Universidade de Brasília
Instituto de Psicologia
Departamento de Processos Psicológicos Básicos
Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento

Macacos-prego na cidade: consequências das fontes aprovisionadas no comportamento agressivo e alimentar

Capuchin monkeys in the city: consequences of the provisioned food resources on aggressive behavior and feeding

Túlio Costa Lousa

Orientador: Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes

Coorientadora: Prof. Dra. Maria Ângela G. Feitosa

Brasília, 2022

Universidade de Brasília
Instituto de Psicologia
Departamento de Processos Psicológicos Básicos
Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento

Macacos-prego na cidade: consequências das fontes aprovisionadas no comportamento agressivo e alimentar

Túlio Costa Lousa

Orientador: Prof. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes

Coorientadora: Prof. Dra. Maria Ângela G. Feitosa

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, do Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ciências do Comportamento (Área de Concentração: Cognição e Neurociências do Comportamento).

Brasília, 2022

Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes

Orientador

Dr. Stephen Francis Ferrari

Membro Externo

Dr. Raphael de Moura Cardoso

Membro Externo

Dr. Mauro Silva Júnior

Membro Interno

Dr. Eduardo Bessa

Membro Suplente

Dedico aos meus pais, a minha família, aos meus amigos, ao meu orientador e, principalmente, aos macacos.

Agradecimentos

Ao meu orientador e amigo Profº Francisco Dyonísio (Dida). Agradeço ao caminho que traçamos juntos como colegas, trabalhando juntos para crescermos juntos. Também agradeço a minha coorientadora Profª Maria Angela pela sua valorosa colaboração nessa tese. Sem ela esse doutorado não seria possível.

Aos vários colaboradores e colegas de campo, que já fizeram parte desse trabalho. A Profª Patrícia Izar pela colaboração no artigo experimental. Também agradeço Thallita de Grande e Priscyla Amora pelo auxílio na coleta do experimento e nas coletas de campo e Thallita de Grande e Karina Portilho pelas fotos que ilustram esse trabalho.

Aos meus pais. Sem eles nenhuma realização de minha vida seria possível. Obrigado pelo amor e carinho que me dão suporte nesse início de minha carreira acadêmica. Obrigado também pelo auxílio financeiro nesse trabalho.

À minha esposa, Letícia, pelo auxílio e compreensão nas horas difíceis e pelo auxílio na revisão do português que foi muito importante para a realização dessa tese.

Aos meus amigos por me apoiarem durante toda a minha caminhada. Em especial Murilo Camargo por dividir moradia e boas ideias comigo nesse doutorado.

Aos macacos que foram meus companheiros por várias horas de trabalho e me aceitaram dentre eles. Amo esses animais.

Aos meus professores, que me ensinaram e reforçaram mais meu sonho de seguir a carreira acadêmica.

Ao apoio financeiro do CNPq (graduação e mestrado) e da CAPES (doutorado), e ao apoio acadêmico da UnB e PUC-GO.

Resumo

É um assunto importante para a socioecologia e a ecologia comportamental a relação entre o valor do recurso e a sua defensabilidade, ou seja, recursos com melhor relação custo/benefício são mais defendidos que recursos com pior relação custo/benefício. Existe relação entre o sexo e o tipo de recurso mais limitante para a aptidão, sendo que as fêmeas defendem mais recursos alimentares e machos defendem mais recursos reprodutivos. Nos ambientes antrópicos, aqueles dominados pela infraestrutura humana, as fontes aprovisionadas são de grande importância para a sobrevivência das espécies que habitam esses ambientes e normalmente são mais aglomeradas, mais nutritivas e com taxa de reposição anormal. Essas características são muito atrativas para os animais e teoricamente causariam muitas agressões entre as fêmeas de mamíferos, já que a fonte normalmente é defendida e monopolizável. No contexto urbano e com fontes aprovisionadas, analisamos as agressões intergrupos e intragrupo de dois grupos de macacos-prego que habitavam um pequeno fragmento de mata na cidade de Goiânia-GO. Chegamos à conclusão geral de que as agressões foram influenciadas mais pelos contextos sociais em que ocorriam do que pelo valor da fonte. As fontes antrópicas pareciam não ser mais defendidas que as fontes nativas e as fêmeas agrediam quando em condições sociais mais favoráveis, ou seja, quando não havia machos adultos para disputar as fontes. As fêmeas pareciam disputar a fonte com os machos baseadas no dimorfismo sexual.

Palavras-Chave: Alimentos aprovisionados; Ambiente Antrópico; Defensabilidade; Defesa do recurso; Socioecologia.

Abstract

It is an important topic for the socioecology and behavioral ecology the value of the resource and its defensibility, that is, resources with a better cost/benefit ratio are more defended than resources with a worse cost/benefit ratio. There is a relationship between sex and the type of resource that most limits fitness, with females defending more food resources and males defending more reproductive resources. In anthropic environments, those dominated by human infrastructure, provisioned food is of great importance for the survival of the species that inhabit these environments and are usually more crowded, more nutritious and with abnormal replacement. These characteristics are very attractive to animals and theoretically would cause a lot of aggression among female mammals, since the source is usually defended and monopolized. In the urban context and with provisioned food, we analyzed the intergroup and intragroup aggressions of two groups of capuchin monkeys that inhabited a small fragment of forest in the city of Goiânia-GO. In conclusion, aggressions were influenced more by the social contexts in which they occurred than by the value of the food resource. Provisioned food was no more defended than native food and females attacked when in more favorable social conditions, that is, when there were no adult males to dispute the resources. Females disputed the food resource with males based on sexual dimorphism.

Key words: Anthropic Environment; Defensibility; Provisioned Food; Resource defense; Socioecology.

Sumário

Prefácio 10

Introdução Geral 13

Efeito da urbanização sobre o comportamento de animais silvestres 14

Agressividade e Competição 17

Artigo Empírico 1 23

Agressões intergrupais de fêmeas e machos adultos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em contexto aprovisionado: defesa de recursos ou seleção sexual? . 24

Introdução 26

Métodos 30

Resultados 34

Discussão 36

Artigo Empírico 2 43

A agressão entre grupos de *Sapajus libidinosus* não é mais intensa que a agressão intragrupo por uma fonte aprovisionada 44

Introdução 46

Métodos 48

Resultados 52

Discussão 55

Conclusão 58

Artigo Empírico 3 59

A quantidade de quilocaloria dos alimentos prevê indiretamente a frequência de agressões em um experimento naturalístico com macacos-prego (*Sapajus libidinosus)* 60

Introdução 62

Métodos 64

Resultados 71

Discussão 76

Conclusões Finais 81

Referências ..... **Erro! Indicador não definido.**

Materiais suplementares 103

Prefácio

Esta tese trata das interações agressivas entre e dentre grupos sociais de macacos-prego em diversos contextos. Os dois grupos sociais estudados viviam em um pequeno fragmento de mata na cidade de Goiânia-GO e tinham contato com alimentos aprovisionados. Esses alimentos eram basicamente a banana, que era dada todos os dias por um vizinho do bosque, o lixo das casas vizinhas ao parque e o alimento que era dado no experimento do artigo 3. As coletas desses dados foram feitas durante os anos de 2009 e 2010 com o objetivo de obtenção do título de mestre, sendo que a dinâmica de consumo dos alimentos aprovisionados e nativos foi tratada em minha dissertação de mestrado e no artigo Lousa e colaboradores (2022). Todas as análises e interpretações nessa tese foram inéditas. Na tese foram abordados os dados relacionados aos comportamentos agressivos intragrupos e intergrupos, além dos dados do experimento do artigo empírico 3, não abordados anteriormente.

É importante salientar que a necessidade de usar dados anteriores a esse doutorado foi devido à pandemia de Coronavírus. Meu projeto inicial de doutorado envolvia um estudo de campo sobre as interações entre pessoas e macacos-prego em parques nas cidades de Goiânia/GO e Brasília/DF. Esse projeto chegou a ser liberado para coleta (SISBIO Nº 63233-1) e chegou a ser preparado para comitê de ética, porém a sociedade brasileira de primatologia emitiu nota datada de dia 25/03/2020 (materiais suplementares 1) sugerindo a interrupção de estudos com primatas, mesmo em ambientes controlados, devido ao risco de transmissão cruzada da doença, durante o período crítico da pandemia. Além disso, o projeto dependia da visita das pessoas aos parques onde os macacos-prego habitam, o que foi temporariamente impedido pelas medidas de isolamento social dos estados de Goiás e do Distrito Federal. Como não se sabia como a pandemia iria afetar as

interações dos macacos-prego com os humanos e nem se sabia se era seguro para a saúde retornar ao campo, optou-se por fazer um trabalho com dados já coletados.

Nesse trabalho vamos usar preferencialmente a formatação da APA7, porém no Artigo Empírico 1 vamos usar a formatação da revista Zoologia (Curitiba) nas citações. A Introdução Geral tem como objetivo introduzir os assuntos da tese, trazendo alguns conceitos que servirão de base para os artigos empíricos. O Artigo Empírico 1 vai detalhar as agressões intergrupais, a partir de dois problemas básicos propostos na literatura: qual é a função da agressão intergrupal e qual é o processo decisório individual de participar ou não da agressão intergrupal? Esse capítulo tem como objetivo principal saber se as agressões intergrupais servem para a defesa da fonte alimentar e se as fêmeas e os machos adultos vão usar dessas agressões para defender a fonte alimentar. Além disso, esperamos que influências sociais modifiquem a participação de machos e fêmeas, já que esses possuem interesses diferentes na agressão intergrupos. Esse capítulo foi publicado recentemente na revista Zoologia (Curitiba) (Lousa & Mendes, 2022).

O Artigo Empírico 2 tem o objetivo de comparar as agressões intergrupos e intragrupo somente na fonte banana. Como a banana era aprovisionada todos os dias em horário, quantidade e local muito previsíveis, tornou-se interessante comparar as agressões nesse contexto com o controle maior da fonte alimentar. As agressões intergrupais mobilizaram mais indivíduos que as agressões intragrupo? O que poderia predizer a quantidade de fêmeas e a frequência de agressões na fonte?

Enfim, o Artigo Empírico 3 tem como objetivo relacionar a quantidade de energia do alimento (i.e., quilocalorias e quantidade de carboidratos) à frequência de agressões em um experimento naturalístico que controlou o quanto os alimentos eram aglomerados, e manipulou os tipos de alimentos aprovisionados. Os modelos clássicos da socioecologia preveem uma relação proporcional entre qualidade da fonte e quantidade de agressões.

Esse artigo teve colaboração da Prof. Dra Patrícia Izar (USP-IP) durante a fase de formulação do experimento.

(Bleka e Infante)

Introdução Geral

Efeito da urbanização sobre o comportamento de animais silvestres

A humanidade tem passado por um forte processo de urbanização nas últimas décadas (Sun et al., 2020), aumentando o contato e a frequência de interações entre humanos e animais silvestres no mundo todo. Considerando que os distúrbios causados pela presença humana (e.g. poluição química) não são limitados à sua presença física no local, podemos dizer que não existe uma espécie no planeta que não esteja sofrendo algum impacto antrópico (Benítez-López, 2018). Dentro das cidades, onde a presença física humana é intensa, os impactos antrópicos nos animais silvestres são altos e homogêneos pelo habitat (Isaksson, 2018), incluindo aqueles causados pela poluição química e sonora e pelas luzes noturnas.

Os animais silvestres que sobrevivem nas cidades têm características ecológicas e cognitivas que lhes permitem sobreviver nesse ambiente (Sol et al., 2013). As espécies que se adaptam melhor aos ambientes geralmente possuem grande capacidade de flexibilidade comportamental (i.e., a habilidade dos indivíduos de modificar o comportamento em resposta aos contextos flexíveis – Wright et al., 2010). As populações urbanas normalmente são de animais de temperamento ousado, ou seja, menos aversos ao risco (*boldness*). Normalmente a espécie ou o clado ocupam uma distribuição espacial grande, ou seja, suportam grande diversidade de climas e relevos dentro de sua distribuição espacial natural (Barrett et al., 2019).

Os primatas em geral são animais que possuem várias dessas características. Algumas das espécies de primatas que vivem em cidades pelo mundo em intensa interação com os humanos (e.g. *Macaca fascicularis* – Indonésia; *Callithrix* sp. e *Sapajus* sp. – Brasil; *Macaca mulata* e *Semnopithecus entellus* – Índia) apresentam grande flexibilidade comportamental, alta capacidade de aprendizagem e transmissão social das

inovações comportamentais (Sinha, 2005) comportamento ousado e, em algumas situações, agressividade em relação aos humanos (Sinha & Vijayakrishnan, 2017).

Características do ambiente urbano

O ambiente urbano é novo para qualquer espécie que vive nele, considerando o tempo evolutivo. O ambiente urbano possui alta densidade humana e alta densidade de infraestrutura. Os locais que estão no entorno das regiões altamente urbanizadas também estão sob impacto direto da cidade e, do ponto de vista ecológico, fazem parte do complexo urbano (Pickett, et al., 2011). Nas cidades, os distúrbios sonoros – pedestres, automóveis (Duarte et al., 2011), o distúrbio luminoso – luz artificial (Benítez-López, 2018), a poluição química e o aumento de temperatura (Surov, et al., 2019), além da própria presença dos humanos (Benítez-López, 2018) afetam diretamente a aptidão da maioria dos animais silvestres.

A diversidade das espécies cai quanto maior o nível de urbanização, existindo uma tendência à homogeneidade dos ambientes (Pickett, et al., 2011). Somente algumas espécies conseguem suportar a pressão desse habitat (McKinney, 2006). Elas são categorizadas como *adapters* ou *exploiters* por McKinney (2006). Os *adapters* são animais nativos da região que normalmente ocupam habitats nas beiradas das cidades e diminuem sua densidade conforme o aumento da urbanização; estes animais são normalmente onívoros ou insetívoros e não migratórios (e.g. macacos-prego, sagui). Os *exploiters* são animais normalmente não nativos que aumentam a sua densidade com a urbanização e têm capacidades competitivas muito superiores aos outros (e.g. ratos, pombos).

Fontes alimentares antrópicas

As fontes alimentares encontradas em ambientes urbanos normalmente são diferentes das fontes alimentares do ambiente ancestral do animal, o que representa um

desafio cognitivo e adaptativo (Barrett et al., 2019). Essas fontes alimentares são, em geral, mais palatáveis, digeríveis e mais ricas energeticamente que as fontes nativas. Normalmente são ricas em açúcares mais simples, gorduras saturadas e proteínas (Milton, 1999). Na maioria dos casos, fontes antrópicas são previsíveis no espaço e no tempo (Oro et al., 2013), o que reduz a necessidade de procurar o alimento. Como a quantidade de alimentos necessária para o animal sobreviver é atingida mais rapidamente e previsivelmente (Newsome & van Eeden, 2017), diminui para ele a necessidade de buscar outros alimentos, reduzindo o tempo de forrageio e locomoção. Aumenta também o tempo livre para socializar e descansar (Thatcher et al., 2019) e até para o uso de ferramentas (Waga et al., 2006). A capacidade de suporte do ambiente aumenta, diminuindo a área de vida. Alguns grupos podem viver em uma área de vida sobreposta (Quinn & Whisson, 2005).

As fontes antrópicas tendem a ficar mais continuamente disponíveis, possuindo taxa de reposição anormal (Shochat et al. , 2006) – por exemplo, variam com a quantidade de visitantes de um parque (Sacramento, 2014) – podendo ser usadas em épocas de queda da alimentação nativa (Sha & Hanya, 2013). Essa taxa de reposição pode modificar a sazonalidade esperada em ambientes antropizados (Thatcher et al., 2019, Lousa et al., 2022, materiais suplementares 6).

As fontes antrópicas também podem ser perigosas, danosas aos indivíduos que se alimentam delas; por exemplo, o lixo urbano pode causar doenças, infecções com parasitas, lesões (Newsome & van Eeden, 2017) e até câncer (Sepp et al., 2019). Os animais devem aprender a lidar com as novas fontes para obter seu alimento. Com o aumento dos desafios do novo ambiente, também aumentam as chances de inovações (Barrett et al., 2019) necessárias para se acessar as novas fontes alimentares.

Agressividade e Competição

A vida em grupo tem como consequência a competição por alimentos (Janson & van Schaik, 1988). Com a aglomeração dos coespecíficos em grupos sociais para se proteger de predadores, os indivíduos da mesma espécie inevitavelmente competem pelos mesmos recursos. Essa competição pode ser agressiva ou não.

A agressão foi considerada como comportamento modelador da evolução dos grupos sociais animais (Sussman et al., 2005). Os primeiros estudos com ordem de bicadas em galinhas domésticas deram origem ao conceito de hierarquia de dominância (Bernstein, 1976). A dominância advém de um padrão repetido de interações agonísticas. Quando o resultado de vencedor da agressão é consistente a favor de um membro da díade, esse indivíduo é considerado dominante sobre aquele que consistentemente perde as disputas, que é considerado subordinado (De Vries, 1998).

Logo nos primeiros estudos ficou claro que as hierarquias de dominância diminuem a agressividade em um grupo social. O comportamento agressivo é muito custoso energeticamente, pode lesionar os participantes e aumentar o estresse social do grupo (Honess & Marin, 2006). Em alguns animais, os comportamentos agressivos em alguns contextos são substituídos por displays menos custosos que sinalizam quem ganha a disputa (van Staaden et al., 2011).

Em grupos com hierarquias bem estabelecidas, os dominantes tendem a reduzir a frequência de ocorrência de confrontos físicos com os subordinados na disputa de recursos, reduzindo a violência geral das interações (Watts, 2010). Os dominantes tendem a deslocar os subordinados das melhores posições do grupo, ou seja, os dominantes escolhem a posição em que preferem ficar, as fontes alimentares de que vão se alimentar e os parceiros sexuais, enquanto os subordinados dependem da posição e da cooperação do dominante (Hirsch, 2007).

Pode existir relação entre como os recursos estão disponíveis no ambiente e a forma em que vai ocorrer a competição. Essa relação pode afetar a organização social dos grupos. Essas relações entre ambiente e sociabilidade dos grupos de primatas é foco dos modelos socioecológicos (revisados em Clutton-Brock & Janson, 2012) que serão descritos sumariamente na próxima seção.

Conceitos básicos

Existem diferenças nas estratégias de sobrevivência e de aumento de aptidão de machos e fêmeas. Essas diferenças são devido a diferenças básicas nos custos de reprodução. Na produção dos gametas já há disparidade energética. As fêmeas produzem o óvulo, muito maior e mais custoso que o espermatozoide masculino. Além disso, em mamíferos, as fêmeas geram internamente e cuidam, na maioria das espécies, majoritariamente da prole, o que é muito custoso energeticamente (Tokumaru et al., 2018). Entre os mamíferos, os primatas têm um período maior de gestação e dependência dos filhotes com as mães, o que ainda aumenta as demandas energéticas (Lee, 2018). Como o gasto energético na reprodução e cuidado parental é maior para as fêmeas que para machos, suas estratégias são limitadas pelo quanto adquirem ou economizam de energia do ambiente, ou seja, as fêmeas precisam utilizar melhor os recursos alimentares para sobreviverem e reproduzirem (Rosvall, 2011; Stockley & Bro-Jørgensen, 2011, Trivers, 1972).

Os machos, que normalmente são mais agressivos que as fêmeas (Stockley & Campbell, 2013), produzem os espermatozoides em grande quantidade e com baixo custo energético. Ademais, os machos, na maioria das espécies de mamíferos, não gastam tanto quanto as fêmeas no cuidado da prole. Como gastam pouca energia com seu gameta e com o cuidado parental, a aptidão dos machos é limitada pela quantidade de parceiras sexuais que ele consegue (van Schaik, 1996). Isto posto, fica claro que as fêmeas terão

seus comportamentos limitados mais por variáveis ecológicas e os machos pela disposição das fêmeas (Isbell, 2017).

Distribuição dos alimentos e competição das fêmeas: A distribuição dos alimentos no espaço e tempo tem papel determinante e pode modificar a organização social das fêmeas. Os recursos vão ser defendidos seguindo a teoria de defensibilidade econômica de Brown (1964): a defesa agressiva do recurso ocorrerá quando os custos energéticos da defesa não excederem os benefícios do recurso ou quando táticas alternativas não forem mais econômicas (Grant, 1993).

Existe uma relação direta entre defensabilidade e disposição espacial do recurso. Quando as fontes são aglomeradas em tempo e espaço, sendo possível a defesa do recurso alimentar, então os animais dominantes podem usar de interações agonísticas para restringir o acesso na fonte de animais subordinados, sendo chamada de competição direta pelos recursos alimentares (Vogel, 2005). Ou seja, se os recursos alimentares chave estão aglomerados no espaço, existe uma tendência para que os indivíduos acessem a fonte de maneira hierárquica, reforçando, assim, as hierarquias sociais. Esse efeito vai ocorrer principalmente nas interações sociais entre as fêmeas, já que elas respondem diretamente aos recursos ambientais. Os machos respondem à distribuição espacial das fêmeas, ou seja, se as fêmeas são defensáveis espacialmente (Sterck et al., 1997).

Quando os recursos alimentares chave são distribuídos de maneira dispersa no espaço e no tempo, a defesa do recurso não é possível. Sendo assim, a competição poderá ocorrer por remoção de recursos alimentares, ou seja, o indivíduo se alimenta e impede que o indivíduo subsequente tenha a oportunidade de se alimentar (Vogel, 2005). Esse tipo de competição é conhecido como competição indireta e leva a uma hierarquia igualitária, ou seja, as fêmeas não terão acesso preferencial ao recurso. A competição pode ocorrer dentro e/ou fora do grupo social (Sterck et al., 1997).

A competição será regulada pelo tamanho do recurso: Um recurso com alta competição direta é de tamanho médio com relação ao grupo (Hirsch, 2007), ou seja, um recurso no qual o dominante não se sacie completamente, porém consiga com sucesso manter o controle de acesso ao recurso. Já recursos com alta competição indireta são pequenos demais, conseguindo alimentar somente um indivíduo e terá seu valor de defesa baixo, sendo mais importante para esses indivíduos distribuir de forma regular o espaçamento entre si. No caso de um recurso ser muito grande, muito disponível e capaz de saciar a todos os indivíduos de um grupo, não vai haver disputa agressiva por ele, sendo um recurso com alta competição indireta. Isso porque ele não é limitante, então não há benefício na disputa, sendo assim os indivíduos têm que regular somente o espaço entre si.

Competição Intergrupal

A competição também ocorre entre os grupos sociais: Os grupos sociais podem competir entre si. As fontes aglomeradas também vão causar competição direta entre os grupos sociais (Cooksey, et al., 2020). Quando ocorre uma grande competição direta intergrupal, as fêmeas dominantes tendem a suavizar a hierarquia, dando acesso dos alimentos às fêmeas subordinadas do seu grupo. Isso porque as fêmeas dominantes vão precisar de ajuda nas agressões intergrupais para manter o acesso da fonte (Sterck et al., 1997).

Participação na agressão intergrupal: A competição intergrupal gera um paradoxo em termos de ganhos e custos. A participação na agressão intergrupal pode variar entre os indivíduos que participam muito e os indivíduos que não participam (Arseneau-Robar et al., 2017) porém, como o grupo social é como uma “entidade”, os ganhos de acesso à fonte são divididos com todos do grupo, sendo que alguns indivíduos podem ser caroneiros, ou seja, aproveitam do esforço de alguns indivíduos para aumentar

seu ganho. Esse é um problema de ação coletiva, em que bens da cooperação não são monopolizáveis em si e aproveitadores podem colher os benefícios coletivos sem dispender os custos por eles (Majolo et al., 2020). Alguns fatores podem determinar a participação individual nas agressões intergrupais: sexo, idade, experiência em disputas, *ranking*, temperamento (Kitchen & Beehner, 2007).

Fêmeas e machos também têm interesses diferentes nas disputas intergrupais (Kitchen & Beehner, 2007). Os machos têm o interesse em defender suas parceiras sexuais e adquirir novas parceiras. Por isso, disputas entre machos são caracterizadas por altas taxas de agressão entre machos, já que as fêmeas são recursos indivisíveis (Clutton-Brock & Huchard, 2013), e os machos pastoreando as fêmeas. Nas disputas entre as fêmeas, o interesse principal é manter ou acessar novos recursos alimentares. As fêmeas normalmente cooperam para manter o acesso das fontes. Os machos podem agir como "pistoleiros" das fêmeas e defender as fontes alimentares, trocando o acesso à copulação com as fêmeas pelo esforço de defender a fonte alimentar do outro grupo, ou simplesmente impedir que os machos do outro grupo cheguem perto das fêmeas durante a alimentação (Cooper et al., 2004).

Indivíduos mais dominantes tendem a participar mais das interações intergrupais (Kitchen & Beehner, 2007). Normalmente são eles que têm mais a perder se o recurso em disputa for perdido para o outro grupo, além disso, são eles que geralmente têm mais aptidão para a luta, estão mais bem alimentados e têm mais experiência em combate.

Consequências da agressão intergrupal: Alguns estudos (Polizzi di Sorrentino et al., 2012) apontam para dois tipos de consequências possíveis para o aumento da agressividade intergrupal: aumento da coesão e cooperação entre os indivíduos do grupo (hipótese cooperativa) ou diminuição da cooperação entre os indivíduos do grupo (hipótese da tensão induzida). A hipótese cooperativa é baseada em hipóteses

socioecológicas. O aumento da cooperação se dá pelo aumento da tolerância dos indivíduos mais dominantes com os indivíduos mais subordinados, que dependem da cooperação desses indivíduos para a defesa dos recursos alimentares (Sterck et al., 1997). A hipótese da tensão induzida advém da observação de que as intrusões dentro de grupos sociais poderem levar ao estresse e diminuir a coesão e a cooperação dos indivíduos, então, se a intrusão ocorrer com alta frequência, os grupos podem ter danos permanentes na sua coesão social (Polizzi di Sorrentino et al., 2012).

(Third e Trelenta)

Artigo Empírico 1

Agressões intergrupais de fêmeas e machos adultos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em contexto aprovisionado: defesa de recursos ou seleção sexual?

Túlio Costa Lousa

Master in Behavioral Sciences

Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

ORCID 0000-0002-0452-1546

tclousa@gmail.com

Address: Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília; 70910-900 Brasília, DF.

Francisco Dyonísio Cardoso Mendes (didamendes01@gmail.com)

PhD in Psychology

Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

Address: Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília; 70910-900 Brasília, DF.

ORCID 0000-0002-3111-9608

Publicado como: Lousa TC, Mendes FDC (2022) Inter-group conflicts involving adult female and male bearded capuchins, *Sapajus libidinosus* (Primates: Cebidae) in the context of provisioned resources: resource defense or sexual selection? Zoologia (Curitiba) 39: e21020. https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v39.e21020

Resumo

Introdução Os conflitos intergrupais são mais custosos que os conflitos intragrupos, e por isso, geralmente, ocorrem em contextos nos quais o retorno de energia é maior. Em ambientes antrópicos, as fontes aprovisionadas costumam ser muito aglomeradas e trazem retorno energético. Espera-se que as fêmeas defendam os recursos aprovisionados, e os machos adultos defendam as fêmeas. **Métodos** O estudo foi realizado em uma área urbana na cidade de Goiânia/GO onde habitavam dois grupos de macacos-prego. Utilizamos os métodos de todas-as-ocorrências e varreduras instantâneas para amostrar as agressões intergrupais e definir quais foram os contextos. Utilizamos os métodos estatísticos regressão logarítmica *backward* LR e regressão linear *stepwise* para analisar a participação de machos e fêmeas nas agressões. **Resultados** Ocorreram 11.87 agressões intergrupais a cada 100 horas de observação. A frequência de agressões foi maior em contexto aprovisionado, porém nem a quantidade de fêmeas na agressão nem a quantidade de machos adultos variou entre os contextos. As fêmeas evitaram participar de agressões nas quais os machos adultos participavam, evitando o risco de serem agredidas por eles. Os machos adultos aumentaram a sua quantidade na presença de outros machos adultos, corroborando parcialmente a hipótese de defesa de parceiras sexuais. **Conclusão** A intensidade das agressões não foi maior nas agressões em contexto aprovisionado, contrariando as expectativas teóricas. As relações hierárquicas entre grupos sociais e o fato de os grupos serem conhecidos, tendo surgido de um mesmo grupo social, pode ter reduzido a intensidade das agressões.

Palavras-Chave: Conflitos intergrupos, Fontes Aprovisionadas, Defesa de Parceiras, Evitação de Risco, Hierarquia Intergrupos, Ambiente Urbano, Querido Inimigo.

Introdução

Grupos selvagens de primatas comumente se encontram em zonas de sobreposição de suas áreas de uso. Esses encontros intergrupais usualmente envolvem disputas agressivas e, como proposto pelos modelos socioecológicos (Wrangham 1980), podem ter a função de manter o acesso do grupo a recursos importantes para a reprodução e sobrevivência (e.g. fontes alimentares chave e parceiras sexuais) (Cooksey et al. 2020; Scarry 2016). Embora disputas por recursos também aconteçam entre membros do mesmo grupo, as disputas intergrupais são habitualmente mais intensas, podendo resultar em graves lesões e, em alguns casos, na morte dos animais participantes (Mitani et al. 2010; Samuni et al. 2020).

Nas disputas intergrupais, a escolha de participar é de cada indivíduo, macho ou fêmea. Cada um pode entrar ou não na zona de conflito (e.g. uma grande árvore frutífera), ameaçar, perseguir ou agredir indivíduos específicos, se unir ou não àqueles que já se engajaram na disputa (i.e., coalisões). Os macacos que não participam diretamente podem evitar a zona de conflito. Durante a disputa, podem surgir oportunidades de se aproximar das fêmeas que não foram protegidas por machos do outro grupo, surgindo oportunidades de cópulas com membros do outro grupo (Scarry 2016). Em outras palavras, embora as disputas intergrupais afetem todo o grupo, a tomada de decisão de participar (ou não) da defesa de um recurso tende a ser individual (Majolo et al. 2020). Para cada macaco, os custos e riscos individuais devem ser supridos pelos recursos contestados (Brown 1964).

Os custos e benefícios associados às disputas são diferentes para machos e fêmeas (Kitchen and Beehner 2007) e, por isso, as estratégias podem ser diferentes entre os sexos. As fêmeas de mamíferos têm altos custos reprodutivos relacionados à gestação, lactação e cuidado com a prole, e precisam diretamente de energia para suprir estas altas demandas fisiológicas (Stockley and Bro-Jørgensen, 2011). Para as fêmeas, recursos alimentares

ricos em calorias são cruciais para garantir sua aptidão (Trivers 1972). Fêmeas deveriam, portanto, priorizar o acesso e a defesa de fontes nutritivas (e.g. calóricas) durante os encontros intergrupais (Wrangham 1980). Por outro lado, fêmeas podem ser menores do que machos, e enfrentá-los pode representar um alto risco. Tem-se argumentado que, em espécies com dimorfismo sexual acentuado, as fêmeas são desencorajadas a participar dos encontros agressivos intergrupais, devido à demanda física e ao risco de lesões ocasionadas pelos encontros (Koch et al. 2016; Mirville et al. 2018). Estes riscos aumentam na proporção em que machos participam ativamente na disputa.

Recursos alimentares também são importantes para a sobrevivência dos machos, mas o fator mais limitante de sua aptidão é a quantidade de fêmeas com quem conseguem copular. Por isso, devem utilizar estratégias que aumentem seu acesso a fêmeas reprodutivas, em detrimento do acesso de outros machos a estas fêmeas (Trivers 1972; Georgiev et al. 2013). Durante encontros intergrupais, os machos precisam, portanto, impedir que machos de outro grupo tenham acesso às fêmeas reprodutivas de seu grupo. Os machos também necessitam defender as fontes alimentares que são importantes para eles e, mais ainda, para as fêmeas. Além disso, podem se beneficiar indiretamente da defesa dos recursos alimentares (Cooper et al. 2004), já que as fêmeas tendem a copular com os machos que participam das agressões intergrupais (Kitchen and Beehner 2007). Por estes motivos, disputas intergrupais com a participação de machos são caracterizadas por altas taxas de agressão. Também é esperado que os machos dominantes participem mais de disputas diretas que os machos subordinados, visto que o retorno esperado para o sucesso reprodutivo dos dominantes é maior para esses machos do que para os subordinados (Koch et al. 2016).

Outro fator importante na tomada de decisão é a magnitude do benefício que o recurso sendo disputado representa. Por exemplo, em ambientes antrópicos, as fontes

aprovisionadas podem ser muito importantes para a sobrevivência da população ao ambiente modificado (Spehar 2018). Essas fontes alimentares são, em geral, mais palatáveis, digeríveis e mais calóricas que as fontes nativas, sendo mais ricas em açúcares mais simples, gorduras saturadas e proteínas (Milton 1999). As fontes aprovisionadas tendem a ficar continuamente disponíveis, podendo ser consumidas em épocas de queda da alimentação nativa (Sha and Hanya 2013; Shochat et al. 2006). Então, infere-se que, em ambientes antrópicos, as fontes aprovisionadas deveriam ser mais defendidas pelos grupos sociais do que fontes nativas, principalmente por fêmeas (Sterck 1999), que cooperariam para manter o acesso às fontes aprovisionadas.

Os macacos-prego (*Sapajus* sp.) são primatas que ocupam quase todo o Neotrópico, e são caracterizados por serem moderadamente dimórficos com relação aos outros primatas, sendo que os machos excedem em peso as fêmeas (Fragazy et al. 2004). Com relação aos *Sapajus libidinosus,* os machos adultos (3.8-4.4 kg) são cerca de 1.4 kg mais pesados que as fêmeas, e os machos dominantes são cerca de 20% mais pesados que os machos subordinados (Fragaszy et al. 2016). Os machos adultos são, normalmente, dominantes com relação as fêmeas, mas as fêmeas alfas normalmente são dominantes com relação aos machos betas (Fragazy et al. 2004). Nas agressões intergrupais de *Sapajus* sp., a quantidade de machos geralmente define qual é o grupo ganhador, sendo que os machos defendem os recursos alimentares (Scarry 2013).

Nesse artigo, estudamos as estratégias de machos e fêmeas de dois grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus* Spix, 1823) durante disputas intergrupais. Os dois grupos habitam um pequeno fragmento de mata urbana, nos quais consumiam alimentos aprovisionados. Como o local era muito pequeno, não era possível que os grupos formassem territórios separados, porém os grupos evitavam se sobrepor espacialmente. Os alimentos aprovisionados eram muito aglomerados e previsíveis e se tornaram fontes

importantes para a sobrevivência desses grupos (Lousa et al. 2022, material suplementar 6). Então, espera-se que as agressões intergrupais ocorram em maior frequência e intensidade na proteção dessas fontes, já que elas são chave para esses grupos sociais. Espera-se também que as fêmeas modulem a sua participação na agressão (i.e., a quantidade de fêmeas por evento agonístico, *vide* métodos) conforme o tipo de recurso alimentar que disputam, aumentando sua participação quando disputando alimentos aprovisionados.

Tendo em vista essas expectativas teóricas, vamos testar se as fontes aprovisionadas vão aumentar a frequência de encontros agonísticos intergrupais e se serão importantes no aumento da participação individual de machos e fêmeas adultos. Foram formuladas as seguintes predições:

De acordo com a hipótese de defesa de recursos alimentares, como esperado nos modelos socioecológicos (Wrangham 1980), as fêmeas deveriam defender os recursos alimentares do outro grupo (Scarry 2016), principalmente quando a disputa envolve recursos com maior retorno energético (Brown 1964). Os machos adultos podem participar da defesa coletiva do recurso alimentar, principalmente os machos dominantes. Logo, espera-se que as disputas intergrupais sejam mais frequentes e envolvam um maior número de indivíduos quando os grupos se encontram em áreas de aprovisionamento (i.e., fontes aprovisionadas) e/ou na estação seca (quando há menos recursos nativos). Espera-se também um maior número de fêmeas e machos adultos durante a defesa de fontes aprovisionadas e/ou na estação seca.

Por outro lado, fatores demográficos e sexuais podem afetar as estratégias de machos e fêmeas. De acordo com a hipótese de evitação de risco de lesão pelas fêmeas (Koch et al. 2016; Mirville et al. 2018), as fêmeas deveriam evitar conflitos que envolvam machos; espera-se, portanto, que a presença de machos adultos de um grupo na interação

iniba a participação e a quantidade de fêmeas do outro grupo que participam da disputa agressiva intergrupal. Os machos adultos podem também defender as fêmeas dos machos de outros grupos, segundo a hipótese da defesa de parceiras sexuais pelos machos (Kitchen and Beehner 2007). Espera-se que os machos adultos do grupo que inicia a agressão vão aumentar a participação quando machos adultos e/ou machos subadultos do outro grupo participarem.

Métodos

Local e população de estudo

O estudo foi conduzido no Bosque Bougainville Padre Cesário Galvão (BB a partir daqui), um parque urbano na cidade de Goiânia/GO (-16.722443°; -49.228041°), com área de 9 hectares (Fig.1). O parque possuía pouca infraestrutura de lazer a época do estudo. Por isso, o contato direto dos macacos-prego com os vizinhos do local não era frequente e foi poucas vezes observado, ocorrendo com maior frequência o contato dos macacos com os alimentos aprovisionados.

Figure 1. Bosque Bougainville (Map data 2021 (C) Google).

O sítio de estudo possuía diferentes tipos de fontes alimentares. Em uma parte do bosque, os alimentos aprovisionados eram prioritariamente encontrados em plataformas. Na maioria dos dias de coleta (exceto dias com chuvas extremas), um vizinho do parque (Sr. G.) fornecia entre 2 e 3 dúzias de banana em uma plataforma próxima à grade, sempre em horário previsível, apesar de advertido a não dar alimentos aos macacos pelas autoridades e pelos pesquisadores. Em uma plataforma mais no interior da mata, membros da Agência Ambiental de Goiânia (AMMA) forneciam legumes e frutas variadas aos macacos semanalmente e em dias variados da semana. Em outra plataforma, 4 vezes por mês, era ofertada uma mistura de alimentos que seria apresentada em experimentos naturalísticos (artigo empírico 3). Em outra região do bosque, os macacos exploravam o lixo doméstico, deixado em sacos plásticos pelos moradores da região, antes de serem recolhidos pela companhia responsável pela limpeza urbana. Os macacos-prego rasgavam os sacos e comiam os restos de alimento doméstico. Na floresta nativa os animais passavam mais tempo se alimentando de frutos naturais e insetos (Lousa et al. 2022; materiais suplementares 6 para melhor descrição).

A população era formada por 31 a 35 indivíduos de macacos-prego. Os indivíduos se dividiam em dois grupos estáveis: o grupo Dom Pedro, com dois machos (um desapareceu no início do estudo), oito fêmeas e dez imaturos; e o grupo Cicatriz, com um macho adulto, dois machos subadultos, quatro fêmeas e seis imaturos, todos identificados individualmente (materiais suplementares 3).

Coleta sistemática

A coleta sistemática de dados ocorreu durante os meses de março a novembro de 2009 e janeiro de 2010. As agressões incluíam a agressão ativa (ou seja, ameaças, agressões com contato físico e deslocamentos) e a resposta submissa, com indivíduos submissos respondendo à agressão ativa (ou seja, evitar, fuga e choro) de indivíduos

dominantes (com base em Vogel and Janson 2007, materiais suplementares 2). As agressões intergrupais foram definidas como qualquer encontro agressivo entre indivíduos de grupos diferentes, e foram coletadas com o método todas as ocorrências (Altmann 1974).

Para cada ocorrência de agressão, registrávamos a identidade de quem iniciou a agressão, quem reagiu e se houve alguma coalizão durante a agressão. Coalisões ocorriam quando pelo menos dois indivíduos direcionavam juntos algum tipo de agressão a um ou mais alvos da mesma espécie (de acordo com Gilby et al. 2013). Quem iniciou e quem reagiu obrigatoriamente deveriam ser de grupos diferentes. Também anotávamos em qual contexto ocorreu a agressão: contexto não alimentar, não era por alguma disputa de fontes alimentares; contexto alimentar, disputa por alguma fonte alimentar, que poderia ser aprovisionada (fornecidos intencionalmente ou não intencionalmente por humanos) ou nativa (originados de algum vegetal ou animal do local de estudo).

Para complementar a coleta do todas-as-ocorrências, utilizamos o método *scan sampling* de 5 minutos de amostragem em 15 minutos de intervalo (*scan* a partir daqui), que tinha como objetivo descrever o orçamento de tempo dos grupos sociais (Altmann 1974). Coletamos a identidade do indivíduo amostrado, bem como o comportamento (forragear/alimentar, locomover, descansar ou socializar). Os alimentos que os macacos-prego forrageavam/alimentavam poderiam ser aprovisionados ou nativos.

Análise de dados

Consideramos a quantidade total de indivíduos da agressão os indivíduos que iniciavam ou reagiam à agressão, somados aos que entravam em coalizão com algum dos lados. Ou seja, a quantidade total de quem iniciou era a soma de quem emitiu o primeiro comportamento e os indivíduos que fizeram coalizão com ele; e o total de quem reagiu era a soma de quem reagiu e dos indivíduos que fizeram coalizão com ele.

As análises foram feitas no SPSS 26. Utilizando a ANOVA, testamos se havia diferença entre a quantidade média de indivíduos por agressão (variável dependente) por contexto: alimento aprovisionado, alimento nativo ou não alimentar (variável independente). Os contextos foram amostrados em campo, e quando não foi amostrado contexto em campo, foi baseado nas atividades alimentares amostrada no *scan* imediatamente anteriores e posteriores à agressão. Para analisar qual contexto foi responsável por uma maior taxa de agressões, amostramos a quantidade de *scans* nos quais foram amostrados indivíduos dos dois grupos em proximidade. Utilizando o mesmo critério das agressões, baseando-se nas atividades alimentares, definimos o contexto do *scan.* Sendo assim, transformamos a quantidade de *scans* pelo tempo de amostragem (15 minutos de amostragem por *scan*), por fim, dividindo o a quantidade de agressões pelo tempo, chegamos a taxa agressão por hora.

Testamos a hipótese de que a participação ou não de fêmeas e machos adultos de um grupo depende da participação de machos e fêmeas do outro grupo, e do contexto da agressão, utilizando regressões logísticas binárias, método *backward* LR. O método *backward* LR foi escolhido por reduzir a probabilidade de incorrer em erro do tipo II (Field 2009). Nessa análise utilizamos a soma total por sexo/idade de quem iniciou e quem reagiu como variáveis. No primeiro modelo a variável dependente (VD) era a participação ou ausência de fêmeas VD era a participação ou ausência de machos adultos na agressão intergrupo. No primeiro modelo as variáveis independentes (VI) eram quantidade de machos adultos, quantidade de machos subadultos, contexto (alimento aprovisionado, alimento nativo ou não alimentar) e agressões em estação chuvosa ou seca. No segundo modelo as VI eram a quantidade de fêmeas, além de quantidade de machos subadultos, contexto da agressão e agressões em estação chuvosa ou seca. Os meses de maio a setembro foram considerados como meses secos (Costa et al. 2012).

Utilizamos dois modelos de Regressão Linear, método *stepwise,* para testar se a quantidade total de fêmeas e machos adultos aumenta em função da presença ou ausência de machos e fêmeas do outro grupo, e de acordo com a condição ecológica (comida aprovisionada ou não; estação do ano). No SPSS 26 o método *stepwise* combina o procedimento *forward* e *backward* removendo as variáveis com pouca explicação que podem surgir de ambos os procedimentos (George and Mallery 2016). No primeiro modelo de regressão linear, como VD utilizamos a quantidade de fêmeas do grupo que iniciou e como VI: a presença ou ausência de fêmeas do outro grupo reagindo; machos adultos do outro grupo reagindo; machos adultos do grupo que iniciou fazendo coalizão; machos subadultos do outro grupo reagindo; contexto da agressão (alimento aprovisionado, alimento nativo ou não alimentar); e a estação do ano (chuvosa ou seca). No segundo modelo de regressão linear, como VD a quantidade de machos adultos do grupo que iniciou e como VI: a presença ou ausência de machos do outro grupo reagindo, fêmeas do outro grupo reagindo, fêmeas do grupo que iniciou fazendo coalizão e machos subadultos do outro grupo reagindo na interação intergrupal, além do contexto e agressões em estação chuvosa ou seca.

Resultados

Frequência das agressões intergrupais por contextos

Registramos um total de 66 eventos de agressão intergrupal em 556 horas de observação (11.87 eventos a cada 100 horas de observação). Em média, 2.70 (EP=1.07) quantidade total de indivíduos de cada evento. Os encontros em contexto não alimentar foram os que mais apresentaram o maior número de indivíduos, porém a diferença entre os contextos não foi significativa ($F=0.85$, $df_1=2$, $df_2=63$, p=ns). Dos 2137 *scans*, 359 (16.80%) tiveram a amostragem de no mínimo um indivíduo de cada grupo. Embora a maioria destes *scans* não tenha envolvido comportamento alimentar dos sujeitos, a

frequência de agressão intergrupal na fonte aprovisionada foi maior que nos outros contextos. A maior quantidade de agressões na fonte aprovisionada fica evidente quando se compara a quantidade de eventos por hora dos dois grupos nos contextos. (Tabela 1).

Tabela 1. Contexto por quantidade total de scans contendo indivíduos dos dois grupos, quantidade de agressões e média de indivíduos participando por agressão

Contexto	Scans	Agressões	Agressões/Hora	Média de Indivíduos
Aprovisionado	91	36	1.58	2.56
Nativo	88	8	0.36	2.75
Não Alimentar	192	22	0.45	2.91
Total	359	66	0.73	2.70

Participação ou não na agressão intergrupal

A participação ou não de fêmeas foi prevista pela diminuição da quantidade de machos adultos (B=-1.76, Wald=17.49, $p<0.001$- $R^2=0.41$ –Tabela 2). Já a participação ou não de machos foi prevista pela diminuição da quantidade de fêmeas na agressão (B=-1.33, Wald= 12.29, $p<0.001$; modelo $R^2= 0.32$ – Tabela 2). A fonte aprovisionada e a estação do ano não previram a participação das fêmeas nem a participação dos machos adultos em contextos de agressão.

Tabela 2. Média de indivíduos que participaram de acordo com a presença ou ausência de fêmeas e de machos adultos

Sexo	Presença	Fêmeas	Macho Subadulto	Macho Adulto
Fêmea	Ausente	0.00	0.17	1.17*
	Presente	1.70	0.70	0.23*
Macho Adulto	Ausente	1.51*	0.64	0.00
	Presente	0.52*	0.33	1.37

*Diferenças significativas pela regressão logística binária

Quantidade de indivíduos durante agressões intergrupais

O aumento na quantidade de fêmeas do grupo que iniciou a agressão foi previsto (R^2= 0.23) pela ausência de machos adultos do outro grupo (Beta= -0.48, t=-4.37, p<0.001). Não ocorreram eventos iniciados por fêmeas de um grupo que tivesse machos adultos de outro grupo.

O aumento na quantidade dos machos adultos do grupo que iniciou a agressão foi previsto (R^2= 0.60) pela presença de macho adulto do outro grupo (Beta=0.59, t=7.28, p<0.001), pela presença de fêmeas do grupo que iniciou a agressão em coalizão com os machos adultos (Beta=0.50, t=6.19, p<0.001) e pela agressão ocorrer em estação chuvosa (Beta=0.24, t=3.00, p<0.001). Nem o contexto (fonte aprovisionada) nem o período seco previu a quantidade de fêmeas e machos adultos do grupo que iniciou a agressão.

Discussão

Agressões intergrupais foram mais frequentes em contexto de alimentos aprovisionados que em contextos nativos ou quando não estavam em contexto de alimentação. Por outro lado, a quantidade de indivíduos não variou entre estes três contextos. Havíamos previsto que a quantidade de fêmeas e a quantidade de machos adultos nas agressões intergrupais aumentaria em contexto de alimentos aprovisionados,

o que não foi corroborado. Não houve efeito das variáveis ambientais (contexto alimentar e estação) na participação das fêmeas. A quantidade de machos adultos foi maior nas interações durante os meses chuvosos, contrário ao esperado pela hipótese de defesa de recursos alimentares.

As fêmeas não participaram nas disputas em função da diminuição da presença dos machos adultos, corroborando a hipótese de evitação do risco de lesão. A quantidade de machos aumentou conforme o aumento a presença de outros machos adultos na agressão intergrupos, corroborando a hipótese de defesa de parceiros sexuais.

Defesa de recursos alimentares: alimentos aprovisionados e sazonalidade

Era esperado que, durante a estação seca, as fontes ficassem mais escassas, aumentando a quantidade de fêmeas nas agressões intergrupais. Porém, esse efeito não foi observado. Uma possibilidade para a necessidade de poucos indivíduos na defesa das fontes aprovisionadas pode ser a dominância intergrupal e o efeito de querido inimigo (discutido ao fim do artigo). Lousa et al. (2022) mostraram que o grupo Dom Pedro vence a maioria das agressões intergrupais e tem acesso prioritário às principais fontes. A dominância estabelecida pode diminuir a intensidade dos conflitos entre os grupos nas fontes importantes (Crofoot and Wrangham 2014), já que a vantagem do grupo vencedor foi pré-estabelecida em interações anteriores. Esse mesmo efeito pode ter acontecido durante os meses secos.

Outro efeito possível é o da abundância e previsibilidade das fontes aprovisionadas. As fontes aprovisionadas correspondiam a metade do tempo que os indivíduos passavam alimentando no local de estudo. Como a fonte é muito grande, diminui a necessidade de defendê-la, já que todos os indivíduos podem se saciar (Hirsch 2007). A previsibilidade temporal e espacial da maioria das fontes aprovisionadas, com reposição diária, facilita os animais a prever onde os recursos estão e a defendê-los. Esse

fator pode ter reforçado as relações de dominância (Grant 1993). O grupo dominante Dom Pedro controlava o acesso ao local sem necessariamente usar energia de agressões intergrupais. Quando os indivíduos do grupo dominante se saciavam, deixavam o local para o acesso do grupo subordinado Cicatriz, como descrito em Lousa et al. (2022) (materiais suplementares 6).

Na literatura, o efeito mais encontrado das fontes aprovisionadas nas agressões intergrupais é de aumento da frequência de agressões em comparação às fontes nativas (Cooper et al. 2004). Scarry (2017), em estudo experimental com playback, concluiu que em grupos de *Sapajus nigritus* defendiam as fontes aprovisionadas de alto valor em detrimento de outros tipos de recursos (e.g. fêmeas no estro). Neste estudo encontramos um aumento na frequência das agressões nas fontes aprovisionadas, porém as agressões não contam com maior quantidade de indivíduos nem com mais machos adultos e fêmeas, ou seja, as agressões não são mais intensas.

Em relação a outros grupos de *Sapajus* sp., fica evidente que a população de BB tem uma taxa de agressividade intergrupal muito acima do observado em outras populações. Izar et al. (2012) observaram taxa de 1.1 eventos por 100 horas de observação de agressões intergrupais por alimentos na Fazenda Boa Vista e 1.4 eventos por 100 de observação no Parque Estadual Carlos Botelho. Observamos no BB taxa de 7.9 eventos por 100 horas de observação. Apesar de poderem ser consideradas diversos fatores para essas diferenças, podemos creditar essa parte para a disponibilidade de alimentos aprovisionados e o reduzido tamanho do BB, que aumentaria a sobreposição dos dois grupos.

Agressões intersexuais: dimorfismo e seleção sexual

Houve a diminuição da participação das fêmeas quando machos adultos participavam da agressão intergrupal, e vice-versa. Esses resultados podem ser explicados

pela hipótese de evitação do risco de lesão das fêmeas, que prevê que em espécies com dimorfismo sexual, as fêmeas, sexo menor e com maior probabilidade de se lesionar durante a agressão, evitam a participar de agressões com a participação de machos adultos (Kitchen and Beehner 2007). Nos gêneros *Cebus* sp. e *Sapajus* sp. a participação em encontros agressivos intergrupais pelas fêmeas normalmente é menor que a dos machos (Perry 1996, Scarry 2017), sendo que não existe relação entre a quantidade de fêmeas de um grupo com a vitória em um confronto (Scarry 2013).

O dimorfismo sexual reduz a participação das fêmeas durante os conflitos intergrupais com participação de machos adultos, porém não impede a participação das fêmeas quando os machos adultos não estão presentes. O efeito do dimorfismo sexual era evidente já que, apesar de não ser significativo, os machos subadultos foram alvos de mais de 50% das agressões com participação de fêmeas. Machos subadultos com poucas chances de cópula dentro do seu grupo natal poderiam usar as agressões intergrupais para se aproximar das fêmeas do outro grupo e tentar alguma cópula (Kitchen and Beehner 2007). As fêmeas, devido à seleção intersexual, poderiam usar da proteção dos machos dominantes (Koch et al. 2016) ou fazer coalizões para evitar as investidas dos machos subadultos (Watson-Capps 2009). Porém, esse não parece ser o caso nessa população. As fêmeas não parecem estar se protegendo de tentativas de cópula, mas somente competindo nas fontes alimentares com os machos menores (i.e., machos sem o efeito do dimorfismo sexual).

Agressões intrassexuais: proteção das fêmeas?

A quantidade de fêmeas não aumentou quando elas tiveram outras fêmeas como seus alvos principais. A quantidade de machos adultos aumentou na presença de outros machos adultos de outro grupo. Essa observação corroborou a hipótese de defesa de parceiras sexuais. Outro fator importante foi a coalizão com os machos adultos. Como o

aumento da quantidade de indivíduos para um dos lados aumenta a probabilidade de vitória em um confronto intergrupo (Majolo et al. 2020) em condição de disputa de recursos, as fêmeas de nosso estudo podem ter feito coalizão com os machos adultos para melhorar a probabilidade de vitória em condição de disputa de recursos alimentares. Porém, a quantidade de machos adultos não aumentou em agressões com a presença de macho subadultos na agressão do outro grupo, o que vai contra a hipótese de defesa de parceiras sexuais.

Apesar de não ter dado uma relação significativa, é interessante observar que os machos adultos dos dois grupos, os machos DP e CI, fizeram duas coalizões entre eles em agressões contra os machos subadultos. Essa relação é interessante e mostra que os machos adultos podem ter agido em conjunto para manter o acesso preferencial das fêmeas com relação aos machos subadultos.

Outro fator a ser levado em conta é a pouca quantidade de machos nos grupos sociais. A razão sexual no grupo Dom Pedro é de 0.12 e no grupo Cicatriz de 0.6. Izar et al. (2012) observou uma razão de 0.58 no grupo FBV e de 0.65 no grupo PECB. Os dois grupos que estudamos parecem configurar grupos de machos únicos, com os machos adultos formando praticamente haréns. Os machos subadultos do grupo Cicatriz poderiam ainda não ser uma ameaça para a liderança para esses machos adultos, já que os machos subadultos estavam em condição de subordinados, apesar de um dos machos ter sido visto em cópula com uma fêmea subordinada de Dom Pedro. Essa taxa sexual alterada, principalmente para o grupo Dom Pedro, pode ser devido ao isolamento espacial do BB, que impedia a migração de novos machos para os grupos sociais.

Querido Inimigo e dominância intergrupal

Os grupos sociais surgiram da fissão de um único grupo social após uma queimada, antes do período do estudo (Materiais Suplementares 4). Como os animais

saíram todos de um grupo, tinham relações de longo prazo antes da fissão e provavelmente tinham relações de parentesco, podemos dizer que os dois grupos sociais podem ser queridos inimigos (Mirville et al. 2018; Temeles 1994). O efeito de querido inimigo ocorre quando grupos territoriais interagem com vizinhos conhecidos, possivelmente, com laços consanguíneos. Essas relações tendem a ser menos intensas do que com invasores desconhecidos.

Há, provavelmente, o efeito de querido inimigo na população do BB. Os dois grupos têm dominância nas agressões intergrupais e no acesso às fontes aprovisionadas e nativas (Lousa et al. 2022, materiais suplementares 6). Porém, apesar de terem acesso preferencial sobre as fontes aprovisionadas, o grupo dominante Dom Pedro parece não usar sempre a agressividade para acessar essas fontes, o grupo subordinado parece evitar a presença do grupo dominante, principalmente, não se sobrepondo temporalmente nas fontes.

Outra fonte de evidência é a existência de coalizões entre indivíduos de grupos diferentes, inclusive dos machos adultos dominantes dos dois grupos em agressão contra os machos subordinados do grupo Cicatriz, evidenciando que existem relações intergrupais que são anteriores à fissão dos grupos sociais.

Conclusão

A defesa das fontes aprovisionadas não pareceram ser o maior motivador da agressividade intergrupal. A quantidade de indivíduos não aumentou em contexto de defesa da fonte aprovisionada. Fatores como a dominância intergrupal e querido inimigo podem ter afetado as relações agressivas dos grupos sociais, principalmente as relacionadas às fontes, diminuindo a intensidade, embora não a frequência, das agressões.

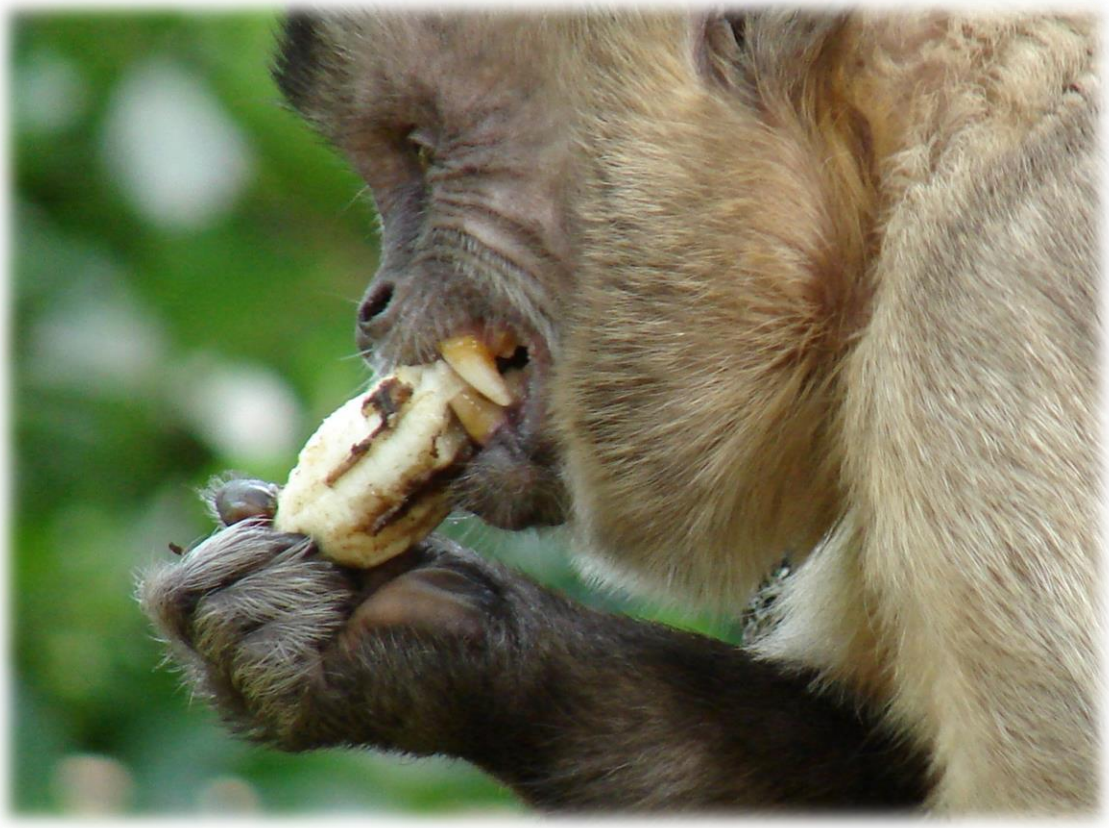
Fatores demográficos seriam os principais motivadores das agressões intergrupais. As fêmeas evitam as interações com machos adultos, mas aumentam a participação ou não de agressões quando em interações com machos subadultos.

A quantidade de machos adultos aumentou na presença de outro macho adulto na agressão, evitam as interações com fêmeas, porém não a quantidade de machos adultos não aumentou a com a presença de machos subadultos, o que corrobora parcialmente a hipótese de defesa de parceiras sexuais. É importante destacar que o grupo Dom Pedro tem somente um macho, o que pode ter interferido nos resultados, já que a razão sexual pode estar alterada nesse grupo.

As influências antrópicas foram cruciais para esses resultados, já que provavelmente a falta de conexão do fragmento pode ter impedido que algum macho tenha entrado no grupo e explicar a razão sexual alterada. Além disso, o tamanho limitado do fragmento aumentou certamente a competição entre os grupos em taxas mais elevadas que o normal, porém a dominância e o efeito de querido inimigo podem ter suavizado as agressões. Esperávamos que as fontes aprovisionadas tivessem efeito sobre a participação nas agressões, porém nossos resultados não corroboraram essa expectativa.

Agradecimentos

Este estudo foi parcialmente financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.



(Dom Pedro)

Artigo Empírico 2

A agressão entre grupos de *Sapajus libidinosus* não é mais intensa que a agressão intragrupo por uma fonte aprovisionada

Túlio Costa Lousa

Master in Behavioral Sciences

Departamento de Processos Psicológicos Básicos Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

ORCID 0000-0002-0452-1546

tclousa@gmail.com

Address: Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília; 70910-900 Brasília, DF.

Francisco D. C. Mendes (didamendes01@gmail.com)

PhD in Psychology

Address: Departamento de Processos Psicológicos Básicos Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

ORCID 0000-0002-3111-9608

Resumo

De acordo com a literatura, é esperado que as agressões intergrupais sejam mais intensas que as agressões intragrupos já que, caso um grupo perca sistematicamente a disputa pelo acesso a uma fonte, todos os seus membros têm seu acesso a ela reduzido. Nas fontes aprovisionadas, é esperado que ocorram muitas agressões já que o retorno custo/benefício desses recursos é alto. Neste artigo, vamos analisar as agressões durante o aprovisionamento diário de banana. O objetivo foi comparar as agressões intergrupais e intragrupo em termos da quantidade de indivíduos e da intensidade das agressões. Outro objetivo era saber o que prevê a frequência de agressões na fonte. As agressões foram amostradas através de todas-as-ocorrências e as condições sociais por varreduras instantâneas. Utilizamos teste t, U de Mann-Whitney e GLM para testar as predições. As agressões intergrupos não foram mais intensas, não tiveram mais indivíduos participando nem mais fêmeas participando, do que em agressões intragrupo. A frequência de agressões aumentou conforme aumentou a quantidade de indivíduos comendo banana. Não se corroborou a predição de que as agressões intergrupos são mais intensas do que as agressões intragrupo. A dominância pode ter afetado esse resultado, suavizando as agressões intergrupais. A oportunidade de agressão afetou a frequência de agressões na fonte.

Palavras-Chave: Defesa de recursos, Dominância Intergrupos, Fonte aprovisionada, Modelos socioecológicos.

Introdução

Disputas intergrupais por recursos podem ocorrer quando os indivíduos de dois grupos diferentes se encontram na sobreposição da área de uso (Scarry, 2013). É esperado que as agressões intergrupais por um determinado recurso alimentar sejam mais intensas que as agressões intragrupo já que, caso o grupo perca a disputa (i.e., a uma árvore frutífera), todos os seus membros perdem ou reduzem o acesso a esse recurso (Brown, 2013). Ademais, a maior quantidade relativa de indivíduos que participam da agressão intergrupal é preditor de quem ganha a interação intergrupal (Majolo et al., 2020), ou seja, para manter o acesso prioritário a alguma fonte, os grupos devem mobilizar uma quantidade maior de indivíduos que o grupo oponente.

As fontes aprovisionadas, comparando-se às fontes nativas, são mais previsíveis no espaço e no tempo (Oro et al., 2013). Além disso, em média são mais ricas em carboidratos e em proteínas que as fontes nativas, as tornando mais atrativas do que as fontes de recursos nativos (Milton, 1999). Por serem mais atrativas e aglomeradas, os benefícios em obtê-las geralmente são altos e, por isso, as fontes aprovisionadas podem ser mais defendidas pelos grupos sociais que as fontes nativas (Cooper et al., 2004). Os benefícios ainda podem ser maiores para fêmeas do que para machos. As fêmeas têm sua aptidão limitada pela quantidade de energia que conseguem adquirir do ambiente, já que gastam muito tempo e energia com a reprodução (i.e., produção de gametas e gestação) e cuidado parental (Rosvall, 2011; Stockley & Bro-Jørgensen, 2011). Desta forma, infere-se que que as fêmeas tenham mais a perder do que os machos, caso o grupo perca acesso a uma fonte alimentar de maior valor para outro grupo social (Arseneau-Robar et al., 2017), e espera-se que elas participem mais do que machos na defesa destes recursos (Sterck, 1999).

O primeiro objetivo deste estudo foi comparar as agressões intra e intergrupais em dois grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) que viviam em uma pequena floresta urbana na cidade de Goiânia, centro-oeste do Brasil. Ambos os grupos comiam de uma fonte de banana fornecida diariamente e em quantidade consistente. Assim, era possível comparar as disputas intra e intergrupais por uma mesma fonte cujo valor (i.e., benefício) era mantido constante. Esperávamos que a intensidade (*vide* métodos) das agressões entre indivíduos de grupos diferentes (intergrupos) fosse maior do que aquelas entre membros do mesmo grupo (intragrupo). Além disso, a quantidade total de indivíduos na agressão intergrupal deveria ser maior que na agressão intragrupo devido, principalmente, ao aumento da quantidade de fêmeas em agressões intergrupais.

O segundo objetivo do estudo foi observar se havia relação entre as variáveis de oportunidade de agressão com as agressões intra e intergrupos. A quantidade de agressões intra e intergrupos poderia aumentar conforme aumentasse o número e densidade de competidores disponíveis na área, principalmente no caso das disputas intergrupais. Esperávamos, portanto, um aumento na quantidade de agressões conforme aumentasse a quantidade de indivíduos no local ou de indivíduos coalimentando na própria fonte de aprovisionamento (Scarry, 2016; Wheeler et al., 2013). Por outro lado, esperávamos que a frequência de agressões intra e intergrupos diminuísse quando houvesse mais indivíduos comendo outros alimentos, porém com efeito maior na agressão intragrupo (Vogel & Janson, 2007). Como a banana é o alimento em disputa, os subordinados buscariam fontes alternativas e evitariam entrar na disputa pela fonte mais aglomerada, monopolizada pelos dominantes (Heesen et al., 2014). Na estação seca os alimentos ficariam mais escassos, sendo esperado, então, aumento na quantidade de agressões na estação seca (Lousa et al., 2022, materiais suplementares 6).

Métodos

Local e população de estudo

O estudo foi conduzido na cidade de Goiânia/GO no Bosque Bougainville Padre Cesário Galvão (-16.722443°; -49.228041°) que possuía área de 9 hectares (Figura 3). O parque possuía somente um campo de futebol utilizado aos fins de semana e uma pista de caminhada degradada, por isso era pouco frequentado. Os macacos-prego tinham contato somente com os alimentos deixados pelos moradores do entorno do parque (Lousa & Mendes, 2022). Um vizinho do parque, apesar de ser advertido para não dar alimentos aos animais, oferecia diariamente, em horário previsível, entre 2 e 3 dúzias de bananas picadas em 3 pedaços em uma plataforma próxima à grade que separava o parque das ruas a seu redor. A plataforma era no chão e estava próxima à vegetação, o que facilitava o acesso a ela (figura 4). O aprovisionamento ocorria pelo menos desde 2002 (Rocha, 2003) e foi registrado em 2007 (Cardoso, 2008). Havia duas estações climáticas na região, sendo a estação seca com menor produtividade de alimentos (Lousa et al., 2022).

A população de estudo era formada por 31 a 35 indivíduos de macacos-prego divididos em dois grupos estáveis: grupo Dom Pedro, com 19 a 23 indivíduos, sendo oito fêmeas; e grupo Cicatriz com 10 a 12 indivíduos, sendo quatro fêmeas, todos identificados individualmente (Materiais suplementares 3). Os dois grupos surgiram de um grupo só que fissionou depois de uma grande queimada no parque (Lousa et al., 2022, Materiais suplementares 4).

Figura 2. Bosque Bougainville Padre Cesário Galvão, destaque ao local de aprovisionamento de banana.

Figura 3. Plataforma de aprovisionamento das bananas no chão, porém de fácil acesso pelas árvores.

Coleta de dados

A coleta sistemática ocorreu durante os meses de março a novembro de 2009 e janeiro de 2010. Os episódios de agressão foram coletados em todas as ocorrências (Altmann, 1974), e as agressões incluíam a agressão ativa (ou seja, ameaças, agressões com contato físico e deslocamentos) e a resposta submissa, com indivíduos submissos respondendo à agressão ativa (ou seja, evitar, fuga e choro) de indivíduos dominantes (com base em Vogel & Janson, 2007, materiais suplementares 2). Somente coletamos as agressões que ocorreram no contexto de disputa pela fonte banana. Para cada episódio de agressão, anotava-se quem a iniciou (i.e., ator(es) – primeiro(s) indivíduo(s) a exibir um comportamento agressivo), quem a recebeu (i.e. receptor(es) – indivíduo(s) para quem o ator direcionou a primeira agressão) e a identidade de quem fez coalizão durante a agressão. As coalizões eram registradas quando pelo menos dois indivíduos uniam forças para atacar um ou mais alvos da mesma espécie (Gilby et al., 2013). Na agressão intergrupal, quem iniciava (ator) e quem recebia (receptor) a primeira agressão eram de grupos diferentes, enquanto na agressão intragrupo, ator e receptor eram do mesmo grupo.

Foi utilizado o método *scan sampling* de 5 minutos de amostragem em intervalos de 15 minutos (Altmann, 1974) para amostrar a identidade (sexo e idade), o comportamento (forragear, locomover, descansar ou socializar), e a distância do indivíduo mais próximo de os indivíduos avistados. Os alimentos poderiam ter origem aprovisionada (fornecidos intencionalmente ou não intencionalmente por humanos, e.g. banana) ou nativa (originados de algum vegetal ou animal do local de estudo) (Asquith, 1989).

Análise de dados

Participavam da agressão todos os indivíduos que a iniciavam (atores), recebiam (receptores) ou faziam coalizão com algum dos lados da agressão. O total de participantes

de cada grupo era, portanto, a soma de todos os indivíduos que iniciaram ou receberam inicialmente a agressão mais aqueles que se juntaram a eles em coalizões (de acordo com Lousa & Mendes, 2022).

As análises foram feitas no IBM SPSS 26. Para testar a predição de que as agressões intergrupo foram mais intensas que as agressões intergrupais, utilizou-se o U de Mann-Whitney. A intensidade da agressão era informada por escala de 1 a 3. Intensidade 1, ou suplante, foram registrada quando um indivíduo se aproximava de outro e tomava seu lugar, sem que o primeiro expressasse comportamentos como vocalizações e posturas agonísticas; intensidade 2 ou ameaça foi registrada quando um indivíduo ameaçava outro(s) indivíduo(s) por meio de vocalizações e posturas agonísticas, sem que houvesse o contato físico; e intensidade 3 ou agressão com contato físico, foi registrada quando um indivíduo agredia outro(s) indivíduo(s) por meio de mordidas, empurrões, sendo necessário o contato físico; Agressões de intensidade 3 podiam ou não incluir piloereção e/ou vocalizações agonísticas (baseado em Fragazy et al., 2004).

Para testar se a quantidade de fêmeas e o total de indivíduos na agressão foi maior na agressão intergrupal, utilizamos o teste t de *Student*. A variável dependente (VD) foi a quantidade total de fêmeas e a quantidade total de indivíduos na agressão, e a variável independente (VI) foi o tipo de agressão (intergrupal ou intergrupal). Utilizamos somente as agressões de intensidade 2 e 3 para essa análise, já que as agressões de intensidade 1 necessariamente envolviam apenas 2 indivíduos.

Para testar a predição de que a quantidade de agressões pela fonte aprovisionada banana (intragrupo e intergrupos) estaria relacionada às variáveis de consumo de alimentos e às oportunidades de agressão, realizamos um modelo linear geral (GLM). Analisamos somente as agressões que estavam relacionadas ao consumo de banana. A VD foi a quantidade de agressões intragrupo e intergrupos relacionados ao consumo de

banana. Como VI: quantidade de indivíduos que estavam comendo banana nos *scans* com consumo de banana; quantidade de indivíduos que estavam comendo outros alimentos (nativos ou antrópicos) nos *scans* os quais havia consumo de banana, a quantidade média de indivíduos por *scan* (fêmeas, machos e imaturos), a média de proximidade entre os indivíduos e a estação climática (chuvosa ou seca). Os meses de maio a setembro foram considerados como meses secos (Costa et al. 2012). Fizemos uma regressão para determinar a direção da relação entre as variáveis.

Resultados

Dados básicos

Foram amostradas 60 agressões pela fonte banana, porém 4 agressões foram excluídas do GLM por estarem em três dias com agressão, porém sem registro de consumo de banana no *scan* (56 agressões quando realizado os modelos lineares).

Os sujeitos consumiram banana em 126 *scans* (5.87%) do total de 2148 *scans* acumulados, distribuídos em 54 dias (47.37%) de 114 dias totais (figura 5). O horário médio dos *scans* foi 2:49 PM (min. 07:30 AM/ máx. 05:55 PM). Foram amostrados em média 22.53 (EP=15.16) indivíduos em *scans* com consumo de banana. Em média, 5.11 (EP=3.93) indivíduos comeram banana nos *scans* os quais havia o consumo de banana, 0.54 (EP=1.24) consumiram outros alimentos aprovisionados e 1.07 (EP=2.05) consumiram alimentos nativos.

Dos 54 dias que ocorreram amostragem de consumo de banana, em 25 dias ocorreram agressões. Desses dias, 11 dias tiveram agressões intergrupais e em 20 dias tiveram agressões intragrupo. Ocorreram em média 2.24 (EP=1.30) agressões por dia.

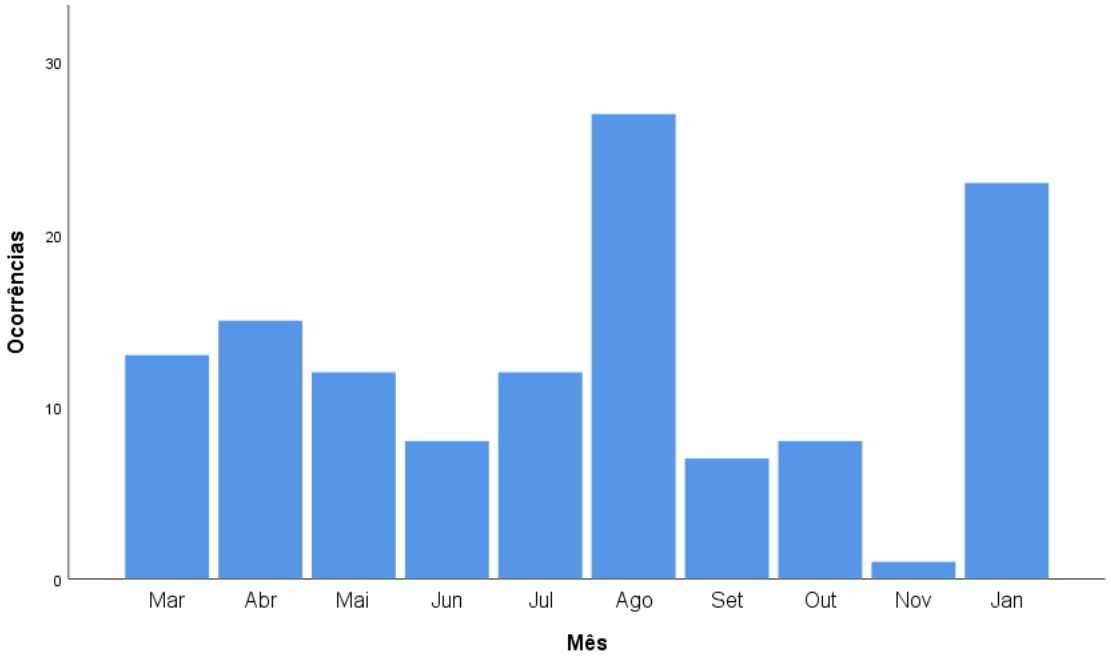


Figura 4. Quantidade de *scans* com registro(s) de consumo de banana por mês.

Intensidade das agressões intergrupos e intragrupo

Foram observadas 42 agressões intragrupo (37 dentro do grupo Dom Pedro) e 18 agressões intergrupais, sendo que Dom Pedro ganhou 13 (72.22%) das agressões intergrupais. O grupo Dom Pedro, então, possuía dominância sobre o grupo Cicatriz no acesso à fonte banana.

As agressões intergrupais não foram mais intensas do que as agressões intragrupos (U=465.4, p=0.90 – Figura 5). As ameaças ocorreram em maior quantidade tanto nas agressões intragrupo (71.1%) quanto nas agressões intergrupos (76.2%) e os suplantes ocorreram quantidade média tanto nas agressões intragrupos (22.2%) quanto nas agressões intergrupos (19%). Agressões com contato físico foram raras tanto em disputas intergrupais (4.8%) como em disputas intragrupos (6.7%). Também não houve diferença entre as agressões intra e intergrupais em relação à quantidade total de fêmeas que participaram da agressão (t=0.46, df=46, p=0.65), ou em relação à quantidade total de indivíduos participantes (t=0.66, df=46, p=0.80) (Figura 6).

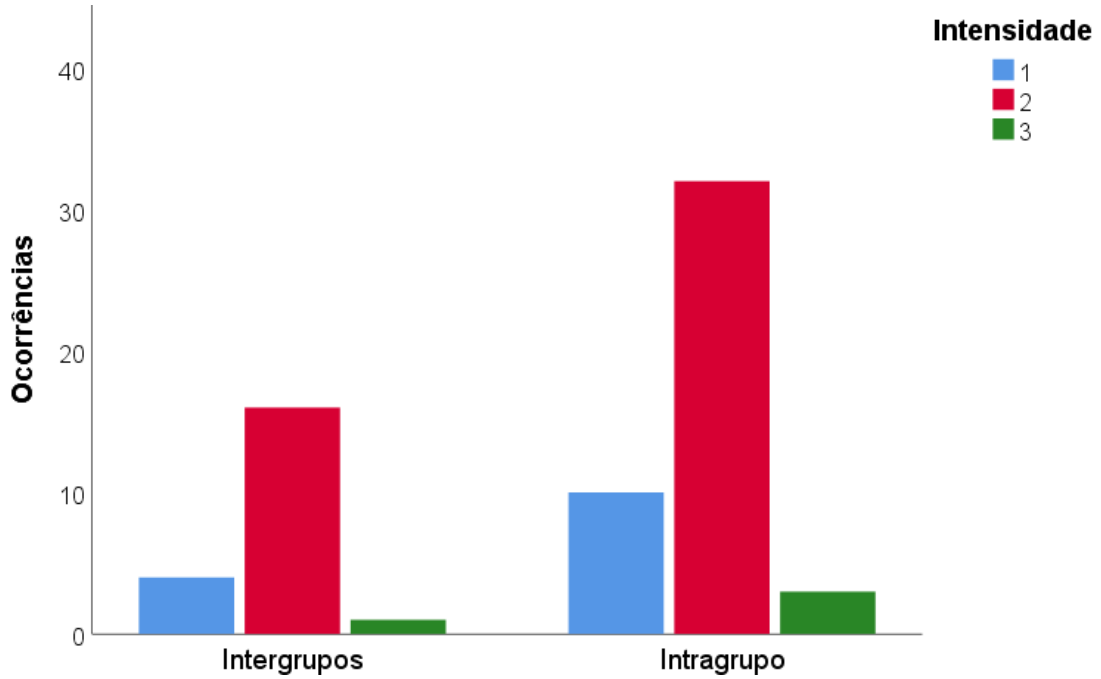


Figura 5. Ocorrência de intensidade das agressões pelo tipo de agressão, intergrupos ou intragrupo. Intensidade 1 – Suplante; Intensidade 2 – Ameaça; Intensidade 3- Agressão com contato físico.

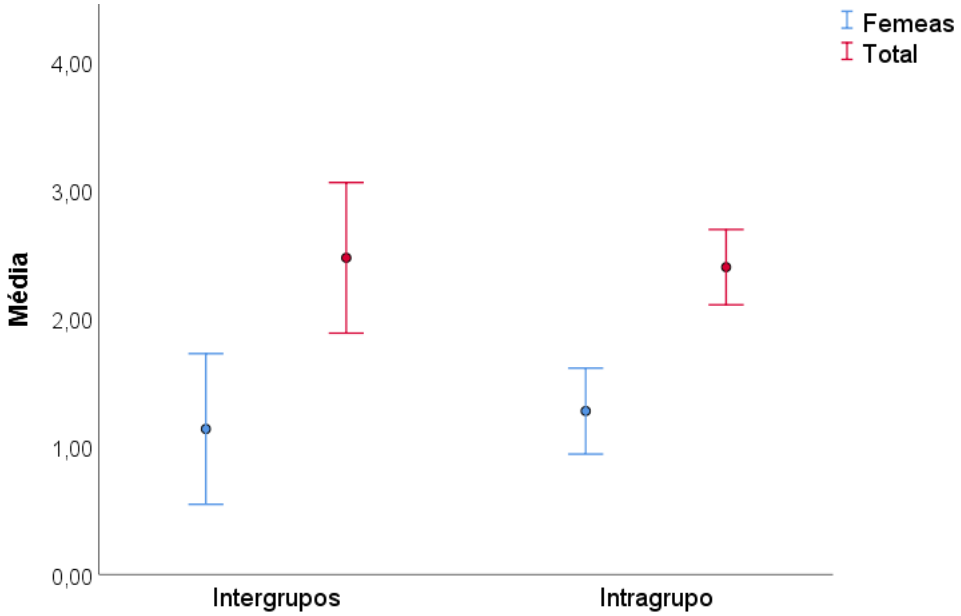


Figura 6. Média da quantidade total de fêmeas mobilizadas e da quantidade total de indivíduos em agressão intergrupo ou agressão intragrupo. Barra de erro de 95%.

Quantidade de agressões intragrupo e intergrupo

Tanto a quantidade de agressões intergrupos estava relacionado ao aumento da quantidade de indivíduos comendo banana no *scan* ($F_{(1,45)}$= 7.32, p=0.01, η_p^2= 0.14, R^2= 0.26), quanto a quantidade de agressões intragrupo também estava relacionada ao aumento da quantidade de indivíduos comendo banana no scan ($F_{(1,45)}$= 7.90, p=0.007, η_p^2= 0.15, R^2= 0.16) (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo dos modelos de regressão linear da variável quantidade de agressões intragrupo.

Variável	**F**	**Df1**	**Df2**	**P**	**η_p^2**
Banana	7.82	2	44	*0.001	0.26
Aprovisionamento	1.41	2	44	0.25	0.06
Nativo	2.47	2	44	0.09	0.10
Média de proximidade	1.21	2	44	0.31	0.05
Med. de Fêmeas	0.72	2	44	0.49	0.03
Med. de Machos	0.54	2	44	0.58	0.02
Med. de Imaturos	1.43	2	44	0.25	0.06
Estação do Ano	0.07	2	44	0.93	0.01

*p<0.05

Discussão

As agressões intergrupais não foram mais intensas que as agressões intragrupo. Não houve maior frequência de agressões com maior intensidade nas agressões intergrupos. Também não encontramos diferença na quantidade de fêmeas e na quantidade total de indivíduos que participaram das agressões intergrupos e das agressões intragrupo, não corroboramos a predição de maior intensidade de agressões entre os grupos. A frequência de agressões intra e intergrupos estavam relacionadas à quantidade de indivíduos comendo banana no *scan.*

Agressões intergrupos e agressões intragrupo pela banana

Não encontramos diferenças na participação das fêmeas entre os tipos de agressões, intergrupos e intragrupo, e não encontramos diferença na intensidade das agressões intergrupais em comparação às agressões intragrupo. Nos dois tipos de agressão (inter e intragrupo), as médias de total de indivíduos que participaram giraram em torno de dois indivíduos, ou seja, as coalizões foram menos frequentes. Esses resultados nos mostram que as agressões intergrupais não foram mais custosas para as fêmeas que as agressões intragrupo, como foi esperado. O resultado parece apontar para uma equivalência de custos nos dois tipos de agressão. Dentro da revisão realizada, não encontramos estudos que comparem a intensidade das agressões intergrupais e intragrupo na mesma fonte como o nosso estudo. Porém, se sabe que fatores como o local da agressão (território de quem), dominância e tamanho do grupo, determinam a quantidade de indivíduos na agressão intergrupo, ou seja, a disposição individual de participar (Kitchen & Beehner, 2007). Os dois grupos, Dom Pedro e Cicatriz, têm uma hierarquia bem definida (Lousa & Mendes, 2022). Como a hierarquia é bem definida, então é possível que as fêmeas do grupo Dom Pedro suavizem as interações agressivas com o outro grupo e não precisem gastar muita energia na defesa da banana. Outra possibilidade é que os grupos já possuíam relações estabelecidas antes da fissão do grupo e que essas relações foram mantidas após a fissão. No processo de fissão do grupo originário, aparentemente, o grupo Cicatriz ficou com indivíduos com menor dominância com relação aos indivíduos do grupo Dom Pedro (Materiais suplementares 5).

A intensidade das agressões intergrupos não foi maior que a intensidade das agressões intragrupo. A intensidade das agressões seguiu o mesmo padrão entre os tipos de agressão, ou seja, mais agressões de intensidade média e menos agressões de baixa intensidade e alta intensidade. Um padrão diferente foi descrito por Fragazy et al. (2004)

em *Cebus capucinus,* em diversos contextos. Eles observaram mais frequentemente o suplante (intensidade 1). Outra questão importante foi que as agressões com contato físico (intensidade 3) foram muito raras, não causando mais gasto energético do que as agressões sem contato físico (intensidade 2). Muitas das agressões de intensidade 3 registradas foram empurrões ou agressões que causaram pouca ou nenhuma lesão. Poderíamos considerar que, em termos energéticos, uma perseguição, que seria categorizada como de intensidade 2, é muito mais custosa que a maioria das agressões de intensidade 3. Poderíamos ter considerado outros fatores na intensidade da agressão, e.g. tempo da agressão e distância percorrida, porém esses dados não foram coletados.

Frequência de agressão no recurso aprovisionado

Não houve diferença na causa das agressões intragrupo e das agressões intergrupo, ambos os tipos de agressão foram previstos pelo aumento de competidores e pelo aumento de oportunidade de agressão (e.g. aumento de indivíduos comendo o alimento disputado). Por ser uma fonte aprovisionada e bastante aglomerada, esse resultado corrobora as expectativas dos modelos socioecológicos (Sterck et al., 1997; Sterck, 1999).

Resultados anteriores já mostraram a relação entre a quantidade de interações agonísticas e a quantidade de indivíduos comendo os alimentos em disputa (Heesen et al., 2014; Vogel & Janson, 2007). Neste estudo, mostramos a relação entre a quantidade de indivíduos comendo o alimento em disputa e os tipos de interação agressiva (intragrupo ou intergrupo). Assim como nos estudos citados, esses resultados mostram que ocorreram mais agressões quando tinham mais indivíduos disputando a fonte banana, ou seja, com o aumento de indivíduos comendo a fonte, aumentou-se a disputa direta pelo alimento. Com o aumento da disputa, os indivíduos mais dominantes expulsaram os indivíduos mais subordinados da fonte, mantendo o acesso prioritário a ela. Quanto mais indivíduos comiam, mais indivíduos ficavam motivados a defender a fonte. Os dois tipos de agressão

parecem ter a mesma relação ao aumento de competidores, ou seja, a causa do aumento da frequência de agressões foi o aumento de competidores. É possível que essa causa em comum seja um dos motivos de não haver diferença na intensidade das agressões intra e intergrupos.

Conclusão

Este estudo teve como objetivo principal testar a predição de que as agressões intergrupais foram mais intensas, considerando que, se o grupo social perde o acesso a uma fonte para o outro grupo, a perda será para todos do grupo social, não somente uma perda individual de acesso a um recurso (Brown, 2013). Porém, essa expectativa teórica não foi confirmada. A causa dos dois tipos de agressão foi a defesa do recurso alimentar e essa causa semelhante pode justificar a intensidade ser semelhante nos tipos de agressão.

Esse estudo, também, leva à tona a necessidade de entender o histórico de interações sociais entre os grupos e entender a influência que fragmento pequenos e isoladas podem ter nas interações sociais. No Bosque Bougainville tínhamos dois grupos com um histórico intenso de interações entre eles, já que logo antes do estudo formavam um grupo só, como o parque tem um considerável isolamento geográfico de outros locais onde tem outras populações de macacos-prego, é bem provável que os indivíduos fossem muito aparentados. Como tínhamos uma clara dominância do grupo Dom Pedro nessa fonte e em outras fontes, é provável que isso tenha diminuído a necessidade dos indivíduos do grupo Dom Pedro defenderem a fonte alimentar com mais gasto de energia do que o esperado, assim como esperado em grupos que se conhecem (Lousa & Mendes, 2022). Esse padrão talvez seja mais esperado nos grupos que dividam fragmentos pequenos e isoladas e bem menos esperado em locais grandes e de mata contínua.

(Ruiva)

Artigo Empírico 3

O valor nutricional dos alimentos depende do tempo de consumo como mediador para prever a frequência de agressões em macacos-prego (*Sapajus libidinosus)*

Túlio Costa Lousa

Mestre em Ciências do Comportamento- UnB

Departamento de Processos Psicológicos Básicos Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

ORCID 0000-0002-0452-1546

tclousa@gmail.com

Endereço: Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, Departamento de Processos Psicológicos Básicos, Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília; 70910-900 Brasília, DF.

Francisco D. C. Mendes (didamendes01@gmail.com)

PhD em Psicologia Experimental

Endereço: Departamento de Processos Psicológicos Básicos Instituto de Psicologia; Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

ORCID 0000-0002-3111-9608

Resumo

O quanto o animal avalia o valor do recurso é chave para a aptidão. Para o animal decidir se vai entrar em uma disputa por um recurso, é muito importante que ele avalie se esse recurso terá bom retorno custo/benefício. As fêmeas, como gastam mais com reprodução e cuidado parental, têm sua aptidão mais limitada pela quantidade de energia que conseguem dos alimentos, por isso é esperado que lutem mais por manter o acesso a recursos alimentares. Tendo em vista essas bases teóricas, realizamos um experimento manipulando o valor nutricional dos alimentos que estavam em disputa, com o objetivo de ver qual é a relação entre o valor do recurso e a defesa das fêmeas e a quantidade de agressões pelo recurso alimentar. Utilizamos o GLM para analisar a relação entre as variáveis. A energia do recurso alimentar não teve relação direta com a quantidade de agressões, porém a quantidade de quilocalorias relacionou-se com o tempo de forrageio, que se relacionou à frequência de agressões indiretamente. A frequência de agressões se relacionou fortemente à oportunidade de agressões, que pode estar relacionado à quantidade de indivíduos forrageando. Essa relação pode mostrar que a frequência de agressões pode estar mais relacionada a fatores como as oportunidades de agressão dos grupos do que a quilocaloria do alimento.

Palavras-Chave: Competição direta, Estratégias de Forrageio, Energia do Alimento, Socioecologia.

Introdução

A competição por recursos alimentares entre indivíduos do mesmo grupo é uma consequência inevitável da vida em grupo (Janson & van Schaik, 1988), e depende de como esses recursos estão dispostos no ambiente (Clutton-Brock & Janson, 2012). Quando os alimentos são monopolizáveis (i.e., aglomerados no tempo e no espaço e de tamanho médio – Hirsch, 2007), a competição direta tende a ser mais frequente. Em recursos com mais competição direta, nos quais é possível a defesa dos recursos, os animais dominantes podem exibir comportamentos agonísticos para restringir o acesso de animais subordinados à fonte (Vogel, 2005).

Outra característica do alimento que aumentaria as chances de disputa é a quantidade de energia do recurso. Com o aumento da quantidade de energia da fonte seria esperado um aumento da frequencia de agressões, visto que vencer a disputa representaria um maior retorno (i.e., a energia gasta na sua defesa seria suprida pelo próprio recurso alimentar) (Brown, 1964). O valor calórico do alimento é importante principalmente para as fêmeas (van Schaik, 1996; Sterck et al., 1997; Patterson et al., 2021), que gastam muito mais energia do que os machos devido à gestação e ao cuidado parental e têm, portanto, sua aptidão limitada pela quantidade de energia que conseguem adquirir do ambiente (Koenig, 2002; Rosvall, 2011; Stockley & Bro-Jørgensen, 2011).

Estudos anteriores não encontraram relações consistentes entre a quantidade de energia do recurso (e.g. energia do patch, frequência de consumo de energia, valor nutricional do item) e a frequência de agressões (e.g. Vogel & Janson, 2007; Hessen et al., 2014). Alguns estudos mostram a relação entre o aumento da agressão com classes de alimentos que tem mais energia que outros (e.g. frutos x flores), mas sem medir propriamente a quantidade de energia dos alimentos (e.g. Su & Birky, 2006; Wright & Robbins, 2014). Esses estudos naturalisticos não controlaram a diferença no tamanho das

fontes alimentares e nem a maneira como os alimentos são apresentados. Em alguns estudos, a oportunidade de agressão (i.e. duração do período de alimentação e o número de indivíduos que se alimentam) foi o principal previsor da frequência de agressão nos recursos alimentares (e.g. Vogel & Janson, 2007; Hessen et al., 2014), porém nenhum estudo observou se o valor calórico do ítem alimentar (i.e. quantidade calórica por 100 mg) poderia aumentar a oportunidade de agressão, aumentando indiretamente a frequência de agressões. Em outras palavras, se mais indivíduos se alimentariam da fonte e lá permanecem por mais tempo quando o próprio ítem é mais calórico, aumentando indiretamente a frequencia total de agressões relacionadas à disputa.

Neste artigo vamos focar principalmente na relação entre a energia do recurso e a frequência de agressões, mais especificamente se esta relação seria direta ou mediada por outras variáveis. Para isso, realizamos experimentos em que diferentes alimentos eram dispostos em diferentes dias, mas de maneira semelhante e em uma mesma plataforma (controle), e a diferença dos alimentos foi na quantidade de quilocalorias a cada 100g (manipulação experimental).

Testamos como a quilocalorias dos alimentos fornecidos estava relacionada (diretamente) não só a quantidade de agressões como outras variáveis relacionadas ao consumo de alimentos (fornecidos no experimento ou não), ao contexto do consumo (e.g. uso conjunto da plataforma e de outros espaços ao redor) e à oportunidade de agressão (e.g. quantidade de indivíduos comendo o alimento). Esperávamos que as fontes mais calóricas fossem mais atrativas, sendo consumidas por mais indivíduos, fêmeas em particular, durante a sessão experimental; os indivíduos ocupariam e coalimentariam mais na fonte contendo alimentos com mais quilocalorias; e ficariam mais aglomerados em proximidade da fonte. Alguns indivíduos, por sua vez, poderiam buscar fontes alternativas, que poderiam ser outros alimentos encontrados na área experimental,

evitando entrar na plataforma (Vogel & Janson, 2007; Houle & Wrangham, 2021). Previmos que ameaças e suplantes estariam relacionados à quantidade de fêmeas no experimento, já que em geral são elas que utilizam essas estratégias para acessar as fontes alimentares (Clutton-Brock & Huchard, 2013). Ameaças e suplantes estariam mais relacionadas às quilocalorias dos alimentos, já que são mais realizadas por fêmeas. Agressões com toque são estratégias dos machos, então é esperado que não estejam tão ligados à quantidade de quilocalorias da fonte, mas sim à quantidade de indivíduos, competição e duração.

Também testamos se a quantidade de agressões durante a sessão experimental poderia ser prevista diretamente pela quantidade de quilocalorias do alimento e/ou através da mediação de outras variáveis, como a quantidade e dispersão dos indivíduos presentes, ou pela duração da sessão experimental. Testamos se as variáveis que estivessem relacionadas tanto à quantidade de quilocalorias dos alimentos quanto à quantidade de agressões foram mediadoras da relação entre a energia dos alimentos e a frequência de agressões durante as disputas.

Métodos

Local e população de estudo

O estudo foi conduzido na cidade de Goiânia/GO (-16.722443°; -49.228041°), no Bosque Bougainville Padre Cesário Galvão (9 hectares de área total) (Figura 7). Os macacos-prego entravam frequentemente em contato com os alimentos aprovisionados deixados pelos vizinhos do local (Lousa et al, 2022, materiais suplementares 6). A população era formada por 30 indivíduos identificados de macacos-prego sendo no total de quatro machos adultos, treze fêmeas adultas e treze imaturos (Materiais suplementares 3).

Figura 7. Bosque Bougainville. Em destaque a área experimental e o local no qual era aprovisionado banana.

Desenho experimental

Uma plataforma de madeira foi fixada a 30 centímetros de altura do solo, com 62 centímetros de diâmetro e, no centro, um comedouro preto de aço de 60 centímetros de diâmetro em formato côncavo. O comedouro foi preso no centro da plataforma com um parafuso (Figura 8). A plataforma ficava posicionada no centro de uma clareira. A área experimental foi delimitada em 15 metros de raio com o centro sendo a plataforma, com uma filmadora Sony DCR-SR45 colocada a 5 metros da plataforma (Figura 9).

Figura 8. Plataforma experimental em detalhe: A: visão lateral da plataforma de diâmetro de 62 cm e altura de 30 cm; B: visão de cima do comedouro com 60 cm de diâmetro em formato concavo com fundo preto contendo abacate triturado.

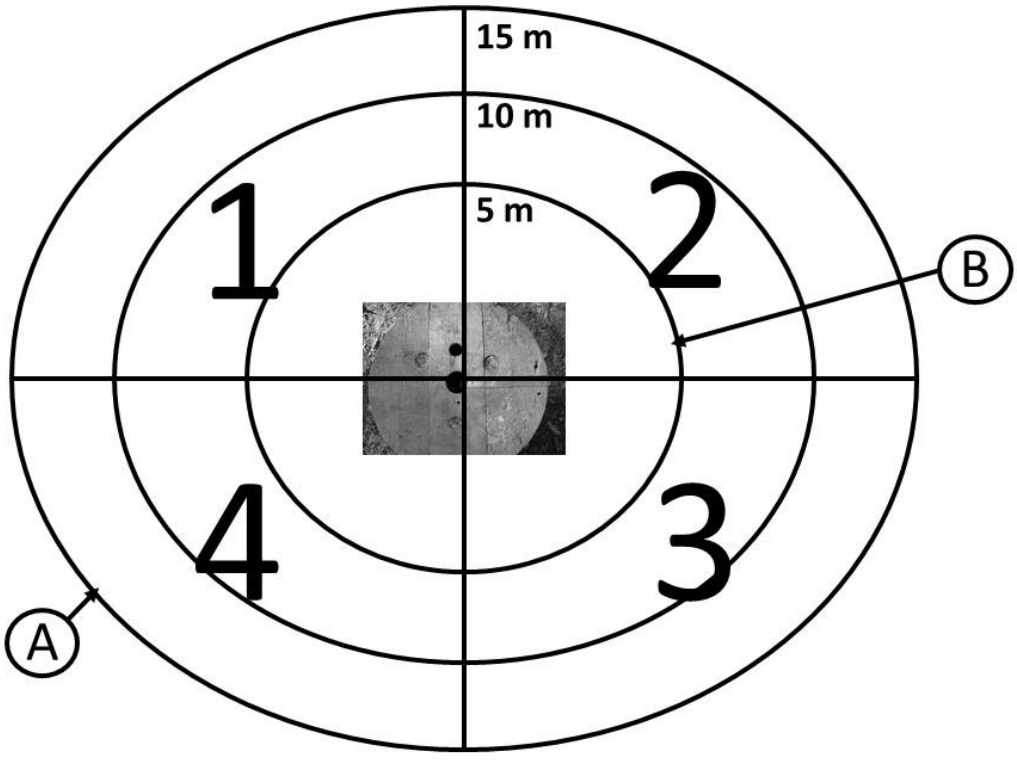


Figura 9. Desenho experimental: A) área experimental de 15 metros de raio, a amostragem por varredura instantânea iniciava quando dois indivíduos estivessem na área experimental e um deles tocava a plataforma; B) o experimento terminava quando o

alimento acabava ou quando o último indivíduo que havia se alimentado dele ultrapassava a distância de 5 metros da plataforma.

Foram aprovisionados 15 tipos de alimentos selecionados por variar em carboidratos livres (min. 0.41; máx. 82,89) e lipídios (min. 0.2; máx. 60.75), com grande diversidade de quilocalorias (Tabela 4). Os alimentos eram indivisíveis ou foram batidos no liquidificador, para controlar a diferença entre os alimentos em grãos (e.g. aveia) e os alimentos em pedaços (e.g. abacate – Figura 8 B).

Procedimento

As coletas foram feitas entre março de 2009 e setembro de 2010. A apresentação dos alimentos foi feita em dois procedimentos. Uma apresentação preliminar foi feita em no dia anterior da sessão experimental, sendo apresentado 100 g dos alimentos dos experimentos, deixados na plataforma para que os animais entrassem em contato e se habituassem à plataforma e ao alimento.

Na sessão experimental, foram apresentados 500 g de alimento e a sessão iniciava quando dois indivíduos ou mais estivessem na área ou quando um indivíduo tocava na plataforma, iniciando a varredura instantânea – *scan sampling* (Altmann, 1974) de 30 segundos de amostragem e em 1 minuto de intervalo. No *scan*, amostrávamos a posição dos animais segundo sua categoria espacial e se estavam com o alimento do experimento ou com outro alimento (e.g. forrageando insetos). Cada animal foi enquadrado em uma distância e um quadrante, tendo no total 13 categorias espaciais (e.g. o animal está de 10 a15 metros e no quadrante 4 – Figura 09).

Tabela 4. Tabela com os valores nutricionais dos alimentos que foram oferecidos por ordem de quilocalorias (U.S. Department of Agriculture, 2012)

Alimento	**Kcal[1]**	**Car[3]**	**Lip[4]**	**Água[5]**	**Pro[6]**	**Se[7]**
Cenoura	41	9..58	0.24	88.29	0.93	2
Manga	65	15.20	0.27	81.71	0.51	3
Banana-maçã*	100	25.20	0.20	71.80	1.70	3
Ovo de codorna	158	0.41	11.09	74.35	13.05	3
Mandioca	160	38.06	0.28	59.68	1.39	3
Abacate	160	1.83	14.66	73.23	2.00	3
Figo seco	249	54.07	0.93	30.05	3.30	3
Damasco	320	82.89	0.62	7.50	4.90	3
Polpa do coco	354	6.23	33.49	46.99	3.33	3
Arroz Branco	358	76.35	0.52	13.29	6.50	3
Farinha de milho	361	63.45	3.86	10.91	6.93	3
Aveia	372	64.99	5.11	4.00	12.38	3
Girassol**	475	35.63	25.88	3.06	16.96	3
Coco ralado	501	43.17	35.49	12.55	2.88	3
Castanha de caju	574	29.69	46.35	1.70	15.31	3
Amêndoa	578	7.94	50.64	5.25	21.26	3
Avelã	628	7.00	60.75	5.31	14.95	2
Total/ Média	320.82	33.04	17.08	34.69	7.55	49

[1] Valores de Kcal a cada 100 g de alimento; [2] Energia – Valor de Kcal transformado em valores nominais; [3] Gramas de carboidratos livres a cada 100 g de alimento (carboidratos livres é a quantidade de carboidratos totais menos as fibras alimentares); [4] Quantidade de lipídios a cada 100 g de alimento; [5] Gramas de água a cada 100 g de alimento; [6] Gramas

de proteínas a cada 100 g de alimento; [7] Quantidade de sessões experimentais. * (Instituto Brasileiro de Geogafia e Estatística, 2011); ** Semente de Girassol (Universidade Estadual de Campinas, 2011).

Além de *scans*, também utilizamos o método de todas as ocorrências durante a sessão experimental (Altmann, 1974) para registrar eventos de agressões. Das agressões, coletamos a identidade de quem iniciou e quem recebeu a agressão. Através da câmera de vídeo filmando a plataforma, complementamos as observações de todas as ocorrências.

Medidas

A quantidade de quilocalorias do alimento foi medida utilizando as tabelas nutricionais internacionais disponíveis (tabela 05). Utilizamos a quilocaloria e a quantidade de carboidratos por 100 gramas do alimento.

A quantidade de agressões registradas durante o experimento foram divididas em três tipos: 1) ameaças – quando um indivíduo agredia outro(s) indivíduo(s) por meio de vocalizações e posturas agonísticas, sem que houvesse o contato físico; 2) suplantes – quando um indivíduo se aproximava de outro e tomava seu lugar, sem que o primeiro expressasse comportamentos como vocalizações e posturas agonísticas; 3) agressões com contato físico – foi registrada quando um indivíduo agrediu outro(s) indivíduo(s) por meio de mordidas e/ou empurrões violentos, sendo necessário o contato físico.

A distribuição dos competidores na área experimental foi estimada usando as variáveis: 1) Quantidade total de quadrantes utilizados pelos indivíduos dividida pelo tempo do experimento, foi utilizada para estimar o quanto o grupo de forrageio se espalhou enquanto forrageava. 2) Quantidade de ocorrências de coalimentações na plataforma e coalimentações em todos os quadrantes da área experimental, que foi medido pela quantidade de *scans* em que havia mais de um indivíduo comendo ao mesmo tempo na plataforma/ ou em um dos quadrantes fora a plataforma dividido pelo tempo do

experimento, para estimar o quanto a área experimental foi dividida ao mesmo tempo e possivelmente disputada. 3) quantidade de amostras de indivíduos comendo outros alimentos por *scan*, já que dentro da área experimental os macacos muitas vezes comiam alimentos que não eram do experimento (e.g. frutos de plantas da área experimental).

Para estimar a quantidade macacos na sessão experimental foi medida a quantidade de imaturos por *scan,* quantidade de fêmeas por *scan e* a quantidade de machos por *scan.*

Estimamos a duração de alimentação, que foi a quantidade de *scans* na qual ocorreu no mínimo um indivíduo comendo o alimento do experimento, sendo que para a contagem da quantidade de *scans* foi tolerado um intervalo de até 3 *scans* sem alimentação para interrupção da contagem.

Análises de dados.

As análises foram feitas no pacote estatístico IBM SPSS 26. Para testar a relação entre as variáveis de quantidade de quilocalorias do alimento (quilocalorias e carboidratos livres) e as variáveis de agressão (quantidade de ameaças, quantidade de suplantes e quantidade de agressões com toque), quantidade de indivíduos (quantidade de fêmeas por *scan*, quantidade de machos por *scan* e quantidade de imaturos por *scan*) e competição (quantidade de quadrantes utilizados, quantidade de coalimentações na plataforma e fora da plataforma e quantidade de indivíduos comendo outros alimentos), utilizamos os modelos lineares gerais (GLM). Os GLMs foram conduzidos usando as variáveis de agressão (modelo 1), as variáveis de quantidade de indivíduos (modelo 2), e as variáveis de distribuição de competidores (modelo 3) como as variáveis dependentes (VD); e as variáveis de quantidade de quilocalorias do alimento como variáveis independentes (VI). Para testar se havia relação entre as variáveis de quantidade de quilocalorias dos alimentos e a duração de alimentação utilizamos um modelo linear geral (GLM), sendo que a

duração de alimentação foi a VD e as variáveis de quantidade de quilocalorias as VI. Posteriormente utilizamos regressões para testar a direção da relação entre as variáveis.

Para testar se a quantidade de agressões da sessão experimental tinha relação com a quantidade de indivíduos, com a competição ou com a duração da sessão experimental, realizamos modelos GLM. Como VD utilizamos os tipos de agressão e como VI: quantidade de indivíduos (modelo 1), variáveis de distribuição de competidores (modelo 2) e a duração de alimentação (modelo 3). Posteriormente utilizamos regressões para testar a direção da relação entre as variáveis.

Para testar se havia mediação de alguma variável na relação entre a quantidade de quilocalorias e a quantidade de agressões, análises de mediação foram realizadas usando o método Preacher e Hayes (2008). Os modelos avaliaram a possível relação entre a quantidade de quilocalorias por 100g dos alimentos em relação à quantidade de agressões no experimento, relação que foi possível se a variável foi significativa em ambos os modelos GLM, isto é, variável(eis) que for(am) relacionada(s) tanto à quilocaloria quanto à quantidade de agressões. Os efeitos diretos foram medidos pelas regressões das variáveis. Foi conduzido o Bootstrapping usando 5.000 reamostragens para avaliar os intervalos de confiança de 95% (ICs) dos efeitos indiretos. Um efeito foi considerado estatisticamente significativo se o IC não contivesse zero.

Aspectos éticos

O experimento foi aprovado pela agência ambiental de Goiânia (AMMA) e seguiu todos os protocolos éticos vigentes para sua realização no período dos anos de 2009 e 2010.

Resultados

Foi amostrado um total de 145 agressões em 34 sessões experimentais com ocorrência de agressão, 113 ameaças, 24 suplantes e 8 agressões com contato físico, sendo

que em 70 ameaças, 22 suplantes e 3 agressões com contato físico tivemos ambos os indivíduos identificados (Tabela 5), e obtendo-se a média de 2.96 agressões por sessão (EP=3.63). A quantidade consumida do alimento por sessão foi em média de 371.72 gramas de alimento (mín. 2 g). A duração total das sessões foi em média 55.55 min. (EP=30.03 min.) e duração de alimentação de 40.02 *scans* com consumo (EP= 25.78).

No geral as agressões que mais ocorreram entre os indivíduos identificados foram entre fêmeas, tanto os suplantes, quanto as ameaças elas foram em maior quantidade. As agressões com toque foram raras, tendo como maior alvo os imaturos. Proporcionalmente, os machos agrediram mais que as fêmeas e imaturos (Tabela 5). As quilocalorias se correlacionavam forte e significativamente com lipídios, água e proteínas, e não se correlacionam com carboidratos livres (Tabela 6).

Tabela 5. Ocorrência de agressões (suplantes, ameaças e agressões com contato físico) entre as classes sexo-etárias durante o experimento entre os indivíduos identificados

			Suplantes		
	Fêmea	**Macho**	**Imaturo**	**Total**	**Total/Ind**
Fêmea	6	0	4	10	0.77
Macho	1	2	5	8	2.00
Imaturo	1	0	3	4	0.31
Total	7	2	9	22	0.73
			Ameaças		
Fêmea	16	7	10	33	2.54
Macho	7	5	15	27	6.75
Imaturo	5	2	3	10	0.77
Total	30	14	29	70	2.33
			Agressões com contato físico		
Fêmea	0	0	2	2	0.15
Macho	0	0	1	1	0.25
Imaturo	0	0	0	0	0.00
Total	0	0	3	3	0.10

Tabela 6. Correlação de Pearson da quilocaloria com as outras variáveis de qualidade do alimento.

	Carboidratos	**Lipídios**	**Água**	**Proteína**
Kcal	0.15	0.80	-0.89	0.72
p valor	0.29	<0.01	<0.01	<0.01

Quantidade de quilocalorias do alimento

A quantidade de quilocalorias do alimento e carboidratos livres não tiveram nenhum tipo de relação com as variáveis de agressão e consumo de alimentos nos modelos GLM (Tabela 7). Nos testes univariados a quantidade de quilocalorias mostrou relação positiva com a quantidade de coalimentações fora da plataforma ($F_{(1, 46)} = 9.82$, $p=0.003$, $\eta_p^2= 0.18$, $R^2= 0.18$). O modelo GLM mostrou uma relação entre a quantidade de quilocalorias do alimento e a duração de alimentação da sessão ($R^2=0.12$), porém o tamanho de efeito foi médio (Tabela 8).

Tabela 7 Resumo dos modelos GLM com as variáveis de quantidade de quilocalorias dos alimentos.

Modelo	**Variável**	**F**	**Df1**	**Df2**	**P**	**η_p^2**
1	Quilocalorias	2.18	3	45	0.10	0.13
	Carboidratos	0.01	3	45	1.00	0.00
2	Quilocalorias	2.41	3	45	0.08	0.14
	Carboidratos	0.52	3	45	0.67	0.03
3	Quilocalorias	4.07	3	45	0.007*	0.27
	Carboidratos	1.23	3	45	0.31	0.10

1 – Agressão; 2 – Quantidade de indivíduos na área experimental (machos, fêmeas e infantes); 3 – Distribuição de competidores; * Significativo $p <0.05$

Tabela 8. Resumo do modelo GLM entre quantidade de quilocalorias do alimento e duração de alimentação

Variável	**F**	**Df1**	**Df2**	**P**	**η_p^2**
Modelo	3.43	5	43	0.041*	0.13
Quilocalorias	6.00	1	48	0.02*	0.11
Carboidratos	0.29	1	48	0.59	0.01

* Significativo p <0.05

Tipos de agressão

Relacionados à ameaça estavam: quantidade de machos por *scan* ($F_{(1, 45)}$= 130.65, p<0.001, η_p^2= 0.33, R^2= 0.31); quantidade de fêmeas por *scan* ($F_{(1, 45)}$= 5.09, p= 0.03, η_p^2= 0.10, R^2= 0.08); coalimentações na plataforma ($F_{(1, 45)}$= 160.15, p<0.001, η_p^2= 0.32, R^2= 0.31), quantidade de quadrantes utilizados ($F_{(1, 45)}$= 53.08, p= 0.004, η_p^2= 0.17, R^2= 0.05) e a duração de alimentação ($F_{(1,45)}$= 16.50, p<0.001, η_p^2= 0.26, R^2= 0.26). Relacionados aos suplantes estavam: quantidade de fêmeas por *scan* ($F_{(1,45)}$= 6.89, p=0.01, η_p^2= 0.13, R^2= 0.12). Relacionados às agressões com contato fisco estavam: quantidade de infantes por *scan* ($F_{(1,45)}$= 5.28, p=0.03, η_p^2= 0.10, R^2= 0.001); e duração de alimentação ($F_{(1,45)}$= 5.97, p=0.02, η_p^2= 0.11, R^2= 0.02) (Tabela 9).

Tabela 9 Resumo dos modelos GLM prevendo a quantidade de tipos de agressões

Modelo	**Variável**	**F**	**Df1**	**Df2**	**P**	**η_p^2**
1	Imaturos	3.24	3	43	0.03*	0.18
	Machos	7.15	3	43	0.001*	0.33
	Fêmeas	3.62	3	43	0.02*	0.20
2	Coalimentação na Plataforma	6.88	3	42	0.001*	0.33
	Quadrantes	4.00	3	42	0.01*	0.22
	Coalimentação Fora da Plataforma	2.05	3	42	0.12	0.13
	Outros Alimentos	0.423	3	42	0.74	0.03
3	Duração de alimentação	7.11	3	43	0.001*	0.32

1- Quantidade de indivíduos; 2 – Distribuição de competidores; 3 – Duração de alimentação; * Significativo p<0.05.

Quantidade de quilocalorias do alimento e Agressão

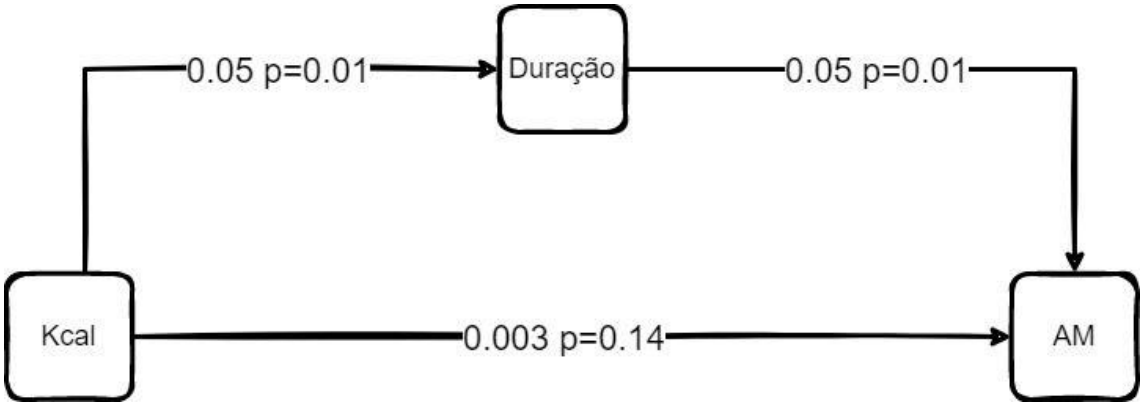


Figura 10. Efeito direto das variáveis do modelo. Kcal – Quilocalorias*;* Duração – Duração de alimentação; AM – Ameaças.

O efeito total de quilocalorias em ameaças foi significativo (b=0.006; 95%CI= [0.0014; 0.0108]; efeito indireto completamente padronizado = 0.35), embora o efeito direto não tenha mostrado significância (b=0.003; 95%CI= [-0.012; 0.008]; efeito indireto completamente padronizado = 0.20). O efeito direto de quilocalorias em duração de alimentação (b=0.05, se=0.02, p=0.01) e o efeito direto de duração de alimentação em quantidade de ameaças (b=0.05, se=0.02, p=0.01) foram ambos significativos. Finalmente, o efeito indireto de quilocalorias em quantidade de ameaças passando por duração de alimentação também foi significativo (IE=0.002; 95%CI= [0.0006; 0.0056] efeito indireto completamente padronizado = 0.15), indicando que houve mediação da variável duração de alimentação na relação entre quilocalorias e agressão (Figura 10).

Discussão

Os machos foram responsáveis pela maior quantidade proporcional de agressões. Machos e fêmeas utilizaram mais frequentemente estratégias menos agressivas e evitaram agressões com contato físico. O fato de os recursos ofertados serem divisíveis pode ter explicado o fato de as agressões mais intensas terem sido muito raras, o que é esperado

quando os recursos não são passíveis de serem divididos entre dominantes e subordinados (Clutton-Brock & Huchard, 2013).

A quantidade de quilocalorias e carboidratos livres falhou em explicar a quantidade de agressões nesse experimento, o que não corroborou a predição de que a frequência de agressões seria explicada pela quantidade energética da fonte alimentar. A relação entre a quantidade de energia (i.e., ingestão de energia, energia da copa e outros indicadores de quantidade de energia) e frequência de agressões também não foi encontrada em outros estudos na literatura socioecológica (Vogel & Janson, 2007; Hessen et al., 2014; Grueter et al., 2016).

Outra predição seria que a quantidade de quilocalorias aumentaria a quantidade de agressões indiretamente, através de variáveis mediadoras. A predição foi corroborada. Apesar de que a quantidade de energia teve pouca relação com outras variáveis que poderiam indiretamente causar competição pelo alimento, como as variáveis de distribuição de competidores e consumo de alimentos, a quantidade de quilocalorias teve relação com a duração da alimentação e com a quantidade de coalimentações fora da plataforma. As coalimentações na plataforma não mostraram relação com a agressão, por isso não foram testadas, porém a duração da alimentação teve efeito indireto no aumento da quantidade de ameaças, mostrando que o aumento da quantidade de quilocalorias do alimento medeia o aumento a quantidade de agressões. Então, em sessões experimentais que tiveram alimentos mais calóricos os animais passaram mais tempo comendo os alimentos, o que aumentou a oportunidade de agressões. Apesar de nenhum estudo anterior ter testado a relação indireta entre quantidade de quilocalorias e quantidade de agressões, alguns estudos já observaram que quando houve um aumento no tempo do forrageio (i.e., tempo de residência) aumentou-se a quantidade de agressões devido ao

aumento da oportunidade de agressão (Vogel & Janson, 2007; Chancellor & Isbell, 2009; Wright & Robbins, 2014; Grueter et al., 2016).

Outras variáveis não se relacionaram à quantidade de quilocalorias do alimento, mas foram preditoras da quantidade de agressão. Algumas dessas variáveis representavam maior oportunidade de agressão. Com o aumento da quantidade de indivíduos adultos no experimento, há o aumento da quantidade de indivíduos disponíveis para participar da agressão. Foi esperado que, como as agressões foram por disputas alimentares, a quantidade de fêmeas seria mais determinante que a quantidade de machos disponíveis, já que foi esperado que as fêmeas participassem mais das agressões. Porém, observamos que a quantidade de machos e de fêmeas determinaram a quantidade de agressões, porém o tamanho do efeito da quantidade de machos foi maior, o que não foi esperado. Estudos naturalísticos (Vogel & Janson, 2007; Hessen et al., 2014) e Lousa & Mendes (artigo 2 desse volume) encontraram relações semelhantes entre o aumento de indivíduos (oportunidade de agressão) e frequência de agressão.

A quantidade de imaturos relacionou-se à quantidade de agressões com contato físico, o que não foi esperado, já que foi esperado que machos fossem mais agressivos em suas agressões. Considerando que esses indivíduos foram os maiores alvos dessas agressões, a quantidade deles pode estar relacionada à quantidade de agressões com toque.

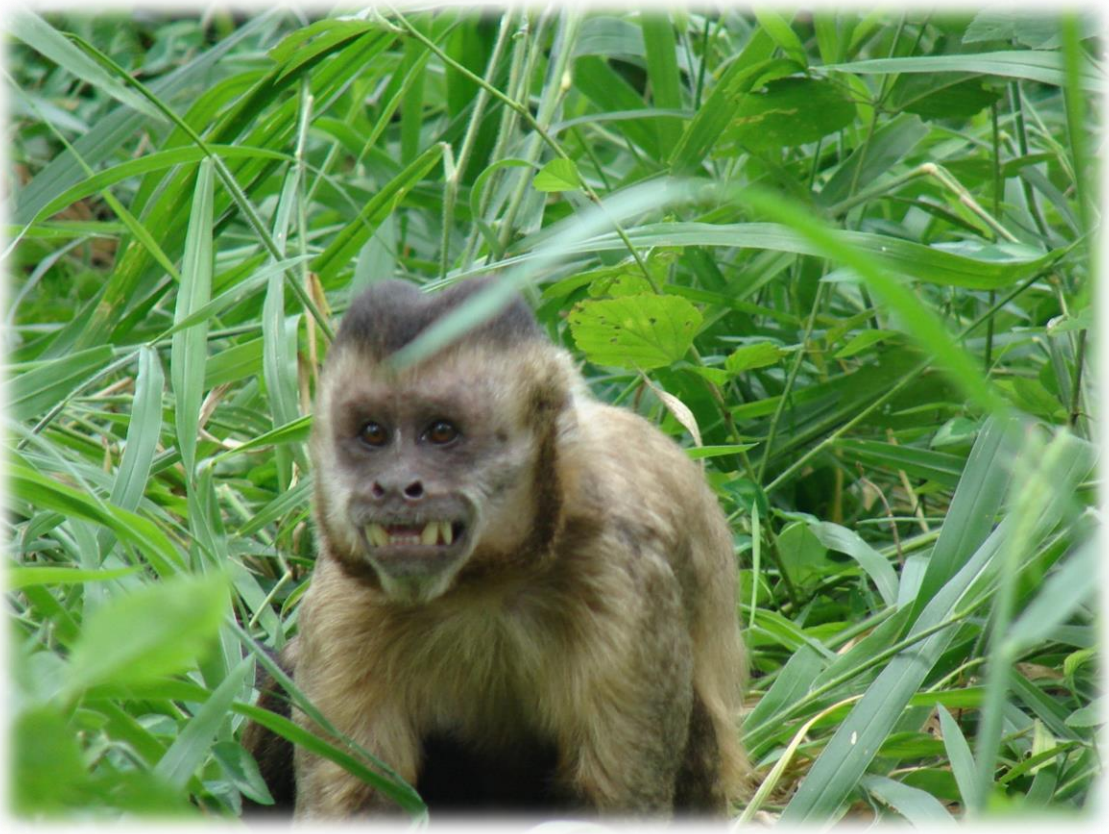
A quantidade de indivíduos coalimentando na plataforma teve relação com a quantidade de agressões, porém a quantidade de indivíduos coalimentando fora da plataforma não teve relação. Embora não tenhamos medido de forma sistemática, o que aparentemente ocorreu foi que os subordinados entravam na plataforma e carregavam a comida, evitando a competição. Os dominantes ficavam na plataforma, muitas vezes dominando e impedindo que os subordinados entrassem na plataforma. Então,

dominantes passavam mais tempo comendo na plataforma uma quantidade maior de comida por vez, enquanto os subordinados entravam e saiam carregando a comida da plataforma, evitando permanecer na mesma. Por isso a competição foi maior na plataforma que fora dela. Para melhor estudar essa estratégia será preciso estudos identificando o local de consumo de cada indivíduo. A quantidade de quadrantes utilizados também se relacionou com a quantidade de agressões. Essa variável pretendia medir o quanto o grupo de forrageio estava coeso, e se muitos indivíduos estivessem ocupando o mesmo espaço (i.e., quadrante) foi esperado que esses indivíduos competissem por mais recursos. A predição foi corroborada. Os grupos que ocupavam menos espaço foram os que mais tiveram agressões. Wheeler e colaboradores (2013) em revisão de literatura demonstraram que a densidade de competidores é uma importante variável para determinar a taxa de agressão em primatas.

A quantidade de indivíduos comendo alimentos que não eram do experimento não tiveram relação com a quantidade de agressões. Foi esperado que os subordinados buscassem alimentos alternativos e não entrassem na plataforma, evitando a competição direta (Houle & Wrangham, 2021). A variável quantidade de fontes alternativas foi importante em outros estudos, que mostram que quanto mais fontes alternativas próximas a fonte em disputa menor a frequência de agressões (e.g. Vogel & Janson, 2007). Porém, nesse estudo somente medimos as fontes alternativas dentro do raio de 15 metros da fonte, o que pode ter sido uma limitação em comparação com os outros estudos, que mediram as fontes aglomeradas que eram alternativas a fonte amostrada.

Os resultados, em conjunto, mostram que a quantidade de quilocalorias dos alimentos foi capaz de prever o aumento da permanência na fonte (i.e., duração da alimentação) e, como variável mediadora, aumentar a quantidade de ameaças no experimento. Apesar disso, agressão parece que estava mais ligada a quantidade de

indivíduos nos grupos de forrageio. Como nos estudos anteriores, a competição direta parece estar ligada mais à oportunidade de agressão (i.e., quantidade de adultos), que são os indivíduos que majoritariamente agridem durante o forrageio.



(Cicatriz)

Conclusões Finais

Os artigos empíricos trouxeram olhares diferentes para a agressividade na fonte em macacos-prego e a relação com as fontes aprovisionadas. O primeiro artigo empírico focou nas agressões intergrupos e como elas são diferentes entre os tipos de fontes nativas ou aprovisionadas. Apesar de ficar claro que as fontes aprovisionadas, em frequência, causam mais agressões intergrupos que as fontes nativas, a quantidade de indivíduos que participa dessas agressões não se diferenciou. As fêmeas não protegeram as fontes aprovisionadas.

O segundo artigo, diferente do primeiro, enfoca somente nas agressões que ocorreram na fonte aprovisionada de banana, no qual ocorreram agressões intergrupos e intragrupo. O principal resultado desse artigo é que as agressões intergrupos não foram mais intensas que as agressões intragrupo, diferente do esperado. A quantidade de fêmeas na agressão e a frequência de agressões intragrupos e intergrupos foram determinadas pela oportunidade de agressão, ou seja, pela quantidade de indivíduos que estavam disponíveis para disputar a fonte.

No geral, ocorreram poucas agressões fêmea x fêmea intergrupos, o que demonstra que a disputa dos dois grupos pelas fontes talvez seja menor do que o esperado, mesmo com o espaço muito reduzido do local e os grupos tendo que dividir muitas fontes alimentares. Como apontado nos capítulos, os grupos possuíam uma forte relação de dominância, o que pode ter relaxado as disputas intergrupais. Outro ponto importante é que os grupos são conhecidos e têm origem de um grupo só, que se separou pouco tempo antes do estudo iniciar. As relações de dominância entre os indivíduos dos grupos parecem não ter desaparecido com a divisão do grupo, e os indivíduos do grupo Cicatriz estão abaixo na dominância considerando os dois grupos sociais (Materiais suplementares 5).

O terceiro capítulo teve como objetivo buscar a relação entre a quantidade de energia da fonte e a quantidade de agressões. A maioria das agressões que ocorreram nas

sessões experimentais foi intragrupo, não possibilitando uma boa distinção entre os tipos de agressão como nos outros capítulos. Não foi encontrada relação direta entre a quantidade de quilocalorias da fonte alimentar e a quantidade de agressões, somente relação indireta com a quantidade de quilocalorias aumentando o tempo da sessão e o tempo da sessão afetando a quantidade de agressões. A quantidade de agressões teve relação maior com os indicadores de quantidade de indivíduos na fonte alimentar, relacionado a oportunidade de agressão, assim como no artigo 2. Nossos estudos, como grande maioria dos estudos com primatas, tiveram dificuldades com o N de indivíduos. No estudo empírico 1 fica evidente que nossos grupos têm uma quantidade proporcional de machos menores que a média de outros grupos naturais, o que pode ter modificado a relação entre os sexos. Outras dificuldades foram encontradas na classificação das agressões, que pareceram ter se justificado no artigo empírico 3, porém no artigo empírico 2 encontramos dificuldades em discutir em contexto energético a diferença entre os tipos de agressão. Além disso, somente as ameaças e as agressões com contato físico podem ter mais de dois indivíduos envolvidos, limitando a análise de quantidade de indivíduos que participam para esses tipos de agressão.

As fontes aprovisionadas não tiveram o efeito esperado no comportamento. Esperávamos que as fontes com mais valor nutricional causassem mais frequência e intensidade de agressão, porém, como foi observado no artigo empírico 1, a frequência de agressões aumentou, porém, a intensidade não foi afetada. No artigo empírico 3 o efeito do valor nutricional é indireto e menor que o efeito de outras variáveis.

Esperávamos agressões mais intensas em comparação com locais naturais, já que o local de estudo era pequeno e com uma população relativamente grande, porém, fica claro que os macacos têm mecanismo sociais, como o querido inimigo e a hierarquia dos indivíduos e dos grupos, que acabam suavizando as agressões. Esses fatores sociais, além

de quem está participando da agressão, oportunidade de agressão, parece ser mais importante para determinar a intensidade e a frequência das agressões que o valor nutricional dos alimentos e a disposição das fontes alimentares. Mesmo em condições não naturais, como esta tese analisou, com área de uso pequena e restringida pela matriz urbana e com fontes antrópicas com valor energético acima dos naturais, os macacos-prego responderam mais às condições sociais durante o forrageio, e não ao valor ou qualidade do recurso disputado.

Referencias

Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, *49*(3-4), 227–266. https://doi.org/10.1163/156853974x00534

Arseneau-Robar, T. J. M., Taucher, A. L., Müller, E., van Schaik, C., Bshary, R., & Willems, E. P. (2016). Female monkeys use both the carrot and the stick to promote male participation in intergroup fights. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1843), 20161817. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1817

Arseneau-Robar, T. J. M., Taucher, A. L., Schnider, A. B., van Schaick, C. P., & Willens, E. P. (2017). Intra- and interindividual differences in the costs and benefits of intergroup aggression in female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, *123*, 129-137. http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.034

Asquith, P. J. (1989). Provisioning and the study of free-ranging primates: History, effects, and prospects. *American Journal of Physical Anthropology, 32*(10), 129-158. http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.1330320507

Barrett, L. P., Stanton, L. A., & Benson-Amram, S. (2019). The cognition of 'nuisance' species. *Animal Behaviour*, *147*, 167–177. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.05.005

Benítez-López, A. (2018). Animals feel safer from humans in the dark. *Science*, *360*(6394), 1185–1186. https://doi.org/10.1126/science.aau1311

Bernstein, I. S. (1976). Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *Journal of Theoretical Biology*, *60*(2), 459–472. https://doi.org/10.1016/0022-5193(76)90072-2

Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin*, *76*, 160–169.

Brown, M. (2013). Food and range defence in group-living primates. *Animal Behaviour*, *85*(4), 807–816. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.027

Cardoso, R. M. (2008). O efeito da novidade alimentar e comportamentos associados ao forrageio em um grupo semi-livre de macacos-prego (Cebus libidinosus) Dissertação de Mestrado em Psicologia. Goiânia. Disponível em: http://tede2.pucgoias.edu.br:8080/handle/tede/1807

Chancellor, R. L., & Isbell, L. A. (2009). Food site residence time and female competitive relationships in wild gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology and Sociobiology, 63*(10), 1447-1458. https://doi.org/10.1007/s00265-009-0805-7

Clutton-Brock, T., & Huchard, E. (2013). Social competition and its consequences in female mammals. *Journal of Zoology*, *289*(3), 151-171. https://doi.org/10.1111/jzo.12023

Clutton-Brock, T., & Janson, C. (2012). Primate socioecology at the crossroads: Past, present, and future. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *21*(4), 136–150. https://doi.org/10.1002/evan.21316

Cooksey, K., Sanz, C., Ebombi, T. F., Massamba, J. M., Teberd, P., Magema, E., Abea, G., Peralejo, J. S. O., Kienast, I., Stephens, C., & Morgan, D. (2020). Socioecological Factors Influencing Intergroup Encounters in Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *International Journal of Primatology*, *41*(2), 181–202. https://doi.org/10.1007/s10764-020-00147-6

Cooper, M., Aureli, F., & Singh, M. (2004). Between-group encounters among bonnet macaques (Macaca radiata). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *56*(3), 217-227. https://doi.org/10.1007/s00265-004-0779-4

Costa, H. C., Marcuzzo, F. F., Ferreira, O. M., & Andrade, L. R. (2012). Espacialização e Sazonalidade da Precipitação Pluviométrica do Estado de. *Revista Brasileira de Geografia Física*, *1*, 87-100. Retrieved from http://rigeo.cprm.gov.br/jspui/handle/doc/617

Crofoot, M. C., & Wrangham, R. W. (2014). Intergroup Aggression in Primates and Humans: The Case for a Unified Theory. In P. Kappeler, & J. Silk, *Mind the Gap* (pp. 171-196). Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/9783642027253

de Vries, H. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: A new procedure and review. *Animal Behaviour*, *55*(4), 827–843. https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0708

Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, Cebus apella. *Animal Behaviour, 62*(1), 47-56. https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1730

Deygout, C., Gault, A., Duriez, O., Sarrazin, F., & Bessa-Gomes, C. (2010). Impact of food predictability on social facilitation by foraging scavengers. *Behavioral Ecology*, *21*(6), 1131–1139. https://doi.org/10.1093/beheco/arq120

Duarte, M. H. L., Vecci, M. A., Hirsch, A., & Young, R. J. (2011). Noisy human neighbours affect where urban monkeys live. *Biology Letters*, *7*(6), 840–842. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0529

Field, A. (2009). *Discovering statistics using spss (and sex and drugs and rock'n'roll)*. (3ª Ed.) London: Sage.

Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2016). Body mass in wild bearded capuchins, (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, *78*(4), 473–484. https://doi.org/10.1002/ajp.22509

Fragazy, D. M., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: the biology of genus Cebus.* Cambridge: Cambridge University Press.

Frid, A., & Dill, L. M. (2002). Human-caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk. Conservation Ecology, 6(1), 11. https://doi.org/10.5751/es-00404-060111

Gaynor, K. M., Hojnowski, C. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, *360*(6394), 1232–1235. https://doi.org/10.1126/science.aar7121

George D, & Mallery P. (2016). I*BM SPSS Statistics 23 Step by Step: A simple guide and reference*. New York: Taylor & Francis. https://doi.org/10.4324/9781315545899

Georgiev, A. V., Klimczuk, A. C. E., Traficonte, D. M., & Maestripieri, D. (2013). When violence pays: A cost-benefit analysis of aggressive behavior in animals and humans. *Evolutionary Psychology*, *11*(3), 147470491301100. https://doi.org/10.1177/147470491301100313

Gilby, I. C., Brent, L. J. N., Wroblewski, E. E., Rudicell, R. S., Hahn, B. H., Goodall, J., & Pusey, A. E. (2012). Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 67*(3), 373–381. https://doi.org/10.1007/s00265-012-1457-6

Giraldeau, L. A., & Dubois, F. (2008). Social Foraging and the Study of Exploitative Behavior. In: Brockmann, J. H., Roper, T. J., Naguib, M., Wynne-Edwards, K. E., Barnard, C., & Mitani, J. C.. *Advences in study of behavior*, vol. 38. Science Direct, 59-104. https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)00002-8

Grant, J. W. A. (1993). Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, *23*(1-4), 137–153. https://doi.org/10.1080/10236249309378862

Grueter, C. C., Robbin, A. M., Abavandimwe, D., Vecellio, V., Ndagijimana, F.,…, Robbins, M. M. (2016). Causes, mechanisms, and consequences of contest competition among female mountain gorillas in Rwanda. *Behavioral Ecology, 27*(3), 766-776. https://doi.org/10.1093/beheco/arv212

Heesen, M., Rogahn, S., Macdonald, S., Ostner, J., & Schülke, O. (2014). Predictors of food-related aggression in wild Assamese macaques and the role of conflict avoidance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *68*, 1829-1841. https://doi.org/10.1007/s00265-014-1792-x

Hirsch, B. T. (2007). Costs ans Benefits of Within-Group Spatial Position: a Feeding Competition Model. *The Quarterly Review of Biology*, *82*(1), 9-27. https://doi.org/10.1086/511657

Honess, P. E., & Marin, C. M. (2006). Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *30*(3), 390-412. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.04.003

Houle, A., & Wrangham, R. W. (2021). Contest competition for fruit and space among wild chimpanzees in relation to the vertical stratification of metabolizable energy. *Animal Behaviour, 175*, 231-246. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.03.003

Instituto Brasileiro de Geogafia e Estatísitca. (2011). Pesquisa de Orçamentos Familiares 2008-2009. Rio de Janeiro: IBGE. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv50063.pdf

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2016). *Pesquisa nacional por amostra de domicílios : síntese de indicadores 2015.* Rio de Janeiro: IBGE. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv98887.pdf

Isaksson C. (2018) Impact of Urbanization on Birds. In: Tietze D. (eds) Bird Species. Fascinating Life Sciences. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91689-7_13

Isbell, L. A. (2017). Socioecological Model. In Fuentes, A. (ed.) The International Encyclopedia of Primatology, John Wiley & Sons, Inc. https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0458

Izar, P., Stone, A., Carnegie, S., & Nakai, E. S. (2009). Sexual Selection, Female Choice and Mating Systems. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier, *South American Primates* (pp. 157-189). Nova York: Springler. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3

Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., . . . Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, *74*(4), 315-331. https://doi.org/10.1002/ajp.20968

Janson, C. (1985). Aggresive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *18*, 125-138. https://doi.org/10.1007/BF00299041

Janson, C. H., & Van Schaiik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour*, *105*(1-2), 165-186. https://doi.org/10.1163/156853988X00502

Janson, C. H. (1996). Toward an Experimental Socioecology of Primates. In. Norconk, M. A., Rosenberger, A. L., & Garber, P. A. (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Springler. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8770-9_18

Kitchen, D. M., & Beehner, J. C. (2007). Factors affecting individual participation in group-level aggression among non-human primates. *Behaviour*, *144*(12), 1551-1581. https://doi.org/10.1163/156853907782512074

Koch, F., Signer, J., Kappeler, P. M., & Fichtel, C. (2016). Intergroup encounters in Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*): who fights and why? *Behavioral Ecology and Sociobiology*,*70*, 797-808. https://doi.org/10.1007/s00265-016-2105-3

Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, *23,* 759-783. https://doi.org/10.1023/A:1015524931226

Lee, P. C. (2018). Life history (nonhuman primates). In: W. Trevathan (Ed.). *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*. John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0295

Lousa, T. C. (2008). Relações Sociais e Forrageio em Macacos-Prego (Cebus libidinosus Spix 1823) em situação de semi-liberdade. *Monografia em Ciências Biológicas*. Goiânia. Disponível em: http://repositorio.bc.ufg.br/tede/handle/tde/2563

Lousa, T. C. (2013). Influências dos alimentos antrópicos no comportamento e ecologia de macacos-prego. *Dissertação em Ciências do Comportamento*. Brasília. Disponível em: https://repositorio.unb.br/handle/10482/14259

Lousa, T. C., & Mendes, F. D. C. (2022). Inter-group conflicts involving adult female and male bearded capuchins, *Sapajus libidinosus* (Primates: Cebidae) in the context of provisioned resources: resource defense or sexual selection? *Zoologia, 39*, e21020. https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v39.e21020

Lousa, T.C., de Grande, T.O., & Mendes, F.D.C. (2022). Time budget and foraging strategies of two provisioned groups of tufted capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*, in a small, seasonal urban forest fragment. *Primates.* https://doi.org/10.1007/s10329-022-00993-3

Majolo, B., deBortoli Vizioli, A., Martínez-Íñigo, L., & Lehmann, J. (2020). Effect of Group Size and Individual Characteristics on Intergroup Encounters in Primates. *International Journal of Primatology*, *41*, 325-341. https://doi.org/10.1007/s10764-019-00119-5

McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, *127*(3), 247-260. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005

Milton, K. (1999). Nutritional characteristics of wild primate foods: do the diets of our closest living relatives have lessons for us? *Nutrition*, *15*(6), 488-498. https://doi.org/10.1016/S0899-9007(99)00078-7

Mirville, M. O., Ridley, A. R., Samedi, J. P., Vecellio, V., Ndagijimana, F., Stoinski, T. S., & Grueter, C. C. (2018). Factors influencing individual participation during intergroup interactions in mountain gorillas. *Animal Behaviour*, *144*, 75-86. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.08.003

Mitani, J. C., Watts, D. P., & Amsler, S. J. (2010). Lethal intergroup aggression leads to territorial expansion in wild chimpanzees. *Current Biology*, *20*(12), 507-508. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.021

Morehouse, N. I., Raubenheimer, D., Kay, A., & Bertram, S. M. (2020). Integrating nutritional and behavioral ecology: Mutual benefits and new frontiers. In M. Naguib,*Advances in the study of behavior vol 52* (pp. 29-63). Cambridge: Academic Press.

Newsome, T. M., & van Eeden, L. M. (2017). The effects of food waste on wildlife and humans. *Sustainability*, *9*(7), 1269.. https://doi.org/10.3390/su9071269

Nina-e-Silva, C. H. (2004). Descrição das atividades de manipulação de um grupo semi-cativo de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no município de Goiânia-GO. *Dissertação em Psicologia*. Goiânia.

Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, *16*(12) 1501-1514. https://doi.org/10.1111/ele.12187

Patterson, S. K., Strum, S. C., & Silk, J. B. (2021). Resource competition shapes female–female aggression in olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour, 176,* 23-41. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.03.013

Perry, S. (1996). Intergroup encounters in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, *17*(3), 309-330. https://doi.org/10.1007/BF02736624

Pickett, S., Cadenasso, M., Grove, J., Boone, C., Groffman, P., Irwin, E., . . . Warren, P. (2011). Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of environmental management*, *92*(3), 331-362. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.08.022

Preacher, K. J., & Hayes, A. F. (2008). Asymptotic and resampling strategies for assessing and comparing indirect effects in multiple mediator models. *Behavior Research Methods, 40*(3), 879-891. https://doi.org/10.3758/BRM.40.3.879

Polizzi di Sorrentino, E., Schino, G., Massaro, L., Visalberghi, E., & Aureli, F. (2012). Between-group hostility affects within-group interactions in tufted capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, *83*(2), 445-451. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.016

Quinn, J. H., & Whisson, D. A. (2005). The effects of anthropogenic food on the spatial behaviour of small Indian mongooses (Herpestes javanicus) in a subtropical rainforest. *Journal of Zoology*, *267*(4), 339-350. https://doi.org/10.1017/S0952836905007491

Rocha, S. A. (2003). Dieta e orçamento de atividades de *Cebus apella* área urbana. *Dissertação em Biologia*. Goiânia.

Rose, L. M. (2000). Behavioral sampling in the field: continuous focal versus focal interval sampling. *Behaviour, 137,* 153-180. https://doi.org/10.1163/156853900502006

Rosvall, K. A. (2011). Intrasexual competition in females: evidence for sexual selection? *Behavioral Ecology, 22*(6), 1131-1140. https://doi.org/10.1093/beheco/arr106

Sacramento, T. S. (2014). Influência da disponibilidade de alimentos sobre os comportamentos de um grupo de Sapajus libidinosus e análise das interações e conflitos entre humanos e macacos-prego no Parque Nacional de Brasília, DF. *Dissertação de mestrado em Biologia Animal*. Brasília. Disponível em: https://repositorio.unb.br/handle/10482/15856

Samuni, L., Mielke, A., Preis, A., Crockford, C., & Wittig, R. M. (2020). Intergroup Competition Enhances Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) In-group Cohesion. *International Journal of Primatology*, *41*, 342-362. https://doi.org/10.1007/s10764-019-00112-y

Scarry, C. J. (2013). Between-group contest competition among tufted capuchin monkeys, *Sapajus nigritus*, and the role of male resource defence. *Animal Behaviour, 85*(5), 931-939. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.013

Scarry, C. J. (2016). Intergroup Encounters. In A. Fuentes, *The International Encyclopedia of Primatology.* (pp. 1-6). Nova Jersey: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0198

Scarry, C. J. (2017). Male resource defence during intergroup aggression among tufted capuchin monkeys. *Animal Behaviour, 123,* 169-178. http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.015

Sepp, T., Ujvari, B., Ewald, P. W., Thomas, F., & Giraudeau, M. (2019). Urban environment and cancer in wildlife: Available evidence and future research avenues. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1894), 20182434. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2434

Sha, J. C., & Hanya, G. (2013). Temporal Food Resource Correlates to the Behavior and Ecology of Food-Enhanced Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Mammal Study*, *38*(3), 163-175. https://doi.org/10.3106/041.038.0305

Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E., & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(4), 186-191. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019

Sinha, A. (2005). Not in their genes: Phenotypic flexibility, behavioural traditions and cultural evolution in wild bonnet macaques. *Journal of Biosciences*, *30*, 51-64. https://doi.org/10.1007/BF02705150

Sinha, A., & Vijayakrishnan, S. (2017). Primates in Urban Settings. In A. Fuentes, *The International Encyclopedia of Primatology.* (pp. 1-8). Nova Jersey: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0458

Sol, D., Lapiedra, O., & González-Lagos, C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, *85*(5), 1101-1112. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023

Spehar, S. N. (2018). Anthropogenic landscapes. In W. Trevathan, *The International Encyclopedia of Biological Anthropology* (pp. 1-4). Nova Jersey: John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0025

Sterck, E. H. (1999). Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. *Primates*, *40*, 199-213. https://doi.org/10.1007/BF02557711

Sterck, E. H., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*, 291-309. https://doi.org/10.1007/s002650050390

Stockley, P., & Bro-Jørgensen, J. (2011). Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews, 86*(2), 341-366. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00149.x

Stockley, P., & Campbell, A. (2013). Female competition and aggression: Interdisciplinary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368*(1631), 20130073. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0073

Su. H., & Birky, W. A. (2007). Within-group female-female agonistic interactions in Taiwanese macaques (*Macaca cyclopis*). *American Journal of Primatology, 69*, 199-211. https://doi.org/10.1002/ajp.20336

Sun, L., Chen, J., & Huang, D. (2020). Dramatic uneven urbanization of large cities throughout the world in recent decades. *Nature Communications, 11*, 5366. https://doi.org/10.1038/s41467-020-19158-1

Surov, A. V., Zaytseva, E. A., Kuptsov, A. V., Katzman, E. A., Bogomolov, P. L., Sayan, A. S., . . . Feoktistova, N. Y. (2019). Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment. *Integrative Zoology*, *14*(4), 383-395. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12394

Sussman, R. W., Garber, P. A., & Cheverud, J. M. (2005). News and views: Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Biological Anthropology*, *128*(1), 84-97. https://doi.org/10.1002/ajpa.20196

Rosvall, K. A. (2011). Intrasexual competition in females: Evidence for sexual selection? *Behavioral Ecology, 22*(6), 1131-1140. https://doi.org/10.1093/beheco/arr106

Temeles, E. J. (1994). The role of neighbors in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Animal Behaviour*, *47*(2), 339-350. https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1047

Thatcher, H. R., Downs, C. T., & Koyama, N. F. (2019). Anthropogenic influences on the time budgets of urban vervet monkeys. *Landscape and Urban Planning*, *181*, 38-44. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.09.014

Tokumaru, R. S., Defelipe, R. P., & Vieira, M. L. (2018). Investimento parental humano. In: M. E. Yamamoto, & J. V. Valentova (Org.). *Manual de psicologia evolucionista*. Editora UFRN. Disponível em https://repositorio.ufrn.br/jspui/handle/123456789/26065

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. G. Campbell, *Sexual Selection and the Descent of Man: The Darwinian Pivot* (pp. 136-179). Chicago: Aldine Publishing Company.

Universidade Estadual de Campinas. (2011). *Tabela Brasileira de Composição de Alimentos – TACO 4ª edição revisada e ampliada.* Campinas: UNICAMP. Disponível em: https://www.cfn.org.br/wp-content/uploads/2017/03/taco_4_edicao_ampliada_e_revisada.pdf

U.S. Department of Agriculture (2012). USDA National Nutrient Database for Standard Reference. Release 25. Beltsville: Agricultural Research Service.

van Schaik, C. P. (1996). Social Evolution in Primates: The Role of Ecological Factors and Male Behaviour. *Proceedings of the British Academy*, *88*, 9-31.

van Staaden, M. J., Searcy, W. A., & Hanlon, R. T. (2011). Signaling Aggression. In R. Huber, D. L. Bannasch, P. Brennan, & K. Frishman, *Aggression* (pp. 23-44). San Diego: Elsevier.

Vermande, M. M., & Sterck, E. H. (2020). How to Get the Biggest Slice of the Cake. A Comparative View of Social Behaviour and Resource Access in Human Children and Nonhuman Primates. *Frontiers in Psychology*, *11*, 2747. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.584815

Vogel, E. R. (2005). Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: The effects of contest competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *58*, 333-344. https://doi.org/10.1007/s00265-005-0960-4

Vogel, E. R., & Janson, C. H. (2007). Predicting the frequency of food-related agonism in white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), using a novel focal-tree method. *American Journal of Primatology*, *69*(5), 533-550. https://doi.org/10.1002/ajp.20368

Waga, I. C., Dacier, A. K., Pinha, P. S., & Tavares, M. C. H. (2006). Spontaneous tool use by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado. *Folia Primatologica, 77*(5), 337-344. https://doi.org/10.1159/000093698

Watson-Capps, J. J. (2009). Evolution of Sexual Coercion with Respect to Sexual Selection and Sexual Conflict Theory. In M. N. Muller, & R. W. Wranghan (eds*) Sexual Coercion in Primates and Humans: An Evolutionary Perspective on Male Aggression against*

Females. Cambridge: Harvard University Press, 23-41. https://doi.org/10.1086/jar.66.2.27820915

Watts, D. P. (2010). Dominance, power, and politics in non human and human primates. In: Kappeler, P. M, & J. B. Silk. *Mind the Gap*. Springler. https://doi.org/10.1007/9783642027253

Wheeler, B. C., Scarry, C. J., & Koenig, A. (2013). Rates of agonism among female primates: A cross-taxon perspective. *Behavioral Ecology, 24*(6), 1369-1380. https://doi.org/10.1093/beheco/art076

Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: Analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*, 765-778. https://doi.org/10.1007/s00265-008-0697-y

Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour, 75*(3-4), 262–300. https://doi.org/10.1163/156853980X00447

Wright, T.F., Eberhard, J.R., Hobson, E.A., Avery, M.L., & Russelo, M. A. (2010). Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology & Evolution, 22*, 393–404. https://doi.org/10.1080/03949370.2010.505580

Wright. E., & Robbins, M. M., (2014). Proximate mechanisms of contest competition among female Bwindi mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology, 68*(6), 178-1797. https://doi.org/10.1007/s00265-014-1788-6

Materiais suplementares

01 - Nota da Sociedade Brasileira de Primatologia (https://www.sbprimatologia.org.br/comunicado-primatas-covid-19-sars-cov-2/)

ORIENTAÇÕES PARA PROFISSIONAIS QUE LIDAM COM PRIMATAS NÃO-HUMANOS EM CATIVEIRO OU VIDA LIVRE

25 de março de 2020

Face aos recentes desdobramentos da pandemia de COVID-19 causada pelo coronavírus SARS-CoV-2, as instituições signatárias apresentam orientações para profissionais que mantêm contato com primatas não-humanos *in situ* ou *ex situ* em âmbito nacional.

Até o momento, não há evidências sobre a transmissão cruzada entre humanos e primatas não-humanos para COVID-19, mas a infecção in vitro do SARS-CoV-2 em macacos rhesus saudáveis confirma a compatibilidade e consequente quadro de pneumonia em primatas não-humanos. Considerando nossa estreita relação com esses hospedeiros e que outros coronavírus humanos causaram surtos em primatas com sintomas moderados a graves, somado à característica de rápida disseminação e difícil controle do COVID-19, faz-se urgente o estabelecimento de protocolos de controle e cuidados redobrados com a saúde das populações de primatas, em cativeiro e em vida livre.

Recomendamos aos profissionais da saúde, conservação, turismo, agentes do governo, lideranças político-sociais, pesquisadores, estudantes e profissionais de instituições de cativeiro que implementem medidas protetivas para reduzir o risco de introduzir ou expor primatas ao novo coronavírus.

Nesse intuito, as instituições signatárias recomendam:

A suspensão das atividades de turismo, pesquisa ou as práticas de lazer que envolvam a observação, visitação ou proximidade de primatas não-humanos, a fim de reduzir o risco de transmissão homem-primata;

Aos profissionais de Zoológicos, Centros de Triagem, Mantenedores de Fauna e Criadouros (tratadores, estagiários, biólogos e médicos veterinários) que necessitem se aproximar de primatas, a redução das atividades ao mínimo contato possível;

Às instituições com primatas em cativeiro, a realização de avaliação de risco e limitação do número de contactantes, bem como ater-se às atividades de manejo curativo, alimentar e sanitário dos recintos, conforme orientações do Conselho veterinário do Species Survival Plan® Program – Association of Zoos and Aquariums (AZA) (disponível aqui, em versão traduzida). Nesses casos, fazer o uso de Equipamento de Proteção Individual (EPI), seguindo o Manual de Boas Práticas para o Monitoramento da Saúde e Controle de Doenças em Grandes Primatas, da International Union for Conservation of Nature (IUCN).

A todas as pessoas que apresentem qualquer sintoma de gripe ou de outra doença respiratória contagiosa, que se afastem imediatamente de funções ou atividades que envolvam proximidade ou contato direto com primatas não-humanos;

Que todos os cuidados listados anteriormente sejam adotados quando pesquisas em curso, inclusive aquelas em vida livre, não puderem de forma alguma ser suspensas no momento.

Somado às boas práticas já adotadas em pesquisas e manejo de primatas em campo e cativeiro, ressalta-se a necessidade de atenção redobrada para proteger os primatas neste momento de alto risco de contaminação. Vale ressaltar que essa é uma preocupação global e que muitos países têm estabelecido recomendações semelhantes. Diante do cenário

dinâmico da pandemia, entraremos em contato com novas orientações conforme necessário.

Declaração conjunta das seguintes instituições:

Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros (ICMBio/CPB),

Sociedade Brasileira de Primatologia (SBPr),

IUCN SSC Conservation Planning Specialist Group (CPSG Brasil),

Sociedade Latino-Americana de Primatologia (SLAPrim),

Sociedade Internacional de Primatologia (IPS),

IUCN SSC Primate Specialist Group (IUCN/SSC/PSG) e

Comissão Permanente de Proteção dos Primatas Nativos do Estado de São Paulo (Pró-Primatas Paulistas)

02 - Etograma

Agressão:

Agressão ativa:

Intensidade 1 (suplantes): quando um indivíduo se aproximava de outro e tomava seu lugar, sem que o primeiro expressasse comportamentos como vocalizações e posturas agonísticas;

Intensidade 2 (ameaças): quando um indivíduo agredia outro(s) indivíduo(s) por meio de vocalizações e posturas agonísticas, sem que houvesse o contato físico;

Intensidade 3 (agressões com contato físico): foi registrada quando um indivíduo agrediu outro(s) indivíduo(s) por meio de mordidas e/ou empurrões violentos, sendo necessário o contato físico.

Resposta submissa:

Evitar: Um macaco se afasta do outro quando um macaco se aproxima. Acompanhado de postura corporal tensa (Rose, 2000)

Fuga: Após a uma agressão ativa um macaco se afasta rapidamente, com passos largos do macaco que fez a agressão ativa.

Choro: Após a uma agressão ativa um macaco pode gritar de maneira de maneira cadenciada acompanhado de uma posição corporal contraída, com cabeça baixa.

Scan

Locomoção: quando o indivíduo se movimenta caminhando bipedal ou quadrupedalmente, trepando em substratos, não desenvolvendo nenhuma outra forma de atividade (Rímole, 2001).

Descansar (DE): animal se posiciona de maneira estirada ou enrodilhada em um tronco, ou não está fazendo nenhuma outra atividade desse etograma.

Forrageando: quando está engajado na atividade de procura de alimentos, o que inclui captura de presas (ex.: insetos, vertebrados) e manipulação de alimentos, galhos de árvores, cipós, folhas, flores, serrapilheira, frutos, e quando o indivíduo está com o alimento na boca, ingerindo-o.

Aprovisionado - fornecidos intencionalmente ou não intencionalmente por humanos, e.g. banana;

Nativo - originados de algum vegetal ou animal do local de estudo (Asquith, 1989).

Socializar:

Catação: um macaco manipula detalhadamente a pelagem de outro com a boca e/ou mãos (Rose, 2000).

Brincadeira (Rose, 2000): dois ou mais macacos, na maioria das vezes infantes e jovens, mutuamente engajam-se em uma sequência espontânea de comportamentos e aparentemente sem estar sendo controlado pelas variáveis presentes nos contextos nos quais ocorrem.

Comportamentos sexuais: quando os indivíduos (machos e/ou fêmeas) exibem comportamentos como "levantar sobrancelhas" (quando as sobrancelhas são levantadas e abaixadas), "levantar sobrancelhas com sorriso e vocalização" (quando as sobrancelhas são levantadas e abaixadas, juntamente com os cantos da boca ritmicamente puxados para trás com a boca fechada, geralmente aparecendo os dentes e com a emissão de gemidos/grunhidos roucos, repetidos insistentemente), "olhar mútuo" (quando os indivíduos mantêm olhar mutuo por pelo menos 2 a 3 segundos), "inclinar a cabeça" (quando o indivíduo inclina aproximadamente 45 graus sua cabeça para um lado), "friccionar o peito" (quando o indivíduo roça a mão vagarosamente para frente e para trás sobre a pele de seu próprio peito), "tocar-e-correr" (quando a fêmea se aproxima de um indivíduo, rapidamente toca seu corpo e sai correndo), "encostar o nariz" (quando um indivíduo suave e rapidamente encosta seu corpo com a face de outro indivíduo), "braços tensos" (quando um indivíduo estica um ou os dois braços na direção do outro indivíduo, sem haver o contato), "contato corporal" (quando um indivíduo se aproxima e encosta seu corpo no de outro indivíduo, por pelo menos alguns instantes), "postura frontal" (quando um indivíduo está geralmente sentado em frente a outro, com uma das mão em seu próprio peito e a outra esticada em direção ao outro indivíduo), "postura traseira" (quando um indivíduo está agachado com suas costas voltadas para o outro indivíduo), "exibição da genitália" (quando o pênis de um indivíduo, geralmente os machos subordinados, está ereto e bem visível), "tentativa de montar" (quando um indivíduo tenta montar sobre outro, mas este se move), "montar" (quando um indivíduo monta sobre

outro, permitindo a penetração), “inspeção da genitália” (quando um indivíduo cheira ou toca a genitália do parceiro), “masturbação” [quando um indivíduo fricciona sua própria genitália com as mãos (geralmente machos) ou contra um substrato (geralmente fêmeas)]. (Fragaszy et al 2004, adaptado)

Cópula: quando um macho monta em uma fêmea e executa empurrões gênito-genitais repetidamente. A introdução peniana é aparente ou pode ser razoavelmente inferida. Ocorre juntamente com expressões como “cara de pato” e vocalização como grunhidos (Rose, 2000, adaptado).

03 - Indivíduos do grupo

Tabela 7. Identidade dos indivíduos dos grupos do Bosque Bougainville

Dom Pedro				**Cicatriz**		
Sexo/Idade	**ID**	**Desaparece**	**Nasceu**	**Sexo/Idade**	**ID**	**Nasceu**
Macho Adulto	DP			**Macho Adulto**	CI	
	PO	Março-09		**Macho Subadulto**	LL	
Fêmea	AC				CU	
	BL			**Fêmea**	AD	
	CO				RU	
	TE				SI	
	TI				TM	
	TR				CA	
	VE			*** Jovem**	BA	
	CC				GO	
***Jovem**	DI				PI	
	DU			*** Imaturo**	KI	Dezembro-08
	JA				CE	Janeiro-09
	JP					
	NE	Abril-09				
	OR					
***Imaturo**	PA		Outubro-08			
	TH		Outubro-08			
	DE		Dezembro-08			

***Sexo não identificado**

Para analisar a composição dos grupos utilizamos as redes de proximidade, que foram medidas através dos indivíduos mais próximos. Para evitar a diferença observacional entre os sujeitos do estudo, usamos o sujeito menos amostrado como referência 190 amostragens balanceadas por estação e reamostramos aleatoriamente os outros indivíduos com base nessa amostragem criamos as matrizes quadráticas de proximidade por cada estação. Utilizamos uma correlação de matrizes para observar se as matrizes são semelhantes entre as estações e para observar quais são as divisões de grupos utilizamos o *clustering* hierárquico e o método de *clustering* de Gilvan-Newman. Utilizamos o programa Ucinet 6 para as análises. Dividimos os dados pelas estações. A composição dos dois grupos sociais se manteve estável durante a estação chuvosa e seca (Figura 11 e Figura 12). Existe uma correlação alta entre as duas estações (r=0,723), além de que a densidade das redes semelhantes entre as duas estações. Utilizando o método de clustering Gilvan-Newman as divisões foram idênticas entre as estações, com maior probabilidade para a divisão em duas partições (chuva para duas partições Q = 0.279; seco para duas partições Q = 0.255 – figura 13 e figura 14). É importante apontar que esse padrão de divisão surge em redes comportamentais, como redes de catação e redes de coalizão.

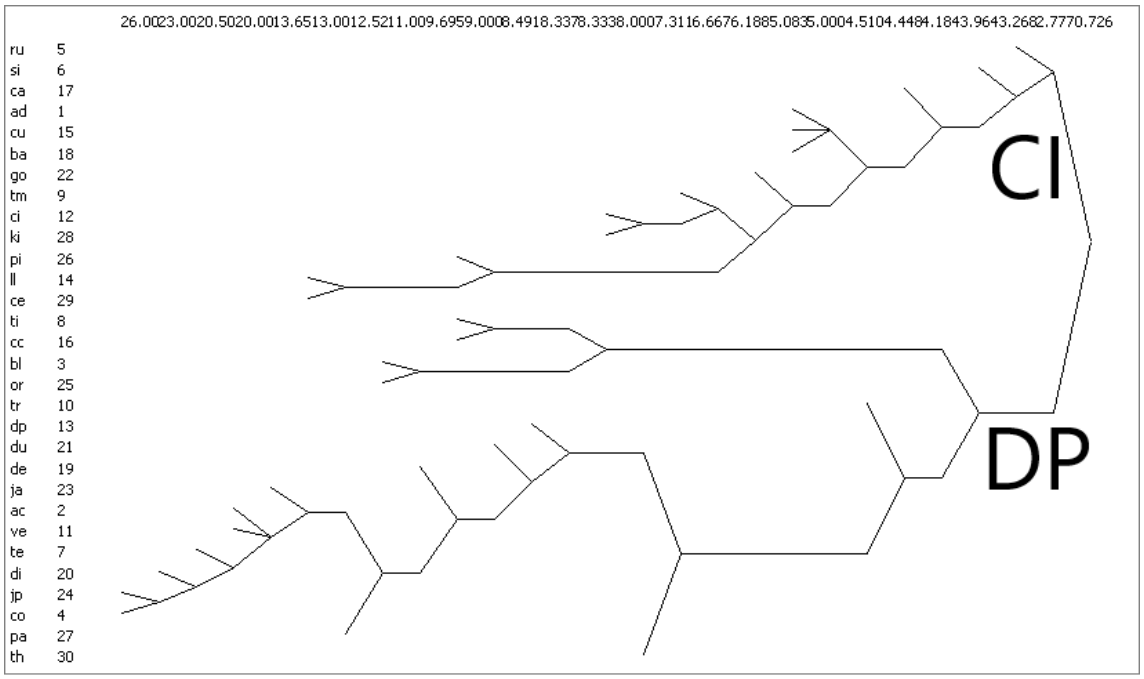


Figura 11. Clustering Hierárquico da proximidade na estação chuvosa. Legenda: DP- Grupo Dom Pedro; CI – Grupo CI.

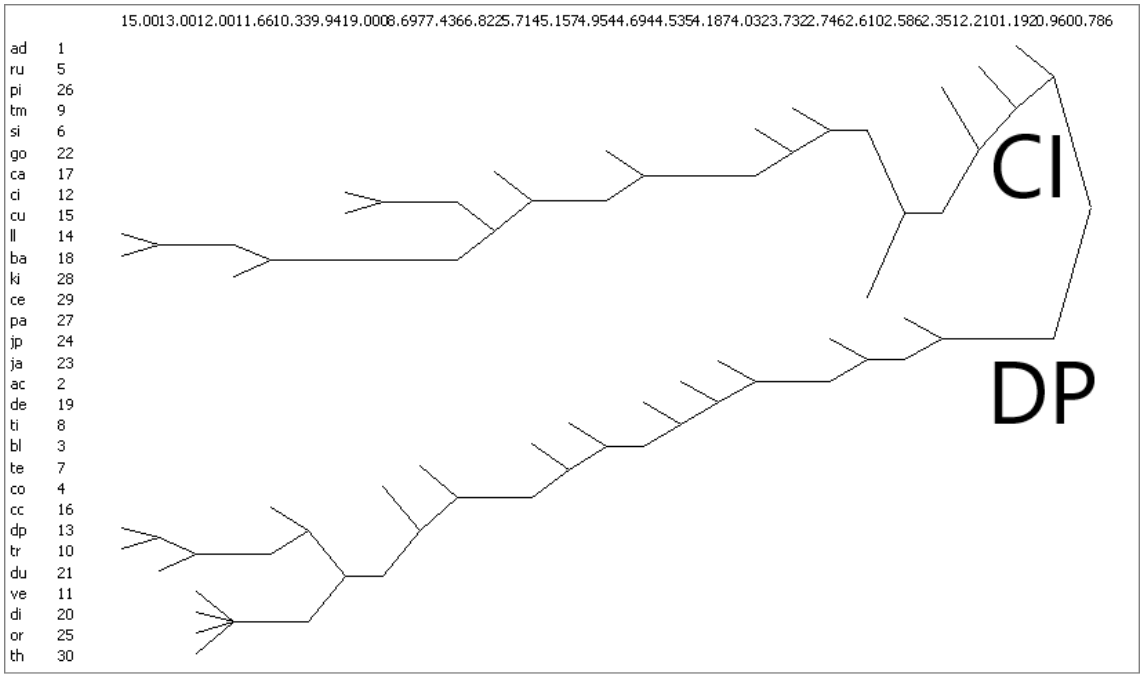


Figura 12. Clustering Hierárquico da proximidade na estação seca. Legenda: DP- Grupo Dom Pedro; CI – Grupo Cicatriz.

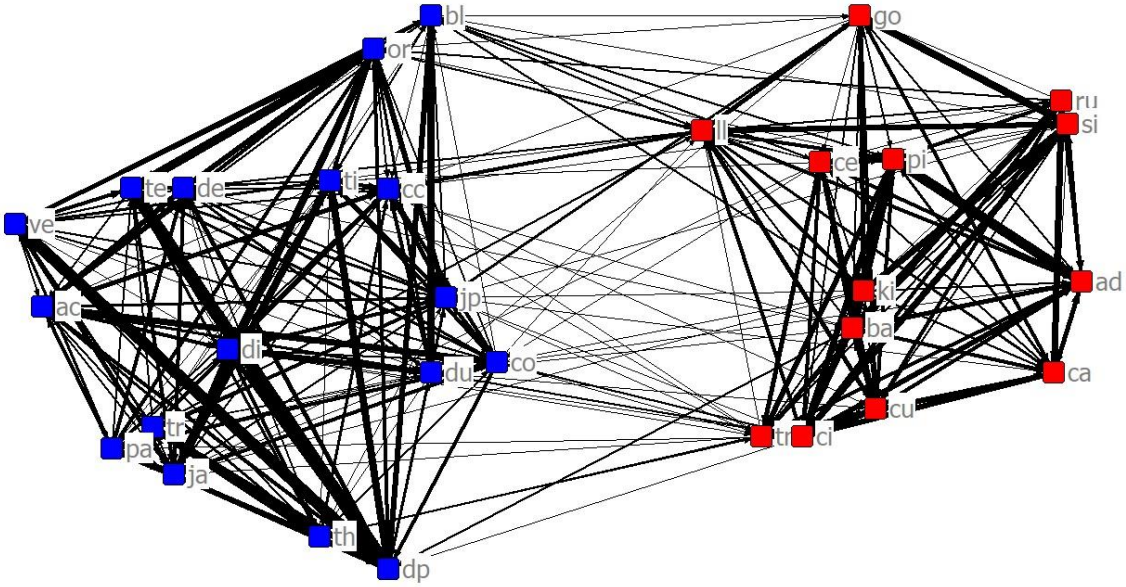


Figura 13. Rede social de proximidade durante o período chuvoso com os grupos divididos pelo método Gilvan-Newman

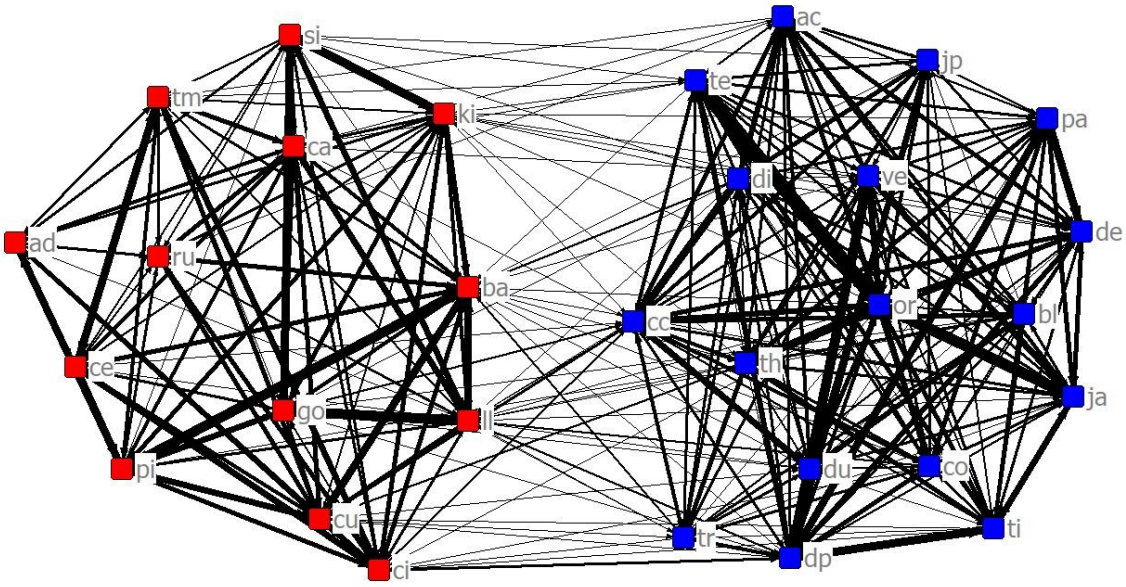


Figura 14. Rede social de proximidade durante o período seco com os grupos divididos pelo método Gilvan-Newman

04 - **Fissão dos grupos sociais**

Seis meses antes do início das coletas sistemáticas foi iniciado o estudo preliminar. Em setembro de 2008, ocorreu uma grande queimada que consumiu, aproximadamente, 50% da vegetação do sítio de estudo. Os animais desapareceram por duas semanas e, após o retorno, eles se dividiram em dois grupos sociais (figura 15 e figura 16).

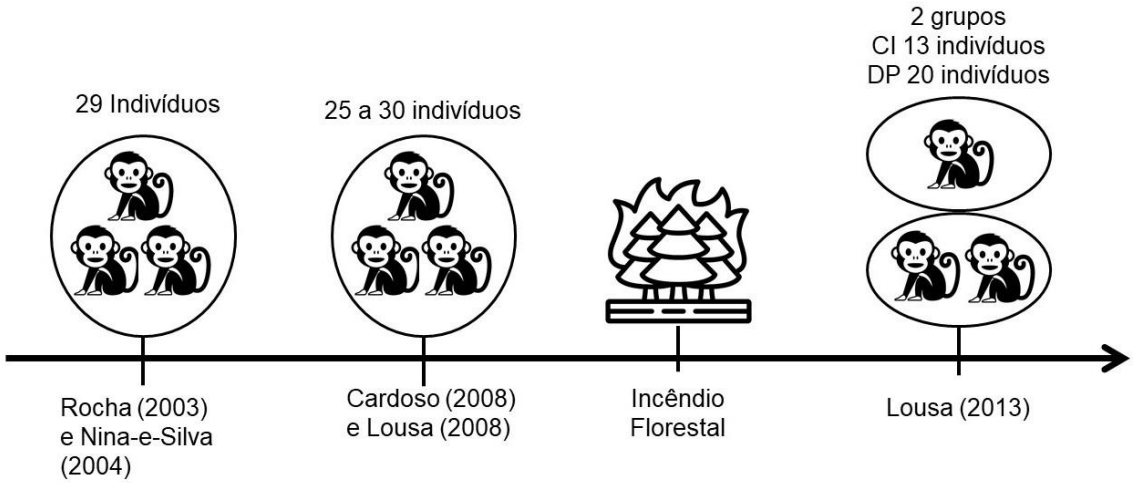


Figura 15. Evolução da população do BB durante 10 anos de estudos no local (Rocha, 2003; Nina-e-Silva, 2004; Cardoso, 2008; Lousa, 2008; Lousa, 2013).

Figura 16. Imagem do BB dos anos de 6/2007 (acima) e 10/2008 mostrando a perda de habitat devido a queimada ocorrida em 2008.

05- Relações de dominância com os dois grupos

Foram realizados o procedimento de teste de linearidade (de Vries, 1998) e David's Score (Gammel et al., 2003) com as díades (iniciou x reagiu) formadas pelo total das agressões coletadas durante o período de amostragem, incluindo as agressões durante o experimento (307 agressões). Utilizamos o software SOCPROG (Whitehead, 2009).

Tabela 8. Teste de linearidade de Vries (1998) h' e para a população e para os adultos

Teste	**Todos**	**Fêmeas**
de Vries h'	0.20	0.25
Sig.	<0.01	0.38

Tabela 9. Posição na dominância dos indivíduos nos dois grupos em conjunto sem os jovens e imaturos

Grupo	Sexo/Idade	ID	DS
Dom Pedro	MA	DP	145,37
Dom Pedro	FA	TI	74,83
Cicatriz	MA	CI	72,55
Dom Pedro	FA	VE	55,86
Dom Pedro	FA	TE	52,99
Dom Pedro	FA	CC	35,17
Dom Pedro	FA	TR	29,33
Dom Pedro	JO	JA	19,80
Dom Pedro	FA	BL	15,83
Cicatriz	FA	TM	7,97
Dom Pedro	JO	OR	1,53
Dom Pedro	JO	TH	0,69
Cicatriz	JO	KI	0,00
Dom Pedro	JO	DE	-3,17
Cicatriz	FA	RU	-3,37
Cicatriz	JO	PI	-9,69
Dom Pedro	FA	AC	-12,31
Dom Pedro	JO	JP	-12,31
Cicatriz	JO	CE	-14,69
Cicatriz	FA	AD	-15,50
Cicatriz	FA	SI	-20,19
Cicatriz	FA	CA	-23,50
Dom Pedro	JO	DI	-25,81
Dom Pedro	JO	PA	-30,34
Dom Pedro	FA	CO	-30,87
Cicatriz	JO	GO	-46,03
Cicatriz	MSA	CU	-51,53
Dom Pedro	JO	DU	-63,20
Cicatriz	JO	BA	-66,03
Cicatriz	MSA	LL	-73,37

MA- Macho Adulto; MSA – Macho Subadulto; FA- Fêmea Adulta; JO – Jovem (sem identidade de sexo

Tabela 10. Classificação de dominância das agressões somente entre fêmeas.

Grupo	ID	DS
Dom Pedro	TI	22,83
Dom Pedro	VE	18,67
Dom Pedro	TE	8,50
Dom Pedro	CC	7,33
Cicatriz	RU	3,00
Dom Pedro	AC	2,17
Dom Pedro	BL	-2,17
Dom Pedro	TR	-2,83
Cicatriz	TM	-6,00
Cicatriz	AD	-6,00
Cicatriz	CA	-12,67
Cicatriz	SI	-15,50
Dom Pedro	CO	-17,33

06 – Capítulo 02 da dissertação Lousa (2013)

(https://repositorio.unb.br/handle/10482/14259)

Efeito da sazonalidade climática e do aprovisionamento no orçamento de atividades e dieta de uma população comensal de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)

RESUMO

O comportamento de primatas pode sofrer impacto do contato com humanos. Esse impacto pode ser proveniente de fontes alimentares artificiais (FAA). O objetivo do presente estudo é mostrar as influências do aprovisionamento de alimentos e da sazonalidade climática no orçamento diário, no uso de espaço e na dieta de dois grupos (33 indivíduos) de *Sapajus libidinosus* no Bosque das Laranjeiras (8ha), Goiânia/GO. O clima é tropical semiúmido. O efeito sazonal foi significativo para os comportamentos de locomoção (seco>chuvoso) e descanso (chuvoso>seco). Metade do tempo gasto em alimentação foi gasto em alimentos aprovisionados, sendo os naturais mais consumidos na estação chuvosa. O uso do espaço estava diretamente vinculado ao tipo de alimento consumido, sendo em um local o consumo maior de fontes naturais (FN), outro de fontes humanas naturais (FHN, ex: banana) e outro de lixo, seguindo sua disponibilidade. Apesar dos locais de FAA corresponderem a 8% da área total, foi utilizado cerca de 50% do tempo pelos grupos, que os utilizaram de maneira diferente. O grupo dominante (DP) utilizava mais o local com as FHN e menos a área de lixo e o grupo subordinado (CI) utilizava áreas de lixo e de FHN por um tempo igual. A área de lixo era utilizada mais pelo CI e a área de FHN pelo DP, sendo lixo mais utilizado na estação de escassez de alimentos por CI. Ocorreram diferenças entre os grupos, onde um dos grupos parece suplementar sua alimentação com alimentos aprovisionados e o outro grupo não. Os alimentos aprovisionados podem ser importantes para diminuir o estresse alimentar durante a estação seca. Os alimentos industriais são mais custosos para serem acessados, por isso

usado mais na estação seca. O uso do lixo pode representar, nesse local, uma estratégia de alto custo. O tempo gasto desensacando esses alimentos e os separando dos outros tipos de lixo é considerável. Já os FHN são colocados em plataformas dentro da mata por moradores e pela AMMA, sendo que o risco e o custo de manuseio desses alimentos são menores.

Palavras Chave: *Sapajus libidinosus comensais, Etnoprimatologia, Orçamento de tempo, Comportamento alimentar.*

Com o aumento mundial da população humana e consequente redução de formações florestais, torna-se cada dia mais comum a existência de animais ilhados em fragmentos florestais dentro de centros urbanos (von Dooren & Rose, 2012). Primatas ilhados podem ser influenciados direta ou indiretamente por humanos que residem nas adjacências. A influência direta pode ocorrer por meio do aprovisionamento de cultivares (bananas, maças) e alimentos industrializados (biscoitos, guloseimas), o eventual acesso dos primatas ao lixo doméstico ou pelo contato direto entre as espécies, que pode culminar em caça, lesão ou transmissão zoonoses entre humano-primatas (Fuentes, 2006; Fuentes & Hockings, 2010). Indiretamente, a presença humana pode levar à redução de área disponível, ocasionando uma restrição espacial e de recursos no ambiente. Tais influências podem, potencialmente, modificar a socioecologia dos grupos, isto é, a própria relação social entre os primatas (Fuentes, 2006). Por outro lado, os humanos podem ter o seu comportamento influenciado pela presença dos primatas e apresentar reações como de medo e ódio diante destes (Fuentes & Hockings, 2010).

O orçamento de atividades dos primatas que vivem próximos a humanos, além de estar sob forte efeito da disponibilidade dos recursos alimentares nativos, também é influenciado pela disponibilidade de alimentos antrópicos (Saj et al ,1999; El Alami et al, 2012). A disponibilidade de alimentos nativos, por sua vez, torna-se um fator ambiental limitador e modulador dos padrões comportamentais, especialmente em regiões de marcada sazonalidade climática, sendo que esses animais necessitam se adequar frente a picos de abundância e escassez dos recursos alimentares (Isbell & Young, 1993). No cerrado, região do local de estudo, encontramos uma marcada queda na produção de alimentos durante a estação seca (Sabbatini et al, 2008, Villela, 2007).

O tempo é um recurso limitante para os primatas. A alocação de tempo nas atividades desenvolvidas ao longo do dia deve maximizar os ganhos de recursos/energia,

e é fortemente afetada pelas características do ambiente (Saj et al,1999; Isbell & Young, 1993; Jaman & Huffman, 2012). Sabemos que o aprovisionamento de alimentos por humanos a outros primatas modifica o padrão comportamental destes animais. Com o acesso e consumo de alimentos antrópicos, geralmente mais calóricos e palatáveis, os primatas podem mudar as proporções de tempo gasto em cada atividade de vida. Como precisam empenhar menos tempo na obtenção de alimento, já que os requerimentos nutricionais são atingidos mais rapidamente, podem gastar mais tempo em outras atividades como descansar e socializar (Jaman & Huffman, 2012).

Os alimentos antrópicos podem diminuir o estresse causado pela diminuição sazonal de recursos, ou seja, compensam as perdas nutricionais na estação de queda de recursos naturais. Porém, a obtenção de alimentos antrópicos pode aumentar o estresse devido a promoção de conflitos intraespecíficos e interespecíficos (e.g humanos e cães) que competem/defendem esses recursos (Fuentes & Hockings, 2010).

O consumo de alimentos antrópicos é uma estratégia de forrageio (Strum, 1994), ou seja, para decidir onde, quando e o que forragear, os animais “calculam” os custos (procura e processamento do alimento, risco de predação, p.e.) e benefícios (nutrientes e energia provenientes dos alimentos) dessa ação, da mesma maneira que o fazem em relação às fontes naturais (Ydenberg, Brown & Stephens, 2007). De maneira geral, os alimentos antrópicos são altamente calóricos, palatáveis e de fácil processamento, por isso são bastante benéficos energicamente, além de muitas vezes serem detectados mais rapidamente.

Em contrapartida, esses alimentos podem ter um alto custo de obtenção (Riley et al, 2013). A exposição ao risco é um fator muito importante na escolha da estratégia de forrageio, sendo que os primatas procuram preferencialmente as fontes com maior previsibilidade e menor risco envolvido. As estratégias com maior risco são escolhidas

somente quando a fonte é muito vantajosa ou quando outras fontes de alimentação são escassas (Bednekoff, 2007). As fontes de alimentos antropogênicos podem criar novas condições de forrageio, que podem interferir nos custos e benefícios das fontes (Riley et al, 2013). Por exemplo, os animais podem enviesar suas preferências de forrageio para locais onde frutos antropogênicos são aprovisionados e podem ser facilmente acessados. Por outro lado, como o alimento antropogênico é altamente calórico, estratégias de alto risco podem também ser adotadas, como exemplo, os primatas que roubam lavouras. Muitas vezes estes animais precisam enfrentar o risco de serem predados por cães ou atacados pelos humanos que são colocados como vigias nesses locais (Saj et al, 1994).

Os alimentos antrópicos também podem modificar o uso do espaço, ou seja, a maneira como os primatas distribuem seu tempo entre os locais no espaço. Como os alimentos antrópicos são muito atrativos para os primatas, por isso esses animais tendem a enviesar o tempo de uso para esses locais durante o período em que estão consumindo esse alimento (Strum, 2010; Hoffman & O'Riain, 2011; Albuquerque, Silva & Oliveira, 2010; Camargo, 2007; Souza, 2008).

Os gêneros *Cebus* spp e *Sapajus* spp são conhecidos na literatura como bastante adaptáveis a vários ecossistemas e condições ecológicas (Freitas, Setz, Araújo & Gobbi, 2008; Siemens 2000). Também são referidos como “pragas ou ladrões de lavoura” (Freitas, Setz, Araújo & Gobbi, 2008; Rocha, 2003) na zona rural. São vítimas do tráfico para animais de estimação (Fuccio, Carvalho & Vargas, 2003). Na zona urbana, constantemente aparecem em jornais e revistas (Lousa & Mendes, em prep.) como causadores de danos a casas e pessoas. Na literatura científica, como transmissores de doenças, como a raiva (Ramos & Ramos, 2002 – São Paulo-SP). Esses primatas também interagem com humanos agressivamente ou pacificamente, normalmente buscando alimentos antrópicos, em parques urbanos de várias cidades brasileiras (Ferreira, Lee &

Izar, 2008 – Parque Municipal do Tietê, São Paulo-SP; Martins, 2005 – Parque da Criança, Anápolis-GO; Rocha, 2003 – Bosque das Laranjeiras, Goiânia-GO; Viera, 2010 – Parques Areião e *Campus* da UFG – Goiânia-GO; Sabbatini et al, 2006; Sabbatini et al 2008 – Parque Nacional de Brasília, Brasília-DF). Por isso, podemos considerar que esses animais são causadores de danos em várias regiões do Brasil, sendo comparados até mesmo aos primatas mais problemáticos da África e Ásia (gêneros *Papio spp*, *Macaca spp* e *Cercopithecus spp,* segundo Riley, 2007). Ainda existem, contudo, poucos estudos sobre macacos-prego urbanos.

Sabe-se pouco a respeito do efeito concomitante do aprovisionamento de alimentos e da sazonalidade climática no orçamento de tempo e no uso do espaço de grupos comensais de primatas, em particular nos neotropicais (Fuentes, 2012). Para identificar melhor tais influências, realizamos um estudo com uma população de *Sapajus libidinosus* que habita um fragmento urbano em Goiânia, Goiás. No local de estudo, encontramos uma cena composta por dois grupos de macacos-prego convivendo em um pequeno fragmento florestal. Um desses grupos, o DP, é dominante em relação ao grupo CI (Lousa & Mendes, dados não publicados). Existem dois pontos onde os humanos colocam alimentos. Em um desses locais os alimentos, normalmente cultivares (frutos como banana, mamão), são colocados em plataformas. Como as fontes eram colocadas em locais que são facilmente acessados pelos animais dentro da mata, podemos considerá-las fontes com um alto ganho energético e um baixo custo de acesso, ou seja, balanço custo-benefício muito favorável (Tabela 02).

O outro local era onde lixos domésticos eram colocados pelos moradores próximos às bordas, no entorno do parque. Então, por serem alimentos industriais (restos de comida cozida e vasilhames de alimentos), era necessário rasgar os sacos para procurar esse alimento. Podemos considerar a fonte com altos ganhos, já que de maneira geral

esses alimentos são bastante calóricos, porém com um alto gasto energético no processamento (rasgar os sacos) e exposição a predadores, como humanos e cães (Tabela 02).

Tabela 2 Custos e benefícios da utilização dos locais, dependendo de suas fontes alimentares principais.

	Custos			Benefícios
Locais	Detectar/Procurar	Manuseio	Predação	Retorno Energético
Borda Sudeste (Alimento aprovisionado)	-	-	-	+
Borda Nordeste (Lixo doméstico)	-	+	+	+
Resto do Parque (Alimento nativo)	+	+/-	-	-

(-) Valor menor com relação aos outros locais; (+) valor maior; (=/-) valor intermediário.

O objetivo principal desse capítulo é investigar qual o efeito da sazonalidade climática, conjuntamente com os impactos humanos na área (restrição de área de uso e acesso ao alimento antrópico) no orçamento de atividades diário e na distribuição de tempo pela área de uso dos macacos-prego habitantes do Bosque das Laranjeiras. Os objetivos secundários são avaliar quais são as diferenças encontradas nesses aspectos citados nos diferentes grupos e com relação às diferenças sexo-etárias dos indivíduos.

Métodos

Sujeitos

O estudo foi conduzido no município de Goiânia/GO, que possui aproximadamente 732 km², e altitude aproximada de 730 m (IBGE 2012). O clima predominante é o tropical de

altitude (semiúmido), com temperatura média compensada de 24-26°C, precipitação anual acumulada de 1450-1650mm e marcada sazonalidade pluvial, predominando o período seco (quando a precipitação é dez vezes menor) de abril a setembro e o período chuvoso de outubro a março (Martins Jr, 2007).

Os *Sapajus libidinosus* (macacos-prego) estudados habitam um parque urbano (Bosque das Laranjeiras – BL/ 16° 43' S – 49° 13' W) de 8,5 hectares, dentro da cidade, dominado por fitofisionomia florestal do tipo mata de galeria (Figura 1). O BL está dentro de uma área bastante urbanizada, um setor habitacional. Suas bordas estão à distância de uma pista (aproximadamente 10 metros) de casas e estabelecimentos comerciais. Humanos são constantemente encontrados transitando dentro da unidade de conservação. Dentro da área do parque havia ainda casas irregulares. Também são encontrados no local um grupo de *Callithrix penicilata* (sagui) e um grupo de *Alouatta caraya* (búgio).

Durante a pesquisa, o parque abrigava uma população de 33 *Sapajus libidinosus* que formavam dois grupos sociais: vinte indivíduos no grupo DP (um macho, oito fêmeas e onze imaturos); e treze no grupo CI (três machos, cinco fêmeas e cinco imaturos). Todos os membros dos grupos DP e CI eram oriundos de um único grupo que ocupava o parque em anos anteriores, com população variando entre 25 a 31 indivíduos (Rocha, 2003; Cardoso, 2009). Este grupo único fissionou nos grupos DP e CI cerca de seis meses antes do início da coleta de dados, após uma queimada que atingiu cerca de 50% da vegetação e abriu várias clareiras na área do parque (Lousa, Izar & Mendes, 2011).

Os animais eram aprovisionados de três maneiras. Diariamente (entre às 16:00/17:30), recebiam aproximadamente cinco quilos de bananas, fornecidas por um residente das adjacências do parque (Sr. G.) em um local específico (Figura 2 – 1 abaixo). Semanalmente (quinta-feira ou sexta-feira, às 10:00h), funcionários da Agência Municipal de Meio Ambiente de Goiânia (AMMA) ofertavam aproximadamente cinco

quilos de um mistura de frutos, tubérculos e vegetais (e.g. banana, mamão, mandioca, couve, cenoura, laranja) para os animais (Figura 2 – 1 acima). Havia ainda um experimento em andamento que também aprovisionava 600 g de alimentos variados aos macacos-prego duas vezes por semana (terça-feira e quinta-feira pela manhã) (Lousa, Izar & Mendes, em prep.). Todos esses locais estão contidos na borda sudeste (local 1 – Figura 1 e Figura 2). Esses alimentos eram colocados em plataformas nas bordas ou dentro da mata, com fácil acesso pelas árvores. Além de serem aprovisionados, os animais entravam em contato com lixo doméstico e restos de alimento (como pão e *marmitex*), deixados nas bordas do parque (horários variados), em maior quantidade na borda nordeste. As lixeiras estavam a mais ou menos cinco metros da borda da mata e os macacos tinham que voltar andando pelo chão até as árvores mais próximas.

Figura 1 Imagem de satélite do Bosque das Laranjeiras de março de 2009. 1) Local da borda sudeste; 2) Local da borda nordeste; 3) Resto do parque (escala de 100 metros – canto baixo a esquerda) (Google Earth, 2009).

Figura 2 Fotos das fontes: 1) Acima: Plataforma da AMMA; Abaixo: Aprovisionamento de banana; 2) Lixo doméstico; 3) Fêmea se alimentando de um alimento nativo (Grande, 2009).

Também lá é que ocorreram os encontros agressivos com cães domésticos (cinco ocorrências durante o estudo) (local 2 - Figura 01 e Figura 2). A borda sudeste possuía aproximadamente 0,15 hectares e a borda nordeste 0,52 hectares, correspondendo conjuntamente a aproximadamente 8% do parque.

Materiais e Procedimentos

Os animais tiveram suas atividades acompanhadas de março a novembro de 2009 e em janeiro de 2010 (cinco meses chuvosos e cinco meses secos). A coleta era efetuada durante quatro dias na semana (segunda-feira, quarta-feira, sexta-feira e sábado), por cinco horas e meia (das 7:00 à 12:30 ou das 12:30 às 18:00), totalizando o equivalente a 2 dias de observação a cada semana.

O método de amostragem observacional "varredura instantânea" (*scan sampling* - Altmann, 1974) foi empregado para a quantificação do tempo gasto em diferentes

estados comportamentais. Utilizamos um período de amostragem de cinco minutos e um período de intervalo entre amostras de dez minutos. Durante cada amostra, anotávamos a identidade (nome ou classe de sexo-idade) e o comportamento de cada indivíduo localizado: locomoção, descanso, forragear (incluindo comer) e socialização. Quando o indivíduo amostrado estava engajado em "forragear", era também incluída informação sobre a origem (nativa ou aprovisionado) e o tipo do alimento. Alimentos "nativos" eram aqueles produzidos e encontrados na mata, e eram classificados em fruto, flor, raiz, caule ou invertebrado. Os alimentos aprovisionados eram aqueles fornecidos direta ou indiretamente por humanos, e eram classificados em "alimento fornecido" (cultivares fornecidos por humanos, p.e. banana) ou "alimento industrializado" (ou manufaturado; e.g. arroz, pão, balas). Dividimos a área de estudo em três locais (Figura 01) e amostrávamos os locais ocupados por cada indivíduo em cada *scan.*

Foram efetuados 2137 *scans*, sendo 1263 para o grupo DP (59,1% das amostragens), 515 *scans* para o grupo CI (24,1%) e 359 *scans* que incluíram pelo menos um indivíduo de cada grupo (16,8%). O número de amostragens na seca (1172 *scans* – 55%) foi significativamente maior que na estação chuvosa (965 *scans* – 45%; teste binomial 50%, $p<0,001$). Os machos tiveram uma média de 0,90 e desvio padrão de 0,94 amostragens nos *scans*, as fêmeas tiveram média de 2,44 e desvio padrão de 1,64 e os imaturos média de 2,89 e desvio padrão de 2,01.

Análise de dados

Não utilizamos dados de recém-nascidos (até um ano de idade) em nenhuma das análises. Utilizamos a MANOVA de medidas repetidas para avaliar diferenças no orçamento de tempo (porcentagem de tempo gasto pelo indivíduo em diferentes estados comportamentais), tendo como fator dentre sujeitos a estação do ano (seca e chuvosa), e como fatores entre sujeitos o grupo social (DP e CI) e a categoria de sexo/idade (fêmea

adulta, macho adulto e imaturos). As ANOVAS univariadas com a utilização da correção de Bonferroni complementam a MANOVA, já que desconsideram as interações com os outros fatores.

As análises dos alimentos foram divididas em duas. Na primeira, consideramos a porcentagem das amostragens do indivíduo em que os alimentos em suas duas categorias (alimento da mata (nativo) *vs* aprovisionado) eram forrageados (somente consideramos as amostragens em que os animais estavam forrageando). Para essa análise usamos a mesma análise utilizada para analisar os comportamentos, ou seja, as MANOVA de medidas repetidas com os mesmos fatores. Na segunda análise, consideramos a porcentagem de amostragens (considerando o *scan*) dos alimentos em sua categoria mais *stricta* (caule, flor, fruto, folha, semente, alimento fornecido e alimento industrializado) quando os animais estavam forrageando. Para esses alimentos, utilizamos as ANOVA de Mann-Whitney com a correção Bonferroni (α=0,0084). Apresentamos os resultados pelo método de Monte Carlo para considerar o efeito do grande tamanho da amostra.

Para analisar a relação entre a porcentagem de amostragens de forrageio em alimentos em sua categoria mais *stricta* e o local do consumo (borda sudeste, borda nordeste e resto do parque – Figura 01), realizamos uma ANOVA de Kruskal-Wallis, devido à não normalidade dos dados, também utilizando o método de Monte Carlo para corrigir o valor p.

Para saber se a frequência (em porcentagem) do uso de cada um dos três locais dos indivíduos foi enviesada, conduzimos uma nova MANOVA's de medidas repetidas como realizado para o orçamento de tempo. Não incluímos o fator entresujeitos sexo-idade dos animais, já que eles andam em grupos coesos a maioria do tempo e não há nenhum tipo de indício que as características sexo-etárias levem os indivíduos a utilizar diferencialmente os locais do parque.

Resultados

Orçamento de tempo

Os dois grupos apresentaram orçamentos de tempo semelhantes nas duas estações (Figura 3). Locomoção foi o estado comportamental que mais ocupou o tempo dos sujeitos (cerca de 45% do tempo de cada grupo) e a socialização foi o estado que gastou menos tempo do orçamento geral (cerca de 8,5% de cada grupo). O efeito sazonal foi significativo para os comportamentos de locomoção (período seco > período chuvoso – $F_{(18)}$=24,994; p<0,0001) e descanso (período chuvoso > período seco - $F_{(18)}$= 14,345; p=0,001). O sexo/idade dos indivíduos teve efeito significativo somente para o comportamento de descanso (F=8,323; p=0,003): machos adultos descansaram mais que fêmeas ($p_{scheffe}$=0,005) e imaturos ($p_{scheffe}$=0,005), que não diferiram entre si ($p_{scheffe}$=0,931). Desconsiderando os efeitos de outras variáveis, o comportamento social foi significativamente maior no grupo DP em comparação com o grupo CI (F=6,57; p=0,02).

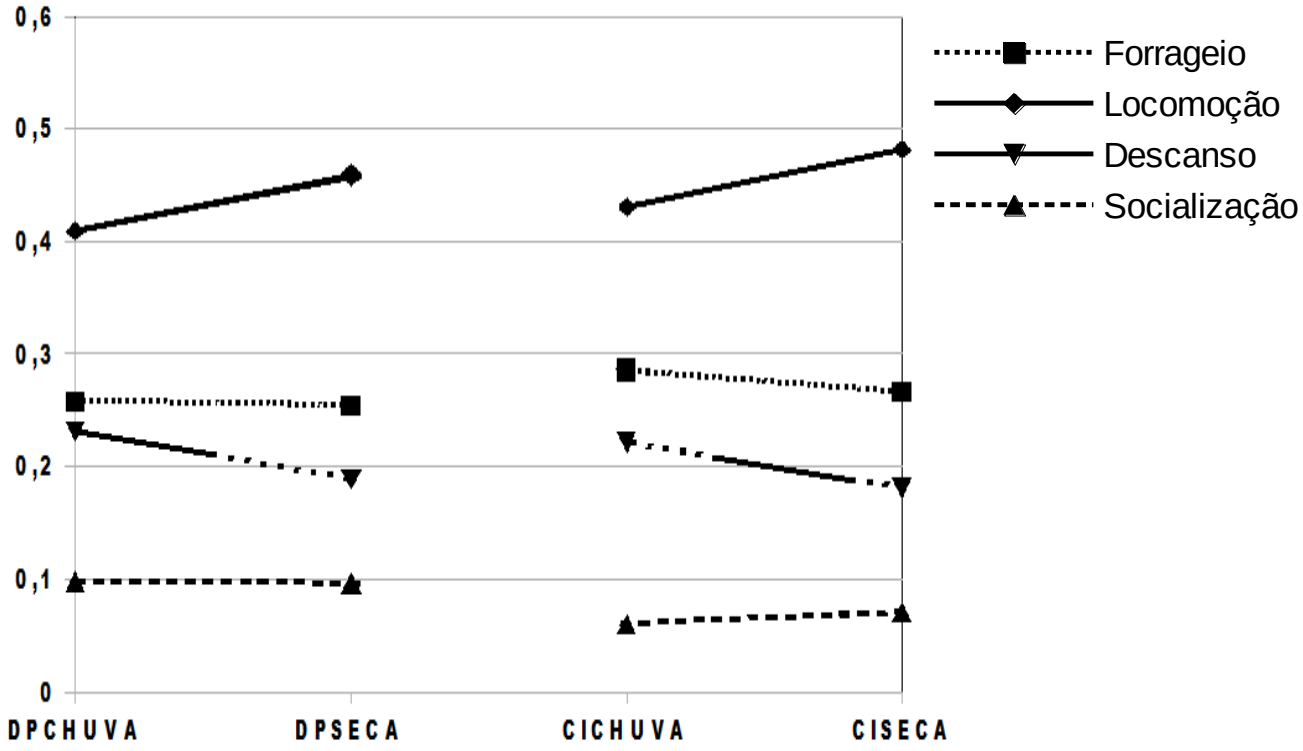


Figura 3 Porcentagem dos scans amostrados por comportamentos dos grupos sociais (DP e CI) por estações do ano (chuva e seca).

Alimentação

Os grupos consumiram diferentes proporções de alimentos nativos e aprovisionados, sendo que o grupo DP consumiu mais alimentos aprovisionados (53,8%) em comparação com o grupo CI (41,8% dos alimentos consumidos) ($F_{(18)}$=8,44; p=0,009). Nos dois grupos, houve um aumento do consumo dos alimentos aprovisionados na estação seca ($F_{(1-18)}$= 17,874; p=0,001). Não houve interação significativa de segundo ou terceiro grau entre os fatores sexo-idade, grupo e estação.

No geral, os frutos nativos foram os alimentos em sua categoria mais *stricta* mais consumidos, presentes em 27,6% dos *scan*s em que o sujeito forrageava. Os alimentos nativos aprovisionados estavam presentes em 25,8% e os alimentos industriais em 10,7%

dos *scan*s amostrados. Os grupos variaram nesse padrão encontrado. O grupo CI consumiu em ambas as estações mais flores que o grupo DP (U= 24251; p= 0,0089), diferença que ocorreu considerando somente a estação seca (U= 8404; p= 0,0097). O grupo DP consumiu mais alimentos fornecidos que o grupo CI (U= 22817,5; p= 0,007), diferença que ocorreu considerando somente a estação chuvosa (U= 3048; p= 0,004). Além disso, na estação chuvosa o grupo CI consumiu mais invertebrados que o grupo DP (U= 2892; p< 0,001).

Entre as estações, considerando ambos os grupos, encontramos um maior consumo de sementes (U= 28032; p<0,001) e alimentos industrializados (U= 27951,5; p<0,001) na estação seca e um maior consumo de frutos (U=26198,5; p<0,001) na estação chuvosa. O grupo CI consumiu mais invertebrados na estação chuvosa (U= 1502,5; p<0,001); e o grupo DP consumiu mais frutos (U= 13058; p<0,001) na estação chuvosa e mais sementes (U= 14268; p< 0,001) e alimentos industriais (U= 14661; p=0,007) na estação seca.

Uso de espaço *vs* Alimentação

Os tipos de alimentos consumidos nos locais variaram significativamente para flor (x^2= 8,293; GL=2; p=0,015); fruto (x^2= 41,887; GL=2; p<0,001); invertebrado (x^2=15,878; GL=2; p=0,001); alimento industrial (x^2= 24,896; Gl=2; p<0,001); alimento fornecido (x^2= 173,946; GL=2; p<0,001) e semente (x^2= 14,782; Gl=2; p=0,001). Flor e alimento industrial foram mais consumidos na borda nordeste, alimento fornecido foi consumido mais na borda sudeste e o restante foi consumido mais no resto do parque.

Uso do espaço

Os grupos usaram de maneira diferente os locais do parque. O grupo DP passou 44,4% de seu tempo na borda sudeste e somente 10,6% de seu tempo na borda nordeste.

Já o grupo CI passou tempo proporcionalmente igual nos locais de “fontes antrópicas”, 20,6% na borda nordeste e 19,5% na borda sudeste.

Encontramos uma diferença sazonal no uso da Borda Sudeste ($F_{(1-22)}$=21,872; p<0,0001) e da Borda Nordeste ($F_{(1-22)}$= 63,609; p<0,0001). Somente na borda nordeste ($F_{(1-22)}$= 185,571; p<0,0001) e no resto do parque ($F_{(1-22)}$= 38,595; p<0,0001) ocorreu uma interação entre as estações do ano e o uso dos grupos. O grupo CI usou a borda nordeste mais que o grupo DP em ambas as estações (F= 175,479; p<0,0001), sendo que o grupo CI utilizou mais essa área na estação seca e o grupo DP utilizou essa área mais na época de chuva. Com relação ao resto do parque, o uso foi maior do grupo CI no geral (F=54,759; p<0,0001) e na estação chuvosa, porém o grupo DP a utilizou mais na estação seca. A borda sudeste foi utilizada mais pelo grupo DP (F=163,035; p<0,0001) e mais utilizada pelos dois grupos na época chuvosa (Figura 4)

Discussão

O orçamento de tempo variou com a variação sazonal na disponibilidade de alimentos nativos. A locomoção foi maior durante a estação seca, período com menor disponibilidade de alimentos. Sendo assim, os animais precisam deslocar mais entre as poucas fontes de alimentos. Essa mesma diferença não ocorreu para o comportamento forragear. Isso pode ser explicado pelo aprovisionamento, que era constante entre as estações. O comportamento descansar ocorreu mais na estação chuvosa, o que pode ser explicado pela maior disponibilidade de alimentos no ambiente. Os animais atingem seus requerimentos nutricionais mais rapidamente; então, não sendo necessário mais forragear, esses animais substituem a locomoção por outras atividades (Saj et al, 1999).

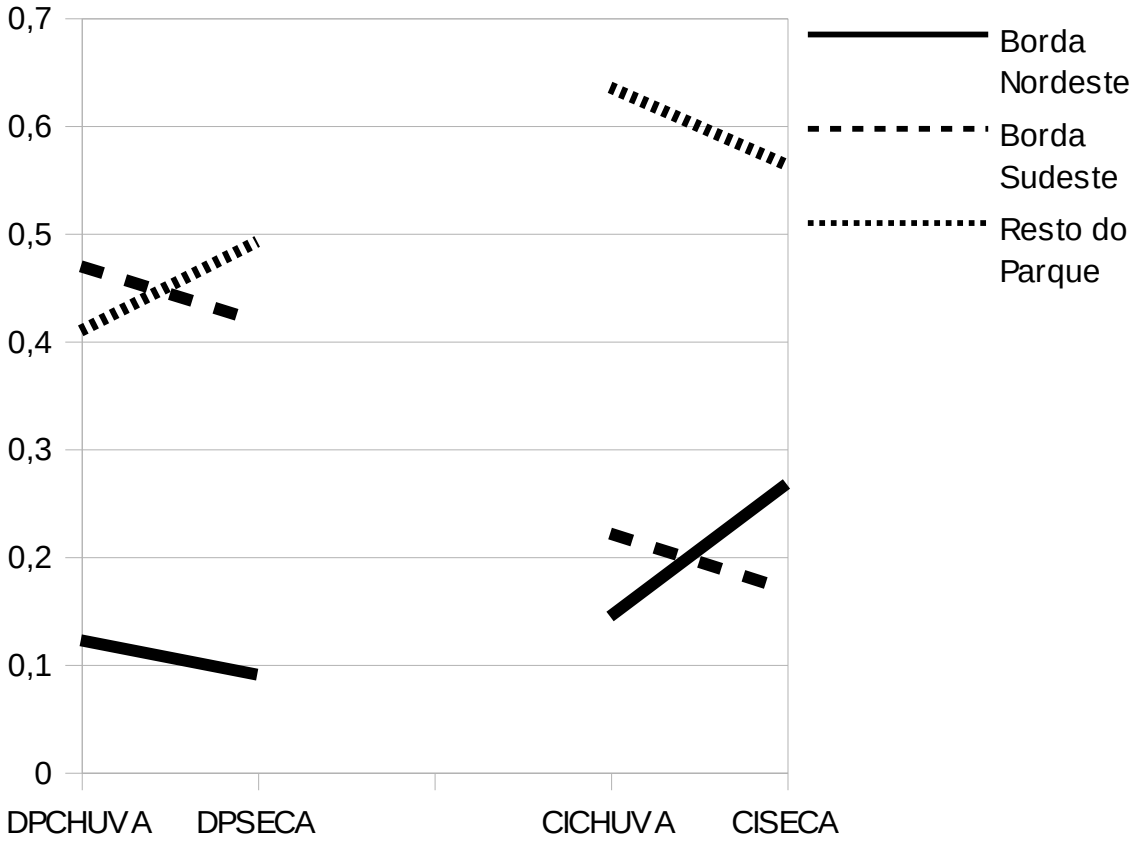


Figura 4 Porcentagem de scans amostrados em cada local por grupos sociais (DP e CI) por estações do ano (chuva e seca).

Encontramos um orçamento de tempo semelhante ao descrito por Rocha (2003) com o mesmo grupo de estudo, antes da fissão. Esse orçamento de tempo talvez não tenha mudado desse estudo para agora devido à semelhança na proporção de alimentos aprovisionados consumidos pelos macacos nos dois estudos (cerca de 50% do tempo gasto em forragear/comer). Era esperada uma diminuição na alimentação natural, devido à queimada no bosque descrita anteriormente (métodos). Considerando que Rocha (2003) utilizou a frequência geral, não dividida pelos períodos amostrais, não podemos fazer comparações diretas com esse estudo.

Comparando com um grupo de *Sapajus libidinosus* livre e natural, porém também aprovisionado da área do Parque Nacional da Serra da Capivara - PNSC (PI) (Falótico, 2011) e um grupo de *Sapajus nigritus* semi-livres e aprovisionados do Parque do Tietê (PMT) (Ferreira, Lee, Izar, 2008), onde os animais passam aproximadamente 50% do tempo a forragear, 15% do tempo a deslocar, podemos observar que os grupos estudados em nossa pesquisa locomoveram em maior proporção do que forragearam. Essa diferença não era esperada, já que os grupos comparados viviam em locais de maior extensão (PNSC possui mais de 100 hectares e o PMT possui 15 hectares). Isso pode mostrar que a maior influência não é necessariamente a do aprovisionamento, mas a estrutura do ambiente, que pode obrigar aos animais a fazerem pequenos deslocamentos entre as árvores com um menor porte no Bosque das Laranjeiras. Em contrapartida, há em PNSC e PMT um menor deslocamento entre as fontes que são maiores, ou um tempo maior parado usando ferramentas (uso descrito no PNSC por Falótico, 2011 e no PMT; Ottoni & Mannu; 2001). Porém, para confirmarmos essas observações são necessários estudos subsequentes.

Em dois grupos de *Cebus capucinus* (supergênero *Cebus,* o mesmo de *Sapajus*) da Costa Rica, sendo um grupo aprovisionado e outro grupo somente com alimentação nativa, McKinney (2011) encontrou que o grupo aprovisionado não trocava, mas sim adicionava a alimentação humana à sua dieta, conclusão chegada de maneira semelhante por Freitas, Setz, Araújo & Gobbi (2008) para *Sapajus libidinosus* invasores de lavouras. Considerando nossos grupos de estudo, podemos ter duas conclusões distintas. O grupo DP aparentemente utiliza a fonte de alimento aprovisionado como uma fonte com um alto valor e a usa com a mesma frequência o ano todo, não como um suplemento de sua alimentação. Isso pode ser corroborado pelo forte enviesamento do grupo DP para a borda sudeste, onde ocorre o aprovisionamento diário de bananas, e pelo uso dessa borda em

mesma frequência nas estações do ano (aproximadamente 48% na época chuvosa e 41% na época seca).

Na época de queda de disponibilidade de alimentos na mata, encontramos uma diminuição no consumo de frutos encontrados na mata e um aumento no consumo de alimentos industriais. O grupo DP utilizou a área de alimentação de lixo doméstico (borda nordeste) mais na época seca, sugerindo que essa fonte suplementa a falta de frutos na mata. O padrão de alimentação do grupo DP é semelhante ao dos *Vervets* estudados por Saj *et al* (1999), que consumiam diariamente os alimentos aprovisionados e usavam a estratégia de roubo de lavouras para complementar sua alimentação durante a seca, estratégia que argumentaremos ser semelhante ao consumo de alimentos industriais nesses grupos estudados.

Já o grupo CI foi bem diferente. Em nenhum momento do ano ele utilizou mais as fontes aprovisionadas e utilizou os locais de consumo de alimento aprovisionado bem menos que o grupo DP. Esse grupo sim parece usar as fontes antrópicas como uma suplementação do que é achado na mata. Esta diferença entre os grupos pode ser influenciada pela hierarquia dos dois, sendo o grupo DP dominante ao grupo CI. Sendo assim, o grupo DP expulsa o grupo CI da área com a melhor fonte, as bananas colocadas pelo Sr. G., que são colocadas diariamente e em grande quantidade. Dificilmente o grupo CI conseguia usar essa fonte. Normalmente eles se aproveitavam da demora do grupo DP e comiam um pouco das bananas antes deles chegarem, ou iam para esse local um pouco mais tarde, quando o grupo DP saia, e comia os restos de banana. Normalmente os membros do grupo CI permaneciam em outras áreas do parque, usando outras fontes. Uma delas era a fonte de alimentos industriais, o lixo doméstico da borda nordeste. O padrão do grupo do CI é mais semelhante ao encontrado nos grupos estudados no Parque Nacional de Brasília (Sabattini *et al*, 2008) e no Parque do Tietê (Ferreira *et al*, 2006),

onde o uso dos alimentos aprovisionados é sazonal, e o consumo é maior na época seca. No Parque do Tietê foi encontrado um padrão de uso de espaço mais parecido com o grupo CI, demonstrando que para esses dois grupos as fontes aprovisionadas não são suficientes para suprir suas necessidades nutricionais.

Os alimentos industrializados, apesar de serem mais calóricos (Saj *et al*,1999), não parecem ser uma fonte de alimento principal em nenhum dos dois grupos. O grupo DP somente usou essa fonte na época seca. Isso pode ser explicado pelo alto custo no acesso e a esse alimento (Ydenberg, Brown & Stefens, 2007; Bednekoff, 2007) e o alto custo de doenças, pelo perigo do alimento estar estragado. No caso do Bosque das Laranjeiras, os alimentos estão ensacados e misturados com outros lixos domésticos, o que pode dificultar o acesso a eles. Também encontramos cães, que podem predar os macacos-prego, como observado por Oliveira, Linares, Corrêa, Chiarello (2008). Então a estratégia de se alimentar de lixo pode ser uma estratégia de maior custo, sendo evitada pelos macacos-prego, como encontrado em Saj *et al* (1999) para Vervets ladrões de lavoura. Essa fonte também pode ser considerada fortemente ansiogênica para os animais, já que eles têm que se expor a predadores (Fuentes & Hockings, 2006). Por isso, somente o grupo CI, dominado pelo grupo DP, usava essa fonte o ano todo. Como eles não tinham um acesso fácil a melhor fonte, eles utilizavam a fonte onde teriam maior risco de serem predados por cães ou injuriados por humanos.

A grande importância desse estudo é observar como as fontes de alimentos antrópicos podem mudar o comportamento dos animais em contato com elas. A partir desse conhecimento, podemos planejar estratégias de manejo. O grande problema nessa área de estudo certamente é o acesso às lixeiras. Dentro desse lixo são encontrados materiais cortantes como vidros e latinhas, além de lixo doméstico contaminados com fezes humanas, além do mais, esses alimentos possuem uma quantidade grande de glicose

e colesterol e seu consumo excessivo pode levar os animais a desenvolverem doenças crônicas como colesterol alto e diabetes (Saito, Brasileiro, Almeida & Tavares, 2010).

Havia uma reclamação antiga dos moradores de que macacos invadiam suas casas, o que foi constatado durante estudos anteriores, porém não observado durante esse estudo. Provavelmente, foi a partir dessas invasões recorrentes que surgiu o hábito dos moradores de deixar alimento para os macacos, já que era argumentado que os macacos estavam com fome (relato do Sr. G.). Rocha (2003) já relata a existência de aprovisionamento, só que na época era feito com pães. Então, é necessário que se programe alguma estratégia de manejo que seja acompanhada sistematicamente e que impeça os macacos de entrarem em contato com o lixo e invadam as casas.

Riley et al (2013) sugerem para *Macaca tonkeana* que roubam lavouras, que o estudo dos alimentos antrópicos, seus nutrientes e valor energético podem mostrar quais características atraem os primatas. A partir desse conhecimento, pode-se recomendar o aprovisionamento de frutos naturais, que possuem características semelhantes a essas fontes antrópicas, plantados em anel em volta da fonte alimentar, que no caso do nosso estudo seria as bordas do parque, onde ficam as lixeiras e as casas. Além de que é necessário projetar lixeiras que impeçam que os macacos entrem em contato com o lixo e que sejam de fácil manuseio por moradores e lixeiros.

Com relação aos alimentos deixados por humanos, é necessário um trabalho de conscientização com os moradores do entorno, que pouco eram informados, a não ser por uma placa que indicava a proibição de se jogar lixo no parque. Não houve nenhum tipo de ação do poder público nem para informar a existência dos macacos naquele fragmento, nem para informar da proibição, e de que esse ato não é necessário nem benéfico aos animais. A única tentativa de manejo que foi implementada foi o aprovisionamento dos animais em plataformas (*vide* métodos) que teve sua eficiência em diminuir o contato

com alimentos industriais, potencialmente mais danosos ao animal (Camargo, 2007), limitada a poucos dias na semana. Esse problema persiste em vários locais de Goiânia, como já documentado por Vieira (2010) e pelo site G1 no Parque Areião (www.g1.com/goiás/.../menina_ de_dois_anos_atacada_por_macaco_em_parque_em_goiania.html, acessado em 19/07/2012).

Conclusão

O consumo de alimentos antrópicos modifica o orçamento de tempo dos macacos-prego, porém ainda não é conclusivo o quanto e exatamente como isso acontece. Ainda não existem estudos em populações pouco impactadas do cerrado, principalmente, para *Sapajus libidinosus*. É necessário que estudos sejam feitos como experimentos naturais, ou seja, no mesmo local de estudo com grupos com diversos tipos e níveis de impacto, como feito por McKinney (2011), para *Cebus capucinus*, Jaman & Huffman (2012) para *Macaca mulata*, El Alami et al (2012) para *M. sylvanus*, entre outros estudos.

Os grupos também são impactados de maneira diferencial. O grupo DP é dominante ao grupo CI, por isso possui acesso prioritário às fontes. Como as fontes na borda sudeste são mais vantajosas, eles permanecem nesse local e as defendem. Por isso, o grupo CI é impelido à forragear nas fontes de alimento nativo e utilizar uma estratégia com maiores custos e risco de predação, que é a utilização do lixo.

Mais estratégias de manejo tem que ser projetadas e testadas, para termos uma maneira de tratar o problema das interações conflituosas causadas pela busca desses alimentos antrópicos corretamente. Inclusive algumas estratégias voltadas para a população humana local são necessárias, como ações de conscientização sobre até mesmo à existência desses animais, suas necessidades alimentares e suas interações com humanos.

Referências no texto original