



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
NÚCLEO DE TEORIA E PESQUISA DO COMPORTAMENTO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM TEORIA E PESQUISA DO
COMPORTAMENTO

Interações e relações sociais de macaco-prego (*Sapajus apella*) em cativeiro com isolamento do indivíduo durante a alimentação: um estudo descritivo

Andrei de Souza Simões

Belém-PA

2013



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
NÚCLEO DE TEORIA E PESQUISA DO COMPORTAMENTO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM TEORIA E PESQUISA DO
COMPORTAMENTO

Interações e relações sociais de macaco-prego (*Sapajus apella*) em cativeiro com isolamento do indivíduo durante a alimentação: um estudo descritivo

Andrei de Souza Simões

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Teoria e Pesquisa do Comportamento. Esta pesquisa é financiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por meio de bolsa de mestrado.

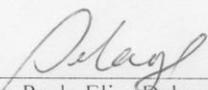
Orientadora: Prof. Dra. Marilice Fernandes Garotti

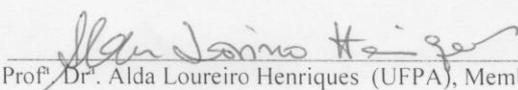
Belém-PA

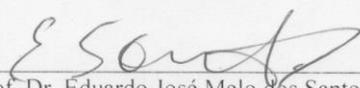
2013

**ATA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DO ALUNO ANDREI DE SOUZA SIMÕES,
REALIZADA NO DIA 29 DE AGOSTO DE 2013.**

Aos vinte nove dias do mês de Agosto de dois mil e treze, às quinze horas, na sala 09 do PPGTPC, reuniu-se a Banca Examinadora para a defesa de Dissertação de Mestrado do aluno Andrei de Souza Simões, intitulada: “Interações e Relações Sociais de Macacos-Prego (*Sapajus apella*) em Cativo com Isolamento do Indivíduo Durante a Alimentação: um estudo descritivo”. Fizeram parte da Banca Examinadora a Prof^ª. Dr^ª. Marilice Fernandes Garotti (UFPA – orientadora), Prof. Dr. Paulo Elias Delage (UEPA – membro), Prof^ª Dr^ª Alda Loureiro Henriques (UFPA – membro) e o Prof. Dr. Eduardo José Melo dos Santos (UFPA – membro). A Prof^ª. Dr^ª. Marilice Fernandes Garotti deu início à sessão apresentando o autor e o título do trabalho e discorrendo sobre a estrutura da sessão de defesa, combinada previamente pela Banca, de acordo com as normas regimentais. Inicialmente, o autor apresentou o trabalho em trinta minutos, sendo, em seguida, arguido pelos Professores Doutores Paulo Elias Delage, Prof. Dr. Eduardo José Melo dos Santos e Alda Loureiro Henriques, respectivamente, nessa ordem. A Prof^ª. Dr^ª. Marilice Fernandes Garotti teceu considerações sobre o trabalho, agradeceu as contribuições dos demais membros da Banca Examinadora e concedeu a palavra aos presentes que quisessem fazer comentários. Finalizada a sessão, a Banca reuniu-se e considerou a dissertação APROVADA COM MODIFICAÇÕES, tendo o aluno até 90 dias para realizar as alterações sugeridas pela banca. Não havendo mais nada a tratar, foi lavrada a presente Ata, que corresponde à verdade.


Prof. Dr. Paulo Elias Delage (UEPA), Membro.


Prof^ª. Dr^ª. Alda Loureiro Henriques (UFPA), Membro.


Prof. Dr. Eduardo José Melo dos Santos, (UFPA), Membro.

S593 Simões, Andrei de Souza.

Interações e relações sociais de macaco-prego (*Sapajus apella*) em cativeiro com isolamento do indivíduo durante a alimentação: um estudo descritivo / Andrei de Souza Simões; Orientadora Marilice Fernandes Garotti – Belém: UFPA, Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento; Programa de Pós-graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, 2013.

61fls. ils.

Dissertação (Mestrado em Teoria e Pesquisa do Comportamento) – Programa de Pós-graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento. Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento. Universidade Federal do Pará, Belém, 2013.

1. *Sapajus apella*. 2. Cativeiro. 3. Interação afiliativa. 4. Interação agonística. 5. Hierarquia de dominância. I. Garotti, Marilice Fernandes. II. Universidade Federal do Pará. III. Título.

“A ignorância suplica confiança mais frequentemente do que o conhecimento: são aqueles que sabem pouco, e não os que sabem muito, que afirmam tão positivamente que esse ou aquele problema nunca serão resolvidos pela ciência.”

(Charles Robert Darwin)

Agradecimentos

À minha orientadora, Dra. Marilice Fernandes Garotti, pelos ensinamentos.

Aos pesquisadores e estudantes da EEP e ao seu Didi.

À minha família, em especial aos meus pais, irmão, minha afilhada Theodora e sobrinho Fernão.

Aos espécimes humanos que tenho como amigos, em especial à Marina Mendonça e ao professor Leonardo dos Santos Sena.

A Charles Darwin, Ernst Mayr, Richard Dawkins, Edward O. Wilson, Alan Moore, Aleister Crowley; pensadores que mudaram o mundo em que vivo e o mundo que há em mim.

Sumário

Resumo.....	x
Descrição da espécie.....	13
Desenvolvimento ontogenético	13
Ecologia comportamental e distribuição geográfica	14
Interações, relações e estrutura social.....	16
Interações agonísticas e afiliativas em meio natural	18
Interações agonísticas e afiliativas em cativeiro.....	21
Hierarquia e dominância.....	22
Objetivos.....	26
Objetivo geral.....	26
Objetivos específicos	26
Método	27
Grupos estudados.....	27
Local de estudo e gaiolas de ambiente restritivo	28
Categorias comportamentais.....	29
Procedimentos	32
Análise dos dados	32
Árvore hierárquica e modelo de dominância.....	33
Resultados	34
Frequência das interações nas gaiolas	34
Dominância e hierarquia.....	44
Interações e relações diádicas.....	46
Discussão.....	49
Conclusões	54
Referências	56

Lista de Tabelas

Tabela 1. Características dos indivíduos observados e configuração das gaiolas.....	27
Tabela 2. Categorias e subcategorias comportamentais utilizadas neste estudo.....	30
Tabela 3. Frequências individuais nas subcategorias de comportamento na Gaiola G1.....	34
Tabela 4. Frequências individuais de subcategorias de comportamento na gaiola G2.....	36
Tabela 5. Frequências individuais de subcategorias de comportamento na gaiola G3.....	38
Tabela 6. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G1, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor, Ind – Indefinido).....	45
Tabela 7. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G2, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor, Ind – Indefinido).....	45
Tabela 8. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G3, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor).....	46

Lista de Figuras

Figura 1. Gaiolas onde residem os espécimes do estudo	28
Figura 2. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G1	35
Figura 3. Média, por indivíduo da Gaiola G1, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento	36
Figura 4. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G2	37
Figura 5. Média, por indivíduo da Gaiola G2, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento	38
Figura 6. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G3	39
Figura 7. Média, por indivíduo da Gaiola G3, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento	40
Figura 8. Média das frequências absolutas de comportamentos não interativos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)	41
Figura 9. Média das frequências absolutas de comportamentos afiliativos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)	42
Figura 10. Média das frequências absolutas de comportamentos agonísticos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)	43
Figura 11. Desvios padrão em cada gaiola estudada de cada subcategoria de comportamento	44
Figura 12. Árvore hierárquica parcial do grupo da gaiola G1, onde o membro hierarquicamente dominante está na base da árvore	45
Figura 13. Árvore hierárquica parcial do grupo da gaiola G2, onde o membro hierarquicamente dominante está na base da árvore	46
Figura 14. Árvore hierárquica linear do grupo da gaiola G3, onde o membro hierarquicamente mais dominante está dentro do retângulo e em dominância decrescente	46
Figura 15. Conteúdo das interações entre os membros de cada gaiola. (As setas partem do emissor em direção ao parceiro alvo da ação. Círculos azuis indicam a presença de machos e círculos vermelhos, a de fêmeas)	48

Simões, A. S. (2012). Interações e relações sociais de macaco-prego (*Sapajus apella*) em cativeiro com isolamento do indivíduo durante a alimentação: um estudo descritivo. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, UFPA, 61 páginas.

Resumo

O comportamento de grupos de *Sapajus apella* que vivem em ambiente natural, cativeiro e semi-cativeiro tem sido objeto de pesquisa científica. O termo cativeiro faz referência a condições ambientais planejadas com o propósito de assegurar a saúde e a qualidade de vida dos indivíduos, como caixas individuais de alimentação, rotas de fuga em caso de ataques físicos, ausência de fêmeas em algumas gaiolas, e mesmo a retirada de filhotes para garantir sua sobrevivência. Considerando que essas restrições minimizam parâmetros relevantes envolvidos na compreensão da estrutura social do macaco-prego, tais como cuidado parental, reprodução, forrageamento e pressão intra e entre grupos, este estudo tem como objetivo identificar e descrever as interações e relações observadas em ambientes de cativeiro. Para isto, as relações em três gaiolas da Escola Experimental de Primatas (UFPA) entre quatro indivíduos residentes em cada uma delas foram filmadas e, de acordo com a literatura, categorizadas como não interativas, afiliativas e agonísticas. Os registros das categorias foram realizados com base em sujeito focal, que permitiu detectar as diferentes interações e relações desenvolvidas neste cativeiro, bem como a elaboração de matrizes relativas à troca de favores sociais. Em resumo, observou-se uma redução de comportamentos agonísticos entre os indivíduos nas gaiolas quando comparados com dados da literatura para a espécie em ambiente natural; em uma das gaiolas, contendo quatro indivíduos juvenis, houve maior frequência de dois comportamentos afiliativos, brincadeira turbulenta e brincadeira social; a catação, uma das principais interações afiliativas em primatas, foi observada em baixa frequência, principalmente na gaiolas com adultos; houve alta frequência de comportamentos estereotipado nas gaiolas de adultos, mas não na de juvenis; e as hierarquias sociais foram parciais nas gaiolas de adultos, o que é normalmente observado apenas para grupos com vários indivíduos na natureza. Conclui-se, portanto, que as relações estabelecidas ao longo do tempo nas gaiolas servem para evidenciar o bem-estar dos grupos de indivíduos e são essenciais de serem conhecidas quando se pretende estudar animais em cativeiro.

Palavras-chave: *Sapajus apella*, cativeiro, interação afiliativa, interação agonística, hierarquia de dominância.

Simões, A. S. (2012). Social interactions and relationships of capuchin-monkey (*Sapajus apella*) in captivity with isolation of individual during isolation: a descriptive study. Master Degree Dissertation. Graduate Program in Behavior Research and Theory, UFPA, 61 pages.

Abstract

The behavior of groups of *Sapajus apella* living in natural surroundings, captive and semi-captive are reasons of many scientific studies. The term refers to restrictive environmental conditions planned for the purpose of ensuring the health and quality of life of individuals, as individual boxes of food, escape routes in case of physical attacks, no females in some cages and even the withdrawal of puppies to ensure their survival. Whereas these restrictions eliminate or minimize relevant parameters involved in understanding the social structure of the monkeys, such as kinship, reproduction, foraging and pressure within and between groups, this project aims to identify and describe the interactions and relationships observed in these contexts, which leads even the questions about the role of the alpha male in these environments. For this, the interactions of twelve individuals residing in three cages of Experimental School of Primates (UFPA) were recorded and, according to the literature, categorized as non-interactive, affiliative and agonistic. The records of the categories were performed based on sampling by observational record of events, focal subject. This technique allowed detecting different interactions and relationships developed in this captivity, and the design matrix for the exchange of social favors. In short, there was a reduction of agonistic behavior among individuals from each cage when compared to specimens in natural habitats; in one cage, harboring four juveniles, the highest frequency of affiliative behavior, rough and social play; grooming, one of main affiliative interactions in primates, was in low frequency, mainly among adults; there was a high frequency of stereotyped behavior in adult cages, but not in the juveniles'; partial social hierarchies were shown in adult's cages, which is normally observed only for large groups found in nature. In conclusion, relationships established through time in the cages highlight the well-fair of groups of individuals and are essential to be known when the aim is to study animals in captivity.

Keywords: *Sapajus apella*, captivity, affiliative interaction, agonistic interaction, dominance hierarchy.

Alguns estudos apontam diferenças entre o comportamento de espécies primatas em ambiente natural e em cativeiro e cativeiros normalmente possuem restrições espaciais e populacionais que podem interferir diretamente nestas diferenças (Barbosa & Motta, 2004). Como em qualquer outra espécie social, tais restrições podem ocasionar alterações relevantes nas interações sociais entre os indivíduos. Em primatas, a estrutura social de grupos de indivíduos pode ser alterada por diferentes motivações contextuais em ambientes natural e de cativeiro.

Neste trabalho, foi realizado um estudo de três grupos de quatro indivíduos cativos de *Sapajus apella*, uma espécie popular de macacos-prego, com o objetivo de comparar as diferenças no comportamento desses indivíduos. Para isso, foi enfocada a análise das interações afiliativas e agonísticas entre os membros dos grupos. Os grupos estavam contidos em gaiolas, cujas diferenças mais relevantes em relação ao ambiente natural é o espaço reduzido e o baixo número de indivíduos por gaiola, a contenção individual no momento da alimentação (tornando desnecessário concorrer com o co-específico não só para a obtenção/defesa de recursos, mas também diminuindo a motivação para forrageamento) e as possibilidades de fuga para escapar de ataques quando conveniente (inibindo comportamentos direcionados à defesa do grupo).

Este estudo se propõe a descrever as interações e relações sociais desenvolvidas nesse ambiente de cativeiro, e em última instância estimular estudos o uso de dados de interação social de indivíduos sendo criados em cativeiro para que seu bem-estar possa ser planejado com mais eficiência.

Descrição da espécie

O *Sapajus apella*, conhecido como *macaco-prego*, pertence à infraordem Platyrrhini, família Cebidae e subfamília Cebinae (Freese & Oppenheimer, 1981) era conhecido como *Cebus apella*. A taxonomia das espécies pertencentes ao gênero *Cebus* foi recentemente reformulada e a classificação utilizada neste trabalho segue a lista de espécies proposta por Rylands *et al.* (2012), , que já considera a espécie *Cebus apella* como *Sapajus apella*.

Morfologicamente, *Sapajus apella* são macacos de médio porte, pesando entre 2,5kg e 5,0kg, com moderado dimorfismo sexual (Fragaszy *et al.*, 2004). De acordo com Freese & Oppenheimer (1981), possuem cauda semipreênsil utilizada com fins de locomoção e também possuem cérebros relativamente grandes (Perry & Manson, 2008). No entanto, o tamanho absoluto do cérebro em relação ao corpo pode não ter relação direta com o desenvolvimento cognitivo e habilidades sociais.

Desenvolvimento ontogenético

Assim como em outras espécies de primatas, o desenvolvimento cerebral de macacos-prego depende particularmente de experiências no início da infância (Fragaszy *et al.*, 2004). O neonato de macaco-prego, tal como todos os primatas, é considerado um mamífero relativamente precoce e com comportamento altricial (Portmann, 1990), já que os filhotes recém-nascidos não conseguem manter sua temperatura corporal em ambientes inferiores a 32 graus Celsius, além de terem menos postura corporal e capacidade motora em relação a algumas espécies de primata do Novo e do Velho Mundo.

Apesar de possuírem cérebros grandes em relação aos seus corpos, o neonato macaco-prego, assim como o chimpanzé, possui cérebro pouco desenvolvido em relação ao total de

massa corporal (aproximadamente 40%; Frigaszy & Bard, 1997), denotando grande desenvolvimento cerebral após o nascimento. Sob esta perspectiva, é possível sugerir que podem haver semelhanças no aspecto de diversificação de comportamentos individuais entre o macaco-prego e a espécie humana, pois, como defendem Elman *et al.* (1996), o desenvolvimento neurológico extensivo após o nascimento intensifica as diferenças individuais.

Ecologia comportamental e distribuição geográfica

Espécies do gênero *Sapajus* ocorrem desde Honduras, na América Central, passando por Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, as Guianas e Brasil até o sul do Paraguai, , na América do Sul (Brown, 1986, 1989; Frigaszy et al., 2004; Marineros & Gallegos, 1998; Stallings, 1985). Assim, *Sapajus* é um dos gêneros de macaco do Novo Mundo com maior distribuição geográfica, o que sugere grande capacidade adaptativa Freese & Oppenheimer (1981). Lessa (2009) cita o estudo de Terborgh (1983), em uma área de preservação ambiental, o Parque Nacional de Manu, no Peru, em que o alcance do habitat de *Sapajus apella* foi de aproximadamente 80 ha; Lovejoy *et al.* (1986) ratificam estes dados, indicando que grupos de *Sapajus apella* necessitam de mais de 100 ha de ocorrência biogeográfica para se estabelecerem.

O forrageamento e deslocamento ocupam até 80% do tempo das atividades diárias dos *Sapajus* e os padrões de uso do espaço em ambiente natural durante deslocamento e forrageamento são complexos, pois, mesmo eles sendo onívoros, têm como principais elementos da sua dieta insetos e frutas (Lessa, 2009). Normalmente obedecem circunstancialmente a dois padrões específicos de forrageamento, sendo o primeiro de busca homogênea, quando forrageiam por insetos, e o segundo, de busca por folhas e frutas, o

padrão de forrageamento se torna errático e com dependência sazonal, demandando normalmente maior espaço de busca (Zhang, 1995; Lessa, 2009). Ottoni e Mannu(2001) relataram também a observação de uso de ferramentas para abrir castanhas, demonstrado por *Sapajus apella* no parque ecológico do Tietê, demonstrando o potencial de forrageamento dessa espécie.

Um aspecto relevante relacionado ao forrageamento de macacos-prego é a grande variação nas dietas entre grupos e mesmo entre espécimes de um mesmo grupo. Há também certa diferença entre padrões alimentares de machos e fêmeas, indicando que fêmeas forrageiam por mais tempo, enquanto que machos, comparativamente, caçam e se alimentam mais de insetos que as fêmeas (Fragaszy *et al.*, 2004). Esta diferença de padrões comportamentais de alimentação entre gêneros e mesmo entre indivíduos sugere grande adaptabilidade e flexibilidade alimentar dos macacos-prego, além de indicar diferenças de comportamento individual, sendo um diferencial importante entre grupos de macacos-prego.

No que diz respeito à distribuição dos indivíduos de um grupo de macacos-prego em ambiente natural, ela está relacionada não somente ao forrageamento em si, mas às pressões externas normalmente ausentes em cativeiro, como a predação, o que torna vantajoso que um indivíduo não se afaste demais de outro, pois o comportamento de vigilância é mais eficiente (Ruiter , 1986; Fragaszy *et al.*, 2004). No entanto, em certas condições de escassez de alimento a competição interna pode gerar dispersão, de onde pode-se deduzir que grupos maiores obtêm vantagens em relação a grupos menores, pois, com mais indivíduos, a busca por alimento se tornaria mais eficiente (Fragaszy *et al.*, 2004). Por fim, Fragaszy *et al.* (2004) citam o fato de maior possibilidade de sucesso reprodutivo, devido ao acesso a melhores recursos alimentares e maior probabilidade de sobrevivência de juvenis em

consequência de uma melhor defesa contra predadores, apesar da maior competição intra-grupo por alimento, menor tempo para descanso e maior exposição a parasitas e doenças.

Em cativeiro, como dito anteriormente, pressões externas normalmente presentes em ambiente natural deixam de existir levando a questionamentos acerca das variações de comportamento oriundas destas diferenças ambientais (Barbosa e Mota, 2004).

Interações, relações e estrutura social

Deag (1981) define o comportamento social como “a interação entre, pelo menos, dois indivíduos de diferentes ou de mesma espécie”. Este argumento é válido, por sua generalidade, para ambientes natural e de cativeiro, porém o foco de estudos de comportamento animal ocorre em ambientes naturais, já que as restrições impostas pelos cativeiros, mesmo os com enriquecimento ambiental, são modificadoras dos ambientes onde as espécies se adaptaram e evoluíram.

O comportamento social é muito importante como instrumento de comunicação social para primatas como um todo e macacos-prego em particular (Perry & Manson, 2008). A evolução do comportamento social em primatas possui várias hipóteses para explicá-la, incluindo a proposta de Alexander (1974), que considera que a pressão de predação foi o fator determinante para viver em grupos, e a de Wrangham (1980), que encontra no forrageamento em grupo a pressão seletiva determinante para o desenvolvimento da sociabilidade. Outra hipótese importante, proposta inicialmente para macacos do Velho Mundo e ainda em estágios iniciais para algumas espécies do Novo Mundo é a hipótese da inteligência social, na qual espécimes de primatas que vivem em grupos sociais complexos obtiveram uma vantagem evolutiva ao perceberem a si próprios na hierarquia de seus grupos e ,

consequentemente, compreenderam as relações sociais vigentes, e puderam usar este entendimento para alcançarem seus próprios interesses (Jolly, 1966, Perry, 2004)). De Waal (2005), em seus estudos com chimpanzés desenvolveu o termo "Consciência Triádica", para designar a auto-percepção de um indivíduo de sua posição social e a de outros indivíduos de seu grupo.

De forma geral, o comportamento, seja moldado ou influenciado por questões funcionais imediatas ou adaptativas, obedece, de acordo com Hinde (1997), a três níveis: (i) a interação, sendo um evento comportamental único entre dois indivíduos; (ii) a relação, como interações de mesmas características que se repetem com o tempo; e (iii) a estrutura social, definida como a rede de relações entre indivíduos de um grupo. Estes três níveis são considerados eventos de comportamento social.

Fragaszy e colaboradores (2004) indicam que os macacos-prego possuem relações sociais estáveis (e com padrões de vida gregários), assim como tolerância com juvenis do mesmo grupo. Esta tolerância pode ser visualizada no período da alimentação, quando machos jovens costumam manter-se próximos a adultos, inclusive os dominantes, participando do compartilhamento dos alimentos (Ottoni, Izar & Resende, 2004; Fragaszy *et al.*, 2004). As relações sociais que cada indivíduo mantém com outros membros do grupo provavelmente afeta e é afetada por outras relações, o que se reflete em um dinamismo da estrutura social (Izar, 1994). Esta estrutura obedece a três princípios (Hinde, 1983): relações que ocorrem dentro ou entre classes de sexo e idade; status dos indivíduos envolvidos nas relações; e relações de parentesco ou familiaridade. Hinde (1983) considera a estrutura social como uma rede de relações interindividuais, onde o tamanho do grupo e sua composição de gêneros e idades afetam as relações, como fatores influenciadores (Izar, 1994). Em cativeiro,

dependendo da composição do grupo em termos de proporção entre machos e fêmeas e faixa etária, espera-se que a estrutura social possua algumas diferenças quando forem comparadas com as observadas em ambientes naturais.

Interações agonísticas e afiliativas em meio natural

Como forma de estabelecer relações sociais, os indivíduos de um grupo de primatas mantêm interações afiliativas, caracterizadas pela falta de conflitos entre os indivíduos aparentados ou não, e relações agonísticas, quando ocorrem relações conflituosas, muitas vezes resultantes de competição ou para estabelecimento de dominância (Izar, 1994).

Com relação a comportamentos agonísticos, Janson (1985) e Izar (1994) reportaram o aumento de agressividade em estudos de *Sapajus apella* em ambiente natural em períodos com maior escassez de alimentos, como no período de seca. Esta relação entre escassez de alimentos e agonismo é uma explicação para que interações agonísticas ocorram quase sempre ao longo do dia, pois, de acordo com Freese & Oppenheimer (1981), o forrageamento é a principal atividade de um grupo de macacos-prego, ocorrendo em 67% do tempo de sua atividade diária.

Levando-se em consideração as interações em si, independentemente de parentesco e sexo, em termos de comportamento agressivo os animais preferem fazer ameaças claras e compreendidas por todos os indivíduos do grupo social antes de partir para um ato agonístico danoso (Albuquerque & Codenotti, 2006). Porém, alguns autores, como Bergstrom & Fedigan (2010), consideram atitudes agonísticas também atos de submissão, pois são comportamentos de evitação de possíveis danos físicos por parte de outros indivíduos.

Fragaszy *et al.* (2004) encontraram um menor índice de eventos agonísticos em relação a eventos afiliativos em parentes de macacos-prego, o que sugere uma relação direta entre parentesco e coalizões afiliativas. De fato, classes de comportamentos afiliativos, no contexto social dos primatas, auxiliam no desenvolvimento social e estreitam laços familiares (Resende & Ottoni, 2002). Já no tocante à amizade, os autores identificaram padrões de afiliação entre duplas de machos adultos que mudaram de grupo e mantiveram suas coalizões; entre fêmeas, os autores denotam a dificuldade de saber se as alianças estão relacionadas à amizade ou se há um contexto de parentesco entre as mesmas, pois as sociedades de macacos-prego, de acordo com os autores, são matrilineares. No entanto, os padrões observados podem ser variados; por exemplo, Janson (1986) relatou altos índices de agressão e monopólio de cópula do macho alfa de *Sapajus apella* em relação aos subordinados de seu grupo, em Manu, no Peru. Porém, van Schaik e van Noordwijk (1989) encontraram padrões de cooperação entre machos de *Sapajus apella* na defesa contra predadores no mesmo local do Peru.

Um evento que não pode ser necessariamente considerado como interação, porém é importante para a identificação de laços de parentesco, amizade e parceiros sexuais, de acordo com Fragaszy e colaboradores (2004), é a proximidade entre indivíduos. Este é outro fator que dificilmente pode ser considerado em cativeiro, pois a restrição espacial normalmente impõe esta proximidade. Ainda em relação a proximidade como fator afiliativo, Rose (1998), em estudo com macacos-prego na Costa Rica, identificou uma maior tendência à permissividade, quando havia menor distância de fêmeas em relação a outros membros do grupo, principalmente se esta fêmea estiver com filhote ou em períodos de descanso.

A catação é a categoria de comportamento afiliativa mais estudada em primatas, e como define Izar (1994), é um comportamento de limpeza, em que o animal usa suas mãos para procurar ectoparasitas e sujeira entre os pelos do corpo de outro indivíduo, fazendo movimentos como pentear, raspar e arrancar; no entanto, ao longo da evolução dos ancestrais primatas, esta atividade transformou-se em uma complexa parte do sistema social, fazendo com que os animais dispensem muito mais tempo com esta atividade do que o necessário (Dubar, 1991). Rose (1998) afirma que as quatro espécies de macacos-prego utilizam a catação para exercer padrões de dominância e coalizões, o que também é corroborado por Aureli *et al.* (2011), que afirma ser ela uma estratégia afiliativa com fins de amenização de eventos agonísticos. Sparks (1967) ratifica esta argumentação e a reforça, indicando a catação como mecanismo de estabelecimento e fortalecimento de vínculos.

Em relação ao direcionamento de gênero, fêmeas são mais propensas a ter este tipo de comportamento, direcionando primariamente a outras fêmeas e em segundo lugar, ao macho alfa. Izar (1994) identifica os parentes como alvos mais prováveis da catação, reforçando alianças parentais, comportamento comumente observado no gênero Sapajus, são bem comuns. A catação também é um mecanismo afiliativo importante em um grupo hierarquicamente definido, sendo observada uma relação entre esta atividade e alianças entre machos e fêmeas dominantes, na qual elas com frequência catam os machos dominantes e os membros subordinados (Chapais, 1983), o que também pode levar ao acesso a recursos alimentares em ambiente natural (Izawa, 1980).

Outra classe de comportamento afiliativo comumente encontrada na natureza entre macacos-prego é a brincadeira, observada principalmente entre filhotes de idades similares (Perry & Manson, 2008). De acordo com Held e Špinková (2011), no entanto, a brincadeira é

diminuída em condições ambientais desfavoráveis, mas, sob condições favoráveis, pode se tornar frequente, devido às suas propriedades de auto-reforço. Há duas propriedades relevantes de auto-reforço na brincadeira: primeiro, o jogo provavelmente fornece ao animal benefícios psicológicos e os animais que se sentem bem brincarão mais; em segundo lugar, o jogo tem uma tendência a se disseminar entre outros indivíduos.

Interações agonísticas e afiliativas em cativeiro

A despeito dos padrões de comportamento afiliativo e agonístico em ambiente natural, Fragaszy *et al.* (2004) fazem uma importante diferenciação em relação ao comportamento de machos em cativeiro, indicando altos padrões de tolerância e sugerindo que, quando em grupo, eles podem viver em cativeiro por anos e não apresentarem sequer um único evento agonístico físico, completamente diferente do que foi encontrado naturalmente em Manu. Outra importante diferença é que machos alfa em cativeiro podem manter seus postos por mais tempo, inclusive quando estão mais velhos e mesmo se forem de menor porte, além de haver grande interdependência entre todos os indivíduos do grupo, além de alta frequência de eventos de catação e brincadeira, com exceção de situações onde novos indivíduos são inseridos neste grupo (Fragaszy *et al.*, 2004).

Apesar desses indicativos de altos graus de tolerância em cativeiro, Plotnik *et al.* (1968), em experimento com um grupo cativo de *Sapajus apella*, constataram comportamentos agonísticos relacionados ao tamanho do cativeiro e ao reforço alimentar: quando o alimento estava concentrado em uma caixa próxima à gaiola, a frequência de agressão foi duas vezes maior do que na condição de alimento na gaiola, o que ressalta a importância de mais estudos o ambiente natural e o em cativeiro.

Esses comportamentos, sejam afiliativos ou agonísticos, normalmente são categorizados nos estudos etológicos. Rose (2000) desenvolveu um etograma com comportamentos afiliativos, agonísticos e individuais para animais em cativeiro. Porém, o comportamento agonístico, tal como o afiliativo, não é medido apenas pela atitude do agressor, já que há comportamentos específicos de indivíduos subordinados ou parcialmente subordinados em que o agonismo pode ser inferido, tal como Bergstrom & Fedigan (2010) demonstraram em seu etograma, em que há categorias de submissão. A partir das análises das categorias de comportamento, que pertencem à classe das interações, é possível determinar relações, de acordo com Hinde (1997), para então se entender a estrutura social de um grupo. O presente estudo utilizará modelos adaptados de vários etogramas.

Hierarquia e dominância

Macacos-prego estabelecem suas estruturas sociais a partir de padrões hierárquicos não-lineares (Jorge & Collaço, 2008). Porém, Visalberghi *et al.* (2006) demonstraram haver pouca assimetria nestas relações, indicando que a hierarquia entre macacos-prego pode ser flexível. A hierarquia de dominância, que ocorre em *Sapajus apella*, consiste na existência de um macho alfa com comportamentos agonísticos unidirecionais.

De Waal (2005) discute a importância das relações de dominância agressiva na manutenção de um grupo social. Adaptativamente, a hierarquia seria um “Regulador para um sistema de privilégios, usualmente medida pela observação de atos agonísticos entre as díades, na determinação de liderança, para resolver conflitos ou mesmo para evitar excessos de agressividade” (Jorge & Collaço, 2008), já a dominância é definida como: “O atributo de padrões repetidos de interações agonísticas entre dois indivíduos, de modo que os dominantes ganham a maioria dos conflitos sobre os indivíduos subordinados” (Drews, 1993).

De acordo com Izar *et al.* (2006), hierarquia de dominância pode ser definida por um conjunto de indivíduos de um grupo social e um conjunto de relações de dominância diádicas. De modo mais detalhado, Poole (1985) diz que se os membros de um grupo podem ser ordenados de forma que aqueles em posição superior possam ameaçar, ou exibir qualquer comportamento utilizado como medida de dominância, enquanto os subordinados procuram evitar conflitos, diz-se que existe uma hierarquia de dominância.

Quanto à sua tipificação, hierarquias de dominância podem ser lineares ou parciais. Na linear, em um grupo com, por exemplo, três indivíduos, denominados como A, B, e C, se A domina B, e B domina C, então A domina C, e as relações inversas nunca ocorrem (Guhl, 1956). Já nas hierarquias de dominância com ordem parcial, A domina B e C, B domina D e E, e C domina F e G, porém não se consegue estabelecer relações entre B e C, ou B e G (Izar, 1994).

Izar (1994) defende a ideia de que haja uma relação inversamente proporcional entre tamanho do grupo e presença de linearidade, tornando-se praticamente improvável um grupo de hierarquia linear com muitos membros. Neste caso, o mais provável é a existência de hierarquia parcial. Assim, a hierarquia parcial está diretamente relacionada ao comportamento do grupo como um todo, indicando uma matriz de favores sociais na qual indivíduos de um grupo prestam favores e os retribuem a partir do conhecimento da posição hierárquica dos outros indivíduos deste mesmo grupo (Manson & Perry, 2008).

Hierarquicamente, os membros de um grupo podem ser categorizados em membro dominante, membro subordinado, e membro parcialmente subordinado (Izar *et al.*, 2006). O membro dominante é único em um grupo em hierarquias lineares, enquanto em hierarquias parciais todas as linhagens começam no membro dominante e acabam no membro

subordinado, que poder ser mais de um - neste caso, a estrutura possui vários membros parcialmente subordinados; o membro parcialmente subordinado não domina qualquer membro da estrutura.

O macho dominante, em qualquer estrutura social hierárquica, tem como funções principais a liderança em forrageio, a proteção do grupo e impedimento de agonismo (Bernstein, 1966). Este macho pode se revelar como dominante a partir das disputas, de acordo com uma visão mais ortodoxa sobre mecanismos de formação de hierarquia, porém Rowell (1974) argumenta que as disputas podem causar a dominância, em vez de apenas revelá-la.

Nos primatas, de forma geral, em termos de vantagens e desvantagens da dominância agressiva, Gautheraux (1978), em estudo sobre a correlação dominância-dispersão, observou uma relação direta entre o membro dominante e o subordinado de posição mais baixa na hierarquia, demonstrando que, quanto maior a distância hierárquica entre os dois indivíduos, maior a distância geográfica entre os mesmos durante o forrageamento, em época de escassez de recursos. Isto sugere um mecanismo importante para dinâmica populacional, com esta influência na migração e dispersão diferencial. De Waal (2005), conforme supracitado, também relaciona o agonismo com formação de vínculos. Poole (1985), além de salientar sobre as vantagens da manutenção do grupo, com a possibilidade de maior sucesso reprodutivo com os machos dominantes, também faz uma interessante consideração a respeito dos membros subordinados, que naturalmente possuem menor chance de sobrevivência, em termos biológicos, porém possuem vantagens em pertencer a uma estrutura social hierárquica, onde serão normalmente protegidos pelo grupo e terão menor possibilidade de confrontos agonísticos inter e intra grupo.

Mas há controvérsias em relação à determinação de hierarquias de dominância em primatas. Em relação à hierarquia linear, por exemplo, Appleby (1983), demonstrou, através de modelo matemático, que quanto menor o grupo, maior a probabilidade da hierarquia ocorrer ao acaso. Em um grupo de 3 indivíduos, há 75% de chance desta linearidade ser ao acaso, enquanto que em um grupo de vinte membros, a chance é de 1%. Este dado é fundamental para esta pesquisa, já que os grupos estudados possuem quatro indivíduos.

Já Hinde & Datta (1981) vêem um problema em nível metodológico na arguição sobre dominância, considerando, por um viés teórico e não empírico, esta variável como interveniente. Sendo assim, a inferência de uma existência de dominância pode ser feita, sim, com uma observação de direcionamento dos resultados de encontros agonísticos, mas sempre identificando as variáveis dependentes e independentes que as afetam.

Objetivos

Objetivo geral

O objetivo deste estudo foi descrever e analisar o comportamento não interativo e social (afiliativo e agonístico) de de *Sapajus apella* residentes em três diferentes gaiolas diferentes com quatro indivíduos cada.

Objetivos específicos

- Identificar, categorizar e analisar comportamento não interativo dos espécimes em seu tempo ativo.
- Identificar, categorizar e analisar as interações afiliativas e agonísticas em cada gaiola residência.
- Identificar a hierarquia de dominância nas gaiolas estudadas.
- Identificar e mapear, para cada gaiola residência, a natureza e conteúdo das interações entre os indivíduos.

Método

Grupos estudados

A amostragem constou de 12 indivíduos, distribuídos em três gaiolas de medidas similares. Os espécimes, sua identificação, distribuição nas gaiolas e procedência constam na Tabela 1.

Tabela 1. Características dos indivíduos observados e configuração das gaiolas

Nome	Entrada na EEP	Sexo	Idade	Origem	Gaiola
Raul	09/04/1999	M	Adulto	CENP	G1
Louis	01/03/2000	M	Adulto	CENP	G1
Smeagol	19/03/2004	M	Adulto	IBAMA	G1
Newson	01/04/2004	M	Adulto	CENP	G1
Cotó	09/04/1999	M	Adulto	CENP	G2
Drácula	09/04/1999	M	Adulto	CENP	G2
Tico	23/01/2004	M	Adulto	S/R	G2
Eva	??/04/2004	F	Adulto	IBAMA	G2
Neymar	30/07/2011	M	Juvenil	EEP	G3
Tadinho	02/05/2011	M	Juvenil	IBAMA	G3
Ryssa	27/11/2011	F	Juvenil	IBAMA	G3
Emilia	02/05/2011	F	Juvenil	IBAMA	G3

Nota: CENP: Centro Nacional de Primatas – Instituto Evandro Chagas - Pará; IBAMA: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente dos Recursos Naturais Renováveis; EEP: Escola Experimental de Primatas, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará; S/R: sem registro.

Local de estudo e gaiolas de ambiente restritivo

As gaiolas estudadas (Figura 1) estão situadas no biotério da Escola Experimental de Primatas, pertencente ao Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento, situada na cidade de Belém, no campus da Universidade Federal do Pará. O biotério cumpre com as normas éticas estabelecidas e aprovadas pelo Comitê de Ética em Pesquisa com Animais da Universidade Federal do Pará, normatizado pelo CEPAE-UFPA: PS001/2005, estando de acordo com os padrões locais e internacionais para experimentos em espécimes não-humanos.



Figura 1. Gaiolas onde residem os espécimes do estudo

As gaiolas dos espécimes de estudo possuem três elementos básicos: restrição espacial, pequena quantidade de indivíduos, e gaiolas de contenção para alimentação. As gaiolas mediam 2,5 m x 2,5 m x 2,5 m, e eram cobertas parcialmente por uma cobertura com

telhas de barro. Na altura de um metro das gaiolas havia plataformas de madeira que serviam como passarelas, e, na passarela de dois metros de altura, na parte coberta das gaiolas, havia um objeto de madeira, com as medidas de 0,47 m x 0,49 m x 0,47 m, com entradas e saídas por lados opostos, com o intuito de servir de abrigo e de facilitar fuga de espécimes durante possíveis eventos agonísticos (Coutinho, 2010).

Em cada gaiola havia quatro caixas menores de contenção, com entrada e saída interna e externa para contenção durante alimentação, limpeza dos recintos, procedimentos veterinários e outras atividades, além de servir para entrada e saída de espécimes dos cativeiros sem que houvesse risco de fuga ou agonismo por parte dos espécimes já inseridos no cativeiro. Os suportes para bandejas de remoção, onde a alimentação é oferecida aos espécimes, possuíam medidas de 0,24 m x 0,33 m x 0,24 m, em cada caixa de contenção.

Em cada gaiola havia um tubo com suporte permanente de água para consumo dos espécimes. A alimentação ocorria diariamente às 15h, sendo composta de frutas e legumes, com ração específica de primatas (Megazoo P18), sendo uma vez por semana administrado um complexo vitamínico (Revitam Júnior – Biolab).

Categorias comportamentais

A análise observacional foi feita a partir de categorias e subcategorias de comportamento não interativos e sociais pré-definidas, adaptadas dos etogramas de Rose (2000), Bergstrom & Fedigan (2010), Boinski et al. (1999), Lynch & Rímoli (2000), Lessa (2009), Coutinho (2010) e Izar (1994), definidas na **Erro! Fonte de referência não encontrada.** As categorias foram escolhidas de etogramas levando-se em consideração sua relevância, validade, capacidade de replicação e características exclusivas e excludentes.

Tabela 2. Categorias e subcategorias comportamentais utilizadas neste estudo

Categorias	Sub-categorias	Descrição
Não interativas		
	Alimentação	Ingestão de alimentos sólidos, não oriundas da alimentação diária.
	Forrageamento	Manipulação de itens encontrados na gaiola.
	Estereotipia	Girar a cabeça, auto-agressão, lambar, marcha viciada, coprofagia e coprofilia, inapetência, hiper-masturbação.
	Autocuidado	Indivíduo permanece parado, ocupando-se de auto-catar, coçar, defecar, beber água ou urinar.
Afiliativas		
	Aproximação	Aproximar-se de outros indivíduos e sentar sem manter contato físico.
	Brincadeira Turbulenta	O indivíduo brinca de correr, morder e bater.
	Brincadeira Social	Dois ou mais animais, interagem rolando e em contato físico não agonístico um com o outro, sem vocalizar ou com vocalizações muito suaves.
	Catação	Um indivíduo manipula o pelo ou outra parte do corpo de outro indivíduo; ter o dorso catado por outro indivíduo.
	Simulação de cópula	Posicionar-se sobre outro indivíduo e fazer movimentos semelhantes a cópula. Ambos os sexos.
	Solicitar alimento	Aproximar a boca à boca ou às mãos de um indivíduo que está comendo e/ou segurando alimento.
	Vocalização social	Manter contato visual com outro indivíduo e vocalizar.

Agonísticas

Agressão	Um ou mais indivíduos entram em confronto direto (mordidas, puxões, etc.).
Evitar	Ativamente se afastar de um outro indivíduo que se aproxima.
Submissão	O indivíduo abaixa o corpo, e abaixa e levanta os olhos, pode esticar a boca com os dentes pouco à mostra e vocalizar alto e ritmado.
Roubar Alimento	Indivíduo toma para si alimento obtido por outro.
Suplantar	Aproximar-se e tomar o lugar exato do outro indivíduo em um recurso alimentar ou social, os indivíduos não precisam entrar em contato.
Ameaçar	O indivíduo exhibe postura de ameaça, balançando o corpo para frente e para os lados, com a boca aberta, mostrando os dentes e a cauda levantada, e pode vocalizar.

O modelo de relações diádicas de Hinde (1997) foi estabelecido a partir de uma ação que o indivíduo A fazia para B, e em como o indivíduo B, a partir desta ação, respondia ou não ao indivíduo A. A partir deste modelo, identificou-se (i) qual a ação, (ii) quem a executou, (iii) quando foi feita, e as categorias de comportamento sociais identificadas e analisadas, neste contexto, diadicamente.

Procedimentos

Para realização deste estudo, o principal método utilizado foi a observação sistemática de interações agonísticas e afiliativas em três grupos de quatro indivíduos, cada grupo em uma gaiola isolada.

Os dados foram capturados através de registro em filme digital, com filmadora marca Sony, modelo DCR-SR21, em ciclos contínuos e *full time*, por sujeito focal. Nas gaiolas G1 e G3, a filmadora foi posicionada com tripé, de forma que todo o ambiente da gaiola fosse englobado, enquanto na gaiola G2 foram utilizadas também filmagens com câmera fixa, posicionada um pouco acima da gaiola, por também englobar em seu foco toda a gaiola. As sessões foram feitas durante o dia, nos períodos matutino e vespertino, em ciclos completos de quatro espécimes por gaiola, sendo que cada indivíduo foi registrado em um esforço amostral de 600 minutos por indivíduo, totalizando um esforço amostral por gaiola de 2400 minutos contínuos e ininterruptos e de 7200 minutos para as três gaiolas.

Análise dos dados

As observações foram analisadas com o Software “Transana 2.41”. A análise dos dados foi feita para cada espécime, utilizando o animal focal (Altmann, 1974) e os comportamentos identificados através do registro contínuo categorizado, de acordo com as categorias pré-definidas na **Erro! Fonte de referência não encontrada.** (Danna & Matos, 006). Os dados obtidos a partir do *software* foram transcritos para formulário, em software Microsoft Excel 2010 e IBM SPSS..

Árvore hierárquica e modelo de dominância

O método mais útil para definir a hierarquia deve ser feito através de relações diádicas (Deag, 1981). Portanto, a determinação da estrutura hierárquica de cada cativo, indicada pela posição social de cada indivíduo, foi feita a partir do modelo de hierarquia de Jorge & Collaço (2008) e utiliza a inferência de dominância por comportamento agonístico para organização de uma estrutura social.

A partir da análise de eventos agonísticos em relações diádicas, este estudo utilizou os eventos agonísticos nas díades e a somatória destes eventos e, de acordo com este modelo, a posição dos indivíduos de cada grupo em relação a estes eventos agonísticos. A representação gráfica dos padrões de dominância dos cativos estudados foi feita a partir do modelo de Jorge & Collaço (2008), e a partir daí foram inferidos os tipos de hierarquia dos cativos.

Resultados

Frequência das interações nas gaiolas

Os resultados das frequências dos comportamentos registrados da gaiola G1 apontaram uma média de 62% de comportamentos não interativos, 3,69% de comportamentos interativos, e 0,54% de agonísticos (Tabela 3), com as respectivas proporções de 88,3%, 10,5% e 1,2% (Figura 2).

Tabela 3. Frequências individuais nas subcategorias de comportamento na Gaiola G1

Categoria de Comportamento	Sub-categorias	Gaiola G1			
		Louis	Newson	Raul	Smeagol
Não interativas	Alimentação	12	3	24	0
	Forrageamento	38	17	32	15
	Estereotipia	280	0	94	56
	Autocuidado	117	104	110	91
Afiliativas	Aproximação	12	3	0	2
	Brincadeira Turbulenta	0	0	0	0
	Brincadeira Social	0	0	0	0
	Catação	43	45	2	2
	Simulação de cópula	0	0	0	0
	Solicitar alimento	0	1	0	0
	Vocalização social	3	2	0	3
Agonísticas	Agressão	0	0	2	0
	Evitar	2	1	0	7
	Demonstrar submissão	0	0	0	1
	Roubar Alimento	0	0	0	0
	Suplantar	0	0	0	0
	Ameaçar	0	0	0	0

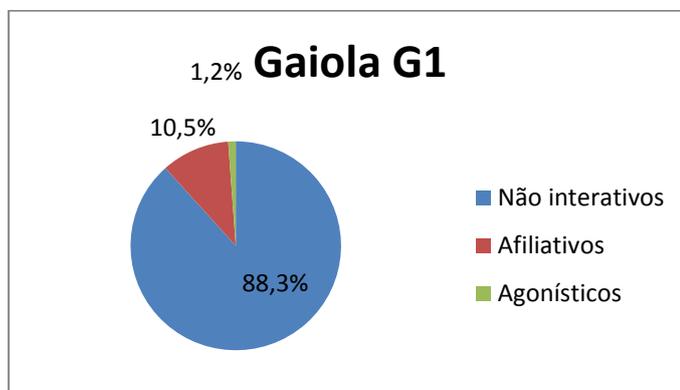


Figura 2. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G1

Individualmente, a gaiola G1 apresentou heterogeneidade entre os valores das categorias agonísticas, afiliativas e não-interativas, porém não houve diferenças estatísticas encontradas nas três categorias entre si pelo teste de Mann-Whitney (Figura 3).

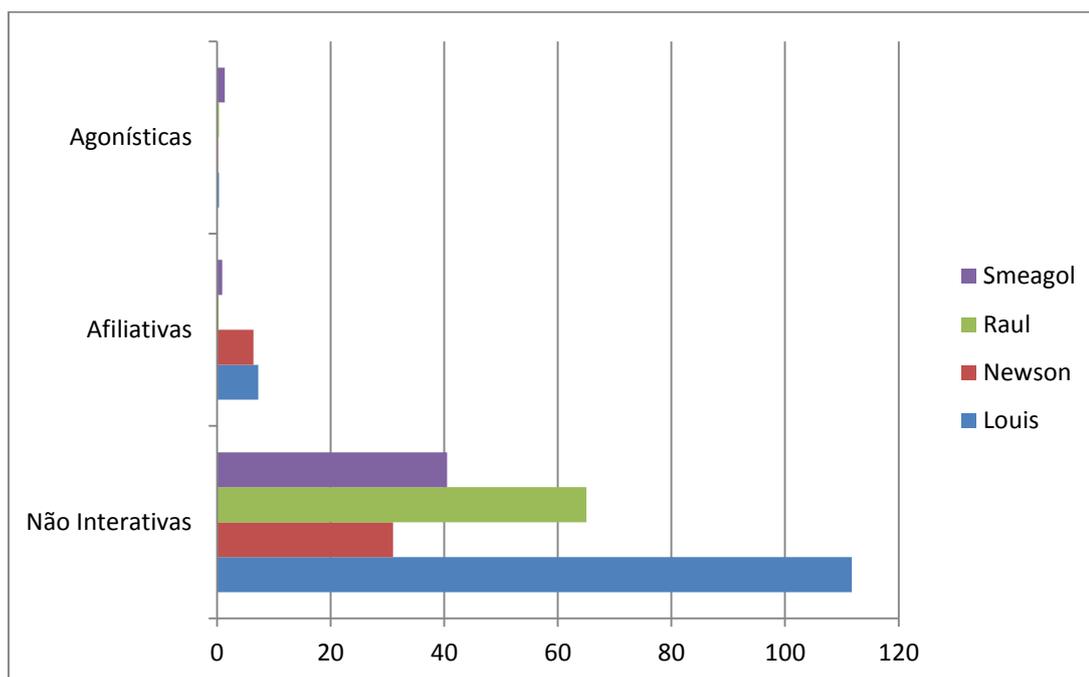


Figura 3. Média, por indivíduo da Gaiola G1, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento

A gaiola G2 apresentou os seguintes resultados: 27,75% de média para comportamentos não interativos, 2,78% para comportamentos afiliativos e 0,67% para comportamentos agonísticos (Tabela 4), com as proporções de 80,9%, 16,2% e 2,9%, respectivamente (Figura 4).

Tabela 4. Frequências individuais de subcategorias de comportamento na gaiola G2

Categoria de Comportamento	Sub-categorias	Gaiola G2			
		Cotó	Drácula	Eva	Tico
Não interativas	Alimentação	33	12	5	10
	FORAGEAMENTO	21	46	23	34
	ESTEREOTÍPIA	154	0	0	12
	AUTOCUIDADO	11	21	32	30
Afiliativas	APROXIMAÇÃO	5	11	6	15
	BRINCadeira Turbulenta	0	0	0	0
	BRINCadeira Social	0	0	0	0

	Catção	0	19	0	19
	Simulação de cópula	0	0	0	0
	Solicitar alimento	0	0	0	0
	Vocalização social	0	6	3	5
Agonísticas	Agressão	2	0	0	0
	Evitar	0	0	2	3
	Demonstrar submissão	0	0	0	1
	Roubar Alimento	0	0	0	0
	Suplantar	3	0	0	0
	Ameaçar	5	0	0	0

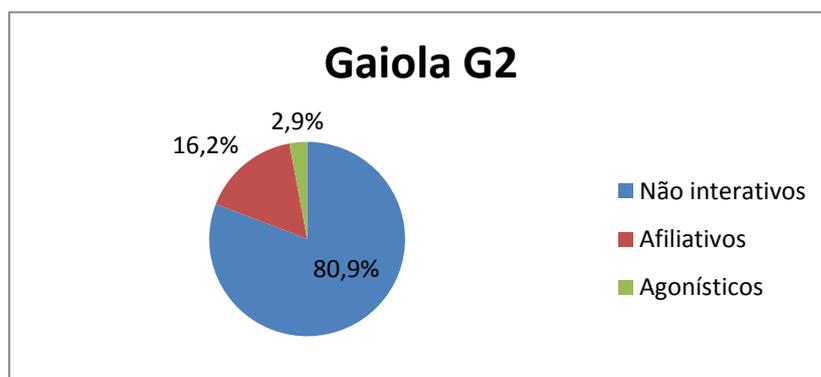


Figura 4. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G2

Os comportamentos individuais na gaiola G2 também apresentaram heterogeneidade, porém novamente o teste de Mann-Whitney não identificou diferenças estatísticas entre as subcategorias e categorias (Figura 5).

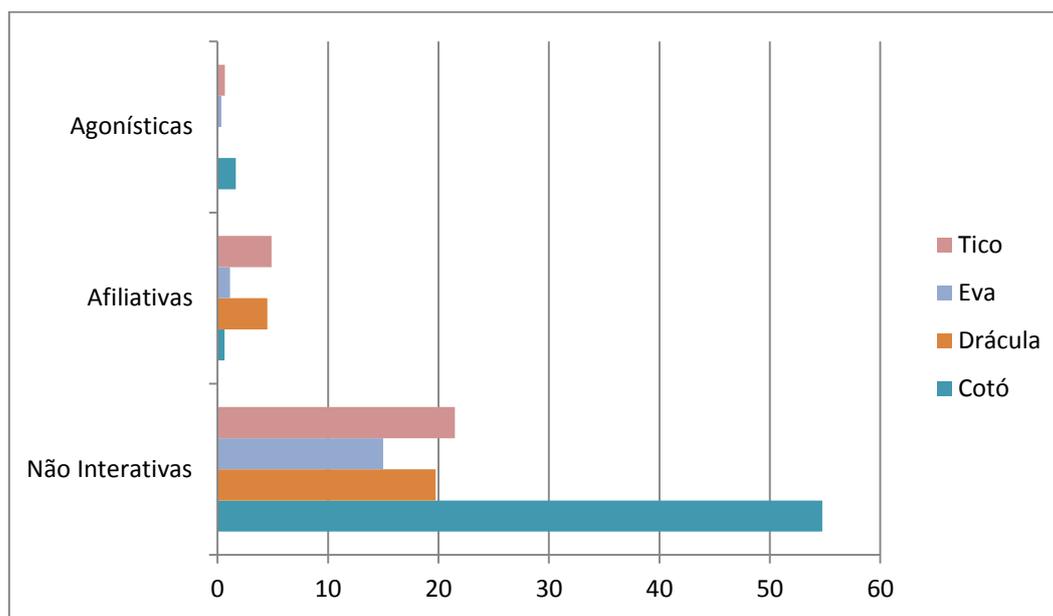


Figura 5. Média, por indivíduo da Gaiola G2, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento

Por sua vez, a gaiola G3 teve como médias das frequências 62,06%, 13,44% e 1,33% (Tabela 5) para comportamentos respectivos não interativos, afiliativos e agonísticos, com as proporções de 49,1%, 47,4% e 3,5% (Figura 6).

Tabela 5. Frequências individuais de subcategorias de comportamento na gaiola G3

		Gaiola G3			
Categoria de Comportamento	Sub-categorias				
		Neymar	Tadinho	Ryssa	Emilia
Não interativas	Alimentação	41	4	22	46
	FORAGEAMENTO	145	34	76	5
	ESTEREOTÍPIA	0	0	0	0
	AUTOCUIDADO	9	11	40	12
Afiliativas	APROXIMAÇÃO	34	0	5	13
	BRINCADEIRA	25	0	15	11
	TURBULENTA				
	BRINCADEIRA SOCIAL	89	7	90	78
	CATAÇÃO	2	2	13	13

	Simulação de cópula	7	0	0	0
	Solicitar alimento	0	0	0	0
	Vocalização social	0	3	8	15
Agonísticas	Agressão	0	0	0	0
	Evitar	11	0	4	3
	Demonstrar submissão	0	1	2	0
	Roubar Alimento	0	0	2	0
	Suplantar	0	0	0	0
	Ameaçar	5	0	0	4

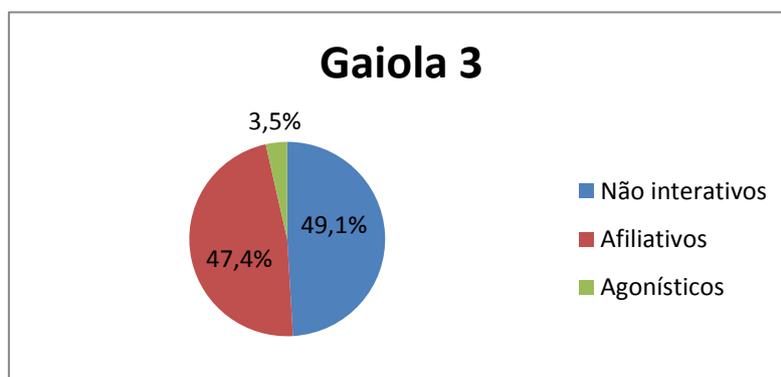


Figura 6. Proporção entre comportamentos não interativos, afiliativos e agonísticos da gaiola G3

Na gaiola G3, o teste de Mann-Whitney não encontrou diferenças estatísticas entre subcategorias e categorias, porém os resultados entre as categorias foram mais próximos proporcionalmente entre comportamentos não interativos e afiliativos do que nas outras gaiolas estudadas (Figura 7).

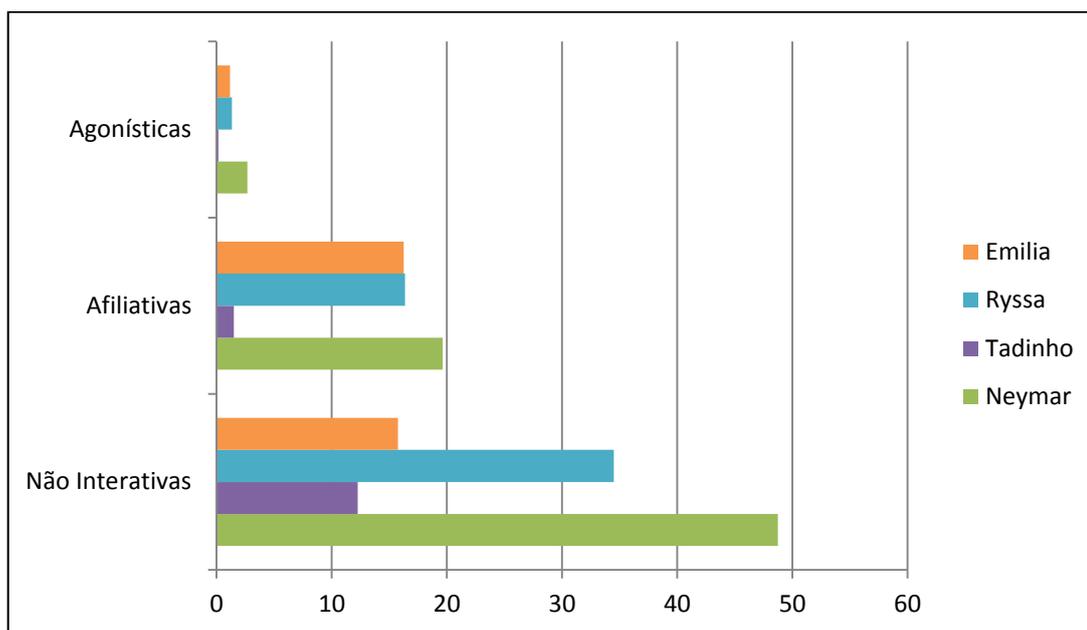


Figura 7. Média, por indivíduo da Gaiola G3, das frequências absolutas das subcategorias em cada categoria de comportamento

Em relação aos comportamentos não interativos das gaiolas, as médias das frequências de comportamentos não interativos entre as gaiolas estudadas variaram (Figura 8). Presença de fêmeas, diferença de idades não foram relevantes estatisticamente nas subcategorias de comportamento não interativo, com exceção do autocuidado, cuja frequência absoluta do comportamento autocuidado da Gaiola G1 foi estatisticamente maior que a frequências absoluta da Gaiola G2 e da Gaiola G3 (Teste de Mann-Whitney, $Z(U)=2,3$; $p=0,02$ para ambas as comparações).

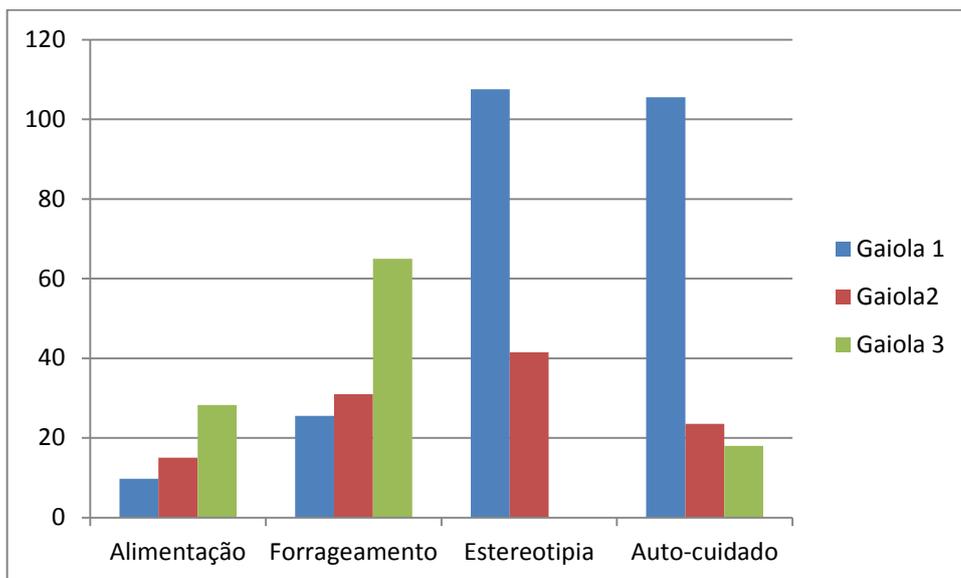


Figura 8. Média das frequências absolutas de comportamentos não interativos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)

Para os comportamentos afiliativos, a Figura 9 apresenta as médias das frequências desta categoria para as gaiolas estudadas, onde se destaca a brincadeira social na Gaiola 3. De fato, a frequência absoluta do comportamento brincadeira social da Gaiola G3 é estatisticamente maior que as frequências absolutas da Gaiola G1 e da Gaiola G2 (Teste de Mann-Whitney, $Z(U)=2,3$; $p=0,02$ para ambas as comparações), indicando assim relevância estatística para estas subcategorias predominantes na gaiola dos juvenis em relação às duas gaiolas dos adultos, o que denota associação entre as variáveis idade e brincadeira social e brincadeira turbulenta com a pouca idade dos espécimes. As subcategorias Aproximação, catação, simulação de cópula, solicitação de alimento e vocalização social não mostraram resultados estatisticamente relevantes pelo teste de Mann-Whitney.

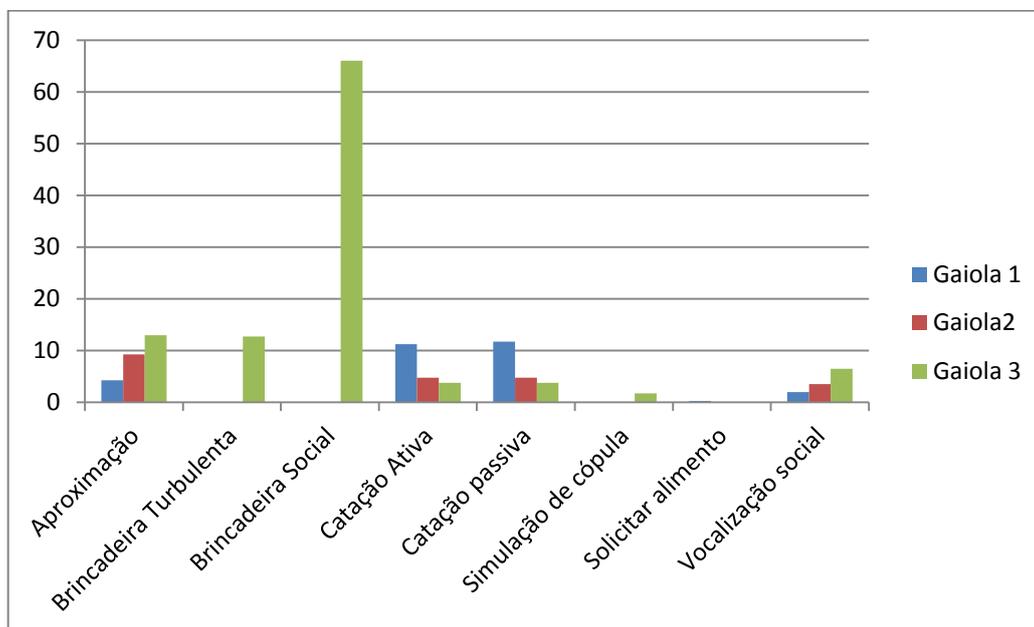


Figura 9. Média das frequências absolutas de comportamentos afiliativos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)

A Figura 10 apresenta as médias das frequências de comportamentos agonísticos das gaiolas estudadas. No entanto, não houve diferença estatística ao se comparar as frequências absolutas dos comportamentos entre gaiolas usando o teste de Mann-Whitney.

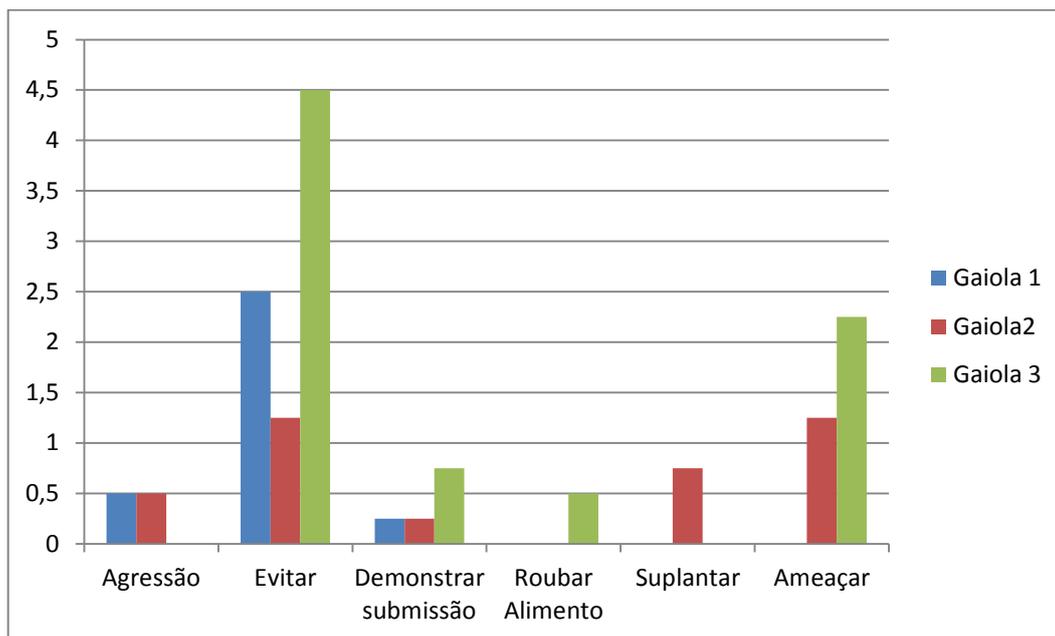


Figura 10. Média das frequências absolutas de comportamentos agonísticos das gaiolas estudadas. (Gaiola 1: quatro machos adultos; Gaiola 2: três machos adultos e uma fêmea adulta; Gaiola 3: dois machos e duas fêmeas juvenis)

Com relação à heterogeneidade das subcategorias de comportamento, através do desvio padrão (Figura 11), todas as gaiolas diferiram entre si em termos da proporção de comportamentos por categoria (qui-quadrados sempre maiores que 18,7; grau de liberdade=2; $p < 0,0001$ para todas as comparações).

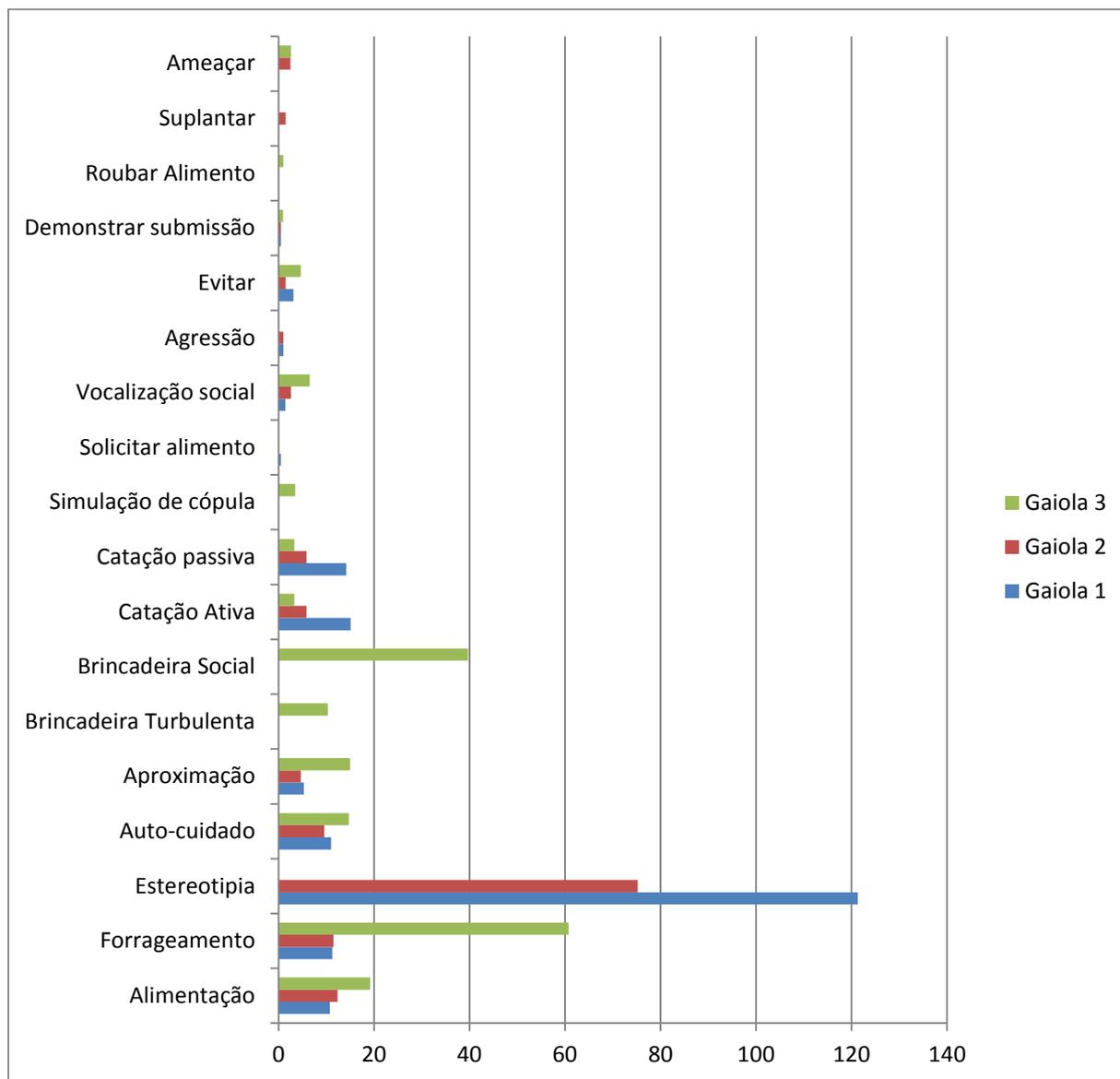


Figura 11. Desvios padrão em cada gaiola estudada de cada subcategoria de comportamento

Dominância e hierarquia

Na gaiola G1, o espécime Louis agiu com agonismo dirigido, na subcategoria agressão, de acordo com a matriz de agonismo dirigido (Tabela 6), a partir da qual foi estabelecida a árvore hierárquica, de acordo com Hinde & Datta (1981) e Izar (1994) (Figura 12).

Tabela 6. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G1, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor, Ind – Indefinido)

EA \ ER	Raul	Louis	Newson	Smeagol	Soma	Rank
Raul		1	0	1	2	1
Louis	0		0	0	0	Ind.
Newson	0	0		0	0	Ind.
Smeagol	0	0	0		0	Ind.

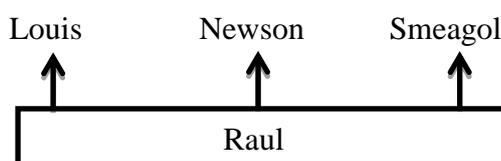


Figura 12. Árvore hierárquica parcial do grupo da gaiola G1, onde o membro hierarquicamente dominante está na base da árvore

Na gaiola G2, o espécime conhecido como macho alfa, por alguns funcionários e pesquisadores da Escola Experimental de Primatas, teve comportamentos agonísticos direcionados a todos os membros da gaiola (Tabela 7), determinando assim uma clara hierarquia parcial (Figura 13), típica de grupos pequenos (Izar, 2006).

Tabela 7. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G2, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor, Ind – Indefinido)

EA \ ER	Cotó	Drácula	Eva	Tico	Soma	Rank
Cotó		2	2	6	10	1
Drácula	0		0	0	0	Ind.
Eva	0	0		0	0	Ind.
Tico	0	0	0		0	Ind.

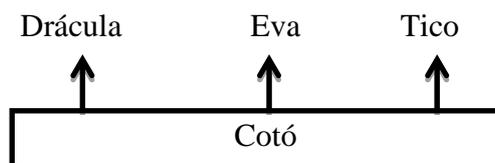


Figura 13. Árvore hierárquica parcial do grupo da gaiola G2, onde o membro hierarquicamente dominante está na base da árvore

Na gaiola G3, houve certa linearidade na matriz de direcionamento agonístico (Tabela 8), o que pode indicar também uma formação de hierarquia, já que os números foram aproximados (Figura 14).

Tabela 8. Matriz de direcionamento das interações agonísticas dos espécimes da gaiola G3, nas subcategorias Agressão, ameaçar, suplantar e roubar alimento, com o somatório total das interações de cada membro e sua posição. (EA – Espécime agressor, ER – Espécime receptor)

EA \ ER					Soma	Rank
	Neymar	Tadinho	Ryssa	Emilia		
Neymar		3	1	1	5	1
Tadinho	0		0	0	0	4
Ryssa	0	0		2	2	3
Emilia	1	2	1		4	2



Figura 14. Árvore hierárquica linear do grupo da gaiola G3, onde o membro hierarquicamente mais dominante está dentro do retângulo e em dominância decrescente

Interações e relações diádicas

No tocante às relações, tais como interações diádicas repetidas ao longo do tempo, de acordo com Hinde (1997), na gaiola dos juvenis foram observados resultados expressivos relacionados aos comportamentos sociais predominantemente afiliativos, enquanto que as

demais gaiolas apresentaram baixos números de interações diádicas, com baixa responsividade (Figura 15).

Nas gaiolas G1 e G2 foi observado comportamento de agressão física, da parte de machos dominantes, apesar de esses registros não terem sido frequentes. A gaiola G2 apresentou maior número de interações agonísticas, iniciadas pelo espécime dominante Cotó, em direção a todos da gaiola, principalmente na subcategoria ameaça. Por sua vez, o comportamento de evitação ocorreu nas três gaiolas. Demonstrar submissão ocorreu nas gaiolas G1 e G3 e roubar alimento, apenas na G3.

Quanto às classes afiliativas, todas as gaiolas apresentaram moderados números, com exceção da gaiola G3, onde brincadeira social e brincadeira turbulenta mostraram números expressivos e estatisticamente relevantes, como mencionado anteriormente.

A catação ocorreu nas três gaiolas, porém, embora em baixa frequência, sempre com reciprocidade entre os espécimes envolvidos nesta díade, o que indica relação estabelecida ao longo do tempo, com repetidas interações de catação ativa e passiva.

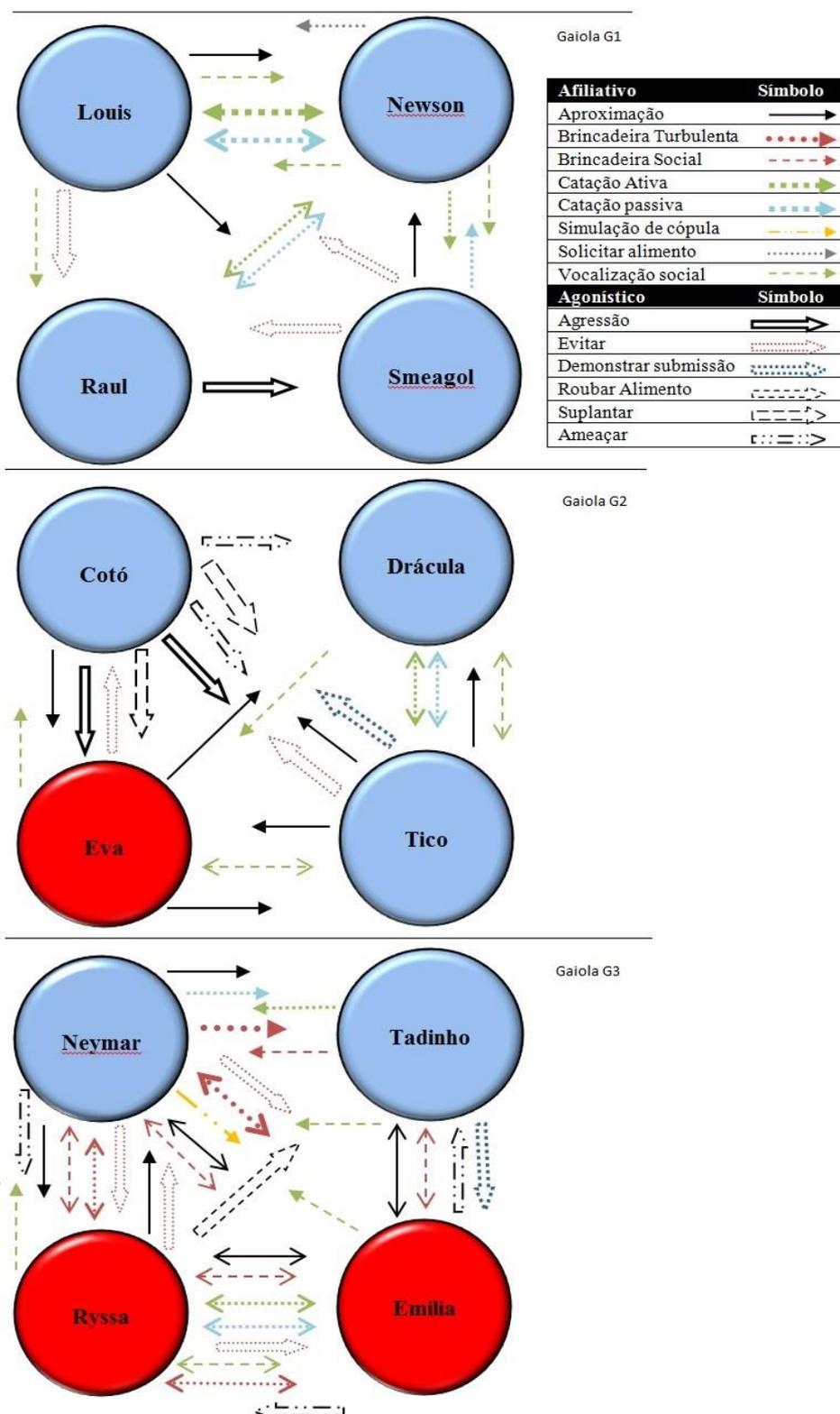


Figura 15. Conteúdo das interações entre os membros de cada gaiola. (As setas partem do emissor em direção ao parceiro alvo da ação. Círculos azuis indicam a presença de machos e círculos vermelhos, a de fêmeas)

Discussão

Considerando o ambiente de cativeiro e as possíveis pressões e diferenças entre este ambiente e o natural, sabe-se que o primeiro pode levar a modificações na expressão de padrões de comportamento típicos da espécie (Barbosa & Mota, 2004). Devido à facilidade de condições logísticas e de controle ambiental, ou também para o entendimento do comportamento inato de espécies que ocorrem naturalmente e em cativeiro, estudos de animais em cativeiro são vantajosos. A problemática do presente estudo se origina da necessidade de contrastar esses dois ambientes e avaliar se diversas alterações nas populações em cativeiro, em relação aos grupos de mesma espécie em ambientes naturais, podem ou não alterar as interações, relações e conseqüentemente as estruturas sociais na *Sapajus apella*. Os resultados obtidos têm como importância o fato de apresentarem um registro direto dos comportamentos de espécimes cativos, que servem a experimentos, normalmente fora das gaiolas onde vivem e o ponto nuclear desta pesquisa é a busca do entendimento dos comportamentos não sociais e sociais em um ambiente onde há contenção na hora da alimentação, com fins de salvaguardar a saúde dos indivíduos, restrição espacial, pequeno número de indivíduos e falta de pressões evolutivas externas.

Em relação a comportamentos não sociais, o forrageamento e a alimentação ocuparam uma grande parcela do tempo de comportamento ativo, corroborando dados de espécies de macacos-prego na natureza (Lessa, 2009) e a íntima ligação com estas subcategorias, já que o forrageamento ocorre basicamente por busca de comida. Ainda que os comportamentos não sociais tenham sido predominantes nas três gaiolas de espécimes adultos, o que é similar ao que ocorre em ambiente natural (Lessa, 2009), houve números discordantes na gaiola dos juvenis, devido às subcategorias de brincadeira social e brincadeira turbulenta.

Na natureza, a média do comportamento social de macacos-prego chega a cerca de 20% (Fragaszy et al., 2004), semelhante ao que foi observado na Gaiola 1, mas diferente da Gaiola 2, em que a média foi 50% menor em relação àquela (11%). Na Gaiola 3, o comportamento social atingiu 50,9%, demonstrando como o comportamento social de juvenis é mais ativo. Embora isto possa parecer uma vantagem, é importante mencionar que os juvenis aprendem comportamentos importantes para a sua sobrevivência com membros mais antigos do grupo, então é provável que essa interação social entre juvenis, embora intensa, deva ser estudada mais profundamente, pois a longo prazo pode trazer alguns problemas de cuidado parental ou outros tipos de socialização caracteristicamente adultas.

Os comportamentos agonísticos foram observados em baixa frequência em todas as gaiolas. Provavelmente, o tamanho pequeno dos grupos e a restrição na alimentação foram importantes para este fato; conseqüentemente, essas duas contingências do cativeiro podem ter influenciado na frequência de disputas hierárquicas. Em termos de comportamento social, o agonismo é fundamental para formação e manutenção dos grupos de macacos-prego, pois favorece a criação de vínculos, como defende De Waal (2005). A quase ausência de registros de agonismo, em todas as gaiolas estudadas, não sugere necessariamente que aqueles grupos estejam socialmente em harmonia ou saudáveis, falando do ponto de vista social, apesar das potenciais vantagens que o não agonismo pode trazer para o indivíduo, no contexto de saúde física estrita. Em comparação com outros estudos e um estudo piloto feito anteriormente para estas gaiolas, a quantidade de horas não foi determinante para o baixo índice de agonismo, pois é um comportamento de pouca frequência na natureza (De Waal, 1997). Porém, Collaço & Jorge (2008) encontraram índices de agonismo mais altos que os em ambiente natural, mas devido basicamente às pressões de competição durante a alimentação, o que não ocorreu neste estudo.

Ainda sobre sobre comportamentos agonísticos, sendo a competição por alimento um dos principais fatores ecológicos de organização e formatação de grupos em primatas (Crook & Gartland 1966, Eisenberg *et al.* 1972, Dittus 1977, Janson 1988 a, b), a alteração deste contexto em cativeiro pode envolver mudanças nesta organização. Em ambiente natural, Janson (1985) encontrou aumento de comportamento agonístico entre *Sapajus apella* em épocas de escassez de recursos alimentares e, mais gravemente, Dittus (1977) relatou mortes de indivíduos não dominantes em populações de *Macaca s. Sinica*. Já em cativeiro, Southwick (1967) observou uma relação diretamente proporcional entre agonismo e aumento ou diminuição de recursos alimentares, com grupos de *Macaca mulatta*.

Outra característica do ambiente de cativeiro estudado, que é comum a muitos outros cativeiros, foi a restrição espacial e o número de indivíduos em cada gaiola. Neste caso, são quatro espécimes por gaiola, de aproximadamente 2,5 m x 2,5 m x 2,5 m. Dentro deste contexto, Berman (1982) ratifica que o número e os tipos de relações de um grupo têm relação direta com seu tamanho e composição. E, conforme supracitado, em uma espécie que possui como habitat e nicho ecológico áreas que podem ser superiores a 80 hectares, uma restrição drástica sugere alteração comportamental.

Observou-se também alto grau de estereotipia entre adultos, comportamento não registrado na gaiola dos juvenis e também não catalogado em espécimes que vivem em ambientes naturais, sendo um fenômeno comportamental de cativeiro. Em um estudo de espécimes de *Sapajus* em cativeiro, Araújo *et al.* (2011) encontraram uma relação entre estereotipia e dominância, o que não foi verificado neste estudo. Os autores também citam a estereotipia como comportamento denotativo de estresse. Os altos índices encontrados em alguns espécimes adultos e a ausência deste comportamento nos juvenis no presente estudo

sugere que o tempo em cativeiro e a idade dos indivíduos pode ter uma correlação direta com este tipo de comportamento. Corrêa (2010), em estudo de ciclos reprodutivos de *Sapajus*, constatou que o comportamento estereotipado em espécimes de fêmeas idosas foi o dobro do registrado com fêmeas adultas, ratificando também esta correlação entre tempo de cativeiro, idade e comportamento estereotipado. Outro fator relacionado à estereotipia é o reduzido espaço físico onde os animais estão inseridos, em relação à natureza, pois grupos de macacos-prego ocupam extensos habitats (Lovejoy et al., 1986). Portanto, os elementos restritivos dos cativeiros estudados nesta pesquisa, que buscam salvaguardar a saúde individual, podem ter alguma relação direta com o comportamento estereotipado, porém mais estudos são necessários para identificar quais variáveis podem ser influenciadoras ou aditivas deste tipo de comportamento tipicamente de cativeiro.

A frequência de catação foi baixa nas gaiolas G2 e G3, mas mais alta na G1, embora sem significado estatístico. Houve uma reciprocidade alta nesse comportamento, indicando um provável fortalecimento de relações afiliativas entre os indivíduos das gaiolas, já que este comportamento também tem função higiênica. Como este parece ser um comportamento aprendido, sua presença na gaiola dos juvenis, sem que houvesse um adulto na mesma, não descarta que, já que as gaiolas ficam próximas, o aprendizado por imitação tenha sido sua origem. O baixo número de eventos de catação pode ter relação ainda com o pequeno número de indivíduos da gaiola e o acesso à alimentação abundante, pois Izawa (1980) indica forte associação entre catação e obtenção de favores sociais e busca por recursos alimentares. Quando não há pressões externas ou internas, este número pode ser reduzido. Porém, a falta de aprendizado por ausência de relações parentais pode ter alguma relação também a escassez deste comportamento social predominante em grupos naturais.

Nas Gaiolas G1 e G2, foi observada uma hierarquia parcial. (Na G3, foi identificada uma hierarquia linear, mas esses dados são inconclusivos dadas as frequências de atividades antagônicas e o fato de os indivíduos nessa gaiola serem ainda juvenis.) No caso das hierarquias parciais, observa-se um padrão comumente encontrado na natureza, onde há um maior número de indivíduos por grupo, mas que não seria esperado em grupos com tão poucos animais, como os do estudo. De fato, no que diz respeito à hierarquia e estrutura social, o tamanho reduzido dos grupos e as condições restritivas podem ter sido determinantes para que não tenha sido identificada uma estrutura mais bem definida, apesar de as estruturas lineares tenderem a surgir em pequenos grupos apenas – quanto maior o grupo, mais difícil deste tipo de estrutura social surgir (Izar, 1994). Mesmo na gaiola dos juvenis, as díades predominantes foram afiliativas, o que não estabelecem diretamente variáveis para modelos de estrutura social em macacos-prego.

O comportamento social dos grupos nas gaiolas presentes neste estudo mostrou heterogeneidade de comportamento. Esses dados podem ser utilizados para realizar um manejo adequado dos indivíduos tanto no dia-a-dia quanto no momento de se pensar experimentos fora e dentro das gaiolas.

Conclusões

Este estudo se propôs a responder quais comportamentos, interações e relações sociais são estabelecidas em um ambiente específico de cativeiro nos grupos de *Sapajus apella* estudados e qual a importância das relações de hierarquia em grupos pequenos de *Sapajus apella* em cativeiro ambientalmente controlado. Esta pesquisa obteve informações de comportamentos não interativos e sociais que podem auxiliar a nortear futuras pesquisas nesta área, visando o bem estar social do grupo e não apenas do indivíduo, através da análise de comportamentos não sociais e sociais.

As principais conclusões obtidas foram:

- Foi observada uma redução de comportamentos agonísticos entre os indivíduos nas gaiolas quando comparados com dados da literatura para a espécie em ambiente natural;
- Uma das gaiolas, contendo quatro indivíduos juvenis, apresentaram uma maior frequência de dois comportamentos afiliativos, brincadeira turbulenta e brincadeira social;
- A catação, uma das principais interações afiliativas em primatas, foi observada em baixa frequência, principalmente na gaiolas com adultos, embora os juvenis tenham apresentado esse comportamento também;
- Houve uma alta frequência de comportamentos estereotipado nas gaiolas de adultos, mas não na de juvenis;
- As hierarquias sociais foram parciais nas gaiolas de adultos, o que é normalmente observado para grupos com vários indivíduos na natureza.

- As relações estabelecidas ao longo do tempo nas gaiolas servem para evidenciar o bem-estar dos grupos de indivíduos e são essenciais de serem conhecidas quando se pretende estudar animais em cativeiro ou trocá-los de lugar para que haja o bem-estar social dos grupos.

Referências

- Albuquerque, V. J., & Codenotti, T. L. (2006). Etograma de um grupo de bugios-pretos, *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) (Primates, Atelidae) em um habitat fragmentado. *Revista de Etologia*, 8 (2), 97-107.
- Alexander, R. D. (1974). The Evolution of Social Behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383. doi: 10.1162/106454603322694861 Altmann, J. (1974). Observational Study of Behaviour: Sampling Methods. *Behaviour*, 49 (3-4), 227-267.
- Appleby, M.C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31: 600 - 608.
- Araújo, T. ., Ferreira, R. ., & Costa, P. (2011). Comportamentos estereotipados e efeitos de gênero, posto social (rank) e afiliação em macacos-prego (*Cebus libidinosus*). In: *Congresso de Ecologia do Brasil, X, 2011*, São Lourenço, Minas Gerais.
- Barbosa, M. N., & Mota, M. T. S. (2004). A influência da rotina de manejo na interação social entre pares heterossexuais do sagüi, *Callithrix jacchus* (Linnaeus,1758). *Revista Brasileira de Zootecias*, 6(1), 29-43.
- Bergstrom, M. L., & Fedigan, L. M. (2010). Dominance among female white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*): hierarchical linearity, nepotism, strength and stability. *Behaviour*, 147(7), 899-931. doi:10.1163/000579510X497283
- 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.
- Bernstein, I.S. (1981). Dominance: The baby and the bathwater. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 419 - 457.
- Boinski, S., Swing, S. P., Gross, T. S., & Davis, J. K. (1999). Environmental enrichment of Brown Capuchins (*Cebus apella*): Behavioral and plasma and fecal cortisol measures of effectiveness. *American Journal of Primatology*, 48 (1), 49–68.
- Brown, A. D. (1986). Biogeografía Historica y a Diversificación de los Primates. Historia Biogeográfica del Noroeste Argentino. *Boletín Primatológico Argentino*, 4, 53–85.
- Brown, A. D. (1989). Distribución y Conservación de *Cebus apella* (Cebidae : Primates), *el Noroeste Argentino*. In C. J. Saavedra, R. A. Mittermeier, & I. B. Santos (Eds.) *La Primatología en Latinoamérica* (pp. 159–166). Washington, DC.: World Wildlife Fund.
- Burton, G. (1993). Non-neural extensions of haptic sensitivity. *Ecological Psychology*, 5(2), 105–124. doi: 10.1207/s15326969eco0502_1.
- Chalmers, N. (1980). *Social Behaviour in Primates*. E. Arnold, London.

- Chapais, B. (1983). Structure of the birth season relationships among adult male and female rhesus monkeys. Em *Primate Social Relationships*. R.A. Hinde, ed. Blackwell, London.
- Coutinho, P. H. M. (2012). *Enriquecimento alimentar e cognitivo para o bem estar em cativo* (Unpublished master's thesis). Universidade Federal do Pará (UFPA), Belém, PA.
- Danna, M., & Matos, M. A. (2006). *Ensinando a observação* (6ª ed). São Paulo, SP: Edicon.
- Crook, J.H. & Gartland, J.S. (1966). On the evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200 - 1203.
- De Waal, F. B. M. (2005). A century of getting to know the chimpanzee. *Nature*, 437(7055), 56–9. doi:10.1038/nature03999
- Deag, J. M. (1981). *O comportamento social dos animais: A dinamica das interações sociais em sociedade de mamíferos e aves*. São Paulo, SP: Edusp.
- Dittus, W.P.J. (1977). The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour*, 63: 281 - 322.
- Dominy, N. J., Ross, C. F., & Smith, T. D. (2004). Evolution of the Special Senses in Primates : Past , Present , and Future. *The Anatomical Record*, 281(1), 1078 -1082.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3-4), 283-313.
- Dunbar, R.I.M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57: 121 - 131.
- Eisenberg, J.F.; Muckenhirn, N.A. & Rudran, R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863 - 74.
- Elman, J. L., Bates, E. A., Johnson, M. H., Karmiloff-Smith, A., Parisi, D., & Plunkett, K. (1996). *Rethinking innateness: A connectionist perspective on development*. Massachusetts, MIT Press.
- Fragaszy, D. M., & Bard, K. (1997). Comparison of Development and Life History in Pan and Cebus. *International Journal*, 18(5), 683-701.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge, EN: Cambridge University Press.
- Freese, C. ., & Oppenheimer, J. R. (1981). The capuchin monkeys, genus Cebus. In A.F., Coimbra-Fillho R.A., Mittermeier (Eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates v 1* (pp. 331-390). Rio de Janeiro, RJ: Academia Brasileira de Ciências.
- Gautheraux Jr., S.A. (1978). The ecological significance of behavioural dominance. Em *Perspectives in Ethology*, vol. III. Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. editors. Plenum, New York.

- Held, S. D. E., & Špinka, M. (2011). Animal play and animal welfare. *Animal Behaviour*, 81(5), 891-899. doi:10.1016/j.anbehav.2011.01.007
- Hinde, R.A. & Datta, S. (1981). Dominance: An intervening variable. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 442.
- Hinde, R. A. (1983). *Primate Social Relationships*. Oxford, U.K.: Blackwells Scientific Publications.
- Hinde, R. A. (1997). *Relationships: a dialectical perspective*. Hove, U. K.: Psychology Press.
- Hladik, C. M., & Simmen, B. (1996). Taste perception and feeding behavior in nonhuman primates and human populations. *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews*, 5(2), 58-71. doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1996)5:2<58::AID-EVAN5>3.0.CO;2-S
- Izar, P. (1994). *Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em condições de semi-cativo* (Unpublished master's thesis). Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, SP.
- Izar, Patrícia, Ferreira, R. G., & Sato, T. (2006). Describing the Organization of Dominance Relationships by Dominance-Directed Tree Method. *American Journal of Primatology*, 68(2), 189-207. doi:10.1002/ajp
- Izawa, K. (1980). Social behaviour of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21: 443 - 467.
- Jameson, K. A., Appleby, M. C., & Freeman, L. C. (1999). Finding an appropriate order for a dominance hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour*, 57(5), 991-998.
- Janson, C. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(2), 125-138. doi:10.1007/BF00299041
- Janson, C.H. (1988 a). Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. *Behaviour*, 105: 1 - 17.
- Janson, C.H. (1988 b). Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour*, 105: 53 - 76.
- Janson, C. H. (1986). The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys (*Cebus*). In J. G. Else & P. C. Lee (Eds.), *Primate Ecology and Conservation* (pp. 169-179). Cambridge, U. K.: Cambridge University Press.
- Jolly, A. (1966). Lemur social behavior and primate intelligence. *Science*, 153(3735), 501-506.

- Jorge, B., & Collaço, R. (2008). *Hierarquia de dominância durante a obtenção de alimento em Cebus apella e Cebus libidinosus em cativeiro* (Unpublished master's thesis). Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN).
- Landau, H. G. (1968). Models of social structure. *The Bulletin Of Mathematical Biophysics*, 30(2), 215-224. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/643534>
- Lessa, M. A. M. (2009). *Bem Estar em Cativeiro : Análise e Planejamento da Ocupação do Tempo em Macacos-prego (Cebus apella)* (Unpublished master's thesis). Universidade Federal do Pará (UFPA), Belém, PA..
- Lorenz, K. (1981). *Fundamentos da Etologia*. São Paulo, SP: Fundação Editora da UNESP (FEU).
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard, Jr., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown, K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., & Hays, M.B. (1986). Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In M. Soulé (Ed.), *Conservation Biology the science of scarcity and diversity* (pp. 257-285). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Marques, K. L. S. (2008). *Associação de emissões vocais de macacos-prego (Cebus apella , Primate , Cebidae) a contextos comportamentais em cativeiro* (Unpublished master's thesis) Universidade Federal do Pará (UFPA), Belém, PA.
- Lynch, J. W., & Rímoli, J. (2000). Demography of a group of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) at the Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Primates*, 8(1), 44-49.
- Marineros, L., & Gallegos, F. M. (1998). *Guia de Campo de Los Mamíferos de Honduras*. Tegucigalpa, Honduras: INADES.
- Otoni, E.B. & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22(3), 347-358.
- Otoni, E. B., Izar, P., & Resende, B. D. (2004). Social Play and Spatial Tolerance in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, 6(1), 55-61.
- Perry, S. (2004). White-faced capuchin monkeys show triadic awareness in their choice of allies. *Animal Behaviour*, 67(1), 165-170. doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.005
- Perry, S. E., & Manson, J. H. (2008). *Manipulative Monkeys: The Capuchins of Lomas Barbudal*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Plotnik, R., King, F. A., & Roberts, L. (1968). Effects of competition on the aggressive behavior of squirrel and cebus monkeys. *Behaviour*, 32(4), 315-332.

- Poole, T. B. (1985). *Social Behaviour in Mammals*. Glasgow, Scotland: Blackie & Son, LTD.
- Portmann, A. (1990). *A Zoologist looks at Humankind*. New York, NY: Columbia University Press.
- Resende, B. D., & Ottoni, E. B. (2002). Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia*, 7(1), 173-180.
- Robinson, J. G. (1986). Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory. *Smithsonian*, 431(431), 1-60. Retrieved from http://www.sil.si.edu/SmithsonianContributions/Zoology/pdf_hi/SCTZ-0431.pdf
- Rodrigues, R. C. (2010). *Ciclo reprodutivo de macacos-prego (Cebus libidinosus) em cativeiro : aspectos comportamentais e hormonais* (Unpublish master'a thesis). RIUnB Repositório Institucional da Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Rose, L. M. (1998). *Behavioral ecology of white-faced capuchins (Cebus capucinus) in Costa Rica*. 357 f. Thesis from Department of Anthropology, Washington University, St. Louis. MO USA.
- Rose, L. M. (2000). Behavioral sampling in the field: Continuous focal versus focal interval sampling. *Behavior*, 137(2), 153-180.
- Rowel, T.E. (1974). The concept of social dominance. *Behav. Biol.*, 11: 131 - 154.
- Ruiter, J. R. De. (1986). The influence of group size on predator scanning and foraging behavior of wedgedcapped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Behaviour*, 98(1-4), 240-258.
- Sarnat, H., & Netsky, M. (1981). *Evolution of the Nervous system*. New York, NY: Oxford University Press.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88, 225-252.
- Southwick, C.H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 28: 181 - 209.
- Sparks, J. (1967). Allogrooming in primates: A review. Em *Primate Ethology*. D. Morris, ed. Weinfeld & Nicholson, London.
- Stallings, J. D. (1985). Distribution and Status of Primates in Paraguay. *Primate Conservation*, 6, 51-57.

- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology (Monographs in Behavior and Ecology)*. (p. 260). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Janson, C. H., & Schino, G. (2011). Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioral Ecology*, 22(3), 663-669. doi:10.1093/beheco/arr028
- Ueno, Y. (1994a). Olfactory discrimination of urine odors from five species by tufted capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 35(3), 311-323. doi:10.1007/BF02382728
- Ueno, Y. (1994b). Olfactory discrimination of eight food flavors in the capuchin monkey (*Cebus apella*): Comparison between fruity and fishy odors. *Primates*, 35(3), 301-310. doi:10.1007/BF02382727
- Van Schaik, C. P., & Van Noordwijk, M. A. (1989). The special role of male *Cebus* monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(5), 265-276.
- Visalberghi, E., Valenzano, D. R., & Preuschoft, S. (2006). Facial Displays in *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 27(6), 1689-1707. doi:10.1007/s10764-006-9084-6
- Wrangham, R. W. (1980). An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups. *Behaviour*, 75(3), 262-300. doi:10.1163/156853980X00447
- Zhang, S.-Y. (1995). Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by Brown Capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 16(3), 489-507. doi:10.1007/BF02735799