



**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**INSTITUTO DE PSICOLOGIA**

**DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL**

LUCAS PETERNELLI CORRÊA DOS SANTOS

**Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de *Cebus nigrinus* em  
Área de Mata Atlântica**

**São Paulo**  
**2009**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

LUCAS PETERNELLI CORRÊA DOS SANTOS

**Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de *Cebus nigrinus* em  
Área de Mata Atlântica**

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

Área de Concentração: Psicologia  
Experimental – Comportamento Animal.

Orientadora: Profa. Dr. Patrícia Izar

São Paulo

2009

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

Catálogo na publicação  
Biblioteca Dante Moreira Leite  
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Santos, Lucas Peternelli Corrêa.

Diferenças sexo/etárias do Forrageamento de *Cebus nígrittus* em área de Mata Atlântica / Lucas Peternelli Corrêa Santos; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2009.

xx p.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Cebus 2. Dietas 3. Comportamento de forrageamento animal  
4. Jovens I. Título.

QL737.P925

## FOLHA DE APROVAÇÃO

Lucas Peternelli Corrêa dos Santos

Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de *Cebus nigrinus* em área de Mata Atlântica

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

Área de Concentração: Psicologia Experimental – Comportamento Animal.

Dissertação defendida e aprovada em: \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

### Banca Examinadora

Prof.(a)Dr.(a)\_\_\_\_\_

Instituição:\_\_\_\_\_Assinatura:\_\_\_\_\_

Prof.(a)Dr.(a)\_\_\_\_\_

Instituição:\_\_\_\_\_Assinatura:\_\_\_\_\_

Prof.(a)Dr.(a)\_\_\_\_\_

Instituição:\_\_\_\_\_Assinatura:\_\_\_\_\_

Dedico este trabalho a todos os meus familiares e amigos,  
e àquela que com amor, coragem e dedicação me trouxe até aqui

## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus familiares pelo apoio, pelo carinho e pela paciência que tiveram comigo durante o tempo em que me dediquei a esse trabalho.

À minha mãe Lúcia que dedicou tanto amor, tanta força e coragem para que eu chegasse até aqui. Que com muita luta permaneceu o máximo possível, e mesmo na ausência se fez e faz presente no coração de todos. Por ter sempre me guiado em todos os meus passos e escolhas. Pelo modelo de caráter, humildade e dedicação.

Ao meu pai Nelson, pelo apoio incondicional, pelo amor, pelas conversas e pela força, e por ter compartilhado comigo esse sonho desde minha infância, me ensinando a trilhar os caminhos da vida.

Às minhas irmãs Tati e Cíntia, que igualmente me incentivaram e ajudaram em mais essa empreitada. Por muitas vezes terem se sacrificado para que o objetivo deste trabalho fosse alcançado.

Ao meu sobrinho Pedro, que me ensinou toda a inocência, toda a alegria e toda beleza de ser criança.

À minha tia Marta, minha prima Silvia, e aos meus primos Jorge, David, Lucas, Gabriela e Rafael, que me receberam e me ajudaram nos meus primeiros anos nesta “cataclísmica megalópole”.

Agradeço aos meus tios César, Júnior, Patrícia, Cristina e Sônia por terem apoiado a realização desse trabalho. À minha tia Ângela, minha segunda mãe, por todo amor e carinho dedicados a mim. À minha prima/irmã Letícia, por todo o incentivo e por todo o carinho. Aos meus primos Ane, Guilherme, Henrique, Luiza, Pedro e Bia, e aos meus avós Dora e Antônio, que com muito esforço construíram esta grande família.

À professora Marisa e todos os professores da graduação, que me ensinou a dar os primeiros passos na ciência.

À professora Patrícia Izar, que me acolheu, ensinou e orientou durante todas as etapas deste trabalho. Pela paciência e pelo carinho que me dedicou e por ter acreditado e confiando em mim.

À professora Briseida, por ter me ajudado em todos os momentos e pelas sugestões dadas no exame de qualificação.

Ao professor Eduardo Ottoni pelas aulas e por toda a ajuda oferecida durante a realização deste trabalho.

A todos os professores do departamento, à professora Vera Bussab pelas sugestões na qualificação, à professora Emma Otta e ao professor Fernando Ribeiro.

À todos os meus amigos do lab de baixo e de cima, Marina, Michele, MariLee, Camila, Darwin, Luiz, Marcos, Tiago, Olívia (Oh Lívia ou WillLívia), Eliza, Lia, Marcola, Gabi, Nina, Leo (tiozão) e à Renata (pisto) pela ajuda, pelas conversas, pelas sugestões e discussões sobre primatas humanos e não humanos, pelos momentos de descontração no trailler da tia e por toda ajuda. À Mari Dutra pelos dados, pela ajuda na coleta desde os tempos de estagiário, e também pelas brincadeiras. Ao Altay, pela paciência com minhas questões estatísticas e pela amizade.

Ao pessoal de Natal Renata Ferreira, Fívia, Maria Emília, Wall, Diego, Felipe e Luiza, que proporcionaram muitos momentos de alegria de aprendizado e por tudo que fizeram durante a missão de estudos do Milênio.

À Andréa Presotto, pela amizade, pelas sugestões, por tudo que fez para me ajudar a realizar este trabalho. Por encontrar a garrafa que eu deixei cair no campo (rs). Pelas brincadeiras, e principalmente por ter sido minha co-orientadora extra oficial.

Aos amigos Caio, José Henrique, César e Raphael, por toda a ajuda que me deram, pelas viagens, pelos momentos de alegria pelas discussões construtivas ou não, mas acima de tudo pela amizade.

À Kelly, por toda a ajuda concedida nas etapas finais da realização deste trabalho, e por todo carinho que tem me dedicado.

Ao Maia, diretor do Parque Estadual Carlos Botelho, que permitiu e deu condições para que este trabalho fosse realizado. À todos os funcionários do parque, Vera, Fernando, Douglas, Nerci, Edimilson pelas conversas e pela ajuda nos tempos da coleta de dados.

Ao Eraldo, que me ajudou e ensinou os caminhos tortuosos das trilhas do PECB e pelos dados coletados, pelos momentos de descontração mata a dentro.

À Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida, que possibilitou minha dedicação exclusiva a este trabalho.

Aos meus amigos da missão, Vivi, Bia, Samai, Samira, Sandra, Carla, Rafael, Raquel, pelos momentos de alegria e descontração em Natal.

Meus agradecimentos à todos que participaram direta ou indiretamente deste trabalho, os que eu consegui lembrar e os que eu não consegui, que desde já peço desculpas pela falta de memória.

**Muito obrigado!**

## SUMÁRIO

	Página
<b>Lista de Tabelas</b>	viii
<b>Lista de Figuras</b>	ix
<b>Resumo</b>	xiv
<b>Abstract</b>	xv
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	
1.1. Estratégias de forrageamento e escolha de alimento	17
1.2. O forrageamento na imaturidade: principais desafios	22
1.3. Evolução do período juvenil nos primatas	25
1.4. Macaco-prego como objeto de estudo	29
<b>2. OBJETIVOS</b>	32
<b>3. METODOLOGIA</b>	
3.1. Área de estudo	34
3.2. Sujeitos	34
3.2.1. A espécie de estudo	36
3.2.2. Grupo estudado	38
3.2.3. Estudos anteriores realizados com <i>C. nigrinus</i> na área de pesquisa	38
3.3. Procedimentos	40
3.3.1. Coleta de dados e esforço de campo	40
3.3.2. Dados comportamentais	41
3.3.2. Análise de dados	43
<b>4. RESULTADOS</b>	
4.1. Orçamento de atividades e dieta (características do grupo)	46
4.2. Orçamento de atividades e dieta (categorias sexo/etárias).	
4.2.1. Os infantes	50
4.3. Os jovens	51
4.4. As fêmeas	55

4.5. Os machos	58
4.6. Distâncias inter-individuais	63
4.7. Sincronia de atividades	69
4.8. Sincronia dos itens alimentares	75
4.9. Diferenças sexo/etárias no orçamento de atividades e dieta	81
<b>5. DISCUSSÃO</b>	
5.1. Orçamento de atividades e dieta: características do grupo	86
5.2. Os padrões alimentares dos jovens são determinados por aprendizagem social?	88
5.3. Os padrões alimentares dos imaturos são determinados por fatores físicos como força e destreza?	92
5.4. A teoria de aversão ao risco explica os padrões alimentares dos jovens?	93
5.5. Os imaturos adotam estratégias alimentares com base em sua demanda nutricional?	95
5.6. Considerações finais	99
<b>6. CONCLUSÕES</b>	100
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	101

**INDICE DE TABELAS**

	Página
<b>Tabela 1.</b> Definição dos termos utilizados para descrever os comportamentos registrados durante as observações do grupo Pimenta 1 no Parque Estadual Carlos Botelho	41
<b>Tabela 2.</b> Sumário de Diferenças entre homens e mulheres, quanto a variáveis nominais e métricas	70
<b>Tabela 3.</b> Média dos Escores da Escala de Estilo de Apego Adulto para os Três Clusters	76
<b>Tabela 4.</b> Análise descritiva e diferença de média entre homens e mulheres para variáveis paramétricas	82
<b>Tabela 5.</b> Análise descritiva e diferença de média entre homens e mulheres para variáveis não-paramétricas	82
<b>Tabela 6.</b> Sumário de correlações intra-sexuais	83

## INDICE DE FIGURAS

	Página
<b>Figura 1.</b> Localização do PECB na Serra do Mar e desta no Estado de São Paulo (alto) e localização da área de estudo (hachurada) no Parque	34
<b>Figura 2.</b> Variação na temperatura no Parque Estadual Carlos Botelho no município de São Miguel Arcanjo SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	35
<b>Figura 3.</b> Vista do Parque Estadual Carlos Botelho no município de São Miguel Arcanjo SP	36
<b>Figura 4.</b> Benjamin, macho dominante do grupo de <i>Cebus nigrinus</i> Pimenta 1 se deslocando entre as árvores no Parque Estadual Carlos Botelho	37
<b>Figura 5.</b> Tempo (em horas) de observação do grupo de <i>C. nigrinus</i> no PECB entre março de 2007 e agosto de 2008	40
<b>Figura 6.</b> Indivíduo adulto do grupo Pimenta 1 forrageando por frutos	42
<b>Figura 7.</b> Orçamento de atividades do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	46
<b>Figura 8.</b> Itens alimentares consumidos pelo Grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	47
<b>Figura 9.</b> Proporção de tempo de forrageamento dedicado a recursos alimentares distribuídos de forma agregada ou dispersa pelo grupo Pimenta entre os meses de abril de 2007 e julho de 2008 no Parque Estadual Carlos Botelho, SP	48
<b>Figura 10.</b> Diferenças na proporção de consumo dos diferentes itens alimentares entre o verão, pelo Grupo pimenta, entre os meses de abril de 2007 e julho de 2008, no Parque Estadual Carlos Botelho	49
<b>Figura 11.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelo grupo Pimenta 1 durante os meses de verão	49
<b>Figura 12.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelo grupo Pimenta 1 durante os meses de inverno	50
<b>Figura 13.</b> Orçamento de atividades dos infantes do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	51
<b>Figura 14.</b> Composição da dieta dos infantes do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de	52

2008

<b>Figura 15.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos infantes durante os meses de verão	53
<b>Figura 16.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos infantes durante os meses de inverno	53
<b>Figura 17.</b> Orçamento de atividades dos jovens do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	54
<b>Figura 18.</b> Composição da dieta dos jovens do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	55
<b>Figura 19.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos jovens durante os meses de verão	56
<b>Figura 20.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos jovens durante os meses de inverno	56
<b>Figura 21.</b> Orçamento de atividades das fêmeas do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	57
<b>Figura 22.</b> Composição da dieta das fêmeas do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	57
<b>Figura 23.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelas fêmeas durante os meses de verão	59
<b>Figura 24.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelas fêmeas durante os meses de inverno	59
<b>Figura 25.</b> Gráfico do orçamento de atividades dos machos do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	60
<b>Figura 26.</b> Gráfico da composição da dieta dos machos do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008	61
<b>Figura 27.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos machos durante os meses de verão	62
<b>Figura 28.</b> Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos machos durante os meses de	62

inverno

- Figura 29.** (A) Árvore Geradora Mínima de categoria até 1m, construída para o período de abril a dezembro de 2007. (B) Árvore geradora mínima para categoria até 1m para o período de janeiro a julho de 2008 63
- Figura 30.** Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria Até 1 metro 64
- Figura 31.** (A)Árvore Geradora Mínima de categoria 1 a 3m, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008 64
- Figura 32.** Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Ceni, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria 1 a 3m 65
- Figura 33.** (A) Árvore Geradora Mínima de categoria 3 a 5m, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008 66
- Figura 34.** Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Ceni, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria 3 a 5m 66
- Figura 35.** (A) Árvore Geradora Mínima de categoria 5 a 10m, construída para o período de abril a dezembro de 2007. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008 67
- Figura 36.** Árvore Geradora Mínima de vizinho mais próximo, do período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante 68
- Figura 37.** Árvore Geradora Mínima de vizinho mais próximo, do período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pela categorias sexo/etária juvenil 68
- Figura 38.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação ao macho dominante ( $\chi^2= 1087,031$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ) 71
- Figura 39.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação ao macho subordinado ( $\chi^2= 77,907$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ) 71
- Figura 40.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação à fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 1366,996$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ) 72
- Figura 41.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens 72

em relação à fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 1366,996$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ )

**Figura 42.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação aos jovens ( $\chi^2= 3275,839$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 73

**Figura 43.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação ao macho dominante ( $\chi^2= 726,293$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 73

**Figura 44.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação ao macho subordinado ( $\chi^2= 74,229$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 74

**Figura 45.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação à fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 136,161$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 74

**Figura 46.** Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação à fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 279,598$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 75

**Figura 47.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação ao macho dominante Benjamin ( $\chi^2= 1223,649$ ,  $gl=16$ ,  $p < 0.001$ ) 77

**Figura 48.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação ao macho subordinado Ceni ( $\chi^2= 300,390$ ,  $gl=16$ ,  $p < 0.001$ ) 77

**Figura 49.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação a fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 779,098$ ,  $gl= 16$ ,  $p<0.001$ ) 78

**Figura 50.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação a fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 324,461$ ,  $gl= 16$ ,  $p<0.001$ ) 78

**Figura 51.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação aos jovens ( $\chi^2= 2243,250$ ,  $gl= 16$ ,  $p<0.001$ ) 79

**Figura 52.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação ao macho dominante Benjamin ( $\chi^2= 589,012$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ) 79

**Figura 53.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação ao macho subordinado Ceni ( $\chi^2= 38,606$ ,  $gl=16$ ,  $p = 0.001$ ) 80

**Figura 54.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação a fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 244,181$ ,  $gl= 16$ ,  $p<0.001$ ) 80

**Figura 55.** Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares 81

consumidos pelos dos infantes em relação a fêmea adulta Olívia ( $\chi^2 = 98,489$ ,  
gl= 16,  $p < 0.001$ )

**Figura 56.** Diferenças entre as categorias sexo/etárias quanto aos tipos de folhas mais consumidos 82

**Figura 57.** Qualidade nutricional dos principais itens alimentares da dieta de primatas (modificado de Garber, 1987) 96

## RESUMO

SANTOS, L. P. C. **Diferenças sexo/etárias no Forrageamento de *Cebus nigrinus* em Área de Mata Atlântica**. 2009. – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Após anos do estudo moderno da ecologia e comportamento dos primatas, a juventude, definida como o período entre o desmame e a maturidade sexual, permanece sendo uma das fases menos compreendidas do ciclo de vida destes animais. Existem quatro teorias gerais para explicar os padrões de forrageamento e escolha da dieta de primatas juvenis. A primeira afirma que os juvenis adotam uma estratégia de aversão ao risco, evitando a competição por alimento, a segunda, que os padrões alimentares dos imaturos serão determinados pelas oportunidades de observação de outros indivíduos do grupo, a terceira afirma que as diferenças nos padrões alimentares entre imaturos e adultos se dão em virtude da falta de força e habilidade desses indivíduos para explorar recursos de difícil acesso e a quarta afirma que jovens e adultos exploram diferentes itens com base na demanda nutricional associada aos custos de crescimento cerebral e do corpo. O presente trabalho teve por objetivo investigar diferenças sexo/etárias nos padrões comportamentais e alimentares de um grupo de *Cebus nigrinus* selvagem em uma área de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, com enfoque nos imaturos, em especial nos juvenis, à luz das quatro teorias. Os resultados mostraram que as fêmeas e os infantes preferem frutos que são ricos em carboidratos, os machos preferem as folhas, que são um recurso abundante, enquanto os jovens preferem os invertebrados que são importantes fontes de proteínas e gordura. O comportamento alimentar dos jovens no PECB foi mais bem explicado pela teoria da demanda nutricional para crescimento do cérebro e corpo, mas alguns resultados também apóiam as teorias de aversão ao risco e oportunidade de aprendizagem.

Palavras-chave: *Cebus*, Dietas, Forrageamento animal, Jovens.

## ABSTRACT

SANTOS, L. P. C. **Age/sex Differences in Foraging Behavior of *Cebus nigrinus* in Atlantic Forest.** 2009. – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

After years of modern study of ecology and behavior of primates, juvenility, defined as the period between weaning and sexual maturity, remains one of the least understood stages of the life cycle of these animals. There are four general theories to explain the foraging patterns and diet choice in young primates. The first states that juveniles adopt a strategy of risk aversion, avoiding competition for food. The second states that the feeding patterns of immature will be determined by different opportunities for observational learning of other individuals in the group. The third states that the differences in feeding patterns between immature and adults is due to the lack of strength and ability of immature individuals to exploit difficult to access resources. The fourth states that young explore various items based on the nutrient demand associated with the costs of brain growth and body. This study aimed to investigate age/sex differences in feeding and foraging patterns of a group of *Cebus nigrinus* wild in an area of Atlantic Forest in the Parque Estadual Carlos Botelho, focusing on immatures, especially in juveniles, in the light of four theories. The results showed that females and infants prefer fruits that are rich in carbohydrates, males prefer the leaves, which are an abundant resource, while young prefer the invertebrates, that are important sources of protein and fat. The feeding behavior of young PECB was best explained by the theory of nutrient requirements for growth of the brain and body, but some results also support theories of risk aversion and learning opportunity.

Key Words: *Cebus*, Diet, Animal foraging, Juvenile

# 1 – INTRODUÇÃO

## 1.1 - Estratégias de forrageamento e escolha de alimento

Obter alimento é uma das tarefas mais importantes na vida de um animal. É através dele que o animal obtém a energia necessária para a sobrevivência, crescimento e reprodução. O forrageamento, que envolve a localização, processamento e ingestão de alimento, é tão importante que em algumas espécies de primatas chega a ocupar mais de cinquenta por cento do seu período de atividades diário (Strier, 2003). No entanto, esta não é uma tarefa fácil, pois ao se alimentar o indivíduo necessita tomar uma série de “decisões”, sobre qual tipo de alimento escolher, qual evitar, ou quando deve deixar a fonte de alimento em busca de outra. Tais decisões devem ser tomadas de modo eficiente para que o animal tenha sucesso em suas estratégias de forrageamento e seus genes sejam transmitidos às próximas gerações. Sendo assim, pode se afirmar que o forrageamento e a escolha de alimento são comportamentos sujeitos à “Seleção Natural”. Com base nesta teoria apresentada por Darwin (1859), diversos modelos têm sido propostos para explicar o comportamento alimentar dos animais (Garber, 1987; Simpson et al., 2004).

A “Teoria do forrageamento ótimo” (TFO) (McArthur & Pianka, 1966) é um dos pontos de partida para o estudo do comportamento alimentar de muitas espécies de animais. Seu objetivo é explicar, e também prever, os padrões de escolha de alimento e estratégias de forrageamento adotadas pelo indivíduo com base em um conceito de otimização das relações de custos e benefícios, ou seja, que o ganho energético deve ser maximizado de modo que os benefícios (retorno energético) superem os custos de obtenção do alimento. Tais custos envolvem fatores como tempo e energia gastos em forrageamento e exposição a predadores. Desse modo, um predador, por exemplo, escolhe entre os tipos de presas em potencial qual

será aquela que oferecerá o maior benefício energético em relação à energia gasta em sua localização e captura (Krebs & Davies, 1993; Raubenheimer et al., 2009).

Embora a Teoria do Forrageamento Ótimo tenha sido comprovada em diversos estudos, muitos autores a têm criticado. Tais críticas afirmam que a TOF clássica considera a maximização do ganho energético e a maximização do fitness de maneira equivalente, quando na verdade não o são. Além disso, o modelo de maximização de ganho de energia peca por não levar em consideração aspectos biológicos e ambientais da vida de um animal ao tentar prever seu comportamento alimentar (revisado por Illius et al., 2002). Garber (1987) afirma que as falhas na teoria existem por ela ter sido formulada a partir de estudos de espécies que consomem um único, ou um número restrito, de itens alimentares, quando na verdade muitos animais alimentam-se de vários recursos de maneira que diferenças no conteúdo nutricional dos alimentos têm um maior impacto nos seus padrões de escolha de alimento.

Apesar das críticas, a Teoria do Forrageamento Ótimo não foi invalidada, pelo contrário, nos últimos anos ela tem se aperfeiçoado, e modelos cada vez mais precisos têm sido propostos. Simpson e colaboradores (2004) formularam uma Teoria do Forrageamento Ótimo por múltiplos nutrientes, que afirma que existe um sistema regulatório para a ingestão de nutrientes, e não para a maximização de energia. Tal modelo pertence ao campo de estudo da Ecologia Nutricional, uma área que abrange estudos desenvolvidos em ecologia, nutrição, comportamento, morfologia, fisiologia, ciclos de vida e biologia evolutiva, e recentemente ganhou uma abordagem que oferece maior integração entre as disciplinas envolvidas promovendo assim, uma melhor compreensão do comportamento alimentar dos animais (Raubenheimer, et al., 2009).

A ecologia nutricional visa compreender como os animais regulam a ingestão de nutrientes, quais estratégias nutricionais eles adotam e como isso afeta seu *fitness*. Existem quatro principais correntes de pensamento nessa área: a primeira afirma que os animais

selecionam sua dieta maximizando o ganho energético, a segunda que a ingestão de proteína é priorizada, a terceira diz que é evitado o consumo de toxinas e a quarta afirma que é maximizada a ingestão de uma dieta balanceada (Raubenheimer et al., 2009; Felton et al., 2009).

Os primatas podem ser considerados um bom modelo para estudos sobre ecologia nutricional. Embora a maioria dos primatas seja considerada onívora, estes animais exploram uma ampla variedade de itens alimentares. Desse modo, sua dieta pode ser classificada de acordo com item de maior predominância em sua composição, como frugívoros, folívoros, insetívoros ou uma combinação desses três tipos (Garber, 1987).

Segundo Oftedal (1991), o forrageamento só pode ser considerado bem sucedido se a dieta obtida fornecer quantidades suficientes de energia e outros nutrientes para satisfazer as necessidades nutricionais do indivíduo. Embora essa seja uma premissa aparentemente simples, não é fácil avaliá-la em primatas de vida livre em virtude de variações sazonais e contribuição de diferentes itens alimentares para a dieta, dificuldades em medir a ingestão de alimento, avaliar a qualidade nutricional de cada alimento e também a necessidade nutricional do indivíduo. Além disso, a dieta de primatas é limitada por fatores anatômicos e fisiológicos, como tamanho do corpo e intestino, e seus respectivos efeitos na demanda energética do indivíduo e na absorção de nutrientes. Além de fatores internos, fatores ambientais, como qualidade, distribuição e sazonalidade dos recursos alimentares, risco de predação e presença de competidores, também influenciam na escolha do alimento e nas estratégias de forrageamento adotada por esses animais (Garber, 1987).

Apesar de explorarem vários recursos alimentares, os primatas são seletivos em suas escolhas. Por exemplo, Milton (1998) encontrou que em primatas do gênero *Alouatta*, que são essencialmente folívoros, o fator que determina a escolha de alimento é a razão entre proteína e fibras contida nos itens alimentares. O mesmo resultado foi encontrado por Chapman &

Chapman (2002) em estudo sobre a dieta de colobídeos. Já Felton e colaboradores (2009) verificaram que macacos-aranha (*Ateles chamek*) regulam a ingestão diária de nutrientes com base no conteúdo protéico dos alimentos, mantendo a ingestão de proteínas estável, enquanto a ingestão de carboidratos e gorduras varia de acordo com a disponibilidade dos recursos ricos desses nutrientes no ambiente. Os autores verificaram que os padrões de escolha de alimento desses animais são condizentes com o da “*protein-leverage hypothesis*”, uma teoria desenvolvida por Simpson & Raubenheimer (2005). Esses autores constataram que, quando humanos são sujeitos a uma dieta rica em carboidratos e gordura, porém pobre em proteína, tendem a consumir grandes quantidades de alimento para satisfazer sua demanda diária de proteínas. No entanto, quando sujeitos a uma dieta rica em proteínas e pobre em carboidratos e gorduras, não ocorre o inverso. Desse modo, os autores afirmam que a presença de um sistema regulatório para o consumo de proteínas, e não para o consumo de carboidratos e gordura, é a chave para a compreensão das causas da obesidade no homem moderno.

Como citado anteriormente, a disponibilidade e distribuição dos alimentos têm um forte impacto nas estratégias de forrageamento dos primatas. Muitos recursos alimentares, em especial os frutos, estão sujeitos a variações sazonais em sua abundância e encontram-se distribuídos de forma irregular (agregada) no ambiente, o que torna os primatas susceptíveis a potenciais déficits energéticos causados pelo declínio na disponibilidade desses recursos no ambiente. Isso faz com que esses animais adotem estratégias alternativas de forrageamento, explorando itens alternativos mais abundantes, porém geralmente mais pobres, como as folhas, e/ou dedicando mais tempo de seu período de atividades à busca por alimento. Por exemplo, Stone (2007) verificou que mudanças nos padrões alimentares de micos de cheiro (*Saimiri sciureus*) se correlacionaram com o declínio na disponibilidade da principal espécie de fruto utilizada por esses animais, ou seja, os animais aumentaram o consumo de invertebrados, flores e seiva durante o período de baixa disponibilidade de frutos. Essa

flexibilidade comportamental vem sendo apontada como o principal motivo do sucesso adaptativo de alguns primatas como os do gênero *Cebus*, pois explorar uma ampla variedade de alimentos possibilita que sejam ocupados os mais variados ambientes (Fragaszy et al., 1990).

A distribuição e disponibilidade de alimento são responsáveis inclusive, pelos padrões de relações sociais entre fêmeas e também são determinantes dos sistemas sociais em primatas. Recursos escassos, de alto valor nutricional e distribuído de forma agregada no ambiente - portanto monopolizáveis - como os frutos, aumentam a competição tanto intra, quanto extra-grupo por esse item, o que determina as relações de hierarquia e afeta a demografia de primatas (Wranghan, 1980; Isbell, 1991).

Fatores reprodutivos também têm uma forte influência nas estratégias de forrageamento e na demanda energética dos primatas. Os machos adultos, em especial os dominantes, necessitam de uma dieta que lhes forneça os nutrientes necessários para que eles possam manter sua posição hierárquica dentro do grupo, defendê-lo de grupos rivais e também para se reproduzir, principalmente no caso de espécies em que ocorrem estações reprodutivas (Clymer, 2006). Durante a gravidez, a fêmea precisa comer o suficiente para satisfazer as suas próprias necessidades, as do feto em desenvolvimento e para armazenar gordura que lhe servirá de reserva durante a amamentação. A necessidade energética da mãe pode aumentar de duas a cinco vezes durante o período de amamentação em relação a períodos não reprodutivos. Isso faz com que em alguns casos as fêmeas passem mais tempo forrageando e/ou forrageando por itens de maior valor energético (Lee, 1997; Strier, 2003).

O sucesso na gravidez e lactação depende da qualidade da dieta das fêmeas mesmo em fases não reprodutivas, que tem, ainda, uma forte influência na saúde do neonato. Se no momento da concepção a fêmea estiver mal nutrida, a produção de leite ocorrerá em níveis abaixo do normal, o que afetará diretamente as chances de sobrevivência do filhote, reduzindo

o tamanho deste na idade adulta e aumentado sua susceptibilidade à doenças e infecções por parasitas (Lee, 1997).

Além de fatores reprodutivos, existem também fatores ontogenéticos que afetam a escolha da dieta e as estratégias de forrageamento empregada pelos primatas. O desenvolvimento é um período crítico de alta demanda nutricional, pois o animal precisa consumir uma quantidade suficiente de nutrientes, especialmente proteínas, para crescer de maneira saudável e chegar à idade adulta. Além disso, segundo o princípio de Jarman-Bell (Bell, 1971; Oftedal, 1991; Agestuna, 2001; Clymer, 2006), por serem menores, os imaturos possuem uma maior taxa metabólica, logo uma maior demanda energética. Esta relação entre massa corporal e taxa metabólica descrita inicialmente para ungulados foi encontrada em primatas por Agestuna (2001), ao estudar relações entre categorias sexo/etárias e escolha de alimento em macacos japoneses (*Macaca fuscata yakui*). O autor verificou que indivíduos maiores e mais pesados consomem itens mais abundantes, porém de baixa qualidade nutricional, enquanto indivíduos mais jovens (menores e mais leves) preferem itens menos abundantes, mas com alto valor nutricional. Rothman e colaboradores (2008) analisaram a qualidade nutricional da dieta de gorilas (*Gorilla beringei*) e constataram que os custos nutricionais de reprodução e crescimento afetam os padrões alimentares do grupo estudado; juvenis e fêmeas adultas consumiram mais alimento e mais proteínas por kilo de massa metabólica corporal do que o macho dominante (*silverback*).

## **1.2 – O forrageamento na imaturidade: principais desafios.**

O início da ontogênese alimentar de um primata consiste na substituição do leite materno por itens alimentares sólidos que são adquiridos à medida que o infante desenvolve as capacidades motoras necessárias para forragear com eficiência, e se dá através de um

processo lento e gradual que ocorre durante a infância e se estende ao período de juventude (Nicolson, 1987; Janson & van Schaik, 1993).

Este processo é influenciado por fatores físicos, fisiológicos, sociais e ecológicos. Ao se tornar menos dependentes de suas mães, os imaturos são forçados a se ajustar dentro do nicho ecológico determinado por seus co-específicos adultos, mesmo não tendo tamanho nem experiência suficiente para fazê-lo com eficiência. Os principais problemas enfrentados pelos imaturos são o risco de inanição, induzido pela competição de recursos monopolizáveis, uma vez que os adultos são maiores e forrageadores mais competentes, e o risco de predação, que é mais alto para os jovens, uma vez que eles gastam muito tempo em forrageamento e pouco em vigilância, além de serem menores e mais fáceis de capturar. O risco de predação também faz com que os jovens mantenham-se mais próximos dos adultos aumentando ainda mais a competição por alimento (Janson & van Schaik, 1993).

Em relação ao sucesso no forrageamento, pode-se dizer que os primatas juvenis apresentam índices menores que os adultos. Por exemplo, em *Cebus apella*, a porcentagem de invertebrados incluídos na dieta de indivíduos de 6 a 12 meses de idade é de 25%, e em indivíduos de 1 a 3 anos, 50%. Em *Cebus albifrons*, invertebrados correspondem a 23,1% da dieta de indivíduos com até um ano de idade, 40% para indivíduos de 1 a 3 anos, 44% para fêmeas adultas e 58% para machos adultos. Para *Cebus olivaceus*, o sucesso de forrageamento dos juvenis é de 43%, de fêmeas adultas, 48% e de machos adultos, 79% (Janson & van Schaik, 1993).

Por conta de seu baixo sucesso de forrageamento, primatas imaturos exibem uma dieta menos diversa e/ou uma proporção de tempo dedicado ao forrageamento maior que a dos adultos (Fragaszy & Boinski, 1995; Johnson & Bock, 2004; Gunst, et al, 2008). Além disso, fatores fisiológicos (digestão e custos energéticos de crescimento) limitam a dieta dos juvenis tornando mais difícil a sobrevivência nesta fase da vida de modo que os juvenis parecem dar

ênfase ao forrageamento por alimentos de fácil digestão e ricos em proteínas (Janson & van Schaik, 1993).

O tamanho corporal limita o acesso a determinados recursos alimentares, principalmente aqueles que requerem força e desenvolvimento motor para serem obtidos. Sendo assim, quanto maiores e mais fortes os animais forem, maior será a eficiência de forrageamento (Fragaszy & Bard, 1996, Gunst et al, 2008). Além disso, por serem menores os imaturos enfrentam altos custos de locomoção. Segundo Pontzer e Wrangham (2005), a energia gasta em locomoção é inversamente proporcional ao tamanho do corpo, logo se espera que os jovens gastem mais energia para se locomover do que os adultos.

As relações hierárquicas têm uma forte influência na vida dos imaturos. Em seu estudo com babuínos (*Papio cynocephalus*), Altmann & Alberts (2005) constataram que a taxa de crescimento dos imaturos é diretamente influenciada pela disponibilidade de alimento, e pela posição hierárquica e fenótipo da mãe. Esses fatores influenciam o fenótipo da cria independentemente de seu genótipo, ou seja, se a mãe ocupa alta posição na hierarquia do grupo ela possui maior acesso aos recursos alimentares, tornando-os mais acessíveis também para seus filhotes.

A vulnerabilidade dos jovens nos períodos de escassez de alimento se reflete nas estratégias sociais adotadas pelos adultos para reduzir o impacto da competição intra-grupo por alimento. Por serem menores e, conseqüentemente, ocuparem posições hierárquicas mais baixas, os juvenis tendem a perder em conflitos por recursos alimentares monopolizáveis (Izar, 2004). Nesse caso, eles recebem ajuda e/ou proteção de indivíduos mais velhos, principalmente suas mães, que por sua vez irão se aliar a indivíduos que possam ajudá-las a proteger e alimentar seu filhote, pois competições agressivas por alimento exercem um impacto substancial na sobrevivência dos mesmos (Janson, 1985; Whitten, 1987). Ferreira e colaboradores (2006) encontraram formação de coalizões protecionistas em um grupo de

*Cebus apella* em que o macho dominante interveio nos conflitos agonísticos entre juvenis e outros machos.

Diversos trabalhos apontam influências sociais no desenvolvimento do comportamento alimentar de primatas (Galloway et al, 2005; Agostini & Visalberghi, 2005; Schiel & Huber, 2006; Rapaport & Brown, 2008, Coelho, 2009). Esses trabalhos mostram que os primatas aprendem com seus co-específicos o que comer, onde e como obter alimento. Esse processo pode garantir ainda, uma dieta segura para os imaturos (Galef & Giraldeau, 2001). Isso mostra que a aprendizagem socialmente mediada influencia a maneira como os itens alimentares são escolhidos e processados, a identificação e localização de presas ou predadores, e permite inclusive, o surgimento e difusão de tradições comportamentais (Fragaszy & Visalberghi, 2001; Frigaszy et al, 2004). Para que este fenômeno ocorra, é necessário que haja interação e coordenação comportamental entre os indivíduos, o que deve envolver proximidade física. Sendo assim, a aprendizagem social é diretamente influenciada pelo grau de tolerância entre os indivíduos e pela dinâmica de suas interações sociais. Dessa forma, quanto maior o grau de proximidade entre os indivíduos e mais tempo eles passarem juntos, maior a probabilidade de que um adquira informação do outro (Coussi-Korbel & Frigaszy, 1995; Resende, 2004).

### **1.3 – Evolução do período juvenil nos primatas**

Entre os mamíferos, os primatas caracterizam-se por possuírem um dos ciclos de vida mais lentos (quando ajustado ao tamanho do corpo), com longos períodos de gestação, baixas taxas reprodutivas, baixa taxa de crescimento - tanto pré quanto pós-natal - e maturação sexual tardia. Após anos do estudo moderno da ecologia e comportamento dos primatas, a juventude, definida como o período entre o desmame e a maturidade sexual, permanece sendo uma das fases menos compreendidas do ciclo de vida destes animais (Pangel & Harvey,

1993). Trata-se de um período no qual é investida uma grande quantidade de tempo e energia sem que o animal possa se reproduzir. Sendo assim, fica a dúvida do por que o prolongamento da juventude foi selecionado nos primatas, uma vez que a seleção natural favorece os indivíduos que maximizam seu sucesso reprodutivo (Pereira & Altmann, 1985; Pereira & Fairbanks, 1993; Joffe, 1997).

O longo período de maturação de algumas espécies de animais é condizente com as predições da Teoria dos Ciclos de Vida (*Life History Theory*). Do ponto de vista alométrico, o prolongamento da juventude está associado ao tamanho corporal. Nesse sentido, animais maiores possuem um ciclo de vida mais lento (estrategista K), com lentas taxas de crescimento e reprodução, e maturação tardia (por ex., primatas); enquanto animais menores (estrategistas r) apresentam características inversas (por ex., ratos). No entanto, as explicações alométricas não são capazes de explicar variações não relacionadas ao tamanho do corpo. Já do ponto de vista demográfico, a explicação é baseada na taxa de mortalidade. Em espécies com altas taxas de mortalidade - em geral, as menores - há uma tendência para que a maturação sexual seja atingida de maneira mais precoce para que o animal possa se reproduzir o mais rápido possível, ao passo que o contrário ocorre em espécies com taxas de mortalidade menores. Explicações demográficas assumem que, com o aumento do tamanho do corpo e conseqüente prolongamento da imaturidade, ocorre um aumento na fecundidade. Porém, é sabido que animais que atingem a maturidade sexual mais tarde têm baixa fecundidade (revisado em Pangel & Harvey, 1993).

Pangel & Harvey (1993) sugerem que, no caso dos estrategistas K, a seleção natural atua primariamente no tamanho corporal favorecendo tamanho maior e reduzindo as taxas de mortalidade e traz, como conseqüência, um extenso período no qual o animal não pode se reproduzir. Desse modo, a seleção natural favorecerá os indivíduos que melhor uso fizerem

desse período para atingir a competência reprodutiva adulta. No entanto, restam dúvidas sobre qual é a “utilidade” do período de juventude dos primatas.

Análises comparativas mostram que a idade de maturidade sexual é fortemente correlacionada ao tamanho do cérebro e essa ligação pode ajudar a explicar a maturação tardia dos primatas. Três teorias tentam explicar essa ligação, ambas apontando para as relações entre tamanho cerebral, idade da primeira reprodução, taxa de crescimento pós-natal, dieta e taxa de mortalidade (Barton, 1999; Ross & Jones, 1999).

A teoria da “necessidade de aprendizagem” (*needing to learn*) afirma que cérebros grandes - em relação ao tamanho do corpo - foram selecionados em animais que precisam aprender sobre a complexidade de seu ambiente físico e/ou social. Sendo assim, o prolongamento da juventude está associado a padrões de complexidade social e de forrageamento que geram grande quantidade de informações que devem ser adquiridas antes que seja atingida a maturidade sexual (Ross & Jones, 1999). Joffe (1997) afirma que a vida social atuou para o prolongamento da juventude, uma vez que nesse período o animal deve aprender a reconhecer a dinâmica social do grupo, reconhecendo a hierarquia e fazendo alianças.

O modelo de “crescimento limitado pelo cérebro” (*brain growth constraint*) pontua que animais com cérebros relativamente grandes não são capazes de crescer tão rápido quanto os de cérebros pequenos em função dos altos custos energéticos impostos para o crescimento e manutenção deste órgão. Nesse sentido, o prolongamento da juventude é simplesmente um reflexo da seleção para cérebros grandes sem representar necessariamente uma adaptação. Esse modelo apóia-se nas correlações entre tamanho relativo de cérebro e idade de maturação sexual encontrada em vários estudos (por ex. Barton, 1999).

Como já dito anteriormente, Janson & van Schaik (1993) propõem que os juvenis estão mais expostos que os adultos ao risco de morte por inanição, devido à competição por

alimento e incompetência de forrageamento, que impõem limites fisiológicos para as taxas de crescimento. Sendo assim, é adotada uma estratégia de aversão ao risco (*juvenile risk aversion*) na qual as taxas de crescimento são reduzidas de modo a diminuir os custos de crescimento corporal e cerebral. Esse modelo difere do modelo de crescimento limitado do cérebro, pois assume que lentas taxas de crescimento são uma resposta adaptativa e que a ligação entre tamanho relativo de cérebro e idade da primeira reprodução é causada por uma terceira variável, no caso, a ecológica. Os autores não descartam a importância da aprendizagem no prolongamento da juventude dos primatas, mas afirmam que essa talvez não tenha sido a pressão seletiva primária para a evolução da maturação tardia característica desses animais.

As hipóteses não são excludentes umas da outras e nem fáceis de distinguir na prática (Gunst et al, 2008). Contudo, qualquer que tenha sido a pressão seletiva para o prolongamento da juventude nos primatas, pouco se sabe sobre a ecologia desses animais durante esta fase da vida e compreendê-la é de vital importância para a formulação e teste de modelos que expliquem como a maturação tardia foi selecionada nestes mamíferos (Pereira e Leigh, 2003).

De acordo com os conceitos já descritos anteriormente, e segundo MacKinnon (2006), existem quatro teorias gerais para explicar os padrões de forrageamento e escolha da dieta de primatas juvenis.

Como já citado, Janson e van Schaik (1993) argumentam que o lento crescimento dos primatas representa uma estratégia selecionada evolutivamente para evitar competição por alimento entre indivíduos imaturos e adultos. Os autores sugerem que, com o aumento da competição, os imaturos são forçados a ocupar posições periféricas no grupo, o que aumenta o risco de predação. Desse modo, crescer lentamente diminui a competição e o risco de inanição, portanto as estratégias de forrageamento adotada pelos imaturos devem sofrer influência desse fator.

Uma segunda teoria, baseada no papel da aprendizagem social dos padrões alimentares (Fragaszy & Boinski, 1995; Visalberghi & Adessi, 2003), afirma que os padrões alimentares dos imaturos serão determinados pelas oportunidades de observação de outros indivíduos do grupo, ou seja, a dieta dos imaturos seria similar às dos indivíduos com os quais fossem mantidas as maiores relações de proximidade. Sendo assim, diferentes composições do grupo, levam a diferentes oportunidades de aprendizagem por observação (por ex. Agostini & Visalberghi, 2005).

A terceira teoria afirma que as diferenças nos padrões alimentares entre imaturos e adultos se dão em virtude da falta de força e habilidade dos imaturos para explorar recursos de difícil acesso, sendo assim, os indivíduos adultos explorarão recursos que exigem tais competências para ser extraídos, enquanto os jovens terão sua dieta limitada pela falta de habilidades em extrair tais recursos (por ex. Gunst et al., 2008).

Por fim, a quarta teoria afirma que jovens e adultos exploram diferentes itens com base na demanda nutricional associada aos custos de crescimento cerebral e do corpo, de modo que a composição da dieta dos imaturos será determinada pelas suas necessidades nutricionais (Altmann, 1998).

#### **1.4 – Macaco-prego como objeto de estudo.**

Os macacos do gênero *Cebus* são importantes objetos de estudo do desenvolvimento do comportamento alimentar (Gunst et al, 2008). Comparados a outros primatas do Novo Mundo, os macacos-prego possuem uma vida longa e um extenso período de maturação pós-natal (Fragaszy et al, 2004). Fragaszy & Bard (1996) constataram que, em condições de cativeiro, as fêmeas começam a se reproduzir com idades que variaram de 4 anos e 7 meses até os 6 anos e 6 meses, uma média de 5.2 anos. Entretanto, em grupos selvagens é provável que isso ocorra mais tarde, entre 6-7 anos de idade. Filhotes de macacos-prego nascem em um

estágio precoce, com sistema neural e esquelético pouco desenvolvido, e, por isso, exibem um repertório comportamental limitado (Fragaszy, 1990).

O forrageamento dos macacos-prego é oportunístico, com emprego de técnicas extrativas para obtenção de itens alimentares encapsulados, como larvas de insetos em oco de galhos secos ou em ninhos e meristema de palmeiras (Taira *et al.*, 2002). Além disso, o macaco-prego exhibe um vasto repertório manipulativo, incluindo o uso espontâneo e extensivo de ferramentas (utilização de pedras para quebra de coco) tanto em grupos selvagens (Fragaszy *et al.*, 2004b, Mannu & Ottoni., 2009), como em semi-liberdade (Mannu, 2002; Ottoni & Mannu, 2001; Resende, 2004; Resende & Ottoni, 2002) e em laboratório (Visalberghi & McGrew, 1997). Embora confira certa vantagem a esses animais, tornando sua dieta mais flexível, essa maneira de extrair alimento é um grande desafio para os imaturos, pois requer destreza e a aprendizagem de técnicas complexas para que o a extração do alimento seja bem sucedida (Fragaszy *et. al*, 2004).

Apesar de se alimentarem dos mesmos itens que os adultos, macacos-prego imaturos são forrageadores ineficientes, especialmente por itens que requerem algum tipo de habilidade específica ou força para serem obtidos, como frutos encapsulados. Desse modo, a aquisição de habilidades específicas, força e o desenvolvimento dentário têm uma forte influência sobre o comportamento alimentar desta espécie (Fragaszy & Adan-Curtis, 1997).

A tolerância social de indivíduos adultos para com infantes e juvenis e o cuidado alomaterno são característicos da espécie (Baldovino, 2005; Izar, 1994; Izawa, 1980; Fragaszy *et al*, 2004; Verderane *et al.*, 2005). Diversos estudos mostram a influência social na aprendizagem e na aquisição da competência de forrageamento em macacos-prego (por ex., Resende *et al*, 2004, Ottoni *et al*, 2005).

Embora o processo de aquisição da competência de forrageamento e escolha de alimento, bem como a influência de fatores sociais nestes processos tenham sido amplamente

estudados em *Cebus apella*, a maioria dos trabalhos sobre os padrões alimentares de macacos prego imaturos é baseada em formas complexas de obtenção de alimentos, como o uso de ferramentas, e pouco se sabe ainda sobre formas não extrativas de forrageamento de *Cebus nigrinus*. Além disso, dados sobre os padrões alimentares de primatas juvenis ainda são escassos e necessários para o desenvolvimento de modelos que possam explicar e prever os padrões alimentares dos imaturos e também como o período de juventude evoluiu nos primatas (MacKinnon, 2006).

Fragaszy & Boinski (1995) verificaram que o maior preditor de variações no forrageamento e na composição da dieta de *Cebus olivaceus* é o gênero (masculino e feminino) e não a idade. O mesmo foi encontrado por Agostini & Visalberghi (2005) para *Cebus nigrinus*. As autoras verificaram que a dieta dos juvenis é similar à dos adultos do mesmo sexo; fêmeas adultas e imaturas forragearam mais por frutos, folhas e brotos de bambu, enquanto os machos adultos e imaturos consumiram mais invertebrados e vertebrados.

Visalberghi & Adessi (2000) investigaram a influência social no consumo de itens alimentares novos em *Cebus apella*, e verificaram que quanto mais indivíduos estivessem próximos, mais o sujeito experimental comia, e se os indivíduos presentes estivessem comendo determinados itens alimentares, os mesmo itens eram mais consumidos pelo sujeito experimental. As autoras afirmam que a presença de outros indivíduos se alimentando de itens novos (nunca oferecidos) influenciava na aceitação destes por parte dos sujeitos experimentais; e argumentam que a facilitação social é uma maneira rápida de superar a neofobia alimentar e que este também é um meio de obter uma dieta segura.

Em virtude das características apresentadas pelos macacos-prego, como lentos desenvolvimento e crescimento, bem como a ocorrência de aprendizagem socialmente mediada, o estudo desses animais tem uma importante contribuição para a compreensão sobre

os fatores que influenciam os padrões de forrageamento e escolha de dieta de primatas imaturos, bem como o prolongamento da juventude característicos dos primatas, inclusive os macacos-prego.

## **2 – OBJETIVOS**

Com base nas teorias aplicadas ao comportamento alimentar e nas estratégias de forrageamento empregadas pelos macacos-prego, bem como a influência de fatores ambientais, ontogenéticos, fisiológicos e sociais neste comportamento, o presente trabalho teve por objetivo geral investigar diferenças sexo/etárias nos padrões comportamentais e alimentares de um grupo de *Cebus nigritus* selvagem em uma área de Mata Atlântica e identificar como e quais fatores influenciam a dieta de cada categoria, com enfoque nos imaturos, em especial nos juvenis.

Esta pesquisa teve por objetivos específicos: <sup>(1)</sup> verificar os padrões de orçamento de atividades e dieta do grupo Pimenta1, <sup>(2)</sup> verificar se existem diferenças sexo/etárias no orçamento de atividades e nos padrões alimentares do grupo estudado, <sup>(3)</sup> verificar qual e estratégia adotada pelos jovens, <sup>(4)</sup> verificar a influência social no orçamento de atividades e na escolha da dieta dos imaturos e <sup>(5)</sup> verificar qual dos quatro modelos propostos melhor explica os padrões de escolha de alimento de infantes e juvenis encontrados no presente trabalho.

Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses e suas respectivas previsões:

**Hipótese 1 – *Os padrões alimentares dos jovens são determinados por aprendizagem social?***

**Previsão** - Se a aprendizagem social for um determinante dos padrões alimentares dos imaturos, deverá ocorrer sincronia de atividades e dieta desses indivíduos com a de seus

vizinhos adultos mais próximos, de modo que os padrões alimentares (itens na dieta e tempo dedicado a forrageamento) não irão diferir entre as categorias etárias.

**Hipótese 2 – Os padrões alimentares dos imaturos são determinados por fatores físicos como força e destreza?**

**Previsão** - Se habilidades motoras e força forem preditores dos padrões alimentares dos jovens, estes deverão consumir mais frutos em sua dieta, que são os itens mais facilmente obtidos na área de estudo.

**Hipótese 3 – A teoria de aversão ao risco explica os padrões alimentares dos jovens?**

**Previsão** - Se a teoria de aversão ao risco, proposto por Janson & van Schaik (1993) estiver correta, os juvenis sofrerão com a competição por alimento, sendo freqüentes de interações agonísticas, principalmente em contexto alimentar, e deverão investir mais em forrageamento do que os adultos, por conta de sua ineficiência de forrageamento. Além disso, deverão ingerir mais folhas e invertebrados, que são itens uniformemente distribuídos no ambiente, portanto não geram competição direta por alimento, e menos sujeitos à sazonalidade.

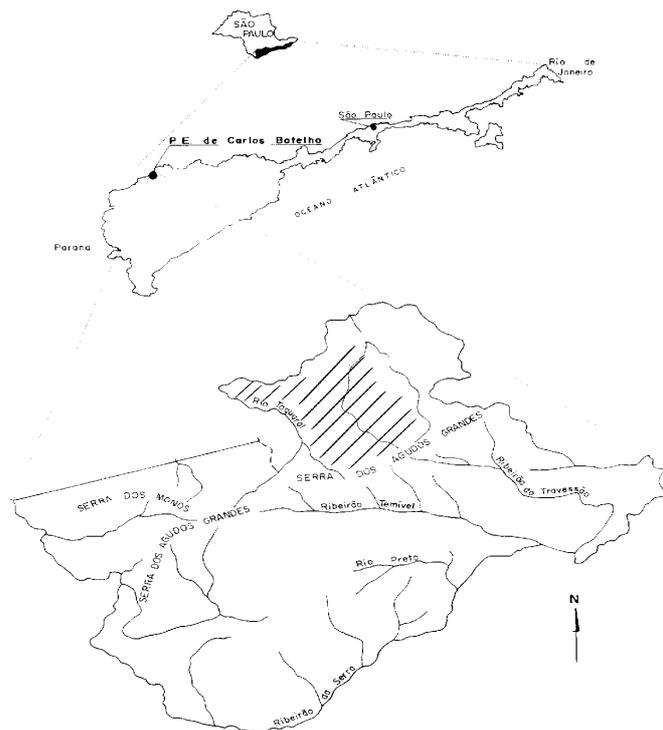
**Hipótese 4 – Os imaturos adotam estratégias alimentares com base em sua demanda nutricional?**

**Previsão** - Se o modelo que afirma que jovens e adultos exploram diferentes itens com base na demanda nutricional associada ao crescimento cerebral e do corpo estiver correto, os imaturos deverão consumir mais invertebrados, já que estes são itens com mais alto valor energético e protéico.

### 3 - METODOLOGIA

#### 3.1 Área de estudo

O presente trabalho foi realizado no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), localizado na Serra de Paranapiacaba, entre os municípios de São Miguel Arcanjo, Sete Barras, Tapiraí e Capão Bonito, no estado de São Paulo, entre as coordenadas 24°00' a 24°15' Sul e 47°45' a 48°10' Oeste (Figura 1). O PECB possui uma área de 380 Km<sup>2</sup>, e faz limite com o Parque Estadual de Intervales, o Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira e a Estação Ecológica de Xitué, formando um das maiores áreas remanescente de Mata Atlântica contínua, totalizando mais de 1200 Km<sup>2</sup> de área protegida.

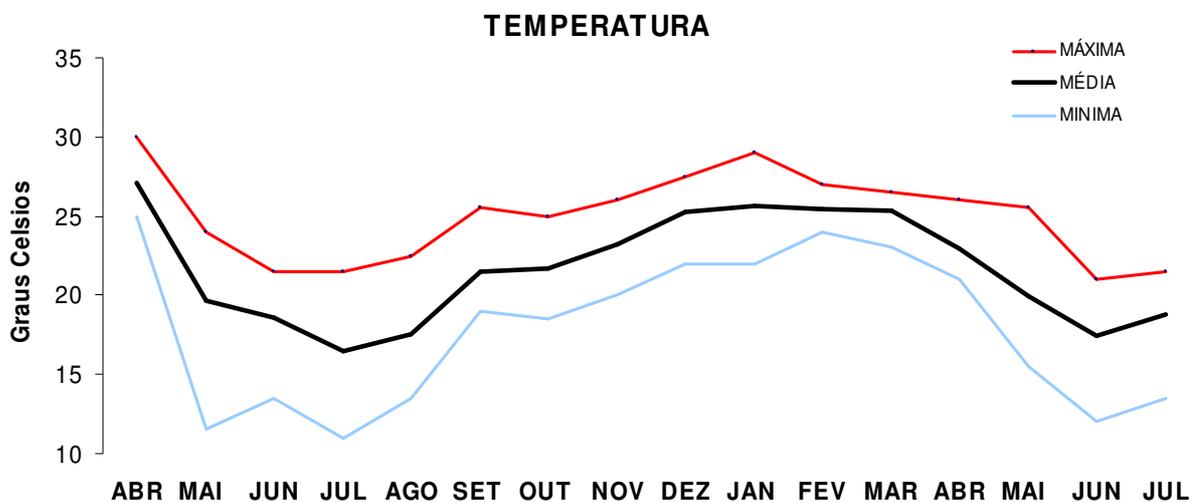


**Figura 1** - Localização do PECB na Serra do Mar e desta no Estado de São Paulo (alto) e localização da área de estudo (hachurada) no Parque.

Quanto à cobertura vegetal, a do PECB é formada por “Floresta Latifoliada Pluvial Tropical” (Negreiros *et al.*, 1995), sendo em sua maior parte representada por floresta não perturbada ou com perturbações pouco significativas, porém alguns trechos pequenos

possuem vegetação secundária (Dias *et al.*, 1995). As principais famílias são Myrtaceae, Arecaceae, Euforbiácea, Leguminosae, Sapotácea, Lauraceae and Rubiaceae, de acordo com o índice de valor de importância, IVI (Negreiros *et al.*, 1995). A disponibilidade de frutos ao longo do ano segue o perfil de distribuição de chuvas, sendo mais abundantes entre os meses de setembro e março (Izar, 2004).

Em relação ao clima, segundo Dias e colaboradores (1995) a temperatura média é de 22°C nos meses quentes e 15°C durante os meses frios, com uma média anual de 19°C. O diagrama climático revela a ausência de déficit hídrico e a precipitação média é de 1683 mm por ano, 78 mm durante os meses mais secos (julho sendo o mês mais seco) e altos níveis de precipitação entre os meses de setembro e março que tem média de 174 mm. No PECB a altitude varia de 30 a 1.003 m e o clima é subtropical úmido. A Figura 2 mostra a variação na temperatura no PECB durante os meses de coleta de dados.



**Figura 2** – Variação na temperatura no Parque Estadual Carlos Botelho no município de São Miguel Arcanjo SP, entre abril de 2007 e julho de 2008. (Fonte: Administração do PECB).

No PECB são encontradas três espécies de primatas, *Brachyteles arachnoides*, *Alouatta guariba* e *Cebus nigritus*, sendo que a densidade populacional desta última espécie na área de estudo foi estimada em 2,3 indivíduos/km<sup>2</sup> (Izar, 2004).

São encontradas cinco espécies de carnívoros predadores em potencial de primatas: *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *Felis sp* e *Eira barbara* (Beisiegel, 1999). Ocorre também um grande predador aéreo, *Spizaetus tyrannus* e mais nove espécies menores de Accipitridae.

O estudo foi realizado no Núcleo São Miguel Arcanjo do PECB (Figura 3), localizado no Planalto da Guapiara denominado por Domingues e Silva (1988), pertencente ao Planalto Atlântico. O relevo caracteriza-se por morros paralelos e morrotes baixos e os solos desta área são desenvolvidos, dos tipos B latossólicos e B texturais (Pfeifer *et al.*, 1986). Uma densa rede de drenagem é formada pelos rios pertencentes à bacia hidrográfica do Rio Paranapanema.



**Figura 3** – Vista do Parque Estadual Carlos Botelho no município de São Miguel Arcanjo SP (Fotografia: Lucas Peternelli).

## 3.2 Sujeitos

### 3.2.1 - A espécie de estudo

Anteriormente, os macacos-prego eram considerados uma única espécie, *Cebus apella*, com diversas subespécies classificadas de acordo com a região geográfica ocupada. Recentemente quatro subespécies foram alçadas ao nível de espécie por Groves (2001): *C. apella* (Linnaeus, 1758), *C. libidinosus* (Spix, 1823), *C. nigrinus* (Goldfuss, 1809) e *C. xanthosternus* (Wied-Neuwied, 1826). A espécie aqui estudada é *Cebus nigrinus* (Figura 4),

que ocorre em áreas de Mata Atlântica das regiões sul e sudeste do Brasil e no noroeste da Argentina, e é caracterizada pela cor marrom bem escura, com a face branca contrastando com o restante do corpo e tem tufo bem evidentes (Rylands *et al.*, 2005; Fragaszy *et al.*, 2004). A maior parte da literatura refere-se à classificação taxonômica antiga de *C. apella*. Sendo assim, no presente trabalho são apresentadas as características de *C. apella* de maneira geral, e de *C. nigrinus* apenas quando estas informações foram disponíveis.



**Figura 4** – Benjamin, macho dominante do grupo de *Cebus nigrinus* Pimenta 1 se deslocando entre as árvores no Parque Estadual Carlos Botelho (Fotografia: Caio M. Moreira).

Os macacos-prego, em geral, possuem uma ampla distribuição geográfica, ocupando os mais diversos ecossistemas, graças à sua alta adaptabilidade e plasticidade comportamental (Mittermier & Coimbra-Filho, 1982; Brown & Colillas, 1983; Fragaszy *et al.* 1990). A espécie é onívora e sua dieta inclui polpa de frutos maduros, folhas, brotos, seiva, sementes, néctar, ovos, invertebrados e pequenos vertebrados, como aves e roedores (Ferreira *et al.*, 2002; Izar, 2004; Janson, 1990; Resende *et al.*, 2003).

A estrutura social de grupos selvagens é comumente caracterizada como multi-macho, com hierarquia de dominância, porém alguns estudos mostram hierarquia linear e

outros, hierarquia parcial (Izar et al., 2006). Estas diferenças ocorrem em função da disponibilidade de recursos alimentares (Izar, 1994, Izar & Sato, 1997).

### **3.2.2 - Grupo estudado**

O grupo é denominado “Pimenta” e até 2006 possuía 20 indivíduos e a partir deste ano, com o nascimento de filhotes (Izar et al., 2008), o grupo pareceu dar origem a dois novos grupos mais estáveis, de forma que em 2007, no início desta pesquisa, o foco das observações foi dado ao grupo Pimenta 1, que na ocasião contava com dois machos adultos, três fêmeas adultas, sete jovens e dois infantes, sendo registrado um nascimento de outro infante em 2008.

O grupo já era habituado à presença de observadores humanos no início da coleta de dados e os indivíduos adultos reconhecidos individualmente de acordo com as características exclusivas de cada um, como cor, forma do topete, manchas e cicatrizes.

Os machos adultos são Benjamim (dominante) e Ceni e as fêmeas são Ruiva, Olívia e Patrícia, que em outubro de 2007 transferiu-se para outro grupo. Em abril de 2008 foi registrada a presença de outra fêmea, porém não se tem certeza se ocorreu uma migração para o grupo Pimenta ou se esta era uma fêmea que já estava presente no grupo que atingiu a maturidade sexual. Os jovens e infantes não são reconhecidos individualmente, uma vez que as condições de pouca visibilidade e o tamanho desses indivíduos dificultam seu reconhecimento individual.

### **3.2.3 - Estudos anteriores realizados com *C. nigrurus* na área de pesquisa**

Estudos com *C. nigrurus* vêm sendo conduzidos na área de pesquisa desde 2001 e foram iniciados por Izar (2004) com o grupo Laranja, desde então importantes descobertas foram realizadas. A autora investigou a dinâmica das relações sociais entre fêmeas sob a luz

de modelos sócio-ecológicos sobre a evolução dos sistemas sociais de primatas e constatou que na área o alimento é distribuído em fontes pequenas de baixa qualidade e produtividade

Nakai (2007) estudou padrões de organização social do tipo fissão-fusão adotados pelo grupo Pimenta e Laranja. A autora encontrou correlação entre o tamanho dos subgrupos e o padrão de oferta de alimento, concluindo que os macacos-prego do PECB ajustam o tamanho do grupo em função da baixa disponibilidade de alimento. Izar et al. (2008) constataram que há uma baixa taxa reprodutiva nesta área de estudo, o que também foi atribuído à baixa disponibilidade de frutos e que a maioria dos nascimentos acontece durante a estação seca para garantir que os infantes desmamem nos meses de maior abundância alimentar.

Taira (2007) estudou o emprego de uma estratégia de forrageamento ótimo para o consumo de palmito (*Euterpe edulis*), e verificou que além de adotarem esta estratégia, selecionando palmeiras em uma classe de tamanho que oferecesse a melhor relação entre custo de extração e retorno energético, os macacos-prego do PECB utilizam o palmito como um recurso protéico alternativo aos invertebrados. No entanto, a autora verificou um baixo consumo deste recurso em relação à sua disponibilidade, que foi atribuído ao alto consumo de bromélias.

Presotto (2009) pesquisou os mecanismos de orientação espacial usados pelos macacos prego do PECB observando principalmente o grupo Pimenta. Os resultados mostraram que os animais deslocam-se mais rapidamente e de forma mais linear quando estão forrageando por itens agregados do que por itens dispersos e utilizam um sistema aloentróico de orientação espacial (quando a localização de um objeto está relacionada à localização de outros objetos, ou seja, referências externas ao indivíduo).

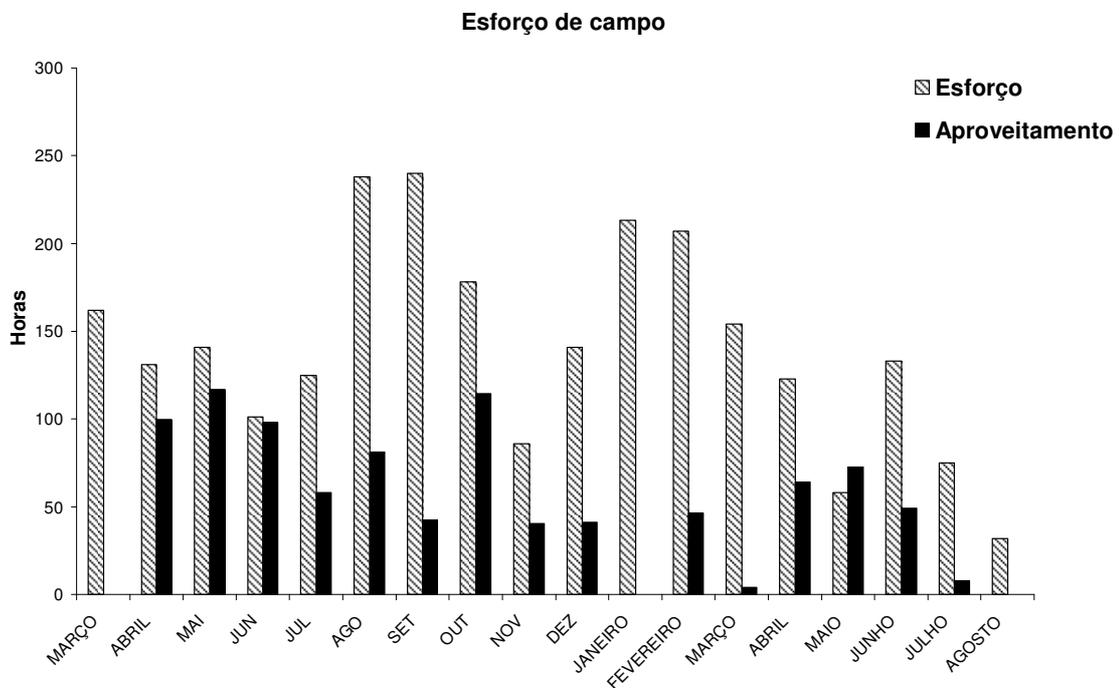
A escolha de sítios e árvores de dormida por parte do grupo Pimenta 1 foi o foco do estudo realizado por Fogaça (2009), que verificou que a escolha desses locais ocorre em função do risco de predação e proteção contra chuva e frio, ou seja, os animais procuram

árvores mais altas localizadas em encostas para dificultar o acesso por predadores e um tipo de palmeira para se protegerem das chuvas.

### 3.3 - Procedimentos

#### 3.3.1 Coleta de dados e esforço de campo

Mensalmente uma grade de trilhas era percorrida para acompanhar o grupo, sempre que possível, do momento em que os indivíduos acordavam até o momento em que iam dormir, porém, por diversas vezes o grupo foi perdido de vista ou não encontrado. Entre os meses de março e dezembro de 2006 foram realizadas observações preliminares para reconhecimento dos indivíduos do grupo e da área de pesquisa. A coleta sistemática de dados se iniciou em março de 2007 e estendeu-se até agosto de 2008, resultando em um esforço de campo de 2079 horas com aproveitamento de 45,01%, que totalizou 935,84 horas de observação direta do grupo (Figura 5).



**Figura 5** – Tempo (em horas) de observação do grupo de *C. nigrurus* no PECB entre março de 2007 e agosto de 2008.

### 3.3.2 - Dados comportamentais

Os dados comportamentais foram coletados utilizando o método de amostragem de “varredura instantânea” (*scan sampling*, Altmann, 1974), que em virtude das dificuldades de observação encontradas no PECB, é considerado o método mais apropriado, com registros de 1 minuto de duração a intervalos de 5 minutos. Durante cada varredura era registrada a atividade de cada indivíduo avistado (Tabela 1), quem eram os vizinhos mais próximos de cada indivíduo e a distância estimada entre os indivíduos (até 1m, 1 a 3m, 3 a 5m, 5 a 10m e vizinho mais próximo).

**Tabela 1** – Definição dos termos utilizados para descrever os comportamentos registrados durante as observações do grupo Pimenta 1 no Parque Estadual Carlos Botelho.

<b>Atividade</b>	<b>Descrição</b>
Descanso	Indivíduo em repouso, deitado ou sentado sem desempenhar nenhuma atividade
Deslocamento	Indivíduo se movendo com ou sem objetivo aparente
Locomoção+forrageamento	Indivíduo se deslocando com algum item alimentar nas mãos
Forrageamento	Localização, processamento e ingestão de alimento
Social	Indivíduo interagindo com outro (catação, briga, brincadeira)

Nos registros de atividades de forrageamento dos indivíduos foi anotado o item alimentar consumido: fruto, flor, folha, raiz e invertebrado. Para o consumo de folhas foi registrado também o tipo de folha: bromélia, broto de bambu, orquídea e pecíolo de palmeira. Durante o forrageamento por invertebrados foi anotado o substrato no qual este item alimentar foi explorado: galhos, folhas, bromélias, ninhos e outros. A importância de cada item alimentar e atividade foi avaliada em função da frequência de varreduras (*scans*) dedicada a cada comportamento.

Para o cálculo do orçamento de atividades a cada varredura foi atribuído o valor de 1, cada indivíduo contribuiu com uma fração da varredura em função do número de indivíduos

observados. Portanto, se em uma varredura cinco indivíduos foram observados, cada um contribuiu com 0,2 para o orçamento de atividades. Os jovens e infantes foram tratados como categoria, já que, como citado anteriormente, a pouca visibilidade impede a identificação precisa desses indivíduos. Para que não fosse registrado o mesmo animal mais de uma vez na mesma varredura, os indivíduos mais visíveis eram acompanhados durante todo o tempo de varredura (1 min.), e só ao término é que eram registradas as atividades de cada um. Além disso, era registrada apenas a primeira atividade observada de cada indivíduo avistado durante a varredura (Figura 6).

Através do método “todas as ocorrências” (Altmann, 1974), foram registrados todos os eventos de conflito agonístico, anotando sempre que possível os indivíduos envolvidos, o contexto em que a interação ocorreu (alimentar, proximidade, outros) e o resultado do conflito.



**Figura 6** – Indivíduo adulto do grupo Pimenta 1 forrageando por frutos (Fotografia: Marcos Tokuda).

### 3.3.3 - Análise de dados

As análises dos dados foram realizadas através do programa SPSS 13.0 para Windows. Para verificar se houve diferenças quanto ao orçamento de atividades e dieta das diferentes categorias sexo/etárias, foram realizadas análises de Qui-quadrado. Esta análise permite verificar qual são as atividades mais freqüentes e o item alimentar mais consumido por cada categoria de sexo e idade. Esta análise foi utilizada, ainda, para verificar diferenças sexo/etárias quanto ao substrato em que os animais buscaram por invertebrados (folhas, galhos, bromélias, outros) e quanto aos tipos de folhas consumidos (pecíolo de palmeira, base da roseta de bromélias, bulbo de orquídeas, palmito).

Foram realizadas análises de correlação entre as variáveis comportamentais e composição da dieta, tanto para o grupo, quanto para as categorias sexo/etárias. Essas análises permitiram saber se os orçamentos de atividades de imaturos e adultos apresentam a mesma variação em função da dieta. Foram realizados testes de normalidade (Shapiro Wilk) das amostras e, por não apresentarem distribuição normal, foram utilizadas correlações de Spearman.

Para verificar se havia sincronia de atividades entre os indivíduos imaturos e os seus vizinhos mais próximos, ou seja, para saber se os imaturos desempenhavam a mesma atividade ou consumiam o mesmo item alimentar que seu vizinho mais próximo na mesma varredura, foram realizadas análises de Qui-quadrado e de correspondência (ANACOR). Estas análises permitiram verificar a associação entre as atividades e entre os itens alimentares consumidos pelos jovens e infantes com as de seus vizinhos mais próximos. Para isso foram elaboradas matrizes de indivíduos focais (colunas) X vizinho mais próximo (linha) com as atividades desempenhadas por eles e os itens alimentares consumidos. A cada *scan*, foi atribuído o valor 1 para os indivíduos amostrados na mesma varredura realizando a mesma atividade e consumindo o mesmo item alimentar.

A análise de variância (ANOVA) foi usada para verificar diferenças no orçamento de atividades e na composição da dieta ao longo do dia. Para isso, os dias de observação foram divididos em três períodos de quatro horas cada (início, meio e fim), somadas as varreduras de forrageamento para cada item e calculada a frequência do consumo dos itens alimentares em cada período. Esta análise foi utilizada ainda, para verificar diferenças no orçamento de atividades e na composição da dieta entre os meses de inverno e verão. Foram realizados testes de homogeneidade, e, para as variáveis em que não foi encontrada homogeneidade, foram utilizados testes não-paramétricos de Kruskal-Wallis. Quando uma das variáveis independentes era composta por mais de dois grupos (por ex. início meio e fim do dia) foi utilizado o *Post-hoc* para verificar entre quais grupos foi encontrada a diferença.

Para as análises descritas acima foram levados em consideração possíveis efeitos da sazonalidade, ou seja, o período de coleta foi dividido de acordo com a estação e as análises foram realizadas separadamente para cada estação, sendo inverno para os meses mais secos e frios e verão para os meses de chuva e temperatura alta.

Os padrões de associação interindividual, para investigar com quem os imaturos mais se associam, foram analisados através do método de Árvores Geradoras Mínimas (AGM) (Izar & Sato, 1997). Inicialmente, os dados são transcritos para uma matriz indivíduos focais (colunas) x vizinho mais próximo (linha). A cada scan, é atribuído o valor 1 para os indivíduos amostrados juntos e 0 para os ausentes. Essa matriz é convertida em uma matriz de similaridade indivíduos x indivíduos, em que as caselas representam o Índice de Jaccard para cada data:  $S_j = a / a + b + c$  (a = número de scans em que os indivíduos X e Y foram observados sendo vizinhos mais próximo, b = número de scans em que X foi observado e Y não, c = número de scans em que Y foi observado e X não). O Índice de Jaccard é calculado pelo programa Simejjac, desenvolvido pelo Dr. Takechi Sato, do Departamento de Psicologia Experimental. Essa matriz é convertida em uma matriz de dissimilaridade através da

transformação complementar  $1 - S_{ij}$ , a partir da qual é construída uma Árvore Geradora Mínima, um método oriundo da Teoria dos Grafos que representa graficamente as relações mais fortes do grupo social. Essa análise permite verificar se existem indivíduos que se associam mais frequentemente que outros e onde os jovens e infantes se encaixam nessas associações.

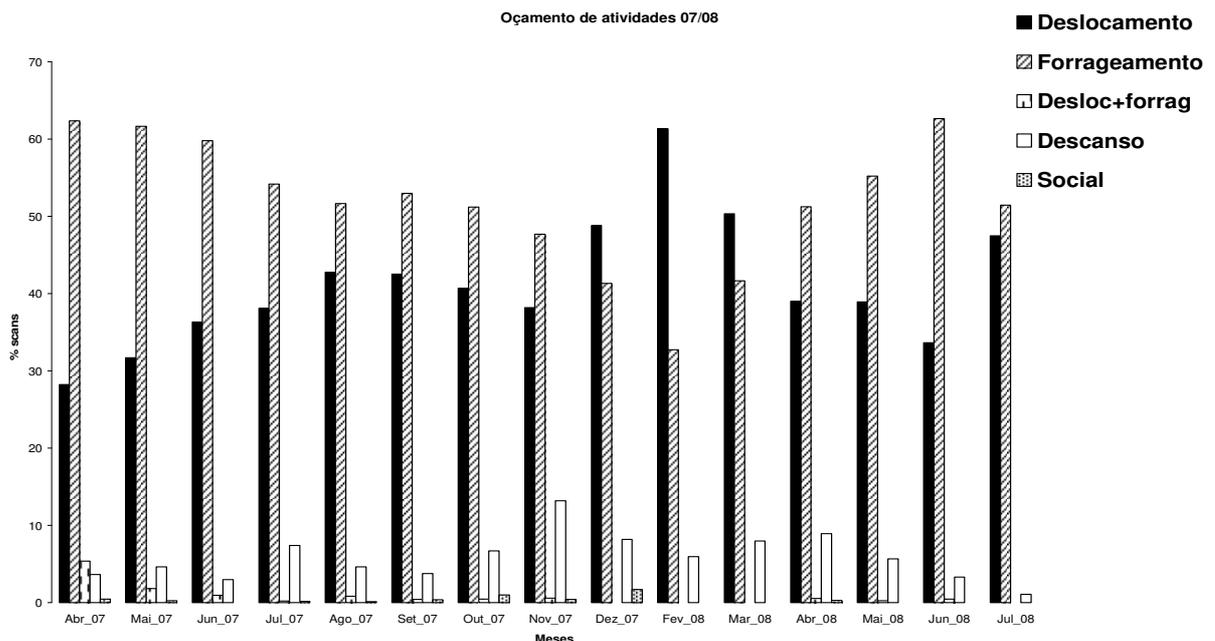
Foram construídas cinco AGMs para o período correspondente ao ano de 2007 e mais cinco para 2008, compostas por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos mais próximos uns dos outros. Para verificar o grau de proximidade, foram definidas 5 categorias de distância, que foi estimada visualmente durante a coleta (“até 1m”, “1-3m”, “3-5m”, “5-10m”, “vizinho mais próximo”). Nas AGMs o comprimento do arco é inversamente proporcional à frequência de interação entre dois indivíduos.

## 4 – RESULTADOS

### 4.1 - Orçamento de atividades e dieta (características do grupo).

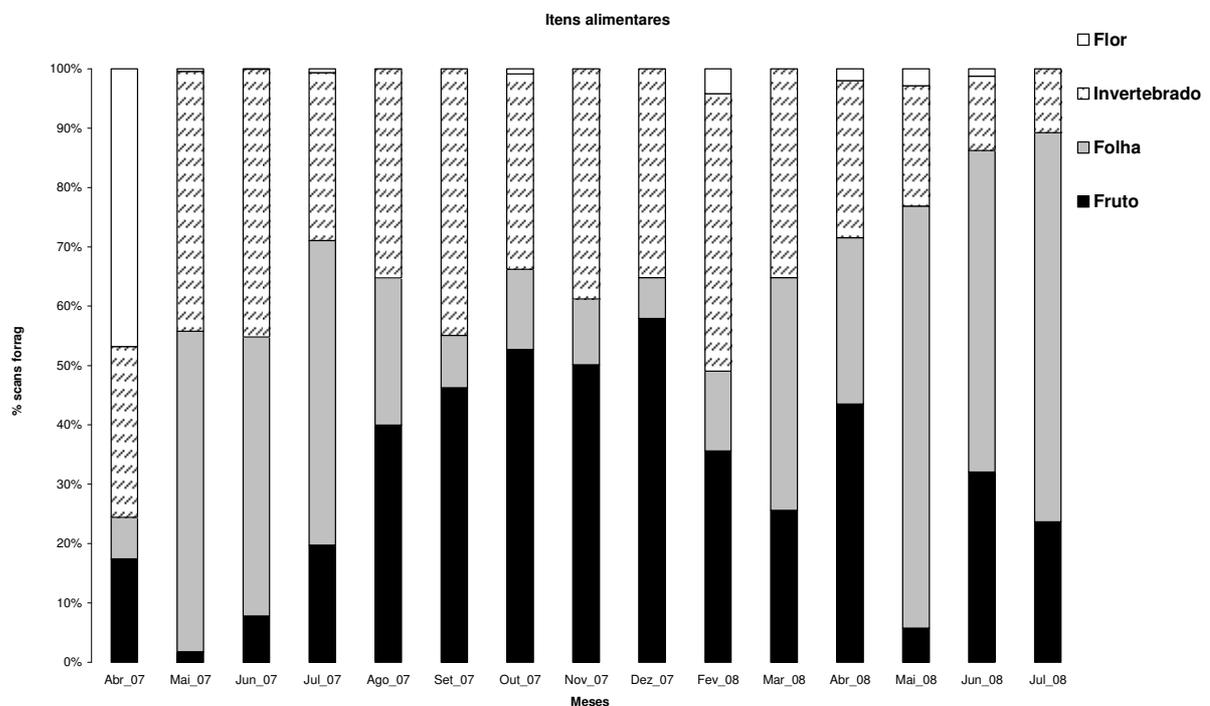
Foram analisados 11243 registros de varredura coletados entre abril de 2007 e julho de 2008. Do total de registros, 5,60% foram dedicados ao descanso, 38,63% ao deslocamento, 1,15% a deslocamento+fornagem, 54,27% ao forrageamento e 0,34% a interações sócias (Figura 7). A proporção de tempo dedicada ao descanso correlacionou-se de forma negativa com a proporção dedicada ao forrageamento ( $\rho = -0,636$ ,  $p < 0,05$ ). A proporção de tempo dedicada ao deslocamento foi inversamente proporcional à dedicada ao deslocamento+fornagem ( $\rho = -0,757$ ,  $p > 0,05$ ) e forrageamento ( $\rho = -0,864$ ,  $p < 0,05$ ). O forrageamento correlacionou-se positivamente com o deslocamento+fornagem ( $\rho = 0,511$ ,  $p < 0,05$ ).

Em síntese, as principais atividades desempenhadas pelo grupo foram deslocamento e forrageamento. Quanto mais os animais descansaram e deslocaram, menos forragearam e, quanto mais deslocaram+fornagem, menos deslocaram e mais forragearam.



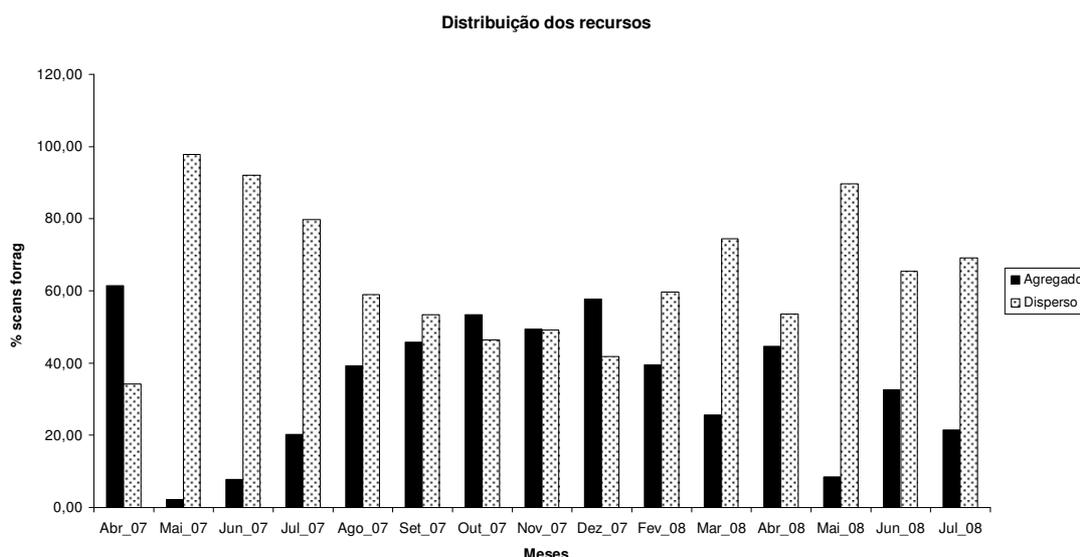
**Figura 7** - Orçamento de atividades do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

Quanto à dieta, os animais consumiram principalmente frutos e invertebrados, alternando frutos com folhas (principalmente base da roseta de bromélias e pecíolo de folhas de palmeira *Euterpe edulis*) ( $\rho = -0,643$ ,  $p < 0,05$ ; Figura 8). O consumo de frutos tendeu a correlacionar-se positivamente com a proporção de tempo dedicada ao descanso ( $\rho = 0,529$ ,  $p < 0,05$ ) e deslocamento ( $\rho = 0,511$ ,  $p = 0,05$ ), e negativamente ao forrageamento ( $\rho = -0,607$ ,  $p < 0,05$ ). O forrageamento por frutos foi também proporcional ao tempo dedicado às interações sociais ( $\rho = 0,563$ ,  $p < 0,05$ ). Além disso, a proporção de tempo dedicada às interações sociais correlacionou-se negativamente com o consumo de folhas ( $\rho = -0,703$ ,  $p < 0,05$ ).



**Figura 8** – Itens alimentares consumidos pelo Grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

Quando se considera a proporção de tempo de forrageamento dedicada ao consumo de recursos distribuídos de forma agregada ou dispersa no ambiente, verifica-se que o consumo de itens agregados ocorre com maior frequência no verão no PECB (Figura 9).

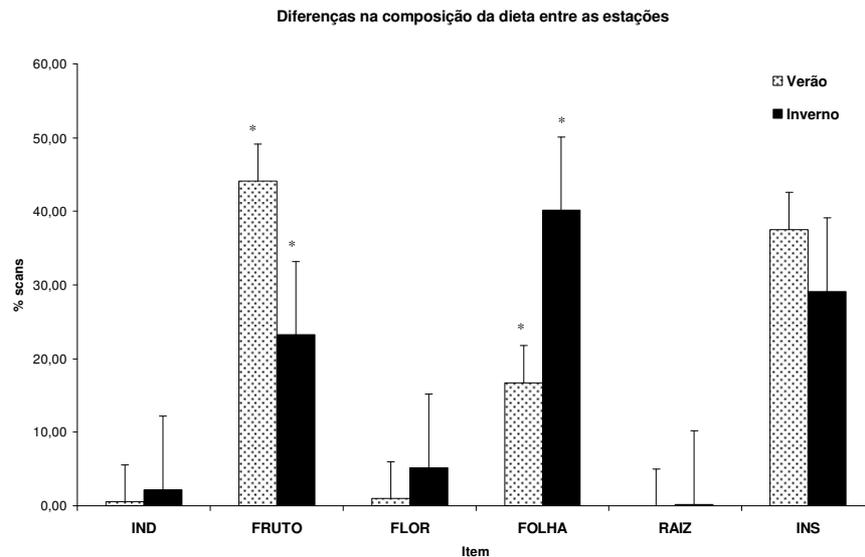


**Figura 9** – Proporção de tempo de forrageamento dedicado a recursos alimentares distribuídos de forma agregada ou dispersa pelo grupo Pimenta entre os meses de abril de 2007 e julho de 2008 no Parque Estadual Carlos Botelho, SP.

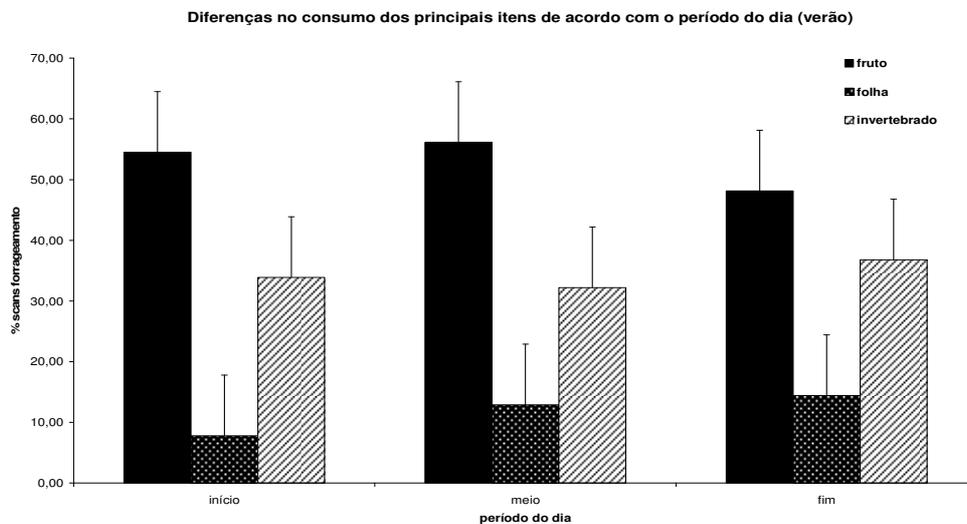
Foram encontradas diferenças no orçamento de atividades e na proporção dos itens alimentares consumidos entre o inverno e verão. A análise de variância (ANOVA) revelou diferenças significativas no tempo dedicado ao descanso ( $F= 8,132$ ,  $p < 0,05$ ), deslocamento ( $F= 7,092$ ,  $p < 0,05$ ) e forrageamento ( $F= 18,522$ ,  $p < 0,05$ ), e no consumo de folhas ( $F= 4,793$ ,  $p < 0,05$ ) e frutos ( $F= 6,351$ ,  $p < 0,05$ ) entre as duas estações, sendo que no inverno houve maior consumo de folhas e os animais forragearam mais. Durante o verão os animais se dedicaram mais ao descanso e ao deslocamento e o principal recurso alimentar consumido pelos animais foram os frutos (Figura 10).

A análise de variância (ANOVA) revelou algumas diferenças na proporção de consumo dos diferentes itens alimentares e no orçamento de atividades em relação ao período do dia durante os meses de verão (Figura 11). Houve tendência para que o descanso ( $F= 4,159$ ,  $p= 0,053$ ) ocorresse com maior frequência no meio do dia do que no início ( $p= 0,060$ ). A mesma tendência foi encontrada para o consumo de frutos ( $F= 3,986$ ,  $p= 0,058$ ) que ocorreu com maior frequência no meio do dia do que no início ( $p= 0,061$ ). Foram encontradas diferenças significativas no consumo de folhas ( $F= 14,342$ ,  $p= 0,002$ ) e

invertebrados ( $F= 4,959$ ,  $p= 0,035$ ). O consumo de folhas foi mais freqüente no meio do dia ( $p= 0,015$ ) e no fim ( $p= 0,002$ ) do que no início, enquanto os invertebrados foram mais consumidos no fim do dia do que no início ( $p= 0,037$ ).

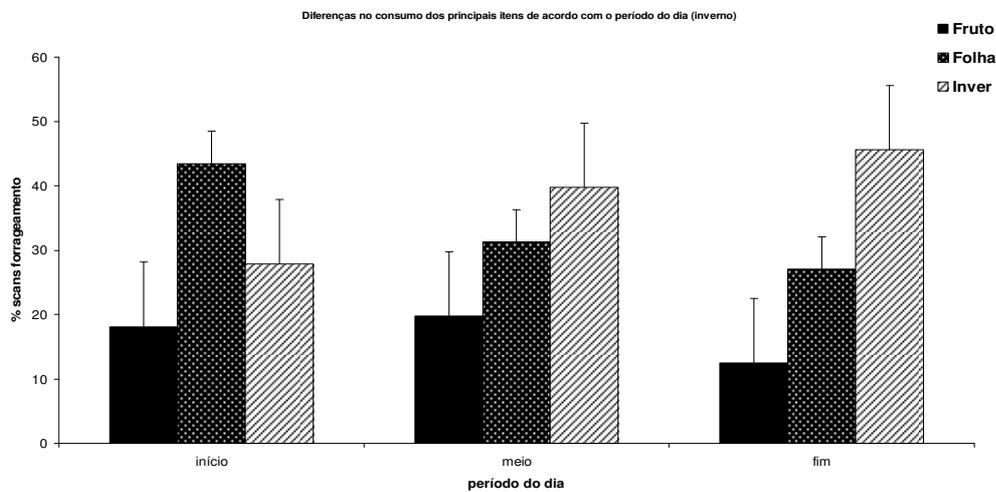


**Figura 10** – Diferenças na proporção de consumo dos diferentes itens alimentares entre e verão, pelo Grupo pimenta, entre os meses de abril de 2007 e julho de 2008, no Parque Estadual Carlos Botelho. \* indica diferença significativa ( $p < 0,05$ )



**Figura 11** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelo grupo Pimenta 1 durante os meses de verão.

A análise de variância revelou ainda, algumas diferenças na proporção do consumo dos itens alimentares em relação ao período do dia durante os meses de inverno (Figura 12). Diferenças significativas foram encontradas no consumo de frutos ( $F= 7,052$ ,  $p< 0,05$ ), folhas ( $F= 20,360$ ,  $p= 0,001$ ) e invertebrados ( $\chi^2= 9,846$ ,  $p= 0,01$ ). Os frutos são consumidos com maior frequência no meio do dia do que no fim ( $p< 0,05$ ), as folhas são mais consumidas no início do dia do que no meio ( $p< 0,01$ ) e no fim ( $p< 0,005$ ) e os invertebrados são mais consumidos no meio ( $p< 0,005$ ) e no fim do dia ( $p< 0,001$ ) do que no início.



**Figura 12** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelo grupo Pimenta 1 durante os meses de inverno.

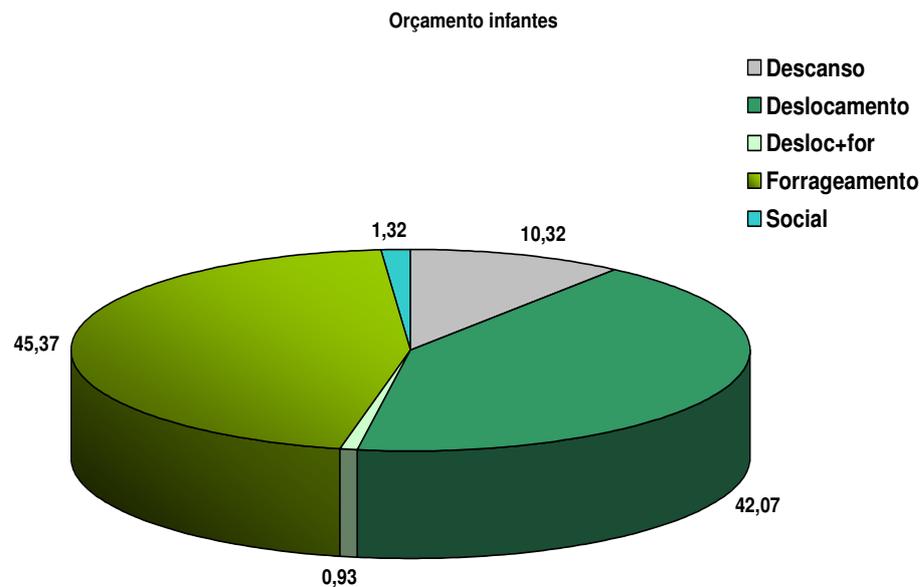
## 4.2 - Orçamento de atividades e dieta (categorias sexo/etárias).

### 4.2.1 - Os infantes

Foram registrados três nascimentos entre o período de observações preliminares e os meses de coleta sistemática. Dois dos infantes nasceram em 2006 (um em outubro e outro entre novembro e dezembro) e outro em 2007 (entre setembro e outubro). O desmame alimentar ocorreu em média aos 8 meses de idade, enquanto o locomotor ocorreu aos 9 meses. A fêmea adulta Patrícia deixou o grupo quando seu filhote estava com 10 meses de vida.

Para análise do orçamento de atividades dos infantes foram utilizados 3336 registros de varredura, dos quais 10,32% foram dedicados ao descanso, 42,07% ao deslocamento,

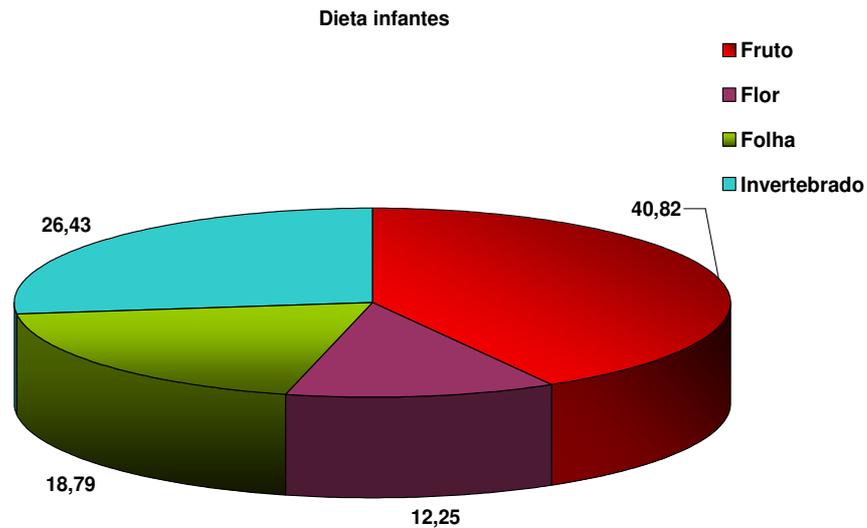
0,93% a deslocamento+forrageamento, 45,36% ao forrageamento e 1,32% às interações sociais (Figura 13). A proporção de registros de varredura dedicados ao forrageamento foi inversamente proporcional ao descanso ( $\rho = -0,704$ ,  $p = 0,003$ ) e tendeu a ser inversamente proporcional ao deslocamento ( $\rho = -0,507$ ,  $p = 0,054$ ).



**Figura 13** - Orçamento de atividades dos infantis do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

A dieta dos infantis ao longo dos meses foi composta por 40,82% de frutos, 26,43% de invertebrados, 18,79% de folhas, 12,25% de flores e 1,72% de itens indeterminados (Figura 14). O forrageamento por frutos foi inversamente proporcional ao forrageamento por flores ( $\rho = -0,591$ ,  $p = 0,020$ ), folhas ( $\rho = -0,761$ ,  $p = 0,001$ ) e invertebrados ( $\rho = -0,789$ ,  $p = 0,000$ ). Além disso, o forrageamento por invertebrados foi proporcional ao tempo dedicado ao deslocamento ( $\rho = -0,543$ ,  $p = 0,037$ ).

Através análise de variância foram encontradas diferenças na frequência de consumo de frutos ( $\chi^2 = 4,335$ ,  $p = 0,037$ ) e folhas ( $\chi^2 = 6,011$ ,  $p = 0,014$ ) entre os meses de inverno e verão, sendo que os frutos são mais consumidos pelos infantis durante os meses de verão e as folhas são mais consumidas durante os meses de inverno.

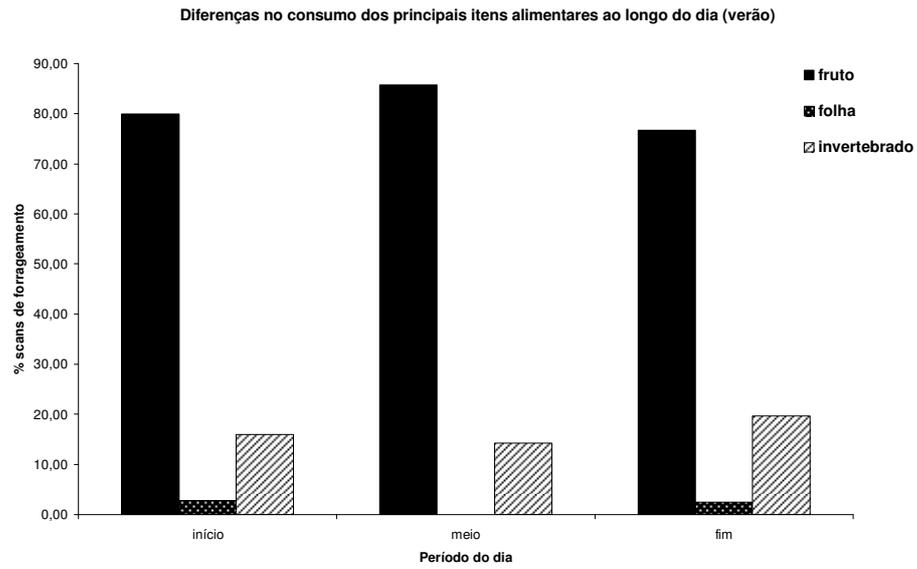


**Figura 14** - Composição da dieta dos infantes do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

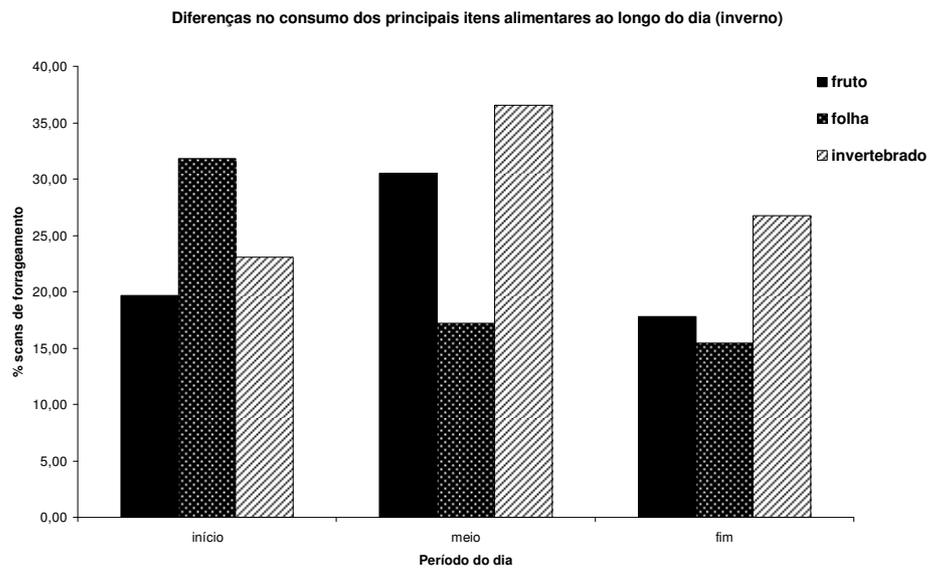
A análise de variância não revelou diferenças significativas no consumo dos itens alimentares entre os períodos do dia tanto durante os meses de inverno. Durante os meses de verão foi encontrada diferença em relação ao forrageamento ( $F= 8,566$ ,  $p= 0,008$ ), que ocorreu com maior frequência no início ( $p< 0,05$ ) e no fim ( $p< 0,05$ ) do dia do que no meio. A Figura 15 e a Figura 16 mostram como foi distribuída a dieta dos infantes ao longo dos três períodos do dia.

#### 4.3 - Os jovens

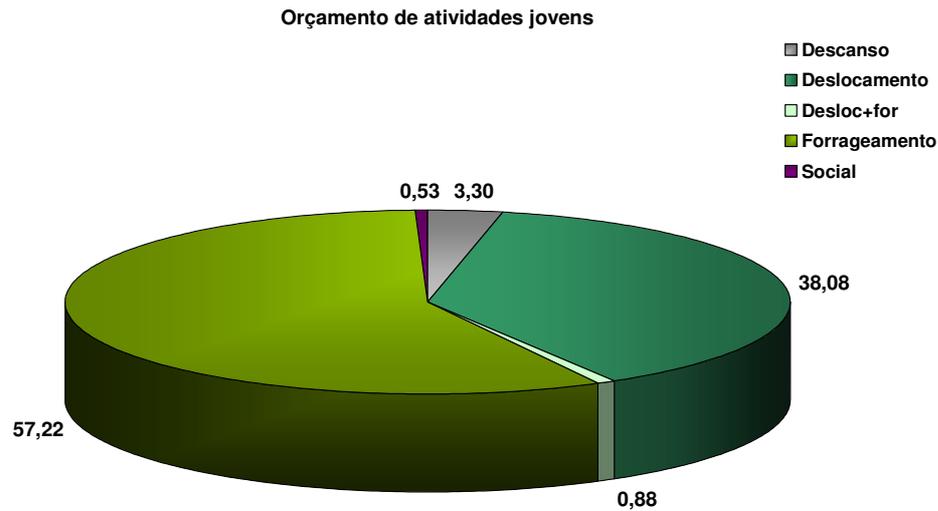
Foram analisados 7699 registros de varredura de indivíduos jovens dos quais 3,30% foram dedicados ao descanso, 38,08% ao deslocamento, 0,88% ao deslocamento+forrageamento, 57,22% ao forrageamento e 0,53% às interações sociais (Figura 17). A proporção de tempo dedicado ao forrageamento foi inversamente proporcional à proporção dedicada ao descanso ( $\rho= -0,639$ ,  $p< 0,05$ ) e às interações sociais ( $\rho= -0,525$ ,  $p< 0,05$ ). O deslocamento foi inversamente proporcional ao deslocamento+forrageamento ( $\rho= -0,768$ ,  $p< 0,05$ ) e ao forrageamento ( $\rho= -0,711$ ,  $p< 0,05$ ). As interações sociais tenderam a se correlacionar negativamente com o forrageamento ( $\rho= -0,484$ ,  $p= 0,067$ ).



**Figura 15** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos infantes durante os meses de verão.



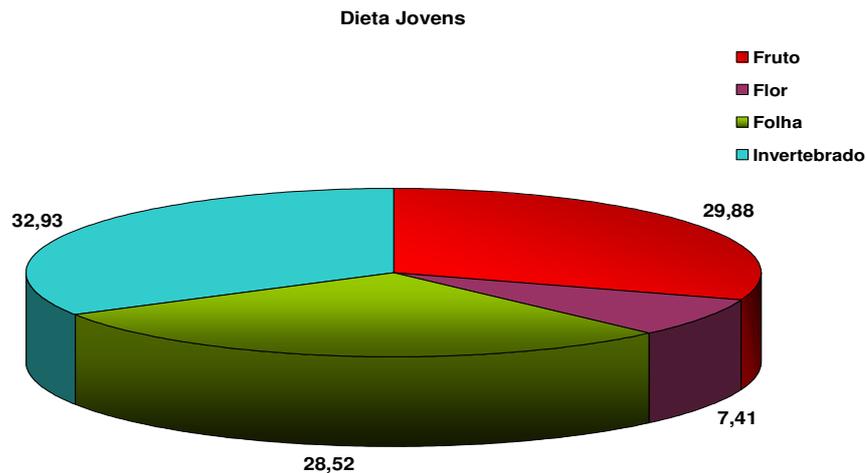
**Figura 16** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos infantes durante os meses de inverno.



**Figura 17** - Orçamento de atividades dos jovens do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

A dieta dos juvenis foi composta por 29,88% de frutos, 32,93% de invertebrados, 28,52% de folhas, 7,41% de flores, 1,13% de itens indeterminados e 0,12% de raiz (Figura 18). O forrageamento por frutos foi inversamente proporcional ao forrageamento por folhas ( $\rho = -0,607$ ,  $p < 0,05$ ) e ao forrageamento ( $\rho = -0,600$ ,  $p < 0,05$ ). O consumo de frutos correlacionou-se de forma positiva com a proporção de registros de varredura dedicados às interações sociais ( $\rho = 0,755$ ,  $p < 0,05$ ). O consumo de folhas correlacionou-se de forma negativa com a proporção de registros de varredura dedicados às interações sociais ( $\rho = -0,765$ ,  $p < 0,05$ ).

Foram encontradas diferenças no orçamento de atividades dos jovens entre os meses de inverno e verão através da análise de variância. Os jovens descansaram ( $F = 9,583$ ,  $p < 0,05$ ) e interagiram socialmente ( $\chi^2 = 4,240$ ,  $p < 0,05$ ) mais durante os meses de verão do que no inverno. Durante os meses de inverno os jovens forragearam significativamente mais do que durante os meses de verão ( $F = 9,362$ ,  $p < 0,05$ ). Não foram encontradas diferenças significativas quanto à dieta entre as duas estações.



**Figura 18** -Composição da dieta dos jovens do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

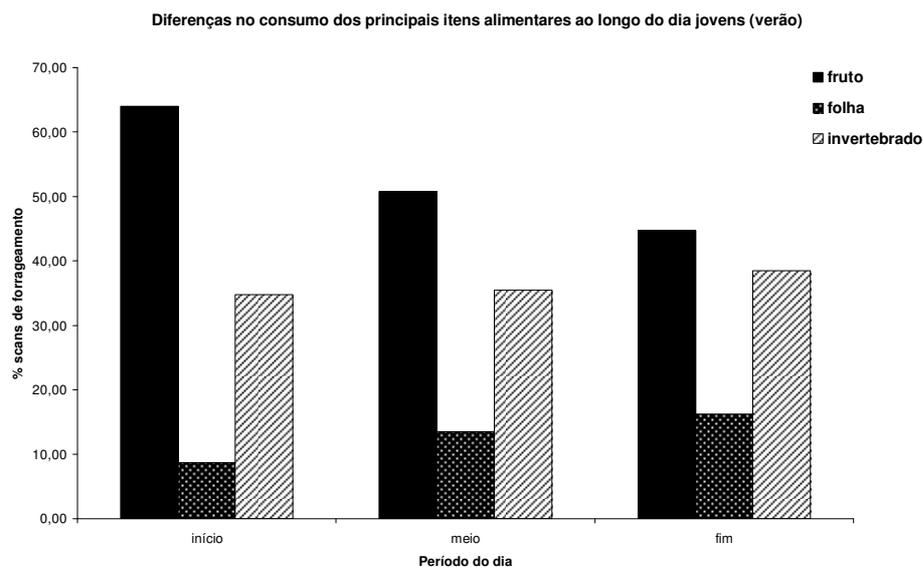
A análise de variância revelou, ainda, que existem diferenças na proporção de consumo dos diferentes itens alimentares em relação ao período do dia (início, meio e fim) tanto durante o verão, quanto no inverno, e também no orçamento de atividades ao longo dos meses de inverno. Durante os meses de verão foram encontradas diferenças significativas no consumo de folhas ( $F= 5,924$ ,  $p < 0,05$ ), que foi maior no fim do dia do que no início ( $p < 0,05$ ).

Durante os meses de inverno, os jovens forragearam ( $F= 5,080$ ,  $p < 0,05$ ) com mais frequência no fim do dia do que no início ( $p < 0,05$ ), consumiram mais flores no fim ( $p < 0,05$ ) e no meio ( $p < 0,05$ ) do dia do que no início, mais folhas no início do dia do que no meio ( $p = 0,050$ ) e no fim ( $p < 0,05$ ). Os jovens consumiram ainda, mais invertebrados no fim ( $p < 0,05$ ) e no meio ( $p < 0,05$ ) do dia do que no início. A Figura 19 e a Figura 20 mostram como foi distribuída a dieta dos juvenis ao longo dos três períodos do dia.

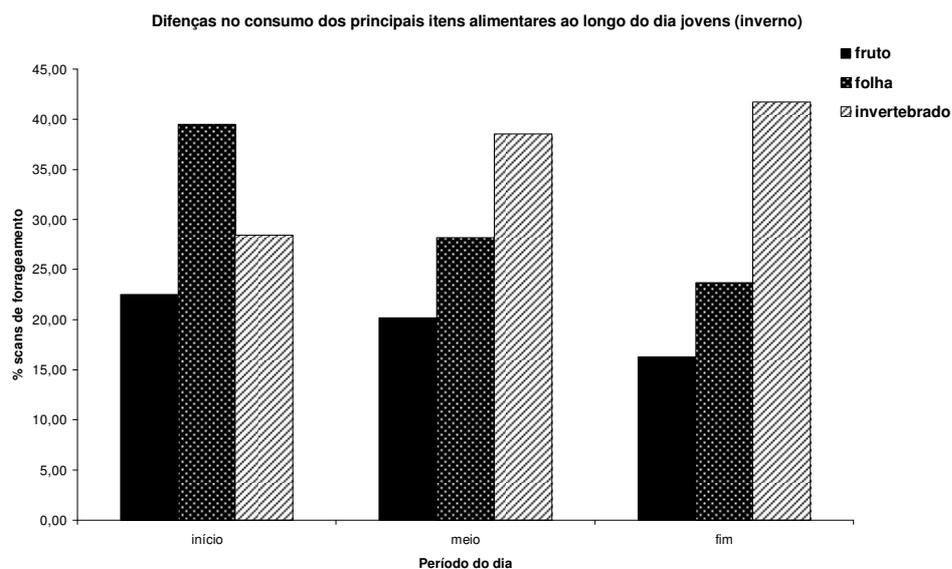
#### 4.4 - As fêmeas

Foram analisados 3456 registros de varredura de fêmeas adultas, sendo que 6,79% deles foram dedicados ao descanso, 29,02% ao deslocamento, 0,64% ao deslocamento+forrageamento, 63,40% ao forrageamento e 0,16% às interações sociais

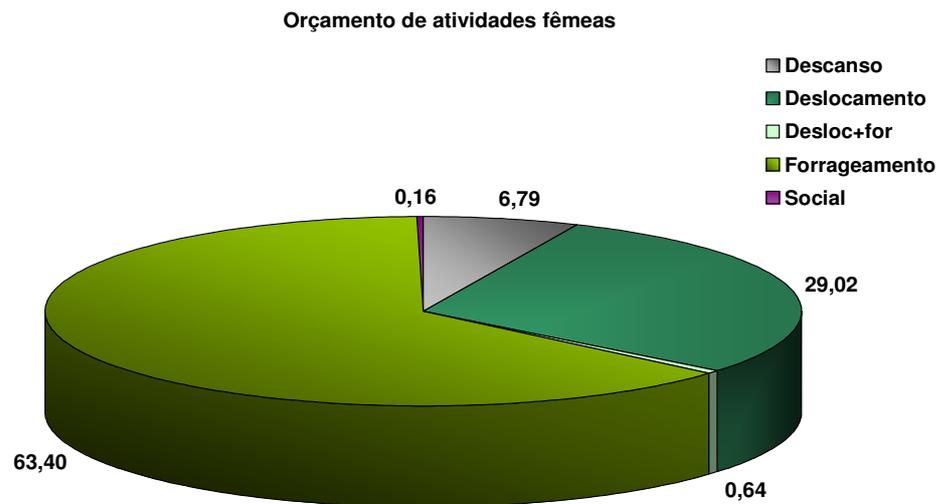
(Figura 21). A proporção de tempo dedicado ao descanso foi inversamente proporcional ao deslocamento+fornagem (p= -0,637, p< 0,05) e ao fornagem (p= -0,546, p< 0,05). Foi encontrada correlação negativa entre deslocamento e fornagem (p= -0,832, p< 0,001) e também entre deslocamento e deslocamento+fornagem (p= -0,516, p< 0,05).



**Figura 19** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos jovens durante os meses de verão.

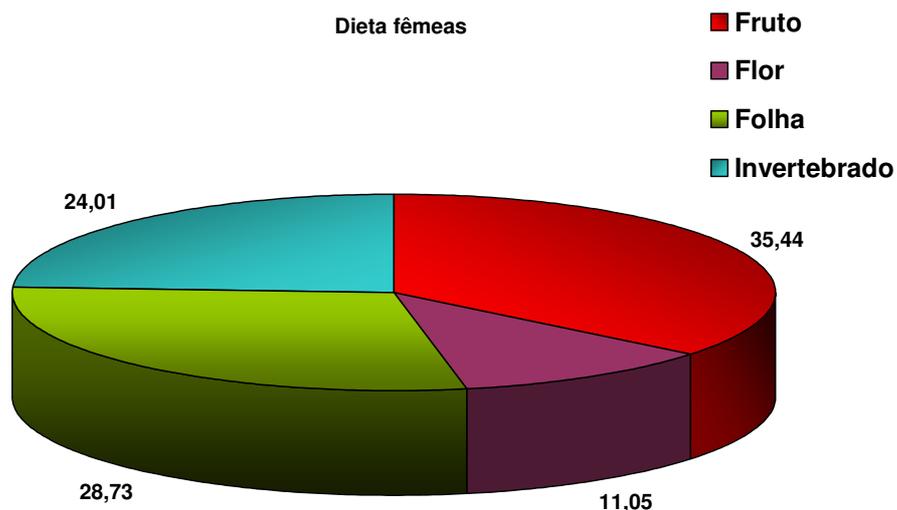


**Figura 20** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos jovens durante os meses de inverno.



**Figura 21** - Orçamento de atividades das fêmeas do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

A dieta das fêmeas foi composta por 35,44% de frutos, 24,01% de invertebrados, 28,73% de folhas, 11,05% de flores, 0,64% de itens indeterminados e 0,14% de raiz (Figura 22). O consumo de frutos foi inversamente proporcional ao tempo dedicado ao forrageamento ( $\rho = -0,524$ ,  $p < 0,05$ ). Além disso, foi encontrada correlação negativa entre o consumo de frutos e folhas ( $\rho = -0,690$ ,  $p < 0,05$ ).



**Figura 22** - Composição da dieta das fêmeas do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

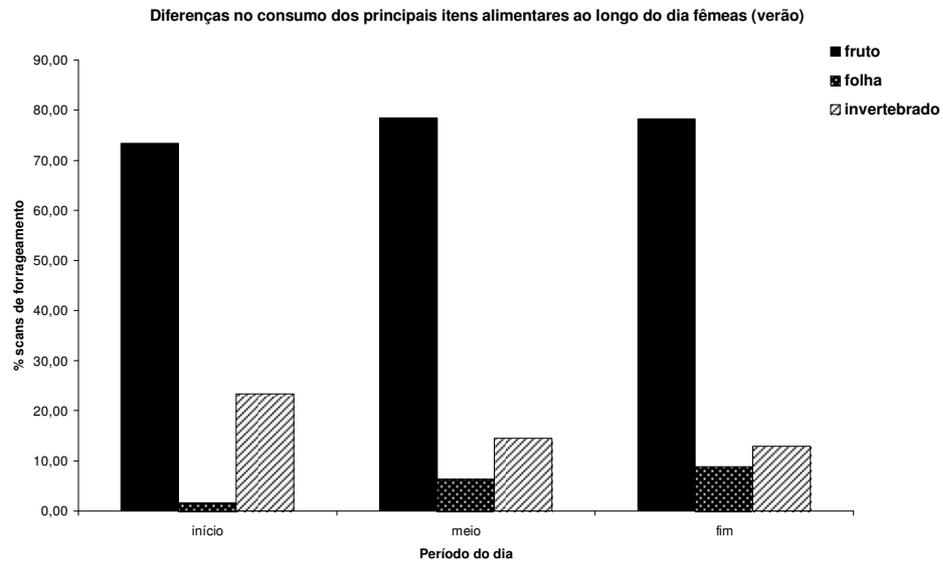
Foram encontradas diferenças no orçamento de atividades e na proporção dos itens alimentares consumidos pelas fêmeas entre o inverno e verão. A análise de variância revelou diferenças significativas no tempo dedicado ao descanso ( $F= 5,951$ ,  $p< 0,05$ ), forrageamento ( $F= 9,308$ ,  $p< 0,05$ ), e no consumo de frutos ( $F= 7,857$ ,  $p< 0,05$ ) entre as duas estações, sendo que nos meses de inverno as fêmeas forragearam mais do que no verão. Durante o verão as fêmeas se dedicaram mais ao descanso e o consumiram mais frutos no inverno.

A análise de variância revelou, ainda, que existem diferenças na proporção de consumo dos diferentes itens alimentares em relação ao período do dia (início, meio e fim) tanto durante o verão, quanto no inverno, e também no orçamento de atividades ao longo dos meses de inverno. Durante os meses de verão foram encontradas diferenças significativas no consumo de folhas ( $F= 4,891$ ,  $p< 0,05$ ) que foi maior no fim do dia do que no início ( $p< 0,05$ ). Durante os meses de inverno as fêmeas descansaram ( $F= 6,044$ ,  $p< 0,05$ ) com mais frequência no fim do dia do que no início ( $p< 0,05$ ), consumiram mais folhas ( $F= 7,471$ ,  $p< 0,05$ ) no início do dia do que no meio ( $p< 0,05$ ) e no fim ( $p< 0,05$ ) e mais invertebrados ( $F= 10,512$ ,  $p= 0,004$ ) no fim ( $p< 0,05$ ) e no meio ( $p< 0,05$ ) do dia do que no início. A Figura 23 e a Figura 24 mostram como foi distribuída a dieta das fêmeas ao longo dos três períodos do dia.

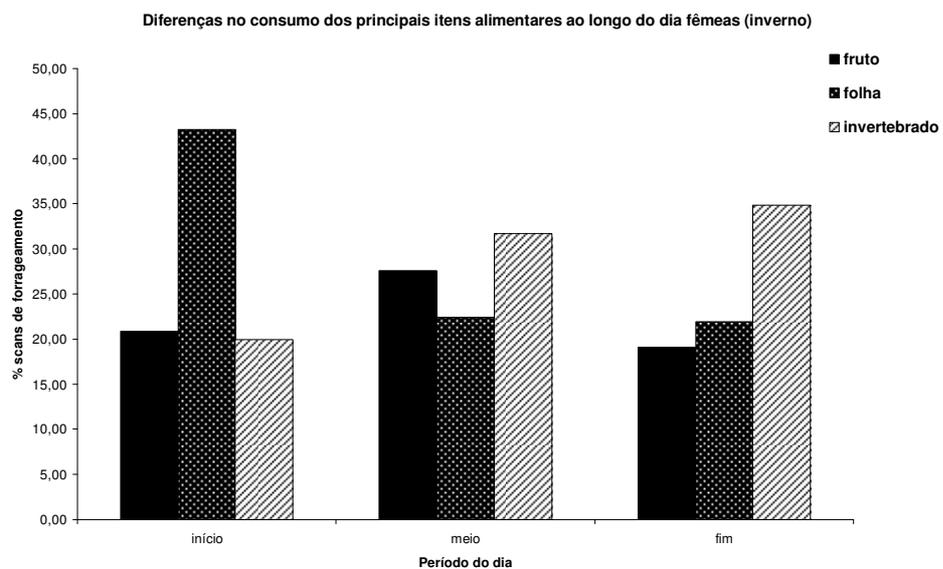
#### **4.5 - Os machos**

Para a análise do orçamento de atividades e dieta dos machos foram utilizados 4179 registros de varredura. Destes 5,74% foram dedicados ao descanso, 28,94% ao deslocamento, 0,31% ao deslocamento+forrageamento, 64,75% dos scans foram dedicados ao forrageamento e 0,25% à interações sociais (Figura 25). Foi encontrada correlação positiva entre descanso e deslocamento ( $\rho = 0,625$ ,  $p< 0,05$ ), e negativa entre descanso e forrageamento ( $\rho = -0,796$ ,  $p< 0,001$ ). O deslocamento foi inversamente proporcional à proporção de tempo investido em

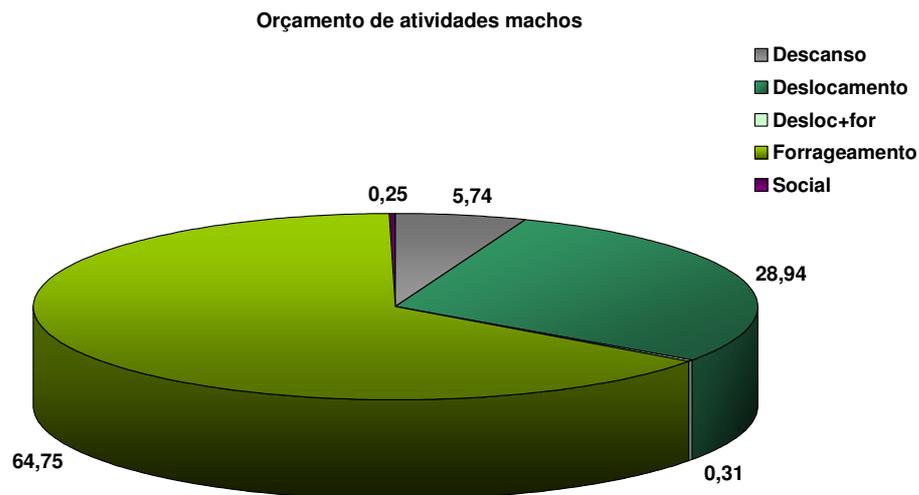
forrageamento ( $\rho = -0,932$ ,  $p < 0,001$ ) e tendeu a ser inversamente proporcional ao deslocamento+forrageamento ( $\rho = -0,500$   $p < 0,05$ ).



**Figura 23** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelas fêmeas durante os meses de verão.



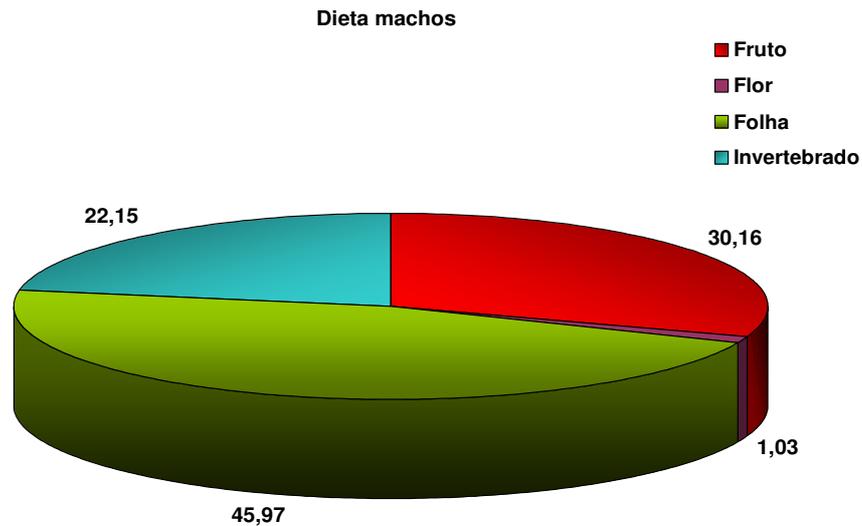
**Figura 24** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelas fêmeas durante os meses de inverno.



**Figura 25** - Gráfico do orçamento de atividades dos machos do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

A dieta dos machos foi composta por 30,16% de frutos, 22,15% de invertebrados, 45,97% de folhas, 1,03% de flores, 0,52% de itens indeterminados e 0,17% de raízes (Figura 26). O tempo despendido em descanso foi positivamente correlacionado ao consumo de frutos ( $\rho = 0,686$ ,  $p < 0,05$ ) e negativamente ao forrageamento por folhas ( $\rho = -0,679$ ,  $p < 0,05$ ). Houve tendência para correlação positiva entre descanso e consumo de invertebrados ( $\rho = 0,496$ ,  $p = 0,060$ ). O deslocamento foi positivamente correlacionado ao tempo dedicado ao forrageamento por invertebrados ( $\rho = -0,521$ ,  $p < 0,05$ ) e de frutos ( $\rho = -0,757$ ,  $p < 0,05$ ) e negativamente ao forrageamento por folhas ( $\rho = -0,804$ ,  $p < 0,001$ ).

A proporção de tempo dedicado ao forrageamento correlacionou-se negativamente com o forrageamento por frutos ( $\rho = -0,732$ ,  $p < 0,05$ ) e invertebrados ( $\rho = -0,564$ ,  $p < 0,05$ ), e foi proporcional ao forrageamento por folhas ( $\rho = -0,821$ ,  $p < 0,001$ ). Além disso, forrageamento por folhas foi inversamente proporcional ao de frutos ( $\rho = -0,793$ ,  $p < 0,001$ ) e invertebrados ( $\rho = -0,664$ ,  $p < 0,05$ ).

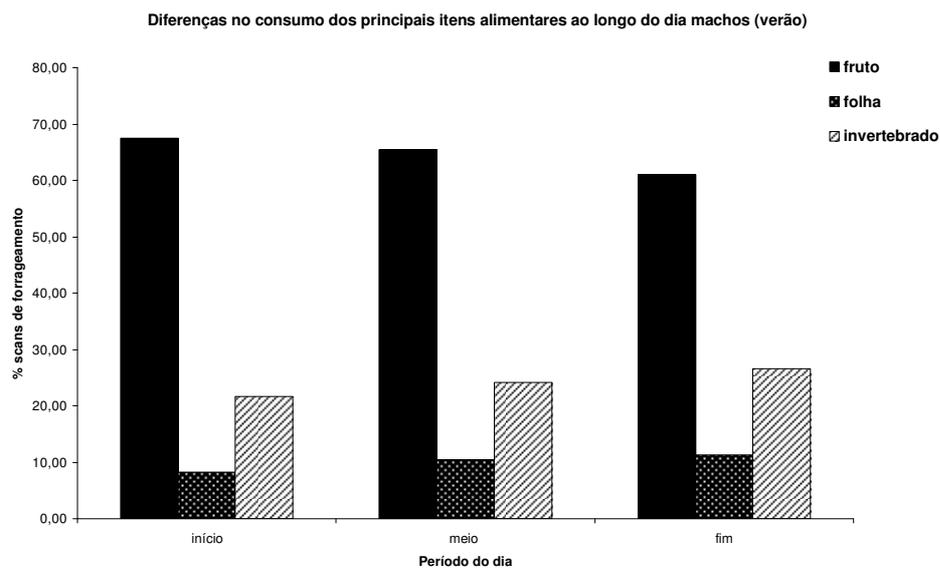


**Figura 26** - Gráfico da composição da dieta dos machos do grupo Pimenta (macacos-prego) no Parque Estadual Carlos Botelho, SP, entre abril de 2007 e julho de 2008.

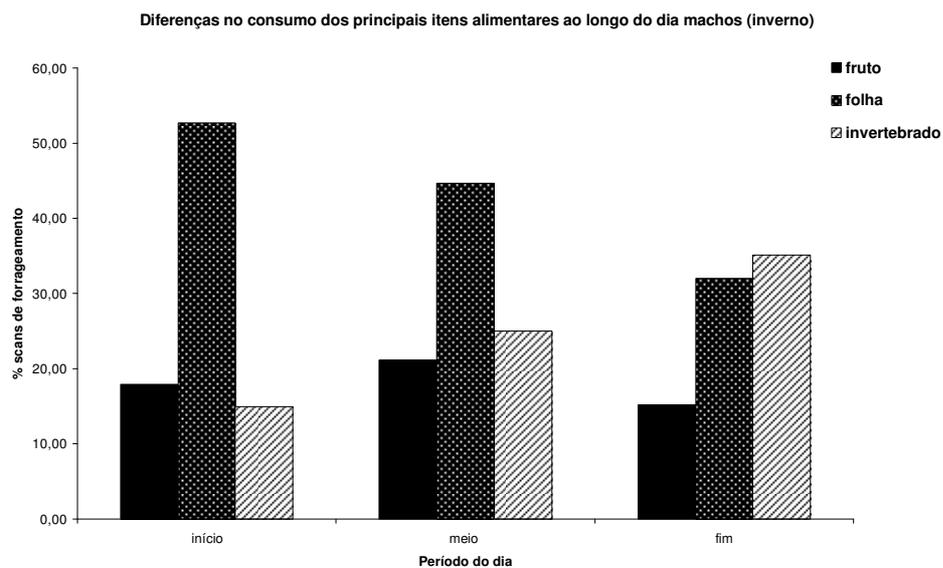
Foram encontradas diferenças no orçamento de atividades e na proporção dos itens alimentares consumidos pelos machos entre o inverno e verão. A análise de variância revelou diferenças significativas no tempo dedicado ao descanso ( $F= 21,170$ ,  $p < 0,001$ ), deslocamento ( $\chi^2 = 7,935$ ,  $p < 0,05$ ), forrageamento ( $F= 30,323$ ,  $p < 0,001$ ), e no consumo de frutos ( $F= 6,978$ ,  $p < 0,05$ ), folhas ( $\chi^2 = 6,615$ ,  $p < 0,05$ ) e invertebrados ( $F= 6,294$ ,  $p < 0,05$ ) entre as duas estações, sendo que nos meses de inverno os machos forragearam mais e consumiram mais folhas do que no verão. Os machos se dedicaram mais ao descanso e deslocamento, e consumiram mais frutos e invertebrados durante os meses de verão do que no inverno.

A análise de variância revelou, ainda, diferenças no orçamento de atividades em relação ao período do dia (início, meio e fim) durante o verão, em que os machos forragearam ( $F= 4,790$ ,  $p < 0,05$ ) mais no início do dia do que no meio ( $p = 0,05$ ). Durante os meses de inverno os machos descansaram ( $F= 23,227$ ,  $p < 0,001$ ) com mais frequência no fim ( $p < 0,05$ ) e no meio dia do que no início ( $p < 0,001$ ), deslocaram ( $F= 13,759$ ,  $p < 0,05$ ) mais no fim ( $p < 0,05$ ) e no meio dia do que no início ( $p < 0,05$ ), e forragearam mais ( $F= 20,280$ ,  $p < 0,001$ ) no início do dia do que no meio ( $p < 0,005$ ) e no final ( $p < 0,005$ ). Nos meses de inverno os

machos consumiram mais flores ( $F= 5,283$ ,  $p< 0,05$ ) no fim do dia do que no meio ( $p< 0,05$ ), mais folhas ( $F= 5,792$ ,  $p< 0,05$ ) no início do que no final do dia ( $p< 0,05$ ) e mais invertebrados ( $F= 17,163$ ,  $p= 0,001$ ) no fim ( $p= 0,001$ ) e no meio ( $p< 0,05$ ) do dia do que no início. A Figura 27 e a Figura 28 mostram como foi distribuída a dieta dos machos ao longo dos três períodos do dia.



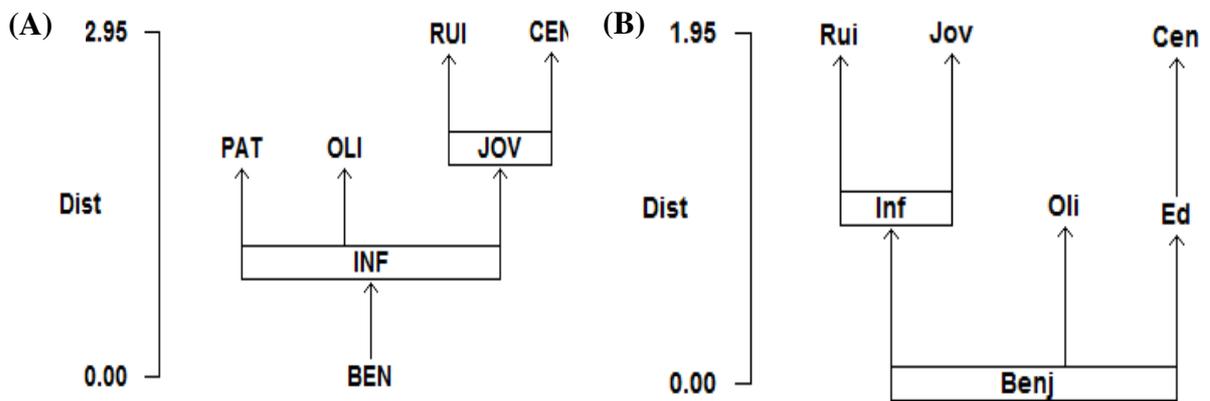
**Figura 27** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos machos durante os meses de verão.



**Figura 28** – Diferenças no consumo dos principais itens entre os períodos do dia (início, meio e fim) apresentadas pelos machos durante os meses de inverno.

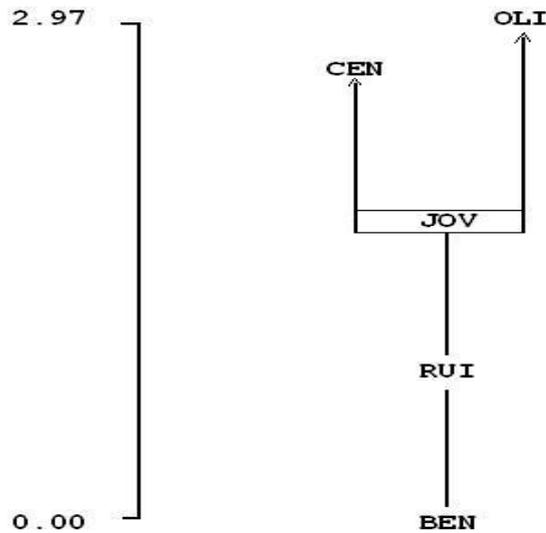
#### 4.6 - Distâncias inter-individuais

De acordo com as AGMs construídas para a categoria até 1 metro de distância inter-individual para o ano de 2007, os infantes são os indivíduos mais populares, ligados ao macho dominante, às fêmeas Patrícia e Olívia e aos jovens. A fêmea adulta Ruiva e o macho subordinado Ceni apareceram ligados aos jovens (Figura 29A). Durante o ano de 2008 os infantes continuaram se ligando com Benjamin, Ruiva e com os Jovens, sendo que as outras duas fêmeas se associaram mais frequentemente com o macho dominante Benjamin (Figura 29B).



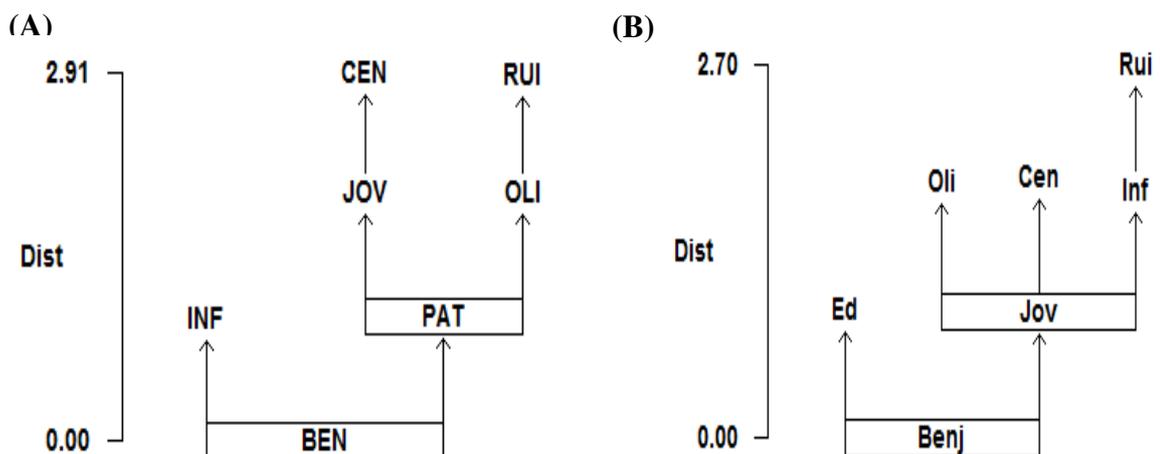
**Figura 29** – (A) Árvore Geradora Mínima de categoria até 1m, construída para o período de abril a dezembro de 2007. (B) Árvore geradora mínima para categoria até 1m para o período de janeiro a julho de 2008

Quando excluídos da análise, para o ano de 2007, os infantes e a fêmea adulta Patrícia, as associações mais frequentes ocorreram entre Benjamin, Ruiva e jovem, ao passo que Olívia e Ceni associaram-se mais com os jovens (Figura 30).



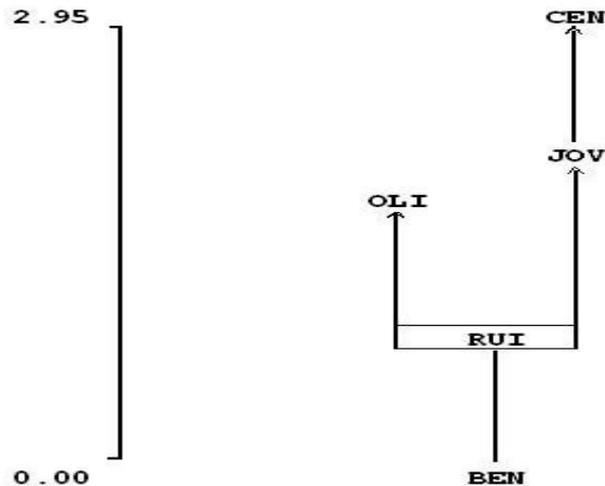
**Figura 30** – Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria Até 1 metro.

Na categoria de distância de 1 a 3 metros, durante o ano de 2007, os infantes estão ligados apenas ao macho dominante e a fêmea adulta Patrícia é o indivíduo mais popular. As fêmeas formam um subgrupo e o macho sub-adulto fica mais periférico (Figura 31A). Na AGM construída para o ano de 2008, os jovens foram os indivíduos mais populares, ligando-se ao macho dominante, Olívia, Ceni e aos infantes (Figura 31B).



**Figura 31** – (A)Árvore Geradora Mínima de categoria 1 a 3m, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008.

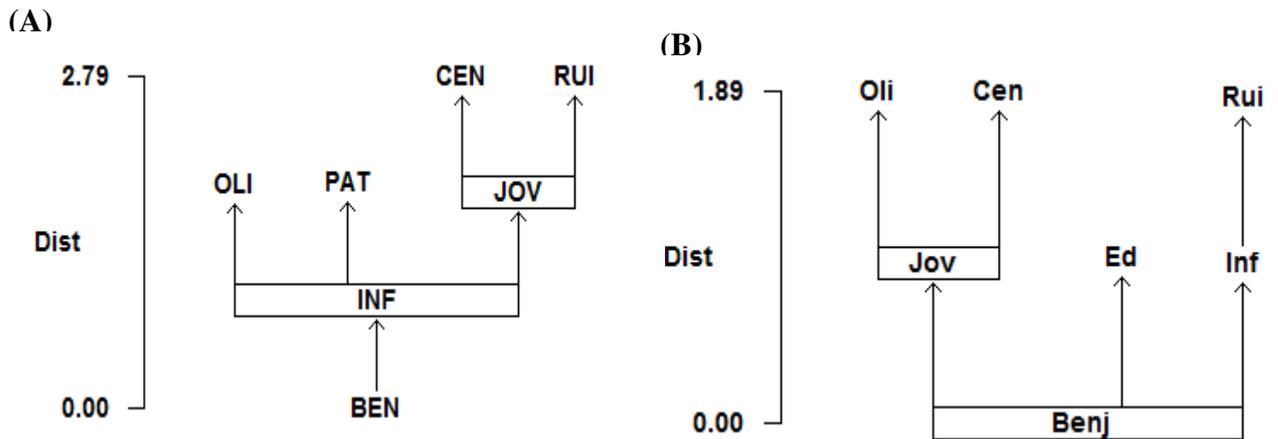
Na árvore elaborada para o ano de 2007 sem Patrícia e os infantes, a fêmea adulta Ruiva passa a ocupar a posição mais central na árvore, com os jovens ligando-se a ela. Olívia ligou-se apenas a Ruiva e Ceni permaneceu ligado apenas aos jovens (Figura 32).



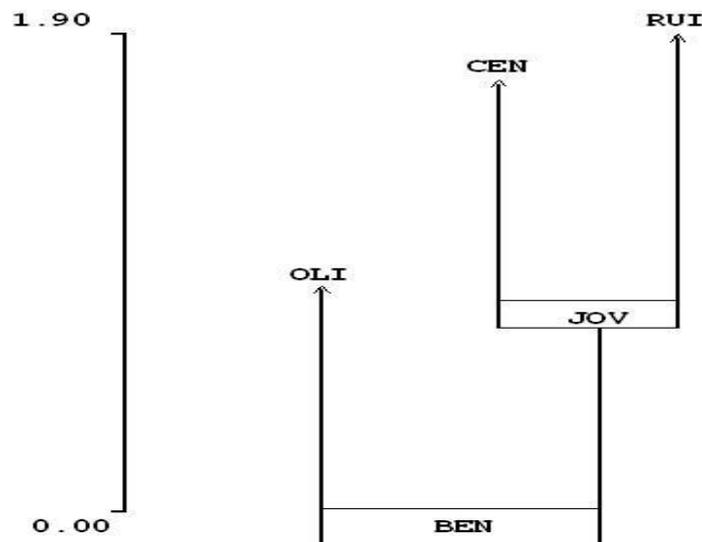
**Figura 32** – Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Ceni, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria 1 a 3m.

Na categoria de distância de 3 a 5 metros, no ano de 2007, houve maior frequência de associações entre pares de membros do grupo, os infantes voltam a ser os indivíduos mais populares, seguidos dos jovens. Os jovens fizeram a ligação de Ceni e Ruiva com os demais (Figura 33A). Em 2008 os infantes se ligaram apenas ao macho dominante e à fêmea Ruiva, enquanto os jovens se ligaram ao macho dominante, à fêmea Olívia e ao macho subordinado (Figura 33B).

Ao excluir-se Patrícia e os infantes da análise de 2007, a árvore adotou uma configuração parecida, com Benjamin ligando-se com maior frequência aos jovens em seguida com Olívia, e os jovens continuaram ligados a Ceni e Ruiva respectivamente, sendo que estes dois últimos continuam em posição periférica, porém os jovens assumem o papel central nesta árvore (Figura 34).



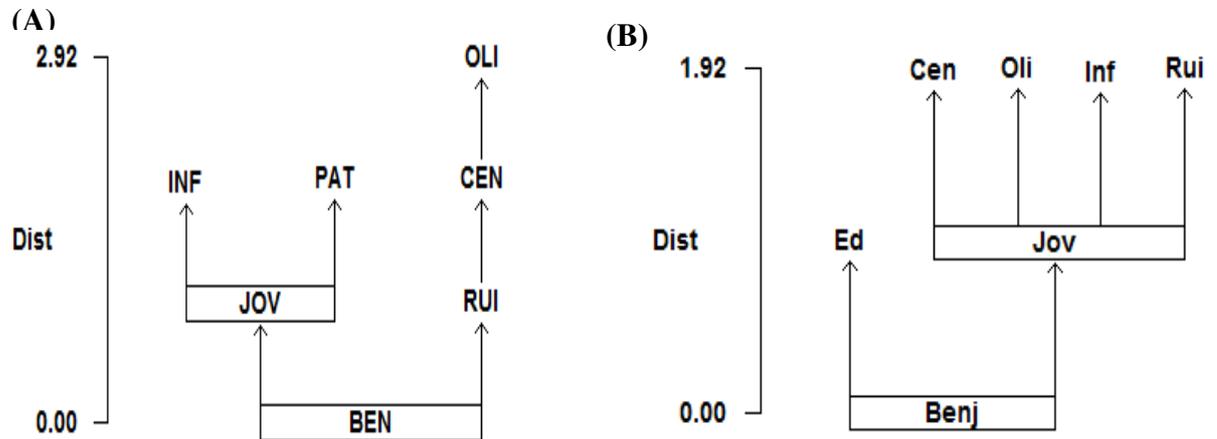
**Figura 33** – (A) Árvore Geradora Mínima de categoria 3 a 5m, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008.



**Figura 34** – Árvore Geradora Mínima, construída para o período de abril a dezembro de 2007 composta por Benjamin, Ceni, Olívia, Ruiva e Juvenis, na categoria 3 a 5m.

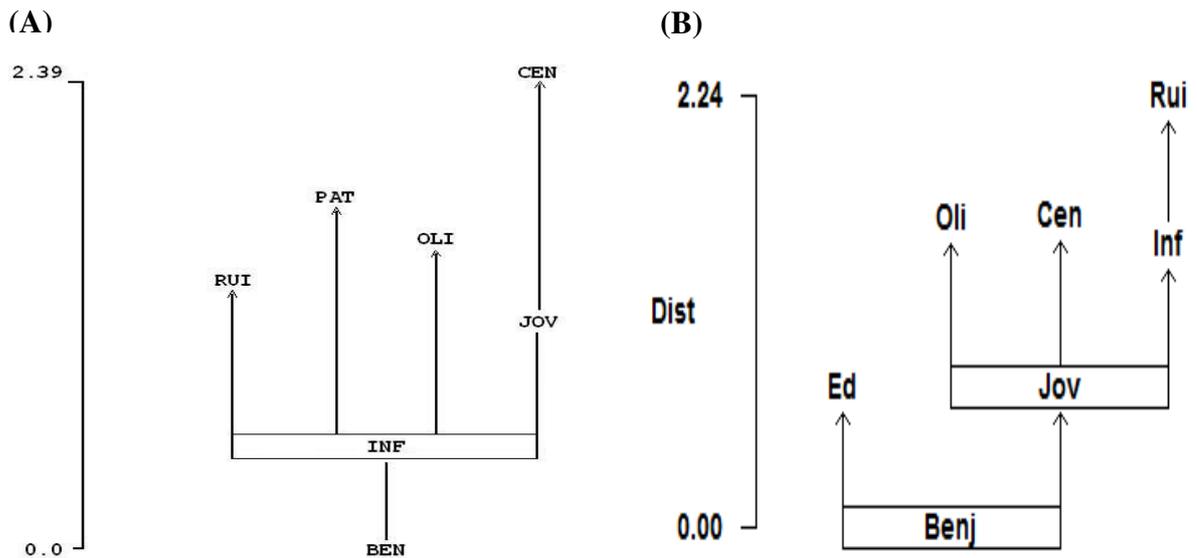
Em relação a Benjamin, os indivíduos que permaneceram mais tempo próximos a ele na categoria de distância de 5 a 10 metros durante o ano de 2007, foram respectivamente os jovens e a fêmea adulta Ruiva, os infantes e Patrícia se associaram com os jovens, enquanto Ceni se ligou a Ruiva e Olívia, que só se ligou a Ceni (Figura 35A). Na AGM construída para o ano de 2008, os jovens foram os indivíduos mais populares, se ligando todos os indivíduos

do grupo, com exceção de uma das fêmeas adultas. Os infantes por sua vez, ligaram-se somente à fêmea adulta Ruiva e aos jovens (Figura 35B).



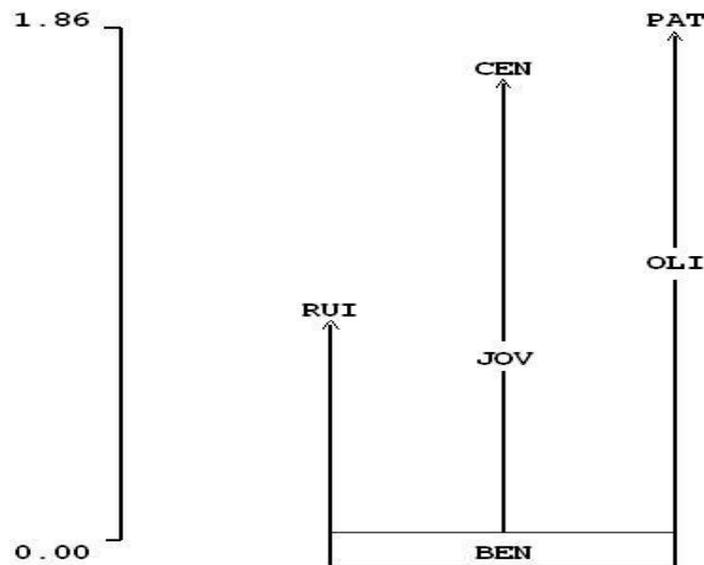
**Figura 35** – (A) Árvore Geradora Mínima de categoria 5 a 10m, construída para o período de abril a dezembro de 2007. (B) Árvore Geradora Mínima construída para o período de janeiro a julho de 2008

A Figura 36A mostra uma AGM composta por todos os indivíduos adultos e pelos jovens e infantes que foram registrados como vizinhos mais próximos dos indivíduos focais independente da distância, durante o ano de 2007. Os infantes são mais frequentemente o vizinho mais próximo de todos os outros membros do grupo, tendo associação mais forte com o macho dominante benjamim e com os jovens. Já durante o ano de 2008, os jovens foram os indivíduos mais populares, ligando-se ao macho dominante e ao subordinado, à fêmea Olívia e aos infantes (Figura 36B).



**Figura 36** – Árvore Geradora Mínima de vizinho mais próximo, do período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pelas categorias sexo/etária juvenil e infante.

Quando os infantes foram retirados da análise as relações mais fortes ocorreram entre Benjamin, os jovens, Ruiva e Olívia, enquanto Ceni permaneceu periférico ligando-se somente aos jovens e Patrícia também periférica ligando-se com Olívia (Figura 37).



**Figura 37** – Árvore Geradora Mínima de vizinho mais próximo, do período de abril a dezembro de 2007 composta pelos indivíduos adultos e pela categorias sexo/etária juvenil.

#### 4.7 - Sincronia de atividades

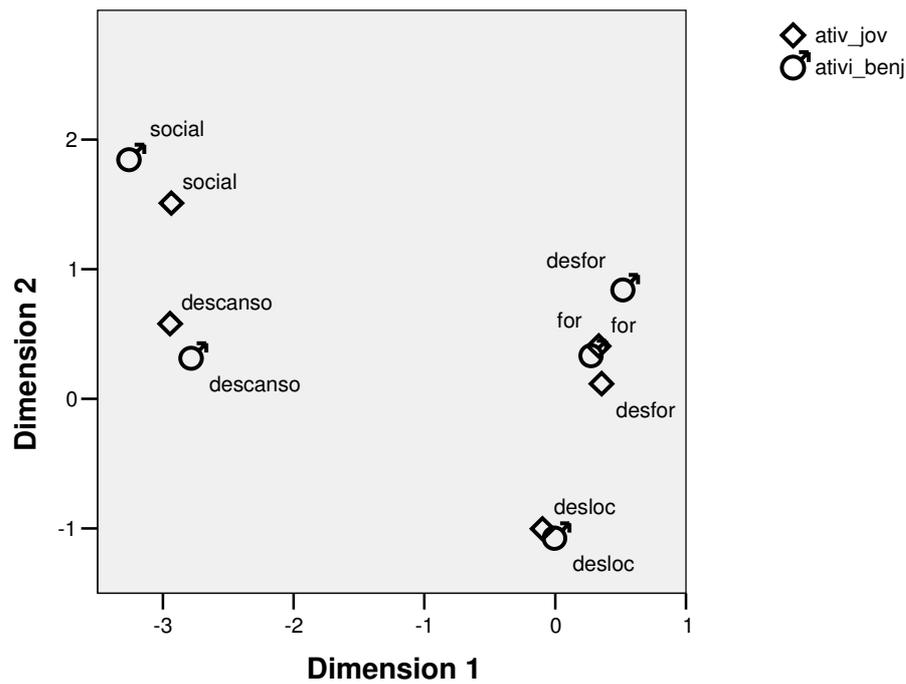
Foram realizadas análises de Qui-quadrado para verificar a sincronia de atividades dos jovens e infantes com a dos indivíduos adultos. A análise revelou que houve associações significativas entre os jovens e todos os outros indivíduos adultos (Benjamin,  $\chi^2= 1087,031$ ,  $gl= 16$ ,  $p= 0,000$ , Figura 38; Ceni,  $\chi^2= 77,907$ ,  $gl= 12$ ,  $p= 0,000$ , Figura 39; Ruiva,  $\chi^2= 1366,996$ ,  $gl= 16$ ,  $p= 0,000$ , Figura 40; Olívia,  $\chi^2= 479,948$ ,  $gl= 12$ ,  $p= 0,000$ , Figura 41; infantes,  $\chi^2= 3275,839$ ,  $gl= 16$ ,  $p= 0,000$ , Figura 42), sendo que este mesmo efeito foi encontrado também entre os infantes e os outros indivíduos do grupo (Benjamin,  $\chi^2= 726,293$ ,  $gl= 16$ ,  $p= 0,000$ , Figura 43; Ceni,  $\chi^2= 74,229$ ,  $gl= 9$ ,  $p= 0,000$ , Figura 44; Ruiva,  $\chi^2= 136,161$ ,  $gl= 9$ ,  $p= 0,000$ , Figura 45; Olívia,  $\chi^2= 279,598$ ,  $gl= 9$ ,  $p= 0,000$ , Figura 46; jovens,  $\chi^2= 3275,839$ ,  $gl= 16$ ,  $p= 0,000$ ). A análise dos resíduos mostrou que as associações mais freqüentes ocorreram entre as mesmas atividades, ou seja, os jovens ou os infantes se engajaram nas mesmas atividades que seus vizinhos mais próximos durante a mesma varredura. A Tabela 2 mostra o valor dos resíduos encontrados para cada díade nas principais atividades.

Esta análise permitiu verificar ainda, que enquanto Benjamin interagiu socialmente os jovens (resíduo ajustado= 4,1) e os infantes (resíduo ajustado= 4,4) descansavam, sendo que o mesmo efeito foi encontrado entre os jovens e a fêmea adulta Ruiva (resíduo ajustado= 2,1). Foram encontradas associações entre o descanso da fêmea adulta Olívia e as interações sociais dos jovens (resíduo ajustado= 4,4) e vice e versa (resíduo ajustado= 3,5).

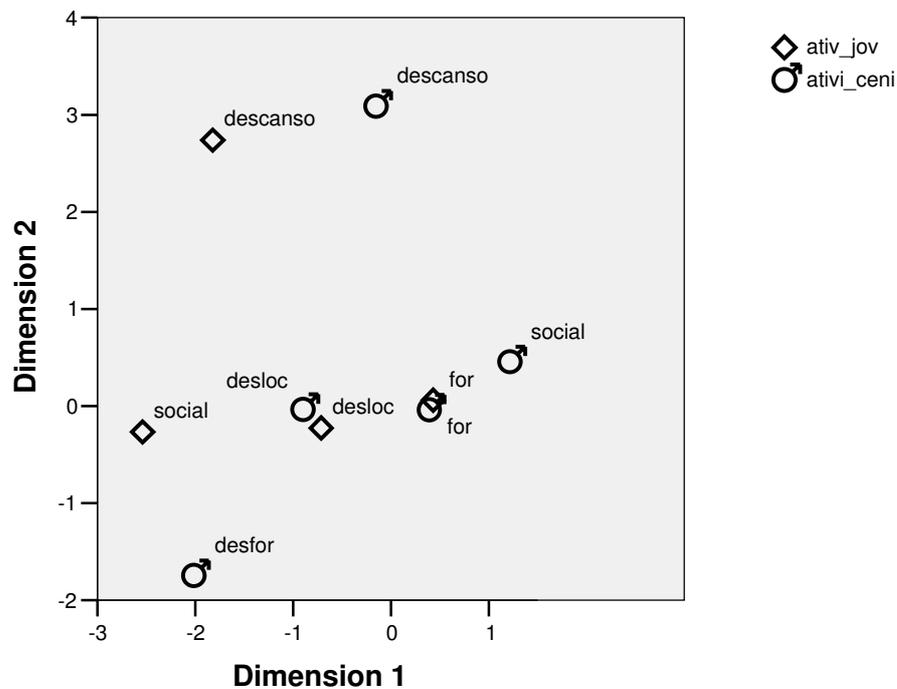
**Tabela 2** – Resíduo Ajustado do Qui-quadrado para análise de associação das atividades dos jovens e infantes com as de seu vizinho mais próximo durante a mesma varredura.

		Jovem					Infante				
		Desc	Deslo	Desfor.	For	Social	Desc	Desloc	Desfor.	For	Social
<b>Benj.</b>	Desc	<b>23,5*</b>	-0,6	-0,6	-11,1	1,2	<b>15,6*</b>	-5,3	-0,5	-5,7	0,1
	Deslo	-4,1	<b>17,0*</b>	-0,3	-14,1	-0,3	-6,8	<b>16,8*</b>	-0,9	-11,6	-1,3
	Desfor	-2,5	-5,9	-0,6	7,0	-0,6	-0,8	2,3	-0,1	-1,7	-0,2
	For	-7,6	-11,9	0,9	<b>15,2*</b>	-1,9	-4,4	-11,9	1,2	<b>15,3*</b>	-2,1
	Social	4,1	-1,7	-0,1	-1,9	<b>13,6*</b>	4,4	-3,0	-0,2	-3,0	<b>13,4*</b>
<b>Ceni</b>	Desc	<b>2,8*</b>	-1,1	-	0,4	-0,1	0,9	-0,8	-	0,2	-0,2
	Deslo	2,8	<b>7,1*</b>	-	-7,9	1,5	-0,4	<b>3,1*</b>	-	-2,7	-0,6
	Desfor	-0,1	1,4	-	1,3	0,0	-	-	-	-	-
	For	-3,5	-6,8	-	<b>7,7*</b>	-1,5	0,2	-2,3	-	<b>2,5*</b>	-1,5
	Social	-0,1	-0,7	-	0,7	0,0	-0,5	-1,3	-	-0,2	<b>8,0*</b>
<b>Ruiva</b>	Desc	<b>19,7*</b>	-4,8	-0,5	-6,8	1,4	<b>7,4*</b>	-1,1	-	-5,5	1,7
	Deslo	-5,0	<b>13,6*</b>	-0,9	-10,1	0,1	-1,4	<b>6,6*</b>	-	-5,1	-0,4
	Desfor	-0,4	-1,0	<b>28,2*</b>	-1,6	-0,1	-	-	-	-	-
	For	-7,2	-9,9	-1,7	<b>13,9*</b>	0,9	-4,8	-4,3	-	<b>8,6*</b>	-1,6
	Social	2,1	0,5	-0,1	-1,6	-0,1	1,1	-1,0	-	-1,2	<b>4,1*</b>
<b>Olivia</b>	Desc	<b>18,9*</b>	-3,1	-0,5	-8,5	4,4	<b>11,5*</b>	-4,6	-	-6,2	0,6
	Deslo	-3,1	<b>9,6*</b>	-0,8	-6,7	-0,8	-3,7	<b>9,8*</b>	-	-5,9	-1,1
	Desfor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	For	-9,4	-6,5	1,0	<b>11,5*</b>	-2,1	-6,0	-4,9	-	<b>10,5*</b>	-0,6
	Social	3,5	-0,5	-0,1	-1,5	-0,1	0,7	-1,0	-	-1,1	<b>7,7*</b>
<b>Jovem</b>	Desc						<b>29,8*</b>	-10,4	-1,2	-8,8	1,6
	Deslo						-9,7	<b>26,2*</b>	-2,0	-19,1	-2,8
	Desfor						-1,2	-3,0	<b>34,4*</b>	-1,6	-0,5
	For						-8,4	-18,3	-2,2	<b>25,0*</b>	-3,2
	Social						-0,9	-4,4	-0,4	-2,5	<b>23,6*</b>
Infante	Desc	<b>29,8*</b>	-10,4	-1,2	-8,8	1,6					
	Deslo	-9,7	<b>26,2*</b>	-2,0	-19,1	-2,8					
	Desfor	-1,2	-3,0	<b>34,4*</b>	-1,6	-0,5					
	For	-8,4	-18,3	-2,2	<b>25,0*</b>	-3,2					
	Social	-0,9	-4,4	-0,4	-2,5	<b>23,6*</b>					

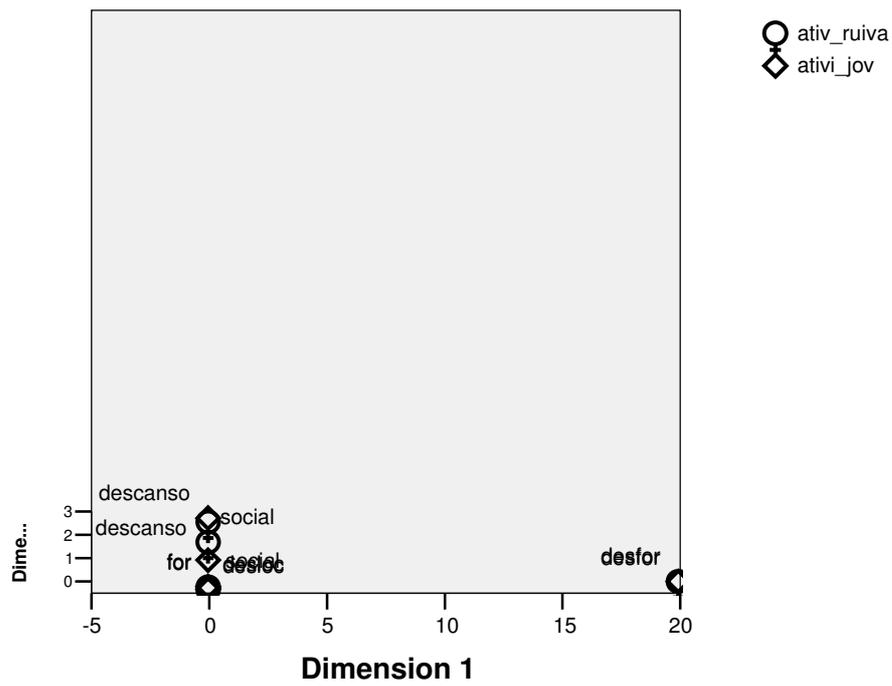
\* Valores significativos para sincronia



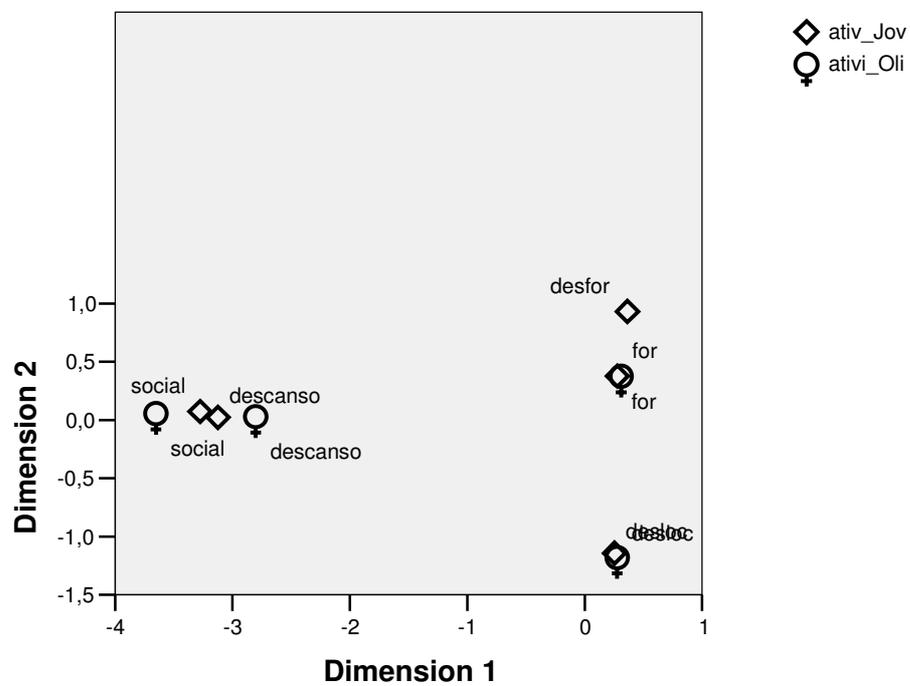
**Figura 38** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação ao macho dominante ( $\chi^2 = 1087,031$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.001$ ).



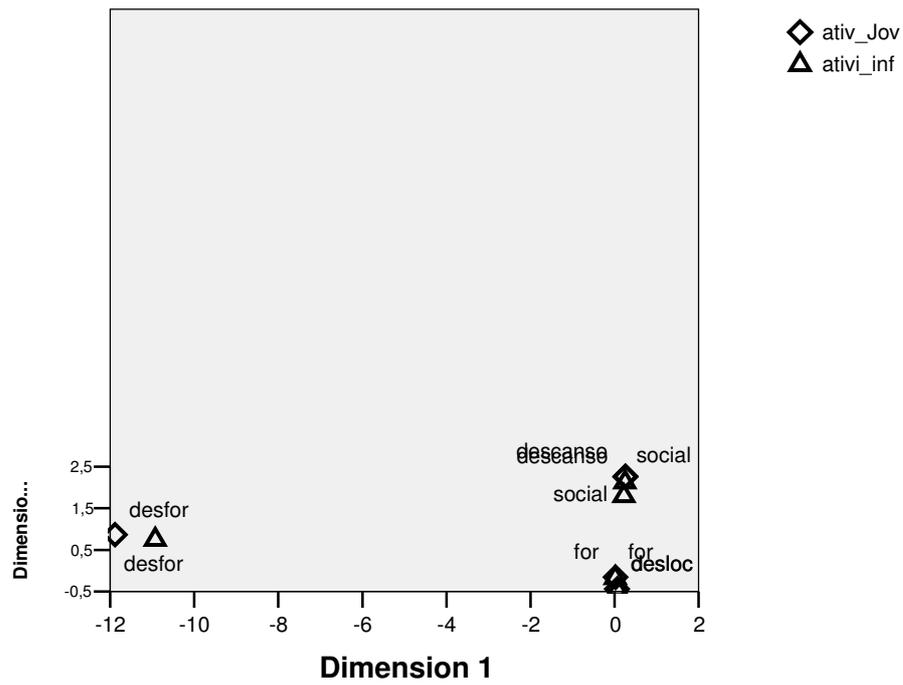
**Figura 39** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação ao macho subordinado ( $\chi^2 = 77,907$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.001$ ).



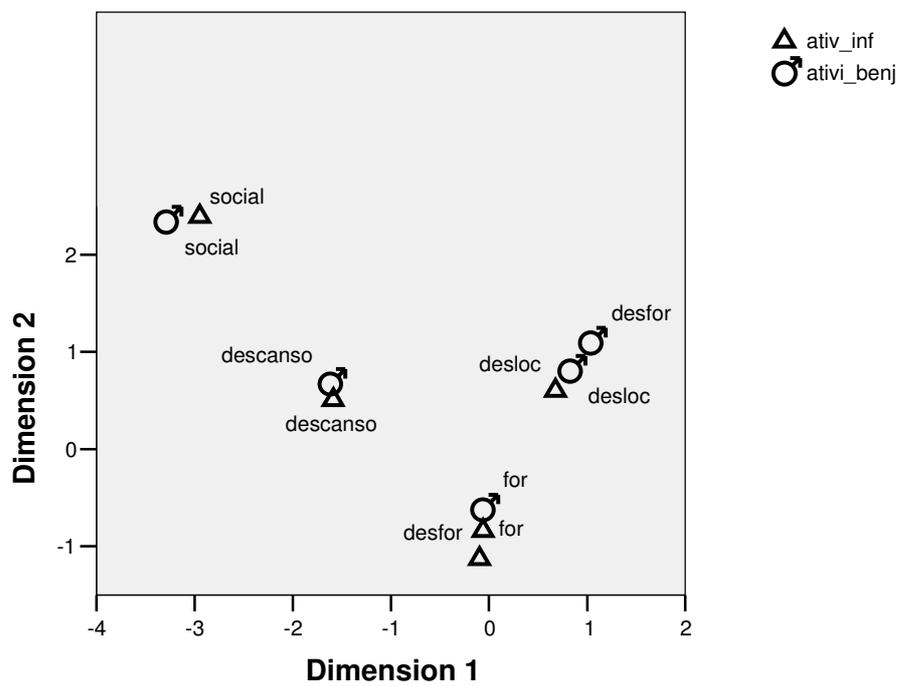
**Figura 40** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação à fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 1366,996$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ).



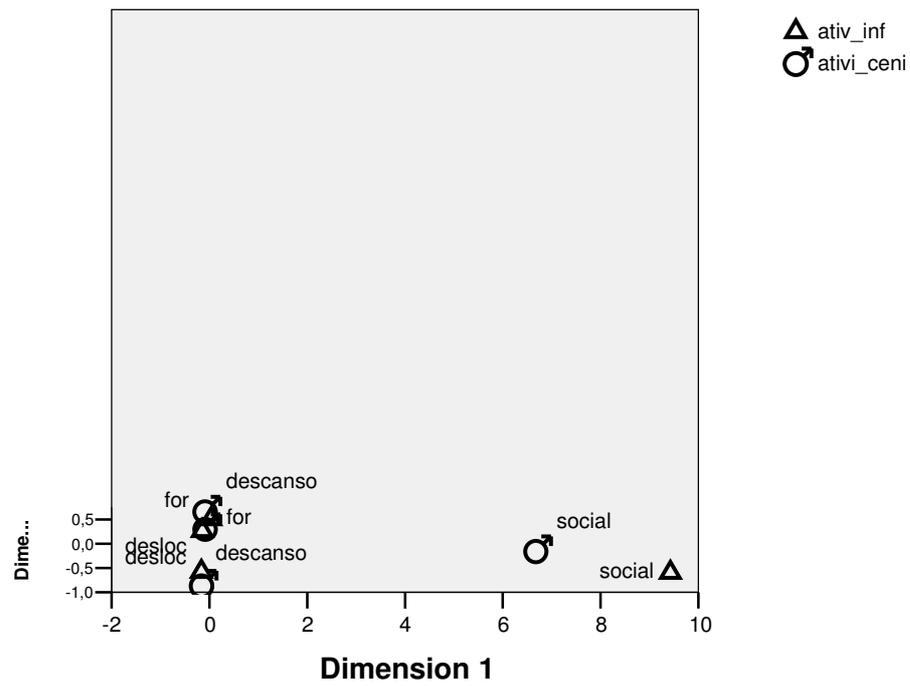
**Figura 41** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos jovens em relação à fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 1366,996$ ,  $gl= 16$ ,  $p < 0.001$ ).



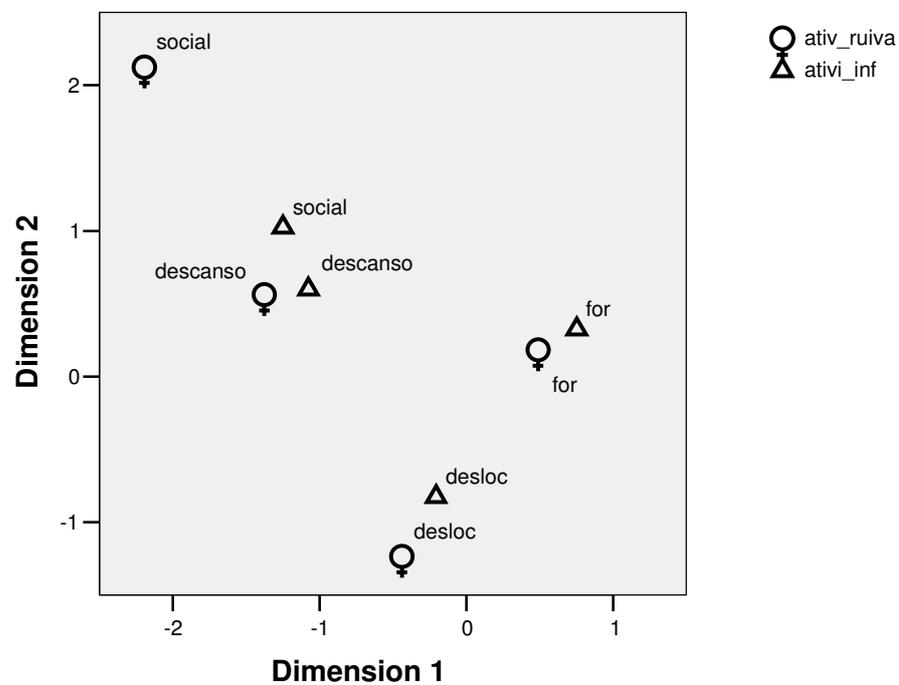
**Figura 42** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação aos jovens ( $\chi^2 = 3275,839$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ).



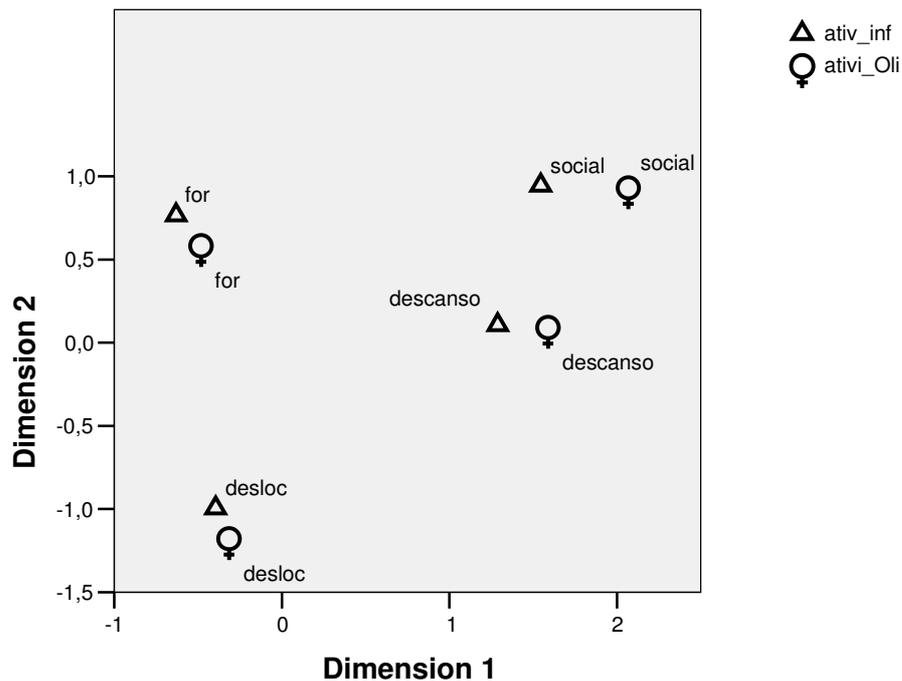
**Figura 43** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação ao macho dominante ( $\chi^2 = 726,293$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ).



**Figura 44** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação ao macho subordinado ( $\chi^2 = 74,229$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.001$ ).



**Figura 45** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação à fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2 = 136,161$ ,  $gl = 16$ ,  $p < 0.001$ ).



**Figura 46** – Mapa perceptual para a associação entre as atividades dos infantes em relação à fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 279,598$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ).

#### 4.8 - Sincronia dos itens alimentares

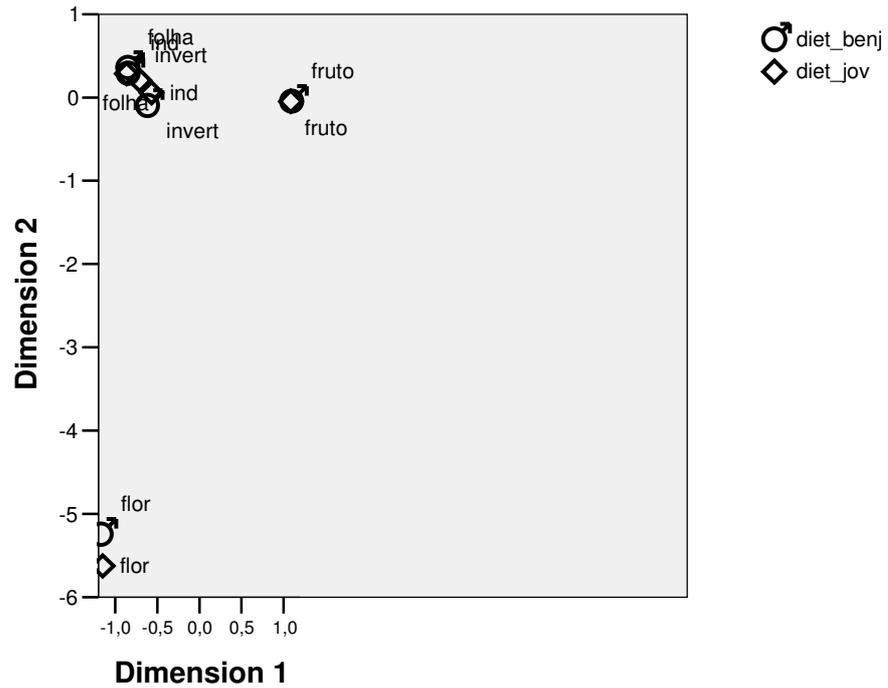
Testes de Qui-quadrado foram realizados para verificar a sincronia do consumo dos itens alimentares entre imaturos (jovens e infantes) e os outros indivíduos do grupo. A análise revelou que houve associações significativas entre os jovens e todos os outros indivíduos adultos (Benjamin,  $\chi^2= 1223,649$ , gl= 16,  $p= 0,000$ , Figura 47; Ceni,  $\chi^2= 300,390$ , gl= 9,  $p= 0,000$ , Figura 48; Ruiva,  $\chi^2= 779,098$ , gl= 16,  $p= 0,000$ , Figura 49; Olívia,  $\chi^2= 324,461$ , gl= 9,  $p= 0,000$ , Figura 50; infantes,  $\chi^2= 2243,250$ , gl= 16,  $p= 0,000$ , Figura 51), sendo que este mesmo efeito foi encontrado também entre os infantes e os outros indivíduos do grupo (Benjamin,  $\chi^2= 589,012$ , gl= 12,  $p= 0,000$ , Figura 52; Ceni,  $\chi^2= 38,606$ , gl= 6,  $p= 0,000$ , Figura 53; Ruiva,  $\chi^2= 244,181$ , gl= 9,  $p= 0,000$ , Figura 54; Olívia,  $\chi^2= 95,489$ , gl= 4,  $p= 0,000$ , Figura 55; jovens,  $\chi^2= 2243,250$ , gl= 16,  $p= 0,000$ ). A análise dos resíduos mostrou que jovens e infantes consomem os mesmos itens alimentares que seus vizinhos mais próximos durante a mesma varredura. A Tabela 3 mostra o valor dos resíduos encontrados para cada dade nos principais recursos.

A análise dos resíduos revelou também que enquanto Benjamin (resíduo ajustado= 2,3), Ruiva (resíduo ajustado= 2,2) e Olívia (resíduo ajustado= 2,8) forrageavam por folhas, os jovens consumiam invertebrados e o mesmo foi encontrado entre os infantes e Benjamin (resíduo ajustado= 5,5).

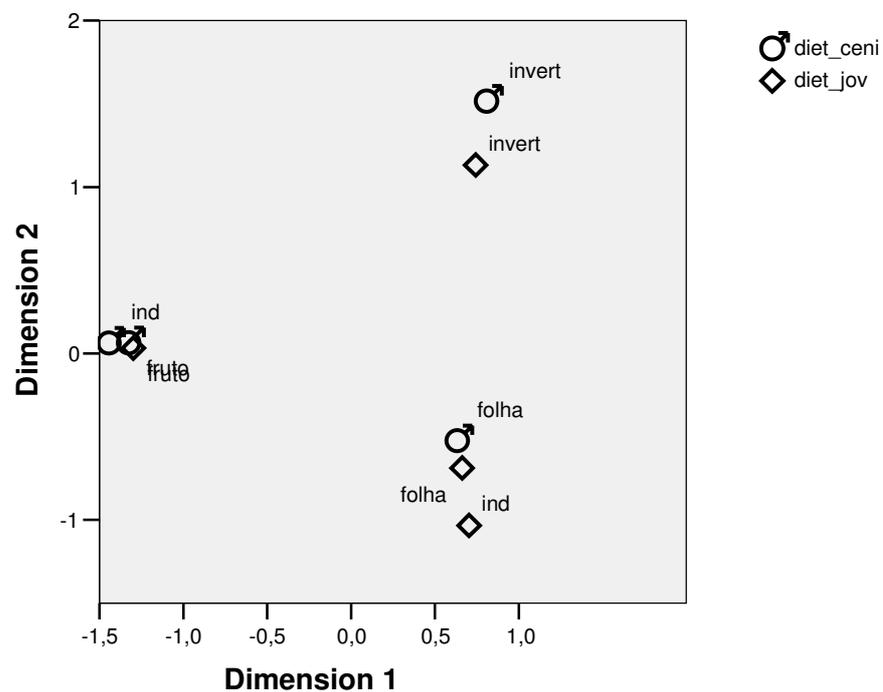
**Tabela 3** – Resíduo do Qui-quadrado para análise de associação da dieta dos jovens e infantes com a de seu vizinho mais próximo durante a mesma varredura.

		Jovem				Infante			
		Fruto	Flor	Folha	Invert.	Fruto	Flor	Folha	Invert.
<b>Benj.</b>	Fruto	<b>25,4*</b>	-3,6	-17,6	-9,1	<b>16,1*</b>	-2,5	-8,7	-8,4
	Flor	-3,9	<b>20,2*</b>	-0,6	-1,9	-2,6	<b>17,5*</b>	-1,7	-1,7
	Folha	-19,7	-3,6	<b>19,8*</b>	2,3	-13,1	-2,7	<b>10,2*</b>	5,5
	Invertebrado	-6,7	1,6	-3,4	<b>11,5*</b>	-3,5	-0,9	-1,8	<b>6,1*</b>
<b>Ceni</b>	Fruto	<b>14,9*</b>	-	-9,1	-6,1	<b>6,1*</b>	-	-2,6	-3,0
	Flor	-	-	-	-	-	-	-	-
	Folha	-10,3	-	<b>10,9*</b>	-1,2	-4,4	-	<b>2,5*</b>	1,4
	Invertebrado	-5,3	-	-3,1	<b>9,6*</b>	-1,6	-	-0,2	1,9
<b>Ruiva</b>	Fruto	<b>17,2*</b>	-3,0	-11,7	-7,6	<b>9,6*</b>	-2,9	-5,1	-5,4
	Flor	-3,3	<b>16,0*</b>	-1,4	-0,5	-3,2	<b>11,0*</b>	-1,3	-1,3
	Folha	-12,5	-1,5	<b>12,5*</b>	2,2	-5,1	-1,7	<b>6,5*</b>	1,0
	Invertebrado	-6,1	-1,1	0,2	<b>8,7*</b>	-5,2	-1,1	-0,1	<b>7,4*</b>
<b>Olívia</b>	Fruto	<b>13,8*</b>	-1,5	-10,4	-6,8	<b>9,1*</b>	-	-6,3	-5,3
	Flor	-2,5	<b>10,1*</b>	2,0	-0,6	-	-	-	-
	Folha	-11,0	-0,5	<b>10,6*</b>	2,8	-6,7	-	<b>6,3*</b>	1,8
	Invertebrado	-5,7	-0,3	0,9	<b>7,2*</b>	-4,7	-	1,2	<b>5,2*</b>
<b>Jovem</b>	Fruto					<b>25,1*</b>	-3,4	-16,0	-13,9
	Flor					-3,4	<b>26,4*</b>	-1,5	-1,3
	Folha					-15,3	-1,5	<b>18,9*</b>	-0,2
	Invertebrado					-14,5	-1,3	0,6	<b>18,5*</b>
<b>Infante</b>	Fruto	<b>25,1*</b>	-3,4	-16,0	-13,9				
	Flor	-3,4	<b>26,4*</b>	-1,5	-1,3				
	Folha	-15,3	-1,5	<b>18,9*</b>	-0,2				
	Invertebrado	-14,5	-1,3	0,6	<b>18,5*</b>				

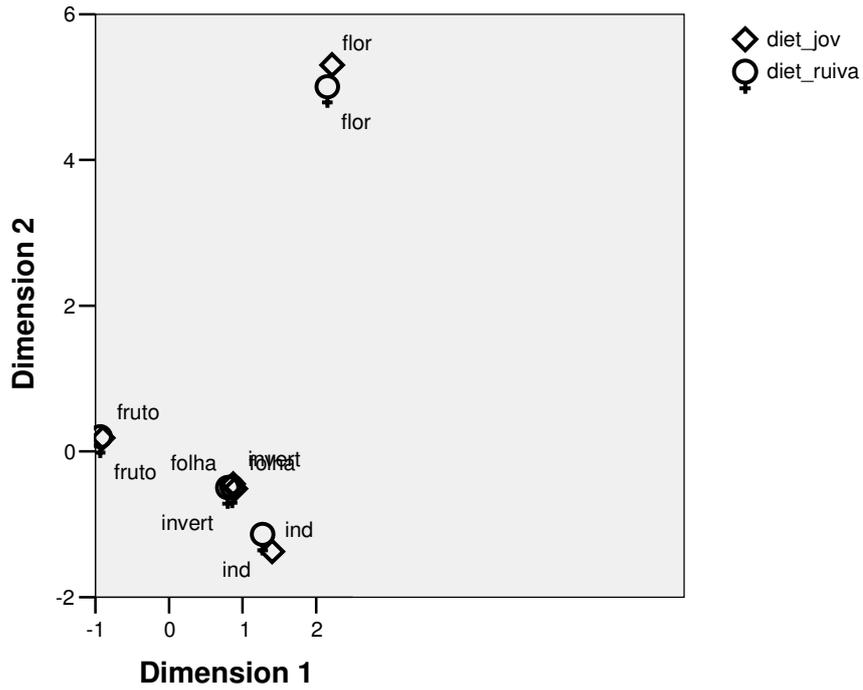
\* Valor significativo para sincronia.



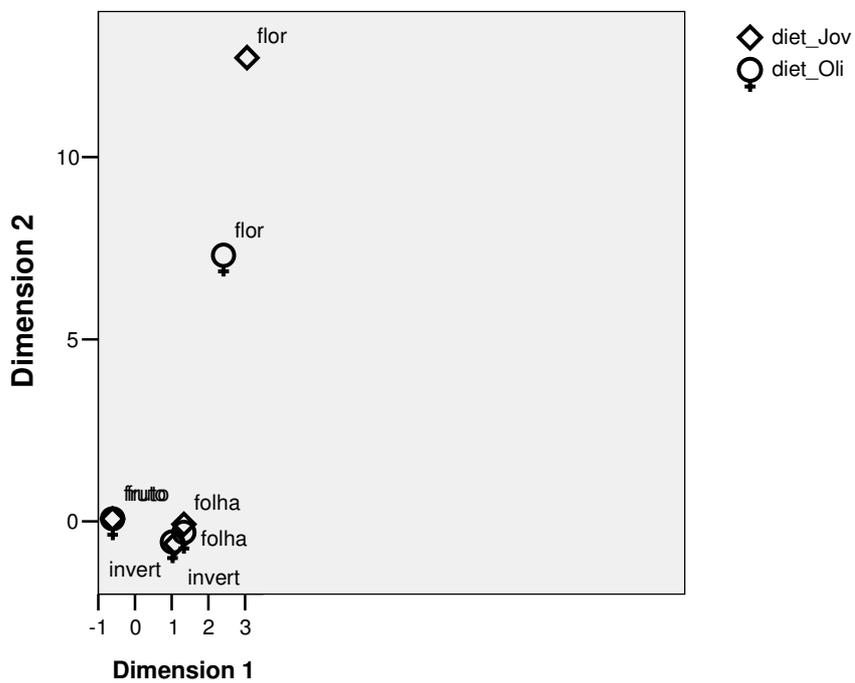
**Figura 47** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação ao macho dominante Benjamin ( $\chi^2= 1223,649$ ,  $gl=16$ ,  $p < 0.001$ ).



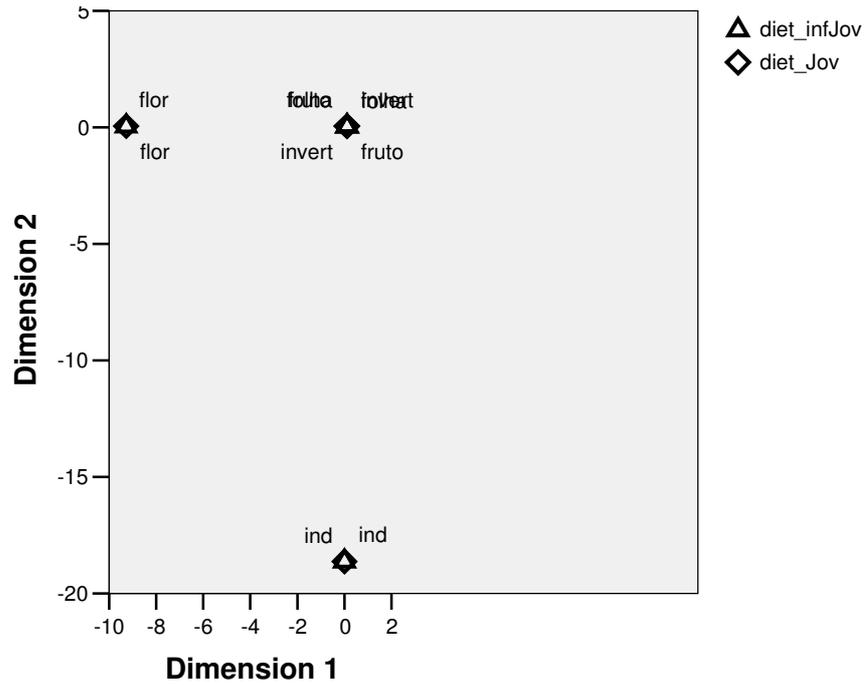
**Figura 48** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação ao macho subordinado Ceni ( $\chi^2= 300,390$ ,  $gl=16$ ,  $p < 0.001$ ).



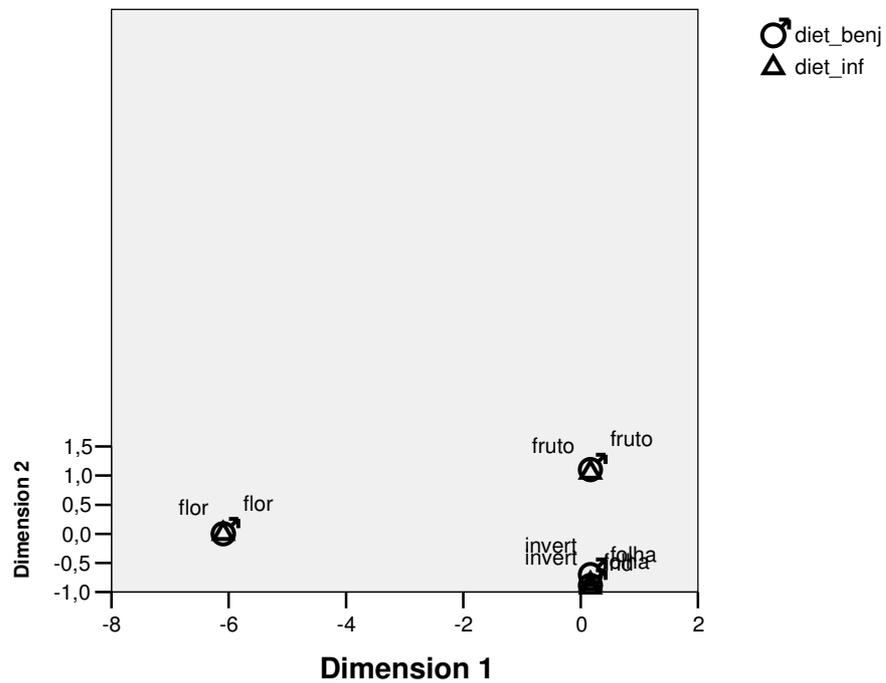
**Figura 49** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação a fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 779,098$ , gl= 16,  $p<0.001$ ).



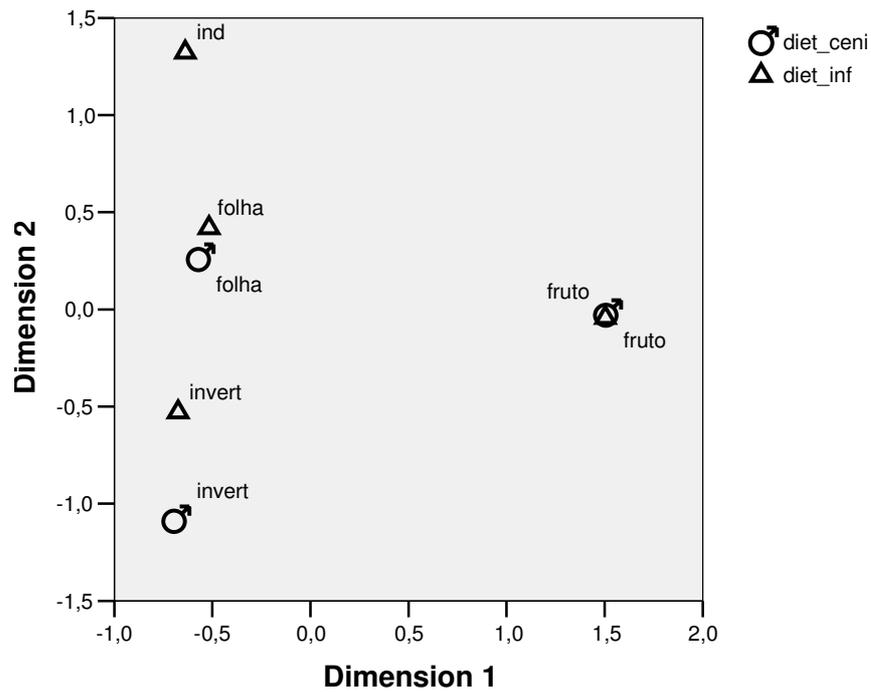
**Figura 50** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos jovens em relação a fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 324,461$ , gl= 16,  $p<0.001$ ).



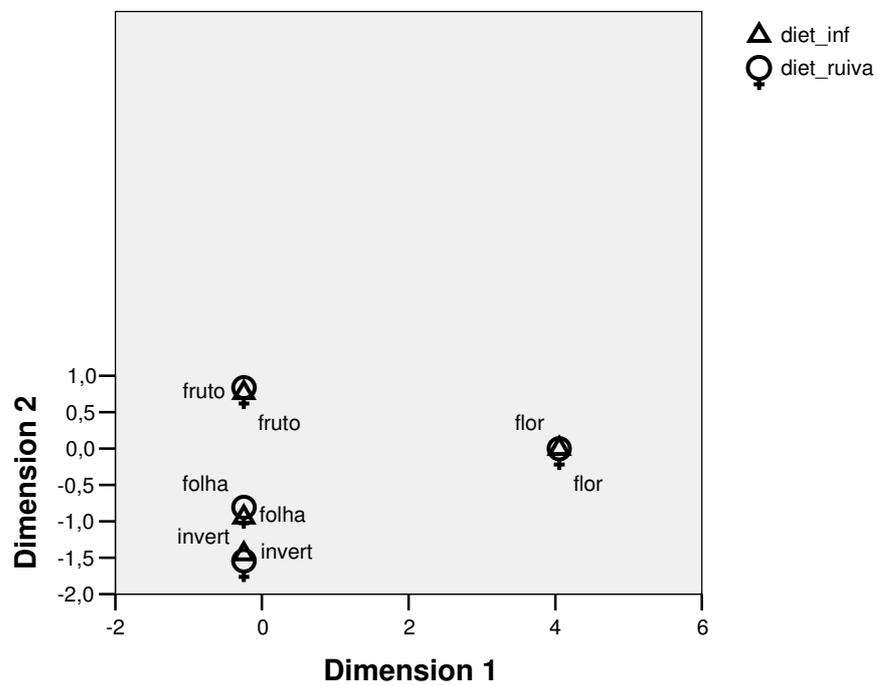
**Figura 51** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação aos jovens ( $\chi^2= 2243,250$ , gl= 16,  $p<0.001$ ).



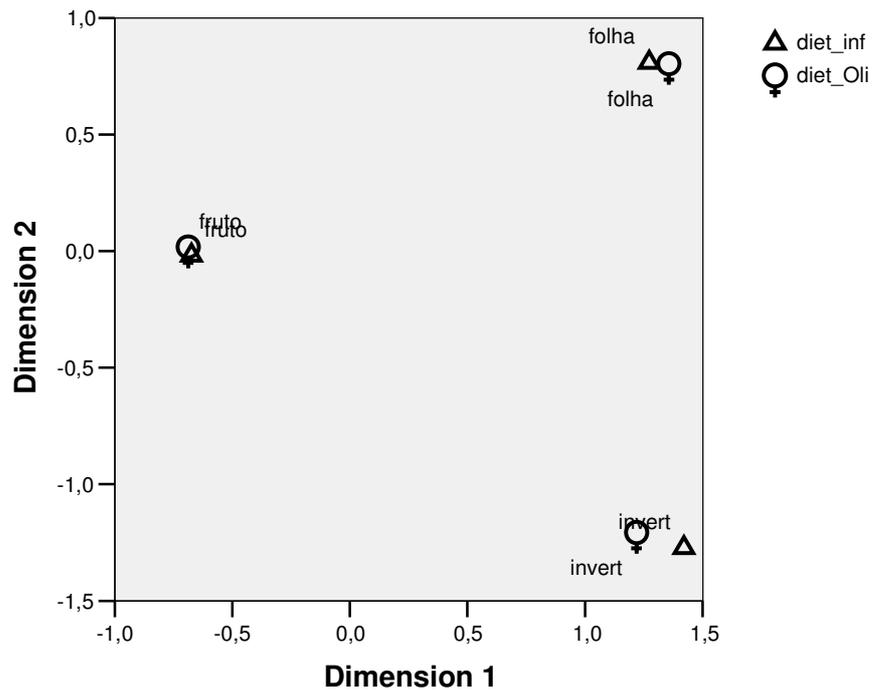
**Figura 52** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação ao macho dominante Benjamin ( $\chi^2= 589,012$ , gl= 16,  $p < 0.001$ ).



**Figura 53** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação ao macho subordinado Ceni ( $\chi^2= 38,606$ ,  $gl=16$ ,  $p = 0.001$ ).



**Figura 54** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação a fêmea adulta Ruiva ( $\chi^2= 244,181$ ,  $gl= 16$ ,  $p<0.001$ ).



**Figura 55** – Mapa perceptual para a associação entre os itens alimentares consumidos pelos dos infantes em relação a fêmea adulta Olívia ( $\chi^2= 98,489$ , gl= 16,  $p<0.001$ ).

#### 4.9 - Diferenças sexo/etárias no orçamento de atividades e dieta

A análise de Qui-quadrado revelou que houve diferença no orçamento de atividades entre as categorias sexo/etárias, ou seja, cada categoria apresentou frequências diferentes de registros de varredura para cada uma das atividades ( $\chi^2= 564.452$ , gl= 12,  $p < 0.001$ ) (Tabela 4). A análise dos resíduos mostra que infantes e fêmeas descansam mais que jovens e machos; os imaturos (jovens e infantes) deslocam-se mais que os adultos. Machos e fêmeas adultos forragearam mais do que jovens e infantes. Os infantes interagiram socialmente mais do que as outras categorias sexo/etárias (Tabela 5).

**Tabela 4** – Comparação do orçamento de atividades entre as categorias sexo/etárias do grupo de macacos-prego estudado no Parque Estadual Carlos Botelho entre abril de 2007 até julho de 2008.

	<b>Machos</b>	<b>Fêmeas</b>	<b>Jovens</b>	<b>Infantes</b>
	<b>% scans</b>			
<b>Descanso</b>	5,74	6,79	3,30	10,32
<b>Deslocamento</b>	28,94	29,02	38,08	42,07
<b>Desloc+for.</b>	0,31	0,64	0,88	0,93
<b>FORAGEAMENTO</b>	64,75	63,40	57,22	45,37
<b>Social</b>	0,25	0,16	0,53	1,32
	<b>% scans forrageamento</b>			
<b>Fruto</b>	30,16	35,44	29,88	40,82
<b>Flor</b>	1,03	11,05	7,41	12,25
<b>Folha</b>	45,97	28,73	28,52	18,79
<b>Raiz</b>	0,17	0,14	0,12	0,00
<b>Invertebrado</b>	22,15	24,01	32,93	26,43
	<b>% scans for. Invertebrado</b>			
<b>Inv. Folha</b>	28,19	35,46	47,35	68,92
<b>Inv. Galho</b>	4,17	3,04	5,81	8,00
<b>Inv. Bromélia</b>	64,55	58,65	43,85	19,33
<b>Inv. Ninho</b>	1,75	0,38	0,23	0,75
<b>Inv. outros</b>	1,33	2,47	2,76	3,00

**Tabela 5** – Resíduo ajustado da análise de Qui-quadrado para orçamento de atividades comparado entre as categorias sexo/etárias do grupo de macacos-prego estudado no Parque Estadual Carlos Botelho no período de abril de 2007 a julho de 2008.

	<b>Descanso</b>	<b>Deslocamento</b>	<b>Desloc+for</b>	<b>FORAGEAMENTO</b>	<b>Social</b>
<b>Macho adulto</b>	-2,15*	-10,11*	-2,98*	11,58*	-1,60
<b>Fêmea adulta</b>	5,23*	-5,26*	-2,31*	3,37*	-2,47*
<b>Jovens</b>	-11,19*	6,02*	5,16*	-1,07	-2,31*
<b>Infantes</b>	11,87*	8,72*	-1,10	-14,96*	7,25*

\*Valores significativos

Houve também diferenças entre as categorias sexo/etárias quanto aos itens alimentares mais consumidos ( $\chi^2 = 673,584$ , gl= 15,  $p < 0.001$ ). O resíduo do Qui-quadrado mostra que os

machos adultos e os jovens forrageiam menos por frutos, enquanto as fêmeas e os infantes são os que mais se alimentam desse item. Os machos consumiram mais folhas do que as demais categorias, o néctar de flores foi mais consumido pelas fêmeas e infantes do que pelos machos. Os jovens consumiram mais invertebrados do que machos e fêmeas adultos (Tabela 6).

**Tabela 6** – Resíduo ajustado da análise de Qui-quadrado para o consumo dos itens alimentares comparado entre as categorias sexo/etárias do grupo de macacos-prego estudado no Parque Estadual Carlos Botelho no período de abril de 2007 a julho de 2008.

	<b>Fruto</b>	<b>Flor</b>	<b>Folha</b>	<b>Invertebrado</b>
<b>Macho adulto</b>	-3,82*	-7,39*	15,90*	-9,12*
<b>Fêmea adulta</b>	0,56	-4,43*	3,62*	-2,18*
<b>Jovens</b>	-3,01*	12,69*	-12,12*	10,68*
<b>Infantes</b>	8,35*	-2,31*	-8,62*	0,09

\* Valores significativos

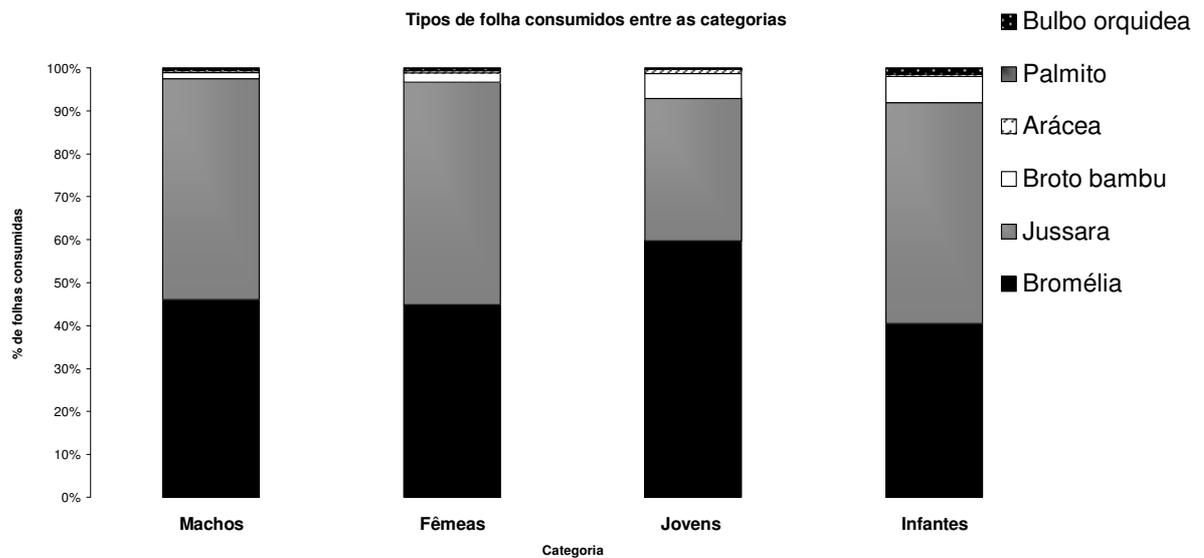
As categorias sexo/etárias diferiram também quanto aos substratos explorados durante o forrageamento por invertebrados. O resíduo do Qui-quadrado ( $\chi^2 = 235,333$  gl= 12,  $p < 0.001$ ) mostra que jovens e infantes forragearam por invertebrados em folhas numa frequência acima do esperado, enquanto os adultos o fizeram abaixo (machos e fêmeas). Por outro lado os adultos buscaram por invertebrados em bromélias acima do esperado, enquanto os jovens e infantes apresentaram uma frequência abaixo do esperado para o consumo de invertebrados neste substrato (Tabela 6).

Tabela 6 – Análise de Qui-quadrado para os substratos em que as diferentes categorias sexo/etárias forrageam por invertebrados no grupo de macacos-prego estudado no Parque Estadual Carlos Botelho no período de abril de 2007 a julho de 2008.

	Folhas	Galhos	Bromélias	Ninhos	outros
<b>Machos adultos</b>	-7.4*	0.0	7.2*	4.7*	-2.0*
<b>Fêmeas adultas</b>	-5.9*	-1.5	6.7*	-1.2	0.5
<b>Jovens</b>	6.2*	-0.8	-5.1*	-3.5*	-0.1
<b>Infantes</b>	6.5*	2.7*	-8.5*	0.6	2.0*

\* Valores significativos

Houve diferença entre as categorias sexo/etárias quanto aos tipos de folhas mais consumidos. A análise de Qui-quadrado mostra que machos e fêmeas adultos consomem mais freqüentemente o pecíolo de palmeira (*Euterpe edulis*) do que os juvenis. Jovens consomem bromélias com mais freqüência, enquanto adultos e infantes o fazem com freqüência abaixo da esperada ( $\chi^2 = 112.702$ , gl= 12,  $p < 0.001$ ) (Figura 56).



**Figura 56** – Diferenças entre as categorias sexo/etárias quanto aos tipos de folhas mais consumidos

### ***Todas as ocorrências***

Foi considerado evento agonístico qualquer interação que envolvesse a emissão de vocalizações agonísticas entre dois ou mais indivíduos, com ou sem contato corporal independente do tempo de duração. Foram registrados 108 eventos de agonismo em cerca de 935 horas de observação, portanto, numa taxa de 0,12 eventos por hora de observação. Foi possível identificar os indivíduos participantes em 80,56% dos casos (N=87). Dos eventos em que foi possível identificar os envolvidos, 63,22% (N= 55) ocorreram em contexto alimentar. Desses, 41,82% (N= 23) foram de indivíduos adultos direcionados para jovens, 25,45%(N= 14) ocorreram entre indivíduos adultos, e os outros 32,73% (N= 18) foram entre jovens.

## 5 – DISCUSSÃO

O presente trabalho teve por objetivo investigar diferenças no comportamento alimentar e nas estratégias de forrageamento empregadas por diferentes classes sexo/etárias, e verificar a influência de fatores internos (ontogenéticos e fisiológicos) e externos (sazonalidade e ambiente social) na escolha da dieta de um grupo de macacos-prego selvagens, com especial enfoque no comportamento dos juvenis. A seguir será realizada uma discussão geral dos resultados encontrados, seguida da discussão das hipóteses formuladas para verificar qual delas melhor explica os padrões alimentares encontrados para os jovens.

### 5.1 – Orçamento de atividades e dieta: características do grupo

Os resultados obtidos neste estudo, para o orçamento de atividades e dieta do grupo de *C. nigrinus* no PECB, foram compatíveis com os padrões descritos em estudos anteriores realizados com a mesma população (Nakai, 2007; Taira, 2007), com outras populações da espécie (Rímoli, 2001) e com outras espécies do gênero *Cebus* (Robinson & Janson, 1987; Terborgh, 1983; Robinson, 1981, Rose, 1994).

Dentre todas as atividades, o forrageamento ganhou destaque por ocupar mais da metade do orçamento de atividades do grupo. No entanto, a análise de correlação mostra variações sazonais entre forrageamento e deslocamento em função da disponibilidade e distribuição dos recursos alimentares. Durante o inverno, os animais utilizaram as folhas como recurso alternativo, o que levou a um aumento no tempo gasto em forrageamento e diminuição em deslocamento. No verão, quando se alimentaram principalmente de frutos, os animais se deslocaram mais, já que este é um recurso distribuído de forma agregada no ambiente, de modo que é preciso se deslocar mais à procura de outra fruteira. Isso é possível graças ao fato dos frutos oferecerem um maior retorno energético, o que possibilita um maior

“investimento” em atividades não relacionadas à alimentação, como o próprio deslocamento, além de descanso e interações sociais.

Em um estudo realizado por Zhang (1995), com *C. apella*, a socialização ocupou 10,62% do orçamento de atividades do grupo, enquanto no estudo conduzido por Rímoli (2001), com *C. nigrinus*, os animais investiram 3,59% em interações sociais. Neste estudo, interações sociais representaram menos de 1% do orçamento de atividades do grupo. As diferenças entre os estudos podem ser devidas à diferença na oferta de alimento. No estudo realizado por Rímoli (2001), os animais viviam em uma área com forte influência antrópica, alimentando-se em plantações ao redor de sua área de uso durante o período de escassez de frutos. Zhang (1995) conduziu seu estudo em uma área com poucas perturbações, sendo que no período em que houve um decréscimo na disponibilidade de frutos, os animais foram para uma área de vegetação mais baixa em que havia frutos maduros disponíveis.

Esses resultados são compatíveis com a afirmação de Dunbar (1992), que quando é necessário investir uma grande quantidade de tempo à busca por alimento, o tempo despendido em interações sociais é sacrificado para que sejam atendidas as necessidades energéticas dos indivíduos, e esse inclusive, pode ser um dos fatores limitantes do tamanho do grupo em primatas. Pollard & Blumstein (2008) acrescentam que o tempo investido em descanso também sofre declínio quando a necessidade de obter energia aumenta. De acordo com essas idéias, embora a frequência de interações sociais tenha sido baixa no PECB, o tempo gasto em forrageamento por frutos foi positivamente correlacionado com o tempo dedicado ao descanso e às interações sociais, ou seja, se o retorno energético é alto não é preciso gastar tanto tempo em forrageamento e sobra mais tempo para descanso e socialização.

Desse modo, pode se concluir que no PECB a baixa disponibilidade de alimento faz com que haja baixa frequência de interações sociais. Estudos anteriores realizados na mesma

área de pesquisa também encontraram evidências de que no PECB a disponibilidade de recursos é baixa (Izar, 2004; Nakai, 2007; Taira, 2007; Izar et al., 2008).

Ao avaliar o efeito do consumo de folhas no orçamento de atividades, verifica-se que no período de maior consumo desse item alimentar os animais investem mais tempo em forrageamento, mostrando que esse é um recurso alternativo de baixo valor nutricional. A alta disponibilidade e a distribuição regular desse recurso no ambiente, associadas ao baixo retorno energético (Brown & Zunino, 1990), fazem com que os animais tenham que dedicar mais tempo ao forrageamento, à custa de tempo disponível para descanso e socialização. Esses resultados são compatíveis com os encontrados por Zhang (1995), em que os animais passaram a forragear mais tempo durante o período de consumo de folhas.

## **5.2 - Os padrões alimentares dos jovens são determinados por aprendizagem social?**

Esta hipótese previa que, além da sincronização de atividades e consumo de itens alimentares, os imaturos deveriam ter uma dieta semelhante à de seus coespecíficos adultos, principalmente aqueles com que houvesse relações de proximidade mais fortes.

Como a mãe representa o vínculo social mais importante durante a infância (Nicolson, 1987), poderia se esperar que os infantes observados no presente estudo se associassem mais freqüentemente com suas mães, no caso Patrícia e Olívia em 2007, e Olívia e Ruiva em 2008. No entanto, ao analisarmos as AGMs construídas para o ano de 2007, observa-se que os imaturos, especialmente os infantes, possuem uma forte relação de proximidade com o macho dominante Benjamin. Isso se deve ao fato de que neste estudo os infantes e os jovens são tratados como categoria, portanto, os infantes, enquanto categoria, se associam mais ao macho dominante.

O desmame dos infantes ocorreu de maneira precoce no PECB quando comparado a outras áreas de estudo. Fragaszy & Bard (1997) relatam que infantes de *C. apella* em cativeiro desmamam, em média, aos 14 meses de idade, enquanto no estudo realizado por Verderane (2005), com *C. apella* em regime de semiliberdade, o desmame alimentar ocorreu aos 16 meses. Contudo, em condições naturais espera-se que o desmame realmente ocorra antes (Fragaszy et al, 2004), como encontrado no presente estudo.

A promoção precoce da independência pode estar relacionada aos altos custos, para as mães, de transporte e amamentação, porém o desmame não pode ocorrer sem que o infante seja capaz de se alimentar sozinho e em quantidade suficiente para crescer e se desenvolver. Nesse caso, ficar próximo de um indivíduo como o macho dominante, que tem acesso privilegiado às fontes de alimentos e oferece maior proteção contra predadores e infanticidas em potencial, seria um modo eficiente de obter sucesso, e isso explicaria a forte relação entre os infantes e o macho dominante Benjamin. Esse “efeito macho dominante” sobre os infantes já é bastante conhecido em macacos-prego. Janson (1990) afirma que os jovens macacos-prego tendem a ocupar posições centrais no grupo e próximas ao macho dominante como uma estratégia para diminuir o risco de predação, porém sacrificando seu sucesso de forrageamento.

À medida que os infantes crescem a tolerância diminui e, ao observar as AGMs construídas para o ano de 2008, nota-se que embora os infantes continuem se associando ao macho dominante, eles passam a se associar mais frequentemente aos jovens do grupo como visto na AGM para categoria “vizinho mais próximo”. Assim como os infantes, os jovens tendem a permanecer próximos ao macho dominante, porém em distâncias um pouco maiores, pois eles passam a se ligar a Benjamin a partir da categoria de distância de 3-5 metros, o que pode ser mais um indicativo da diminuição da tolerância em relação a esses indivíduos.

Tanto jovens, quanto infantes sincronizaram suas atividades e sua dieta com as de seus vizinhos mais próximos. A análise de Qui-quadrado mostrou que a sincronia acontece, na maior parte dos casos, acima do esperado, porém, os valores dos resíduos mostraram, também, que as relações de sincronia mais fortes foram entre os imaturos e o macho dominante. Silva (2008) estudou a escolha de alvos de observação por imaturos de macaco-prego em condições de liberdade durante a quebra de frutos encapsulados, e encontrou que os imaturos escolheram o macho dominante, que foi o indivíduo que desempenhou essa tarefa mais frequentemente e de modo mais eficiente (ver também Ottoni et al., 2005). O autor afirma ainda, que a observação é “reforçada” pela ocorrência de “*scrounging*”, oferecendo boas oportunidades para a aprendizagem deste comportamento, e só é possível graças à alta tolerância entre os indivíduos. Agostini e Visalberghi (2005) analisaram padrões de proximidade entre imaturos e adultos de *Cebus nigritus* e verificaram que as relações mais próximas são entre os machos adultos e jovens do mesmo sexo, e que esse efeito foi menos frequente entre fêmeas adultas e imaturas.

A influência social no forrageamento é um importante mecanismo através do qual os imaturos têm a oportunidade de aprender sobre os hábitos alimentares do grupo, e a ocorrência de forrageamento social tem sido encontrada em várias espécies de primatas (Galloway, et al., 2004, Rapaport & Brown, 2008). Particularmente em macacos-prego, diversos trabalhos apontam para a importância da aprendizagem social na aquisição de habilidades para quebra de frutos encapsulados com uso de ferramentas. Macacos pregos imaturos frequentemente ficam próximos aos indivíduos adultos durante o forrageamento, principalmente quando estes estão comendo itens novos, ou que os imaturos não conseguem obter sozinhos (Resende, 2004; Ottoni et al, 2005; Silva, 2008).

Contudo, não se pode afirmar com certeza se os jovens do PECB estão fazendo o mesmo que os adultos, ou o contrário. De qualquer forma, embora os imaturos fiquem mais

próximos do macho dominante, o que afeta diretamente o comportamento alimentar desses indivíduos, a sincronização ocorreu entre todos os indivíduos do grupo, independentemente das relações de proximidade, inclusive entre imaturos, que apresentaram valores de resíduo ajustado altos. Resende e colaboradores (2004) verificaram que os jovens tendem a observar tanto os indivíduos com quem têm maiores relações de proximidade, quanto escolhem ativamente seus alvos de observação.

Agostini & Visalberghi (2005) verificaram que principalmente machos jovens e adultos, além serem vizinhos mais próximos mais frequentemente, tiveram uma dieta similar. As autoras afirmam que a aquisição dos hábitos alimentares de machos é socialmente mediada em função da proximidade entre machos jovens e adultos. Paukner e colaboradores (2009), afirmam que a imitação pode aumentar as relações de afiliação e empatia entre os indivíduos. Os autores verificaram que macacos-prego mantiveram relações afiliativas e de proximidade mais fortes com o experimentador que imitava seus comportamentos, e que este é um mecanismo que facilita a vida em grupo.

Nesse sentido, podemos afirmar que a sincronia de atividades no presente estudo é uma maneira dos imaturos estabelecerem relações afiliativas com os indivíduos adultos, em especial com o macho dominante, e que isso traz a vantagem da diminuição do risco de predação por poderem ocupar posições centrais no grupo, e ameniza a competição por alimento, já que com o aumento da empatia e afiliação, aumenta também a tolerância entre os indivíduos.

O presente trabalho tem uma importante contribuição para as idéias de Agostini & Visalberghi (2005), pois verificamos que os imaturos se alimentam simultaneamente dos mesmos itens alimentares que seus vizinhos mais próximos. No entanto, embora tenha ocorrido a sincronia de dieta, as categorias sexo/etárias apresentaram diferenças na composição da dieta em termos absolutos. Desse modo, a hipótese 1 de que os padrões

alimentares dos jovens são determinados pela aprendizagem social, que prevê que não existem diferenças entre as categorias sexo/etárias, não foi plenamente confirmada.

Porém, é necessário considerar que a população estudada no PECB não explora itens alimentares que exijam habilidades complexas para extração, embora nesta área haja uma baixa disponibilidade de alimento. Talvez em populações que realmente dependam de itens difíceis de obter, a aprendizagem socialmente mediada seja um mecanismo imprescindível para a sobrevivência dos imaturos.

### **5.3 - Os padrões alimentares dos imaturos são determinados por fatores físicos como força e destreza?**

Gunst e colaboradores (2008) estudaram a extração de larvas de insetos dentro de galhos de bambu por indivíduos imaturos. As autoras verificaram que, além de processos de facilitação social e realce de estímulo ou de local (*stimulus* ou *local enhancement*, Whiten & Ham, 1992), essa atividade é influenciada pela maturação física dos indivíduos.

Dentre as categorias sexo/etárias estudadas nesta pesquisa, adultos e imaturos diferem quanto ao substrato em que são buscados os invertebrados. Machos e fêmeas adultos preferem bromélias, em geral as maiores (obs. Pessoal), enquanto imaturos (jovens e infantes) preferem folhas e galhos como substrato para a busca de invertebrados. É sabido que os jovens buscam por itens mais fáceis de obter (Janson & van Schaik, 1993), logo é possível que a alta frequência do forrageamento por invertebrados em folhas apresentada pelos imaturos seja um reflexo desta característica.

Dentre os itens alimentares explorados pelo grupo Pimenta 1, o único que requer força e destreza para extração é o pecíolo da folha de palmeira. De fato, os adultos apresentaram uma frequência acima da esperada para o forrageamento deste tipo de folha, enquanto os jovens apresentaram uma frequência maior para o consumo da base da roseta de bromélias.

Desse modo, a falta de habilidades e força seria um determinante dos padrões alimentares dos jovens, não fosse o fato dos infantes, assim como os adultos, explorarem o pecíolo da folha de palmeira em uma frequência acima da esperada.

Se a falta de força fosse um fator determinante da dieta dos jovens, os infantes não deveriam forragear por esse item mais do que por bromélias. Se os jovens, que possuem força e habilidades motoras mais desenvolvidas que os infantes, não exploraram o pecíolo da folha de palmeira, os infantes teriam menos chances ainda de obter sucesso na exploração deste tipo de recurso. Além disso, os jovens, ao contrário dos infantes, forragearam por frutos em frequências abaixo da esperada. Portanto, tais resultados não confirmam a hipótese 2, de que a falta de forças e habilidades específicas para o forrageamento seja um determinante dos padrões alimentares dos imaturos, e prevê que os imaturos em geral deveriam forragear mais por frutos, uma vez que este é um recurso facilmente obtido.

#### **5.4 - A teoria de aversão ao risco explica os padrões alimentares dos jovens?**

Para uma análise mais precisa, seria necessário medir a ingestão de alimento. De fato, o tempo gasto em forrageamento não mede a taxa de ingestão de alimento (ver Stammati et al., 2008). Porém, a definição de forrageamento utilizada nesta pesquisa envolve, também, a ingestão de alimento. Portanto pode se afirmar que o tempo que os animais se dedicaram ao forrageamento é proporcional à ingestão de alimento.

Em números absolutos, os jovens não se dedicaram mais ao forrageamento do que os adultos, ao invés disso, se deslocaram numa frequência acima da esperada. No entanto, é necessário considerar que a demanda metabólica é determinada pelo tamanho e peso do corpo. Janson e van Schaik (1993) partem do princípio de que a taxa metabólica varia em uma proporção de 0,75 em relação ao peso corporal (ver Kleiber, 1961). Se os jovens têm em média 50 – 70% do peso das fêmeas, e se os custos de gravidez/lactação e crescimento são

equivalentes, então os jovens possuem 60 – 80 % da demanda energética das fêmeas e deveriam, portanto, investir em média 70% do que é investido pelas fêmeas em forrageamento. No entanto, os autores verificaram que entre os primatas, os jovens investem uma média de 105% do que é investido pelas fêmeas nesta atividade, ou seja, 35% além do necessário. Ainda segundo os autores, este é um indicativo da ineficiência de forrageamento dos jovens.

Hanya (2003) aplicou esse princípio em seu estudo com macacos japoneses, e não encontrou diferenças significativas entre o tempo gasto em forrageamento entre jovens e adultos. Já Rothman e colaboradores (2008), verificaram que, com base no tamanho corporal, jovens gorilas se dedicaram mais ao forrageamento do que as fêmeas e o macho dominante.

Se for utilizado o mesmo raciocínio para os dados obtidos nesta pesquisa, verifica-se que, se os jovens dedicassem 70% do que é dedicado pelas fêmeas ao forrageamento (63,4%), essa atividade deveria corresponder a 44,38% do orçamento de atividades dos jovens. No entanto, o forrageamento dos jovens corresponde a 57,22% de seu orçamento de atividades, que por sua vez equivale a 90,25% do tempo gasto pelas fêmeas nesta atividade.

Dessa forma, foi comprovada uma das previsões feitas na hipótese 3, de que os jovens dedicam mais tempo ao forrageamento do que os adultos em virtude de sua ineficiência de forrageamento.

Quando analisamos as interações agonísticas direcionadas aos jovens em contexto alimentar, verificamos que estes foram alvos frequentes dessas interações, que corresponderam a quase metade do total observado para o grupo. Desse modo a previsão feita na hipótese 3, de que os jovens sofrem com a competição direta por alimento por serem alvos frequentes de interações agonísticas em contexto alimentar.

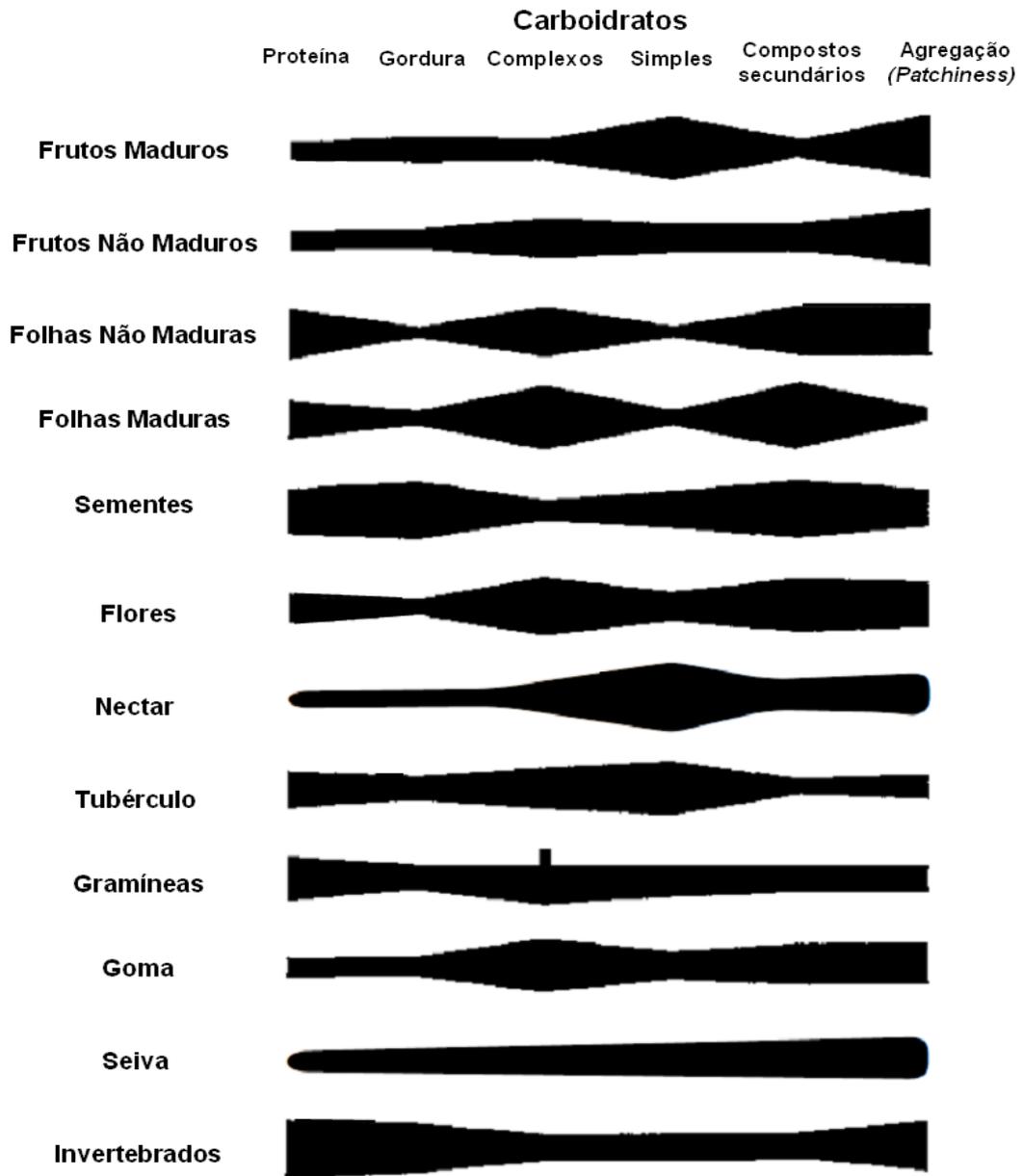
Moreira (em preparação) analisou variações no cortisol nos indivíduos do grupo, e encontrou uma elevação na taxa desse hormônio em jovens e infantes correlacionada a uma

diminuição no tempo de forrageamento por frutos, mas não encontrou o mesmo para os indivíduos adultos, sugerindo que os imaturos são os mais afetados pela competição por alimento, pois o decréscimo de frutos diminui a disponibilidade de alimento. Desse modo, os resultados apresentados corroboram o modelo de Janson & van Schaik (1993).

Por outro lado, a previsão de que os jovens adotam uma estratégia de forrageamento que visa à diminuição da competição por alimento, consumindo principalmente folhas e invertebrados, que são itens abundantes e regularmente distribuídos no ambiente, foi apenas parcialmente confirmada. Os jovens apresentaram uma frequência de consumo de invertebrados acima da esperada, porém o mesmo não foi encontrado para o consumo de folhas.

### **5.5 - Os imaturos adotam estratégias alimentares com base em sua demanda nutricional?**

Para inferir o conteúdo nutricional dos itens alimentares consumidos pelos macacos-prego do PECB, foi utilizada, como parâmetro, a compilação feita por Garber (1987) (Figura 57). Embora o conteúdo desta compilação não reflita fielmente o valor nutricional dos itens alimentares presentes no PECB, este instrumento serve como base para análise, e apesar de variações quantitativas no conteúdo nutricional, de modo geral não existem variações qualitativas (Clymer, 2006).



**Figura 57** – Qualidade nutricional dos principais itens alimentares da dieta de primatas (modificado de Garber, 1987).

Os resultados mostraram que as fêmeas adultas e os infantes alimentam-se mais de frutos, jovens alimentam-se mais de invertebrados e machos adultos de folhas. Diferentes dietas sugerem diferentes pressões nutricionais resultantes de diferentes pressões ontogenéticas, sociais e reprodutivas, que por sua vez requerem diferentes balanços na ingestão de carboidratos, proteínas, ácidos graxos e minerais (Milton, 1984).

Como já citado anteriormente, o período de maior demanda nutricional do ciclo de vida dos primatas ocorre durante o desenvolvimento dos imaturos e as fases de gestação e lactação das fêmeas maduras. Os machos adultos precisam de grande quantidade de calorias e proteínas para acasalar e manter a hierarquia, bem como defender o grupo de potenciais invasores (Clymer, 2006).

As fêmeas observadas no grupo estavam em fase de lactação e/ou gestação durante todo o período de coleta. Sendo assim, é vantajoso que o ganho energético seja maximizado por esses indivíduos. Uma das maneiras de fazê-lo é aumentar a ingestão de carboidratos, que se encontram em maior concentração nos frutos maduros (Garber, 1987). Isso explicaria por que as fêmeas observadas nesse estudo forragearam por mais por frutos do que por os outros itens alimentares.

No caso dos infantes, o alto investimento em deslocamento para acompanhar o grupo, que aumenta a o gasto energético do indivíduo, e a necessidade calórica para o desenvolvimento surtiu o mesmo efeito observado nas fêmeas, com um ganho adicional de carboidratos proporcionado pelo alto investimento também no consumo de flores. Além disso, os infantes tiveram acesso garantido às fruteiras devido à forte relação de proximidade com o macho dominante. A dieta dos machos adultos, por outro lado, não foi compatível com a idéia de demanda nutricional, pois os indivíduos desta categoria consumiram mais folhas, que são recursos de baixa qualidade nutricional.

Em relação aos jovens, além da quantidade de proteínas necessárias para manutenção corporal, são necessárias doses extras para o crescimento estrutural (novos tecidos) e isso explicaria por que os jovens forragearam mais por invertebrados. Samonds & Hegsted (1978) verificaram que o aumento na ingestão de proteína aumentou a taxa de crescimento dos imaturos de *C. albifrons* e *C. apella*. Os resultados encontrados para a dieta de jovens e infantes são compatíveis com a demanda energética típica da idade e com outros estudos.

Rothman e colaboradores (2008) também verificaram a qualidade nutricional da dieta entre categorias de sexo e idade e encontraram que a ingestão de proteínas de fêmeas adultas e jovens foi superior a do macho dominante. Agestuna (2001) encontrou resultados parecidos, ao verificar que a dieta de macacos japoneses jovens contém uma quantidade significativamente maior de invertebrados em sua composição.

Hanya (2003) encontrou diferenças etárias na composição da dieta de macacos japoneses, e afirma que os adultos forrageiam por itens ricos em fibras e de baixo valor nutricional, porém abundantes e menos esparsos no ambiente, enquanto os jovens preferem proteína animal, ou seja, a dieta dos jovens é baseada em itens de alto valor nutricional. O autor afirma ainda, que os jovens tendem a consumir menos folhas devido ao fato deste item possuir um alto teor de fibras, o que dificulta a digestão. Isto pode explicar porque os jovens do PECB consumiram menos folhas do que os adultos. Além disso, os invertebrados são ricos em lipídios enquanto as folhas não, e este talvez seja um macronutriente importante durante esta fase da vida. Vale lembrar ainda, que este resultado é compatível com o que é afirmado por Janson & van Schaik (1993), que os jovens preferem itens alimentares mais ricos, principalmente de proteínas, e de fácil digestão.

Os resultados encontrados confirmam a hipótese 4, de que os imaturos regulam a sua dieta com base na demanda nutricional típica da idade, pois preferem alimentos ricos em proteína. E são compatíveis com o encontrado pelos diversos estudos (por ex. Altmann, 1998; Clymer, 2006). Além disso, não foram encontradas diferenças significativas entre as estações na composição da dieta dos jovens, mostrando que os jovens realmente parecem priorizar o consumo de proteínas, e forragear por invertebrados talvez seja uma boa estratégia de forrageamento, já que este item alimentar tem uma disponibilidade mais constante no ambiente.

## 5.6 – Considerações finais

A questão sobre como a extensão do período de juventude pode ter sido selecionada nos primatas permanece em aberto. O modelo proposto por Janson & van Schaik (1993) encontrou fortes indícios de confirmação neste estudo. Para Pereira e Leigh (2003), este modelo deve ser estendido com a análise detalhada de dados ontogenéticos, comportamentais e ecológicos do maior número de espécies possível, e que leve em consideração o crescimento e desenvolvimento em diferentes fases da juventude e infância. Por outro lado, é indiscutível a importância da aprendizagem social e do tamanho cerebral no prolongamento da juventude e nos padrões alimentares dos primatas e no surgimento e difusão de tradições comportamentais.

É necessário que haja um consenso sobre a definição de juventude. Del Giudice e colaboradores (2009) afirmam que a juventude é uma fase de transição, em que são expressas as estratégias reprodutivas de cada sexo, de modo que a seleção sexual também tem um papel importante neste período da vida. Nesse sentido, as autoras afirmam que uma boa maneira de definir a juventude é considerar as mudanças hormonais que ocorrem na puberdade. Análises dos hormônios são instrumentos importantes no estudo de juvenis, como evidenciado pelos dados de Moreira (em preparação), os jovens sofrem aumentos nos níveis de cortisol durante os períodos de escassez de frutos.

Para uma melhor compreensão da importância de cada item alimentar nas estratégias de forrageamento, são necessários estudos do valor nutricional dos alimentos, que levem em consideração a taxa de ingestão, o metabolismo e as necessidades nutricionais dos animais.

## 6 – CONCLUSÕES

-Foram encontradas diferenças sexo/etárias nos padrões alimentares do grupo de *C. nigritus* estudado no Parque Estadual Carlos Botelho.

-A baixa disponibilidade de alimento exigiu que o desmame ocorresse de maneira precoce no PECB. O fato dos indivíduos não dependerem de itens alimentares de difícil extração e o papel cuidador do macho dominante desempenharam um papel importante na promoção da independência.

-As fêmeas e os infantes consumiram mais frutos, que são ricos em carboidratos, os machos preferem as folhas que são recursos abundantes, enquanto os jovens preferem os invertebrados que são importantes fontes de proteínas e gordura.

-Embora tenham sido encontradas evidências para a confirmação de três das hipóteses formuladas, o comportamento alimentar dos jovens no PECB foi mais bem explicado pela teoria de aversão ao risco (Janson & van Schaik, 1993), e pela demanda nutricional para crescimento do cérebro e corpo (Altmann, 1998). No entanto, foi observada uma forte influência social no orçamento de atividades e na composição da dieta de jovens e infantes e as hipóteses testadas não são mutuamente exclusivas.

-Os resultados encontrados no presente estudo fornecem uma importante contribuição para a compreensão das estratégias de forrageamento adotadas por primatas jovens e para explicar a maturação tardia nesses animais.

## 7 – Referências Bibliográficas

AGETSUMA, N. (2001) Relation between age-sex classes and dietary selection of wild Japanese monkeys. *Ecological Research* 16:759–763

AGOSTINI, I. & VISALBERGHI, E., (2005). Social Influences on the Acquisition of Sex-Typical Foraging Patterns by Juveniles in a Group of Wild Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, 65: 335-351.

ALTMANN, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 223 - 265.

ALTMANN, S. A. 1998, *Foraging for Survival: Yearling Baboons in Africa*. University of Chicago Press, Chicago.

ALTMANN, J. & ALBERTS, S.C., (2005) - Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 490-501.

BALDOVINO, M. C. (2005). Los comportamientos aloparentales en los monos cai (*Cebus apella*) silvestres del Parque Nacional Iguazú, Argentina. Em: *Anais do XI Congresso Brasileiro de Primatologia*, pp 55. Porto Alegre, RS.

BARTON, R. A., (1999). The evolutionary ecology of the primate brain. In (P. Lee, 1999 Eds) *Comparative Primate Socioecology*. pp 94-167. Cambridge: Cambridge University Press.

BELL R. H. V. (1971) A grazing system in the Serengeti. *Scientific American* **225**: 86–93.

BEISIEGEL, B.M. (1999). *Contribuição ao estudo da história natural do cachorro do mato, Cerdocyon thous e do cachorro vinagre, Speothos venaticus*. Tese Doutorado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.

BERMAN, C. M. (1980). Mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago: A comparison with captive pairs. *Animal Behaviour*, 28: 860-873.

BERMAN, C. M. (1982). The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys. I. Social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, 30: 149-162.

BROWN, A.D.; COLILLAS, O.J. (1983). Ecologia de *Cebus apella*. In: *Anais do 1º Congresso Brasileiro de Primatologia*. Belo Horizonte.

BROWN, A. D. & ZUNINO, G. E. 1990. Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia primatologica*, **54**, 187–195.

CHAPMAN, C. A., AND CHAPMAN, L. J. (2002). Foraging challenges of red colobus monkeys: Influence of nutrients and secondary compounds. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 133: 861–875.

CLYMER, C. A. (2006). Foraging responses to nutritional pressures in two species of cercopithecines: *Macaca mulatta* and *Papio ursinus*. Dissertação de mestrado. Georgia State University.

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

COUSSI-KORBEL, S. & FRAGASZY, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, *50*, 1441-1553.

DEL GIUDICE, M., ANGELERI, R. & MANERA, V. (in press) The juvenile transition: A developmental switch point in human life history. *Developmental Review*. 29:1-31

DIAS, A.C.; CUSTODIO FILHO, A.; FRANCO, G.A.D.C.; COUTO, H.T.Z. (1995). Estrutura do componente arbóreo em um trecho de floresta pluvial atlântica secundária – Parque Estadual Carlos Botelho. *Revista do Instituto Florestal*, *7* (2): 125 – 155.

DI BITETTI, M. S. & JANSON, C. (2001). Reproductive socioecology of tufted capuchins (*Cebus apella nigrurus*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, *22* (2): 127-142.

DOMINGUES, E.N.; SILVA, D.A. (1988). Geomorfologia do Parque Estadual de Carlos Botelho. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*, *42*: 71 - 105.

DUNBAR, R.I.M. (1992). Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology* *31*: 35-49.

FEDIGAN, L. M. (1982). Growing up, the ontogeny of sex differences: Ontogeny and socialization. Em: *Primate Paradigms*. pp. 175-197. The University of Chicago Press

FELTON, A.M., FELTON, A., RAUBENHEIMER, D., SIMPSON, S.J., FOLEY, W.J., WOOD, J.T. & LINDENMAYER, D.B. (2009) Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology*. *20*:685 – 690.

FERREIRA, R. G., IZAR, P., LEE, P. (2006). Exchange, Afiliation, and Protective Interventions in Semifree-ranging Brown Capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 68: 765-776.

FOGAÇA, M. D. (2009). Escolha de árvore e sítio de dormir e sua influência na rota diária de um grupo de *Cebus nigrinus*, no Parque Estadual Carlos Botelho, SP. Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

FRAGASZY, D. M., (1990). Sex and age differences in the organization of behavior in wedge-capped capuchins, *Cebus olicaceus*. *Behavioral Ecology*, 1: 81 – 94

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*, 111 (2): 201-211.

FRAGASZY, D. M., & BOINSKI, S. (1989). The ontogeny of foraging in Squirrel monkeys, *Saimiri oerstedii*. *Animal Behaviour*, 37: 415 – 428.

FRAGASZY, D. M., VISALBERGHI, E., AND ROBINSON, J. G. (1990). Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatologica*. 54: 114-118.

FRAGASZY, D. M., & BOINSKI, S. (1995). Patterns of individual diet choice and efficiency of foraging in wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109 (4): 339-348.

FRAGASZY, D. M. & BARD, K. (1996). Comparison of development and life history in *Pan* and *Cebus*. *International Journal of Primatology*, 18 (5): 683-701.

FRAGASZY, D. M. & VISALBERGHI, E. (2001). Recognizing a swan: socially-biased learning. *Psychologia*, 44, 82-98.

FRAGASZY, D. M., VISALBERGHI, E., FEDIGAN, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: The biology of the Genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.

FRAGASZY D, IZAR P, VISALBERGHI E, OTTONI EB, DE OLIVEIRA MG (2004B). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology* 64: 359–366.

FREESE, C.H.; OPPENHEIMER, J.R. (1981). The Capuchin Monkeys, Genus *Cebus*. In: *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 1. A.F. Coimbra-Filho; R.A. Mittermeier, eds. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

GALEF, B. G. Jr., GIRALDEAUT, L. A. (2001). Social Influences on Foraging in Vertebrates: causal mechanisms and adaptative functions. *Animal Behaviour*, 61: 3 – 15.

GALETTI, M. (1990). Predation on the squirrel, *Sciurus aestuanus* by capuchin monkeys, and *Cebus apella*. *Mammalia*, 54: 152 - 154.

GALETTI, M.; PEDRONI, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semi-deciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10 (1): 27 - 39.

GALLOWAY, A. T., ADESSI, E., FRAGASZY, D., VISALBERGHI, E. (2005). Social Facilitation of Eating Familiar Food in Tufted Capuchins (*Cebus paella*): does it involve behavioral coordination?. *International Journal of Primatology*, 26(1): 181-189.

GARBER, P.A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Annual Review of Anthropology*. 16:339-364.

GODFREY, L. R., SAMONDS, K.E., JUNGERS, W. L., SUTHERLAND, M. R., IRWIN, M. T. (2004). Ontogenetic correlates of diet in malagasy lemurs. *American Journal of Physical Anthropology*, 123: 250 – 276.

GROVES, C. P. (2001). *Primate taxonomy*. Washington, DC, Smithsonian Institution Press.

GUNST, N., BOINSKI, S. & FRAGASZY, D.M. (2008). Acquisition of foraging competence in wild brown capuchins (*Cebus apella*), with special reference to conspecifics' foraging artefacts as an indirect social influence. —*Behaviour* 145: 195-229.

HANYA, G. 2003: Age differences in food intake and dietary selection of wild Japanese macaques. *Primates* 44, 333—339.

HARVEY, P. H. & CLUTTON-BROCK, T. H. (1985). Life history variation in primates. *Evolution*, 39: 559-581.

ILLIUS, A. W., TOLKAMP, B. J. & YEARSLEY, J. 2002. The evolution of the control of food intake. *Proceedings of the Nutrition Society*, 61, 465–472.

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

IZAR, P. (1994). *Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.

IZAR, P. (2004). Female social relationship of *Cebus apella nigrinus* in a Southeastern Atlantic forest: na analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141: 71 - 99.

IZAR, P.; SATO, T. (1997). Influência de abundância alimentar sobre a estrutura de espaçamento interindividual e relações de dominância em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). In: *A Primatologia no Brasil 5*. S. Ferrari; H. Schneider, eds., Belém, PA.

IZAR, P.; FERREIRA, R. G. Socioecologia de macacos-prego (*Cebus apella*) selvagens e provisionados: Uma análise comparativa. In: XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PRIMATOLOGIA, 2005, Porto Alegre. Anais... Porto Alegre: PUCRS, 2005. p. 38, B-029.

IZAWA, K. (1979). Foods and Feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 20: 57 - 76.

JANSON, C. H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behaviour Ecology Sociobiology*. 18, 125-138.

JANSON, C.H.; STILES, E.W.; WHITE D.W. (1986). Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. In: *Frugivores and seed dispersal*. A. Estrada; T.H. Fleming, eds. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

JANSON, C. H. 1990a. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*., 40: 910-921.

JANSON, C. H.; van SCHAIK, C. P. (1993). Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. In (M. Pereira & L. Fairbanks, Eds) *Juvenile Primates*, pp. 62-73. New York: Oxford University Press.

JOFE, T. H. (1997). Social pressures have selected for an extend juvenile period in primates. *Journal of Human Evolution*, 32: 593-605.

JOHNSON, S. E. & BOCK, J. 2004: Trade-offs in skill acquisition and time allocation among juvenile chacma baboons. *Human. Nature*. 15, 45—62.

KLEIBER, M. 1961. *The Fire of Life*, New York: Wiley.

KREBS, J. R., & DAVIES, N. B. (1993). *An introduction to behavioral ecology*. Oxford: Blackwell.

LEE, P. (1997) The meanings of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*; 5:87– 96.

MACARTHUR, R. H. PIANKA, E. R. 1966. On optimal Use of a patchy Environment. *American Naturalist*. 100:603-9

MACKINNON, K. C. 2006: Food choice by juvenile capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in a tropical dry forest. In: *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation* (Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. & Luecke, L., eds). Springer, New York, pp. 349—365.

MANNU, M. (2002). Uso espontâneo de ferramentas por macacos-prego em condições de semi-liberdade: descrição e demografia. Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

MILTON, K. (1981). Distribution Patterns of Tropical Plant Foods as an Evolucionary Stimulus to Primate Mental Development. *American Anthropologist*, New Series, 83, No 3. (Sep., 1981), pp. 534-548.

MILTON, K (1998). Nutritional characteristics of wild primate foods: do the diets of our closest living relatives have lessons to us? *Nutrition* 1999; 15: 488–498.

MITTERMEIER, R.A.; COIMBRA-FILHO, A.C. (1982). Distribution and Conservation of New World Primate Species used in Biomedical Research. In: *Reproduction in New World Primates*. J. Hearn, ed. MTP Press, Hingham.

NAPIER, J.R.; NAPIER, P.H. (1967). *A Handbook of Living Primates*. Academic Press, New York.

NAKAI, E. S. (2007). Fissão-fusão em *Cebus nigritus*: flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes. Dissertação de mestrado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

NEGREIROS, O.C.; CUSTODIO FILHO, A.; DIAS, A.C.; FRANCO, G.A.D.C.; COUTO, H.T.Z.; VIEIRA, M.G.; MOURA NETTO, B.V. (1995). Análise estrutural de um trecho de floresta pluvial tropical, Parque Estadual de Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras (SP - Brasil). *Revista do Instituto Florestal, São Paulo*, 7, 1 – 33.

NICOLSON, N. A. (1987). Infants, mothers, and other females. In: *Primates Societies*. Eds. Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. and Struhasaker, T. T. pp. 330-342. The University of Chicago Press, Chicago and London.

OFTEDAL, O. T. (1991) The nutritional consequences of foraging in primates: The relationship of nutrient intakes to nutrient requirements. *Philosophical Transactions. Biological Sciences*. 334:161-170

OTTONI, E. B., RESENDE, B. D. & IZAR, P. (2005). Watching the best nutcracking: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about other's tool using skills. *Animal Cognition*, 24, 215-219.

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

PANGEL, M. D.; HARVEY, P. H. (1993). Evolution of juvenile period in mammals. In (M. Pereira & L. Fairbanks, Eds) *Juvenile Primates*, pp. 28-37 . York: Oxford University Press.

PAUKNER, A., SUOMI, S. J., VISALBERGHI, E., & FERRARI, P. F. (2009). Capuchin monkeys display affiliation toward humans who imitate them. *Science*, 325(5942), 880–883.

PEREIRA, M. E.; ALTMANN, J. (1985). Development of social behaviour in free-living non-human primates. In (E. S. Watts, Ed.) *Nonhuman Primate Models for Human Growth and Development*. Pp. 217-309. New York: Blank Liss.

PEREIRA, M. E.; FAIRBANKS, L. A. (1993). *Juvenile Primates*, pp. 3-12. New York: Oxford University Press.

PERES, C.A. (1993). Structure and spatial organization of an Amazonian terra firme forest primate community. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 259 - 276.

PERES, C.A. (1994). Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26 (1): 98 - 112.

PFEIFER, R.M.; CARVALHO, W.A.; SILVA, D.A.; ROSSI, M.; MENDICINO, L.F. (1986). Levantamento semi-detalhado dos solos do Parque Estadual de Carlos Botelho. *Boletim Técnico do Instituto Florestal, São Paulo*, 40, 75 - 109.

POLLARD, A. K. & BLUMSTEIN, D. T. (2008). Time allocation and the evolution o group size. *Animal Behaviour*, 76(5): 1683 – 1699.

PONTZER, H.; WRANGHAM, R. W. (2005). Ontogeny of ranging in wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 27: 295-309.

PRESOTTO, A. (2009). Mapas Cognitivos de primatas: análise de movimentos e rotas de *Cebus apella nigritus* apoiada por sistemas de informação geográfica. Tese de Doutorado. Departamento de Geografia, Faculdade de Filosofia Letras História e Ciências Sociais USP.

RAPAPORT, L. G., BROWN, G. R., (2008). Social Influences on Foraging Behavior in Young Nonhuman Primates: Learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology*, 17: 189 – 201.

RAUBENHEIMER, D., SIMPSON, S.J. & MAYNTZ, D. (2009) Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 23, 4–16.

RESENDE, B. D. (2004). Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em situação de semi-liberdade. Tese de Doutorado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

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

RESENDE, B. D.; IZAR, P.; OTTONI, E. B. (2004). Social play and spatial tolerance in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, v. 6, n. 1, p. 55-61, 2004.

RÍMOLI, A. O. (1998). Desenvolvimento comportamental do muriqui (*Brachyteles arachnoides*) na Estação Biológica da Caatinga, Minas Gerais . Tese de doutorado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

RÍMOLI, J. *Ecologia de um grupo de macacos-prego (Cebus apella nigrurus, Goldfuss, 1809; Primates, Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga (MG): Implicações para a Conservação de Fragmentos de Floresta Atlântica*. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas)-Universidade Federal do Pará, Belém, Pará 2001.

ROSS, C. & JONES, K. (1999). Socioecology and the evolution of primate reproductive rates. In: *Comparative primate socioecology* (Lee, P., ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p. 73-110.

ROTHMAN, J.M., DIERENFELD, E.S., HINTZ, H.F. & PELL, A.N. (2008b) Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex, and season. *Oecologia*, 155, 111–122.

RYLANDS, A. B., KIERULFF, M. C., MITTERMEIER, R. A. (2005). Notes on the Taxonomy and Distributions of the Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Ludiana*, 6, 97-110.

SAMONDS, K. W. & HEGSTED, D. M. (1978) Protein deficiency and energy restriction in young cebus monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 75: 1600–1604.

SATO, T. (1991). O estudo do comportamento através da teoria dos grafos. *Biotemas*, 4: 96 – 109.

SCHIEL, N., HUBER, L. (2006). Social Influences on the Development of Foraging Behavior in Free-Living Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 68: 1150 – 1160.

SILVA, E. R. D. (2008). Escolha de alvos coespecíficos na observação do uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus libidinosus*). Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

SIMPSON, S. J., SIBLY, R. M., LEE, K. P., BEHMER, S. T. & RAUBENHEIMER, D. (2004) Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behavior*. 68, 1299–1311.

SIMPSON, S. J., RAUBENHEIMER, D. (2005). Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity Reviews*; 6:133–42.

STONE, A. I. (2007). Ecological risk aversion and foraging behaviors of juvenile Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Ethology*, 113: 782 – 792.

STRIER, K. B. (1993). Growing up in a patrifocal society: Sex differences in the spacial relations of imature muriquis. Em: *Juvenile Primates*. Eds. M. E. Pereira & Fairbanks, Oxford University Press, N. Y.

STRIER, K. B. (2003). *Primate behavioral ecology*. Boston: Allyn and Bacon.

TAIRA, J. T. (2007). Consumo do palmito Jussara (*Euterpe edulis*) por macacos-prego (*Cebus nigritus*): Estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um *gourmet*?. Dissertação de Mestrado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

TAIRA, J. T., VERDERANE, M. P., OTTONI, E. B. & IZAR, P. (2002). Exploração das palmeiras *Euterpe edulis* e *Archontophoenix cunninghamiana* por duas populações de macacos-prego (*Cebus apella*). Em: *Anais do XX Encontro Anual de Etologia*, Ed. Albuquerque, F. S., pp. 326.

TERBORGH, J. (1983). *Five new world primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton.

VERDERANE, M. P. *Estilos de Cuidado Materno e Desenvolvimento das Relações Sociais de Infantes de Macacos-prego, Cebus apella, de 0 a 18 Meses de Idade*. 2005. 150f.

Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental)-Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo 2005.

VERDERANE, M. P., NEVES, P. M. & IZAR, P. (2005). Ontogênese dos comportamentos alimentar e locomotor de filhotes de macacos-prego (*Cebus apella*) em um grupo em semi-liberdade. Em: Anais do XI Congresso Brasileiro de Primatologia, pp 56.

VISALBERGHI, E. & MCGREW, W. C. (1997). *Cebus* meets *Pan*. *International Journal of Primatology*, 18 (5): 677-681.

WALTERS, J. R. (1987). Transition to adulthood. Em: *Primates Societies*. Eds. Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. and Struhasaker, T. T. The University of Chicago Press, Chicago and London.

WHITEN, P. L. (1987). Infants and adult males. In: *Primates Societies* (Ed. By B. B. Smuts, D. L.; Cheney, R. M.; Seyfarth, R. W.; Wrangham, & T. T. Struhasaker), pp. 343-357. Chicago: University of Chicago Press.

ZHANG, S. (1995). Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 16 (3): 489 – 507

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

WRANGHAM, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*; 75, p. 262-300.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)