não há corpos d'água permanentes, ou intermitentes, mas apenas acúmulo de água de chuva disponíveis de maneira efêmera em ocos de árvores ou em recipientes de descartes humanos (observação pessoal). Todavia, o uso dessa técnica pode ter apenas contexto de brincadeira entre os indivíduos (Gruber et al., 2010). Tal comportamento requer conhecimento prévio do material e das estratégias necessárias para modificar os objetos a serem utilizados como ferramentas, sugerindo altos níveis de habilidades cognitivas.

O comportamento de *Sapajus* para acessar água de fontes não alimentares pode permitir-lhes contornar o risco de desidratação em ambientes com disponibilidade reduzida de frutos carnosos e com fontes de água efêmeras e raras, como é o Bosque dos Macacos. De uma perspectiva funcional, usar um objeto pode ser uma solução eficiente para permitir que os macacos tenham acesso a uma maior quantidade de água e manter um acesso mais duradouro à água, continuando a lambê-la do objeto, em contraste com o uso da mão, que pode resultar em perda de água mais rápida (Cenni et al., 2023). Em *Sapajus libidinosus* há registros de acesso a fontes naturais de água utilizando galho como ferramenta, a cauda para ter acesso à água da chuva acumulada em cavidade de árvore, uso das mãos e boca para manipular os pseudobulbos de orquídeas e o endosperma líquido dos dendezeiros (Castro et al., 2017).

As sondas são empregadas por poucas espécies de primatas, mas este comportamento não é distribuído igualmente entre as populações (Falótico et al., 2021). O uso de ferramentas de sonda é relatado em várias espécies de primatas em cativeiro, principalmente em situações experimentais (Shumaker et al., 2011), como o uso de sondas para empurrar uma recompensa para fora de um tubo (Visalberghi et al., 1995; Visalberghi & Limongelli, 1994), e também modificação e combinação de sondas quando existe a necessidade de ser inseridos sequencialmente (Visalberghi e Trinca, 1989). Porém, o uso de sondas e esponjas para acessar água é menos frequente em primatas na natureza. Embora o uso de ferramentas de pedra seja observado na maioria das populações de macacos-prego em ambientes do tipo savana (Falótico et al., 2018; Ottoni & Izar, 2008), o uso de sondas como ferramentas é, até o momento, apenas conhecido como costumeiro na população de *Sapajus libidinosus* do Parque Nacional da Serra da Capivara (PNCN), onde esses macacos usam gravetos para sondar presas, mel ou água (Falótico & Ottoni, 2014; Mannu & Ottoni, 2009; Moura & Lee, 2004), cutucada defensiva/exploratória (Falótico et al., 2018) e autocuidado (Haslam & Falótico, 2015). Além disso, as ferramentas de sonda foram relatadas para obtenção de cupins em um grupo de *Sapajus flavius* (Souto et al., 2011) e está ausente em pelo menos um local de pesquisa de longo prazo de *Sapajus libidinosus*, Fazenda Boa Vista (Cardoso & Ottoni, 2016; Ottoni & Izar, 2008). No Bosque do Macacos já haviam dois registros de uso de esponja e sonda inserindo-as em cavidades para obtenção de água, utilizando pedaço de pão fornecido por humanos e galho destacado com folhas (Aguiar et al., 2014).

No sul do Brasil, há trabalhos sobre o uso habitual de ferramentas com pedras para quebra de frutos e sementes por *S. nigritus* em um parque urbano (Gutierrez, 2023). Padrão motor similar para quebra foi observado durante o uso de sementes secas de *S. romanzoffiana* para a quebra do mesocarpo de um fruto imaturo de abacate (*Persea americana*) por um macho adulto, mas tal comportamento não parece ser habitual no bosque de Foz do Iguaçu. É provável que essas diferenças sejam parcialmente explicadas também pelas distintas condições ecológicas. No Bosque, há pouca

disponibilidade de rochas adequadas que poderiam ser usadas como ferramentas e há escassez de palmeiras (observação pessoal), cujos frutos poderiam necessitar de quebras. Ademais, os indivíduos são provisionados principalmente com alimentos *in natura*, suas principais fontes alimentares (Gonçalves et al., 2022), e estes alimentos são frutos ou vegetais tenros e macios, reduzindo a necessidade do uso de ferramentas de pedra no processamento de alimentos nesta população.

A propagação incompleta de tradições é o padrão mais comum relatado em primatas não humanos (Thierry, 1994; Whiten et al., 1999). O uso de ferramentas de aprendizagem de membros da mesma espécie é cognitivamente exigente (Whiten, 2021) e pode ser limitado por um período de aprendizagem sensível (Biro et al., 2003), o que pode explicar por que apenas uma minoria de indivíduos adquire comportamentos de outros (Leca et al., 2008). O fato de haver poucos registros de uso de ferramentas e tentativas errôneas de uso, pode indicar que o comportamento é raro por estar em estágios culturais iniciais na população. É possível que tenha sido mais frequente neste estudo pela presença do indivíduo juvenil “João sem Braço”, particularmente habilidoso e inovador, provavelmente como forma de compensar suas dificuldades físicas da mão para processar conteúdos alimentares e hídricos, já que é uma ação que precisa de menos interações com objetos para ser eficaz, necessitando apenas a coordenação de dois componentes (a ferramenta e o alvo).

Outra possível razão para o comportamento não ter se espalhado pela população ainda é o fato de as técnicas utilizadas não construírem nicho, como percussão e usos de martelos que deixam sítios reutilizáveis, sobras de alimentos, ou chamam a atenção pelo barulho (Ottoni et al., 2005; Falótico, 2022), tornando o aprendizado do uso de técnicas para obtenção de recurso hídrico ainda mais dependente de inovação fortuita ou da própria observação direta do uso deste tipo de ferramenta. Isso pode explicar a distribuição observada do uso de ferramentas entre os juvenis que possuíram grande proximidade social neste estudo: quanto menor o papel da construção de nichos ambientais, maior o papel das dinâmicas sociais na difusão de inovações e no estabelecimento de tradições. Além do mais, o comportamento pode estar atrelado nesta população à sazonalidade, dependendo de chuvas para acúmulo de água em cavidades, assim como da disponibilidade dos materiais antrópicos utilizados como ferramentas.

Observamos que a maioria das ferramentas utilizadas foram modificadas, geralmente durante o seu uso, embora houve casos onde a preparação foi feita fora do local, enquanto o macaco transportava o objeto, por exemplo quando amassou uma lata descartável antes de utilizá-la como contêiner. As modificações feitas ao usar a ferramenta sugerem que os indivíduos estavam reagindo ao *feedback* das circunstâncias locais/imediatas (Falótico & Ottoni, 2014). Esse comportamento pode ter sido repassado aos outros indivíduos através da aprendizagem social, já que indivíduos juvenis são curiosos e tolerantes à proximidade (Fragaszy & Visalberghi, 2004) e, no Bosque dos Macacos, havia uma quantidade significativa de manipulações de objetos com alguns observadores juvenis.

Embora nossas observações não possam fornecer evidências conclusivas de que os comportamentos descritos no presente estudo são socialmente aprendidos, foi registrado macacos observando o indivíduo que estava manipulando objetos e ocasionalmente tentando replicar o comportamento, como no caso do uso de mamão como ferramenta de contêiner, porém sem sucesso. Consequentemente, as oportunidades de aprendizagem do uso de ferramentas podem estar presentes, durante a proximidade espacial e social entre os juvenis. O fato de juvenis observarem manipulações e não copiarem diretamente esses comportamentos (aprendizagem “imitativa”), causando uma manipulação mais frequente e intensiva de objetos (“aprimoramento do estímulo”), e consequentemente criando mais oportunidades para o aprendizado individual do comportamento auxiliado por ferramentas (Falótico et al., 2021), também pode explicar a presença desse comportamento na classe sexo-etária.

O uso de ferramentas e a manipulação de objetos são comportamentos que têm um alto grau de influência na aprendizagem social (Whiten & van de Waal, 2018), portanto será importante continuar monitorando essa população de macacos, para documentar se e como os comportamentos aparecem ao longo do desenvolvimento dos indivíduos, do sexo e como se espalhariam pela população. Uma das possibilidades para explicar o sucesso de juvenis, é que a diferença se deva a um viés de aprendizagem durante a ontogenia. Em *Cebus apella* (Alfaro et al., 2012) foi registrada a manipulação simples de objetos entre 8 e 12 semanas de idade e ações combinatórias apareceram antes ou simultaneamente a essa manipulação simples. Indivíduos juvenis apresentam maior curiosidade e interesse em observar ou manipular tais objetos, utilizando para brincadeiras e explorando mais o meio e os materiais disponíveis. No local há grande disponibilidade de materiais antrópicos que permitem a exploração manipulativa e permitem o acúmulo de água. Além do mais, o uso de sondas e contêineres não impõe tantas restrições físicas para que os indivíduos obtenham sucesso, quando comparado ao uso de ferramentas de quebra, por exemplo.

As observações durante a pesquisa sugerem que a manipulação de objetos e o uso de ferramentas entre os *Sapajus* sp. tem forte viés sexo-etário, já que a maioria das ferramentas e manipulações foram realizadas por indivíduos juvenis. Em *S. libidinosus* há um forte viés sexual masculino para o uso de sondas (Falótico & Ottoni, 2014), já em chimpanzés, há um viés feminino (como no uso de ferramentas em geral), tanto na frequência quanto no sucesso no uso de ferramentas, na maioria das populações estudadas (Boesch & Boesch, 1990; Gruber et al., 2010; McGrew et al., 1979).

A maior ocorrência de usos de ferramentas em juvenis nos macacos-prego do Bosque tem compatibilidade com as previsões da hipótese da escassez, a qual os indivíduos subordinados provavelmente usariam ferramentas com mais frequência do que indivíduos de alta hierarquia devido à necessidade (privação de recurso resultante da competição) (Fox et al., 1999). Mais ainda, o

indivíduo que mais utilizou-se do uso de ferramentas (“João sem Braço”) é um juvenil subordinado com restrições físicas no membro anterior, talvez utilizando-se das ferramentas como necessidade para amenizar os efeitos de sua condição que dificulta beber água diretamente com a mão. Embora cavidades e objetos antrópicos ou naturais para armazenamento e uso de ferramentas já existissem posteriormente, o comportamento de uso de ferramentas para obtenção de água teve mais registros durante a estação seca. A hipótese da escassez teve suporte em outras populações de primatas, como chimpanzés ocidentais que vivem em Bossou, na Guiné, onde o registro de consumo usando folhas como ferramentas ocorre principalmente durante a estação seca, quando os níveis de precipitação são baixos (Sugiyama, 1995; Sousa et al., 2009). Da mesma forma, os chimpanzés usaram ferramentas de pedra para explorar nozes de Coula com mais frequência na estação seca, durante a qual as suas fontes primárias de alimento eram escassas (Boesch & Boesch, 1984). Mais recentemente, *Macaca fascicularis fascicularis* teve registros de uso de ferramentas de quebra para abrir ostras, o comportamento somente foi desenvolvido durante os três anos da pandemia de Covid-19, quando houve restrições de viagem à ilha Koh Klet Kaew onde os indivíduos eram provisionados por turistas (Muhammad et al., 2023).

Em contrapartida, a presença de materiais antrópicos que permitem a reserva hídrica (baldes, muros com cavidades) podem ter sido um fator facilitador do desenvolvimento das tecnologias observadas aqui, remetendo à hipótese da disponibilidade. Também é importante observar que, devido à diversidade de indivíduos, as habilidades físicas para resolver tarefas específicas podem ser limitadas pelas características morfológicas de um determinado indivíduo.

Compreender como funciona as manipulações de objetos em primatas e a cognição social relacionada, assim como trabalhos comparativos entre diferentes populações de macacos-prego pode esclarecer sobre a evolução da cultura e surgimento de tecnologias como ferramentas e os fatores que afetam o surgimento das habilidades de uso de ferramentas.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os macacos-prego observados neste estudo realizaram manipulações simples e combinatórias, assim como usaram ferramentas para acessar fontes de água, empregando várias técnicas e uma ainda não registrada na literatura para macacos-prego, o uso de contêineres. Os registros ocorreram principalmente durante a estação seca para acessar recurso hídrico que é escasso no local de estudo, suportando a hipótese da escassez, apesar da disponibilidade de materiais antrópicos, tanto para armazenar água quanto para utilizar como ferramenta, durante o estudo pode ter influenciado no surgimento da técnica. Como nossos registros tiveram pouca frequência, são necessárias mais observações sistemáticas para determinar o significado ecológico e social destes comportamentos.

Mais investigações detalhadas sobre este grupo e grupos adjacentes será fundamental para a compreensão da eventual especificidade dos comportamentos inovadores, seja em indivíduos específicos, no grupo de pesquisa em questão, ou, possivelmente, como um fenômeno cultural disseminado na população local. Apesar do pequeno número de observações feitas sobre estes comportamentos, acreditamos que estes resultados contribuem para os crescentes registros de diversidade nas estratégias e desenvolvimentos de usos de ferramentas em primatas.

6. REFERÊNCIAS

- Aguiar, L. M.; Cardoso, R. M.; Back, J. P.; Carneiro, E. C.; Suzin, A.; Ottoni, E. B. (2014). Tool use in urban populations of capuchin monkeys *Sapajus* spp. (Primates: Cebidae). **Zoologia Curitiba**, n. 31, v. 5, p. 516-519.
- Alfaro, J. W. L., Matthews, L., Boyette, A. H., Macfarlan, S. J., Phillips, K. A., Falótico, T., & Alfaro, M. E. (2012). Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. **American Journal of Primatology**, 74(4), 299-314.
- Allritz, M., Tennie, C., & Call, J. (2013). Food washing and placer mining in captive great apes. **Primates**, 54, 361-370.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, n. 49, p. 223-265.
- Beck, B. B. (1980). **Animal tool behavior: the use and manufacture of tools**. New York, NY: Gerland STPM Press.
- Bentley-Condit, V. K.; Smith, E. O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. **Behaviour**, n. 147, v. 2, p. 185-221.
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C., & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. **Animal cognition**, 6, 213-223.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1984). Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. **Journal of Human Evolution**, 13(5), 415-440.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. **Folia primatologica**, 54(1-2), 86-99.
- Boinski, S.; Quatrone, R. P.; Swartz, H. (2000). Substrate and tool use by brown capuchins in Suriname: ecological contexts and cognitive bases. **American Anthropologist**, n. 102, p. 741-761.
- Bril, B., Rein, R., Nonaka, T., Wenban-Smith, F., & Dietrich, G. (2010). The role of expertise in tool use: skill differences in functional action adaptations to task constraints. **Journal of experimental psychology: human perception and performance**, 36(4), 825.
- Brown, A. D., & Zunino, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. **Folia primatologica**, 54(3-4), 187-195.
- Brunon, A.; Bovet, D.; Bourgeois, A.; Pouydebat, E. (2014). Motivation and manipulation capacities of the blue and yellow macaw and the tufted capuchin: A comparative approach. **Behavioural processes**, n. 107, p. 1-14.
- Buckmaster, C. L., Hyde, S. A., Parker, K. J., & Lyons, D. M. (2015). Cup tool use by squirrel monkeys. **American journal of primatology**, 77(12), 1323-1332.

- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E., Kierulff, M. C. M., & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). **American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists**, 71(5), 366-372.
- Cardoso, R. M., & Ottoni, E. B. (2016). The effects of tradition on problem solving by two wild populations of bearded capuchin monkeys in a probing task. **Biology Letters**, 12(11), 20160604.
- Carosi, M.; Linn, G. S.; Visalberghi, E. (2005). The sexual behavior and breeding system of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Advances in the Study of Behavior**, n. 35, p. 105- 149.
- Castro, S. C. D. N., Souto, A. D. S., Schiel, N., Biondi, L. M., & Caselli, C. B. (2017). Techniques used by bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) to access water in a semi-arid environment of North-Eastern Brazil. **Folia Primatologica**, 88(3), 267-273.
- Cenni, C., Thierry, B., Wandia, I. N., & Leca, J. B. (2023). Tool-assisted water scooping in Balinese long-tailed macaques. **Behaviour**, 160(8-9), 817-836.
- Christel, M. I.; Fragaszy, D. M. (2000). Manual function in *Cebus apella*. Digital mobility, preshaping, and endurance in repetitive grasping. **International Journal of Primatology**, n. 21, p. 697–719.
- Cunningham, C. L.; Anderson, J. R.; Mootnick, A. R. (2006). Object manipulation to obtain a food reward in hoolock gibbons. *Bunopithecus hoolock*. **Animal Behaviour**, n. 71, p. 621–629.
- Di Bitetti, M. (2003). Food-associated calls of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*) are functionally referential signals. **Behaviour**, 140(5), 565-592.
- Eshchar, Y., Izar, P., Visalberghi, E., Resende, B., & Fragaszy, D. (2016). When and where to practice: social influences on the development of nut-cracking in bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*). **Animal Cognition**, 19, 605-618.
- Estienne, V., Robira, B., Mundry, R., Deschner, T., & Boesch, C. (2019). Acquisition of a complex extractive technique by the immature chimpanzees of Loango National Park, Gabon. **Animal Behaviour**, 147, 61-76. et al. 2019,
- Falótico, T. (2022). Robust capuchin tool use cognition in the wild. **Current Opinion in Behavioral Sciences**, 46, 101170.
- Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2013). Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*. **PLoS One**, 8(11), e79535.
- 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. (2023). Greater tool use diversity is associated with increased terrestriality in wild capuchin monkeys. *American Journal of Biological Anthropology*.
- Falótico, T., Bueno, C. Q., & Ottoni, E. B. (2021). Ontogeny and sex differences in object manipulation and probe tool use by wild tufted capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). **American Journal of Primatology**, 83(5), e23251.

- Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q., Rufo, H. P., & Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Serra das Confusões National Park, Brazil. **Primates**, 59, 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 & Evolution**, 3(7), 1034-1038.
- Falótico, T., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2017). Digging up food: excavation stone tool use by wild capuchin monkeys. **Scientific Reports**, 7(1), 6278.
- Fernandes, M. E. B. (1991). Tool use and predation of oysters (*Crassostrea rhizophorae*) by a tufted capuchin, *Cebus apella*, in brackish water mangrove swamp. **Primates**, n. 32, v. 4, p. 529-531.
- Ferreira, R. G., Jerusalinsky, L., Silva, T. C. F., de Souza Fialho, M., de Araújo Roque, A., Fernandes, A., & Arruda, F. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. **Primates**, 50, 357-362.
- Fox, E. A., Sitompul, A. F., & Van Schaik, C. P. (1999). Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. **The mentality of gorillas and orangutans**, 480, 99-116.
- Fragaszy, D. M. (1990). Sex and age differences in the organization of behavior in wedged-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. **Behavioral Ecology**, n. 1, p. 81-94.
- Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 368(1630), 20120410.
- Fragaszy, D. M.; Adams-Curtis, L. E. (1991). Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Journal of Comparative Psychology**, n. 105, p. 387-397.
- Fragaszy, D. M.; Adams-Curtis, L. E. (1997). Developmental changes in manipulation in tufted capuchins (*Cebus apella*) from birth through 2 years and their relation to foraging and weaning. **Journal of Comparative Psychology**, n. 111, v. 2, p. 201.
- Fragaszy, D. M.; Visalberghi, E.; Fedigan, L. 2004. The complete capuchin. The biology of the genus *Cebus*, **Cambridge University Press**, Cambridge.
- Fragaszy, D. M.; Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. In: Fragaszy, D. M.; Perry, S. (Eds.), *The biology of traditions*. **Cambridge: Cambridge University Press**, p. 1-33.
- Fragaszy, D.; Visalberghi, E. (2004). Socially biased learning in monkeys. **Animal Learning & Behavior**, n. 32, p. 24-35
- Garber, P. A., Gomes, D. F., & Bicca-Marques, J. C. (2012). Experimental field study of problemsolving using tools in free-ranging capuchins (*Sapajus nigritus*, formerly *Cebus nigritus*). **American journal of primatology**, 74(4), 344-358.
- Gonçalves, B. D. A., Lima, L. C. P., & Aguiar, L. M. (2022). Diet diversity and seasonality of robust capuchins (*Sapajus* sp.) in a tiny urban forest. **American Journal of Primatology**, 84(8), e23396.

- Gruber, T.; Clay, Z.; Zuberbühler, K. (2010). A comparison of bonobo and chimpanzee tool-use: evidence for a female bias in the *Pan* lineage. **Animal Behaviour**, n. 80, p. 1023–1033.
- Gutierrez, J. S. (2023). **Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos-prego (*Sapajus nigritus*) em vida livre (Dissertação de Mestrado)**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Brasil.
- Haslam, M. (2018). Food hardness and stone tool weight in wild primate nut-cracking. **bioRxiv**, 267542.
- Haslam, M., & Falótico, T. (2015). Nasal probe and toothpick tool use by a wild female bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*). **Primates**, 56, 211-214.
- Hayashi, M.; Takeshita, M.; Matsuzawa, T. (2006). Cognitive development in apes and humans assessed by object manipulation. In: Matsuzawa, T.; Tomonaga, M.; Tanaka, M. (Eds.), *Cognitive Development in Chimpanzees*. **Springer**, Tokyo, p. 384–410.
- Hayashi, Misato. (2015). Perspectives on object manipulation and action grammar for percussive actions in primates. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 370, n. 1682, p. 20140350.
- Huffman, M. A., & Quiatt, D. (1986). Stone handling by Japanese macaques (*Macaca fuscata*): implications for tool use of stone. **Primates**, 27, 413-423.
- Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). (2023). **Chuva acumulada mensal: Estação Foz do Iguaçu (A846)**. Disponível em: <https://tempo.inmet.gov.br/Graficos/A001>
- Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). **Primates**, n. 21, p. 443–467.
- Izawa, K., & Mizuno, A. (1977). Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchins (*Cebus apella*). **Primates**, n. 18, p. 773–792.
- Kaplin, B. A.; William, A. (2013). Behavior within groups. In: Sterling, E. J.; Bynum, N.; Blair, M. E. (Eds.). *Primate Ecology and Conservation – A Handbook of Techniques*. **Oxford University Press**, p. 58-77.
- Koops, K.; Visalberghi, E.; van Schaik, C. P. (2014). The ecology of primate material culture. **Biology Letters**, v. 10, n. 11, p. 20140508.
- Lanjouw, A. (2002). Behavioural adaptations to water scarcity in Tongo chimpanzees. **Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos**, 52-60.
- Leca, J.-B., Nahallage, C.A.D., Gunst, N. & Huffman, M.A. (2008). Stone-throwing by Japanese macaques: form and functional aspects of a group-specific behavioral tradition. **J. Human Evol.** 55: 989-998.
- 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: Official Journal of the American Society of Primatologists**, 71(3), 242-251.

- Mazumder, J.; Kaburu, S. S. K. Object manipulation and tool use in Nicobar long-tailed macaques (*Macaca fascicularis umbrosus*). **International Journal of Primatology**, v. 41, p. 141-159, 2020.
- McGrew, W. C., Tutin, C. E., & Baldwin, P. J. (1979). Chimpanzees, tools, and termites: crosscultural comparisons of Senegal, Tanzania, and Rio Muni. **Man**, 185-214.
- Melin, A. D.; Young, H. C.; Mosdossy, K. N.; Fedigan, L. M. (2014). Seasonality, extractive foraging and the evolution of primate sensorimotor intelligence. **Journal of Human Evolution**, n. 71, p. 77-86.
- Mendes, F.; Martins, L.; Pereira, J.; Marquezan, R. (2000). Fishing with a bait: A note on behavioural flexibility in *Cebus apella*. **Folia Primatologica**, v. 71, p. 349-352.
- Meulman, E.; Seed, A.; Mann, J. (2013). If at first you don't succeed... Studies of ontogeny shed light on the cognitive demands of habitual tool use. **Phil. Trans. R. Soc. B**, n. 368, p. 20130050.
- Moura, A. C. A. (2007). Stone banging by wild capuchin monkeys: an unusual auditory display. **Folia Primatologica**, v. 78, n. 1, p. 36-45.
- Moura, A. C. A.; Lee, P. (2004). Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. **Science**, n. 306, p. 1909.
- Muhammad, R., Kaikaew, T., Panjan, S., Meesawat, S., Thabthimthong, W., Payungporn, S., Apipattarachaiwong, J., Kanthaswamy, S., Hamada, Y., Lydia V. Luncz & Malaivijitnond, S. (2023). Influence of COVID-19 on the emergence of stone-tool use behavior in a population of common long-tailed macaques (*Macaca fascicularis fascicularis*) in Thailand. **American Journal of Primatology**, e23580.
- Ottoni, E. B.; Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: overview and implications. **Evolutionary Anthropology**, v. 17, p. 171-178.
- 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**, v. 8, p. 215-219.
- Perry, S.; Manson, J. H.; Muniz, L.; Gros-Louis, J.; Vigilant, L. (2008). Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins. *Cebus capucinus*. **Animal Behaviour**, n. 76, v. 1, p. 187-199.
- Phillips, K. A.; Hopkins, W. D. (2007). Exploring the relationship between cerebellar asymmetry and handedness in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and capuchins (*Cebus apella*). **Neuropsychologia**, n. 45, v. 10, p. 2333-2339.
- Presotto, A., Remillard, C., Spagnoletti, N., Salmi, R., Verderane, M., Stafford, K., ... & Izar, P. (2020). Rare bearded capuchin (*Sapajus libidinosus*) tool-use culture is threatened by land use changes in northeastern Brazil. **International Journal of Primatology**, 41, 596-613.
- Proffitt, T., Reeves, J. S., Braun, D. R., Malaivijitnond, S., & Luncz, L. V. (2023). Wild macaques challenge the origin of intentional tool production. **Science Advances**, 9(10), eade8159.
- Resende, B. D.; Ottoni, E. B.; Fragaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nutcracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a Perception-action perspective. **Developmental science**, n. 11, v. 6, p. 828-840.

- Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J.; Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, n. 142, p. 1141–1153.
- Rocha, V. J., Reis, N. R. D., & Sekiama, M. L. (1998). Uso de ferramentas por *Cebus apella* (Linnaeus)(Primates, Cebidae) para obtenção de larvas de coleóptera que parasitam sementes de *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassm.(Arecaceae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 15, 945-950.
- Schino, G.; Pinzaglia, M. (2018). Age-related changes in the social behavior of tufted capuchin monkeys. **American journal of primatology**, n. 80, v. 3, p.227-46.
- Shumaker, R. W.; Walkup, K. R.; Beck, B. B. (2011). Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals. **The John's Hopkins University Press**, Baltimore
- Smith, R. L. (2016). Preliminary observations of complex object manipulation in a wild population of *Sapajus cay* Illiger 1815 (primates: Cebidae) in a fragment of upper Paraná Atlantic Forest, Rancho Laguna Blanca, eastern Paraguay. **Acta Ethologica**, n. 20, v. 1, p. 75-80.
- Sousa, C., Biro, D. & Matsuzawa, T. (2009). Leaf-tool use for drinking water by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): acquisition patterns and handedness. **Anim. Cogn.** 12: 115-125.
- Souto, A., Bione, C. B., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D., & Schiel, N. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. **Biology Letters**, 7(4), 532-535.
- Spagnoletti, N.; Visalberghi, E.; Verderane, M. P.; Ottoni, E.; Izar, P.; Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? **Animal Behaviour**, n. 83, v. 5, p. 1285-1294.
- Spinozzi, G.; Laganà, T.; Truppa V. (2007). Hand use by tufted capuchins (*Cebus apella*) to extract a small food item from a tube: digit movements, hand preference, and performance, **American Journal of Primatology**, n. 69, p. 336–352.
- Spinozzi, G.; Truppa, V.; Laganà T. (2004). Grasping behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): grip types and manual laterality for picking up a small food item. **Am. J. Phys. Anthropol.**, n. 125, p. 30–41.
- Steinberg, D. L., Lynch, J. W., & Cartmill, E. A. (2022). A robust tool kit: First report of tool use in captive crested capuchin monkeys (*Sapajus robustus*). **American Journal of Primatology**, 84(11), e23428.
- Sugiyama, Y. (1995). Drinking tools of wild chimpanzees at Bossou. **Am. J. Primatol.** 37: 263-269.
- Suzin, A.; Back, J. P.; Garey, M. V.; Aguiar, L. M. (2017). The Relationship Between Humans and Capuchins (*Sapajus* sp.) in an Urban Green Area in Brazil. **International Journal of Primatology**, n. 38, v. 6, p. 1058-1071.

- Takeshita, H.; Frigaszy, D.; Mizuno, Y.; Matsuzawa, T.; Tomonga, M.; Tanaka, M. (2005). Exploring by doing: how young chimpanzees discover surfaces through actions with objects. **Infant Behavior and Development**, n. 28, p. 316–328.
- Tan, A., Tan, S. H., Vyas, D., Malaivijitnond, S., & Gumert, M. D. (2015). There is more than one way to crack an oyster: identifying variation in Burmese long-tailed macaque (*Macaca fascicularis aurea*) stone-tool use. **PLoS One**, 10(5), e0124733.
- Thierry, B. (1994). Social transmission, tradition and culture in primates: from the epiphenomenon to the phenomenon. **Techn. Cult.** 23: 91-119.
- Torigoe, T. (1985). Comparison of object manipulation among 74 species of non-human primates. **Primates**, n. 26, p. 182–194
- Torrvalho, K., Rabelo, R. M., Andrade, A., & Botero-Arias, R. (2017). Tool use by Amazonian capuchin monkeys during predation on caiman nests in a high-productivity forest. **Primates**, 58, 279-283.
- Truppa, V.; Spinozzi, G.; Laganà, T.; Piano Mortari, E.; Sabbatini, G. (2016). Versatile grasping ability in power-grip actions by tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). **American journal of physical anthropology**, n. 159, p. 63–72.
- Visalberghi, E., & Limongelli, L. (1994). Lack of comprehension of cause effect relations in toolusing capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Journal of Comparative Psychology**, 108(1), 15.
- Visalberghi, E., & Trinca, L. (1989). Tool use in capuchin monkeys: Distinguishing between performing and understanding. **Primates**, 30(4), 511-521.
- Visalberghi, E., Frigaszy, D. M., & Savage-Rumbaugh, S. (1995). Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Journal of Comparative Psychology**, 109(1), 52.
- Visalberghi, E., Sirianni, G., Frigaszy, D., & Boesch, C. (2015). Percussive tool use by Tai Western chimpanzees and Fazenda Boa Vista bearded capuchin monkeys: a comparison. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 370(1682), 20140351.
- Visalberghi, E.; Addessi, E. (2003). Commentary to the article of Perry et al. Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys: evidence for tradition in a neotropical primate. **Current Anthropology**, n. 44, v. 5, p. 259-260.
- Whiten, A., & van de Waal, E. (2018). The pervasive role of social learning in primate lifetime development. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 72, 1-16.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. **Nature**, 399(6737), 682-685.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W.C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C.E.G., Wrangham, R.W. & Boesch, C. (2001). Charting cultural variation in chimpanzees. **Behaviour** 138: 1481-1516.