



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

JULIA DOS SANTOS GUTIERRES

**USO DE FERRAMENTAS NA QUEBRA DE SEMENTES  
POR MACACOS-PREGO-PRETOS  
(*Sapajus nigritus cucullatus*) EM VIDA LIVRE**

---

Londrina  
2023

JULIA DOS SANTOS GUTIERRES

**USO DE FERRAMENTAS NA QUEBRA DE SEMENTES  
POR MACACOS-PREGO-PRETOS  
(*Sapajus nigritus cucullatus*) EM VIDA LIVRE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Ana Paula Vidotto Magnoni

Londrina  
2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

G984u Gutierrez, Julia dos Santos.  
Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos-prego (*sapajus nigritus cucullatus*) em vida livre / Julia dos Santos Gutierrez. - Londrina, 2023.  
58 f. : il.

Orientador: Ana Paula Vidotto Magononi.  
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2023.  
Inclui bibliografia.

1. Uso de ferramentas - Tese. 2. Macacos-prego - Tese. 3. Quebra de sementes - Tese. 4. Primatas - Tese. I. Vidotto Magononi, Ana Paula. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 574

JULIA DOS SANTOS GUTIERRES

**USO DE FERRAMENTAS NA QUEBRA DE SEMENTES POR  
MACACOS-PREGO-PRETOS (*Sapajus nigritus cucullatus*)  
EM VIDA LIVRE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ana Paula Vidotto  
Magnoni  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

---

Prof. Dr. Lucas de Moraes Aguiar  
Universidade Federal do Paraná – UFPR

---

Prof. Dr. Hernando Borges Neves Filho  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 28 de fevereiro de 2023.

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente à minha orientadora Ana Paula Vidotto Magnoni, pela oportunidade na realização deste estudo e por todo o suporte, acadêmico e pessoal, durante esta trajetória.

Aos membros do laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LECA), por cada uma das trocas de conhecimento, auxílio em diversas questões, pelos campos, cafés e risadas.

À gestão do Parque Municipal Arthur Thomas, que viabilizou a ocorrência da pesquisa.

Aos meus amigos, que estiveram presentes e sempre dispostos a me auxiliar em diversos âmbitos, e por terem proporcionado a leveza necessária durante esses anos.

À toda minha família, que me incentivou e não mediu esforços para que eu fosse capaz de concluir essa etapa. Principalmente à minha mãe, cujo seu suporte foi fundamental, que além de mãe, é uma grande amiga. Ao meu pai, infelizmente não mais presente fisicamente, a quem dedico todo meu esforço e a quem sempre amarei e serei grata.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

GUTIERRES, Julia dos Santos. **Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) em vida livre**. 2023. 58 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, 2023.

## RESUMO GERAL

O uso de ferramentas em primatas ocorre em diferentes contextos, como forrageio, comunicação e defesa. Na alimentação, as ferramentas de quebra com objetivo de acessar o endosperma das sementes é um comportamento habitual de certas populações de primatas em vida livre. Em macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) há apenas um registro de uso de ferramentas de quebra, na década de 1990. Sendo assim, investigamos sistematicamente os sítios de quebra utilizados por esta população, através de registros indiretos e análise de vestígios resultantes da atividade de quebra, em um parque urbano, remanescente de Mata Atlântica. Localizamos e identificamos os sítios de quebra através de busca ativa, e medimos e pesamos as ferramentas envolvidas na atividade de quebra, e o material disponível na superfície do ambiente. Além disso, coletamos os remanescentes de sementes ou frutos que foram processados para identificação da espécie vegetal. Após a identificação, medimos a distância entre o sítio de quebra e o indivíduo vegetal mais próximo, pertencente a mesma espécie da semente ou fruto que é processado no sítio. Testamos as seguintes hipóteses: 1) Os martelos encontrados nos sítios de quebra diferem em peso e tamanho dos disponíveis no ambiente; 2) A distância entre o sítio de quebra e a espécie vegetal, influencia no processamento das sementes/frutos; 3) O material e peso das ferramentas tem relação com a semente ou fruto da espécie vegetal que é ali quebrada. Registramos 205 sítios de quebra e identificamos três espécies vegetais processadas, sendo *Syagrus romanzoffiana* (jerivá), *Acrocromia aculeata* (macaúba) e *Terminallia catappa* (chapéu de praia). O tamanho e peso dos martelos diferiram significativamente dos materiais dispersos na superfície da área de estudo, sendo maiores para os martelos. A maior parte dos sítios de quebra estão presentes em áreas próximas ao indivíduo vegetal, potencialmente fornecedor do recurso alimentar processado. Nossos dados indicam uso habitual de ferramentas de quebra na população e escolha ativa dos martelos utilizados na quebra de sementes, em relação ao material disponível no ambiente. Do mesmo modo, há evidência de que os sítios de quebra são escolhidos próximos aos indivíduos vegetais que fornecem o recurso alimentar processado, e que há influência das características das ferramentas na quebra das espécies vegetais. Este trabalho mostra a importância de estudos sobre o uso de ferramentas nesta população, por ser a única em vida livre da espécie que é conhecida até o momento por utilizar-se de ferramentas de quebra.

**Palavras-chave:** Escolha ativa; Parque urbano; Processamento de sementes; Sítios de quebra; Uso habitual.

GUTIERRES, Julia dos Santos. **Tool use to crack seeds by free black-horned capuchin monkeys (*Sapajus nigritus cucullatus*)**. 2023. 58p. Dissertation (Master's degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2023.

## GENERAL ABSTRACT

Tool use in primates occurs in several contexts, including foraging, communication, and defence. In foraging, using tools to access seed endosperm is a common behaviour in certain primate populations in the wild. In black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus cucullatus*), there is only one record of tool use to crack seeds in the 1990s. Therefore, we systematically investigated the sites used to crack seeds used by this population in an urban park, a remnant of the Atlantic Forest, through indirect records and analysis of the remnants resulting from the activity. We located and identified the sites by active search, and measured and weighed the tools involved in the cracking activity and the material available on the surface of the environment. We also collected the remnants of seeds or fruits, which were processed to identify the plant species. After identification, we measured the distance between the site and the nearest plant individual of the same species. The following hypotheses were tested: 1) The hammers found at the sites differ in weight and size from those materials available in the environment; 2) The distance between the site and the plant species influences the processing of the seeds/fruits; 3) The material and weight of the tools are related to the seed or fruit of the plant species broken. We recorded 205 sites and identified three plant species: *Syagrus romanzoffiana* (jerivá), *Acrocromia aculeata* (macaúba) and *Terminallia catappa* (chapéu de praia). The size and weight of the hammers differed significantly from the materials spread on the surface of the study area, being larger for the hammers. Most of the sites are present in areas close to the plant individual, potentially provider of the processed food resource. Our data indicate habitual use of tools to crack seed in the population and active choice of the hammers used in relation to the material available in the environment. There is also evidence that the sites are chosen close to the plant individuals that provide the food resource being processed, and that there is influence of tool characteristics on the breaking of plant species. This work highlights the importance of studying tool use in this population, as it is the only free-living population of the species known to use breaking tools.

**Keywords:** Active choice; Breaking seeds; Cracking seeds; Habitual use; Urban park.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa contendo a localização do Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. A localização dos sítios de quebra, utilizados por macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) levantados neste estudo estão representados pelos pontos em vermelho. Escala=200m .....36
- Figura 2** – Sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. a) bigorna e martelo de rocha, fruto de *Terminalia catappa*; b) bigorna de concreto e martelo de rocha, semente de *Acrocomia aculeata*; c) bigorna e martelos de rocha, semente de *Syagryus romanzoffiana*; d) bigorna de tronco e martelo de concreto, semente de *Syagryus romanzoffiana*. .....40
- Figura 3** – Porcentagem da ocorrência dos tipos de materiais disponíveis no ambiente, e dos materiais das bigornas e martelos dos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus* no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, Sul do Brasil. A) ocorrência de rocha; B) ocorrência de concreto; C) ocorrência de tijolo; D) ocorrência de tronco .....42
- Figura 4** – Comparação entre as médias de comprimento, espessura, largura e peso dos martelos encontrados nos sítios de quebra de *Sapajus nigritus cucullatus*, e dos materiais disponíveis amostrados de forma aleatória no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, Sul do Brasil. As medidas estão logaritimizadas ....43

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Dimensões das bigornas e dos martelos dos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigrinus cucullatus*, e do material disponível no ambiente, do Parque Municipal Arthur Thomas. Os resultados estão expressos em média  $\pm$  desvio padrão, variação.....40
- Tabela 2** – Materiais disponíveis na superfície do ambiente, suas densidades e frequências (%) amostrados pelas parcelas, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Foram consideradas para essa amostragem materiais maiores que 2cm em seu maior eixo .....41
- Tabela 3** – Dimensões dos martelos encontrados nos sítios de quebra por *Sapajus nigrinus cucullatus* de acordo com a ocorrência das sementes ou frutos das três espécies vegetais identificadas, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados estão expressos em média  $\pm$  desvio padrão e a variação.....43
- Tabela 4** – Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Syagrus romanzoffiana* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigrinus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se apresentam em negrito. ....44
- Tabela 5** – Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Acrocomia aculeata* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigrinus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se apresentam em negrito. ....44
- Tabela 6** – Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Acrocomia aculeata* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigrinus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se

apresentam em negrito .....45

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

°C	Graus celsius
Cfa	Clima subtropical úmido
cm	Centímetros
m <sup>2</sup>	Metros quadrados
mm	Milímetros
km	Quilômetros
kg	Quilo
ha	Hectares
PMAT	Parque Municipal Arthur Thomas

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>APRESENTAÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>13</b>
2.1	REFERÊNCIAS .....	22
<b>3</b>	<b>Capítulo 1. Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos- prego (<i>Sapajus nigritus cucullatus</i>) em vida livre.....</b>	<b>30</b>
	AGRADECIMENTOS .....	30
	RESUMO .....	31
	DESTAQUES .....	32
	INTRODUÇÃO .....	32
	MATERIAL E MÉTODOS.....	34
	Área de Estudo.....	34
	Sujeitos de Estudo .....	35
	Coleta de Dados.....	36
	Análise de dados.....	38
	RESULTADOS .....	39
	DISCUSSÃO .....	45
	CONCLUSÕES.....	50
	REFERÊNCIAS .....	51

## 1. APRESENTAÇÃO

O documento a seguir pertence a dissertação de mestrado em Ciências Biológicas da discente Julia dos Santos Gutierrez, constituído por uma introdução geral, para fins de contextualização do tema abordado e abaixo, o desenvolvimento de um único capítulo, intitulado: “Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos-prego (*Sapajus nigritus cucullatus*) em vida livre”, que será elaborado na forma de artigo científico seguindo as normas de submissão do periódico “Animal Behaviour”, no qual será submetido para publicação.

## 2. INTRODUÇÃO GERAL

O uso de ferramentas consiste no emprego de objetos externos soltos no ambiente ou manipuláveis, com a finalidade de alterar de forma eficiente a posição, forma ou condição de outro objeto ou organismo. Ou ainda, quando o próprio indivíduo é capaz de manipular a ferramenta com orientação adequada e eficaz (Shumaker et al., 2011). As relações consideradas como uso de ferramentas podem ser classificadas como de primeira ou segunda ordem, sendo que a ordem está relacionada à quantidade de relações entre a superfície e os recursos, com a finalidade de atingir um objetivo (Fragaszy et al., 2004a).

As relações de primeira ordem são aquelas onde ocorre a interação entre dois objetos e podem ser relações estáticas ou dinâmicas. Um exemplo de relação de primeira ordem estática é bater com uma rocha em uma semente que se encontra fixa em uma superfície, enquanto bater com uma rocha em uma noz solta, é exemplo de uma relação dinâmica. As relações de segunda ordem que envolvem três objetos podem ser categorizadas como relações sequenciais ou simultâneas. Como exemplo de relação sequencial, é possível citar a utilização de rocha para bater em uma semente posicionada em uma segunda rocha, enquanto um exemplo de relação simultânea, seria bater com uma rocha em semente posicionada em uma superfície e ao mesmo tempo estar segurando esta semente (Fragaszy et al., 2004a).

A ocorrência de atividades relacionadas ao uso de ferramentas em animais, pode ser resultado das interações complexas entre variáveis ambientais, sociais (Mendes et al., 2015) e biológicas que permitem o desenvolvimento da atividade, como por exemplo, o tamanho cerebral, que propicia uma complexidade de comportamentos (Fragaszy et al., 2004a). Outro ponto importante relacionado ao surgimento do uso de ferramentas, principalmente as de quebra, é a terrestrialidade, já que quanto mais tempo os animais passam no solo, maiores são as chances de encontrarem ferramentas potenciais e de que alimentos sejam processados (Visalberghi et al., 2005). Ao longo do tempo, surgiram algumas hipóteses para explicar o

surgimento e manutenção do uso de ferramentas ao longo do tempo, como: necessidade e oportunidade.

A primeira delas sustenta que redução na disponibilidade de recursos alimentares, ou as suas variações de oferta, direcionaria ao surgimento do uso de ferramentas. Como exemplo, em estações secas, a escassez de alimentos preferidos levaria ao comportamento de uso, já que os indivíduos teriam a necessidade de aprender a se alimentar de um outro recurso (Barret et al., 2018; Falótico et al., 2017a; Koops, et al., 2013; Sanz & Morgan, 2013). A segunda hipótese sustenta que a exposição repetida de condições ideais, como a alta disponibilidade de recursos alimentares, inclusive dos que necessitariam de ferramentas para serem acessados, aliado ao encontro da disponibilidade de materiais potencialmente utilizáveis, levariam ao uso de ferramentas (Barret et al., 2018; Fox et al., 1999; Spagnoletti et al., 2012). Como exemplo da hipótese da oportunidade, é possível citar períodos em que há grande disponibilidade de frutos resistentes em locais em que há presença de uma variedade de material lítico no ambiente. Esta última hipótese foi corroborada (Spagnoletti et al., 2012) a partir da análise de disponibilidade de alimentos e uso de ferramentas de quebra.

O uso de ferramentas ocorre em diferentes grupos de primatas, incluindo humanos e não-humanos. Os primeiros registros relacionados a alimentação em primatas não-humanos foram do uso de gravetos por chimpanzés para capturar formigas arbóreas (Goodall, 1963) e no interior de formigueiros terrestres (McGrew, 1974). O uso de ferramentas também foi descrito em gorilas de vida livre, utilizando um tronco para estabilizar alimentos durante o processo de ingestão (Breuer et al., 2005).

Em relação aos primatas das Américas, as ferramentas utilizadas podem estar presentes nos comportamentos de forrageio, comunicação e defesa (Fragaszy et al., 2004b). Em relação ao forrageio, na subfamília Callitrichinae, indivíduos de mico leão-dourado (*Leontopithecus rosalia rosalia*) foram observados utilizando gravetos e antenas de rádios

colares na retirada de cascas de árvores e uso como sonda, possivelmente para capturar invertebrados (Stoinski & Beck, 2001). Nos caiararas e macacos-prego que fazem parte da subfamília Cebinae, que compreende respectivamente os gêneros *Cebus* e *Sapajus*, há para o primeiro, registros de manipulação de folhas em *Cebus albifrons* a fim de obter água em locais de acesso limitado (Phillips, 1999) e para manipulação de artrópodes em *Cebus imitator* (Perry & Manson, 2008), além da utilização de rochas como ferramentas em ambientes costeiros, para a quebra de itens alimentares encapsulados, como frutos, caranguejos e caracóis (Barrett et al., 2018; Monteza-Moreno et al, 2020).

O uso de ferramentas com o objetivo de quebra de frutos e/ou sementes para acessar o interior comestível é descrito em Catarrinos para humanos, chimpanzés e macacos caranguejeiros (*Macaca fascicularis*), e em Platyrrinos para caiararas e macacos-prego (Boesch et al., 2017; Falótico et al., 2022; Fragasky et al., 2010b; Monteza-Moreno et al, 2020). As finalidades do uso de ferramentas descritas para humanos e chimpanzés são mais amplas do que para os macacos, porém em macacos caranguejeiros também há registros do processamento de presas marinhas com conchas (Gumert & Malaivijitnond, 2012; Gumert & Malaivijitnond, 2013), ou não (Haslam et al., 2016).

Quando se discute a respeito do uso de ferramentas de quebra é importante definir o termo “sítios de quebra”, sendo os locais onde ocorre o processamento dos itens alimentares. Sendo assim, nos sítios de quebra são encontradas as ferramentas envolvidas na atividade e vestígios dos alimentos que foram submetidos a quebra. A identificação desses sítios é realizada através da análise das superfícies de rochas que apresentam marcas de uso, como fraturas e pontos de impacto e a presença de resquícios dos recursos alimentares na superfície ou ao redor do local de quebra. Os sítios de quebra podem ser utilizados por longos períodos ou serem abandonados após certo tempo (Canale et al., 2009).

Nos sítios de quebra podem ser encontradas dois tipos de ferramentas: bigornas e

martelos. As bigornas são superfícies geralmente horizontais, constituídas na natureza por rocha ou madeira, que são utilizadas para apoiar sementes e frutos encapsulados, possuindo, portanto, indicações desse uso, como algumas fissuras, marcas e depressões. Além disso, nas próprias bigornas ou ao redor delas são encontrados vestígios do recurso alimentar que foi processado. Já os martelos são também materiais geralmente compostos de rocha ou madeira, menores que as bigornas, que podem ser carregados até o sítio de quebra e que também podem apresentar marcas de uso. Os macacos seguram os martelos com as mãos a fim de bater contra o alimento e acessar seu interior comestível (Mendes et al., 2015).

O gênero *Sapajus*, contempla as espécies de macacos-prego, como são popularmente conhecidos, que apresentam tufo de pelo (“topete”) evidentes na região superior da cabeça e corpo e crânio mais robustos, além de evidente dimorfismo sexual, quando comparado ao gênero *Cebus* (Fragaszy et al., 2004a; Lynch-Alfaro et al., 2012). A distribuição geográfica de *Sapajus* ocorre em praticamente toda a América do Sul (Salles et al., 2018), como no Brasil, Colômbia, Equador, Bolívia, Peru, Suriname, Guianas, Paraguai e Argentina. Os comportamentos de forrageio e alimentação incluem processos de localização, obtenção, manipulação, processamento e ingestão (Salles et al., 2018), principalmente de frutos, invertebrados e pequenos invertebrados. É possível que as espécies e populações pertencentes ao gênero supracitado, possam desenvolver preferências alimentares e de processamento próprios, como por exemplo, o uso de ferramentas (Fragaszy et al., 2004a).

A maior concentração de registros de uso de ferramentas relacionadas ao forrageio no gênero *Sapajus* se encontra em *Sapajus libidinosus*, como o uso de ferramentas de quebra (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Mendes et al., 2015; Spagnoletti et al., 2011; Visalberghi et al., 2009), de escavação de tubérculos e raízes (Falótico et al., 2017a) e de sondas para a captura de invertebrados e vertebrados presentes em fendas de rochas ou troncos (Falótico & Ottoni, 2016). Em outras espécies do gênero, há registro de ferramentas

de quebras em *Sapajus xanthosternos* e *Sapajus flavius* (Canale et al., 2009; Emidio & Ferreira, 2012; Ferreira et al., 2009), além do uso de gravetos como sonda na captura de invertebrados por *S. flavius* (Souto et al., 2011).

As ferramentas utilizadas por *Sapajus libidinosus* no comportamento de forrageio, abrangem manipulação e ingestão de diversos recursos alimentares. O comportamento de utilização de ferramentas compostas por rocha com a finalidade de quebra parece ser um comportamento habitual observado em certas populações desta espécie (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Fragaszy et al., 2004b; Mannu & Ottoni 2009), ainda que a maioria dos registros do uso de ferramentas se concentre na região da Caatinga.

Os indivíduos podem utilizar as mesmas ferramentas mais de uma vez para diferentes funções, além de manusear as ferramentas em uma sequência ou de forma complementar para obtenção de um mesmo objetivo. Além disso, ainda pode haver a associação de ferramentas, como rochas e gravetos ou duas rochas (Mannu & Ottoni, 2009). As ferramentas de rocha são obtidas diretamente do meio em que a população habita, estando dispersas no ambiente. Entretanto, essas ferramentas também foram documentadas sendo obtidas através da separação de outras rochas presentes em conglomerados (Falótico & Ottoni, 2016; Mannu & Ottoni, 2009; Proffitt et al., 2016). É possível que a diversidade do uso de ferramentas de quebra por *S. libidinosus*, esteja associada com a disponibilidade de material lítico no ambiente, sendo que ambientes com maior disponibilidade de recursos líticos, levam à uma gama maior de uso de rochas como ferramentas para a quebra de frutos e sementes (Falótico & Ottoni, 2016).

O aprendizado do uso de ferramentas de quebra por espécies do gênero *Sapajus* está associado às relações sociais existentes. Estudos em *Sapajus apella* (Ottoni et al., 2005) e *Sapajus libidinosus* (Coelho et al., 2015), revelaram escolha ativa do indivíduo alvo a ser observado nos momentos de uso de ferramentas de quebra, havendo um indivíduo focal

preferido pelo animal não apenas a observação do socialmente mais próximo. Indivíduos adultos dominantes e os mais eficientes são observados com maior frequência em relação aos infantes e subadultos (Coelho et al., 2015). Os indivíduos observadores da atividade de quebra são bem tolerados pelos emissores da quebra, permitindo uma oportunidade social que pode influenciar positivamente no aprendizado do uso.

Alguns fatores podem influenciar na eficiência do uso de ferramentas de quebra por macacos-prego, como a massa corporal dos indivíduos, quando se trata de um recurso alvo mais resistente, já que indivíduos com maior massa corporal, que geralmente são os machos, são capazes de utilizar ferramentas mais pesadas e produzirem batidas mais eficazes (Spagnoletti et al., 2011). Os adultos possuem maior experiência devido ao tempo de vida envolvido nas ações, o que também pode influenciar na eficiência (Coelho et al., 2015). A prática, a manipulação no posicionamento da semente a ser quebrada (Fragaszy et al., 2023; Visalberghi et al., 2015), a escolha dos martelos, o controle das batidas durante a atividade e a minimização do transporte de ferramentas, também são fatores que influenciam na otimização do uso (Visalberghi et al., 2015).

A seleção de martelos a serem utilizados também pode aumentar a eficiência, como já documentado em outros estudos que sugerem a escolha ativa desta ferramenta pelos macacos-prego (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2022; Frakasgy et al., 2010a), mostrando diferença significativa entre as dimensões dos martelos e dos materiais potenciais disponíveis no ambiente (Falótico & Ottoni, 2016). Estudo em *Macaca fascicularis* mostrou que também há seleção de martelos, dependendo do recurso alimentar (Gumert & Malaivijitnond, 2013). Em chimpanzés, a seleção apresenta várias dimensões, preferindo rochas em detrimento de madeiras, martelos mais pesados quanto próximos da bigorna e mais leves quando a quebra ocorre em árvores (Sirianni et al., 2015).

O tamanho e peso dos martelos utilizados por *Sapajus libidinosus* é relacionada a

resistência dos alimentos e massa corporal dos indivíduos, sendo que os alimentos mais resistentes direcionam a escolha de martelos maiores ou mais pesados (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Ferreira et al., 2010; Fragaszy et al., 2010a,b; Spagnoletti et al., 2011). Apesar da variação de peso encontrado em martelos utilizados por macacos-prego, o maior registrado até o momento foi em *S. libidinosus*, de um martelo de mais de cinco quilos (Falótico et al., 2022), o que possivelmente exige grande esforço já que os macacos adultos possuem em média quatro quilos de massa corporal (Fragaszy et al., 2004a).

O sucesso na quebra de recursos alimentares de alta resistência já foi relacionado a massa corporal dos indivíduos e o peso dos martelos (Spagnoletti et al., 2011), o que explica a utilização de martelos que apresentam peso elevado, sendo que indivíduos que apresentam maior massa corporal, são capazes de utilizar martelos mais pesados. Além disso, a utilização desses martelos mais pesados pode ser influenciada pela sua localização em relação as bigornas, já que tanto os martelos, quanto os recursos alimentares, podem ser transportados até o sítio de quebra, havendo registros de transporte por distâncias consideráveis, tal como em média quatro metros (Fragaszy et al., 2004b; Visalberghi et al., 2007; Visalberghi et al., 2009; Visalberghi et al., 2013). O transporte de martelos e de alimentos que sofrerão a quebra exibem padrões de minimização do custo energético, aliado a proteção do recurso alimentar, já que os alimentos são coletados anteriormente e os martelos são escolhidos posteriormente, dentre os que se encontram mais próximos da bigorna (Corat et al., 2016).

No Brasil, *Sapajus nigrurus cucullatus* (Goldfuss, 1809) habita atualmente parte do Sul e Sudeste da Mata Atlântica (Vilanova et al., 2005), estando presente em florestas intactas e fragmentos florestais resultantes da expansão de atividades agrícolas e urbanização. Atualmente há proposta de revisão taxonômica da espécie, para que o epíteto seja considerado como espécie, se tornando *Sapajus cucullatus*, conforme Mittermeier et al. (2022). Por se tratar de uma proposta recente, ainda adotaremos *Sapajus nigrurus cucullatus* neste estudo.

A espécie faz parte de um grupo considerado flexível em relação a ocupação de ambientes mais perturbados, podendo responder de forma positiva em relação ao incremento na densidade das populações em regiões com níveis de fragmentação intermediário (Hendges, 2017). Os grupos são capazes de habitar áreas antropizadas, por apresentarem maleabilidade a mudanças comportamentais, alimentares e ecológicas de acordo com as características do ambiente (Aguiar et al., 2014; Lousa, 2013).

A alimentação de *Sapajus nigritus cucullatus* é classificada como onívora, generalista e oportunista. Em relação às categorias de itens alimentares, a espécie consome uma ampla gama de variedades, como folhas, seiva, sementes, flores, néctar, meristema, raízes, caules e brotos. Da mesma forma, também ocorre a ingestão de invertebrados, ovos, mel e pequenos vertebrados (Ludwig et al., 2006; Ottoni, 2009). Alguns desses itens são de difícil localização, o que envolve a necessidade de técnicas aprimoradas para o sucesso na obtenção do alimento, e provavelmente envolve interações sociais relacionadas à transferência de informações (Ottoni, 2009). Durante períodos de escassez, como em épocas de seca, indivíduos foram registrados cavando o solo para se alimentar de tubérculos de mandioca, um alimento não comumente registrado nas populações da espécie (Ludwig et al., 2006).

Apesar de existirem vários estudos sobre a Ecologia Comportamental de distintas populações de *Sapajus nigritus* (e. g. Izar et al., 2011; Mikich & Liebsch, 2014; Rasec-Silva et al., 2023; Rímoli et al., 2008; Scarry, 2013), o único registro de uso de ferramentas observado na espécie em vida livre foi realizado em um Parque Urbano em Londrina, no sul do Brasil na década de 1990 (Rocha et al. 1998), onde os indivíduos utilizavam-se de ferramentas de quebra de sementes. Tendo isso em vista, a importância deste estudo está relacionada ao fato de essa ser a única população da espécie que, em vida livre, utiliza ferramentas de quebra até então. O objetivo deste estudo foi investigar sistematicamente os sítios de quebra utilizados por esta população de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*

*cucullatus*) em vida livre. Mais especificamente, objetivou-se descrever as ferramentas dos sítios e as espécies vegetais ali quebradas, bem como quantificar e analisar suas distribuições espaciais, comparando os materiais das ferramentas com aqueles disponíveis na superfície do ambiente. Foram testadas as seguintes hipóteses: 1) Os martelos encontrados nos sítios de quebra diferem em peso e tamanho dos disponíveis no ambiente; 2) A distância entre o sítio de quebra e a espécie vegetal, influencia no processamento das sementes/frutos; 3) O material e peso das ferramentas tem relação com a semente ou fruto da espécie vegetal que é ali quebrada.

## 2.1 Referências

- Aguiar, L. M., Cardoso, R. M., Back, K. P., Carneiro, E. C. & Suzin, A. (2014). Tool use in urban populations of capuchin monkeys *Sapajus* spp. (Primates: Cebidae). *Zoologia (Curitiba)*, 31(5), 516–519. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000500012>.
- Barret, B., Monteza-Moreno, C., Dogandžić, T., Zwyns, N., Ibáñez, A. & Crofoot, M. C. (2018). Habitual stone-tool-aided extractive foraging in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Royal Society Open Science*, 5(8), Article 181002. <https://doi.org/10.1098/rsos.181002>.
- Boesch, C., Bombjaková, D., Boyette, A. & Meier, A. (2017). Technical intelligence and culture: Nut cracking in humans and chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 163(2), 339-355. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23211>.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M. & Fishlock, V. (2005). First Observation of Tool Use in Wild Gorillas. *PLoS Biology*, 3(11), Article e380. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030380>.
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E, Kierulff, M. C. M. & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 71, 366–372. <https://doi.org/10.1002/ajp.20648>.
- Coelho, C. G., Falótico, T., Izar, P., Resende, B. D. & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp.) *Animal Cognition*, 18(4), 911-919. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0861-5>.
- Corat, C., Siqueira, J. & Ottoni, E. B. (2016). Sequential organization and optimization of the nut-cracking behavior of semi-free tufted capuchin monkeys (*Sapajus* sp.). *Primates*, 57,113-121. <https://doi.org/10.1007/s10329-015-0491-1>.
- Emidio R. & Ferreira R. (2012). Energetic payoff of tool use for capuchin monkeys in the

Caatinga: variation by season and habitat type. *American Journal of Primatology*, 74, 332–343. <https://doi.org/10.1002/ajp.22009>.

Falótico, T. & Ottoni, E. B. (2016). The manifold use of pounding stone tools by wild capuchin monkeys of Serra da Capivara National Park, Brazil, *Behaviour*, 153, 421-442. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003357>.

Falótico, T., Siquiera, J. O. & Ottoni, E. B. (2017a). Digging up food: excavation stone tool use by wild capuchin monkeys. *Scientific Reports*, 7, Article 6278. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06541-0>.

Falótico T., Spagnoletti, N., Haslam, M., Luncz, L. V., Malaivijitnond, S. & Gumert, M. (2017b.) Analysis of sea almond (*Terminalia catappa*) cracking sites used by wild Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*). *American Journal of Primatology*, 79(5), Article e22629. <https://doi.org/10.1002/ajp.22629>.

Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q., Rufo, H. P. & Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Serra das Confusões National Park, Brazil. *Primates*, 59(4), 385–394. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0660-0>.

Falótico, T., Valença T., Verderane, M. P., Fogaça, M. D. (2022). Stone tools differences across three capuchin monkey populations: food's physical properties, ecology, and culture. *Scientific Reports*, 12, Article 14365. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18661-3>.

Ferreira, R. G., Emidio, R. A. & Jerusalinsky, L. (2010). Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*. 72, 270-275. <https://doi.org/10.1002/ajp.20771>.

Ferreira, R. G., Jerusalinsky, L., Silva, T. C. F., Fialho, M. S., Roque, A. A., Fernandes, A., Arruda, F. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do

Norte. *Primates*, 50, 357–362. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0156-z>.

Fox, E. A., Sitompul A. F. & Van Schaik, C. P. (1999). Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. In *The mentality of gorillas and orangutans* (Eds ST Parker, RW Mitchell, HL Miles). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Fragaszy, D., Visalberghi, E. & Fedigan, L. M. (2004a). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.

Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B. & Oliveira, M. G. (2004b). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64 (4), 359–366. <https://doi.org/10.1002/ajp.20085>.

Fragaszy, D., Greenberg, R., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P. & Liu, Q. (2010a). How wild bearded capuchin monkeys select stones and nuts to minimize the number of strikes per nut cracked. *Animal Behaviour*, 80(2), 205-214. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.018>.

Fragaszy, D., Pickering, T., Liu, Q., Izar, P., Ottoni, E. B. & Visalberghi, E. (2010b). Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour*, 79(2), 321-332. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.004>.

Fragaszy, D., Aiempichitkijkarn, N., Eshchar, Y., Mangalam, M., Izar, P. Resende, D. Visalberghi, E. (2023). The development of expertise at cracking palm nuts by wild bearded capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*. *Animal Behaviour*, 197, 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.12.008>.

Goodall, J. (1963). Feeding behaviour of wild chimpanzees: a preliminary report. *Symposia of the Zoological Society of London*, 10, 39-47.

Gumert, M. D. & Malaivijitnond, S. (2012). Marine prey processed with stone tools by Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*) in intertidal habitats. *American*

*Journal of Physical Anthropology*, 149(3), 447-457. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22143>.

Gumert, M. D. & Malaivijitnond, S. (2013). Long-tailed macaques select mass of stone tools according to food type. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, Article 20120413. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0413>.

Haslam, M., Pascual-Garrido, A., Malaivijitnond, S. & Gumert, M. (2016). Stone tool transport by wild Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 7, 408-413. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.05.040>.

Hendges, C. D., Melo, G. L., Gonçalves, a. S., Cerezer, F. O & Cáceres, N. C. (2017). Landscape attributes as drivers of the geographical variation in density of *Sapajus nigritus cucullatus* Kerr, 1792, a primate endemic to the Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 84, 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.08.007>.

Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E. Fragaszy, D. (2011). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus cucullatus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>.

Koops, K., Mcgrew, W. C. & Matsuzawa, T. (2013). Ecology of culture: do environmental factors influence foraging tool use in wild chimpanzees, *Pan troglodytes verus*? *Animal Behaviour*, 85, 175– 185. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.022>.

Lousa, T. C. (2013). *Influências dos alimentos antrópicos no comportamento e ecologia de macacos-prego* (Dissertação de mestrado). Brasília, DF: Universidade de Brasília.

Ludwig, G., Aguiar, L. M. & Rocha, V. J. (2006). Comportamento de obtenção de Comportamento de obtenção de *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae), mandioca, por *Cebus nigritus* (Goldfuss) (Primates, Cebidae) como uma adaptação alimentar em períodos de escassez. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3), 888-890. <https://doi.org/10.1590/S0101->

81752006000300039.

Lynch-Alfaro, J. W., Souza e Silva Jr., J. D. E. & Rylands, A. B. (2012). How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273–286. <https://doi.org/10.1002/ajp.22007>.

Mannu, M. & Ottoni, E. B. (2009). The Enhanced Tool-Kit of Two Groups of Wild Bearded Capuchin Monkeys in the Caatinga: Tool Making, Associative Use, and Secondary Tools. *American Journal of Primatology*, 71, 242–251. <https://doi.org/10.1002/ajp.20642>.

McGrew, W. (1974). Tool use by chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of human evolution*. 3, 501-508. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(74\)90010-4](https://doi.org/10.1016/0047-2484(74)90010-4).

Mendes F. D. C., Cardoso, R. M., Ottoni, E. B., Izar, P., Villar, D. N. A. & Markezan, R. F. (2015). Diversity of nutcracking tool sites used by *Sapajus libidinosus* in Brazilian Cerrado. *American Journal of Primatology*, 77(5), 535-46. <https://doi.org/10.1002/ajp.22373>.

Mikich, S. B. & Liebsch, D. (2014). Damage to forest plantations by tufted capuchins (*Sapajus nigritus cucullatus*): Too many monkeys or not enough fruits? *Forest Ecology and Management*, 314, 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.026>.

Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Jerusalinsky, L., Melo, F. R., Kierulff, M. C. M., Lynch, J. W., Mendes, S. L., Canale, G. R., Oliveira, L. C., Rezende, G. C., Telebi, M., Ferraz, L. P., Strier, K. B., Pissinati, A. Monkeys of the Atlantic Forest of Eastern Brazil. Pocket identification guide. (2nd ed.). *Re:wild*.

Monteza-Moreno, C. M., Dogandžić, T., Mclean, K. A., Castillo-Caballero, P. L., Mijango-Ramos, Z., Rosario-Vargas, E., Crofoot, M. C. & Barrett, B. J. (2020). White-faced capuchin, *Cebus capucinus imitator*, hammerstone and anvil tool use in riparian habitats on Coiba island, Panama. *International Journal of Primatology*, 41(8), 429–433. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00156-5>.

Ottoni, E. (2009). *Uso de ferramentas e tradições comportamentais em macacos-prego*

(*Cebus spp.*). (Tese de Livre-Docência junto à Área de Conhecimento Etologia). São Paulo, Universidade de São Paulo.

Otoni, E., Resende, B. D. & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal cognition*, 24, 215–219. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0245-8>.

Perry, S. & Manson, J. H. (2008). *Manipulative Monkeys. The Capuchins of Lomas Barbudal*. Harvard University Press, Cambridge (MA). 358pp.

Phillips, K. A. (1999). Tool use in wild capuchin monkeys (*Cebus albifrons trinitatis*). *American Journal of Primatology*, 46(3), 259–261. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)46:3<259::AID-AJP6>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:3<259::AID-AJP6>3.0.CO;2-R).

Proffitt, T., Luncz, L. V., Falótico, T., Otoni, E. B., Torre, I. de la, & Haslam, M. (2016). Wild monkeys flake stone tools. *Nature*, 539, 85–88. <https://doi.org/10.1038/nature20112>.

Proffitt, T., Luncz, V. L., Malaivijitnond, S., Gumert, M., Svensson, M. S. & Haslam, M. (2018). Analysis of wild macaque stone tools used to crack oil palm nuts. *Royal Society Open Science*, 5, Article 171904. <https://doi.org/10.1098/rsos.171904>.

Rasec-Silva, A., Bertassoni, A., Júnior, P. M. (2023). Capuchin monkey (*Sapajus spp.*) diet: current knowledge, gaps, and future directions. *Primates*. <https://doi.org/10.1007/s10329-023-01057-w>.

Rímoli, J., Strier, K. B., & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigrurus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *A Primatologia no Brasil*, 9, 130-146.

Rocha, V. J., Reis, N. L. & Sekiama, M. L. (1998). Uso de ferramentas por *Cebus apella* (Linnaeus) (Primate, Cebidae) para obtenção de larvas de Coleoptera que parasitam sementes de *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassm. (Arecaceae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(4), 945-950.

- Salles, A. Y. F., Carreiro, A. N., Medeiros, G. X., Muniz, J. A. P. C. & Menezes, D. J. A. (2018). Aspectos biológicos e comportamentais de *Sapajus libidinosus*: Revisão. *Pubvet*, *12(1)*, 1-13. <https://doi.org/10.22256/pubvet.v12n1a8.1-13>.
- Sanz, C. M. & Morgan, D. B. (2013). Ecological and social correlates of chimpanzee tool use. *Philosophical Transactions. Royal Society B*, *368*, Article 20120416. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0416>.
- Scarry, C. J. (2013). Between-group contest competition among tufted capuchin monkeys, *Sapajus nigritus cucullatus*, and the role of male resource defence. *Animal Behaviour*, *85(5)*, 931-939. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.013>.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., Beck, B. & Burghardt, G. M. (2011). *Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals (Revised and updated edition)*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Sirianni, G., Mundry, R. & Boesch, C. (2015). When to choose which tool: multidimensional and conditional selection of nut-cracking hammers in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, *100*, 152-165. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.022>.
- Souto, A., Bione, C. B. C., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D. & Schiel, N. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology Letters*, *7*, 532-535. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0034>.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2011). Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of human evolution*, *61*, 97-107. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.02.010>.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, N., Verderane, M. P., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? *Animal Behaviour*, *83(5)*, 1285-1294.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.002>.

Stoinski, T. S. & Beck, B. B. (2001). Spontaneous tool use in captive, free-ranging golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia rosalia*). *Primates*, 42(4), 319–326. <https://doi.org/10.1007/BF02629623>.

Vilanova, R., de Sousa e Silva, J., Grelle, C. E. V., Marroig, G., & Cerqueira, R. (2005). Limites climáticos e vegetacionais das distribuições de *Cebus nigrinus* e *Cebus robustus* (Cebinae, Platyrrhini). *Neotropical Primates*, 13(1), <https://doi.org/10.1896/1413-4705.13.1.14>.

Visalberghi, E., Frigaszy, D., Ottoni, E. B., Izar, P., Oliveira, M. G. & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 426–444. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20546>.

Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Silva, E. D. R., Andrade, F. R. D. Ottoni, E. B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates*, 50(2), 95-104. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0127-9>.

Visalberghi, E., Haslam, M., Spagnoletti, N. & Fragaszy, D. (2013). Use of stone hammer tools and anvils by bearded capuchin monkeys over time and space: construction of an archeological record of tool use. *Journal of Archaeological Science*, 40(8), 3222–3232. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.03.021>.

Visalberghi, E., Sirianni, G., Fragaszy, D. & Boesch, C. (2015). Percussive tool use by Taii Western chimpanzees and Fazenda Boa Vista bearded capuchin monkeys: a comparison. *Philosophical Transactions. Royal Society B*, 370, Article 2014051. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0351>.

## Animal Behaviour

Normas para submissão: Disponível em: <<https://www.elsevier.com/journals/animal-behaviour/0003-3472/guide-for-authors>>

### Uso de ferramentas na quebra de sementes por macacos-prego (*Sapajus nigritus cucullatus*) em vida livre

Julia dos Santos Gutierrez <sup>a\*</sup>

Ana Paula Vidotto Magnoni <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina

<sup>b</sup> Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Universidade Estadual de Londrina

\*Autor correspondente: Julia dos Santos Gutierrez

E-mail: [julia.gutierrez@uel.br](mailto:julia.gutierrez@uel.br)

Telefone: +55 (43) 996453889

#### Agradecimentos

Agradecemos aos membros do Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, pelo suporte durante o estudo e a Secretaria Municipal do Meio ambiente de Londrina (SEMA). Da mesma forma, agradecemos o auxílio dos membros do Herbário da Universidade Estadual de Londrina, pela contribuição na identificação das espécies vegetais e ao Prof. Dr. André Celligoi, pelo auxílio na identificação das rochas. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Declaração de conflito de interesses: nenhuma.

O uso de ferramentas em primatas ocorre em diferentes contextos, como forrageio, comunicação e defesa. Na alimentação, as ferramentas de quebra com objetivo de acessar o endosperma das sementes é um comportamento habitual de certas populações de primatas em vida livre. Em macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) há apenas um registro de uso de ferramentas de quebra, na década de 1990. Neste estudo, investigamos sistematicamente os sítios de quebra utilizados por esta população (*Sapajus nigritus cucullatus*), através de registros indiretos e análise de vestígios resultantes da atividade de quebra, em um parque urbano, remanescente de Mata Atlântica. Testamos as seguintes hipóteses: 1) Os martelos encontrados nos sítios de quebra diferem em peso e tamanho dos disponíveis no ambiente; 2) A distância entre o sítio de quebra e a espécie vegetal, influencia no processamento das sementes/frutos; 3) O material e peso das ferramentas tem relação com a semente ou fruto da espécie vegetal que é ali quebrada. Registramos 205 sítios de quebra e identificamos três espécies vegetais processadas, sendo *Syagrus romanzoffiana* (jerivá), *Acrocromia aculeata* (macaúba) e *Terminallia catappa* (chapéu de praia). Nossos dados indicam uso habitual de ferramentas de quebra na população e escolha ativa dos martelos utilizados na quebra de sementes, em relação ao material disponível no ambiente. Do mesmo modo, há evidência de que os sítios de quebra são escolhidos próximo aos indivíduos vegetais que fornecem o recurso alimentar que é processado, e de que há influência das características das ferramentas na quebra das espécies vegetais. Este trabalho mostra a importância de estudos sobre o uso de ferramentas nesta população, por ser a única em vida livre da espécie que é conhecida até o momento por utilizar-se de ferramentas de quebra.

**Palavras-chave:** Escolha ativa; Parque urbano; Processamento de sementes; Sítios de quebra; Uso habitual.

### ***Destaques***

- Ocorrência habitual de uso ferramentas em grupo de *Sapajus nigritus cucullatus*
- Os macacos realizam escolha ativa dos martelos utilizados na quebra de sementes
- Os macacos escolhem os sítios de quebra em áreas próximas ao recurso vegetal
- As espécies vegetais processadas pertencem a três gêneros distintos
- Peso e material das ferramentas são influentes na quebra das sementes

Para os primatas, além dos humanos, o uso de ferramentas durante o forrageio, particularmente as de quebras, é documentado em populações de vida livre de chimpanzés, macacos caranguejeiros (*Macaca fascicularis*), caiararas (*Cebus imitator*) e macacos-prego (gênero *Sapajus*). Apesar do amplo repertório de uso de ferramentas apresentado por humanos e chimpanzés, o uso de ferramentas de quebra pelos macacos é mais direcionado para acessar o interior comestível de frutos e de sementes, e no processamento de presas marinhas (Boesch et al., 2017; Falótico et al., 2022; Fragasky, 2010b; Falótico et al., 2017b; Proffitt et al., 2018; Gumert & Malaivijitnond, 2012, 2013; Haslam et al., 2016).

Nos macacos-prego, gênero *Sapajus*, há registros de *Sapajus xanthosternos* e *Sapajus flavius* utilizando-se de ferramentas de quebra para acessar o interior de frutos e sementes (Canale et al., 2009; Emidio & Ferreira, 2012; Ferreira et al., 2009), além do uso de gravetos como sondas para acessar invertebrados por esta última espécie (Souto et al., 2011). Ainda assim, a maior diversidade de ferramentas e a maioria dos registros de uso das ferramentas de quebra dentro dos Cebinae, se concentram em populações de vida livre de *Sapajus libidinosus* no Brasil, que além do processamento de frutos (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Mendes et al., 2015; Spagnoletti et al., 2011; Visalberghi et al., 2009;), inclui também ferramentas para escavação de tubérculos (Falótico et al., 2017a), e sondas para capturas de invertebrados e vertebrados em fendas (Falótico & Ottoni, 2016).

As ferramentas utilizadas na quebra incluem bigornas e martelos, sendo que as primeiras são superfícies normalmente planas em que o alimento é apoiado, e os martelos são geralmente menores, rochosos, os quais os macacos seguram com as mãos e os batem contra o alimento que está apoiado (Mendes et al., 2015). A eficiência da atividade de quebra pode ser aumentada através da seleção de martelos, do controle das batidas durante a atividade, do posicionamento do alimento e da minimização de transporte dos materiais (Visalberghi et al., 2015). A escolha dos martelos que são utilizados nos sítios de quebra pode ocorrer de forma ativa, como já foi sugerido em outros estudos (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2022; Fragaszy et al., 2010a;). Os martelos podem variar em tamanho e peso, inclusive de acordo com o sexo do indivíduo que o utiliza (Fragaszy et al., 2004a; Moura & Lee, 2010; Ottoni & Mannu, 2001).

A seleção das ferramentas utilizadas para quebra está associada a resistência dos alimentos, sendo que maiores resistências direcionam a escolha de ferramentas maiores e/ou mais pesadas (Falótico et al., 2018; Spagnoletti et al., 2011). O sucesso na quebra de sementes de alta resistência também tem relação com a massa corporal do indivíduo, a qual aparenta ser inclusive mais importante do que apenas o sexo, já que indivíduos que apresentam maior massa corporal são capazes de utilizar ferramentas mais pesadas (Spagnoletti et al., 2011). Os macacos-prego também são capazes de transportar rochas (Fragaszy et al., 2004b; Visalberghi et al., 2007; Visalberghi et al., 2009; Visalberghi et al., 2013) e itens alimentares até o sítio de quebra (Corat et al., 2016). Os macacos também podem primeiramente coletar o fruto e posteriormente escolher o martelo mais próximo da bigorna, diminuindo a distância de transporte (Corat et al., 2016), otimizando a relação custo-benefício.

Apesar de existirem vários estudos sobre a Ecologia Comportamental de distintas populações de *Sapajus nigritus* (e. g. Izar et al., 2011; Mikich & Liebsch, 2014; Rasec-Silva et al., 2023; Rímoli et al., 2008; Scarry, 2013), o único registro de uso de ferramentas em

ambiente natural e não experimental até então, foi realizado por Rocha et al. (1998) na área do presente estudo, registrando a atividade de quebra de sementes. Tendo isso em vista, o objetivo deste estudo foi investigar sistematicamente os sítios de quebra utilizados por esta população de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) em vida livre, fornecendo mais um exemplo desse tipo de comportamento complexo, o que é algo importante para entender comportamento de uma forma geral, em diferentes espécies. Testamos as seguintes hipóteses: 1) Os martelos encontrados nos sítios de quebra diferem em peso e tamanho dos disponíveis no ambiente; 2) A distância entre o sítio de quebra e a espécie vegetal, influencia no processamento das sementes/frutos; 3) O material e peso das ferramentas tem relação com a semente ou fruto da espécie vegetal que é ali quebrada.

## ***Material e métodos***

### ***Área de estudo***

O estudo foi conduzido no Parque Municipal Arthur Thomas – PMAT (Figura 1; 23°20'48.14"S – 51°08'31.76"W), localizado no município de Londrina - PR, Brasil (23°20'48.14"S – 51°08'31.76"W). A área de estudo é considerada urbana, sendo que a matriz ao redor do PMAT é formada em sua maior parte por ambiente urbano, inclusive há presença de barulho decorrente da cidade e presença de lixo que adentram as bordas da mata. O parque é aberto à visitação do público durante seis dias por semana.

A região está inserida no Terceiro Planalto Paranaense, apresentando diferentes tipos de solo, sendo: terra roxa estruturada, litólicos, latossolo vermelho-escuro e podzólico vermelho-amarelo (CODEL, 2022). A declividade da área varia de zero até mais de 70% em determinadas áreas. O parque está inserido na Mata Atlântica e apresenta mata secundária de Floresta Estacional Semidecidual, abrangendo 85,47 hectares (Cotarelli et al., 2008). O clima da região, segundo Koppen, é classificado como Cfa (clima subtropical úmido), apresentando

temperatura média anual entre 21,1°C e 22°C e pluviosidade média anual entre 1.600mm e 1.800mm (Nitsche et al., 2019).

No PMAT, há presença de rochas devido à própria formação geológica, que é a da Serras Gerais de rochas com origem vulcânica (ITCG, 2018) e outros materiais de origem antrópica, que foram tanto os utilizados na construção da área de visitação e administração do parque, quanto na de uma pequena usina hidrelétrica, há cerca de 80 anos, que atualmente se encontra desativada. Nossas observações empíricas indicam que o material lítico é distribuído de forma desigual e a cobertura florestal é heterogênea ao longo das regiões do PMAT.

As famílias vegetais mais representativas das fanerógamas no parque são Asteraceae, Leguminosae, Solanaceae, Bignoniaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae e Poaceae (Cotarelli et al., 2008). Dentre as espécies que potencialmente podem ser utilizadas na dieta dos macacos-prego do parque podem ser citadas as palmeiras (*Euterpe edulis*, *Syagrus romanzoffiana*, *Acrocomia aculeata*), a guajuvira, (*Cordia* spp.), a mandioca (*Manihot grahami*), o pessegueiro (*Prunus myrtifolia*), a camélia (*Camellia japonica*), uva japonesa (*Hovenia dulcis*), entre outras. Há um aglomerado de indivíduos de *Acrocomia aculeata* em uma área pequena, com cerca de 140m<sup>2</sup>.

Os macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) do local recebem suplementação alimentar, uma vez por semana, realizada pela administração do parque. São fornecidos cerca de 10kg de alimentos, geralmente frutos e tubérculos (maçã, banana, mamão cenoura, inhame e mandioca), mas cuja oferta de itens pode variar ao longo do ano. Cabe ressaltar que a suplementação não é direcionada exclusivamente aos macacos, mas também a outros mamíferos (e. g. quati, paca, tatu, gato do mato, cachorro do mato, gambá) e aves (e. g. garça, jacu e sabiá-laranjeira) que habitam a área.

### ***Sujeitos de estudo***

A população de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) que habita o

parque é formada por 51 indivíduos até a data do presente estudo, incluindo machos e fêmeas adultas, juvenis e infantes.

### *Coleta de dados*

As amostragens para buscas dos sítios de quebra ocorreram durante sete horas diárias, em três dias por semana, ao longo de 13 meses (maio/2021 - maio/2022), totalizando um esforço de aproximadamente 130km percorridos. As amostragens foram distribuídas ao longo dos meses, a fim de diminuir vieses relacionados à sazonalidade no uso dos sítios.

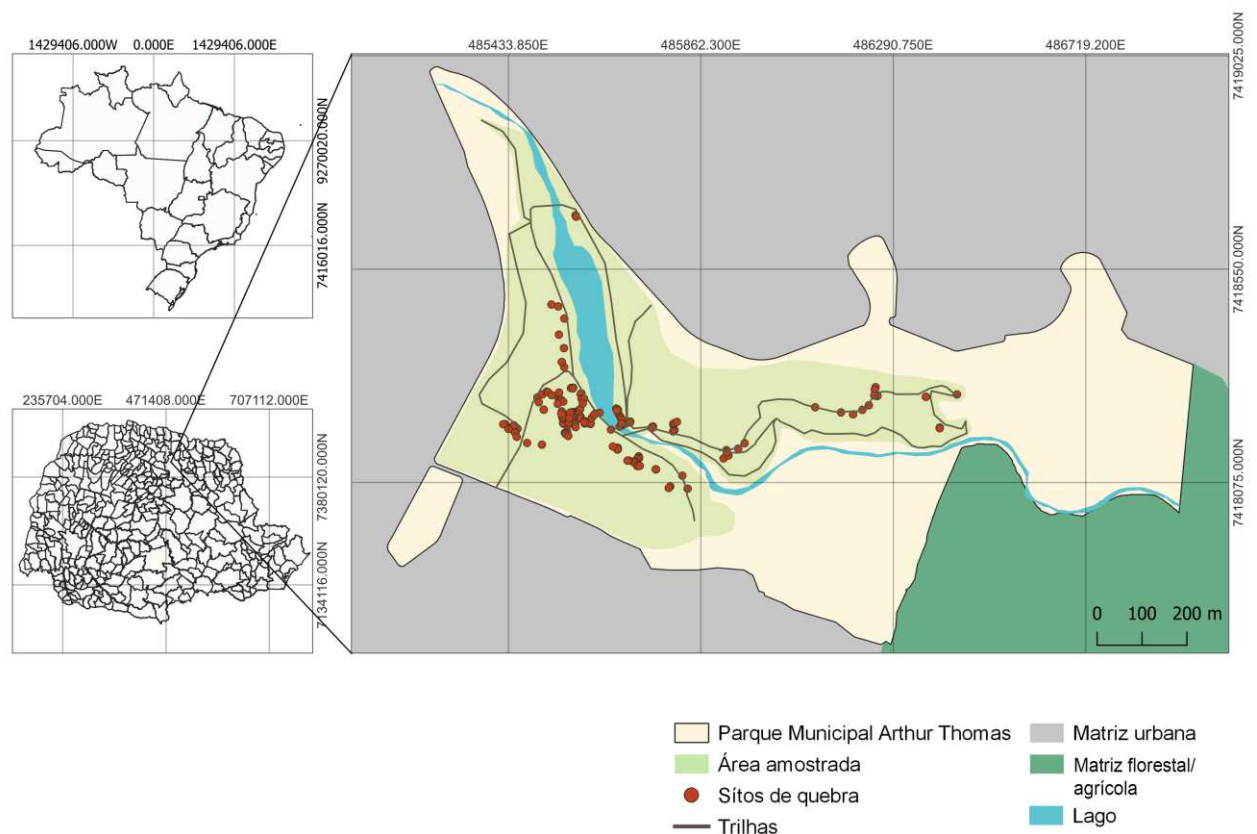


Figura 1: Mapa contendo a localização do Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. A localização dos sítios de quebra, utilizados por macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus cucullatus*) levantados neste estudo estão representados pelos pontos em vermelho. Escala=200m.

Para identificar e delimitar um sítio de quebra, utilizamos uma abordagem mais conservadora, na qual consideramos como um sítio de quebra, a presença de uma bigorna e

pelo menos um martelo acima ou ao redor desta, além de remanescentes das sementes ou frutos processados (Mendes et al., 2015; Visalberghi et al., 2013). Primeiramente, os sítios de quebra foram buscados tendo como guia, as trilhas pré-existentes no parque, e sempre que possível, perpendicularmente a partir delas, no interior da mata. Posteriormente, os sítios encontrados foram mapeados a partir de coordenadas geográficas. A amostragem ocorreu em 40,68 hectares representando cerca de 47% da extensão do PMAT (Figura 1).

Realizamos quatro amostragens, sendo a primeira quando o sítio de quebra foi localizado pela primeira vez e analisamos vestígios de atividades recentes, tais como: marcas nas bigornas e martelos e restos alimentares provenientes da atividade de quebra na superfície ou ao redor das bigornas, em um raio de 30cm (Falótico et al., 2018; Visalberghi et al., 2013). Os martelos e bigornas foram numerados com caneta permanente e corretivo líquido e deixados em campo. Nas três amostragens seguintes, os sítios foram revistos para se constatar se houve ou não novas atividades de quebra. Os remanescentes de sementes encontrados foram coletados para posterior identificação da espécie vegetal e para evitar que fossem contabilizadas novamente na próxima amostragem do sítio.

Em cada sítio de quebra, avaliamos as ferramentas realizando medições seguindo o protocolo descrito por Falótico & Ottoni (2016), com auxílio de fita métrica, paquímetro e balança. Nos martelos, aferimos o peso e medimos o comprimento, a partir do eixo mais longo. A largura e espessura, foram medidas perpendicularmente ao eixo do comprimento em três pontos. Já nas bigornas medimos o comprimento, também do eixo mais longo, e a largura, perpendicularmente ao comprimento. Para as bigornas, não aferimos peso nem determinamos a espessura, pois geralmente estavam em partes, enterradas no solo.

Para testar se o tamanho e o peso dos martelos diferiram dos materiais disponíveis na superfície do ambiente, foram sorteados 30 pontos aleatórios através do software QGIS (QGIS.org, 2022), considerando toda a extensão do parque, para a amostragem dos materiais

do ambiente. Nos casos em que o ponto sorteado estava localizado em uma área inacessível, amostramos a posição mais próxima dele. Em cada ponto traçamos parcelas de 100cm x 100cm, e medimos e pesamos todos os materiais soltos e rígidos presentes na superfície, com mais de dois centímetros no eixo principal e seguindo as medidas descritas anteriormente em Falótico & Ottoni (2016).

Os vestígios alimentares encontrados nos sítios foram coletados e identificados com auxílio do Herbário da Universidade Estadual de Londrina. Após a identificação da espécie vegetal dos itens coletados, medimos a distância do indivíduo vegetal pertencente a espécie identificada mais próximo em relação ao sítio de quebra, a uma distância máxima de 20m. Esta distância delimitada foi devido ao fato de que a mata é densa e dificulta a amostragem em distâncias maiores, além de considerarmos a maior distância registrada em outros estudos (Falótico et al., 2018; Visalberghi et al., 2007).

Para identificação do material lítico, coletamos 20 rochas, sendo 10 provenientes de sítios de quebra (assumidos como martelos) e 10 rochas que estavam presentes na superfície, de diferentes pontos na área do parque, sorteados pela metodologia descrita acima, para posterior identificação realizada por especialista.

### ***Análise de dados***

A partir da soma de vezes em que as sementes foram registradas nos sítios, calculamos a frequência de cada uma das espécies vegetais. No cálculo da densidade de sítios de quebra, dividimos o número total de sítios de quebra pela área total amostrada (40,68ha). Para calcular a densidade do material disponível, também dividimos o total de materiais presentes na superfície dos pontos aleatórios, pela área amostrada (30m<sup>2</sup>).

Considerando que os dados não apresentaram distribuição normal, comparamos as medidas dos martelos e materiais disponíveis na área de estudo pelo teste de Mann-Whitney, e o peso dos martelos utilizados no processamento de cada espécie vegetal nos sítios pelo teste

de Kruskal-Wallis.

Para avaliar a influência entre variáveis amostradas e as espécies vegetais processadas nos sítios, construímos Modelos Lineares Generalizados (GLM) com distribuição binomial, para cada uma das espécies encontradas, testando como variável resposta a presença ou ausência das sementes de cada espécie vegetal nos sítios de quebra, e as seguintes variáveis explicativas: medidas das ferramentas (comprimento, largura, espessura e peso), materiais das ferramentas e proximidade do recurso vegetal. Não testamos a influência da proximidade do sítio de quebra em relação os indivíduos de *Acrocomia aculeata*, já que a localização destes está concentrada em uma pequena área, assim como os sítios de quebra em que estas sementes foram encontradas. Utilizamos o método de seleção de modelos baseado no critério de informação de Akaike (AIC), para escolha dos modelos com maior poder explicativo. Foram realizadas análises de resíduos e teste de dispersão para todos os modelos.

Todas as análises foram realizadas no software RStudio (R Core Team, 2022).

### ***Resultados***

Registramos 205 sítios de quebra, incluindo 205 bigornas e 299 martelos (Figuras 1 e 2). A variação entre as quantidades se deve ao fato de que em alguns sítios mais de um martelo foi identificado, variando entre um a quatro. Em alguns casos, também foi identificado o mesmo martelo sendo utilizado em bigornas diferentes.

As medidas das bigornas, martelos e materiais disponíveis na área de estudo estão apresentadas na Tabela 1. A densidade de sítios de quebra encontrada foi de 5,03/ha e a densidade de materiais disponíveis no ambiente foi de 7,33/m<sup>2</sup> (Tabela 2).

As bigornas em sua maioria foram compostas por rocha (78,60%), seguido de concreto (21,07%) e tronco de árvore cortado (0,33%). No caso dos martelos, foram constituídos por rocha, concreto e tijolo, com frequências de 85,95%, 13,04% e 1%, respectivamente. Os

materiais disponíveis amostrados partir dos pontos aleatórios, também foram em sua maioria compostos por rocha (Figura 3, Tabela 2). Todas as rochas amostradas foram basaltos.



Figura 2: Sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. a) bigorna e martelo de rocha, fruto de *Terminalia catappa*; b) bigorna de concreto e martelo de rocha, semente de *Acrocomia aculeata*; c) bigorna e martelos de rocha, semente de *Syagrus romanzoffiana*; d) bigorna de tronco e martelo de concreto, semente de *Syagrus romanzoffiana*.

	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)	Peso (g)	Total
Bigornas	504,25 ± 1.062,32 120,50 - 12.000,00	234,61 ± 132,41 69,07 - 1.000,00	-	-	205
Martelos	95,74 ± 27,44 8,85 - 214,00	58,39 ± 16,47 9,87 - 149,00	45,44 ± 13,75 13,00 - 106,00	464,86 ± 410,20 42,00 - 3.659,00	199
Material disponível	74,05 ± 32,83 26,90 - 189,00	46,24 ± 19,74 15,90 - 110,50	35,35 ± 15,97 10,20 - 97,10	277,75 ± 413,66 8,00 - 2.275,00	220

Tabela 1: Dimensões das bigornas e dos martelos dos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, e do material disponível no ambiente, do Parque Municipal Arthur Thomas. Os resultados estão expressos em média ± desvio padrão, variação.

	N	Densidade (material/m <sup>2</sup> )	%
<b>Material disponível</b>	220	7,33	-
Rocha	213	7,10	96,82%
Concreto	2	0,06	0,91%
Tijolo	5	0,16	2,27%

Tabela 2: Materiais disponíveis na superfície do ambiente, suas densidades e frequências (%) amostrados pelas parcelas, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Foram consideradas para essa amostragem materiais maiores que 2cm em seu maior eixo.

Embora a composição do material entre os martelos e as rochas disponíveis no ambiente seja similar, há diferença significativa nas medidas dos martelos utilizados nos sítios de quebra e os materiais disponíveis no ambiente, em comprimento (Mann-Whitney  $U$  teste:  $U = 17982$ ,  $N_1 = 299$   $N_2 = 220$ ,  $P < 0,05$ ), largura (Mann-Whitney  $U$  teste:  $U = 19063$ ,  $N_1 = 299$   $N_2 = 220$ ,  $P < 0,05$ ), espessura (Mann-Whitney  $U$  teste:  $U = 19589$ ,  $N_1 = 299$   $N_2 = 220$ ,  $P < 0,05$ ) e peso (Mann-Whitney  $U$  teste:  $U = 17013$ ,  $N_1 = 299$   $N_2 = 220$ ,  $P < 0,05$ ), indicando que os macacos selecionaram martelos com medidas maiores que o material disponível (Figura 4).

Os vestígios alimentares encontrados nos sítios, sempre estavam secos (polpa externa ausente), e pertencem a três espécies vegetais: *Syagrus romanzoffiana* (jerivá), *Terminalia catappa* (chapéu de praia; sete copas) e *Acrocomia aculeata* (macaúba), sendo encontradas 391, 95 e 64 vezes nos sítios de quebra durante o período de estudo, respectivamente. Em *S. romanzoffiana* e *A. Aculeata* houve processamento das sementes, e em *T. catappa*, dos frutos. A partir dos vestígios analisados, percebemos que o objetivo da quebra foi de acessar o interior comestível (noz ou amêndoa) . As medidas dos martelos utilizados na quebra das sementes em cada espécie vegetal estão apresentadas na Tabela 3, e não houve diferença significativa entre as mesmas (Kruskall-Wallis teste:  $H_2 = 2,9156$ ,  $P = 0.2327$ ), indicando por esta análise que os macacos não selecionaram martelos específicos para o processamento de

cada uma das espécies vegetais.

A distância média dos sítios de quebra em relação ao indivíduo vegetal mais próximo da espécie ali processada, foi de 5,20m (n=138). Não foi detectado um indivíduo arbóreo da espécie identificada em 32,68% dos sítios de quebra. Na maioria dos sítios de quebra houve a ocorrência somente de uma única espécie identificada (95,60%, n=196), com exceção de 4,40% (n=9) deles em que identificamos a coocorrência de *S. romanzoffiana* e *T. catappa*. Além disso, em 47,80% dos sítios houve o reaparecimento de alimentos, indicando a revisita dos macacos-prego para reutilização daqueles sítios.

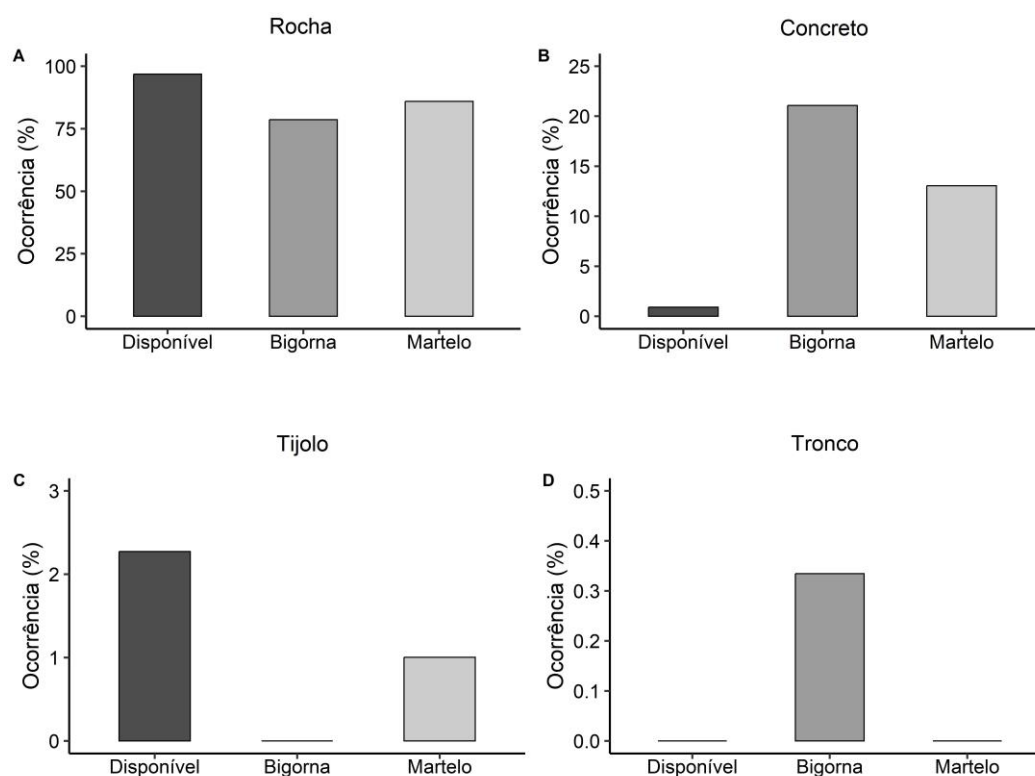


Figura 3: Porcentagem da ocorrência dos tipos de materiais disponíveis no ambiente, e dos materiais das bigornas e martelos dos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus* no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, Sul do Brasil. A) ocorrência de rocha; B) ocorrência de concreto; C) ocorrência de tijolo; D) ocorrência de tronco.

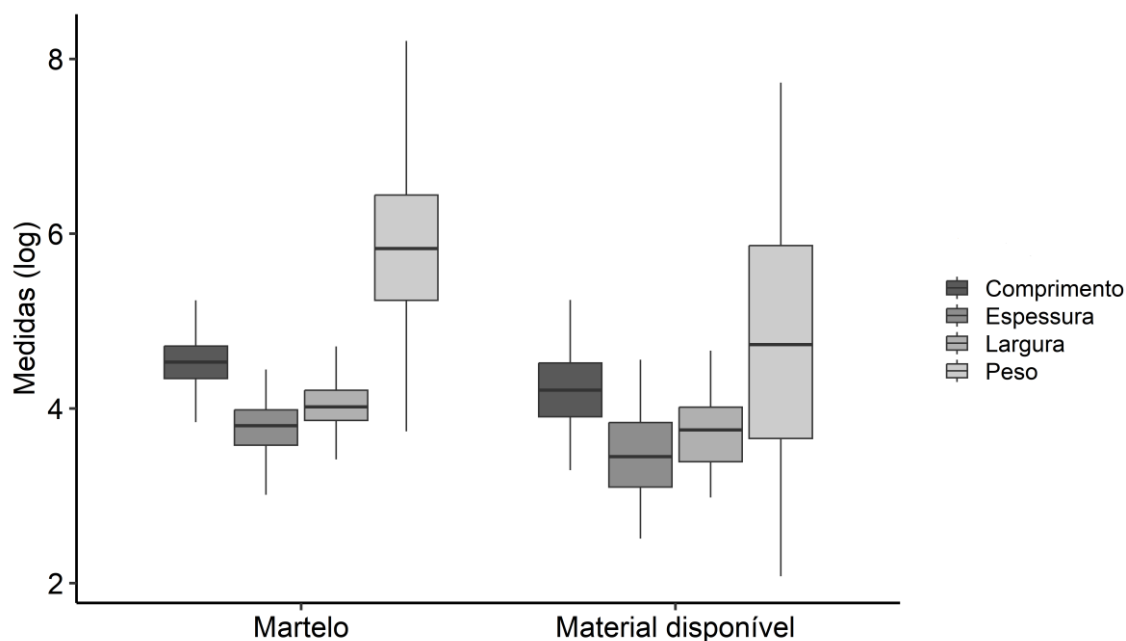


Figura 4: Comparação entre as médias de comprimento, espessura, largura e peso dos martelos encontrados nos sítios de quebra de *Sapajus nigritus cucullatus*, e dos materiais disponíveis amostrados de forma aleatória no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, Sul do Brasil. As medidas estão logaritimizadas.

Item alimentar	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)	Peso dos martelos (g)
<i>Acrocomia aculeata</i>	108,34 ± 33,44 42,00 - 214,00	56,64 ± 16,89 36,73 - 11,90	38,51 ± 12,62 19,40 - 85,20	511,46 ± 620,16 73,00 - 3659,00
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	94,42 ± 27,62 8,85 - 188,00	59,03 ± 15,73 23,69 - 130,33	47,57 ± 13,14 21,50 - 104,00	478,29 ± 376,26 47,00 - 1.986,00
<i>Terminallia catappa</i>	101,22 ± 23,44 57,80 - 147,20	61,63 ± 16,98 24,63 - 99,43	49,37 ± 16,17 15,83 - 83,77	572,08 ± 442,64 42,00 - 1836,00

Tabela 3: Dimensões dos martelos encontrados nos sítios de quebra por *Sapajus nigritus cucullatus* de acordo com a ocorrência das sementes ou frutos das três espécies vegetais identificadas, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados estão expressos em média ± desvio padrão e a variação.

Para a presença da espécie *S. romanzoffiana*, houve relação positiva entre o intercepto, as variáveis bigornas compostas de rocha, maior espessura dos martelos e proximidade do

recurso (Tabela 4). Para a presença de *A. aculeata*, houve relação positiva nas seguintes variáveis: maior comprimento dos martelos, maior largura dos martelos, maior espessura dos martelos, martelos compostos por rocha e maior peso dos martelos (Tabela 5). Por fim, para a presença de *T. catappa*, foi encontrada relação positiva no intercepto, e as seguintes variáveis: bigorna compostas de rocha, maior espessura dos martelos e proximidade do recurso (Tabela 6).

	Estimativa	Erro padrão	Z	P
(Intercepto)	-48.861,234	0,4475896	-10,917	< <b>0,05</b>
<b>Bigorna de rocha</b>	11.551,706	0,2523098	4,578	< <b>0,05</b>
Bigorna de tronco	0,0810751	11,832,705	0,069	0,945373
<b>Espessura dos martelos</b>	0,0255982	0,0075185	3,405	< <b>0,05</b>
Martelos de rocha	0,5138703	0,2786199	1,844	0,065133
Martelos de tijolo	-0,5922521	0,8288185	-0,715	0,474872
<b>Proximidade do recurso</b>	20.243,073	0,2436002	8,310	< <b>0,05</b>
Peso dos martelos	-0,0003282	0,0002459	-1,335	0,181902

Tabela 4: Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Syagrus romanzoffiana* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se apresentam em negrito.

	Estimativa	Erro padrão	Z	P
(Intercepto)	10.547,590	0,872091	1,209	0,22649
<b>Comprimento dos martelos</b>	0,0207858	0,0067822	3,065	< <b>0,05</b>
<b>Largura dos martelos</b>	-0,0411815	0,0140115	-2,939	< <b>0,05</b>
<b>Espessura dos martelos</b>	-0,0818879	0,0157478	-5,200	< <b>0,05</b>
<b>Martelos de rocha</b>	-17.313,694	0,2935198	-5,899	< <b>0,05</b>
Martelos de tijolo	0,6732727	0,7377239	0,913	0,36143
<b>Peso dos martelos</b>	0,0020575	0,0005116	4,021	< <b>0,05</b>

Tabela 5: Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Acrocomia aculeata* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se apresentam em negrito.

	Estimativa	Erro padrão	Z	P
(Intercepto)	-3.013,278	3,76E-01	-8,011	< <b>0,05</b>
<b>Bigorna de rocha</b>	-1.341,750	2,29E-01	-5,857	< <b>0,05</b>
Bigorna de tronco	-14.083,549	727.698,789	-0,019	0,984559
<b>Espessura dos martelos</b>	0,029956	7,29E-03	4,108	< <b>0,05</b>
<b>Proximidade do recurso</b>	1.565,129	0,422101	3,708	< <b>0,05</b>

Tabela 6: Resultados do GLM testando a influência de variáveis independentes sobre a presença de sementes de *Terminalia catappa* nos sítios de quebra utilizados por *Sapajus nigritus cucullatus*, no Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Estado do Paraná, sul do Brasil. Os resultados significativos se apresentam em negrito.

### **Discussão**

A presença e abundância dos sítios de quebra na área está possivelmente relacionada com a disponibilidade de material lítico e de espécies vegetais fornecedoras de frutos encapsulados, aliado a flexibilidade comportamental que os macacos-prego possuem que permite o desenvolvimento de inovações. Além do mais, o uso do solo e o forrageamento no estrato terrestre observado nos macacos-prego do PMAT, também pode ser considerado como um importante fator que contribui para o surgimento e manutenção de uso de ferramentas de quebra nesses animais (Visalberghi et al., 2005).

A movimentação das pessoas e o fornecimento de alimentos acabam atraindo os macacos deste parque urbano para o solo, possivelmente aumentando a taxa de ocupação neste estrato e a probabilidade de encontro com os materiais disponíveis. Existem outros registros na literatura do uso de ferramentas em populações urbanas em semiliberdade, tal como os macacos-prego (*Sapajus* spp.) do Parque Ecológico do Tietê em São Paulo (Ottoni & Mannu, 2001), no Bosque do Jardim Ipê em Foz do Iguaçu (*Sapajus* sp.) e no Parque Municipal do Areião em Goiânia (*Sapajus libinosus*, Aguiar et al., 2014).

A densidade encontrada de sítios de quebra (5,03/ha) apresenta um valor semelhante ao registrado em populações de *Sapajus libidinosus* (Emidio & Ferreira, 2012; Ottoni &

Mannu, 2001; Visalberghi et al., 2007). O material disponível no ambiente apresentou densidade de 7,33 materiais/m<sup>2</sup>, que representa menos da metade da densidade de rochas em outras áreas, como 19,2 no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, 16,71 no Parque Nacional da Serra da Capivara e 15,64 no Parque Nacional da Serra das Confusões (Falótico et al., 2022). Essa diferença pode explicar em parte, as distintas finalidades e frequências de uso no repertório de ferramentas líticas entre as espécies, já que para *Sapajus nigrurus cucullatus*, a disponibilidade parece menor. Entretanto, ainda existem lacunas de conhecimento sobre diversas populações de *Sapajus* para um panorama comparativo.

As diferenças encontradas entre as medidas dos martelos e dos materiais disponíveis no ambiente, suportou a hipótese de que os macacos escolhem de maneira ativa as ferramentas, uma vez que os martelos aferidos foram significativamente maiores e mais pesados do que os materiais medidos por amostragens aleatórias. A escolha ativa já foi sugerida em outros estudos (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2022; Fragaszy et al., 2010a), o que sugere uma preferência dos macacos por ferramentas mais úteis ou eficazes para determinados fins.

Em relação ao material, a maioria dos martelos e do material levantado no ambiente foi composta por rochas, que é, dentre os materiais amostrados, o com maior disponibilidade na área de estudo. Por outro lado, não se descarta a possibilidade de haver escolha ativa em relação ao material da ferramenta, já que mesmo que os macacos tenham utilizado martelos compostos de rocha, concreto e tijolo, a rocha é mais rígida entre os três e pode ser mais efetiva na quebra de sementes. Além disso, a utilização de material antrópico como ferramenta aparenta ser importante, já que a disponibilidade desse material pode estar contribuindo para a ocorrência do comportamento aparentemente frequente nesta população.

O peso médio dos martelos utilizados na quebra das sementes e frutos no PMAT é menor do que o encontrado em grande parte dos estudos, no processamento de espécies de

*Syagrus* e de *A. aculeata* por populações de *Sapajus libidinosus* (*Syagrus* - Ferreira *et al.*, 2010; Moraes *et al.*, 2014 / *A. aculeata* - Waga *et al.*, 2006). Mesmo a espécie estudada aqui (*Sapajus nigritus cucullatus*) apresentando corpo robusto (Fragaszy *et al.*, 2004a), e possivelmente sendo capaz de utilizar ferramentas mais pesadas, a disponibilidade de material parece ser mais influente. No processamento de *Terminalia catappa* o peso médio também é menor quando comparado aos martelos utilizados por grupos de macacos que habitam áreas costeiras (*Cebus capucinus* - Barrett *et al.*, 2018; *Macaca fascicularis* - Gumert & Malaivijitnond, 2013; Falótico *et al.*, 2017b). Essas diferenças encontradas podem estar relacionadas com a disponibilidade de material lítico e possíveis tradições em relação ao comportamento (Falótico *et al.*, 2022), além da massa corporal dos indivíduos que utilizam as ferramentas.

As sementes de *S. romanzoffiana* foram as que tiveram maior frequência de registros nos sítios de quebra, em todos os períodos amostrados, corroborando com a época de frutificação que pode ocorrer praticamente durante todo o ano (Begnini *et al.*, 2013). As sementes podem ser processadas tanto para o acesso ao endosperma, ou até mesmo as larvas de invertebrados presentes em seu interior, tal como sugerido por Rocha *et al.* (1998), e assim seu uso nos sítios poderia se estender por períodos mais longos. Os frutos e sementes do gênero *Syagrus* aparentam ser comuns nas atividades de quebra realizadas por macacos-prego, pois além dos registros aqui observados, já foram reportados em populações de *S. libidinosus* em regiões da Caatinga (Emidio & Ferreira, 2012; Ferreira *et al.*, 2010; Moraes *et al.*, 2014), em população de *S. xanthosternos* em localidades pertencentes a Caatinga e Cerrado e em *Sapajus* spp. em área reflorestada da Mata Atlântica (Otoni & Mannu, 2001).

Considerando o peso de indivíduos de *Sapajus nigritus cucullatus*, de 2 a 4kg (Fragaszy *et al.*, 2004a), o maior peso registrado de martelo (3659g) é tido como alto e exige grande esforço dos macacos para utilizá-lo como ferramenta. Este martelo foi utilizado na

quebra de sementes de *Acrocomia aculeata*, que possui grande quantidade de endosperma e alto valor energético de (561kcal/100g; Hiane et al., 2006), com grande quantidade de carboidratos (36%) e lipídios (28%) em sua amêndoa (Coimbra & Jorge, 2011). O esforço para utilizar ferramentas mais pesadas pode ser compensando pelo valor nutricional que é fornecido. O uso deste martelo também pode ter sido influenciado pela localização, já que é possível que estivesse em região próxima ao sítio de quebra e foi utilizado, como uma forma de minimização de gasto energético com transporte de outro material (Corat et al., 2016), ou até como uma forma de diminuir o número de batidas até atingir o objetivo de quebra.

A maior parte dos sítios de quebra estavam localizados próximos a espécies vegetais potencialmente fornecedoras das sementes processadas, principalmente para *S. romanzoffiana* e *A. aculeata*, suportando parcialmente a segunda hipótese. Esse dado pode revelar que os macacos-prego do PMAT carregam os alimentos por distâncias consideráveis até o sítio de quebra. Por outro lado, é importante salientar que o parque apresenta grande desnível de terreno, e é possível que os frutos rolem a distâncias maiores dos indivíduos vegetais fornecedores das sementes até áreas próximas aos sítios, não necessitando de um grande transporte de alimentos até o sítio de quebra, embora este tema deva ser melhor analisado.

A proximidade do recurso vegetal apresentou influência na presença de *S. romanzoffiana* e *T. catappa*, sendo que o sítio de quebra estar localizado próximo a determinado indivíduo vegetal, aumenta a chance de a semente ser quebrada naquele local, suportando a segunda hipótese testada, de que os animais otimizariam o forrageamento escolhendo sítios mais próximos dos recursos alimentares. Tendo em vista que os macacos-prego podem minimizar o gasto energético do transporte de itens (Corat et al., 2016), a escolha do sítio próximo a fonte do recurso seria uma estratégia constatada aqui para quebras de sementes de *S. romanzoffiana* e *T. catappa*. Não houve relação entre proximidade dos sítios de quebra e de indivíduos de *Acrocomia aculeata*, já que se encontram concentrados em

uma área restrita, em que 90% dos sítios de quebra dessa espécie estão localizados a uma distância máxima de 14 metros do indivíduo vegetal.

A terceira hipótese testada foi corroborada, em relação ao material e peso. De acordo com Spagnoletti et al. (2011), o material é um fator relevante na escolha destes. Nossos resultados revelam relação positiva entre as bigornas serem compostas por rochas e a presença de sementes de *S. romanzoffiana* e *T. catappa* nos sítios de quebra, sendo de certa forma já esperado já que é o material de maior dureza e maior disponibilidade no local de estudo. Houve também relação de martelos compostos por rochas e a presença de *A. aculeata*, e a explicação pode ser pelo fato de ser uma semente mais rígida que as demais (observação pessoal), e da alta disponibilidade de rochas na área onde estão concentrados os sítios de quebra utilizados no processamento de sementes desta espécie.

A relação positiva entre comprimento dos martelos, largura e peso e a presença de sementes de *A. aculeata* nos sítios também pode suportar a ideia acima. Já a espessura, que apresentou relação positiva nas três espécies, e o peso dos martelos, já foram relatados em outros estudos como variáveis que influenciam na quebra de frutos, inclusive em relação a seleção das ferramentas para determinado recurso alimentar (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Ferreira et al., 2010; Spagnolletti et al., 2011; Visalberghi et al., 2009;).

Este estudo reforça a evidência de que uso de ferramentas não está restrito a regiões áridas, como a maior parte dos estudos no Brasil, em *Sapajus libidinosus* (Falótico & Ottoni, 2016; Falótico et al., 2018; Fragaszy et al., 2004b; Mannu & Ottoni, 2009). É importante salientar que este é o único grupo de vida livre da espécie que apresenta uso de ferramentas de quebra. Alguns fatores podem influenciar nessa questão, como a alta disponibilidade de material lítico e antrópico na área, o ambiente urbano que apresenta poucos ou nenhum predador e ocorrência de provisionamento alimentar, que além de deixarem os animais com tempo mais livre, também os permitem ir ao solo com frequência.

## ***Conclusões***

O presente estudo fornece informações detalhadas a respeito das ferramentas e alimentos processados na atividade de quebra por *Sapajus nigritus cucullatus*. Foram registradas três espécies vegetais sendo, *Syagrus romanzoffiana*, *Acrocomia aculeata* e *Teminallia catappa*. Os martelos utilizados nos sítios de quebra apresentaram composição diferente do material disponível na área de estudo com potencial para ser utilizado como ferramenta, tanto em relação a tamanho (comprimento, largura e espessura) quanto ao peso. Dessa forma, sugerimos que haja escolha ativa das ferramentas utilizadas na quebra de sementes/frutos.

Parte dos sítios em que ocorreram a quebra de determinada semente/fruto não estão, próximos do potencial indivíduo vegetal fornecedor do recurso alimentar, fato que pode estar relacionado com o transporte dos recursos alimentares, bem como o desnível encontrado na área de estudo, que pode estar levando as sementes/frutos até áreas mais próximas dos sítios de quebra. Além disso, vimos que há relação entre a presença das espécies vegetais nos sítios de quebra e a localização do indivíduo vegetal, e das variáveis relacionadas ao tamanho, peso e material das ferramentas utilizadas.

É possível, que assim como em outras espécies, as finalidades de uso de ferramentas apresentem um repertório mais amplo. Ainda, estudos posteriores são necessários para o entendimento das relações sociais envolvidas na atividade de uso de ferramentas de quebra, incluindo aprendizagem e transmissão cultural, sendo possível a comparação posterior com outras populações e espécies, fornecendo melhor compreensão a respeito do desenvolvimento e ocorrência do comportamento relacionado ao uso de ferramentas.

## Referências

- Aguiar, L. M., Cardoso, R. M., Back, K. P., Carneiro, E. C. & Suzin, A. (2014). Tool use in urban populations of capuchin monkeys *Sapajus* spp. (Primates: Cebidae). *Zoologia (Curitiba)*, 31(5), 516–519. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000500012>.
- Barret, B., Monteza-Moreno, C., Dogandžić, T., Zwyns, N., Ibáñez, A. & Crofoot, M. C. (2018). Habitual stone-tool-aided extractive foraging in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Royal Society Open Science*, 5(8), Article 181002. <https://doi.org/10.1098/rsos.181002>.
- Begnini, R. M., Silva, F. R., Castellani, T. T. (2013). Fenologia reprodutiva de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) em Floresta Atlântica no sul do Brasil. *Biotemas*, 26(4), 53-60. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2013v26n4p53>.
- Boesch, C., Bombjaková, D., Boyette, A. & Meier, A. (2017). Technical intelligence and culture: Nut cracking in humans and chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 163(2), 339-355. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23211>.
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E, Kierulff, M. C. M. & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 71, 366–372. <https://doi.org/10.1002/ajp.20648>.
- CODEL. (2015). Instituto de Desenvolvimento de Londrina. Disponível em: <  
<http://codel.londrina.pr.gov.br/index.php/educacao/59-a-cidade/76-dados-geograficos-2.html#:~:text=Situado%20entre%2023%C2%B008,total%20do%20Estado%20do%20Paran%C3%A1>. Acesso em: 22 agosto 2022.
- Coimbra, M. C. & Jorge, N. (2011). Proximate composition of guariroba (*Syagrus oleracea*), jervivá (*Syagrus romanzoffiana*) and macaúba (*Acrocomia aculeata*) palm fruits. *Food Research International*, 44, 2139-2142. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.03.032>.

- Corat, C., Siqueira, J. & Ottoni, E. B. (2016). Sequential organization and optimization of the nut-cracking behavior of semi-free tufted capuchin monkeys (*Sapajus* sp.). *Primates*, 57,113-121. <https://doi.org/10.1007/s10329-015-0491-1>.
- Cotarelli, V. M., Vieira, A. O. S., Días, M. C. & Dolibaina, P. C. (2008). Florística do Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense*, 37(1,2), 123-146.
- Emidio R. & Ferreira R. (2012). Energetic payoff of tool use for capuchin monkeys in the Caatinga: variation by season and habitat type. *American Journal of Primatology*, 74, 332–343. <https://doi.org/10.1002/ajp.22009>.
- Falótico, T. & Ottoni, E. B. (2016). The manifold use of pounding stone tools by wild capuchin monkeys of Serra da Capivara National Park, Brazil. *Behaviour*, 153, 421-442. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003357>.
- Falótico, T., Siquiera, J. O. & Ottoni, E. B. (2017a). Digging up food: excavation stone tool use by wild capuchin monkeys. *Scientific Reports*, 7, Article 6278. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06541-0>.
- Falótico T., Spagnoletti, N., Haslam, M., Luncz, L. V., Malaivijitnond, S. & Gumert, M. (2017b.) Analysis of sea almond (*Terminalia catappa*) cracking sites used by wild Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*). *American Journal of Primatology*, 79(5), Article e22629. <https://doi.org/10.1002/ajp.22629>.
- Falótico, T., Coutinho, P. H. M., Bueno, C. Q., Rufo, H. P. & Ottoni, E. B. (2018). Stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) at Serra das Confusões National Park, Brazil. *Primates*, 59(4), 385–394. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0660-0>.
- Falótico, T., Valença T., Verderane, M. P., Fogaça, M. D. (2022). Stone tools differences across three capuchin monkey populations: food's physical properties, ecology, and culture. *Scientific Reports*, 12, Article 14365. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18661-3>.

Ferreira, R. G., Emidio, R. A. & Jerusalinsky, L. (2010). Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, 72, 270-275. <https://doi.org/10.1002/ajp.20771>.

Ferreira, R. G., Jerusalinsky, L., Silva, T. C. F., Fialho, M. S., Roque, A. A., Fernandes, A., Arruda, F. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. *Primates*, 50, 357–362. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0156-z>.

Fragaszy, D., Visalberghi, E. & Fedigan, L. M. (2004a). The complete capuchin: the biology of the genus *Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.

Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B. & Oliveira, M. G. (2004b). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64(4), 359–366. <https://doi.org/10.1002/ajp.20085>.

Fragaszy, D., Greenberg, R., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P. & Liu, Q. (2010a). How wild bearded capuchin monkeys select stones and nuts to minimize the number of strikes per nut cracked. *Animal Behaviour*, 80(2), 205-214. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.018>.

Fragaszy, D., Pickering, T., Liu, Q., Izar, P., Ottoni, E. B. & Visalberghi, E. (2010b). Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour*, 79(2), 321-332. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.004>.

Gumert, M. D. & Malaivijitnond, S. (2012). Marine prey processed with stone tools by Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*) in intertidal habitats. *American Journal of Physical Anthropology*, 149(3), 447-457. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22143>.

Gumert, M. D. & Malaivijitnond, S. (2013). Long-tailed macaques select mass of stone tools

according to food type. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, Article 20120413. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0413>.

Haslam, M., Pascual-Garrido, A., Malaivijitnond, S. & Gumert, M. (2016). Stone tool transport by wild Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 7, 408-413. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.05.040>.

Hiane, P. A., Baldasso, P. A., Marangoni, S. & Macedo, M. L. R. (2006) Chemical and nutritional evaluation of kernels of Bocaiuva, *Acrocomia aculeata* (jacq.) Lodd. *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 26(3), 683-689. <https://doi.org/10.1590/S0101-20612006000300031>.

ITCG - Instituto de Terras, Cartografia e Geologia do Paraná. (2018). Mapa Geológico do Grupo Serra Geral no Estado do Paraná – Nota Explicativa. 316 p.

Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E. Fragaszy, D. (2011). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus cucullatus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>.

Mannu, M. & Ottoni, E. B. (2009). The Enhanced Tool-Kit of Two Groups of Wild Bearded Capuchin Monkeys in the Caatinga: Tool Making, Associative Use, and Secondary Tools. *American Journal of Primatology*, 71, 242–251. <https://doi.org/10.1002/ajp.20642>.

Mendes F. D. C., Cardoso, R. M., Ottoni, E. B., Izar, P., Villar, D. N. A. & Marquezan, R. F. (2015). Diversity of nutcracking tool sites used by *Sapajus libidinosus* in Brazilian Cerrado. *American Journal of Primatology*, 77(5), 535-46. <https://doi.org/10.1002/ajp.22373>.

Mikich, S. B. & Liebsch, D. (2014). Damage to forest plantations by tufted capuchins (*Sapajus nigritus cucullatus*): Too many monkeys or not enough fruits? *Forest Ecology and Management*, 314, 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.026>.

- Moraes, B. S., Souto, A. S. & Schiel, N. (2014). Adaptability in stone tool use by wild capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 76(10), 967-977. <https://doi.org/10.1002/ajp.22286>.
- Moura, A. & Lee, P. Wild capuchins show male-biased feeding tool use. *International Journal of Primatology*, 31, 457-470.
- Nitsche, P. R., Caramori, P. H., Ricce, W. S. & Pinto, L. F. D. (2019). Atlas Climático do Estado do Paraná. Londrina, PR: IAPAR. Disponível em: <<https://www.idrparana.pr.gov.br/Pagina/Atlas-Climatico>> Acesso em 10 de outubro de 2022.
- Otoni, E. & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22(3), 347–358. <https://doi.org/10.1023/A:1010747426841>.
- Proffitt, T., Luncz, V. L., Malaivijitnond, S., Gumert, M., Svensson, M. S. & Haslam, M. (2018). Analysis of wild macaque stone tools used to crack oil palm nuts. *Royal Society Open Science*, 5, Article 171904. <https://doi.org/10.1098/rsos.171904>.
- QGIS.org, 2022. QGIS Geographic Information System. *QGIS Association*.
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Rasec-Silva, A., Bertassoni, A., Júnior, P. M. (2023). Capuchin monkey (*Sapajus* spp.) diet: current knowledge, gaps, and future directions. *Primates*. <https://doi.org/10.1007/s10329-023-01057-w>.
- Rímoli, J., Strier, K. B., & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *A Primatologia no Brasil*, 9, 130-146.
- Rocha, V. J., Reis, N. L. & Sekiama, M. L. (1998). Uso de ferramentas por *Cebus apella* (Linnaeus) (Primate, Cebidae) para obtenção de larvas de Coleoptera que parasitam sementes

de *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassm. (Arecaceae). *Revista Brasileira de Zoologia*, *15*(4), 945-950.

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

Souto, A., Bione, C. B. C., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D. & Schiel, N. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology Letters*, *7*, 532-535. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0034>.

Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2011). Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of human evolution*. *61*, 97-107. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.02.010>.

Visalberghi, E., Fragaszy, D., Izar, P. & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and Tool Use. *Science*, *308*, 951-952. <https://doi.org/10.1126/science.308.5724.951c>.

Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E. B., Izar, P., Oliveira, M. G. & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, *132*, 426–444. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20546>.

Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Silva, E. D. R., Andrade, F. R. D. Ottoni, E. B., Izar, P. & Fragaszy, D. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates*, *50*(2), 95-104. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0127-9>.

Visalberghi, E., Haslam, M., Spagnoletti, N. & Fragaszy, D. (2013). Use of stone hammer tools and anvils by bearded capuchin monkeys over time and space: construction of an archeological record of tool use. *Journal of Archaeological Science*, *40*(8), 3222–3232.

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.03.021>.

Visalberghi, E., Sirianni, G., Frigaszy, D. & Boesch, C. (2015). Percussive tool use by Taiï Western chimpanzees and Fazenda Boa Vista bearded capuchin monkeys: a comparison. *Philosophical Transactions. Royal Society B.* 370, Article 2014051. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0351>.

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>.