



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS DA VIDA
E DA NATUREZA (ILACVN)**

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ECOLOGIA E
BIODIVERSIDADE**

**PADRÃO DE ATIVIDADES E COMPORTAMENTO SOCIAL DE
MACACOS-PREGO URBANOS (*Sapajus sp.*)**

JANAÍNA PAULA BACK

Foz do Iguaçu

2015

**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS DA VIDA
E DA NATUREZA (ILACVN)**

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ECOLOGIA E
BIODIVERSIDADE**

**PADRÃO DE ATIVIDADES E COMPORTAMENTO SOCIAL DE
MACACOS-PREGO URBANOS (*Sapajus sp.*)**

JANAÍNA PAULA BACK

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao 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 Bacharel em Ciências Biológicas - Ecologia e Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Lucas M. Aguiar

Foz do Iguaçu

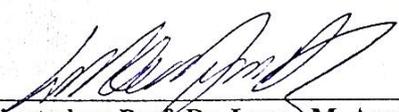
2015

JANAÍNA PAULA BACK

**PADRÃO DE ATIVIDADES E COMPORTAMENTO SOCIAL DE
MACACOS-PREGO URBANOS (*Sapajus* sp.)**

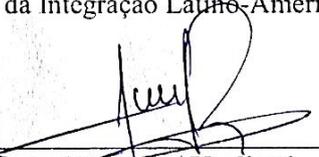
Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas - Ecologia e Biodiversidade.

BANCA EXAMINADORA



Orientador: Prof. Dr. Lucas M. Aguiar

Universidade Federal da Integração Latino-Americana - UNILA



Prof. Dr. Alexandre Vogliotti

Universidade Federal da Integração Latino-Americana - UNILA



Dra. María Celia Baldovino

Instituto de Biología Subtropical (IBS/CONICET)
Universidad Nacional de Misiones - UNAM



Prof. Dr. Michel Varajão Garcey

Universidade Federal da Integração Latino-Americana - UNILA

Foz do Iguaçu, 11 de dezembro de 2015

Ao meu pai, minha mãe e meu irmão, dedico.

AGRADECIMENTOS

À minha família, em especial ao meu pai Pedro, à minha mãe Nete e ao meu irmão Cássio - que juntos constituem o meu “porto seguro”! Agradeço pela compreensão e paciência quanto a minha ausência, mesmo diante das minhas falhas promessas de curtir as férias com vocês. Muito obrigada pelos ensinamentos, pela confiança e por respeitarem minhas escolhas. Sem o carinho, o apoio e o amor incondicional de vocês, eu seguramente não teria coragem o suficiente para continuar o caminho que aqui me trouxe;

Aos meus amigos! Bendito sejam esses irmãos que nós tivemos a oportunidade de escolher na trajetória da vida. A você Lena, minha amiga-irmã que permaneceu em solo catarinense, muito obrigada pela amizade de sempre!! À minha amiga-irmã Adriane, ou carinhosamente chamada de “Adri”, “Drica”, “Dri”! Muito obrigada por fazer parte desta caminhada! Sou imensamente grata pela sua amizade, pela companhia em campo durante a coleta dos dados que hoje compõem este trabalho, pelo companheirismo em sala de aula, em casa, nos estudos e nas discussões mais loucas de nosso mundo acadêmico. Muito obrigada mesmo!!

Ao professor e orientador Lucas!! Muito obrigada por depositar em minha pessoa uma gotinha de expectativa e, assim permitir que eu conhecesse o quão interessante é a área da Primatologia!! Agradeço pela paciência, pela atenção, pela orientação e pelos ensinamentos transmitidos durante estes cinco anos de estudo envolvendo os macacos!

Aos meus amigos (a) que conheci quando cheguei à UNILA; a você Diego e Richard, muito obrigada pelas conversas, pela companhia, por compartilharem seus conhecimentos, me ajudarem e, por estarem aí para fazermos nossos “chistes”. Muito obrigada e sem vocês tenho certeza que toda esta caminhada não seria tão divertida quanto foi!

A você Silvana, minha querida colega de quarto no tempo das repúblicas, muito obrigada pela companhia, pelas conversas, risos, e tudo mais! Foi um prazer conhecer você!

A vocês Gisselle e Paula: muito obrigada pela amizade, pela companhia em casa, nos estudos e por compartilharem seus jeitos e costumes, alguns dos quais eu me tornei uma seguidora convicta - “¿Gisselle, me invita su terere?”

Aos demais amigos (a), novos e velhos, do Paraná e de Santa Catarina que de alguma forma ou de outra me apoiaram no decorrer desta caminhada;

Aos colegas de curso que ao longo destes cinco anos estiveram ao meu lado contribuindo de forma conjunta para meu aprendizado;

A todo corpo docente de Biologia pelo empenho e dedicação e por sempre regarem com conhecimentos estas “sementinhas” de biólogos. Agradecimentos especiais ao professor Michel V. Garey pelo apoio nas análises estatísticas, e ao professor Samuel F. Adami pela confecção do mapa da área de estudo;

Aos meus gatos Lyncii e Fredii, [Sandii e Griis (*in memorium*)] pela sincera companhia de todos os momentos!!

Aos macacos-prego do Jardim Ipê: Alemão, Erwin, CatharinaS, Larissa, Ana, Jully, Pedrita, Ariel, Erick, Léo, Margarida, Cléo e Bia, que permitiram-nos acompanhá-los e brindaram-nos com fascinantes e emocionantes comportamentos. Vocês me encantaram e me mostraram que a natureza é grandiosa, e nos prestigia a cada momento com as distintas formas da mais pura beleza;

À UNILA e à Fundação Araucária pela concessão das bolsas de iniciação científica durante a graduação;

À Itaipu Binacional e em especial à supervisora de estágio Caroline Henn pela oportunidade e orientação! Carol foi um imenso prazer conhecê-la!

Aos membros da banca: Alexandre Vogliotii, María Celia Baldovino e Michel V. Garey pelas valiosas contribuições fornecidas a este trabalho;

Finalmente, a todas as demais pessoas que por ventura eu tenha aqui omitido, mas que direta e indiretamente contribuíram na construção deste trabalho e da Janaína que aqui escreve!

Sinceramente, muito obrigada!

“O comportamento deles estava distorcido, não coletavam mais alimentos na floresta [...]. Mais recentemente eles haviam se envolvido em problemas [...]. Alguma funcionária com preguiça de caminhar até a lata de lixo decidiu dar o resto de mingau para um babuíno e, no dia seguinte, o mesmo babuíno a atacava para conseguir o mingau; incapaz de perceber as sutilezas entre o mingau antes e depois dos humanos decidirem que já comeram o suficiente. ”

Robert M. Sapolsky

BACK, Janaína Paula. **Padrão de Atividades e Comportamento Social de Macacos-Prego Urbanos (*Sapajus* sp.)**. 2015. 56 p. Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas - Ecologia e Biodiversidade - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2015.

RESUMO

A rápida transformação do ambiente natural em áreas urbanas tem gerado desafios para as populações selvagens, principalmente para as dependentes da vivência social. Alguns primatas utilizam-se da flexibilidade comportamental como um mecanismo imediato para sobreviver em habitats inseridos em matrizes urbanas. Diante disso, este trabalho objetivou estudar o padrão de atividades diárias e os comportamentos sociais de um grupo de macacos-prego (*Sapajus* sp.) confinados em um pequeno fragmento florestal urbano, livre de predadores e sujeitos ao constante contato e provisionamento de humanos. Os macacos foram acompanhados durante 18 meses e os dados do padrão de atividades e dos comportamentos sociais foram coletados através do método de “varreduras instantâneas” e de “todas as ocorrências”, respectivamente. Os animais apresentaram taxas de interações sociais compatíveis com outras populações do gênero, sendo que os juvenis foram os indivíduos mais envolvidos. O elevado tempo devotado no deslocamento, concomitante ao baixo tempo dedicado em alimentação, foi atribuído à distribuição dispersa e irregular, e ao alto retorno energético dos alimentos fornecidos pelas pessoas. Houve um pico de deslocamento nas horas mais frescas do dia, e de interações ao meio-dia, mas uma ausência de variação na frequência de descanso que foi atribuída à frequente interação com os humanos. Os juvenis foram os que mais investiram no forrageamento, o que pode estar relacionado à menor eficiência na obtenção e no acesso dos recursos. Apesar do contexto, houve proporcionalmente pouco agonismo entre os indivíduos, que envolveu principalmente os juvenis e as fêmeas, e que pode estar relacionado aos altos requerimentos energéticos das duas categorias e à baixa hierarquia dos primeiros. O macho adulto apresentou um padrão condizente com a posição de dominante, sendo o mais frequente agressor e o infrequente receptor de agonismos. A maioria das interações foram afiliativas e cooperativas, indicando ser uma característica conservativa dos primatas. Constatou-se um padrão invertido de catações entre os adultos, onde foram infrequentes das fêmeas para o macho, mas frequentes do macho para as fêmeas, provavelmente devido à certa independência das fêmeas em relação ao papel de defesa do macho. A filopatria entre as fêmeas não refletiu frequentes catações entre elas, e parece ser efeito do distanciamento das mesmas devido ao regime alimentar. A restrição de dispersão pode ter produzido um alto grau de parentesco entre os indivíduos, o que favoreceu a cooperação entre jovens e adultos. Os juvenis cooperaram no carregamento de seus irmãos infantes, ao passo que, se beneficiaram na partilha de alimentos feita pelos adultos - uma relação de reciprocidade indireta. Os comportamentos sexuais foram em baixa frequência, principalmente a proceptividade das fêmeas, que pode refletir o alto parentesco no grupo. Também houve um alto envolvimento dos juvenis nos comportamentos sexuais, que pode representar um oportunismo perante as restrições de dispersão e da baixa proporção de machos adultos no grupo. As alterações observadas, aliadas à alta taxa de nascimentos e a alta densidade de primatas também identificada para o grupo, indicam a flexibilidade comportamental atuando para a sobrevivência dos macacos-prego frente aos novos desafios do ambiente urbano.

Palavras-chave: Áreas verdes urbanas; Altruísmo-recíproco; Cooperação; Flexibilidade comportamental; Parentesco; Vida selvagem urbana.

BACK, Janaína Paula. **Patrón de Actividad y Comportamiento Social de Monos Caí Urbanos (*Sapajus* sp.)**. 2015. 56 p. Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas - Ecologia e Biodiversidade - Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2015.

RESUMEN

La rápida transformación del ambiente natural en áreas urbanas, ha generado desafíos para las poblaciones salvajes, principalmente para aquellas dependientes de la vida social. Algunos primates se valen de la flexibilidad comportamental como un mecanismo inmediato para sobrevivir en hábitats insertos en matrices urbanas. Frente a eso, este trabajo objetivó estudiar el patrón de actividades diarias y los comportamientos sociales de un grupo de monos caí (*Sapajus* sp.) confinados en un pequeño fragmento de bosque urbano, libre de predadores y sujetos al constante contacto y aprovisionamiento de humanos. Los monos fueron acompañados durante 18 meses y los datos del patrón de actividades y de los comportamientos sociales fueron colectados por el método de “barreduras instantáneas” y de “todas las ocurrencias”, respectivamente. Los animales presentaron tasas de interacciones sociales compatibles con otras poblaciones del género, siendo que los juveniles fueron los individuos más involucrados. El elevado tiempo dedicado en el desplazamiento, concomitante al bajo tiempo en alimentación, fue atribuido a la distribución dispersa e irregular, y al alto retorno energético de los alimentos proporcionados por las personas. Hubo un pico de desplazamiento en las horas más frescas del día, y de interacciones al medio día, pero una ausencia de variación en la frecuencia de descanso, el cual fue atribuido a la frecuente interacción con los humanos. Los juveniles fueron los que más invirtieron en el forrajeo, lo que puede estar relacionado a la menor eficiencia en la obtención de acceso a los recursos. A pesar del contexto, hubo proporcionalmente poco agonismo entre los individuos, e involucró principalmente a juveniles y hembras, y que puede estar relacionado a los altos requerimientos energéticos de las dos categorías y a la baja jerarquía de los primeros. El macho adulto presentó un patrón compatible con la posición de dominante, figurando frecuentemente como agresor, e infrecuentemente como receptor de agonismos. La gran mayoría de las interacciones fueron afiliativas y cooperativas, indicando ser una característica conservativa de los primates. Se constató un patrón invertido de acicalamiento entre los adultos, donde fueron infrecuentes de las hembras para el macho, pero más frecuentes del macho para las hembras, probablemente, debido a la cierta independencia de las hembras en relación al papel de defensa del macho. La filopatría entre las hembras no reflejó frecuentes acicalamiento entre ellas, y parece ser efecto del distanciamiento de las mismas debido al régimen alimenticio. La restricción de la dispersión pudo haber producido un alto grado de parentesco entre los individuos, lo que favoreció la cooperación entre jóvenes y adultos. Los juveniles cooperaron en el acarreo de sus hermanos infantes, al paso que se beneficiaron de la compartición de alimentos realizados por los adultos – una relación de reciprocidad indirecta. Los comportamientos reproductivos fueron en baja frecuencia, principalmente la proceptividad de las hembras, lo que puede reflejar el alto parentesco en el grupo. También hubo una alta participación de los juveniles en los comportamientos sexuales, que puede representar un oportunismo ante las restricciones de dispersión, así como una baja proporción de machos adultos en el grupo. Las alteraciones observadas, combinada a altas tasas de nacimientos y densidad de primates, también identificadas para el grupo, indican la flexibilidad comportamental actuando para la sobrevivencia de los monos caí frente a los nuevos desafíos del ambiente urbano.

Palabras clave: Áreas verdes urbanas; Altruísmo recíproco; Cooperación; Flexibilidad comportamental; Parentesco; Vida salvaje urbana.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo.	17
Figura 2. Fêmea adulta de <i>Sapajus</i> sp.	19
Figura 3. Macho adulto de <i>Sapajus</i> sp.	19
Figura 4. Subadulto de <i>Sapajus</i> sp.	20
Figura 5. Juvenis de <i>Sapajus</i> sp.	20
Figura 6. Infante de <i>Sapajus</i> sp. sendo carregado nas costas por outro indivíduo mais velho.	21
Figura 7. Horário das atividades comportamentais dos macacos-prego (<i>Sapajus</i> sp.).	26
Figura 8. Variação das atividades diárias entre as classes sexo-etárias	26
Figura 9. Distribuição dos comportamentos afiliativos entre as classes sexo-etárias:	28
Figura 10. Distribuição dos comportamentos agonísticos entre as classes sexo-etárias	30
Figura 11. Distribuição dos comportamentos cooperativos entre as classes sexo-etárias.	32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Definições dos comportamentos do padrão de atividades adotados neste trabalho	22
Tabela 2. Definições dos comportamentos sociais adotados neste trabalho.	23
Tabela 3. Categorias, direção de cada comportamento social e valores observados e esperados ao acaso para cada classe sexo-etária.	34

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	17
2.1 <i>Área de estudo</i>	17
2.2 <i>Grupo de estudo</i>	18
2.3 <i>Amostragem e coleta de dados</i>	21
2.4 <i>Análise dos dados</i>	23
3. RESULTADOS	25
3.1 Padrão de atividades diárias	25
3.2 Comportamentos sociais	27
3.2.1 <i>Comportamentos afiliativos</i>	27
3.2.2 <i>Comportamentos agonísticos</i>	29
3.2.3 <i>Comportamentos cooperativos</i>	31
3.2.4 <i>Comportamentos sexuais</i>	33
4. DISCUSSÃO	35
4.1 Padrão de atividades diárias	35
4.2 Comportamentos sociais	37
4.2.1 <i>Comportamentos afiliativos</i>	38
4.2.2 <i>Comportamentos agonísticos</i>	40
4.2.3 <i>Comportamentos cooperativos</i>	41
4.2.4 <i>Comportamentos sexuais</i>	43
5. CONCLUSÕES	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47
APÊNDICES	54
<i>Apêndice A - Tabela de Scan Sampling</i>	55
<i>Apêndice B - Tabela de Todas as Ocorrências</i>	56

1. INTRODUÇÃO

As rápidas mudanças no ambiente induzidas pelas atividades humanas têm gerado grandes desafios para a biodiversidade (Sih et al. 2011; Wong & Candolin 2014), sobretudo para as populações que dependem da vivência social (Schwitzer et al. 2011; Sol et al. 2013). Espécies selvagens em ambientes cujas condições envolvem mudanças mais rápidas do que aquelas experimentadas durante a evolução, requerem habilidades para lidar com os novos desafios do cenário modificado (Lowry et al. 2013; Sih et al. 2011; Mangalam & Singh 2013). Ambientes urbanos, por exemplo, podem submeter as populações aos efeitos da fragmentação e perda de hábitat, à uma nova permeabilidade da matriz, à modificação da diversidade e da abundância dos recursos alimentares (e.g., exóticos, artificiais e concentrados) e sexuais (i.e., razão sexual desviada), assim como à alteração das interações entre os organismos (e.g., entre parceiros, predadores, competidores, parasitas e outros simbioses), incluindo o aumento do contato e do convívio com os humanos (Ditchkoff et al. 2006; Lowry et al. 2013; Sih et al. 2011; Sol et al. 2013). Soma-se a isso, um aumento dos estressores abióticos (e.g., poluentes visuais, químicos e sonoros), capazes de afetar a comunicação e a fisiologia dos indivíduos (Duarte et al. 2011; Sol et al. 2013). Nessas situações, a chance das espécies se adaptarem geneticamente às tais mudanças tende a ser reduzida, e o comportamento - a flexibilidade comportamental - passa a representar um importante mecanismo de resgate imediato contra a extinção no novo ambiente (Lowry et al. 2013; Sih et al. 2011; Sol et al. 2013; Wong & Candolin 2014).

Algumas espécies animais, particularmente as onívoras, tendem a ser pouco afetadas pelas mudanças e são capazes de sobreviver em ambientes alterados (Dirzo et al. 2014; Sih et al. 2011; Sol et al. 2013). Populações vivendo em pequenos fragmentos florestais em matrizes urbanas frequentemente diferem em comportamentos em relação às suas contrapartes de ambientes prístinos (Lowry et al. 2013; Sol et al. 2013). Elas geralmente apresentam uma menor

área de vida, vivem em grupos menores, porém em densidades populacionais mais elevadas, sobretudo devido à alta sobrevivência dos adultos, à baixa dispersão dos indivíduos e à reduzida pressão de predação (Schwitzer et al. 2011; Sol et al. 2013). Também é comum que indivíduos em pequenos fragmentos urbanos se desloquem por curtas distâncias, utilizem-se de rotas repetitivas (Schwitzer et al. 2011), alterem seus padrões de atividades diárias (Lowry et al. 2013; Jaman & Huffman 2013), apresentem repertório comportamental mais diversificado, devido aos novos estímulos (Sol et al. 2013; Mangalam & Singh 2013) e até mesmo mudanças nos comportamentos sociais (Jaman & Huffman 2013; Wong & Candolin 2014). Por exemplo, primatas não-humanos em ambientes urbanos podem reduzir o tempo gasto em atividades de busca e consumo de alimentos, e aumentar o tempo dedicado às interações sociais e ao descanso devido ao aporte energético do aprovisionamento alimentar antrópico (Jaman & Huffman 2013; Sha & Hanya 2013a). Ademais, o aprovisionamento que tende a ser agregado e passível de monopolização, pode aumentar as interações agonísticas entre os animais (Jaman & Huffman 2013; McCarthy et al. 2009; Ruesto et al. 2010). Por outro lado, primatas em fragmentos extremamente pequenos e sem o aporte de alimentos antrópicos podem aumentar o distanciamento entre si e reduzir as interações afiliativas devido à redução de alimentos (Orihuela et al. 2014). Alterações nos comportamentos sociais, incluindo os sexuais, os quais podem variar entre populações sob diferentes regimes ecológicos, são previstos pela Socioecologia, que prediz que a distribuição e a característica dos recursos dirigem a socialidade das fêmeas e dos machos de aves e mamíferos (Emlen & Oring 1977; Koenig 2002). Nesse sentido, estudos sobre o comportamento de populações de primatas em pequenos fragmentos urbanos são importantes para o entendimento das variáveis antrópicas na socialidade e na sobrevivência desses animais próximos aos humanos, e podem subsidiar planos de conservação (Blair et al. 2013; Sha & Hanya 2013a; b; Sol et al. 2013).

Os macacos-prego (gênero *Sapajus*) são primatas que mostram alto grau de flexibilidade comportamental e, em várias cidades da América Latina, vivem em ambientes perturbados pelo homem (Fragaszy et al. 2004; Strier 2011). São onívoros e gastam grande parte do tempo em atividades de busca e manipulação de alimentos e outros objetos (deslocamento e forrageamento), e dedicam relativamente pouco tempo ao descanso e à interação social (Fragaszy et al. 2004; Rímoli et al. 2008). O tempo despendido em cada atividade pode ser influenciado pelo tipo de habitat, estação, período do dia e disponibilidade de recursos, assim como de acordo com a posição hierárquica na estrutura social do grupo e aos requerimentos individuais e das classes sexo-etárias (Fragaszy et al. 2004; Rímoli et al. 2008; Robinson 1984; 1986). Por exemplo, ao longo do dia, tendem a ser mais ativos nas primeiras horas da manhã, as quais correspondem aos horários de temperaturas mais amenas, facilitando a termorregulação (Rímoli et al. 2008; Robinson 1984) e satisfazendo os requerimentos energéticos após o longo período de jejum noturno (Stevenson et al. 1994). Enquanto que nos períodos mais quentes tendem a se engajar em atividades de baixo gasto energético, tais como o descanso e a interação social (Ferreira 2008; Izawa 1980). Quanto ao sexo e a idade, os jovens e as fêmeas adultas tendem a ser relativamente mais ativos devido aos seus altos requerimentos energéticos e aos seus papéis sociais (Strier 2011; Robinson et al. 1984; 1986). Os jovens, em particular, tendem a dedicar mais tempo na busca de recursos devido à menor eficiência na obtenção, à baixa posição hierárquica e à propensão em explorar recursos marginais e de difícil obtenção, visto a monopolização dos recursos de qualidade pelos adultos (Fragaszy 2004; Janson 1985; Janson & van Schaik, 1993; Vogel 2005).

O gênero *Sapajus* caracteriza-se por viver em grupos sociais (5-40 indivíduos) multi-machos e multi-fêmeas adultas, com indivíduos imaturos de várias idades (Carosi et al. 2005; Fragaszy et al. 2004). As fêmeas tendem à filopatria, e os machos a migrar antes da maturidade (Carosi et al. 2005; Fragaszy et al. 2004; Tiddi et al. 2011). O sistema de acasalamento é

poligínico e as fêmeas solicitam ativamente (proceptividade) o macho dominante durante o período fértil, através de perseguições, exibições faciais, vocais e posturais (Carosi & Visalberghi 2002; Carosi et al. 2005; Janson 1984).

O macho dominante tende a monopolizar as cópulas, principalmente durante o estro (Carosi et al. 2005; Di Bitetti & Janson 2001; Fragaszy et al. 2004;). A estrutura social envolve hierarquias de dominância entre os machos e entre as fêmeas, e uma série de comportamentos afiliativos, cooperativos e agonísticos. O macho-alfa mantém aliança com as fêmeas de hierarquias mais altas, que além da reprodução, ajudam a manter a sua dominância. As fêmeas, por outro lado, se beneficiam na defesa dos recursos alimentares e na diminuição de riscos de infanticídio (Scarry et al. 2013; Tiddi et al. 2011).

Os comportamentos de catações envolvem principalmente a participação das fêmeas adultas que emitem catações entre si e para os machos, sendo que o dominante é o receptor preferencial (Di Bitetti 1997; Fragaszy et al. 2004; Tiddi et al. 2011; 2012). Os jovens recebem catações das fêmeas e do macho dominante (Izawa 1980), e são os indivíduos mais envolvidos nas brincadeiras sociais (Fragaszy et al. 2004; Resende & Ottoni 2002). Os infantes são carregados frequentemente, principalmente por ajudantes subadultos e juvenis (Fragaszy et al. 2004). Contrastando com outros grupos de primatas, os macacos-prego adultos usualmente partilham alimentos (Brosnan 2010; De Waal 2000), não apenas com os jovens, mas também entre eles, principalmente entre as fêmeas (De Waal 2000).

Macacos-prego são adaptáveis às alterações ambientais e estudos têm indicado a flexibilidade comportamental, tal como o uso de ferramentas e outros aspectos sociais em vários tipos de ambientes antropizados, incluindo parques urbanos (Aguiar et al. 2014; Fragaszy et al. 2004; Izar et al. 2012). Quanto ao comportamento social, as relações entre as fêmeas adultas podem variar conforme as características das fontes alimentares, embora o sistema de acasalamento parece ser um componente mais conservado (Izar et al. 2012). Em Foz do Iguaçu,

Sul do Brasil, um grupo semilivre de macacos-prego vive em alta densidade em um pequeno fragmento florestal isolado na matriz urbana, descaracterizado de sua flora e fauna nativa, livre de predadores e com intenso contato e aprovisionamento de humanos. Diante disso, o objetivo deste estudo foi investigar o comportamento, especificamente buscar entender o padrão de atividades e os comportamentos sociais desses animais em um contexto ecológico altamente influenciado por fatores antrópicos.

Em um cenário onde os animais estão confinados em uma floresta subtropical reduzida, cuja a oferta de recursos naturais é baixa e a suplementação alimentar é frequente, constante, agregada e monopolizável, esperaríamos: (1) um padrão de atividades com baixas taxas de atividades de busca por recursos (deslocamento e forrageamento) e altas de descanso e de interação social, já que a suplementação alimentar antrópica pode ser suficiente para suprir as demandas energéticas e nutricionais dos animais; (2) uma variação horária diurna das atividades diárias devido as mudanças de temperatura (ou estado de fome), sendo que os animais estariam mais ativos nos períodos mais frescos do dia (início da manhã e final da tarde - e que correspondem aos horários após o jejum noturno) e menos ativos nos períodos mais quentes (final da manhã e início da tarde - que correspondem aos horários de saciação); (3) uma variação sexo-etária do padrão de atividades sendo que os jovens e as fêmeas gastariam mais tempo em atividades de busca de alimentos devido aos altos requerimentos energéticos e as fêmeas em atividades sociais, particularmente entre elas e com o macho dominante visto seus papéis sociais dentro do grupo; e (4) interações sociais com elevado grau de agonismo entre os indivíduos devido às disputas por recursos (alimentares e sexuais) ocasionada pela suplementação alimentar monopolizável e pela restrição da dispersão. Por outro lado, o aumento do grau de parentesco provocado pela restrição da dispersão, poderia intensificar a tolerância, a afiliação e a cooperação entre os indivíduos (Strier et al. 2011; Davies et al. 2012) e, ao mesmo tempo, influenciar nos comportamentos sexuais do grupo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O grupo de estudo vive em um fragmento florestal (25°28'56.1" S e 54°33'55.9" O) de 3,7 ha de mata alterada em uma matriz urbana, tratado como reserva técnica do município de Foz do Iguaçu, e localmente conhecido como Bosque do Jardim Ipê. Está inserido no domínio da Mata Atlântica de Interior, pertence ao clima Subtropical (Di Bitetti et al. 2003; Ribeiro et al. 2009) e dista 5 km da margem esquerda do Rio Paraná. Possui livre acesso ao público e é cercado por residências e monoculturas (Figura 1). O fragmento carece de rios ou lagos, e apresenta 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 importância para animais frugívoros. Em seu interior há despejo ilícito de lixo doméstico.



Figura 1. Localização da área de estudo. O “balão” indica o fragmento do Jardim Ipê. Fonte: GeoCatálogo MMA (2014).

2.2 Grupo de estudo

Um único grupo de macacos-prego vive semilivre no fragmento há pelo menos 30 anos (A. R. Rinaldi, comunicação pessoal) e, durante o estudo, esteve composto por aproximadamente 17 indivíduos (cinco fêmeas adultas, um macho adulto, três indivíduos subadultos, três juvenis e cinco infantes) (Figuras 2, 3, 4, 5 e 6). Os animais percorrem toda a área do fragmento, além das monoculturas, dos pomares e das casas nas imediações. Forrageiam tanto em alimentos disponíveis na mata, quanto nos descartados e fornecidos pelos humanos. Também manipulam objetos naturais e artificiais frequentemente (1,2 eventos/h; Silva et al. 2015). A alimentação antrópica perfaz cerca de 71% da dieta do grupo, sendo que desta, 62% é oriunda do fornecimento de alimentos pelos visitantes e 18% proveniente da suplementação alimentar realizada três vezes por semana pela Prefeitura Municipal desde agosto de 2012 (Suzin 2015). Não há predadores naturais dos macacos no fragmento, embora ocorram registros esporádicos de *Bothrops* sp. e de ameaças de cães domésticos. Interações dos macacos com os humanos são frequentes (0,4 eventos/h) e ocorrem ao longo de todo período diurno, mas conflitos entre as partes são raras (Suzin 2015). Os macacos estão inseridos na região de distribuição natural de *Sapajus nigrurus* (Aguiar et al. 2007), mas possuem pelagem de coloração loira que se assemelha à *S. cay*, o que sugere que foram introduzidos. Devido à ausência de um diagnóstico conclusivo, são aqui tratados como *Sapajus* sp. (Lynch-Alfaro et al. 2014).



Figura 2. Fêmea adulta de *Sapajus* sp.

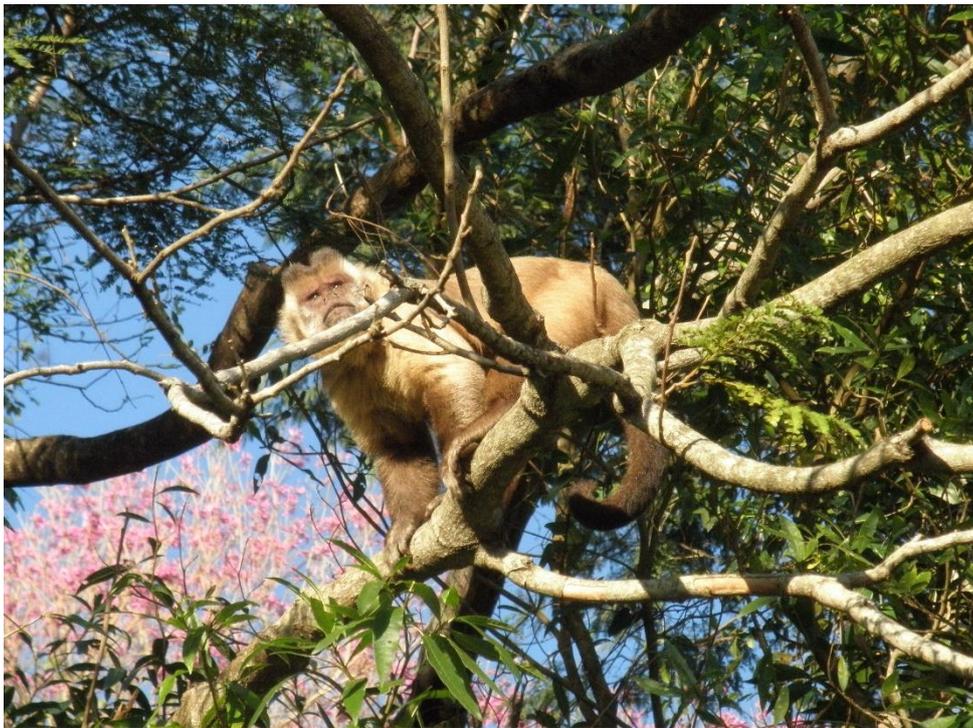


Figura 3. Macho adulto de *Sapajus* sp.



Figura 4. Subadulto de *Sapajus* sp.



Figura 5. Juvenis de *Sapajus* sp.

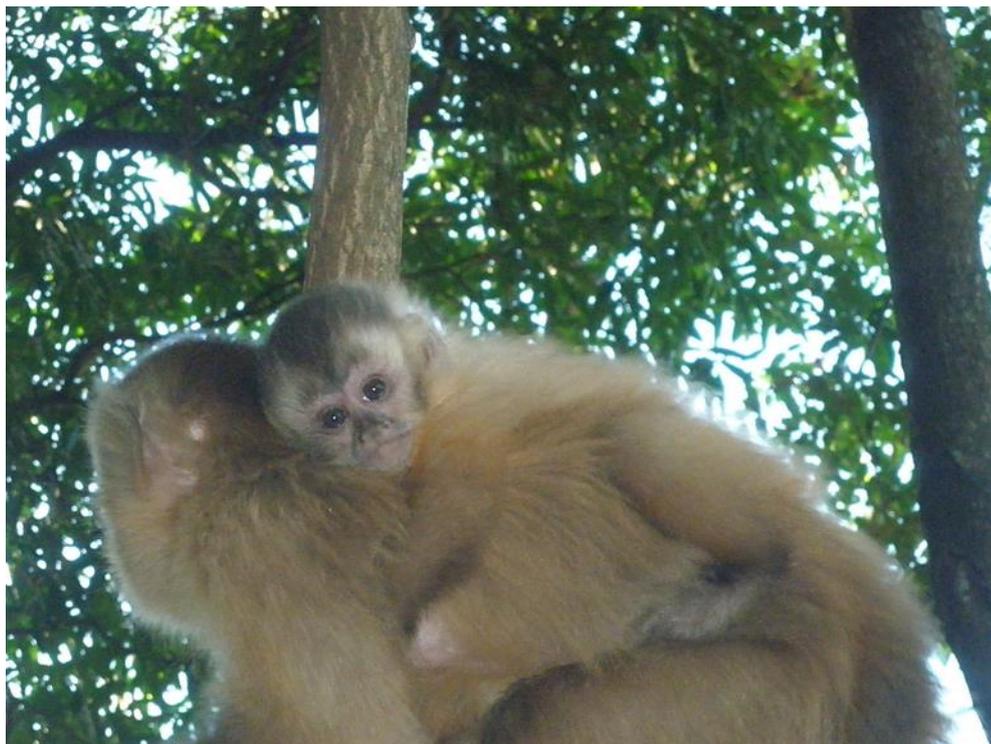


Figura 6. Infante de *Sapajus* sp. sendo carregado nas costas por outro indivíduo mais velho.

2.3 Amostragem e coleta de dados

Os animais foram acompanhados das 7:00 às 17:00 horas, durante três dias por mês, de janeiro de 2012 a junho de 2013 (exceto este último que correspondeu a dois dias de observação), o que totalizou 530 horas de observação direta. O grupo foi habituado à presença dos observadores desde junho de 2011. Para a coleta dos dados do padrão de atividades diárias (e.g., forrageamento, deslocamento, alimentação, interação social e descanso) foi aplicado o método de "varreduras instantâneas" (Altmann 1974), com amostragens de três e intervalos de 10 minutos. Considerou-se um registro, o evento comportamental de cada indivíduo observado durante as amostragens. Para a coleta de registros das interações sociais foi utilizado o método de "todas as ocorrências" (Altmann 1974). Foi considerado um registro de interação social o relacionamento entre os membros de uma díade, a qual é caracterizada pela comunicação de um par de indivíduos (Whitehead 2008).

Considerou-se como interações afiliativas os comportamentos que promovem o desenvolvimento e a manutenção dos laços sociais entre os membros do grupo (Stoesz et al., 2013); as agonísticas aqueles que envolvem ameaças, investidas, perseguições, mordidas e tapas em situações de conflitos em regime competitivo (Bernstein 1976; Janson 1985); as sexuais os comportamentos pré-copulatórios (proceptivos/demonstrações) e as cópulas propriamente ditas (Carosi & Visalberghi 2002; Fragaszy et al. 2004; Lynch-Alfaro 2005). Já as interações cooperativas os comportamentos resultantes de ações individuais que inicialmente implicam custos para o emissor, mas que beneficiam mutualmente os interagentes (via seleção de parentesco ou reciprocidade) (Clutton-Brock 2002; Davies et al. 2012). Cabe destacar que a quantificação do benefício para o emissor, que caracteriza os comportamentos cooperativos, permaneceu fora do escopo deste trabalho, haja vista que nem sempre é realizado de forma imediata ou através do mesmo tipo de comportamento (Clutton-Brock 2002). As definições dos comportamentos do padrão de atividades e dos comportamentos sociais adotados neste trabalho estão descritas na Tabela 1 e 2, respectivamente.

Tabela 1. Definições dos comportamentos do padrão de atividades adotados neste trabalho

Comportamento	Definição
Alimentação	Mastigar ou ingerir qualquer recurso alimentar, tanto de origem antrópica quanto os fornecidos intencionalmente pelos humanos (frutas e industrializados), oriundos de plantações e descartes ou lixo, e os provenientes da mata, os quais incluíam frutos, flores, sementes, folhas, invertebrados e pequenos vertebrados;
Forrageamento	Buscar e explorar visualmente e/ou com as mãos, capturar e/ou manipular qualquer item alimentar;
Deslocamento	Andar, correr, saltar, subir de forma quadrúpede ou bípede no solo e/ou nos distintos estratos da floresta;
Descanso	Inativo, ou não realizando qualquer atividade aparente, podendo estar sentado, deitado de lado, de costa ou de bruços;
Interação social	Incluía um conjunto de comportamentos que envolvem comunicação de dois ou mais indivíduos coespecíficos, tais como as interações afiliativas, cooperativas, agonísticas e sexuais;
Outros	Incluía os comportamentos raros que não se encaixavam nas categorias acima citadas [e. g., interação com o observador, defecação, consumo de água, se lavar com a urina (<i>urine washing</i>) e vigília].

Tabela 2. Definições dos comportamentos sociais dotados neste trabalho.

Comportamento	Definição
Afiliativo	
Catação	Inspeção manual e/ ou com a boca e análise atenta do pelo de qualquer região do corpo de outro indivíduo (Di Bitetti 1997; Strier 2011);
Brincadeira social	Lutas, mordidas, tapas, empurrões, perseguições e batidas com as mãos na cabeça e no corpo de outro indivíduo, quando realizadas em situações pacíficas (Fragaszy et al. 2004; Resende & Ottoni 2002);
Agonístico	
Ameaça	Investida, em situações não pacíficas ou de regime competitivo, de um indivíduo contra o outro sem resultar em contato físico (e.g., mostrar os dentes e perseguição) (Bernstein 1976; Janson 1985);
Agressão	Investida, em situações não pacíficas ou de regime competitivo, de um indivíduo contra o outro resultando em contato físico (e.g., tapa e mordida) (Bernstein 1976; Janson 1985);
Cooperativo	
Cuidado aloparental	Carregamento de jovens por outro indivíduo, exceto a mãe (Strier 2011);
Partilha de alimento	Estender a mão ou tolerar a aquisição do alimento em consumo, ou parte deste alimento pelo indivíduo que se encontrava próximo a ele (Brosnan 2010; De Waal 2000; Hattori et al. 2005);
Sexuais	
Cópula	Monta do macho sobre a fêmea seguida de movimentos pélvicos que duravam alguns segundos (Carosi & Visalberghi 2002);
Inspeção de genitália	Inspeção manual, olfativa e gustativa da região genital de outro indivíduo (Phillips et al. 1994);
Demonstração	Indivíduo coloca a mão na região do peito e move o corpo de um lado para o outro (balanço) “exibindo-se” para outro indivíduo. Geralmente é acompanhado dos comportamentos de elevar as sobrancelhas, “sorriso submisso” e vocalização rouca (Carosi & Visalberghi 2002; Fragaszy et al. 2004).

2.4 Análise dos dados

O padrão diário de atividades foi estimado utilizando o cálculo de frequência, cujo número de registros em cada categoria comportamental é obtido em relação a quantidade total de registros coletados. Em virtude do grupo ter sido acompanhado em horários definidos (7:00 às 17:00), o que não contemplou a variação sazonal do fotoperíodo (e.g., verão sub e inverno superamostrado), analisamos a distribuição das atividades ao longo das horas do dia. Para testar se houve variação na frequência de registros de cada categoria comportamental entre as horas do dia e a variação das proporções de cada comportamento entre as classes sexo-etárias, utilizamos a análise de variância de ANOVA (F) e o correspondente não-paramétrico de

Kruskall-Wallis (H), conforme as análises de normalidade e homocedasticidade das variâncias verificadas através dos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Os infantes foram excluídos da análise da variação de registros entre as classes sexo-etárias devido à dependência materna.

Como o reconhecimento individual de todos os componentes do grupo não foi possível, cada indivíduo foi classificado e identificado conforme as categorias sexo-etárias: macho adulto (MA), fêmea adulta (FA), subadultos (SUB), infantes (INF) e juvenis (JUV) (seguindo as características morfológicas definidas por Izawa 1980). As interações sociais entre os membros das classes sexo-etárias foram analisadas através de matrizes de relacionamento e expressas em teias sociais. Para cada tipo de comportamento, a frequência de registros de cada díade (emissor/receptor) foi calculada em relação ao número total de díades registradas. Por que a brincadeira é um comportamento simétrico, não houve a definição de emissor e receptor desse comportamento (Whitehead 2008). Para testar se o número de registros emitidos e recebidos, assim como a participação total (número de registros emitidos + recebidos), de cada uma das classes diferiu das proporções esperadas foi aplicado o Teste G (G) - controlando-se o número de indivíduos em cada classe. Na análise do direcionamento (emitir/receber) das interações excluímos a classe INFs como emissor de partilhas e de carregamentos, e o MA, as FAs e os SUBs como receptores de carregamentos. O nível de significância adotado para todos os testes foi de $P \leq 0,05$. Os resultados ao longo do texto são apresentados como média \pm desvio padrão.

3. RESULTADOS

3.1 Padrão de atividades diárias

Os macacos gastaram a maior parte do tempo em atividades de deslocamento (42,0%) e forrageamento (37,6%), seguidas de alimentação (9,7%), interações sociais (4,8%), descanso (3,6%) e outros (2,4%) (n=15.275 registros em 3.180 varreduras; média de $28,8 \pm 5,8$ registros/hora). Quanto à distribuição das atividades ao longo do dia, houve diferenças significativas somente para as categorias de deslocamento ($F_{(520,9)}=2,29$; $P=0,0155$), forrageamento ($F_{(520,9)}=2,79$; $P=0,003$) e interação social ($H_{(9,N=530)}=28,30$; $P=0,0008$) (Figura 7). Os animais se deslocaram mais no início da manhã (7:00h às 7:59h; 49,6%) do que ao meio-dia (12:00h às 12:59h; 36,8%), forragearam menos no início da manhã (7:00h às 7:59h; 29,0%) do que nas outras horas do dia (exceto entre às 9:00h e 9:59h e às 13:00h e 13:59h), e interagiram mais ao meio-dia (9,16%) do que no início da manhã (entre às 8:00h e 8:59h; 2,6%) (Figura 7).

Quanto à variação das atividades entre as classes sexo-etária, os juvenis forragearam mais, mas se alimentaram e deslocaram menos do que as fêmeas, do que o macho e do que os subadultos [forrageamento (45%; 25%; 30,7% e 32,7% para juvenis, fêmeas, macho e subadultos, respectivamente; $H_{(3,N=40)}=22,81$; $P<0,0001$), alimentação (9,1%, 10,7%, 10,7% e 11,3%, para juvenis, fêmeas, macho e subadultos, respectivamente; $H_{(3,N=40)}=22,14$; $P=0,0001$) e deslocamento (34,9%, 55,3%, 44,3% e 45,7%, para juvenis, fêmeas, macho e subadultos, respectivamente; $H_{(3,N=40)}=25,38$; $P<0,0001$)] (Figura 8). Os juvenis também interagiram socialmente mais do que as fêmeas e do que os subadultos (6,7%, 1,9% e 1,4%, para juvenis, fêmeas e subadultos, respectivamente; $H_{(3,N=40)}=20,29$; $P=0,0001$), mas descansaram menos do que o macho adulto (2,8% e 6,6%, para juvenis, e macho, respectivamente; $H_{(3,N=40)}=16,82$; $P=0,0008$) (Figura 8).

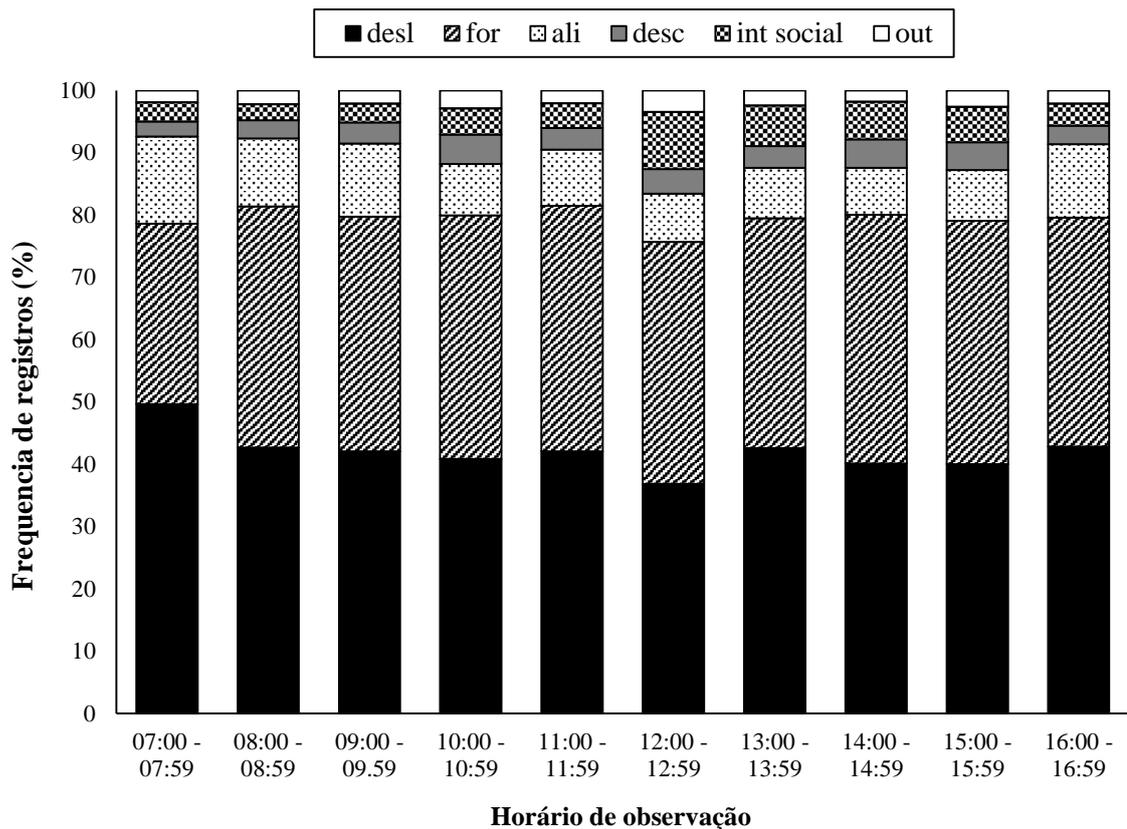


Figura 7. Horário das atividades comportamentais dos macacos-prego (*Sapajus* sp.). Legenda: desl=deslocamento; for=forrageamento; ali=alimentação; desc=descanso; int social=interação social e out=outros comportamentos.

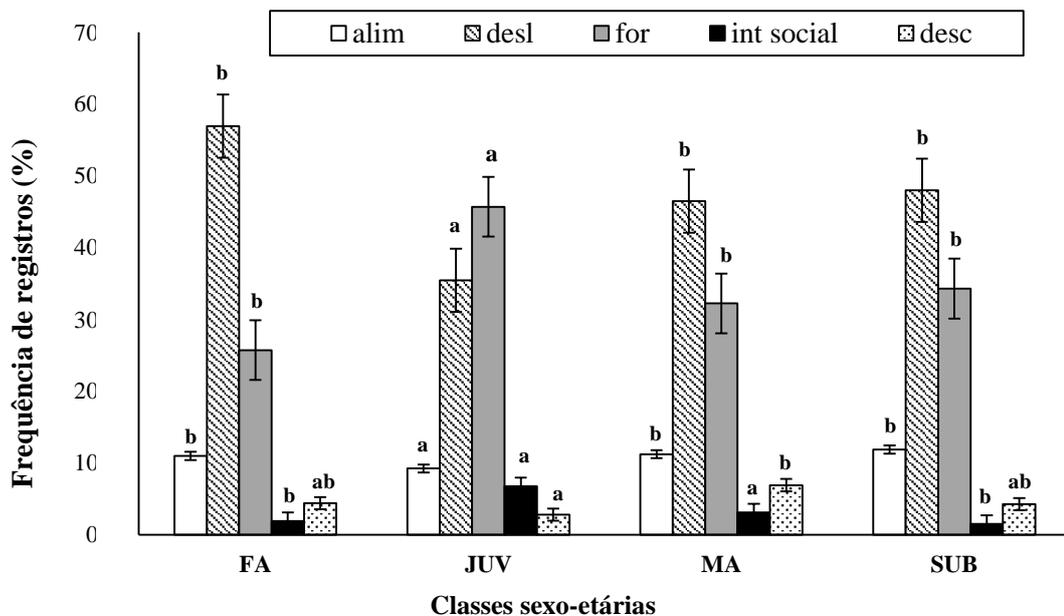


Figura 8. Variação das atividades diárias entre as classes sexo-etárias: FA=fêmeas adultas; JUV=juvenis; MA=macho adulto e SUB=subadultos. Legenda: ali=alimentação; desl=deslocamento; for=forrageamento; int social=interação social e desc=descanso. As barras sobre as colunas indicam o erro padrão. As colunas com letras diferentes expressam as diferenças significativas considerando um $P \leq 0,05$.

3.2 Comportamentos sociais

Os macacos emitiram principalmente comportamentos afiliativos (79,7%), seguidos dos agonísticos (10,7%), cooperativos (9,1%) e sexuais (0,4%) (n=2.538 eventos de interações sociais; média de $4,8 \pm 7,9$ registros/hora). Os juvenis foram os sujeitos mais envolvidos em comportamentos sociais (731,7 registros/indivíduo). O macho adulto também teve importante participação nas interações do grupo (441 registros/indivíduo), seguido das fêmeas adultas (122,4 registros/indivíduo), infantes (62,6 registros/indivíduo) e subadultos (54,3 registros/indivíduo).

3.2.1 Comportamentos afiliativos

Os comportamentos afiliativos (3,8 registros/h) corresponderam em maioria às brincadeiras (73%; 2,8 registros/h), seguida das catações (27%; 1 registro/h) (Figura 9). Nas brincadeiras, as díades mais frequentes foram de juvenis (91,5%), seguidas de juvenis-macho adulto (4,9%), sendo as demais díades infrequentes (Figura 9-A). As catações envolveram principalmente as díades de fêmeas-juvenis (23,9%), fêmeas-macho adulto (23,4%), juvenis-macho adulto (13,9%) e díades de fêmeas (6,8%) (Figura 9-B). Eventos de catações recíprocas entre fêmeas foram raros (n=4). A participação das classes sexo-etárias nas catações não foi distribuída conforme a esperada ao acaso ($G=60,50$; g.l.=4; $P<0,0001$) (Tabela 2). Fêmeas adultas emitiram e juvenis receberam cerca de duas vezes mais catações do que o esperado ($G=70,88$; g.l.=4; $P<0,0001$ e $G=35,24$; g.l.=4; $P<0,0001$, respectivamente). As catações emitidas pelas fêmeas foram principalmente para os indivíduos jovens do grupo (30,9%: juvenis=19,56% e infantes=11,33%) e as recebidas foram do macho adulto (17,2%) (Tabela 2).

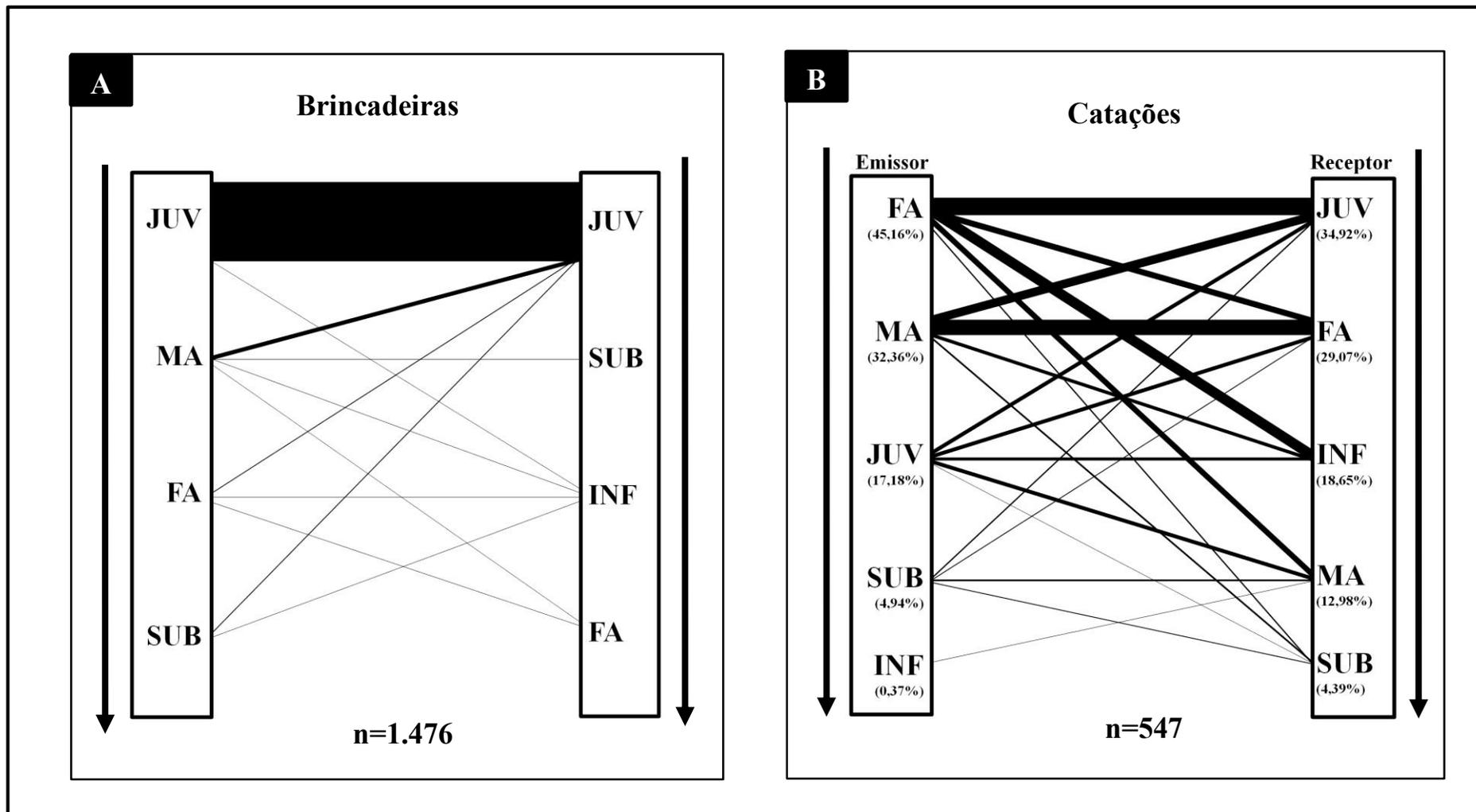


Figura 9. Distribuição dos comportamentos afiliativos (N=2.023) entre as classes sexo-etárias: JUV=juvenis, MA=macho adulto, FA=fêmeas adultas, SUB=subadultos e INF=infantes. A espessura das linhas representa proporcionalmente a porcentagem de interações de cada díade. Em B, as classes estão dispostas em ordem decrescente da porcentagem de comportamentos emitidos e recebidos.

3.2.2 Comportamentos agonísticos

Os comportamentos agonísticos (0,5 registros/h) corresponderam em maior parte às ameaças (88,6%; 0,4 registros/h), seguidas das agressões (11,4%; 0,06 registros/h) (Figura 10). As ameaças envolveram principalmente as díades de juvenis-fêmeas (74,5%), juvenis-juvenis (18,3%), juvenis-macho adulto (14,9%) e juvenis-subadultos (8,7%) (Figura 10-A). A participação das classes sexo-etárias nas ameaças diferiu da esperada ao acaso, sendo que os juvenis participaram mais de duas vezes do que o esperado ($G=51,87$; g.l.=4; $P<0,0001$) (Tabela 2). Os juvenis e as fêmeas emitiram aproximadamente duas vezes mais ameaças do que o esperado ($G=27,69$; g.l.=4; $P<0,0001$), mas, em contrapartida, os juvenis receberam duas vezes mais ameaças do que o esperado ($G=29,55$; g.l.=4; $P<0,0001$). O macho adulto, por outro lado, recebeu duas vezes menos ameaças do que o esperado (Tabela 2). As agressões envolveram principalmente as díades de macho adulto-juvenis (45,2%) e as díades de juvenis (16,1%), sendo as demais infrequentes (Figura 9-B). A participação das classes sexo-etárias nas agressões não diferiu da esperada ao acaso ($G=5,36$; g.l.=4; $P=25,19$) (Tabela 2). Entretanto, os juvenis receberam mais do que três vezes a proporção de agressões esperada, e as fêmeas adultas receberam duas vezes menos do que a esperada ($G=14,61$; g.l.=4; $P=0,0056$) (Tabela 2). O macho adulto foi o único indivíduo que não recebeu agressões.

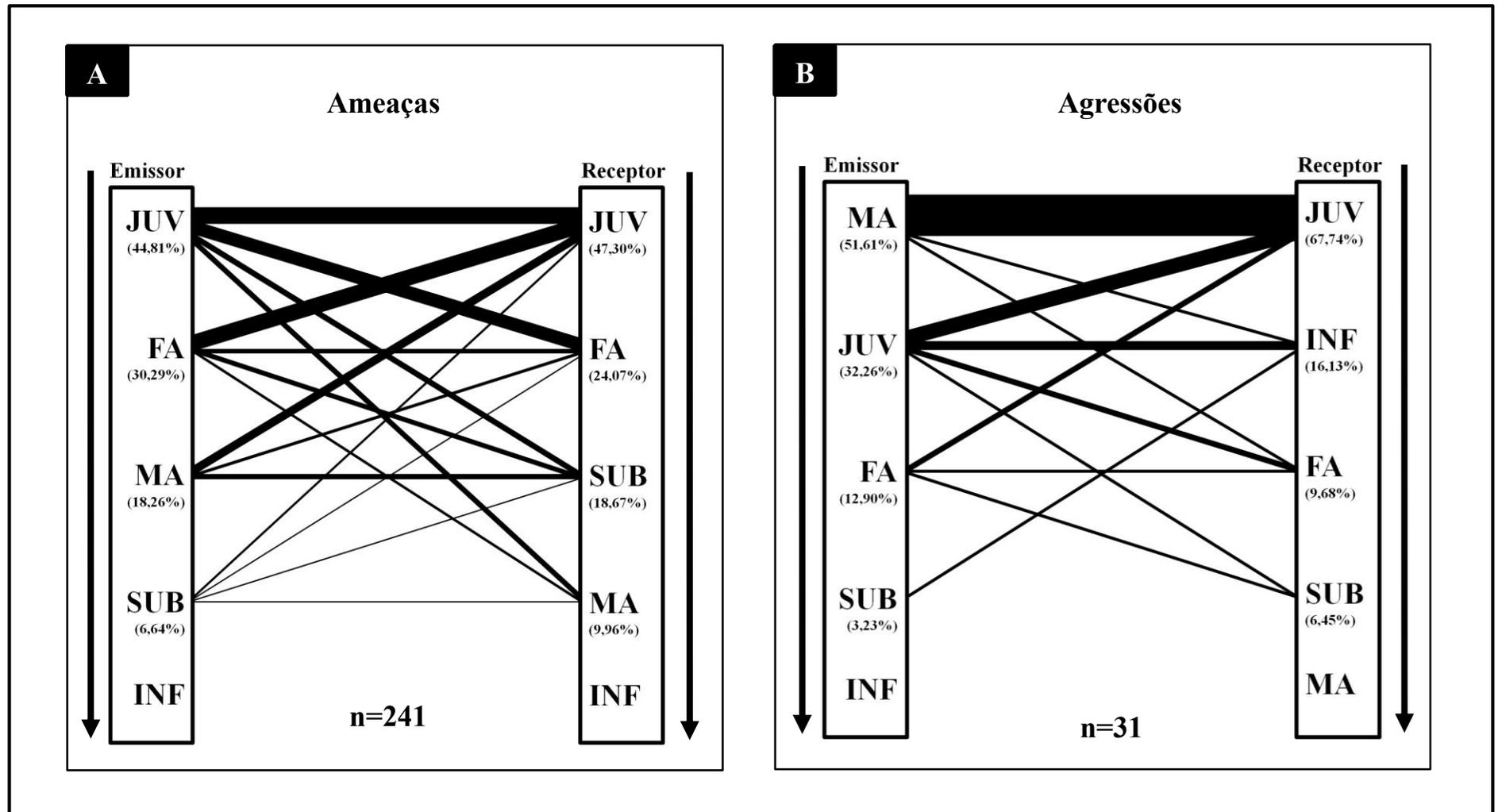


Figura 10. Distribuição dos comportamentos agonísticos (N=272) entre as classes sexo-etárias: JUV=juvenis, MA=macho adulto, FA=fêmeas adultas, SUB=subadultos e INF=infantes. Nas colunas, as classes estão dispostas em ordem decrescente da porcentagem de comportamentos emitidos e recebidos. A espessura das linhas representa proporcionalmente a porcentagem de interações de cada díade.

3.2.3 Comportamentos cooperativos

Os comportamentos cooperativos (0,4 registros/h) corresponderam em maioria ao carregamento aloparental (83,2%; 0,4 registros/h), e o restante foi de partilha de alimentos (16,8%; 0,07 registros/h) (Figura 11). A participação das classes sexo-etárias nos carregamentos diferiu da esperada ao acaso, sendo os juvenis e os infantes as únicas categorias que participaram mais do que o esperado ($G=103,45$; g.l.=4; $P<0,0001$) (Tabela 2). Os carregamentos foram efetuados majoritariamente pelos juvenis (74,35%), seguidos das fêmeas (13,47%) e subadultos (10,36%), sendo os infantes os principais receptores (96,89%) (Figura 11-A). O macho adulto foi observado carregando infantes em apenas quatro eventos. Os infantes receberam cerca duas vezes mais e os juvenis emitiram cerca de três vezes mais carregamentos do que o esperado ($G=36,20$; g.l.=1; $P<0,0001$ e $G=60,84$; g.l.=3; $P<0,0001$, respectivamente). A partilha de alimento envolveu principalmente as díades de juvenis-fêmeas (35,9%), juvenis-macho adulto (23,1%) e as díades de juvenis (20,5%) (Figura 11-B). A participação das classes sexo-etárias na partilha diferiu da esperada ao acaso, sendo que os juvenis participaram quase três vezes mais do que o esperado ($G=12,96$; g.l.=4; $P<0,0114$) (Tabela 2). O macho e as fêmeas adultas foram os maiores emissores (35,9% e 23,1%, respectivamente), embora não houve diferenças significativas ($G=5,37$; g.l.=4; $P<0,1463$) (Tabela 2). Os juvenis foram os maiores receptores (82%), e receberam quatro vezes mais partilhas do que o esperado ($G=19,51$; g.l.=4; $P<0,0006$) (Tabela 2).

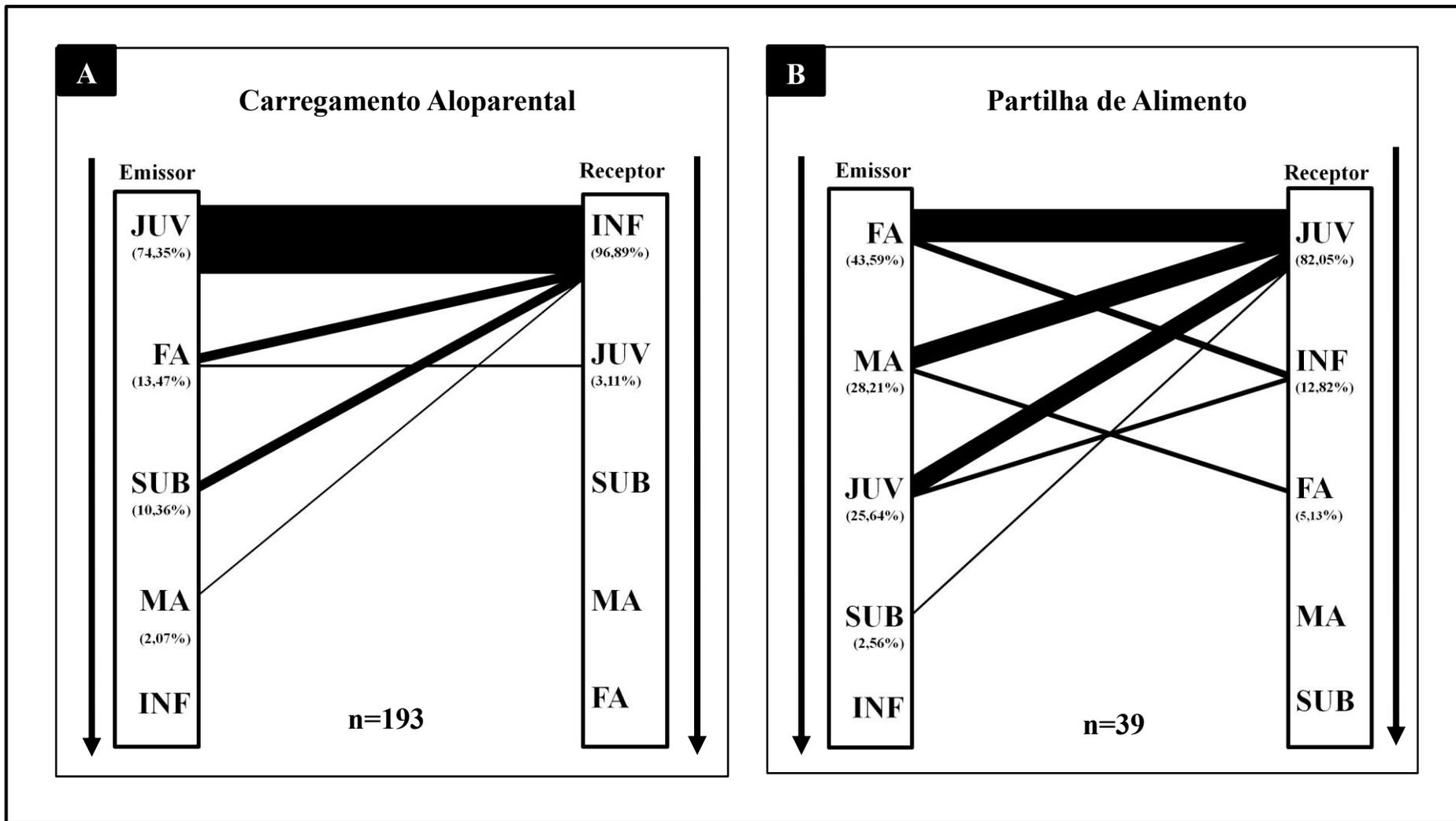


Figura 11. Distribuição dos comportamentos cooperativos (N=232) entre as classes sexo-etárias: JUV=juvenis, MA=macho adulto, FA=fêmeas adultas, SUB=subadultos e INF=infantes. Nas colunas, as classes estão dispostas em ordem decrescente da porcentagem de comportamentos emitidos e recebidos. A espessura das linhas representa proporcionalmente a porcentagem de interações de cada dia.

3.2.4 Comportamentos sexuais

Foram registrados apenas onze comportamentos sexuais (0,02 registros/h), sendo seis cópulas, quatro demonstrações e uma inspeção da genitália. O macho adulto foi quem mais participou (n=8). As cópulas envolveram as seguintes díades: macho adulto-fêmea adulta (n=2), macho adulto-fêmea subadulta (n=1), macho adulto-fêmea juvenil (n=1) e macho juvenil-fêmea subadulta (n=2). A inspeção da genitália envolveu macho adulto-fêmea subadulta e as demonstrações envolveram macho adulto-fêmea subadulta (n=2), macho adulto-fêmea juvenil (n=1) e macho juvenil-fêmea subadulta (n=1) - exceto esta última, as demonstrações foram emitidas de fêmeas para o macho adulto. Finalmente, todas as demonstrações antecederam as cópulas.

Tabela 3. Categorias, direção de cada comportamento social e valores observados (linha superior e em negrito) e esperados ao acaso (linha inferior) para cada classe sexo-etária: FA=fêmeas adultas, MA=macho adulto, SUB=subadultos, JUV=juvenis e INF=infantes e g.l.=grau de liberdade. *Valores significativos em nível de $P \leq 0,05$

Comportamentos	Direção	Registros/indivíduo de cada classe-sexo etária					Valor do teste	g.l.	P
		FA	MA	SUB	JUV	INF	G		
Catações	Emissões	49,40 21,88	177,00 109,40	9,00 36,47	31,33 36,47	0,40 21,88	70,88	4	<0,0001*
	Recepções	31,40 21,88	71,00 109,40	8,00 36,47	64,00 36,47	20,60 21,88	35,24	4	<0,0001*
	Participação	80,80 43,76	248,00 218,80	17,00 72,93	95,33 72,93	21,00 43,76	60,50	4	<0,0001*
Ameaças	Emissões	14,60 9,64	44,00 48,20	5,33 16,07	36,00 16,07	0,00 9,64	27,690	4	<0,0001*
	Recepções	11,60 9,64	24,00 48,20	15,00 16,07	38,00 16,07	0,00 9,64	29,55	4	<0,0001*
	Participação	26,20 19,28	68,00 96,40	20,33 32,13	74,00 32,13	0,00 19,28	51,87	4	<0,0001*
Agressões	Emissões	0,80 1,24	16,00 6,20	0,33 2,07	3,33 2,07	0,00 1,24	8,86	4	0,0645
	Recepções	0,60 1,24	0,00 6,20	0,67 2,07	7,00 2,07	1,00 1,24	14,61	4	0,0056*
	Participação	1,40 2,48	16,00 12,40	1,00 4,13	10,33 4,13	1,00 2,48	5,36	4	0,2519
Carregamento	Emissões	5,40 9,65	4,00 48,25	6,67 16,08	47,33 16,08	- -	60,84	3	<0,0001*
	Recepções	- -	- -	- -	2,00 32,17	37,40 19,30	36,20	1	<0,0001*
	Participação	5,40 15,44	4,00 77,20	6,67 25,73	49,33 25,73	37,40 15,44	103,45	4	<0,0001*
Partilha	Emissões	3,20 1,95	11,00 9,75	0,33 3,25	3,67 3,25	- -	5,37	3	0,1463
	Recepções	0,40 1,56	0,00 7,80	0,00 2,60	10,67 2,60	1,00 1,56	19,51	4	0,0006*
	Participação	3,60 3,12	11,00 15,60	0,33 5,20	14,33 5,20	1,00 3,12	12,96	4	0,0114*

4. DISCUSSÃO

4.1 Padrão de atividades diárias

Ao contrário do esperado pela nossa primeira predição, os macacos-prego exibiram um padrão de atividades com elevado gasto de tempo em deslocamento e forrageamento (aproximadamente 80% do total), mas reduzido em repouso e alimentação, particularmente quando comparados à outras populações em habitats mais conservados (Cutrim 2013; Izar et al. 2012; Pinto 2006; Rímoli et al. 2008; Sabbatini et al. 2008; Verderane 2010). Inicialmente, estes resultados indicariam um estresse alimentar devido às restrições de recursos da mata, e de um provisionamento insuficiente para suprir as demandas do grupo (De Oliveira et al. 2014; Ferreira et al. 2008). Contudo, estes primatas parecem não estar em situação de escassez alimentar, haja vista que a densidade de macacos (Aguiar et al. 2011; Ludwig et al. 2005) está elevada e a taxa de nascimentos do grupo (0,66 nascimentos/fêmea/ano; 4 nascimentos, 4 fêmeas e 1,5 anos) está similar à taxa observada em populações de unidades de conservação (Di Bitetti & Janson 2001), o que evidencia a elevada entrada energética que esses animais apresentam, possivelmente a partir dos alimentos antrópicos. Além disso, o tempo engajado em interações sociais (4,8%) foi condizente com a média dos percentuais observados para a maioria das populações silvestres de *Sapajus* acima mencionadas (3,3-8%). Nós acreditamos que o alto índice de deslocamento pode ser reflexo da distribuição dispersa e irregular espaço-temporalmente dos recursos alimentares mais utilizados pelos macacos do bosque (Suzin 2015), os quais são fornecidos pelos visitantes em diferentes pontos do fragmento e em qualquer período do dia e (tal como verificado por Sha & Hanya 2013a; 2013b em estudos com *Macaca fascicularis*). Acreditamos também que o forrageamento elevado pode estar relacionado com a alta frequência de exploração de objetos (naturais e artificiais) devotada por esses animais na busca de recursos (Silva et al. 2005). Adicionalmente, o baixo tempo gasto em alimentação pode ser resultante de uma suplementação antrópica energética suficiente para as demandas dos

indivíduos, de forma muito mais rápida e com pouca quantidade, em relação aos recursos da mata (Jaman & Huffman 2013).

A nossa segunda predição sobre a variação diurna das atividades foi parcialmente satisfeita, uma vez que os macacos-prego se deslocaram majoritariamente nas horas iniciais do dia, possivelmente minimizando a perda de água e os custos da termorregulação (Robinson 1984), embora o mesmo não foi observado para o forrageamento e alimentação. Acreditamos que para o forrageamento, nossos resultados refletem um viés da metodologia empregada, uma vez que não amostramos as atividades dos animais durante o amanhecer, quando se esperaria um pico de forrageamento e alimentação após um longo período de jejum noturno (Stevenson et al. 1994). Não obstante, a taxa de interações sociais foi maior ao meio-dia, o que está de acordo com outros estudos (Izawa 1980; Robinson 1984). Este padrão parece indicar que os animais, após ficarem saciados e relaxados, tendem a se engajar em catações, e que essas interações podem estar servindo para reduzir a tensão e facilitar os comportamentos de coalisão do grupo (tal como sugerido por Di Bitetti 1997; Ferreira et al. 2008; Sussman & Garber 2005; Sussman et al. 2005). Entretanto, não observamos o usual pico de descanso próximo ao meio-dia (Ferreira 2008; Izawa 1980). A ausência de mudanças diárias na frequência de descanso pode estar relacionada à presença frequente de visitantes interagindo e atraindo a atenção dos animais, através de chamados e do fornecimento de alimentos (Suzin 2015; Tárano & López 2015).

Nossa terceira predição também foi parcialmente satisfeita, uma vez que os juvenis investiram mais tempo no forrageamento do que os adultos (e.g., Fragaszy 1990; Robinson 1986), mas as fêmeas não devotaram mais tempo em interações sociais do que os outros indivíduos. Os juvenis foram os sujeitos que devotaram mais tempo em interação social. A elevada taxa de forrageamento dos juvenis possivelmente é efeito da baixa eficiência na obtenção de recursos devido à menor habilidade de manipulação e extração de alimentos, ou

devido ao menor acesso às fontes alimentares de qualidade que tendem a ser monopolizadas pelos adultos, sobrando para si, os recursos marginais e de difícil obtenção (Fragaszy 2004; Janson 1985; Janson & van Schaik, 1993; Vogel 2005). A possibilidade de monopolização e a capacidade dos adultos de excluir os juvenis das fontes de recursos é uma provável justificativa da baixa taxa de alimentação dos juvenis (Jaman & Huffman 2013; Robinson 1984). A baixa proporção de interação social das fêmeas pode estar relacionada ao distanciamento entre elas causado pelo regime alimentar constituído de alimentos antrópicos passíveis de monopolização e distribuídos de forma dispersa em vários locais do fragmento, combinado à baixa necessidade de coesão do grupo devido ao reduzido risco de predação (ver abaixo) e à maior independência delas quanto ao papel de defesa do macho adulto (e.g., contra o infanticídio e quanto a defesa dos recursos alimentares), interagindo menos com ele em episódios de catação (ver abaixo). Finalmente, a alta porcentagem de tempo gasto em interações sociais pelos juvenis pode estar relacionada ao grande número de jovens neste grupo o que contribuiu para uma alta frequência de brincadeiras, somadas às suas frequentes interações agonísticas e cooperativas com os adultos (ver abaixo).

4.2 Comportamentos sociais

Mesmo restritos a um ambiente isolado, reduzido e degradado, utilizando recursos monopolizáveis (aprovisionamentos), e sujeitos ao estresse do fluxo de pessoas e dos níveis de ruído do entorno urbano, os animais exibiram, em contraposição ao que esperávamos, uma baixa taxa de agonismo, e uma esmagadora quantidade de interações afiliativas e cooperativas (~90% das interações sociais do grupo). A taxa de agonismo aqui observada (0,5 agonismos/h) foi menor do que as verificadas em outros estudos de macacos-prego e caiararas em vida livre (e.g., 0,9, 0,6 e 0,9 eventos/h; Ferreira et al. 2008; Izar 2004; Phillips et al. 1995, respectivamente), e em cativeiro (2,2 eventos/h; Prates & Bicca-Marques 2007).

Adicionalmente, a proporção de comportamentos afiliativos e agonísticos (80% e 0,5 agonismos/h) foi condizente com o padrão verificado para os primatas do Novo Mundo ($86\% \pm 10,5$ e 0,6 agonismos/h) (Sussman et al. 2005; Sussman & Garber 2005). Estes resultados indicam que a alta tolerância e a cooperação entre os indivíduos, característica dos grupos sociais de primatas (Izawa 1980; Perry 1996; Sussman et al. 2005), tende a ser conservativa mesmo em um ambiente bastante perturbado. Para os macacos-prego do bosque, o alto grau de parentesco do grupo pode estar contribuindo para aumentar a tolerância e a cooperação aqui observadas (Davies et al. 2012; Strier 2011).

Por outro lado, e de acordo com o esperado, houve desvios nos comportamentos sexuais, tanto em frequência, quanto aos indivíduos envolvidos, havendo a frequente participação de juvenis, tal como será discutido abaixo. A participação expressiva dos juvenis nos comportamentos sociais, incluindo os sexuais, destaca o elevado grau de integração desses sujeitos na estrutura social deste grupo (O'Brien, 1992), o que difere do padrão observado nas relações sociais de macacos-prego, em que, normalmente o macho dominante aparece como o indivíduo mais socialmente integrado (Izawa 1980; Tiddi et al. 2011). Em nosso estudo, o único macho adulto do grupo correspondeu a segunda classe mais participativa.

4.2.1 Comportamentos afiliativos

Mais da metade das afiliações observadas correspondeu às brincadeiras sociais, e tal como o esperado para este tipo de comportamento (Izawa 1980; Resende & Ottoni 2002), as díades de juvenis foram as mais frequentes. A elevada proporção de brincadeiras pode ser explicada pelo grande número de jovens no grupo, que produz um ambiente social propício para o aparecimento dessas atividades que são fundamentais para o aperfeiçoamento de respostas adaptativas futuras para o meio físico e social desses indivíduos (Resende & Ottoni 2002; Strier 2011). As demais classes sexo-etárias participaram pouco das brincadeiras sociais

e dentre os adultos o único macho brincou mais do que as fêmeas (tal como destacou Resende & Ottoni 2002; Fragaszy 2004).

Em relação as catações, a taxa registrada para o nosso grupo (1,03 registro/hora) foi maior quando comparada a taxa registrada para outras populações selvagens de *Sapajus* sp. inseridas em ambientes com (0,73 e 0,51 sessões/hora por Pinha, 2007) e sem (0,88 sessões/hora por Di Bitetti, 1997) a proximidade urbana. Quanto aos desvios observados, destacamos que apesar da acentuada filopatria entre as fêmeas do grupo, o que faria com que a frequência de catações entre elas aumentasse (Fragaszy et al. 2004), elas se envolveram pouco entre si neste tipo de comportamento, particularmente em catações recíprocas, que foram extremamente raras quando comparadas a outros estudos (Di Bitetti 1997; Izar et al. 2012; O'Brien 1993; Perry 1996; Tiddi et al. 2012). Além disso, o macho dominante não foi o receptor frequente de catações das fêmeas, mas foi o principal emissor em direção a elas, o que contrasta com outros estudos (Di Bitetti 1997; Fragaszy et al. 2004; Prates & Bicca-Marques 2007; Tiddi et al. 2011). A fraca interação entre fêmeas de macacos-prego é pouco comum, mas já foi constatada em *S. nigritus* em Mata Atlântica preservada, onde foi atribuída à competição alimentar e à transferência das fêmeas entre grupos (Izar 2004; Izar et al. 2012). Para as fêmeas deste estudo, no entanto, a possibilidade de transferência é pouco provável e, por isso, esse resultado pode ser um efeito da dispersão e do distanciamento dos indivíduos na área durante o forrageamento, provavelmente como uma estratégia utilizada durante a provisão dispersa feita pelas pessoas, ou mesmo para minimizar os custos envolvidos em disputas alimentares (Orihuela et al. 2014; Snaith & Chapman 2007; Strier 2011). Além disso, os riscos de predação no local são bastante baixos, o que permite uma menor coesão dos indivíduos. Nesse cenário, é provável que as fêmeas não exploravam juntas os mesmos sítios de alimentos, permanecendo acompanhadas principalmente pelos juvenis (Fragaszy et al. 2004). Esse distanciamento, por sua vez, pode ter limitado as oportunidades de interação entre elas (Phillips 1995; Pollard & Blumstein 2008;

Strier 2011). Estudos sobre distanciamento e coesão dos macacos-prego do local são necessários para testar esta hipótese.

Aparentemente, há um baixo interesse das fêmeas em catar o macho adulto, e isto pode estar relacionado com algumas características do local, que faz com que as fêmeas não necessitem em demasia dos benefícios de defesa proporcionado pelo macho dominante. Neste fragmento, a constância do aprovisionamento alimentar e a ausência de machos externos, torna menos crucial o auxílio do macho na defesa de recursos alimentares em períodos de escassez e o auxílio contra o infanticídio, que é observado em outros estudos (Scarry et al. 2013; Koenig 2002; Tiddi et al. 2011). Nessa situação, as fêmeas parecem ter optado por direcionar as catações para os juvenis e os infantes, seus prováveis filhos ou sobrinhos (Izawa 1980; Perry 1996). O direcionamento das catações para os juvenis também pode funcionar como uma forma de apaziguamento devido às frequentes ameaças que as fêmeas emitiram para esses indivíduos, e/ou como uma reciprocidade devido ao carregamento de seus infantes pelos juvenis (Leca et al. 2002; O'Brien 1992, 1993 ver abaixo). Finalmente, as frequentes catações do macho direcionadas para as fêmeas parecem representar uma tentativa de fortalecer seus níveis de associação com elas a fim de assegurar acasalamentos e manter sua hierarquia de dominância no grupo (Tiddi et al. 2011), diante do baixo interesse das mesmas em catá-lo.

4.2.2 Comportamentos agonísticos

Conforme o esperado perante uma abordagem de decisões econômicas com base nos custos e benefícios do comportamento, as ameaças foram muito mais frequentes do que as agressões, visto que as primeiras funcionam como uma forma econômica de solucionar um conflito, evitando os custos de injúrias, ou até mesmo da morte que o contato direto pode causar (Davies et al. 2012; Manning & Dawkins 2012; Strier 2011).

Os juvenis foram os indivíduos que mais participaram das interações agonísticas, sendo os que mais receberam e emitiram ameaças, particularmente entre si e nas interações com as fêmeas, e os que mais receberam agressões, particularmente do macho dominante. Em macacos-prego e outros primatas, os juvenis tendem a ser vítimas frequentes de agonismos, pois são menores, ocupam posições hierárquicas inferiores e, por isso, são intrinsecamente incapazes de saírem como ganhadores dos conflitos (Izar 2004; Strier 2011). Para esses sujeitos, conquistar a tolerância dos adultos tem um importante efeito para o acesso aos recursos, principalmente os alimentares. Quando a tolerância é baixa, esses indivíduos sofrem com a competição direta por alimentos e são frequentemente alvos de agonismos dos adultos (Ferreira et al. 2008; Vogel 2005). Neste estudo, os juvenis foram as principais vítimas de agonismos das fêmeas possivelmente devido aos altos requerimentos energéticos destas duas categorias e da maior proximidade física e social que os indivíduos de ambas as categorias tendem a ter dentro do grupo (Fragaszy et al. 2004). Já os agonismos recebidos pelo único macho adulto, é um provável efeito de sua alta posição na hierarquia social (ver abaixo), o que torna suas intervenções nas interações competitivas (alimentares e reprodutivas) geralmente mais severas (Izar 2004; Janson 1985). A frequente oferta do aprovisionamento humano que pode ser monopolizável pelo macho, e as frequentes participações dos juvenis nos comportamentos sexuais do grupo, podem contribuir para a emissão de agressões do macho para os juvenis. Não obstante, o macho adulto do grupo foi o agressor mais frequente e receptor menos frequente de agonismos, o que está de acordo com a sua alta posição hierárquica (Janson 1985; Vogel 2005; Whitehead 2008).

4.2.3 Comportamentos cooperativos

Os juvenis também foram os principais envolvidos nas interações cooperativas, tanto em carregamentos de infantes, seus prováveis irmãos, quanto no recebimento de alimentos dos

adultos, seus prováveis pais. O papel social dos juvenis como ajudantes, expressa na forma de alocação, aumenta a sobrevivência dos infantes, minimiza os esforços dos pais e reduz as demandas energéticas das fêmeas lactantes (O'Brien & Robinson 1991; Rodríguez et al. 1999; Santos et al. 1997). Ademais, o carregamento também pode trazer benefícios em longo prazo para os próprios carregadores, tais como valiosas experiências no treinamento e na manipulação de infantes que podem, por sua vez, serem empregadas para o cuidado da própria prole (Alcock 2013; Davies et al. 2012; Strier 2011). A notável frequência de carregamentos alopARENTAIS no grupo também pode ser explicada pela elevada quantidade de infantes durante o estudo.

Os juvenis foram os principais receptores da partilha alimentar, que foram efetuadas na maioria das vezes pelos adultos (~60%), sobretudo pelas fêmeas. Este resultado indica uma forma de altruísmo recíproco (Clutton-Brock 2002), onde os jovens ajudam com os custos do carregamento de seus irmãos mais novos e obtêm os benefícios do aprovisionamento alimentar feito pelos adultos. As prováveis relações de parentesco entre os indivíduos podem estar favorecendo essas ações cooperativas - via seleção de parentesco, contribuindo para o aumento da aptidão inclusiva (Alcock 2013; Brosnan 2010; Davies et al. 2012; Strier 2011; Sussman et al. 2005). Mas, este pode ser um caso de reciprocidade indireta, que se traduz como uma forma de reciprocidade em que a ação dos ajudantes é paga posteriormente aos emissores (juvenis) por outros indivíduos (os adultos), e não pelos receptores (os infantes carregados) (Alcock 2013; Davies et al. 2012). Os custos de tempo e energia dispendidos pelos juvenis no carregamento de infantes pode ser compensado, isto é, pago pela partilha alimentar e pela catação recebida dos adultos (Clutton-Brock 2002; De Waal 1989; Hattori et al. 2012; O'Brien 1992, 1993).

4.2.4 Comportamentos sexuais

Como descrito para um sistema de acasalamento poligínico (Emlen & Oring 1977), o macho dominante foi o sujeito preferido nas solicitações e nas cópulas (Izar et al 2009; 2012; Lynch-Alfaro 2005), inclusive das fêmeas mais novas. A preferência das fêmeas pelo macho dominante pode ser explicada por ganhos de benefícios genéticos indiretos e/ou ganhos de benefícios diretos para ela e sua prole, tal como a defesa e a tolerância no acesso aos recursos alimentares que ele tende a monopolizar (Carosi et al. 2005; Janson 1984).

Entretanto, os comportamentos sexuais observados apresentaram desvios tanto em frequência, uma vez que foram mais raros (Izar et al. 2009; Lynch-Alfaro 2005) - inclusive a proceptividade das fêmeas que foi extremamente reduzida - quanto aos indivíduos envolvidos, já que houve a frequente e inusitada participação de juvenis (45,5%). Nós acreditamos que a grande restrição para a dispersão produziu um alto grau de parentesco entre os indivíduos, e este parentesco, por sua vez, está influenciando nos comportamentos sexuais do grupo, desmotivando a corte e o sexo entre parentes (Strier 2011). Não obstante, a existência de somente um macho adulto no grupo perante um grande número de fêmeas (1MA:5FA) - consequentemente, um menor monitoramento reprodutivo feito pelo macho (Carosi et al. 2005) - facilitaria o aparecimento dos frequentes comportamentos sexuais dos jovens. Impossibilitados de dispersar e de buscar oportunidades reprodutivas fora do grupo natal, os juvenis permanecem no grupo e, adaptativamente, ajudam os adultos (Alcock 2013; Davies et al. 2012), mas aproveitam a chance para o envolvimento nos eventos sexuais. Além disso, a ocorrência de comportamentos sexuais que envolveram díades de juvenis-subadultos pode ser também reflexo de que algumas fêmeas estejam evitando o macho dominante como parceiro sexual, devido à probabilidade dele ser o pai delas (Di Bitetti & Janson 2001), escolhendo assim, outros indivíduos do sexo oposto. A precocidade dos juvenis nos comportamentos sexuais não é comum e pode refletir um comportamento reprodutivo oportunista devido às

condições demográficas do grupo, tais como o alto número de jovens, alto número de fêmeas e um único macho adulto no grupo.

5. CONCLUSÕES

As alterações observadas no padrão de atividades diárias e na frequência e direcionamento dos comportamentos sociais dos macacos-prego, podem ilustrar a flexibilidade comportamental desses animais como um mecanismo de ajuste em resposta às novidades do ambiente urbano.

A predição (1) foi totalmente rejeitada, visto que, ao contrário do esperado, os macacos exibiram um padrão de atividades com altas taxas de deslocamento e forrageamento, simultâneas às baixas de descanso e alimentação, possivelmente devido à frequente interação com os humanos, seus recursos e objetos descartados no ambiente.

A predição (2) foi parcialmente satisfeita, uma vez que o pico envolvendo atividades de alto gasto energético esperado para os horários mais frescos do dia só foi verdadeiro para o deslocamento, e as de menor gasto nos horários mais quentes só foi verdadeiro para as interações sociais. Um pico de forrageamento não foi verificado no início da manhã possivelmente devido à amostragem, e um pico de descanso não foi verificado ao meio-dia, possivelmente devido à frequente e contínua interação com os humanos ao longo do dia.

A predição (3) foi parcialmente satisfeita, uma vez que somente os juvenis investiram mais tempo em forrageamento e, ao contrário do esperado, os juvenis, mas não as fêmeas, investiram mais tempo em interações sociais. O maior forrageamento dos juvenis possivelmente foi devido à maior restrição da classe para acessar os alimentos, e seu alto investimento em interação social pode ser resultante das consequências sociais de sua alta numerosidade. O baixo investimento em interação das fêmeas foi possivelmente devido ao distanciamento entre elas, e às suas independências do papel do macho adulto, resultantes da influência da alimentação antrópica e da simplificação do habitat.

A predição (4) foi parcialmente satisfeita, pois, ao contrário do esperado, as interações sociais envolveram alta tolerância e baixo agonismo entre os indivíduos. Não obstante,

constataram-se desvios nos comportamentos sexuais, possivelmente resultantes do parentesco, além da frequente, inusitada, mas oportuna participação dos juvenis nos eventos sexuais - ambos os desvios, prováveis efeitos da restrição para a dispersão.

Por fim, os nossos resultados vêm a contribuir com informações acerca da capacidade de adaptação e de ajuste que estes animais parecem exibir frente as contingências do ambiente urbano, e que podem ser utilizados para o desenvolvimento de ações de conservação e manejo desses macacos no fragmento. Estudos envolvendo o grau de relacionamento genético, distanciamento físico existente entre os indivíduos durante as atividades, relações de dominância e interações parasíticas fazem-se necessárias para corroborar algumas de nossas hipóteses e, assim ajudar na elucidação de como e de que forma cada aspecto pode estar influenciando nas interações sociais e na sobrevivência desses animais no bosque.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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*, 31, 516-519.
- Aguiar, L. M., Ludwig, G., Roper, J. J., Svoboda, W. K., Navarro, I. T., & Passos, F. C. 2011. Howler and capuchin monkey densities in riparian forests on islands and adjacent shores on the upper Paraná river, southern Brazil. *Neotropical Primates*, 18, 39-43.
- Aguiar, L. M., Ludwig, G., Svoboda, W. K., Hilst, C. L. S., Navarro, I. T., & Passos, F. C. (2007). Occurrence, local extinction and conservation of primates in the corridor of the Upper Paraná River, with notes on other mammals. *Revista Brasileira de Primatologia*, 24, 898-906.
- Alcock, J. (2013). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Bernstein, I. S. (1976). Dominance, aggression and reproduction in primates societies. In C. J. Campbell., A. Fuentes., K. C. Mackinnon., M. Panger., S. K. Bearder (Eds.). *Primates in perspective* (pp. 599-608). New York: Oxford University Press.
- Blair, M. E., Bynum, N., Sterling, E. J. (2013). Determining conservation status and contributing to in situ conservation action. In E. J. Sterling., N. Bynum N., E. B. Blair (Eds.). *Primate ecology and conservation: a handbook of techniques* (pp. 278-293). New York: Oxford University Press.
- Brosnan, S. F. (2010). What do capuchin monkeys tell us about cooperation ? In D. R. Forsyth & C. L. Hoyt (Eds.). *For the greater good of all: perspectives on individualism, society & Leadership* (pp. 11-28). Jepson Series on Leadership Studies.
- Carosi, M., & Visalberghi, E. (2002). Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 11-24.
- 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*, 35, 105-149.
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296, 69-72.

- Cutrim, F. H. R. (2013) Padrão comportamental e uso de ferramenta em macacos-prego (*Sapajus libininosus*) residentes em manguezal. (Tese de doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. (2012). *An Introduction to behavioural ecology*. Wiley-Blackwell.
- De Oliveira, S. G., Lynch-Alfaro, J. W., Veiga, L. M. (2014). Activity budget, diet, and habitat use in the critically endangered ka'apor capuchin monkey (*Cebus kaapori*) in Pará state, Brazil: a preliminary comparison to other capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 931, 919-931.
- De Waal, F. B. M. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18, 433-459.
- De Waal, F. B. M. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60, 253-261.
- Di Bitetti, M. S. & Janson, C. H. (2001). Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigrinus*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 22, 127-142.
- Di Bitetti, M. S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal Behaviour*, 54, 199-211.
- Di Bitetti, M. S., Placci, G., Dietz, L. A. (2003). *Uma visão de Biodiversidade para a Ecorregião Florestas do Alto Paraná - Bioma Mata Atlântica: planejando a paisagem de conservação da biodiversidade e estabelecendo prioridades para ações de conservação*. D. C. Washington: World Wildlife Fund.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., Collen, B. (2014). Defaunation in the anthropocene. *Science*, 345, 401-406. doi:10.1126/science.1251817
- Ditchkoff, S. S., Saalfeld, S. T., Gibson, C. J. (2006). Animal behavior in urban ecosystems: modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems*, 9, 5-12.
- Duarte, M. H. L., Vecchi, M. A, Hirsch, A., Young, R. J. (2011). Noisy human neighbours affect where urban monkeys live. *Biology letters*, 7, 840-2. doi:10.1098/rsbl.2011.0529
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Ferreira, R. G., Lee, P. C., Izar, P. (2008). Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. *Folia Primatologica*, 79, 463-475.

- Fragaszy, D. M. (1990). Sex and age differences in the organization of behavior in wedge-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. *Behavioral Ecology*, 1, 81-94.
- Fragaszy, D., Visalberghi, E., & Fedigan, L. (2004). *The Complete Capuchin. The Biology of the Genus Cebus*. New York: Cambridge University Press.
- GeoCatálogo MMA - Geo catálogo do Ministério do Meio Ambiente - Acesso às imagens de satélite RapidEye do Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: <http://geocatalogo.ibama.gov.br/>.> Acessado em 09 de julho de 2014.
- Hattori, Y., Leimgruber, K., Fujita, K., De Waal, F. B. M. (2012). Food-related tolerance in capuchin monkeys (*Cebus apella*) varies with knowledge of the partner's previous food-consumption. *Behaviour*, 149, 171-185.
- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigritus* in a southeastern atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141, 71-99.
- Izar, P. Stone, A., Carregie, S. D., Nakai, E. S. (2009). Sexual selection female choice and mating systems. In P. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. Heimann, K. B. Strier (Eds.). *South american primate: testing new theories in the study of primates behaviour, ecology and conservation* (pp. 157-189), New York: Springer Press.
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-Dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., et al. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74, 315-31.
- Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21, 443-467.
- Jaman, M. F., & Huffman, M. A. (2013). The effect of urban and rural habitats and resource type on activity budgets of commensal rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Bangladesh. *Primates*, 54, 49-59.
- Janson, C. H. & van Schaik, C. P. (1993). Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. In M. Pereira, & L. Fairbancks (Eds.). *Juvenile primates* (pp. 57-73), New York: Oxford University Press.
- Janson, C. H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey, *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65, 177-200.
- Janson, C. H. (1985). Aggressive and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 125-138.

- Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female. *Primates*, 23, 759-783.
- Leca, J. B., Fornasieri, I., Petit, O. (2002). Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 23, 979-998.
- Lowry, H., Lill, A., Wong, B. B. M. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88, 537-49.
- Ludwig, G., Aguiar, L. M., Rocha, V. J. (2005). Uma avaliação da dieta, da área de vida e das estimativas populacionais de *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) em um fragmento florestal no norte do estado do Paraná. *Neotropical Primates*, 13, 12-18.
- 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, 313-328.
- Lynch-Alfaro, J. W., Izar, P., Ferreira, R. G. (2014). Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of Primatology*, 76, 705-20.
- Mangalam, M., & Singh, M. (2013). Flexibility in food extraction techniques in urban free-ranging bonnet macaques, *Macaca radiata*. *PLoS ONE*, 8, e85497. doi:10.1371/journal.pone.0085497
- Manning, A. Dawkins, M.S. (2012). *An introduction to animal behaviour*. New York: Cambridge University Press. 457 p.
- McCarthy, M. S., Matheson, M. D., Lester, J. D., Sheeran, L. K., Li, J., Wagner, R. S. (2009). Sequences of Tibetan macaque (*Macaca thibetana*) and tourist behaviors at Mt. Huangshan, China. *Primate Conservation*, 24, 145-151
- O'Brien, T. G. (1992). Asymmetries in grooming interactions between juvenile and adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46, 929-938.
- O'Brien, T. G. (1993). Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46, 499-510.
- O'Brien, T. G., & Robinson, J. G. (1991). Allomaternal care by female wedge-capped capuchin monkeys: effects of age, rank and relatedness. *Behaviour*, 119, 30-50.
- Orihuela, G., Terborgh, J., Ceballos, N., Glander, K. (2014). When top-down becomes bottom up: behaviour of hyperdense howler monkeys (*Alouatta seniculus*) trapped on a 0.6 ha island. *PLoS ONE*, 9, 4-7.
- Perry, S. (1996). Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, 40, 167-182.

- Phillips, K. A., Bernstein, I. S., Dettmer, E. L., Devermann, H., Powers, M. (1994). Sexual behavior in brown capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 15, 907-917.
- Pinha, S. P. (2007). Interações sociais em grupos de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília. (Dissertação de Mestrado). Universidade de Brasília, Brasília. 67 p.
- Pinto, M. C. M. (2006) Padrão comportamental de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella* cay Illiger, 1815) no Parque Estadual Matas do Segredo, Campo Grande (MS). (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande. 53 p.
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2008). Time allocation and the evolution of group size. *Animal Behaviour*, 76, 1683-1699.
- Prates, H. M., & Bicca-Marques, J. C. (2007). Comportamentos social de dois grupos de *Cebus apella* em cativeiro. In J. C. Bicca-Marques (Ed.). *A Primatologia no Brasil X*. (pp. 445-461), Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Resende, B. D., & Ottoni, E. B. (2002). Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas em macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia*, 7, 173-180.
- 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*, 142, 1141-1153.
- Rímoli, J., Strier, K. B., Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of atlantic forest in southeastern Brazil. In S. F., Ferrari, & J. Rímoli (Eds.). *A Primatologia no Brasil IX*. (pp. 130-146), Pará: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Robinson, J. G. (1984). Diurnal variation in foraging diet in the wedge-capped capuchin *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica*, 43, 216-228.
- Robinson, J. G. (1986). Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 431, 1-60.
- Rodríguez, S. S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C., Kaumanns, W. (1999). Costs of infant carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 48, 99-111.

- Ruesto, L. A., Sheeran, L. K., Matheson, M. D., Li, J. H., Wagner, R. S. (2010). Tourist behavior and decibel levels correlate with threat frequency in tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. *Primate Conservation*, 25, 1-6.
- Sabbatini, G., Stamatii, M., Tavares, M. C. H., Visalberghi, E. (2008). Behavioral flexibility of a group of bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the national park of Brasília (Brazil): consequences of cohabitation with visitors. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 685-693.
- Santos, C. V., French, J. A., Otta, E. (1997). Infant carrying behavior in callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*, 18, 889-907.
- Scarry, C. J. (2013). Between-group contest competition among tufted capuchin monkeys, *Sapajus nigritus*, and the role of male resource defense. *Animal Behaviour*, 85, 1-9.
- Schwitzer, C., Glatt, L., Nekaris, K., Ganzhorn, J. (2011). Responses of animals to habitat alteration: an overview focussing on primates. *Endangered Species Research*, 14, 31-38.
- Sha, J. C. M., & Hanya, G. (2013a). Diet, activity, habitat use, and ranging of two neighboring groups of food-enhanced long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 75, 581-592.
- Sha, J. C. M., & Hanya, G. (2013b). Temporal food resource correlates to the behavior and ecology of food-enhanced long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Mammal Study*, 38, 163-175.
- Sih, A., Maud, C. O., Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4, 367-387.
- Silva, G. F., de Brito Freire, S. C., Aguiar, L. M. Manipulação e percussão de objetos em macacos-prego urbanos. (2015). In IV Encontro de Iniciação Científica, Foz do Iguaçu, Paraná. UNILA 5 anos: Integração em Ciência, Tecnologia e Cultura na Tríplice Fronteira, Universidade Federal da Integração Latino-Americana.
- Snaith, T. V., & Chapman, C. A. (2007). Primate group size and interpreting socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology*, 16, 94-106.
- Sol, D., Lapedra, O., González-Lagos, C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, 85, 1101-1112.
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Ahumada, J. a. (1994). Ecological Strategies of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*, 32, 123-140.

- Stoesz, B. M., Hare, J. F., Snow, W. M. (2013). Neurophysiological mechanisms underlying affiliative social behavior: insights from comparative research. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37, 123-132.
- Strier, K. B. (2011). *Primate behavioral ecology*. New Jersey: Prentice Hall.
- Sussman, R. W., & Garber, P. A. (2005). Cooperation and competition in primate social interactions. In C. J. Campbell., A. Fuentes., K. C. Mackinnon., M. Panger., S. K. Bearder (Eds.). *Primates in perspective*, (pp. 636-651). New York: Oxford University Press.
- Sussman, R. W., Garber, P. A., Cheverud, J. M. (2005). Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 84-97.
- Suzin, A. (2015). Relações entre humanos e macacos-prego em um contexto urbano no Sul do Brasil. (Trabalho de Conclusão de Curso). Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 71 p.
- Tárano, Z., & López, M. C. (2015). Behavioural repertoires and time budgets of semi-free-ranging and captive groups of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*, in zoo exhibits in Venezuela. *Folia Primatologica*, 86, 203-222.
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G. (2012). Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *PLoS ONE*, 7, 3-8.
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., Voelkl, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73, 812-20.
- Verderane, M. P. (2010). Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga (tese de doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo 235p.
- Vogel, E. R. (2005). Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: The effects of contest competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58, 333-344.
- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicacho: University of Chicago Press.
- Wong, B. B. M., & Candolin, U. (2014). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 1-9.

APÊNDICES

