

**Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Departamento de Ecologia**

# Interações sociais em grupos de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília

Paula Salgado Pinha

Dissertação apresentada ao Departamento de  
Ecologia da Universidade de Brasília,  
como parte dos requisitos à obtenção  
do grau de Mestre em Ecologia

Orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup> Regina H. F. Macedo

**Brasília  
2007**

PAULA SALGADO PINHA

Interações sociais em grupos de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Banca Examinadora:

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Regina H. F. Macedo  
Orientador – UnB

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Patrícia Izar  
Membro Titular – USP

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Clotilde H. Tavares  
Membro Titular – UnB

---

Prof. Dr. Jader Marinho Filho  
Suplente – UnB

Brasília, março de 2007

## SUMÁRIO

Agradecimentos	i
Resumo	ii
Abstract	iii
Introdução	1
Espécie estudada	6
Objetivos	7
Material e métodos	9
Área de estudo	9
Sujeitos	11
Coleta de dados	14
Análise de dados	22
Resultados	24
Relações de dominância	24
Interações agonísticas	31
Interações afiliativas	34
Discussão	47
Relações de dominância	47
Interações agonísticas	49
Interações afiliativas	50
Interações sociais entre as fêmeas	54
Influência da presença de pessoas	55
Influência da disponibilidade de alimento	56
Referências bibliográficas	57

## AGRADECIMENTOS

À minha mãe, por todo seu apoio, carinho e compreensão proporcionados em todos os momentos.

Ao meu pai, pelo seu incentivo e por seu intenso zelo.

À minha irmã Patrícia, pelo exemplo de dedicação em busca de um ideal, e à minha irmã Fernanda, pela amizade e ajuda sempre que precisei.

Ao Érico, por todo seu carinho e estímulo.

À minha orientadora Regina, por tudo que me ensinou, pela sua compreensão e por sua imensa sensibilidade. Agradeço também pelos seus sábios conselhos.

Aos estagiários que me ajudaram no campo, David, Laís, Luana, Luisa, Maranda, Raquel, Renata e Tatiana. Obrigada pela enorme disposição, pelo companheirismo e por todo o apoio fornecido.

Aos colegas do laboratório de Comportamento Animal, pelas enriquecedoras discussões e, em especial, aos colegas Daniel Paz e Raphael Igor, pela grande ajuda na análise dos dados.

À minha amiga Isabel, por todo apoio no campo e na discussão dos resultados.

Aos funcionários do Parque Nacional de Brasília pela imensa cordialidade e, especialmente, ao chefe Darlan Alcântara de Pádua, pelo apoio e compreensão, e à Diana Tollstadius, por estar sempre disposta a ajudar.

Ao pesquisador Dr Mário Di Bitteti, pelas vocalizações fornecidas para o trabalho no campo; à pesquisadora Dr<sup>a</sup> Patrícia Izar, pela sua imensa simpatia e disposição para ajudar; à pesquisadora Dr<sup>a</sup> Maria Clotilde H. Tavares, pela ajuda na discussão do projeto e pelo apoio no fornecimento de material de campo, incluindo o empréstimo da filmadora digital.

A todos os professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia, pelos ensinamentos tão fundamentais à minha formação e, especialmente ao professor Dr. John Hay, pelas informações sobre a frutificação de espécies do Cerrado.

À CAPES e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, pelo fornecimento de apoio financeiro durante todo o período do curso.

## RESUMO

O comportamento social de primatas é influenciado por diferentes tipos de competição por alimento. Tendo em vista que a competição por alimento é mais intensa entre as fêmeas pelo fato de seu sucesso reprodutivo ser limitado pelos alimentos que consomem, os modelos sócio-ecológicos para primatas foram desenvolvidos com base apenas na competição entre as fêmeas pelo acesso ao alimento. Em *Cebus*, as fêmeas são filopátricas e apresentam interações afiliativas e de dominância fortes e diferenciadas. O presente estudo teve como objetivo analisar as interações sociais entre os indivíduos de dois grupos de *Cebus libidinosus* e investigar a possível influência da freqüente interação desses macacos com os visitantes do Parque Nacional de Brasília. Os comportamentos sociais foram amostrados pelo método animal focal de registro contínuo, sendo que o comportamento de catação também foi registrado pelo método *ad libitum*. Não foi possível determinar a estrutura hierárquica em um dos grupos devido ao baixo tamanho amostral de interações de dominância. No outro grupo, foi encontrada uma hierarquia parcial com três linhagens emergindo a partir do macho alfa. Uma alta freqüência de interações agonísticas foi observada em ambos os grupos estudados, provavelmente devido à competição pelo acesso aos alimentos antropogênicos, os quais são muito apreciados pelos macacos. Foi encontrada uma baixa freqüência de catações nos grupos estudados, que pode ser consequência da pequena quantidade de interações de catação entre as fêmeas. Somente duas sessões de catação entre as fêmeas foram observadas nos grupos estudados. A freqüência de outras interações sociais entre as fêmeas também foi extremamente baixa. Entre as observações de proximidade, a presença de uma fêmea a uma distância de até um metro de outra fêmea foi registrada apenas uma vez. Além disso, nenhum comportamento agonístico entre as fêmeas foi observado ao longo do estudo. A falta de interações sociais entre as fêmeas pode estar relacionada com o nível de parentesco entre elas. Para uma melhor compreensão do comportamento social nos grupos estudados, é importante que seja feita uma avaliação da competição pelos alimentos naturais e antropogênicos disponíveis para esses grupos, além de uma análise do nível de parentesco entre esses indivíduos.

## ABSTRACT

Primate social behaviour is influenced by different kinds of competition. Food competition is stronger among females because food intake limits female reproductive success. Thus, socio-ecological models are based mainly on food competition among females. In *Cebus*, females are philopatric and develop discriminative affiliative bonds and strong dominance relationships. The purpose of this study was to analyse the social interactions among individuals of two groups of *Cebus libidinosus* and investigate the possible influence of frequent interactions between these monkeys and visitors of the Brasília National Park. Data were collected during 10-minute continuous focal animal samples. Grooming data also were collected through *ad libitum* sampling method. In one group, a dominance hierarchy was not determined due to small sample size of dominance relationships observed. In the other group, a partial hierarchy of three lineages, based upon the alpha male was found. A high frequency of agonistic interactions was observed in both studied groups, probably due to competition for access to human food, which is very appreciated by the capuchins. A low frequency of grooming sessions was found in studied groups, which can be a consequence of the reduced number of grooming relationships among females. Only two grooming sessions were observed in the largest group and none in the smallest group. Frequency of other social relationships among females was also extremely low. Among observations of proximity, presence of females within one meter of another female was registered only once. No agonistic interactions were observed during the data collection. The lack of social relationships among females can be associated with degree of kinship among them. An analysis of kinship degree and competitive interactions for access to natural and human foods is needed to better understand the social behaviour of the studied groups.

## INTRODUÇÃO

A evolução do comportamento social em animais é explicada pelo aumento das vantagens individuais que as interações sociais podem proporcionar, como a obtenção de alimentos maiores e de melhor qualidade através da caça em grupo e uma maior eficiência nos mecanismos de evitar predação (Alexander, 1974).

Os primatas apresentam uma grande diversidade de sistemas sociais devido à variedade de fatores ecológicos aos quais estão submetidos (Isbell & Young, 2002). O sistema social de um grupo é caracterizado pelo tipo de sistema de acasalamento, pela organização social e pela estrutura social. A organização social compreende o tamanho, a composição sexo-etária e a coesão espacial e temporal do grupo. A estrutura social, por sua vez, corresponde ao conjunto de todas as interações que ocorrem entre todos os membros de um grupo ao longo de um período (Kappeler & van Schaik, 2002). As relações interindividuais de um grupo podem ser descritas em relação ao seu conteúdo, a sua qualidade e ao seu padrão (Chalmers, 1979).

Os grupos sociais são, em geral, caracterizados pelas relações de dominância entre os indivíduos. A dominância é definida como uma assimetria nas interações agonísticas entre dois indivíduos, de modo que os resultados dessas interações favorecem um dos indivíduos mais frequentemente do que o outro (Drews, 1993). Mesmo sendo um fenômeno diádico, as relações de dominância influenciam a estrutura social de um grupo. Quando os membros de um grupo podem ser ordenados de acordo com as suas relações de dominância, uma hierarquia de dominância está presente no grupo. A hierarquia é considerada linear quando apresenta a propriedade da transitividade, a qual determina que entre três indivíduos (A, B e C), se “A” é dominante em relação a “B” e “B” é dominante em relação a “C”, então “A” é dominante em relação a “C”. As relações entre três indivíduos (A, B e C) em que “A” é dominante em relação a “B”, “B” é dominante em relação a “C” e “C” é dominante em relação a “A” são denominadas como circulares. As hierarquias não-lineares são caracterizadas por apresentarem uma ou mais relações circulares (Lehner, 1996). Em hierarquias de dominância lineares ou quase lineares é possível comparar o grau de dominância entre os indivíduos de um grupo através dos índices individuais de dominância (Langbein & Puppe, 2004).

A linearidade da hierarquia de dominância de um grupo pode ser testada por meio do teste de Appleby (1983), o qual considera a existência de linearidade quando o número de relações circulares é menor do que sua probabilidade de ocorrer ao acaso. O índice de Appleby varia entre zero e um, sendo que o valor igual a zero representa uma ausência completa de linearidade e o valor igual a um representa uma estrutura totalmente linear. A presença de relações de dominância não conhecidas torna o valor do índice de Appleby menor devido ao fato desse índice calcular a probabilidade das relações desconhecidas gerarem relações circulares. De Vries (1995) propôs um outro índice (índice h') para o cálculo da linearidade. O cálculo do índice h' se baseia no índice de Landau (h), o qual calcula o nível de linearidade pelo número de indivíduos que um animal domina. O índice h' representa a média de todos os índices h calculados sistematicamente pela imposição aleatória de um resultado em cada uma das relações desconhecidas. Embora seja mais adequado para analisar dados com relações desconhecidas, o índice h' é um teste mais complexo.

A linearidade não é comum em grupos de primatas, que, em geral, apresentam uma estrutura hierárquica bastante complexa (Langbein & Puppe, 2004). O método da árvore de dominância direcionada, proposto por Izar e colaboradores (2006), permite a análise de estruturas mais complexas e não-lineares utilizando a transitividade para estabelecer as relações de dominância desconhecidas. O método gera uma representação gráfica das relações de dominância de um grupo e permite a identificação de diferentes subestruturas em hierarquias parciais, as quais apresentam parte das relações de dominância de um grupo que emergem a partir de um membro em comum ou através de linhagens independentes.

Estudos sobre *Cebus* têm indicado uma influência da posição hierárquica no sucesso de forrageamento e no comportamento social. Em *C. apella*, Janson (1990a) verificou que a posição hierárquica é mais importante do que a idade e o sexo na distribuição espacial dos indivíduos de um grupo. Embora o sucesso de forrageamento seja maior no centro do grupo, os machos e as fêmeas de *C. apella* que não são dominantes evitam a posição central devido às agressões que recebem dos dominantes (Janson, 1990b). Indivíduos dominantes de grupos de *C. capucinus* são capazes de aumentar o sucesso de captura de insetos e diminuir o risco de predação através de sua distribuição espacial no grupo (Hall & Fedigan, 1997). Em *C. capucinus*, o macho dominante recebe catação das fêmeas com uma

frequência maior do que os outros machos (Perry, 1997). Além disso, entre os machos, o indivíduo mais dominante recebe menos agressões do que os demais indivíduos (Perry, 1998).

O comportamento de catação é a interação social mais comum entre os primatas (Sussman *et al.*, 2005) e consiste de uma inspeção feita no pêlo de outro indivíduo, removendo sujeira e ectoparasitas com as mãos, língua ou dentes (Schino, 2001). Há duas hipóteses não excludentes sobre a função da catação: uma sugere que a catação tem como função a higiene do pêlo (Hutchins & Barash, 1976; Saunders, 1987), enquanto a outra afirma que esse comportamento tem uma função social, estabelecendo e mantendo relações sociais (Stammbach & Kummer, 1982), assim como reduzindo as tensões sociais (Boccia, 1987; Schino, 1988).

Com o intuito de testar a importância da função de higiene da catação, Dunbar (1991) analisou a correlação entre o tempo realizando catações e o tamanho do corpo. Pelo fato de ter encontrado correlações significativas somente em primatas do Novo Mundo, o autor sugeriu que a higiene seria a principal função da catação nas espécies do Novo Mundo e que a função social teria uma importância relativa maior nos primatas do Velho Mundo.

No entanto, alguns estudos apontam para a importância da função social em espécies do Novo Mundo. Por exemplo, a catação em *Alouatta seniculus* parece ter uma função social mais importante do que a função de higiene, tendo um relevante papel na corte sexual e no estabelecimento e intensificação das interações afiliativas das fêmeas juvenis (Sánchez-Villagra *et al.*, 1998). Di Bitetti (1997), além de verificar um importante papel da catação na corte sexual em *C. apella nigrilus*, também observou que os pares de indivíduos que realizam catação com maior frequência são os que formam alianças mais frequentemente. O'Brien (1993) sugeriu duas diferentes funções sociais para o comportamento de catação realizado entre fêmeas de *C. olivaceus*: apaziguamento e reforço dos laços sociais. Segundo o autor, as sessões de catação realizadas para reduzir as tensões são iniciadas por uma fêmea de posição hierárquica superior e finalizadas pela fêmea subordinada e tendem a não ser recíprocas. As catações realizadas entre fêmeas de posição hierárquica similar e entre fêmeas aparentadas são, em geral, recíprocas e têm a função de reforçar os laços afiliativos.

Alguns estudos com *Cebus* têm demonstrado a relação das interações de catação com a dominância. De acordo com o modelo de catação entre fêmeas adultas de primatas proposto por Seyfarth (1977), as fêmeas que realizam a catação recebem, em troca, apoio em coalizões da fêmea que foi catada. Uma vez que as fêmeas dominantes apresentam uma chance maior de sucesso em coalizões, elas são mais atraentes como parceiras de catação. Com isso, a quantidade de catação recebida deve ser maior quanto mais alta for a posição hierárquica da fêmea. Alguns estudos realizados com *Cebus capucinus* indicaram que as fêmeas dominantes recebem a maior parte das catações (Perry, 1995; Rose, 1998). No entanto, um estudo realizado com grupos de *Cebus apella* em cativeiro indicou que as catações são realizadas para baixo em relação à estrutura hierárquica, de modo que as fêmeas dominantes realizam catações com maior frequência nas fêmeas subordinadas do que o contrário (Parr *et al.*, 1997). Esses resultados podem indicar uma variação do direcionamento da catação em relação às posições hierárquicas entre as espécies do gênero *Cebus*.

Brincadeiras sociais são interações afiliativas importantes para o estabelecimento das relações sociais no grupo. Em primatas, as brincadeiras sociais consistem principalmente em lutas e pega-pega, envolvendo perseguições, mordidas e empurrões, e ocorrem geralmente intercaladas com eventos de descanso e catação (Resende & Ottoni, 2002). Em *Cebus*, as brincadeiras sociais são realizadas principalmente por jovens e filhotes durante o período em que os adultos estão em descanso e, em geral, envolvem de dois a quatro indivíduos. Embora seja uma interação afiliativa muito fácil de ser observada, há poucos trabalhos com *Cebus* que focalizam as interações de brincadeiras (Fragaszy *et al.*, 2004).

A transferência de alimento é uma interação afiliativa em que um indivíduo permite passivamente que outro pegue partes ou sobras de seu alimento. Os estudos sobre *Cebus* em ambiente natural indicam que os adultos apresentam um elevado grau de tolerância em relação aos juvenis e filhotes, os quais frequentemente conseguem obter algumas sobras de alimentos dos adultos (Fragaszy *et al.*, 1997). A ocorrência da transferência de alimento pode ser explicada de acordo com algumas hipóteses descritas na literatura. Uma das hipóteses sugere que os adultos permitem a transferência de alimento para os filhotes e juvenis quando os alimentos são de difícil acesso. A outra hipótese propõe que a

transferência de alimento ocorre para que os indivíduos inexperientes (filhotes e juvenis) aprendam a ingerir itens alimentares adequados. No entanto, essas hipóteses não foram corroboradas pelos estudos sobre transferência de alimento em *Cebus*, os quais indicam que o alimento que está sendo manipulado por um indivíduo passa a ter um valor especial, mesmo sendo um alimento já conhecido, abundante ou de fácil acesso (Fragaszy *et al.*, 2004).

As relações de dominância e as interações afiliativas podem ser analisadas de acordo com hipóteses formuladas a partir de modelos sócio-ecológicos desenvolvidos para primatas. Esses modelos foram desenvolvidos com o intuito de identificar as condições ecológicas e sociais que favorecem a ocorrência de determinados comportamentos em primatas. Os modelos sócio-ecológicos se baseiam na competição por acesso ao alimento entre as fêmeas, devido ao fato de a quantidade e a qualidade de alimentos consumidos limitar o sucesso reprodutivo das mesmas, enquanto que o sucesso reprodutivo dos machos é limitado pelo acesso às fêmeas. Essa variação entre o sucesso reprodutivo de machos e fêmeas é consequência da diferenciação evolutiva das células sexuais em pequenas e móveis nos machos e grandes e imóveis nas fêmeas (Trivers, 1972).

O primeiro modelo sócio-ecológico proposto relacionou o tipo de distribuição e a qualidade dos alimentos com o tipo de relações sociais entre as fêmeas (Wrangham, 1980). De acordo com esse modelo, quando os alimentos são de alta qualidade e têm distribuição agrupada, a competição entre os grupos faz com que as fêmeas não migrem de seu grupo natal e fortaleçam os laços sociais entre si, de modo que as interações de proximidade, de catação, de coalizão e de dominância são fortes e diferenciadas entre as fêmeas. Van Schaik (1989) considerou que a estrutura social de fêmeas é influenciada pelo risco de predação e que, com um alto risco de predação, há uma forte competição dentro dos grupos e a formação de uma hierarquia linear e estável entre as fêmeas. Além disso, van Schaik (1989) definiu dois tipos de competição por alimento: a competição indireta (“scramble competition”), que ocorre quando o consumo de alimento por um indivíduo causa uma redução no consumo dos outros indivíduos do grupo de maneira igualitária; e a competição direta (“contest competition”), quando os indivíduos conseguem obter uma quantidade diferente de alimento, devido à sua distribuição que permite a monopolização pelos membros dominantes. Com o avanço dos estudos sobre primatas em campo, outros

modelos sócio-ecológicos foram desenvolvidos para incorporar combinações mais complexas de competição direta e indireta, dentro e entre grupos (Isbell, 1991; Sterck *et al.*, 1997).

Embora o atual paradigma considere a competição e as interações agonísticas como os fatores centrais na evolução da vida em grupo em primatas, os comportamentos afiliativos e cooperativos são mais comuns do que comportamentos agonísticos. Possivelmente, a essência da socialidade em primatas se baseia nos comportamentos afiliativos, na cooperação, na tolerância social e no mutualismo, o que é sugerido em estudos recentes, os quais mostram que o desenvolvimento de mecanismos neurológicos e endocrinológicos podem reforçar ou facilitar os comportamentos cooperativos (Sussman *et al.*, 2005).

### **Espécie estudada**

Os primatas do gênero *Cebus*, conhecidos como macaco-prego e caiarara, possuem o corpo robusto, peso entre 2,5 kg e 5 kg, são arborícolas e utilizam a cauda semi-preênsil para facilitar sua locomoção (Fragazsy *et al.*, 2004). Apresentam um moderado dimorfismo sexual, sendo o macho um pouco maior do que a fêmea. As fêmeas atingem a maturidade sexual com três ou quatro anos, enquanto os machos podem demorar até o sétimo ou oitavo ano de vida. Em *Cebus*, a gestação é apenas de um filhote e dura de cinco a seis meses (Bicca-Marques *et al.*, 2006).

Os *Cebus* são capazes de explorar uma grande variedade de *habitats* e apresentam uma distribuição bastante ampla, que se estende desde Honduras, na América Central, até o sul do Paraguai e o norte da Argentina. Os macacos-prego apresentam uma dieta bastante flexível, sendo que a maior parte dos alimentos que ingerem são frutas e, em menor quantidade, insetos. Flores, ramos novos e pequenos vertebrados também são consumidos, mas com menor frequência (Bicca-Marques *et al.*, 2006).

Os grupos de *Cebus*, em geral, apresentam de seis a 30 indivíduos, embora o tamanho possa variar de dois a mais de 50 indivíduos (Freese & Oppenheimer, 1981). Os grupos possuem, em geral, apenas um ou dois machos adultos, de modo que a razão sexual

apresenta um desvio para uma quantidade maior de fêmeas adultas em relação à quantidade de machos adultos. Os machos, quando atingem a maturidade sexual, migram de seu grupo natal, enquanto as fêmeas são filopátricas, ou seja, se mantêm no grupo de origem (Bicca-Marques *et al.*, 2006). Os grupos do gênero *Cebus* nem sempre apresentam uma hierarquia de dominância linear, mas, em geral, o macho dominante e a fêmea dominante podem ser determinados facilmente (Fragazsy *et al.*, 2004).

A classificação das espécies do gênero *Cebus* é bastante confusa e tem sofrido muitas modificações. Inicialmente, o gênero *Cebus* foi dividido entre o grupo de machos com topete e o grupo de machos sem topete. Contudo, as 12 espécies classificadas no grupo com topete foram posteriormente reduzidas para o nível de subespécies de *Cebus apella* (Rylands *et al.*, 2005). Uma revisão recente propôs a modificação da subespécie *Cebus apella libidinosus* para o nível de espécie (Groves, 2001), como tem sido reconhecida atualmente.

### **Objetivos**

Este estudo teve como objetivo analisar as interações sociais entre os indivíduos de dois grupos silvestres de macacos-prego (*C. libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília. Foram analisadas as relações de dominância, as interações agonísticas e as interações afiliativas de proximidade, de catação, de brincadeira social e de transferência de alimento entre os membros do grupo. Devido à interação freqüente dos grupos observados com os visitantes do parque (Sabbatini *et al.*, 2006), o estudo também teve como objetivo analisar a influência das interações com as pessoas sobre o comportamento social desses animais. Uma vez que estudos sobre o comportamento de catação entre os macacos do Novo Mundo são escassos, principalmente com populações silvestres (Di Bitetti, 1997; Lazaro-Perea *et al.*, 2004), um enfoque maior foi dado a esse comportamento no presente trabalho, buscando-se analisar a importância relativa das funções da catação, avaliar a influência das relações de dominância na catação e comparar o comportamento entre diferentes classes de idade. Visto que a maior parte da literatura sobre os macacos do gênero *Cebus* se baseia nas espécies *C. capucinus*, *C. albifrons*, *C. olivaceus*, *C. apella* e *C. nigrinus*, o presente estudo contribuirá para o conhecimento sobre a espécie *C. libidinosus*. Devido à freqüente

interação entre grupos de *C. libidinosus* e humanos no Parque Nacional de Brasília, o conhecimento sobre o comportamento desses grupos é importante para o desenvolvimento de um plano de educação ambiental e de um plano de manejo para esses animais.

Considerando-se a frequência do comportamento de coçar como uma estimativa indireta da quantidade de ectoparasitas, uma correlação positiva entre a frequência deste comportamento com o de catação seria esperada caso a função de higiene da catação tivesse uma importância relativa maior do que a função social. Tendo em vista a teoria do mercado biológico (Nöe & Hammerstein, 1995), os indivíduos de menor hierarquia devem realizar catação nos indivíduos de posição hierárquica mais alta para serem tolerados pelos dominantes. Sendo assim, seria esperado que os indivíduos que sofressem uma maior quantidade de agressões realizassem catações com maior frequência.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Local de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional de Brasília (PNB), uma Unidade de Conservação de Proteção Integral do Bioma Cerrado, localizado entre 15° 35'S e 15° 45'S e 48° 5'W e 48° 53'W (Fig. 1). O parque é formado principalmente por cerrado *sensu strictu*, mas também apresenta formações florestais, como Mata de Galeria Pantanosa e não Pantanosa, e formações campestres (dados disponíveis no site <http://www.ibama.gov.br>; acesso fev./2007). O clima da região é tropical sazonal, caracterizado por uma estação seca bem definida de Abril até Setembro (Ribeiro & Walter, 1998). Uma parte do PNB é destinada à visitação pública, onde estão presentes áreas de lazer com piscinas naturais e trilhas ecológicas. Essa área, conhecida como Água Mineral, faz parte da área de vida de muitos animais da fauna local, como cutias (*Dasyprocta spp.*), macacos-prego e várias espécies de aves (observação pessoal).

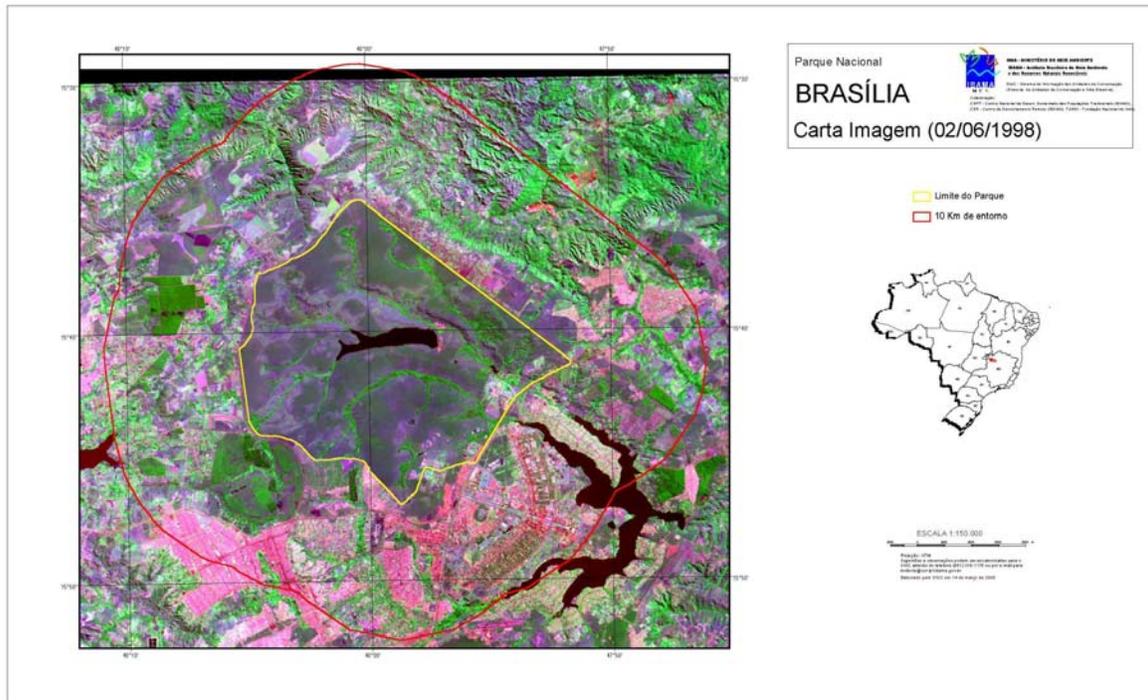


Figura 1. Carta imagem do Parque Nacional de Brasília disponível no site ([www.ibama.gov.br](http://www.ibama.gov.br)).

## Sujeitos

Foram observados dois grupos de *C. libidinosus*, sendo um grupo formado por sete indivíduos (Tabela 1) e o outro, por 21 indivíduos (Tabela 2). A composição dos grupos se manteve estável durante o período de estudo. A data de nascimento da maioria dos indivíduos não era conhecida e, portanto, a determinação da classe etária foi feita de acordo com o tamanho dos animais e o desenvolvimento dos topetes. O sexo só foi determinado com segurança em indivíduos adultos e sub-adultos devido à possibilidade de erro na identificação de fêmeas, as quais podem ser confundidas com machos pela presença do clitóris alongado até a fase de amadurecimento sexual (Freese & Oppenheimer, 1981). Os indivíduos foram identificados através de suas características físicas, como o padrão da coloração, o formato dos topetes e da face.

Tabela 1. Composição do grupo A.

<b>Indivíduo</b>	<b>Abreviação</b>	<b>Sexo</b>	<b>Classe etária</b>	<b>Parente</b>
Arush	ARS	Macho	Adulto	-----
Acab	ACB	Macho	adulto	-----
Champingnon	CHP	Fêmea	adulta	-----
Farofa	FRF	Fêmea	adulta	-----
Morgana	MGN	Fêmea	adulta	-----
Tina	TN	Fêmea	adulta	-----
Gelatina	GLT	Macho	sub-adulto	-----
Liquiriza	LQR	Macho	sub-adulto	-----
Mogli	MGL	Macho	sub-adulto	-----
Merlin	MRL	Macho	sub-adulto	-----
Cafê	CF	Fêmea	sub-adulta	-----
Bisteca	BST	Não identificado	juvenil	-----
Chico	CHC	Não identificado	juvenil	-----
Fred	FRD	Não identificado	juvenil	-----
Magoo	MGO	Não identificado	juvenil	-----
Paçoca	PCC	Não identificado	juvenil	-----
Pequi	PQ	Não identificado	juvenil	-----
Tapioca	TPC	Não identificado	juvenil	-----
Gotinha	GTH	Não identificado	juvenil	-----
Sem nome	-----	Não identificado	filhote	filhote da Farofa
Sem nome	-----	Não identificado	filhote	filhote da Morgana

Tabela 2. Composição do grupo B.

<b>Indivíduo</b>	<b>Abreviação</b>	<b>Sexo</b>	<b>Classe etária</b>	<b>Parente</b>
Elmo	ELM	Macho	adulto	-----
Inês	INS	Fêmea	adulta	-----
Croissant	CRS	fêmea	adulta	-----
Pepina	PEP	Fêmea	sub-adulta	-----
Iago	IG	Macho	juvenil	filhote da Inês
Crelisa	CRL	Fêmea	juvenil	filhote da Croissant
Cristopher	CRP	Macho	filhote	filhote da Croissant

### *Coleta de dados*

A habituação dos animais à presença de um observador foi realizada de agosto a novembro de 2005. Para tanto, a forma como me apresentava no campo foi padronizada, mantendo a mesma cor da roupa, a mesma mochila e boné. Embora os grupos já estivessem acostumados à presença humana nas áreas de lazer, eles não estavam habituados à presença de pessoas dentro da mata. Durante esse mesmo período, aprendi a identificar cada indivíduo através de suas próprias características, utilizando fotografias como auxílio.

A coleta de dados ocorreu de dezembro de 2005 até agosto de 2006. O método animal focal (Altmann, 1974) foi utilizado para registrar todas as ocorrências e as durações dos comportamentos de um indivíduo durante um período de 10 minutos. Etogramas de comportamentos não sociais (Tabela 3) e sociais (Tabela 4) foram elaborados para determinar os comportamentos que seriam registrados durante a amostragem. A cada dois minutos, foram anotados os indivíduos que estavam a uma distância de até um metro do indivíduo focal. As observações focais foram registradas em um gravador digital (IC Recorder RR-US380 Panasonic) e os intervalos de dois minutos foram sinalizados por um cronômetro regressivo com alarme (Timex Iroman 30 lap). Foi registrado o tempo em que o animal focal não esteve visível ao observador, sendo que as amostragens em que o indivíduo ficou fora de vista por mais de cinco minutos foram descartadas.

Tabela 3. Etograma de comportamentos não sociais registrados pelo método animal focal.

<b>Comportamento</b>	<b>Definição</b>
Autocatação	Indivíduo realiza uma inspeção no próprio pêlo, removendo sujeira e ectoparasitas com as mãos, língua ou dentes.
Brincadeira exploratória	Indivíduo manipula algum objeto, mas não o lambe ou o coloca na boca tentando mastigá-lo ou ingeri-lo.
Coçar	Indivíduo utiliza suas mãos para esfregar alguma região do seu corpo.
Deslocar	Indivíduo se movimenta em relação ao substrato onde se encontra por meio de duas ou quatro patas.
Forragear	Indivíduo encontra-se envolvido em sua alimentação, seja inspecionando substratos, manipulando algum alimento ou comendo.
Observar	Indivíduo mantém seu olhar fixado em outros macacos ou nas pessoas.
Parar	Indivíduo se mantém em um mesmo ponto do substrato sem realizar qualquer outro comportamento descrito, embora possa movimentar seu corpo de modo que não se desloque do ponto onde se encontra.
Repousar	Indivíduo se mantém deitado sobre um substrato e permanece parado, podendo apenas mudar a posição do seu corpo.

Tabela 4. Etograma de comportamentos sociais registrados pelo método animal focal.

<b>Comportamento</b>	<b>Definição</b>
Afastar-se	Indivíduo aumenta a distância em relação a outro macaco, sem que haja qualquer interação agonística entre os dois indivíduos.
Ameaçar	Indivíduo exhibe uma postura de ameaça mostrando seus dentes, eriçando os pêlos e levantando a cauda para um outro macaco ou algum outro animal. Em geral, o indivíduo vocaliza de uma maneira característica. Ele também pode balançar seu corpo de um lado para outro ou sacudir um galho.
Aproximação	Indivíduo se desloca em direção a um macaco e realiza algum outro comportamento social com o mesmo.
Bater	Indivíduo utiliza uma de suas patas dianteiras ou ambas para dar uma pancada ou empurrar outro macaco.
Brincadeira social	Indivíduo realiza atividades lúdicas com outros macacos, como brincadeiras de lutas ou de pega-pega.
Demonstrar submissão	Indivíduo encolhe seu corpo e gira sua cabeça várias vezes em direção a outro macaco, levantando e abaixando suas sombrancelhas.
Efetuar catação	Indivíduo realiza uma inspeção no pêlo de outro indivíduo, removendo sujeira e ectoparasitas com as mãos, língua ou dentes.
Evitar	Indivíduo se vira de costas para outro macaco que se aproxima ou que tenta interagir com ele, sem demonstrar submissão.
Fugir	Indivíduo se afasta rapidamente de um macaco que o persegue ou ameaça.
Perseguir	Indivíduo se aproxima rapidamente de outro macaco apresentando posturas de ameaça e, em geral, vocalizando.
Receber catação	Indivíduo se mantém parado ou em repouso enquanto outro macaco inspeciona o seu pêlo, podendo expor certas partes do seu corpo para esse macaco.
Roubar comida	Indivíduo toma bruscamente o alimento que está nas mãos de um outro macaco e não foge do macaco de quem ele roubou o alimento.
Solicitar alimento	Indivíduo aproxima sua boca ao alimento que outro macaco está segurando.
Transferência de comida	Indivíduo que está comendo ou segurando um alimento permite que um macaco pegue parte do seu alimento.

Todos os indivíduos de ambos os grupos foram observados pelo método animal focal, com exceção dos dois filhotes sem nome do grupo A, pelo fato de serem recém-nascidos no início da coleta de dados. A ordem de amostragem dos indivíduos foi definida por sorteios em cada grupo, sendo realizado um sorteio diferente para cada hora do dia. Amostragens de um mesmo indivíduo só foram realizadas após um intervalo mínimo de uma hora. Quando um indivíduo que deveria ser observado não foi encontrado, foi feita a amostragem do próximo indivíduo sorteado.

O acompanhamento dos grupos era, em geral, realizado em quatro dias da semana (terça-feira, quarta-feira, quinta-feira e sexta-feira). A coleta de dados durante o final de semana foi evitada devido ao enorme número de visitantes nas áreas de lazer, os quais atrapalhavam o trabalho dos observadores. Também foi evitada a realização de coleta de dados nos dias de segunda-feira, pelo fato de não ser permitida a visitação na área de lazer da Piscina Velha (local que os macacos passam a maior parte do tempo) e os grupos deixarem de freqüentar essa área durante esses dias, tornando o encontro com os grupos extremamente difícil. Em cada dia, o acompanhamento dos grupos foi feito durante o período matutino (07:00h – 13:00h) ou durante o período vespertino (13:00h – 18:00h), sendo que algumas vezes o acompanhamento durou de 07:00h até 18:00h. Ao todo, os grupos foram acompanhados durante cerca de 205 horas e 40 minutos, sendo que o grupo A foi observado por cerca de 108 horas e o grupo B, por cerca de 97 horas.

As amostragens focais, que ocorreram durante os meses de dezembro de 2005 até julho de 2006, abrangeram tanto a estação chuvosa quanto a estação seca. O período de dezembro de 2005 até março de 2006 foi considerado como estação chuvosa, enquanto os meses de abril a julho de 2006 foram considerados como estação seca. Em cada amostragem focal, foi registrado se o indivíduo estava em uma área com presença ou ausência de pessoas. Foram consideradas como ausência de pessoas as amostragens realizadas fora do horário permitido para visitação pública e aquelas em que o indivíduo focal esteve dentro da mata onde não era possível visualizar nenhum humano durante todo o período de amostragem.

Ao todo, foram realizadas 477 amostragens focais, sendo 145 amostragens realizadas na estação chuvosa e 332, na estação seca. A quantidade de amostragens focais feitas em cada grupo foi semelhante: 248 para o grupo A e 229 para o grupo B. No entanto,

pelo fato de os dois grupos apresentarem tamanhos bastante diferentes, o grupo menor apresentou uma média de observações por indivíduo mais elevada (grupo A: 13 focais/ind.; grupo B: 32 focais/ind.). Entre as 459 amostragens focais em que foi registrada a presença ou ausência de pessoas, 352 foram realizadas na presença de pessoas e somente 107 foram realizadas na ausência de pessoas. Como ambos os grupos freqüentavam a mesma área, o primeiro grupo encontrado no dia era acompanhado durante o maior tempo possível. Quando houve encontro entre os grupos, aquele que já estava sendo acompanhado continuou sendo observado. Quando os dois grupos eram encontrados simultaneamente, o grupo que tinha sido observado por menos tempo ao longo do estudo foi acompanhado.

Os comportamentos de catação também foram registrados através do método de amostragem *ad libitum* (Altmann, 1974), pelo qual foram anotadas as identidades dos indivíduos envolvidos na catação e a duração da sessão. Foi considerado como uma sessão, os comportamentos de catação que duraram mais do que três segundos. As sessões foram consideradas finalizadas quando um dos indivíduos se afastou do outro ou quando, mesmo próximos, os indivíduos se envolveram em outras atividades por mais do que 30 segundos. Quando dois indivíduos realizaram catação em um mesmo indivíduo simultaneamente, um evento de catação foi registrado para cada par. As sessões de catação observadas por ambos os métodos foram classificadas como recíproca quando ambos os indivíduos envolvidos realizaram catação. As sessões em que um indivíduo realizou catação, mas não foi catado pelo seu parceiro, foram consideradas como não recíprocas. As brincadeiras sociais foram consideradas como sessão quando duraram mais do que três segundos e consideradas finalizadas quando os indivíduos realizaram outros comportamentos por um período maior do que 10 segundos.

Com o intuito de observar uma quantidade maior de interações agonísticas para a determinação das relações de dominância entre os indivíduos, foi necessário promover a competição disponibilizando, de maneira agrupada, um alimento muito apreciado (banana) pelos macacos. A banana, em pedaços, foi colocada dentro de uma caixa de madeira (90x50x13 cm) com aberturas em sua superfície, através das quais os macacos poderiam pegar os pedaços (Fig. 2). A caixa possuía uma base que permitia colocá-la a cerca de 50 cm do solo e vários macacos podiam subir nela simultaneamente a partir do chão ou pelos galhos das árvores ao seu redor.



Figura 2. Foto da caixa de madeira utilizada nas sessões de competição forçada.

Foram realizadas 22 sessões de competição forçada entre fevereiro e agosto de 2006. As sessões foram feitas geralmente pela manhã, antes do início das observações focais, em uma área da mata na margem da área de lazer, por ser um local freqüentado pelos macacos e de fácil acesso. As sessões foram filmadas sempre que possível. Nas primeiras sessões, foi comum um macaco chegar sozinho na caixa e comer todas as bananas antes que outros macacos chegassem. Portanto, nas sessões posteriores, foram emitidas vocalizações de macacos-prego associadas à presença de comida (Di Bitteti, 2001) por meio de um aparelho de som portátil. Com isso, vários macacos chegaram à caixa simultaneamente, sendo possível observar uma maior quantidade de interações agonísticas.

Nas sessões de competição forçada, foi utilizado o método de registro de todas as ocorrências (Altmann, 1974) dos comportamentos de ameaçar, bater, perseguir, roubar comida, além dos comportamentos de monopolizar, expulsar e tomar o lugar de um macaco na caixa (Tabela 5).

Tabela 5. Comportamentos agonísticos registrados durante as sessões de competição forçada.

<b>Comportamento</b>	<b>Definição</b>
Monopolizar a caixa	Quando um indivíduo que está sobre a caixa impede que outro macaco suba na caixa.
Expulsar da caixa	Quando um indivíduo que está sobre a caixa provoca a saída de outro macaco que também está sobre a caixa, ameaçando-o ou perseguindo-o.
Tomar o lugar	Quando um indivíduo que chega na caixa provoca a saída de um macaco que já estava sobre a caixa, ameaçando-o ou perseguindo-o.

## Análise de dados

A frequência individual dos comportamentos sociais foi calculada para cada amostragem focal dividindo-se o número de eventos observados em uma determinada amostragem focal pelo tempo, em horas, que o animal esteve visível durante a mesma amostragem. Posteriormente, uma frequência média dos comportamentos sociais foi calculada para cada indivíduo somando-se as frequências de cada amostragem e dividindo-se o valor obtido pelo número de amostragens focais de cada indivíduo. Com isso, as frequências médias dos comportamentos observados pela amostragem focal representam o número de eventos por hora por indivíduo (ev./ind/hora).

O cálculo da frequência dos comportamentos de catação observados pelo método *ad libitum* foi feito para cada grupo dividindo-se o número de sessões de catação observadas no dia pela estimativa do tempo, em horas, de acompanhamento do grupo no mesmo dia. A frequência de proximidade foi calculada dividindo-se o número de vezes em que um indivíduo foi observado até um metro de distância do animal focal em um dia pelo tempo, em horas, de acompanhamento dos grupos no mesmo dia. A frequência das interações agonísticas em cada grupo foi calculada somando-se os eventos dos comportamentos de ameaçar, perseguir, bater, roubar comida, fugir e demonstrar submissão registrados pelo método animal focal e dividindo esse valor pelo tempo, em horas, de acompanhamento de cada grupo.

As sessões de catação que já tinham iniciado quando começaram a ser observadas e aquelas que não foram finalizadas dentro do período de amostragem focal de dez minutos não foram utilizadas nas análises que envolviam a duração do comportamento. As interações sociais realizadas entre indivíduos que não pertenciam ao mesmo grupo foram desconsideradas nas análises. Os comportamentos de catação realizados ou recebidos por fêmeas no estro também foram descartados.

Uma vez que as interações sociais variaram de acordo com o tamanho do grupo e os grupos estudados apresentavam tamanhos muito diferentes, todos os dados obtidos foram primeiramente comparados entre os grupos com o teste estatístico não-paramétrico de Mann-Whitney. Nos casos em que não foi encontrada uma diferença significativa entre os grupos, os dados foram agrupados para a realização de outras análises.

Os testes estatísticos foram realizados com o programa SPSS, versão 13.0 (2004). Os dados são apresentados na forma de média  $\pm$  erro padrão (EP), a menos que seja indicado diferentemente. O nível de significância estabelecido foi de  $p \leq 0,05$ . Os dados foram testados quanto à normalidade através do teste de Shapiro-Wilk. A maior parte dos dados não apresentou normalidade, mesmo após transformações e, portanto, foram analisados com testes estatísticos não-paramétricos. Testou-se a diferença das interações agonísticas, da presença de outros indivíduos até um metro do focal, das brincadeiras sociais e das transferências de comida entre as classes dos adultos, subadultos e juvenis (incluindo o filhote CRP do grupo B) pelo teste de Kruskal-Wallis, seguido do teste *post-hoc* indicado por Zar (1999) quando ocorreu diferença significativa. Os dados relativos à presença de outros indivíduos até um metro do focal apresentaram distribuição normal após transformação ( $\log_{10}(x + 1)$ ) e, com isso, as comparações entre as estações chuvosa e seca e entre a presença e ausência de pessoas foram analisadas pelo Teste t pareado. Considerando a proximidade de indivíduos de diferentes classes etárias em relação ao animal focal, quando o animal focal era adulto e quando era juvenil, os dados apresentaram distribuição normal e, por isso, foi utilizado o teste ANOVA para comparar a diferença de frequência entre as classes etárias, seguido do teste *post hoc* de Tukey quando a diferença foi significativa.

Para a análise da dominância entre os indivíduos dos grupos, foram utilizados os seguintes comportamentos agonísticos: ameaçar, bater, demonstrar submissão, fugir, perseguir, roubar comida, monopolizar a caixa, expulsar da caixa e tomar o lugar. Só foram consideradas as interações agonísticas que envolveram apenas dois indivíduos. Devido a uma baixa frequência de interações agonísticas, os dados obtidos pelas sessões de competição forçada e pelas amostragens focais foram agrupados para construir uma matriz de dominância. A linearidade da estrutura hierárquica foi verificada pelo teste de Appleby, calculado pelo aplicativo Java “HierarchyMatrixApplet”, disponível gratuitamente no site (<http://caspar.bgsu.edu/~software/Java/Grinders.html>). A estrutura hierárquica do grupo foi analisada pelo método da árvore de dominância direcionada e a posição hierárquica de cada membro do grupo foi medida pelo número de indivíduos presentes na árvore de dominância que eram dominados por um determinado membro do grupo (Izar *et al.*, 2006).

## RESULTADOS

### Relações de dominância

As relações de dominância obtidas pela amostragem focal e pelas sessões de competição (Tabelas 6 e 7) indicaram ausência de linearidade na estrutura hierárquica do grupo A, uma vez que o índice de Appleby foi igual a 0,053. O método da árvore de dominância direcionada indicou a existência de 139 empates iguais a zero e apenas 32 relações de dominância conhecidas no grupo A. O método incluiu 140 relações de dominância na matriz e oito relações circulares (Tabela 8), produzindo um alto grau de distorção nos dados. As representações gráficas geradas pelo método formaram linhagens extremamente complexas, de modo que não foi possível estabelecer uma estrutura hierárquica para o grupo A. Uma vez que os indivíduos juvenis em grupos de *Cebus* são os que recebem a maior quantidade de agressões (Ferreira *et al.*, 2006), eles foram retirados da análise de dominância para tornar as relações entre os adultos e subadultos mais claras. Com isso, foram obtidas duas linhagens independentes, sendo uma formada por seis indivíduos e a outra por dois. Os indivíduos FRF, CF e LQR não apresentaram relações de dominância com nenhum outro adulto ou subadulto (Fig. 3).

O índice de Appleby obtido para o grupo B foi igual a 0,554, representando uma linearidade média. Embora uma menor quantidade de interações agonísticas tenha sido utilizada para a construção da matriz de dominância do grupo B, foi possível determinar sua estrutura hierárquica devido ao pequeno tamanho do grupo. O grupo B apresentou oito empates iguais a zero e 13 relações de dominância. O método incluiu apenas duas relações de dominância através da imposição da transitividade (Tabela 9). A estrutura revelada apresentou três linhagens de dominância a partir do ELM, único macho adulto do grupo (Fig. 4). Não há membros subordinados na hierarquia, uma vez que nenhum indivíduo é dominado por todos os membros do grupo. Os indivíduos CRT e PEP são considerados subordinados parciais por não dominarem algum outro indivíduo.

Tabela 6. Matriz das relações de dominância do grupo A.

	ARS ♂	ACB ♂	MGN ♀	FRF ♀	CHP ♀	TN ♀	CF ♀	GLT ♂	LQR ♂	MGL ♂	MRL ♂	PCC I	FRD I	BST I	TPC I	GTH I	CHC I	MGO I	PQ I
ARS ♂		1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	2
ACB ♂	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	0
MGN ♀	0	0		0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	9	0	0	0	0	0
FRF ♀	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
CHP ♀	0	0	0	0		0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
TN ♀	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
CF ♀	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0
GLT ♂	1	0	0	0	1	1	0		0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1
LQR ♂	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
MGL ♂	0	0	0	0	0	1	0	0	0		0	3	0	0	0	0	0	9	0
MRL ♂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	1	0	0
PCC I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0
FRD I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0
BST I	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0
TPC I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0
GTH I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0
CHC I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		0	0
MGO I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		0
PQ I	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	

♂ macho

♀ fêmea

I sexo não identificado

Tabela 7. Matriz das relações de dominância do grupo B.

	ELM ♂	INS ♀	CRS ♀	IG ♂	PEP ♀	CRL ♀	CRP ♂
ELM ♂		1	1	6	0	2	12
INS ♀	0		0	0	2	4	2
CRS ♀	0	0		0	0	4	0
IG ♂	0	0	0		5	6	3
PEP ♀	0	0	0	0		0	0
CRL ♀	0	0	0	0	0		1
CRP ♂	0	0	0	1	0	0	

♂ macho  
♀ fêmea

Tabela 8. Matriz de transitividade do grupo A obtida pelo método da árvore de dominância direcionada.

	ARS ♂	ACB ♂	MGN ♀	FRF ♀	CHP ♀	TN ♀	CF ♀	GLT ♂	LQR ♂	MGL ♂	MRL ♂	PCC I	FRD I	BST I	TPC I	GTH I	CHC I	MGO I	PQ I
ARS ♂	=1*	1	1			+1	+1	+1		+1		+1		1	+1	1	1	+1	1
ACB ♂	+1**	=1	+1			+1	+1	+1		+1		1		+1	+1	1	1	1	+1
MGN ♀	+1	+1	=1			+1	+1	+1		1		+1		1	+1	+1	+1	+1	+1
FRF ♀	+1	+1	+1			+1	+1	+1		+1		1		1	+1	+1	+1	+1	+1
CHP ♀	+1	+1	+1			+1	+1	+1		+1	1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
TN ♀															+1				1
CF ♀	+1	+1	+1			+1	=1	+1		+1		1		1	+1	+1	+1	+1	+1
GLT ♂	1	+1	+1			+1	+1	=1		+1		1		+1	+1	+1	+1	+1	1
LQR ♂	+1	+1	+1			+1	+1	+1		+1		+1		1	+1	+1	+1	+1	+1
MGL ♂						1						1			+1				1
MRL ♂	+1	+1	+1			+1	+1	+1		+1		+1	1	+1	+1	+1	1	+1	+1
PCC I																			
FRD I																			
BST I	+1	+1	+1			+1	+1	1		+1		+1		=1	+1	+1	+1	+1	+1
TPC I																			
GTH I																			
CHC I	+1	+1	+1			+1	+1	+1		+1		+1		+1	+1	+1	=1	+1	+1
MGO I															1				
PQ I	+1	+1	+1			+1	1	+1		+1		+1		+1	+1	+1	+1	+1	=1

\* transitividade imposta em células da diagonal da matriz.

\*\* transitividade imposta em células fora da diagonal da matriz.

♂ macho; ♀ fêmea; I sexo não identificado

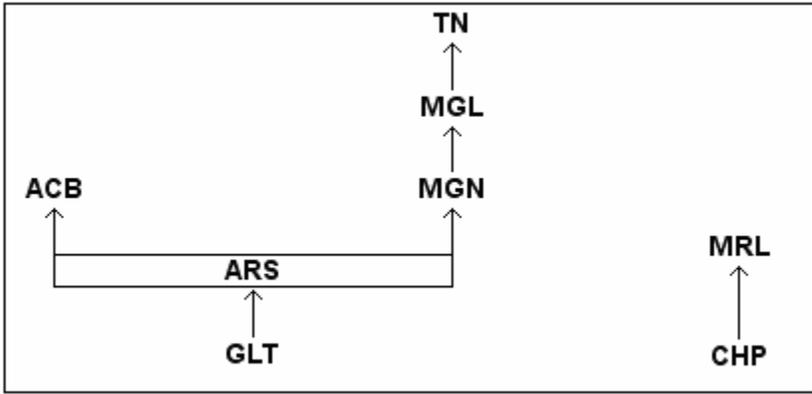


Figura 3. Representações gráficas da estrutura hierárquica dos adultos e sub-adultos do grupo A.

Tabela 9. Matriz de transitividade do grupo B obtida pelo método da árvore de dominância direcionada.

	ELM	INS	CRS	IG	PEP	CRL	CRP
ELM		1	1	1	+1*	1	1
INS					1	1	1
CRS						1	+1
IG					1	1	1
PEP							
CRL							1
CRP							

\* transitividade imposta em células fora da diagonal da matriz.

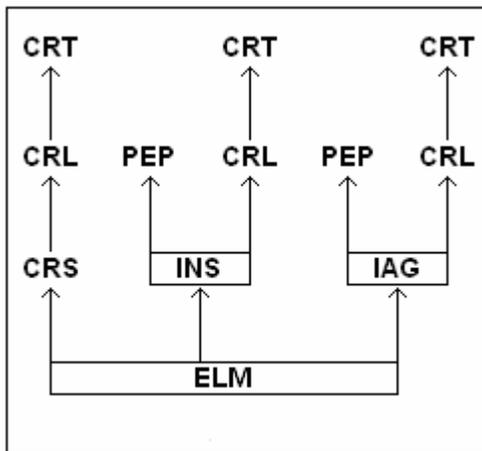


Figura 4. Representação gráfica da estrutura hierárquica do grupo B.

Não foi observado nenhum comportamento agonístico entre as fêmeas adultas dos dois grupos ao longo do período de estudo. A relação de dominância entre as fêmeas MGN e TN do grupo A foi estabelecida por meio da transitividade. No grupo B, por não terem apresentado relações de dominância entre si, as duas fêmeas adultas (CRS e INS) foram posicionadas em linhagens diferentes da estrutura hierárquica.

### **Interações agonísticas**

A frequência de interações agonísticas não diferiu estatisticamente entre os grupos estudados (Tabela 10). A única interação agonística que apresentou uma diferença significativa entre os grupos foi o comportamento de ameaçar, o qual ocorreu mais freqüentemente no grupo A do que no grupo B (Fig. 5). O comportamento de roubar comida foi raro, tendo sido observado apenas uma vez no grupo B. Os comportamentos submissos (demonstrar submissão e fugir) também foram raros, ocorrendo apenas uma vez no grupo A e oito vezes no grupo B. Agrupando os dados dos dois grupos, a frequência dos comportamentos submissos foi igual a  $0,23 \pm 0,15$  ev./ind/hora. As frequências dos comportamentos de ameaçar, bater e perseguir, que foram as interações agonísticas mais comuns, não diferiram entre si tanto no grupo A (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 5,703$ ;  $p = 0,058$ ), quanto no grupo B (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 3,306$ ;  $p = 0,191$ ).

No grupo A, foram observados 69 eventos de interações agonísticas durante o período 108,35 horas de acompanhamento do grupo. A frequência média das interações agonísticas foi igual a  $0,71 \pm 0,26$  eventos por hora (ev./hora). No grupo B, 27 interações agonísticas foram observadas ao longo de 97,32 horas de acompanhamento, sendo que a frequência média dessas interações foi de  $0,24 \pm 0,08$  ev./hora. A diferença entre a frequência média das interações agonísticas dos dois grupos estudados foi estatisticamente significativa (Mann-Whitney:  $U = 1178,5$ ;  $p = 0,024$ ). Considerando os dados dos dois grupos em conjunto, as interações agonísticas foram observadas a uma taxa de  $1,43 \pm 1,43$  ev./ind/hora, não ocorrendo diferença entre as classes etárias (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 3,871$ ;  $p = 0,144$ ). A frequência média das interações agonísticas foi maior na estação seca ( $1,89 \pm 2,20$  ev./ind/hora) do que na estação chuvosa ( $0,63 \pm 1,04$  ev./ind/hora), sendo essa

10. Frequência média (X) e desvio padrão (DP) dos comportamentos sociais observados no grupo A e no grupo B e a comparação estatística pelo teste de Mann-Whitney.

Comportamentos	Grupo A	Grupo B	Teste	P
	X ± DP	X ± DP		
Interações agonísticas	1,67 ± 1,60	0,77 ± 0,38	U = 47,0	p = 0,26
Ameaça	0,67 ± 0,78	0,05 ± 0,09	U = 31,5	p = 0,03
Perseguir	0,41 ± 0,55	0,28 ± 0,28	U = 64,5	p = 0,90
Bater	0,37 ± 1,08	0,17 ± 0,15	U = 42,0	p = 0,09
Submissões	0,14 ± 0,09	0,23 ± 0,15	U = 54,0	p = 0,62
Proximidade	0,21 ± 0,08	0,20 ± 0,07	U = 66,5	p = 1,00
Efetuar catação (focal)	0,44 ± 0,69	0,23 ± 0,33	U = 62,0	p = 0,77
Efetuar catação ( <i>ad libitum</i> )	0,03 ± 0,03	0,02 ± 0,02	U = 48,5	p = 0,29
Brincadeira social	1,37 ± 0,43	0,45 ± 0,198	U = 52,0	p = 0,38
Transferência de comida	0,99 ± 2,29	0,37 ± 0,39	U = 55,0	p = 0,48

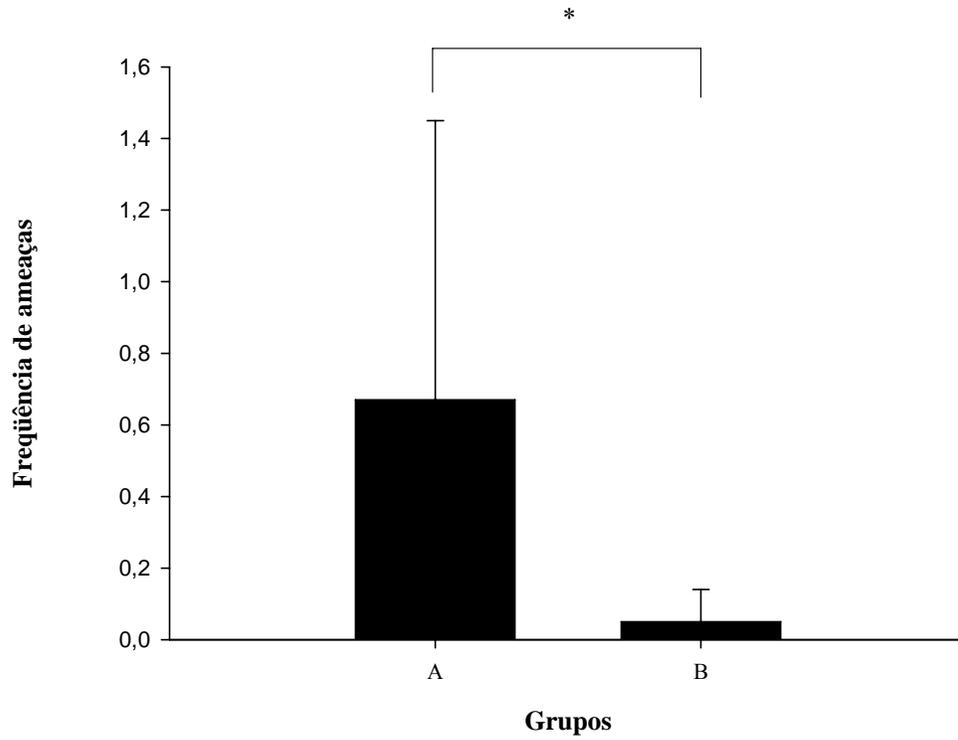


Figura 5. Frequência média e desvio padrão dos eventos de interações agonísticas (ev./ind/hora) realizados pelo grupo A e pelo grupo B (\* $p < 0,05$ ).

diferença significativa (Wilcoxon:  $Z = -2,457$ ;  $p = 0,014$ ) (Fig. 6). Também foi encontrada uma diferença significativa entre a frequência das interações agonísticas realizadas com a presença e ausência de pessoas (Wilcoxon:  $Z = -1,977$ ;  $p = 0,048$ ). Na ausência de pessoas, a frequência das interações agonísticas foi menor ( $0,77 \pm 1,98$  ev./ind/hora) do que na presença de pessoas ( $1,58 \pm 1,80$  ev./ind/hora; Fig. 7).

### **Interações afiliativas**

#### *Proximidade*

A ocorrência de pelo menos um indivíduo a uma distância de até um metro do indivíduo focal não diferiu entre os grupos estudados (Tabela 10). A presença de indivíduos próximos ao focal apresentou uma frequência muito mais baixa do que a ausência de indivíduos nessa condição (Teste t pareado:  $t = 19,736$ ;  $p < 0,001$ ). Em 20,36% dos registros de proximidade, foi observado algum indivíduo dentro da distância estipulada. Considerando somente os indivíduos adultos e subadultos, a proximidade do animal focal a outros indivíduos variou de acordo com o sexo e a classe etária dos indivíduos. A frequência de proximidade de fêmeas foi estatisticamente superior à frequência da proximidade de machos em relação a outro macho (Wilcoxon:  $Z = -2,023$ ;  $p = 0,043$ ). Nas amostragens focais realizadas em fêmeas, a frequência da proximidade de machos foi significativamente maior do que a frequência da proximidade de fêmeas (Wilcoxon:  $Z = -2,197$ ;  $p = 0,028$ ). Considerando a proximidade de indivíduos de diferentes classes etárias em relação ao animal focal, não foi encontrada uma diferença significativa entre as classes quando o animal focal era adulto (ANOVA:  $F = 2,23$ ;  $p = 0,129$ ) e subadulto (Teste de Friedman:  $\chi^2 = 5,48$ ;  $p < 0,065$ ). Por outro lado, a frequência de proximidade em relação aos juvenis diferiu estatisticamente entre as classes etárias (ANOVA:  $F = 3,94$ ;  $p = 0,03$ ). O teste *post hoc* de Tukey indicou que a presença de subadultos próximos ao focal juvenil foi mais baixa do que a presença de juvenis ( $p=0,023$ ).

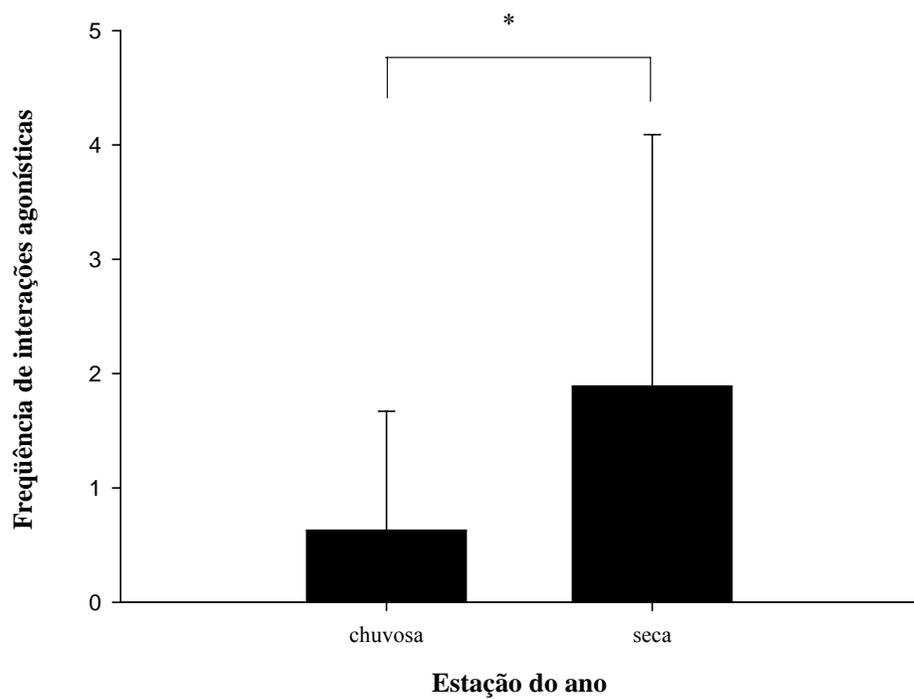


Figura 6. Frequência média e desvio padrão dos eventos de interações agonísticas (ev./ind/hora) realizados na estação chuvosa e na estação seca (\* $p < 0,05$ ).

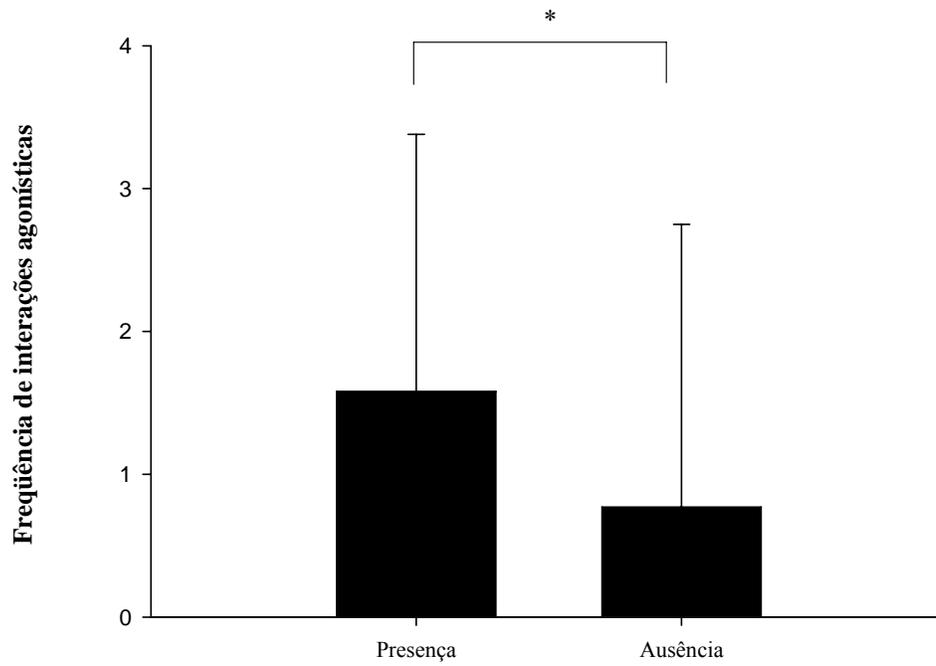


Figura 7. Frequência média e desvio padrão dos eventos de interações agonísticas (ev./ind/hora) realizados com a presença e ausência de pessoas na área onde os indivíduos foram observados (\* $p < 0,05$ ).

A proximidade do animal focal a outros indivíduos não variou entre as classes etárias (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 0,726$ ;  $p = 0,696$ ). A quantidade de indivíduos presentes até um metro de distância do animal focal variou entre um e quatro. A comparação entre a frequência de um, dois e três ou mais indivíduos localizados próximos ao animal focal revelou uma diferença altamente significativa entre essas categorias (Teste de Friedman:  $\chi^2 = 48,000$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 8). O teste *post hoc* indicou que a frequência de proximidade entre cada categoria e as demais também diferiu estatisticamente ( $p < 0,001$ ).

Não foi verificada uma diferença significativa na presença de indivíduos próximos ao animal focal entre as estações chuvosa e seca (Teste t pareado:  $t = 1,933$ ;  $p = 0,065$ ). A presença de pessoas na área onde os macacos foram observados também não causou variação na frequência de indivíduos próximos ao animal focal (Teste t pareado:  $t = 1,104$ ;  $p = 0,280$ ).

#### *Comportamento de catação*

No total, foram observadas 129 sessões de catação, das quais 89 foram observadas pelo método *ad libitum* (grupo A = 52; grupo B = 37) e 40, pelo método focal (grupo A = 27; grupo B = 13). Considerando o tempo total de acompanhamento dos grupos, a frequência do comportamento de catação no grupo A foi igual a 0,73 sessões por hora (ses./hora) e no grupo B foi igual a 0,51 ses./hora. A frequência por indivíduo do comportamento de efetuar catação observada pela amostragem focal foi de  $0,44 \pm 0,69$  ev./ind/hora no grupo A e de  $0,23 \pm 0,33$  ev./ind/hora no grupo B, não havendo diferença estatística entre os grupos (Tabela 10).

Dentre as sessões de catação observadas, somente 75 foram registradas desde o início até o final, sendo usadas para analisar a duração desse comportamento. A duração das sessões de catação variou entre quatro segundos e 13,92 minutos. As duração das sessões não-recíprocas não diferiu entre os dois grupos pelo método focal (Mann-Whitney:  $U = 58,5$ ;  $p = 0,621$ ) e pelo método *ad libitum* (Mann-Whitney:  $U = 37,0$ ;  $p = 0,063$ ). A duração média dessas sessões também não diferiu entre os métodos utilizados (Wilcoxon:  $z = -1,491$ ;  $p = 0,136$ ). Agregando-se os dados dos dois grupos, a duração média dessas sessões foi igual a  $0,86 \pm 0,96$  minutos por indivíduo. A comparação da duração das sessões recíprocas entre os grupos e entre os métodos não pôde ser realizada pelo fato de ter

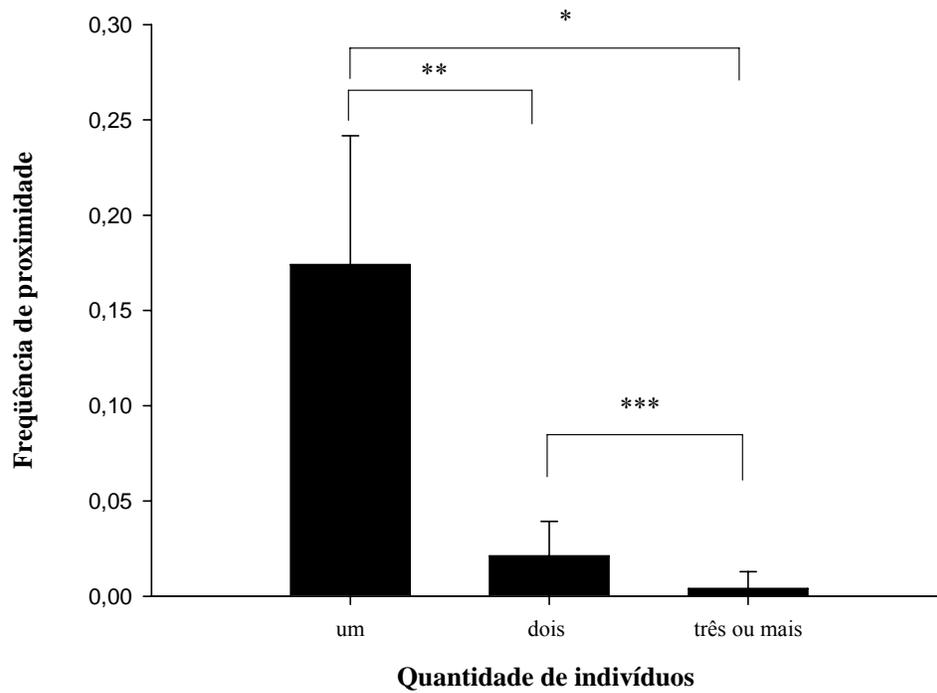


Figura 8. Frequência de um, dois e três ou mais indivíduos presentes até um metro de distância do animal focal (\* $p < 0,001$ ; \*\* $p < 0,001$ ; \*\*\* $p < 0,005$ ).

sido observado apenas uma sessão recíproca completa no grupo A e todas as sessões observadas no grupo B terem sido registradas através do método *ad libitum*. As sessões de catação recíprocas tiveram uma duração maior ( $4,10 \pm 4,47$  minutos) do que as sessões não recíprocas ( $0,86 \pm 0,96$  minutos), sendo essa diferença significativa (Mann-Whitney:  $U = 16,0$ ;  $p = 0,004$ ).

A frequência do comportamento de realizar catação não diferiu entre a estação chuvosa e seca (Wilcoxon:  $z = -0,623$ ;  $p = 0,533$ ). A duração das sessões de catação realizadas por indivíduos também não apresentou diferença entre as estações (Wilcoxon:  $z = -1,521$ ;  $p = 0,128$ ). A frequência de catação também não foi diferente entre o período da manhã, do meio-dia e da tarde (Friedman:  $\chi^2 = 2,737$ ;  $p = 0,255$ ). A presença de pessoas não influenciou a realização de catações (Wilcoxon:  $z = -1,689$ ;  $p = 0,091$ ), nem a duração das sessões (Wilcoxon:  $z = -1,352$ ;  $p = 0,176$ ).

A frequência de catação realizada pelos indivíduos de cada classe etária não diferiu estatisticamente da frequência de catação recebida pelos mesmos (Wilcoxon: Adultos:  $z = -1,481$ ;  $p = 0,139$ ; Subadultos:  $z = -0,943$ ;  $p = 0,345$ ; Juvenis:  $z = -0,866$ ;  $p = 0,386$ ). No entanto, análises através do teste binomial indicaram que algumas classes etárias receberam e realizaram catações diferentemente do que seria esperado ao acaso. No grupo A, os filhotes receberam catação com uma frequência maior (34,43%) do que a esperada ao acaso (Teste binomial:  $p < 0,001$ ; Fig. 9), mas não realizaram catação. A classe dos juvenis recebeu 27,87% das catações e realizou 19,67%, sendo esta última menor do que a esperada ao acaso (Teste binomial:  $p = 0,002$ ; Fig. 10). Por outro lado, os adultos realizaram a maior parte das sessões de catação (47,54%) e a frequência destas foi maior do que a esperada ao acaso (Teste binomial:  $p = 0,001$ ). Os subadultos realizaram 32,79% das catações, mas só receberam 4,92%, cuja frequência foi menor do que a esperada ao acaso (Teste binomial:  $p < 0,001$ ). No grupo B, o único filhote do grupo recebeu 34,21% das catações observadas e realizou apenas uma sessão. A classe dos adultos também foi a que mais efetuou catações (52,63%), realizando-as em frequência acima da esperada (Teste binomial:  $p < 0,001$ ), mas recebeu menos do que seria esperado ao acaso (Teste binomial:  $p = 0,027$ ; Fig. 11 e 12). Os juvenis foram os receptores da maior parte das catações (36,84%), que não diferiu estatisticamente da esperada. Cerca de 20% das catações foram realizadas pelos juvenis, sendo que esta também não diferiu estatisticamente da frequência esperada.

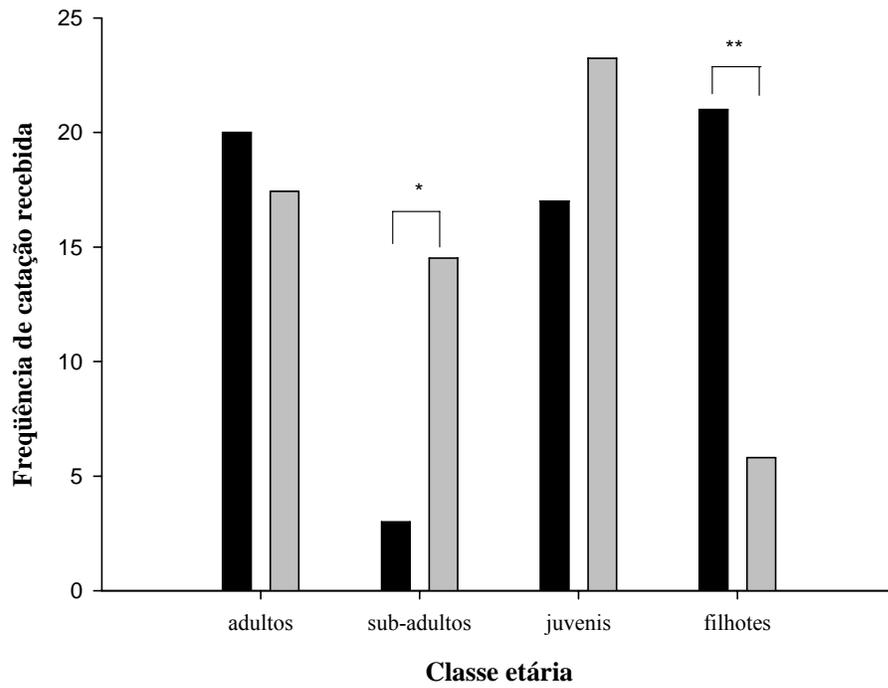


Figura 9. Frequência observada, em preto, e esperada, em cinza, das sessões de catações recebidas pelos indivíduos das classes etárias do grupo A (\* $p < 0,001$ ; \*\* $p < 0,001$ ).

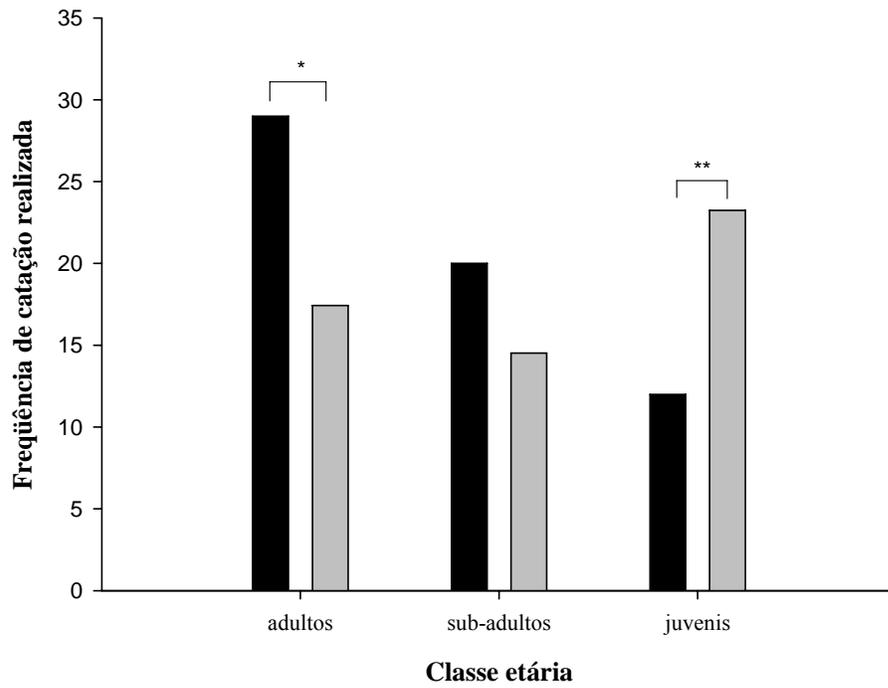


Figura 10. Frequência observada, em preto, e esperada, em cinza, das sessões de catações realizadas pelos indivíduos das classes etárias do grupo A (\* $p=0,001$ ; \*\* $p=0,002$ ).

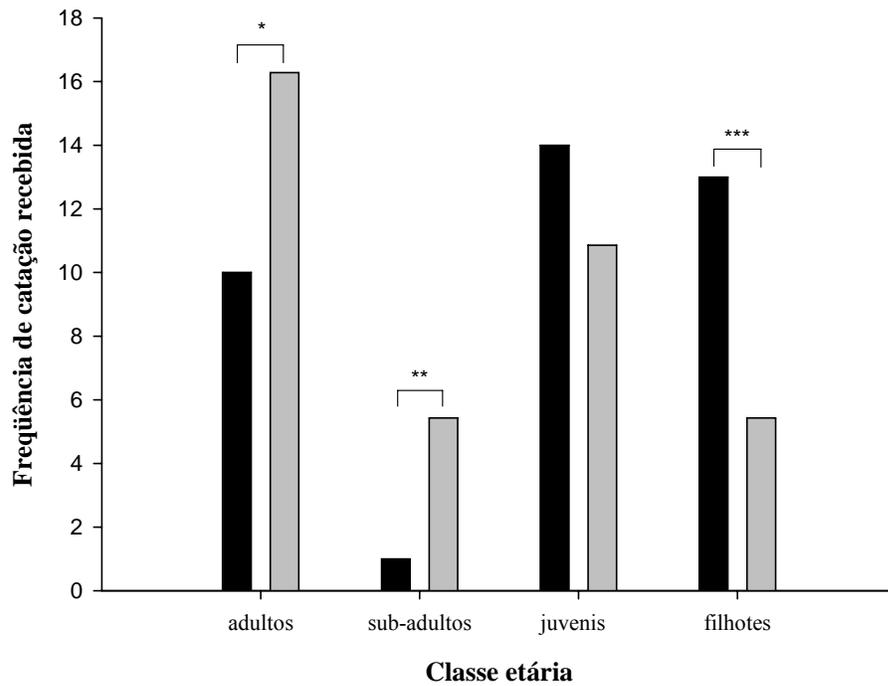


Figura 11. Frequência observada, em preto, e esperada, em cinza, das sessões de catações recebidas pelos indivíduos das classes etárias do grupo B (\* $p=0,027$ ; \*\* $p=0,021$ ; \*\*\* $p=0,002$ ).

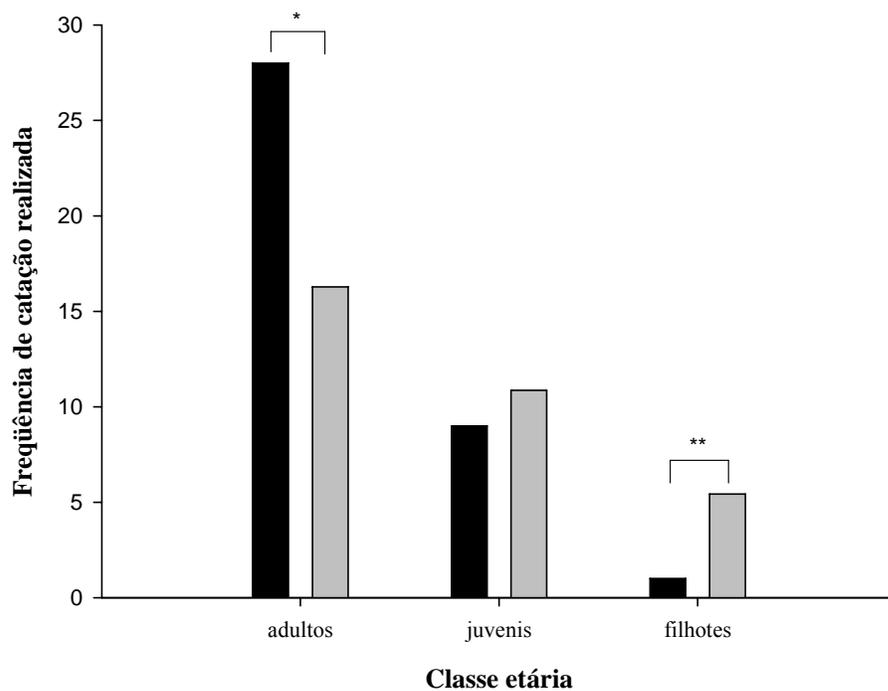


Figura 12. Frequência observada, em preto, e esperada, em cinza, das sessões de catações realizadas pelos indivíduos das classes etárias do grupo B (\* $p < 0,001$ ; \*\* $p = 0,021$ ).

A frequência do comportamento de coçar não apresentou uma correlação significativa com a frequência de efetuar catação (Spearman  $r_s = -0,130$ ;  $p = 0,525$ ) e nem com a frequência de receber catação (Spearman  $r_s = -0,142$ ;  $p = 0,490$ ). Não foi encontrada uma correlação significativa entre a frequência de receber agressões e a frequência de efetuar catação (Spearman  $r_s = -0,222$ ;  $p = 0,276$ ) e nem com a frequência de receber catação (Spearman  $r_s = -0,268$ ;  $p = 0,186$ ).

O possível efeito da posição hierárquica no comportamento de catação nos indivíduos do grupo B foi testado por meio de correlações da posição hierárquica com o número de sessões que um indivíduo recebeu e realizou, o número de sessões que participou e o número de parceiros de catação que apresentou. Nenhum desses aspectos do comportamento de catação apresentou uma correlação significativa com a posição hierárquica.

### *Brincadeira social*

Foram observadas 48 sessões de brincadeira social no grupo A e 15 sessões no grupo B. Entre as 63 sessões observadas, 47 (74,6%) ocorreram entre pares, 13 (20,63%) entre três indivíduos e somente três sessões (4,76%) entre quatro indivíduos. Não ocorreu diferença na frequência individual do comportamento de brincadeira social entre os dois grupos (Tabela 10) e, agrupando os dados, foi verificada uma frequência de  $1,45 \pm 2,23$  ev./ind/hora. A frequência de brincadeira social diferiu entre as classes etárias (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 7,155$ ;  $p = 0,028$ ; Fig. 13), sendo esta diferença significativa entre a classe dos adultos e dos juvenis e filhotes (teste *post-hoc*:  $p < 0,05$ ). A duração das sessões de brincadeira social variou de 4 segundos até 1,83 minutos (grupo A:  $26,4 \pm 4,2$  seg.; grupo B:  $18,6 \pm 3,0$  seg.), e não diferiu entre as classes etárias (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 5,967$ ;  $p = 0,051$ ). A frequência das brincadeiras sociais não apresentou diferença significativa entre as estações chuvosa e seca (Wilcoxon:  $z = -0,398$ ;  $p = 0,691$ ), assim como também não houve diferença entre a presença e ausência de pessoas na área onde os indivíduos foram observados (Wilcoxon:  $z = -1,136$ ;  $p = 0,256$ ).

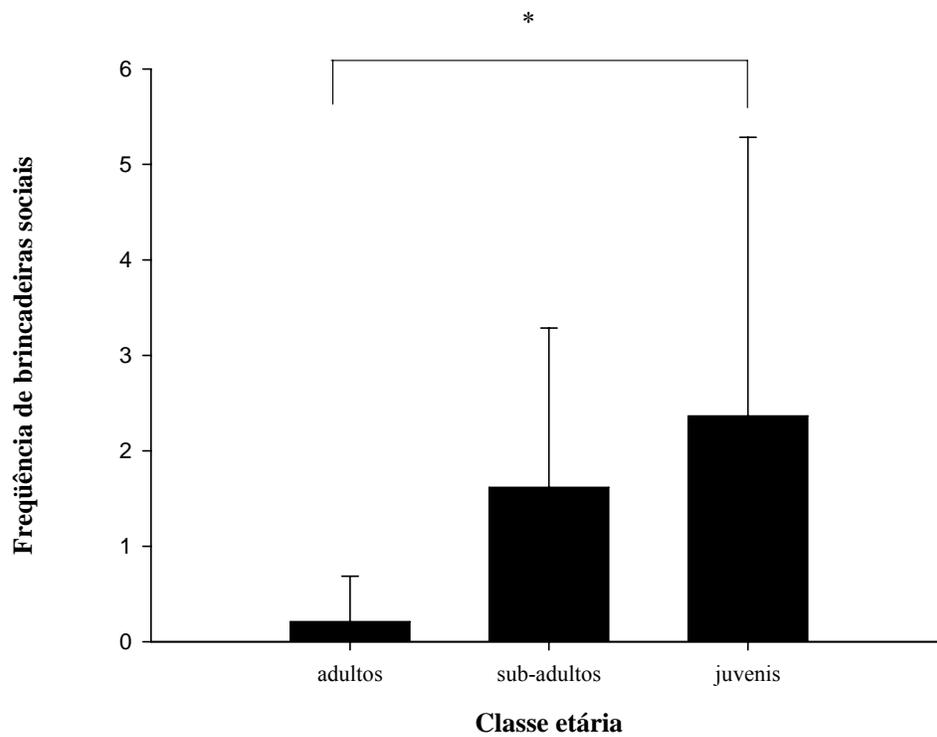


Figura 13. Frequência média e desvio padrão dos eventos de brincadeiras sociais (ev./ind/hora) realizados nas classes etárias dos adultos, sub-adultos e juvenis (\* $p < 0,05$ ).

### *Transferência de comida*

A frequência do comportamento de transferência de comida não diferiu estatisticamente entre os grupos A e B (Tabela 10), sendo que, com os dados agrupados, esse comportamento ocorreu com média de  $0,83 \pm 0,38$  ev./ind/hora. Não houve diferença significativa nesse comportamento entre as classes etárias (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 2,462$ ;  $p = 0,292$ ), mas a transferência de comida na classe dos adultos foi maior do que a esperada (qui-quadrado:  $\chi^2 = 35,265$ ;  $p < 0,001$ ). Entre as transferências de comida realizada pelos adultos, a maior parte (83,78%) foi destinada aos filhotes e 13,51% foi feita para juvenis. Foi observado um evento de transferência de comida entre dois indivíduos adultos, no qual a fêmea adulta CRS dividiu um pastel que tinha roubado na lanchonete do parque em dois pedaços e deixou um dos pedaços para o macho adulto ELM, que estava se aproximando.

A frequência do comportamento de transferência de comida não diferiu entre a presença e ausência de pessoas na área onde os macacos foram observados (Wilcoxon:  $z = -1,223$ ;  $p = 0,221$ ), assim como também não apresentou diferença significativa entre as estações chuvosa e seca (Wilcoxon:  $z = -0,282$ ;  $p=0,778$ ).

## DISCUSSÃO

### Relações de dominância

O valor extremamente baixo do índice de Appleby encontrado para o grupo A ( $K = 0,053$ ) pode estar relacionado com a grande quantidade de relações de dominância desconhecidas, uma vez que 81% das possíveis relações diádicas no grupo não foram observadas. Sendo assim, o baixo valor do índice de Appleby pode ser consequência de um tamanho amostral insuficiente. A determinação da estrutura hierárquica em grupos de primatas silvestres é freqüentemente prejudicada pelo baixo tamanho amostral de relações de dominância. Um índice de linearidade bastante baixo (índice de Appleby  $K = 0,0811$ ) também foi encontrado em um grupo de *C. apella* por Izar (1994) devido ao reduzido número de eventos de dominância observados. Gomes (2006) também não conseguiu determinar a estrutura hierárquica de um grupo silvestre de *C. nigritus* pelo fato de ter observado um número muito reduzido de interações agonísticas ( $n = 13$ ). Por outro lado, a falta de linearidade no grupo A pode ser consequência de um período de instabilidade das relações de dominância dentro do grupo. Nos primatas do gênero *Cebus*, em geral, o macho alfa pode ser facilmente determinado por apresentar um corpo mais robusto e um comportamento mais agressivo que os demais. Embora o macho ARS apresente essas características e tenha sido reconhecido como o alfa ao longo do estudo, a análise da estrutura hierárquica realizada pelo método da árvore de dominância direcionada revelou que o subadulto GLT é dominante em relação ao adulto ARS. A dominância de um subadulto em relação a um adulto pode ser considerada como um indício de um período de instabilidade. Além disso, o desvio sexual presente no grupo A pode contribuir para a baixa linearidade observada. Grupos de *Cebus*, em geral, apresentam um maior número de fêmeas em relação à quantidade de machos (Fragaszy *et al.*, 2004). Em *C. olivaceus*, por exemplo, Robinson (1988) observou que as fêmeas representam 64,9% da população. No grupo A, no entanto, há uma quantidade maior de machos em relação às fêmeas. Considerando os adultos e subadultos desse grupo, para os quais o sexo foi determinado, a razão sexual é de 1:1,2 fêmea/macho. Uma vez que, em *Cebus*, a escolha da fêmea por parceiros sexuais é influenciada pela posição hierárquica que o macho ocupa (Robinson,

1988), o desvio da razão sexual pode provocar um aumento da disputa entre os machos pela posição hierárquica mais alta, causando instabilidade.

No grupo B, as relações desconhecidas representaram 38% de todas as relações possíveis entre os indivíduos do grupo, mas, nesse caso, essas relações parecem estar mais relacionadas com a baixíssima interação entre as fêmeas adultas e a falta de interações entre a fêmea subadulta PEP com os outros indivíduos do grupo, que era o indivíduo mais periférico do grupo. As fêmeas adultas do grupo só foram vistas interagindo uma única vez ao longo do estudo, quando formaram uma coalizão para ameaçar indivíduos do grupo A que se aproximavam da área onde o grupo B se encontrava.

A estrutura hierárquica encontrada para o grupo B revelou uma hierarquia parcial com três linhagens emergindo a partir do macho alfa. Não foi possível determinar a fêmea alfa, uma vez que não foram observadas interações agonísticas entre as fêmeas do grupo. No entanto, algumas observações durante as sessões de competição forçada indicam que a fêmea INS poderia ocupar a posição hierárquica mais alta. Geralmente, o macho alfa era o primeiro a se alimentar na plataforma e a fêmea INS e o juvenil IG ficavam ao lado da plataforma e subiam nela logo após a saída do macho alfa. A fêmea CRS, por sua vez, se mantinha afastada da plataforma e só subiu nela em três ocasiões, sendo que, em uma das ocasiões ela estava afastada do grupo e foi a primeira a chegar, e nas outras vezes ela só subiu na plataforma quando já tinham acabado as bananas.

Embora tenha sido observada uma estrutura linear e estável em grupos de *C. capucinus* (Hall & Fedigan, 1997; Perry, 1996), em *C. apella*, a hierarquia entre as fêmeas foi descrita como tolerante devido à baixa frequência de interações agonísticas (Izar, 2004). Aparentemente, a estrutura hierárquica no gênero *Cebus* não é tão explícita e rígida quanto em macacos do Velho Mundo (Fragaszy *et al.*, 2004). Nos grupos de *C. libidinosus* estudados, a falta de interações agonísticas entre as fêmeas pode ser consequência de uma estratégia de afastamento utilizada pela fêmea subordinada para evitar conflitos com a dominante, tornando a estrutura hierárquica pouco explícita. Outros estudos são fundamentais para que seja possível definir se a estrutura hierárquica em *C. libidinosus* é mesmo não linear.

### Interações agonísticas

A frequência de interações agonísticas no grupo A ( $0,71 \pm 0,26$  ev./hora) foi semelhante à observada em *C. apella nigritus*, cuja frequência foi 0,58 ev./hora (Izar, 2004). Outros estudos indicam que grupos de *C. olivaceus* e *C. capucinus* apresentam menos de uma interação agonística por hora (Fragaszy *et al.*, 2004). O grupo B do presente estudo, por sua vez, apresentou uma baixa frequência de interações agonísticas ( $0,24 \pm 0,08$  ev./hora) quando comparada com a frequência do grupo A e de outras espécies do gênero.

Pelo fato de a taxa de ingestão de alimento por indivíduo diminuir em função do tamanho do grupo quando os recursos são escassos (Janson, 1985), espera-se que, em condições de escassez de alimentos, a frequência de interações agonísticas seja maior em grupos maiores. Embora a frequência de interações agonísticas observadas no grupo A tenha sido maior do que no grupo B, não foi observada uma diferença significativa da frequência dos eventos de interações agonísticas realizadas por indivíduo nos dois grupos estudados, o que indica que a maior quantidade de interações agonísticas no grupo A é decorrente apenas do maior número de indivíduos nesse grupo. Entre todas as interações agonísticas analisadas (ameaçar, perseguir, bater e demonstrar submissão), somente a frequência do comportamento de ameaçar diferiu estatisticamente entre os grupos, sendo mais frequente no grupo maior. A falta de aumento da frequência de interações agonísticas realizadas por indivíduo no grupo mais numeroso indica que o alimento não é um fator limitante para os grupos estudados. Cerca de 60% da dieta desses grupos é composta por alimentos antropogênicos levados por visitantes do parque e vendidos nas lanchonetes (Pinha *et al.*, 2004). Uma vez que a presença de visitantes no Parque é frequente durante todo o ano, especialmente na estação seca, que corresponde ao período de menor disponibilidade de frutos no Cerrado, parece haver abundância de alimentos para os grupos estudados ao longo de todo o ano.

## Interações afiliativas

### *Proximidade*

A proximidade entre os indivíduos a uma distância menor do que um metro ocorreu raramente. Para macacos do gênero *Cebus*, que mantém um espaçamento de metros entre os membros do grupo, especialmente durante o forrageamento (Fragaszy *et al.*, 2004), a presença de um indivíduo até um metro de outro indivíduo representa uma proximidade muito íntima. Por isso, a baixa frequência de indivíduos dentro dessa distância era esperada.

A proximidade nos grupos estudados foi mais comum entre indivíduos do sexo oposto. A presença de um macho a uma distância de até um metro de outro macho não foi observada ao longo do estudo. A proximidade entre fêmeas no grupo A foi registrada apenas uma vez, tendo ocorrido entre as fêmeas FRF e MGN. No grupo B a proximidade entre as fêmeas também foi registrada apenas uma vez, a qual ocorreu entre as fêmeas PEP e CRS. A maior frequência de proximidade entre indivíduos do sexo oposto também foi registrado em *C. apella* por Izar (1994). Contrariamente a esses resultados, Rose (1998) observou que fêmeas de *C. capucinus* ficavam próximas a outras fêmeas com maior frequência do que aos machos e que machos ficavam mais próximos a outros machos mais frequentemente do que às fêmeas. A proximidade entre membros de um grupo está relacionada com o padrão de interações agonísticas e afiliativas do grupo. A falta de proximidade entre os machos parece ser consequência do período de instabilidade hierárquica no qual o grupo encontra-se. Por sua vez, a falta de proximidade entre as fêmeas parece refletir a baixíssima frequência de interações, tanto agonísticas, quanto afiliativas, entre as fêmeas dos dois grupos. Associações preferenciais entre machos e fêmeas independentes do período de estro são denominadas como “amizade” e já foram bastante estudadas entre babuínos (Palombit *et al.*, 2001), nos quais a “amizade” tem sido considerada como uma estratégia das fêmeas para diminuir o risco de infanticídio. Seria necessário um estudo mais detalhado das interações entre machos e fêmeas, buscando-se observar as características dos pares preferenciais, para que fosse possível definir essa estratégia social presente nos grupos estudados.

### *Comportamento de catação*

A frequência do comportamento de catação nos grupos estudados (Grupo A: 0,73 ses./hora; Grupo B: 0,51 ses./hora) foi um pouco mais baixa do que a frequência observada em grupo silvestre de *C. apella nigritus* (0,88 ses./hora) (Di Bitetti, 1997). A maior parte das catações observadas no grupo estudado por Di Bitetti (1997) foi realizada pelas fêmeas, sendo direcionadas principalmente para outras fêmeas e para o macho alfa. Outros trabalhos em *Cebus* também indicaram uma alta frequência e uma maior duração das interações de catação entre as fêmeas (Fragaszy *et al.*, 2004; O'Brien, 1991; Perry, 1996). No entanto, no presente estudo, apenas duas sessões de catação foram observadas entre as fêmeas, as quais ocorreram entre a mesma díade, as fêmeas FRF e MNG. É possível que a frequência um pouco mais baixa de catações nos grupos estudados seja consequência da raridade das interações entre as fêmeas.

Os resultados do presente estudo refutam a hipótese de que a catação tenha uma função higiênica, pois não ocorreu correlação entre o comportamento de efetuar catação e o de coçar. A hipótese da função social da catação como meio de reduzir as tensões também foi refutada, uma vez que os indivíduos que sofreram uma maior quantidade de agressões não receberam catações com maior frequência. Por outro lado, de acordo com O'Brien (1993), as catações realizadas entre fêmeas de *C. olivaceus* com função de redução da tensão são realizadas pelas fêmeas dominantes nas fêmeas subordinadas, as quais recebem grande quantidade de agressões. Dessa forma, também seria esperado que uma maior quantidade de catações fosse realizada pelos indivíduos que executam uma maior quantidade de agressões. No entanto, também não foi encontrada uma correlação significativa entre a frequência de agressões realizadas e a frequência de catações efetuadas. Além disso, caso a catação fosse utilizada para reduzir as tensões, sua frequência deveria ser maior no grupo A devido à maior frequência de interações agonísticas nesse grupo. No entanto, não foi encontrada uma diferença na frequência do comportamento de catação entre os grupos A e B. Os dados apontam para uma outra possível função desse comportamento, que seria o cuidado com os filhotes. Os filhotes receberam catação com uma frequência maior do que a esperada ao acaso em ambos os grupos estudados e a frequência das catações realizadas pelos adultos foi maior do que a esperada ao acaso. Ademais, a presença de um filhote parece favorecer a realização de catações entre as

fêmeas. No presente estudo, as fêmeas que foram observadas realizando catação entre si eram as únicas do grupo A que tinham filhote. Similarmente, em um grupo de *C. apella* estudado por Izar (1994), as catações entre as fêmeas estiveram fortemente associadas à presença de filhote.

Não foi observado algum efeito da posição hierárquica no comportamento de catação no presente trabalho. Em *C. apella*, os indivíduos dominantes participam de uma maior quantidade de sessões de catação do que os subordinados. Além disso, o macho alfa e a fêmea alfa formam o par de indivíduos que mais realizam catação entre si (Di Bitetti, 1997). As fêmeas de *C. olivaceus* de posições hierárquicas mais altas também se envolvem em uma quantidade maior de catações do que as fêmeas de posições medianas e mais baixas (O'Brien, 1993). Possivelmente, a abundância de alimentos para os grupos estudados influencia o padrão de distribuição de catação em relação à posição hierárquica. Por não haver competição por alimento, os subordinados não precisam realizar catações nos dominantes em troca de apoio em coalizões ou tolerância. Os indivíduos dominantes também não precisam efetuar catações nos subordinados para reduzir a tensão, pois a frequência de interações agonísticas tende a ser baixa devido à falta de competição por alimento. De fato, a frequência de interações agonísticas no grupo B foi bastante baixa ( $0,24 \pm 0,08$  ev./hora). Portanto, com a falta de competição por alimentos, a posição hierárquica parece não ser um fator importante na distribuição das sessões de catação.

### *Brincadeira social*

A maior parte das brincadeiras sociais observadas envolveu apenas dois indivíduos e foram raras as brincadeiras em que participaram quatro ou mais indivíduos, assim como foi descrito para outros grupos de *Cebus* (Freese & Oppenheimer, 1981). O maior número de sessões de brincadeira observadas no grupo A é consequência da maior quantidade de juvenis e filhotes nesse grupo, uma vez que eles foram os indivíduos que participaram de brincadeiras sociais mais frequentemente. Os adultos participaram significativamente menos de brincadeiras sociais quando comparados à classe dos juvenis e filhotes. Em *C. apella*, também foi verificada uma frequência significativamente menor de brincadeiras entre adultos quando comparados com as outras classes de idade (Izar, 1994). Outros estudos têm indicado que, entre os adultos, os machos participam de brincadeiras sociais

com maior frequência do que as fêmeas (Fragaszy *et al.*, 2004; Resende & Ottoni, 2002). No entanto, no grupo A, nenhum dos adultos participou de brincadeiras e, no grupo B, apenas as fêmeas adultas o fizeram. A fêmea INS participou de três sessões de brincadeiras, as quais envolveram o seu filhote IG e o indivíduo CRP. A fêmea CRS foi observada participando de uma brincadeira com seu filhote CRS e o filhote IG. Aparentemente, a participação de fêmeas adultas nas brincadeiras sociais parece estar relacionada com a presença de seus filhotes nas brincadeiras. A participação de fêmeas adultas nas brincadeiras que envolvam seus filhotes, juntamente com a alta frequência de catações nos filhotes, indica que o padrão das interações afiliativas das fêmeas nos grupos estudados está relacionado com o cuidado com os filhotes.

#### *Transferência de comida*

Os dados da literatura indicam que a transferência de comida ocorre geralmente dos adultos para os juvenis e filhotes (Fragaszy *et al.*, 1997), assim como foi observado no presente trabalho. Os itens alimentares mais comumente transferidos são aqueles que dificultam o deslocamento do indivíduo que o possui, como os alimentos grandes (Fragaszy *et al.*, 2004). No parque, os macacos frequentemente roubam os alimentos das lanchonetes e dos visitantes do parque, que, em geral, são grandes e demoram algum tempo para serem totalmente consumidos por um único macaco (e.g. pedaços de cana-de-açúcar e pacotes inteiros de biscoitos ou salgadinhos). Embora sejam alimentos que os macacos conseguem carregar com facilidade, o longo tempo que levam para consumi-los permite que outros indivíduos se aproximem e solicitem ou tentem pegar parte do alimento, favorecendo, com isso, a sua transferência.

Os macacos dos grupos estudados deparavam frequentemente com alimentos desconhecidos. Em *Cebus*, quando outros indivíduos estão manipulando alimentos, os macacos apresentam um interesse maior por alimentos desconhecidos do que por alimentos familiares (Fragaszy *et al.*, 2004). É provável que, nos grupos estudados, os filhotes se aproximem e tentem obter comida dos adultos mais frequentemente quando os alimentos são desconhecidos, de modo que a transferência de comida pode favorecer a ingestão dos mais variados alimentos antropogênicos pelos indivíduos mais novos.

### Interações sociais entre as fêmeas

Embora nenhuma avaliação tenha sido feita acerca da competição por alimento e sua distribuição na área de estudo, a área destinada à visitação pública do parque parece representar um local com alimento de alta qualidade para os macacos. Na maior parte das observações, os macacos estavam na área destinada à visitação pública, especialmente na área da Piscina Velha. Ademais, os encontros entre os dois grupos estudados que ocorreram na área de visitação pública foram muito agressivos e, em geral, resultaram no deslocamento do grupo menor (B), para outras áreas (observação pessoal).

Considerando o modelo proposto por Wrangham (1980), seria esperado que as fêmeas de um grupo apresentassem forte vínculo entre elas devido à competição entre grupos por locais com alimento de alta qualidade. No entanto, as características das espécies com forte vínculo entre as fêmeas (female-bonded; “FB”) não foram encontradas nos grupos em questão. A frequência de interações afiliativas entre as fêmeas foi extremamente baixa e não foi observada uma estrutura hierárquica linear entre elas. A falta de interações sociais entre as fêmeas dos grupos estudados pode estar relacionada à abundância de alimentos na área. Quando os recursos não são limitantes, a frequência de interações agonísticas é baixa e não há necessidade de as fêmeas formarem coalizões, de modo que as interações afiliativas não são utilizadas como moeda de troca pela tolerância ou suporte em coalizões. Em um grupo de *C. apella*, a falta de uma estrutura hierárquica rígida e a baixa frequência de coalizões entre fêmeas foram consideradas como consequência da abundância de alimentos na área devido ao provisionamento (Ferreira *et al.*, 2006; Izar, 2004). Uma vez que o padrão de interações sociais em *Cebus* tem sido considerado como um sistema de fêmeas com forte vínculo social, pelo menos nas espécies mais estudadas do gênero, a modificação desse padrão nos grupos de *C. libidinosus* estudados no presente trabalho indica uma grande plasticidade comportamental desses animais ao se adaptarem às condições de abundância de alimentos antropogênicos.

### **Influência da presença de pessoas**

A presença de visitantes na mesma área onde estavam os macacos intensificou a frequência das interações agonísticas entre os indivíduos do grupo. De acordo com Rogers (1996), a competição por alimento pode ocorrer mesmo quando sua quantidade não é limitada, mas seu valor é muito alto, pois, nesse caso, os macacos-prego tentam pegar a maior quantidade possível de alimento. Uma vez que *Cebus* preferem alimentos com alto nível calórico (Fragaszy *et al.*, 2004), os alimentos antropogênicos são muito apreciados por esses macacos, por serem, em geral, altamente calóricos (ex. biscoitos doces, salgados fritos, sorvete e cana-de-açúcar). Além disso, as comidas humanas estão disponíveis apenas nas áreas de lazer do Parque Nacional de Brasília, especialmente na área da Piscina Velha, de modo que esses alimentos muito apreciados pelos macacos encontram-se concentrados em uma pequena área. Tendo em vista as predições dos modelos sócio-ecológicos de primatas, as interações sociais variam de acordo com o tipo de distribuição dos alimentos e a competição que essa distribuição gera dentro dos grupos. O agrupamento dos alimentos favorece a competição direta dentro do grupo, causando um aumento das interações agonísticas (van Schaik, 1989; Wrangham, 1980). Com isso, a maior frequência de interações agonísticas na presença de visitantes deve estar associada à distribuição agrupada e ao alto nível calórico dos alimentos antropogênicos.

Por outro lado, a presença de pessoas não alterou a frequência da proximidade entre os indivíduos do grupo, das brincadeiras sociais e das sessões de catação. O baixo impacto de proximidade de humanos nas atividades de brincadeiras sociais e de catação pode indicar que os macacos se habituaram à presença dos visitantes em sua área de vida. Caso não estivessem habituados, seria esperado que os animais evitassem realizar catações e brincadeiras, que os deixam mais vulneráveis, pois ocorre uma diminuição do comportamento de vigilância, muito utilizado por macacos-prego para evitar a predação (Fragaszy *et al.*, 2004).

### **Influência da disponibilidade de alimento**

Em *Cebus*, o tempo dispensado em interações afiliativas varia de acordo com a disponibilidade de alimento, uma vez que os macacos precisam passar mais tempo em deslocamento e em atividades de forrageamento quanto maior for a escassez de alimento (Janson, 1988). Estudos sugerem que a maior parte das frutificações no Cerrado ocorrem durante a estação chuvosa (Oliveira, 1998). Entre 80 espécies de plantas do Cerrado, 65% frutificam durante a estação chuvosa (J. Hay, com. pess.). Embora a estação chuvosa apresente maior disponibilidade de frutas do Cerrado, a quantidade de visitantes na área aumenta na estação seca, de modo que a escassez de frutas durante essa estação é compensada pelo aumento da quantidade de itens antropogênicos disponíveis na área. Como consequência, não foi observada uma variação da frequência e duração desses comportamentos entre as estações nos grupos estudados.

Por outro lado, foi observado um aumento da frequência de interações agonísticas durante a estação seca. Provavelmente, a diminuição da disponibilidade de frutos no Cerrado na época seca deve intensificar a busca por alimentos antropogênicos e, conseqüentemente, aumentar a competição pelo fato de esses recursos apresentarem uma distribuição agrupada e um alto valor para os macacos. É de fundamental importância a realização de uma avaliação da disponibilidade de alimentos naturais e antropogênicos e dos níveis dos diferentes tipos de competição para um melhor entendimento do comportamento social dos grupos estudados.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst* 5:325-382.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Appleby MC. 1983. The probability of linearity in herarchies. *Anim Behav* 31:600-608.
- Bicca-Marques JC, Silva VM, Gomes DF. 2006. Ordem Primates. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP, eds. *Mamíferos do Brasil*. 1ª edição. Universidade Estadual de Londrina. Londrina. Paraná.
- Boccia ML. 1987. The physiology of grooming: a test of the tension reduction hypothesis. *Am. J. Primatol.* 4:399-418.
- Chalmers N. 1979. *Social behaviour in primates*. Edward Arnold. Great Britain.
- de Vries H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav* 50:1375-1389.
- Di Bitetti MS. 1997. Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Anim Behav* 54: 199 – 211.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance. *Behaviour* 125:283-313.
- Dunbar RIM. 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatol* 57:121-131.
- Gomes DF. 2006. Ecologia cognitiva e forrageio social em macacos-prego, *Cebus nigritus* (GOLDFUSS, 1809). Dissertação de mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS.
- Groves CP. 2001. *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Ferreira RG, Izar P, Lee PC. 2006. Exchange, affiliation, and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys. *Am J Primatol* 68:765-776
- Fragaszy DM, Feuerstein JM, Mitra D. 1997. Transfers of food from adults to infants in tufted capuchins (*Cebus apella*). *J Comp Psychol* 111:194-200.
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM. 2004. *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. 1ª edição. Harvard University Press. Cambridge.

- Freese CH, Oppenheimer JR. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In: Coimbra-Filho AF, Mittermeier, RA, eds. Ecology and behavior of neotropical primates, vol 1. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro.
- Hall CL, Fedigan LM. 1997. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Anim Behav* 53:1069-1082.
- Hutchins M & Barash DP. 1976. Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates* 17:145-150.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior in primates. *Behav Ecol* 2:143-155.
- Isbell LA, Young TP. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour* 139:177-202.
- Izar P. 1994. Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.
- Izar P. 2004. Female social relationships of *Cebus apella nigritus* in a southeastern atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour* 141:71-99.
- Izar P, Ferreira RG, Sato T. 2006. Describing the organization of dominance relationships by dominance-directed tree method. *Am J Primatol* 68:189-207.
- Janson CH. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behav Ecol Sociobiol* 18:125-138.
- Janson CH. 1990a. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim Behav* 40:910-921.
- Janson CH. 1990b. Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim Behav* 40:922-934.
- Kappeler PM, van Schaik CP. Evolution of primate social systems. *Int J Primatol* 23:707-740.
- Langbein J, Puppe B. 2004. Analysing dominance relationships by sociometric methods: a plea for a more standardised and precise approach in farm animals. *Appl Anim Behav Sci* 87:293-315.
- Lazaro-Perea C, Arruda MF, Snowdon CT. 2004. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Anim Behav* 67:627-636.

- Lehner PN. 1996. Handbook of ethological methods. 2ª edição. Harvard University Press. Cambridge.
- Nöe R, Hammerstein P. 1995. Biological markets. *Trends Ecol Evol* 10:336-340.
- O'Brien TG. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Anim Behav* 41:555-567.
- O'Brien TG. 1993. Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Anim Behav* 46:499-510.
- Oliveira PS. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In: Sano SM, de Almeida SP, eds. Cerrado: Ambiente e Flora. EMBRAPA. Planaltina.
- Palombit DL, Cheney RM, Seyfarth RM. 2001. Female-female competition for male "friends" in wild chacma baboons, *Papio cynocephalus ursinus*. *Animal Behaviour*. 61: 1159 – 1171.
- Parr LA, Matheson MD, Bernstein IS, de Wall, FBM. 1997. Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*. 54: 361 – 367.
- Perry S. 1995. Social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. Doctoral Dissertation, University of Michigan. USA.
- Perry S. 1996. Female-female social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Am J Primatol* 40:167-182.
- Perry S. 1997. Male-female social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 134:477-510.
- Perry S. 1998. Male-male social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 135:139-172.
- Pinha PS, Waga IC, Sabbatini G, Tavares MCH. 2004. Comportamento alimentar de um grupo de macacos-prego *Cebus apella* (Cebidae, Primates) no Parque Nacional de Brasília. *Anais do XII Encontro Anual de Etologia*. Brasília. Brasil.
- Resende BD, Ottoni EB. 2002. Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas em macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia* 7:173-180.
- Ribeiro JF, Walter BMP. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, de Almeida SP, eds. Cerrado: Ambiente e Flora. EMBRAPA. Planaltina.
- Robinson JG. 1988. Demography and group structure in wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Behaviour* 104:202-231.

- Rogers SA. 1996. Feeding behaviors of captive capuchin monkeys as a function of food type, abundance, and distribution. Doctoral dissertation. University of Georgia. USA.
- Rose LM. 1998. Behavioral ecology of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. Doctoral dissertation. Washington University. USA.
- Rylands AB, Kierulff MCM, Mittermeier RA. 2005. Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Lundiana* 6:97-110.
- Sabbatini G, Stammati M, Tavares MCH, Giuliani MV, Visalberghi E. 2006. Interactions between humans and capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Parque Nacional de Brasília, Brazil. *Appl Anim Behav Sci* 97:272-283.
- Sánchez-Villagra MR, Pope TR, Salas V. 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *Int J Primatol* 19:473-491.
- Saunders CD. 1987. Grooming quality in relation to tick density and reciprocity between partners. *Am J Primatol* 12:369.
- Schino G. 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Anim Behav* 62:265-271.
- Schino G, Scucchi S, Maestripieri D, Turillazzi PG. 1988. Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *Am J Primatol* 16:43-50.
- Seyfarth RM. 1977. A model of social grooming among adult female monkeys. *J Theor Biol* 65:671-698.
- Stammbach E, Kummer H. 1982. Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. *Anim. Behav.* 12:125-136.
- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav Ecol Sociobiol* 41:291-309.
- Sussman RW, Garber PA, Cheverud, JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *Am J Physical Anthropol* 128:84-97.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man, 1871 – 1971*. Heinemann. London.
- Van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V, Foley GRA, eds. *Comparative socioecology, the behavioural ecology of humans and other mammals*. Blackwell. Oxford.

Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75:264-300.

Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*, 4<sup>a</sup> edição. Prentice Hall. New Jersey.