



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

FELIPE DOS SANTOS MACHADO PEREIRA

**EFEITO DE VARIÁVEIS INDIVIDUAIS NA SOCIABILIDADE
DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO-PRETOS (*Sapajus
nigrinus*) DE UM FRAGMENTO URBANO**

Londrina
2021

FELIPE DOS SANTOS MACHADO PEREIRA

**EFEITO DE VARIÁVEIS INDIVIDUAIS NA SOCIABILIDADE
DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO-PRETOS (*Sapajus
nigrinus*) DE UM FRAGMENTO URBANO**

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: Profa. Dra. Ana Paula Vidotto Magnoni.

Co-orientador: Dr. Tiago Falótico.

Londrina
2021

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

P436E Pereira, Felipe dos Santos Machado .
Efeito de variáveis individuais na sociabilidade de fêmeas de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) de um fragmento urbano / Felipe dos Santos Machado Pereira. - Londrina, 2021.
50 f. : il.

Orientador: Ana Paula Vidotto Magnoni.
Coorientador: Tiago Falótico.
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2021.
Inclui bibliografia.

1. Primates - Tese. 2. Cebidae - Tese. 3. Antropização de Habitat - Tese. 4. Socioecologia - Tese. I. Magnoni, Ana Paula Vidotto. II. Falótico, Tiago. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574

FELIPE DOS SANTOS MACHADO PEREIRA

**EFEITO DE VARIÁVEIS INDIVIDUAIS NA SOCIABILIDADE
DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO-PRETOS (*Sapajus
nigrinus*) DE UM FRAGMENTO URBANO**

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: Profa. Dra. Ana Paula Vidotto
Magnoni.
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Profa. Dra. Michele Pereira Verderame
Neotropical Primates Research Group -
Neoprego

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

Londrina, 24 de agosto de 2021.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha orientadora Prof^a Dr^a Ana Paula Vidotto Magnoni pela oportunidade de ser seu pupilo. Graças aos seus ensinamentos e a nossa amizade hoje sou um pesquisador melhor, um (futuro) professor melhor e sobretudo uma pessoa melhor. Muito obrigado, “Mami”.

Agradeço a meu co-orientador Dr. Tiago Falótico, pelos valorosos ensinamentos, tanto no comportamento animal quanto na vivência como cientista. Você é uma inspiração para mim!

Agradeço aos meus pais Guido e Edna, e meu irmão Fernando. Mesmo sem entender o que faço, sempre me apoiaram e acreditaram em mim.

Muito obrigado a minha namorada Giovanna pelo carinho, amor e todo o apoio que eu jamais pensei que receberia de qualquer pessoa. Obrigado “bezão”, eu te amo!

A minha prima Carol, agradeço por você ser tão especial e presente na minha vida, sempre acreditando em mim e me enaltecendo até quando eu acho que não mereço.

Obrigado a todos os meus amigos que me aguentaram e me apoiaram durante todos esses anos. Sem vocês eu não seria nada!

Aos membros do Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal da Universidade Estadual de Londrina, obrigado por me apoiarem durante essa jornada e por me permitirem fazer parte da jornada de vocês. Contem comigo sempre.

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

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001"

MACHADO-PEREIRA, Felipe dos Santos. **Efeito de variáveis individuais na sociabilidade de fêmeas de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) de um fragmento urbano**. 2021. 50 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2021.

RESUMO

O estabelecimento de competição intragrupo pode determinar padrões comportamentais nas interações sociais de primatas, definindo a oferta e demanda por interações de acordo com a teoria do mercado biológico. As fêmeas são comumente filopátricas, permanecendo no grupo natal e podendo estabelecer relações hierárquicas lineares e estáveis de acordo com o regime de competição que estas estão inseridas. Dessa maneira ao estudar a sociabilidade das fêmeas, também é possível acessar a relação destas com o meio ambiente e a distribuição de recurso alimentar – que pode ser impactada pela fragmentação e contato com o humano. Havendo maior competição por recursos, o poder de coerção de indivíduos dominantes dirige o ganho de *grooming* para receptores dominantes. Diante disso, este trabalho teve como objetivo analisar o efeito de variáveis individuais na expressão de *grooming* em fêmeas adultas de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) de fragmento urbano. Foi testada a hipótese de que os dominantes seriam maior alvo de *grooming* sob o pressuposto da oferta de benefícios associados ao ranking em troca de *grooming*, a hipótese *up the hierarchy* (UTH). Foram registrados comportamentos sociais afiliativos (*grooming*), agonísticos (agressões e ameaças) e eventos de tolerância no contexto alimentar através do método todas as ocorrências. Foram construídos modelos lineares generalizados (GLM) para checagem do efeito das variáveis sexo, idade, paridade de *ranking* e *status* de dominância do *groomer* sobre as taxas de *grooming*. A hipótese foi rejeitada com a variação significativa nas taxas de *grooming* sendo representada por condições onde o *groomer* era dominante, e não subordinado. Além da rejeição do pressuposto base para UTH, pois não houve relação entre os episódios de *grooming* recebidos e a tolerância cedida. A população apresenta distribuição contrária a proposta por UTH com o *grooming* sendo mais frequentemente distribuído por *groomers* dominantes em receptores subordinados, ou similares em relação a classe sexoetária. Com o menor poder de coerção do dominante em relação ao subordinado, é possível que o mercado social das interações das fêmeas do grupo estudo atribua maior valor social a indivíduos de mesmo sexo e idade em detrimento de indivíduos dominantes. Esta condição pode estar associada ao menor regime de competição e conseqüente menor monopolização de recursos que o grupo enfrenta devido a fragmentação e urbanização do habitat.

Palavras-chave: primates; cebidae; antropização de habitat; socioecologia; etologia.

MACHADO-PEREIRA, Felipe dos Santos. **Effect of individual factors on the sociability of black horned capuchin monkey females (*Sapajus nigritus*) from an urban fragment.** 2021. 50 p. Dissertation (Master's degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2021.

ABSTRACT

The establishment of intragroup competition can determine behavioral patterns in primate social interactions, defining supply and demand for interactions according to the biological market theory. Females are commonly philopatric, remaining in the natal group and being able to establish linear and stable hierarchical relationships according to the competition in their group. When studying the sociability of females, it is also possible to access their relationship with the environment and the distribution of food resources – which can be impacted by fragmentation and human contact. With greater competition for resources, the coercive power of dominant individuals directs grooming receiving towards dominant recipients. Therefore, this study aimed to analyze the effect of individual variables on the expression of grooming in adult females of black horned capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) from an urban fragment. The hypothesis that the dominants would be the greatest target of grooming was tested under the assumption of the exchange of rank-related benefits for grooming, the up the hierarchy (UTH) hypothesis. Affiliative (grooming), agonistic (aggression and threats) social behaviors and tolerance events in the feeding context were recorded using the “*all occurrences*” method. Generalized linear models (GLM) were constructed to assess the effect of sex, age, ranking parity and groomer dominance status on grooming rates. The hypothesis was rejected with the significant variation in grooming rates being represented by conditions where the groomer was dominant rather than subordinate. In addition to the rejection of the basic assumption for UTH, there was no relationship between the grooming received and the tolerance given. The population presents distribution contrary to the proposed by UTH, with grooming being more often distributed by dominant groomers in subordinate recipients, and between similar sex and age dyads. With less coercive power of the dominant in relation to the subordinate, it is possible that the social market of female interactions in the study group attributes greater social value to individuals of the same sex and age than to dominant individuals. This condition may be associated with the lower competition regime and consequent lower monopolization of resources that the group faces due to habitat fragmentation and urbanization.

Key-words: primates; cebidae; habitat anthropization; socioecology; ethology.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Inclinação da hierarquia de fêmeas adultas de *S. nigritus* com base nos valores de David's Score normalizados36
- Figura 2** – Relação entre Dominância e Centralidade nas interações sociais de fêmeas de macacos-prego-preto (*Sapajus nigritus*).....41
- Figura 3** – Redes sociais construídas com as interações de grooming em *Sapajus nigritus*.....42

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Hierarquia de Dominância entre as Fêmeas adultas (<i>Sapajus nigritus</i>) ranqueados de acordo com a pontuação no índice David's Score (absoluto e normalizado).....	37
Tabela 2 – Comparação entre modelos GLM para taxas de <i>grooming</i> em <i>Sapajus nigritus</i>	38
Tabela 3 – GLM da taxa de <i>grooming</i> e a influência do ranking hierárquico do <i>groomer</i>	39
Tabela 4 – GLM da taxa de <i>grooming</i> e a influência do ranking e sexo dos interactantes.....	39
Tabela 5 – GLM da taxa de <i>grooming</i> e a influência do ranking e idade dos interactantes.....	39
Tabela 6 – GLM da taxa de <i>grooming</i> e a influência do ranking e idade dos interactantes.....	39

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BAR	Benefícios associados ao Ranking
UTH	<i>Up the hierarchy</i>
DTH	<i>Down the hierarchy</i>
UEL	Universidade Estadual de Londrina
NormDS	Valores de David's Score Normalizados
SDG	Status de dominância do <i>groomer</i>
GLM	<i>Generalized Linear Models</i>
AIC	Akaike's Information Criteria

SUMÁRIO

1	APRESENTAÇÃO	14
2	INTRODUÇÃO GERAL	15
2.1	REFERÊNCIAS	20
3	ARTIGO	24
3.1	INTRODUÇÃO.....	25
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	28
3.2.1	Área de Estudo	28
3.2.2	Grupo de Estudo.....	29
3.2.3	Coleta de Dados	30
3.2.4	Análise de Dados.....	32
3.3	RESULTADOS	35
3.3.1	Hierarquia de Dominância	35
3.3.2	Pressuposto de <i>up the hierarchy</i>	36
3.3.3	Efeitos sobre a Distribuição de <i>grooming</i>	37
3.3.4	Efeito da Dominância, Idade e Sexo no Grooming de Fêmeas Adultas.....	37
3.3.5	Análise de Rede	39
3.4	DISCUSSÃO.....	41
3.5	AGRADECIMENTOS	44
3.6	REFERÊNCIAS	45
	ANEXOS	50

1 APRESENTAÇÃO

Prezado(a) Leitor(a), o texto a seguir trata-se da dissertação de mestrado do discente Felipe Pereira como forma de avaliação parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas. O texto se deu pelo desenvolvimento de capítulo único tendo como título “Efeito de variáveis individuais na sociabilidade de fêmeas de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) de um fragmento urbano” construído no formato de artigo científico pelas normas do periódico “Primates”.

2 INTRODUÇÃO GERAL

As relações sociais de primatas são influenciadas por diversos fatores que determinam o balanço entre custos e ganhos no convívio social. Em um grupo social, ao mesmo tempo, os indivíduos cooperam (e.g. defendendo território contra outros grupos e evitando a predação) e competem entre si por recursos essenciais (e.g. acesso a parceiros sexuais e alimento) (Izar et al. 2012; Scarry 2013, 2017; Strier 2017; Tiddi et al 2011). Vivendo em bando, os primatas obtêm maiores chance de sobrevivência e sucesso na competição intergrupos (i.e. contestações por recurso contra grupos vizinhos), sob o preço do estabelecimento de competição intragrupo (i.e. disputa por recurso contra indivíduos do mesmo grupo) (Clutton-Brock & Janson 2012; Sterck et al. 1997).

O impacto intragrupo causado pela competição direta (*contest*) e competição indireta (*scramble*) determina a composição de grupos sociais de primatas, gerando padrões diferenciais de dispersão (Clutton-Brock & Janson 2012). Em primatas um dos sexos normalmente permanece a vida toda no grupo natal (i.e. filopátrico) e outro sexo ao atingir a maturidade sexual deixa o grupo (i.e. dispensor). Comumente as fêmeas são filopátricas e os machos dispensores, padrão observado em macacos-prego-pretos *Sapajus nigritus* (Scary 2013, 2017; Ramirez-llorens et al. 2018) e macacos-prego-de-cara-branca *Cebus capucinus* (Jack & Fedigan 2018; Schoof & Jack 2014). Submetidos às relações hierárquicas despóticas os machos de macacos-prego tem o sucesso reprodutivo modulado pelo acesso a fêmeas férteis, que têm preferência pelo macho dominante, enquanto o sucesso reprodutivo das fêmeas depende do acesso à recursos alimentares estabelecendo relações hierárquicas comumente lineares e estáveis (Izar et al. 2012; Sterck et al. 1997; Tiddi et al. 2011, 2012; Verderane et al. 2013; Wranghan 1980).

Os machos de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) ao garantirem recursos alimentares para o grupo (i.e. para as fêmeas e para si) garantem a permanência das fêmeas neste, e com isso, mais oportunidades de cópula; por outro lado, as fêmeas, em razão do sucesso reprodutivo controlado pelo alimento, competem direta e indiretamente entre si pelo acesso ao recurso alimentar e também por parceiros sexuais (e.g machos dominantes) (Scarry 2013, 2017; Tiddi et al. 2011; Tokuda et al. 2018). Dessa forma, a sociabilidade de fêmeas na espécie passa pela modulação de mecanismos de competição, potencializando redes de afiliações entre as fêmeas para formação de alianças em contestações futuras por recurso alimentar (Cheney 1992; Clutton-Brock & Janson 2012; Tiddi et al. 2012).

O estabelecimento de coalizões com outros indivíduos torna-se essencial para a obtenção de maior sucesso reprodutivo, à medida que há diferenciação por estrato hierárquico na obtenção deste (Brent et al. 2013; Di Bitteti 1997; Gilby et al. 2013;). Sendo filopátricas, as fêmeas de *Sapajus* desenvolvem gregaridade das relações sociais envolvendo outras fêmeas, gerando padrões de grupos vinculados a laços sociais entre as fêmeas (Clutton-Brock & Janson 2012; Sterck et al. 1997). Um indivíduo com maior quantidade e qualidade de relações/coalizões torna-se, portanto, um indivíduo de maior complexidade social no grupo – de maneira que em contestações futuras, este detém mais aliados que indivíduos de menor complexidade social (Berhane & Gazes 2020; Brent et al. 2013; Gilby et al. 2013; Tiddi et al. 2011, 2012).

As interações sociais de primatas são avaliadas de acordo com comportamentos de fácil observação e de alta significância social como o comportamento de catação (*grooming*), que consiste na ação de um indivíduo na inspeção e retirada de ectoparasitas de um segundo interactante (Barrett & Henzi 2006; Parr et al. 1997; Seyfarth 1977). Em abordagens clássicas, indivíduos dominantes comumente são relacionados à maiores envolvimentos sociais nos

grupos devido a oferta de benefícios associados ao *ranking* em troca de *grooming* (Seyfarth 1977; Tiddi et al. 2011; 2012). Estes benefícios são descritos como condições ou eventos comportamentais onde um indivíduo dominante pode provisionar suporte em contestações contra outros indivíduos, maior tolerância à presença do indivíduo beneficiado e também redução das taxas de agressão dirigida ao beneficiário (Seyfarth 1977; Seyfarth 1980; Seyfarth & Cheney 1984; Tiddi et al. 2012). Dessa forma, a eventual troca de catação por coalizões com um indivíduo dominante os tornaria maiores receptores de catação de acordo com o modelo de Seyfarth (1977) (Berhane & Gazes 2020; Brent et al. 2013; Gilby et al. 2013; Seyfarth 1977; Tiddi et al. 2011, 2012).

Embora o modelo de Seyfarth (1977) isoladamente explique preferências em interações entre díades, há algumas limitações na aplicação do modelo à interações com múltiplos indivíduos na troca dos benefícios associados ao *ranking* pelo *grooming* ofertado (Dunayer & Berman 2016; Henzi & Barrett 1999; Sánchez-Amaro & Amici 2015). O modelo proposto por Seyfarth (1977) e testado em Seyfarth (1980) e Seyfarth & Cheney (1984) demonstra associações circunstanciais em populações de macacos vervet (*Cercopithecus aethiops*) em cativeiro, na troca de *grooming* por suporte agonístico (hipótese “*grooming for aid*”) (Hemelrijk 1990). O suporte agonístico recebido pelo *groomer* (i.e. quem faz a catação) no desenho experimental de Seyfarth & Cheney (1984) é evidenciada pela responsividade do *groomee* (i.e. quem recebe a catação) à vocalização em *playback* do suposto beneficiário (i.e. o *groomer*), e não há evidência direta de suporte agonístico provido (i.e. apoio em contestações contra terceiros) (Hemelrijk 1990; Henzi & Barrett 1999). Por outro lado, modelos considerando a troca de *grooming* por tolerância (i.e. outro benefício associado ao *ranking*) parecem demonstrar resultados promissores à aplicação do modelo, porém ainda necessitam mais estudos para obtenção de conclusões verdadeiras como já observado em macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) (Henzi & Barrett 1999; Barrett & Henzi 2006; Tiddi et al. 2012).

A hipótese “*grooming for aid*”, baseada no modelo de Seyfarth (1977), é utilizada frequentemente como base em estudos envolvendo as trocas de catação em grupos sociais de primatas, porém, a aplicação da mesma tem sido contestada por diversos autores que aplicam, alternativamente, modelos baseados na teoria do mercado biológico (*Biological market*), ou tratando-se de interações sociais, mercado social (*Social Market*) (Henzi & Barrett 1999; Noë & Hammerstein 1994; Sánchez-Amaro & Amici 2015). Os dois modelos divergem quanto aos fatores que determinariam a escolha dos parceiros para o investimento de catação, enquanto no modelo de Seyferth (1977) o fator de seleção de parceiros é determinado pelo potencial de competição agonística do receptor, na teoria do mercado social, são considerados múltiplos interactantes (i.e. todos os indivíduos do grupo) atribuindo maior ou menor valor social de acordo com a oferta e procura de características sociais atribuídas a estes interactantes (e.g. presença de infantes neonatos, gravidez, parentesco e etc.) que os possibilita a oferta de *commodities* sociais (Noë & Hammerstein 1994; Sánchez-Amaro & Amici 2015).

A teoria do mercado social se apropria da lógica usada em mercados financeiros humanos para obtenção de bens materiais para explicação de estratégias na seleção de parceiros sociais em animais cooperativos, como os primatas (Noë & Hammerstein 1994). A competição por parceiros sociais é determinada pelo valor da *commodity* ofertada pelo interactante (e.g. suporte agonístico por um dominante ou acesso a infantes neonatos) (Barrett & Henzi 2006; Henzi & Barret, 1999; Noë & Hammerstein 1994). Com isso, modelos baseados em abordagens de mercado social se tornam sensíveis a flutuações no valor de *commodities* sociais; de forma que havendo alteração nas prioridades individuais, há também, alteração da procura por este tipo de interação (e.g. surgimento de indivíduos socialmente atrativos como infantes) (Barrett & Henzi 2006; Sánchez-Amaro & Amici 2015). No entanto, modelos de interação baseados na teoria do mercado biológico devem ser metodologicamente desenhados respeitando as limitações temporais para a troca de interações, atribuídos a incapacidade de cognição dos

primatas interactantes para trocas a longo prazo e também à subjetividade na decisão dos intervalos entre as sessões de catação (Dunayer & Berman 2016).

Embora os macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) sejam resistentes a pressões de fragmentação moderada, regimes de perturbação intensa podem causar alterações na forma como estes interagem com o recurso alimentar (e.g. potencial de monopolização de recurso) (Hendges et al. 2017; Rímoli et al. 2008; Verderane et al. 2013). Populações provisionadas com alimento ou de maior contato antrópico (e.g. populações vivendo em fragmentos urbanos) tendem a ter maior distribuição espacial e temporal do recurso alimentar, gerando menor capacidade de monopolização de recurso por indivíduos dominantes – e, portanto, menor competição por contestação e resultante menor linearidade e estabilidade da hierarquia (Back et al. 2019; Izar et al. 2012; Lorenzo 2018; Verderane et al. 2013). O valor que o dominante assume no mercado social pode ser impactado devido a menor potencial para retenção de recurso – alterando sua capacidade na provisão de benefícios associados ao ranking (Barrett & Henzi 2006). Assim, indivíduos dominantes em populações provisionadas ofertam *commodities* com menor valor relativo, em comparação a populações que mantêm a natural maior capacidade de retenção de recurso nos indivíduos de maior escala hierárquica (Barrett & Henzi 2006). O estudo da sociabilidade de fêmeas filopátricas de macacos-prego, portanto, possibilita o acesso à complexidade social dos indivíduos (i.e número e força das interações sociais estabelecidas), e indiretamente, o reflexo de como a distribuição de alimento impacta a expressão dos comportamentos sociais através de mecanismos de oferta e demanda no mercado social (Back et al. 2019; Izar et al. 2012; Tokuda et al. 2018).

2.1 Referências

Barrett L & Henzi SP (2006) Monkeys, markets and minds: biological markets and primate sociality. In. Kappeler PM & van Shaik CP (ed) Cooperation in primates and humans, Springer, Berlin, Heidelberg, pp 209-232.

Back JP, Suzin A, Aguiar LM (2019) Activity budget and social behavior of urban capuchin monkeys, *Sapajus* sp.(Primates: Cebidae). *Zoologia (Curitiba)* 36.

Berhane JF & Gazes RP (2020) Social monkeys learn more slowly: Social network centrality and age are positively related to learning errors by capuchin monkeys (*Cebus [Sapajus] apella*). *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 74(3):228.

Brent LJ, Heilbronner SR, Horvath, JE. et al. (2013) Genetic origins of social networks in rhesus macaques. *Scientific reports*, 3(1):1-8.

Cheney DL (1992) Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. *Behavioral Ecology*, 3(4): 334-345.

Clutton-Brock T & Janson C (2012) Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(4):136-150.

Di Bitetti MS (1997) Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal behaviour*, 54(1): 199-211.

Dunayer, ES & Berman CM (2016) Biological markets: theory, interpretation, and proximate perspectives. A response to Sánchez-Amaro and Amici (2015). *Animal Behaviour*, 121(13).

Gilby IC, Brent LJ, Wroblewski EE & Rudicell RS et al. (2013) Fitness benefits of coalitionary aggression in male chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(3):373-381.

Hemelrijk CK (1990) A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *Journal of theoretical Biology*, 143(3), 405-420.

Hendges CD, Melo GL & Gonçalves AS et al. (2017) Landscape attributes as drivers of the geographical variation in density of *Sapajus nigritus* Kerr, 1792, a primate endemic to the Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 84:57-63.

Henzi SP & Barrett L. et al. (1999) Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1420):665-670.

Izar P, Verderane MP, Peternelli-dos-Santos L et al. (2012) Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74(4):315-331.

Jack KM & Fedigan LM (2018) Alpha male capuchins (*Cebus capucinus imitator*) as keystone individuals. In: Kalbitzer U, Jack K (Ed) *Primate Life Histories, Sex Roles, and Adaptability* (pp. 91-115). Springer, Cham.

Lorenzo M (2018) Comportamento e ecologia de uma população de macacos-prego (*Sapajus nigritus*, Goldfuss, 1809) em um fragmento florestal inserido em área urbana no município de Londrina, Paraná, Brasil. 137f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2018.

- Noë R & Hammerstein P (1994) Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral ecology and sociobiology*, 35(1), 1-11.
- Ramírez-Llorens P, Di Bitetti MS, Baldovino MC & Janson CH (2008) Infanticide in black capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) in Iguazú National Park, Argentina. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(5):473-484.
- Rímoli J, Strier KB, Ferrari SF (2008) Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigrinus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *A primatologia no Brasil*, 9: 130-146.
- Sánchez-Amaro A & Amici F (2015) Are primates out of the market?. *Animal Behaviour*, 110, 51-60.
- Scarry CJ (2013) Between-group contest competition among tufted capuchin monkeys, *Sapajus nigrinus*, and the role of male resource defence. *Animal Behaviour*, 85(5):931-939.
- Scarry CJ (2017) Male resource defence during intergroup aggression among tufted capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 123:169-178.
- Seyfarth RM (1977) A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65(4), 671-698.
- Seyfarth RM (1980) The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal behaviour*, 28(3):798-813.
- Seyfarth RM & Cheney DL (1984) Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308(5959), 541-543.
- Sterck EH, Watts DP, van Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral ecology and sociobiology*, 41(5): 291-309.
- Strier KB (2017) Evolution and Social Behavior. In: Strier, KB (ed) *Primate Behavioral Ecology*, 5th edn. Routledge, New York. pp 129-170.
- Schoof VA & Jack KM (2014) Male social bonds: strength and quality among co-resident white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Behaviour*, 151(7):963-992
- Tiddi B, Aureli F, Schino G, & Voelkl B (2011) Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8): 812-820.
- Tiddi B, Aureli F & Schino G (2012) Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *PloS one*, 7(5).
- Tokuda M, Martins MM & Izar P (2018) Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigrinus*). *Acta ethologica*, 21(1):1-11.

Verderane MP, Izar P, Visalberghi E & Frigaszy DM (2013) Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, 150(6):659-689.

Wrangham RW (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75(3/4): 262-300.

Normas para submissão na revista Primates:
Disponível em: < <https://www.springer.com/journal/10329/submission-guidelines#Instructions%20for%20Authors> >

3 ARTIGO

Manuscrito em preparação para ser submetido ao periódico

“Primates”

Efeito de variáveis individuais na sociabilidade de fêmeas de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) de um fragmento urbano.

Felipe dos Santos Machado-Pereira¹² Tiago Falótico³ Ana Paula Vidotto-Magnoni⁴

Resumo

O regime de competição pode impactar diretamente a distribuição de comportamentos sociais no sexo filopátrico em primatas. A estrutura da hierarquia, definida pelas diferenças entre subordinados e dominantes é responsável pela atribuição de maior atração social aos dominantes que provém benefícios associados ao ranking (BAR) em troca de *grooming*. Este trabalho teve como objetivo a avaliação de efeitos individuais sobre o *grooming* de fêmeas de macacos-prego-preto (*Sapajus nigritus*) de fragmento urbano. Para tal foi testada a hipótese *up the hierarchy* (UTH) na qual, sob o pressuposto da troca de *grooming* por BAR, os dominantes seriam os maiores receptores de *grooming*. Foram registrados comportamentos sociais afiliativos, agonísticos e de tolerância no contexto alimentar através do método “todas as ocorrências”. A partir dos eventos comportamentais coletados foram construídos modelos lineares generalizados com as variáveis sexo, idade, paridade de ranking e *status* de dominância do *groomer*. A hipótese UTH foi rejeitada, com a variação significativa nas taxas de *grooming* originadas quando o *groomer* se tratava de um indivíduo dominante (*grooming down the hierarchy*, DTH) A atribuição de *grooming* DTH é dada por estratégias de manutenção de ranking no grupo de estudo, dada a condição de baixa competição evidenciada pela também baixa inclinação na hierarquia. A urbanização do habitat pode provocar redução ou extinção das relações hierárquicas devido a menores potenciais de monopolização de recurso pelos dominantes. Com isso, os subordinados preferencialmente distribuem *grooming* conforme outros princípios de associação afiliativa, como a aqui evidenciada pelo investimento social em indivíduos similares em classe sexo etária.

Palavras-chave: Mercado social; Antropização de habitat; Cebidae

¹ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Rodovia Celso Garcia Cid, PR 445, km 380, CEP 86.057-970, Londrina, PR, Brasil.

² Autor correspondente: <felipe.santos.mp@uel.br>

³ Escola de Artes, Ciências e Humanidades, Universidade de São Paulo, SP, Brasil

⁴ Universidade Estadual de Londrina, Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Londrina, PR, Brasil

3.1 INTRODUÇÃO

Grupos sociais de primatas como os macacos-prego (*Sapajus* spp.) possuem sistemas de hierarquia de dominância influenciando diretamente suas relações sociais (Tiddi et al. 2012). Um padrão comum em macacos-prego é o estabelecimento de hierarquias despóticas pelo sexo dispersor (i.e. com um macho alfa monopolizando ou controlando acesso à recursos), enquanto que as fêmeas filopátricas podem estabelecer hierarquias lineares estáveis entre si (Fragaszy et al. 2004; Tiddi et al. 2012, 2018). Por tal condição, os machos tem seu sucesso reprodutivo tido como uma função do acesso deste a fêmeas férteis, enquanto que as fêmeas podem estabelecer relações de competição entre si para obtenção de recurso alimentar (Izar et al. 2012; Tiddi et al. 2011; 2018). Porém, recentemente foram estudadas sociedades de macacos-prego robustos (*Sapajus* sp.), com múltiplos machos adultos, estabelecendo hierarquias de dominância compostas pelos dois sexos, com fêmeas tendo igual ou maior *ranking* hierárquico que os machos durante períodos de maior agonismo entre os machos e entre machos e fêmeas (Izar et al. 2021).

Permanecendo no grupo natal e desenvolvendo relações afiliativas e agonísticas complexas a longo prazo, as fêmeas de macacos-prego se tornam objetos interessantes em estudos de sociabilidade (Clutton-Brock & Janson 2012). Indivíduos com maior rede de afiliações (i.e. maior complexidade social) em um grupo de primatas obtém vantagem competitiva sobre outros indivíduos com menos interações estabelecidas, justamente pelo suporte que estas afiliações provêm em enfrentamentos futuros (Berhane & Gazes 2020; Gilby et al. 2013). Com isso, o estabelecimento de afiliações para obtenção de suporte agonístico pode trazer um desbalanço competitivo nas interações agressivas – que resulta em maior obtenção do recurso disputado (e.g. alimentos) e portanto maior sucesso reprodutivo e sobrevivência da prole (Berhane & Gazes 2020; Brent et al. 2013; Gilby et al. 2013; Roubová et al. 2015).

O *grooming* (ou catação) é um comportamento social assimétrico, que pressupõe investimento de tempo e energia do emissor (catador ou *groomer*) na realização. O comportamento consiste, primariamente, na inspeção e retirada de ectoparasitas do pelo do indivíduo receptor (catado ou *groomee*), gerando maior aptidão ao receptor, porém trazendo possível perda de aptidão ao emissor, já que este gasta tempo, energia e ainda se torna mais suscetível a contrair os ectoparasitas do receptor durante a interação (Barret & Henzi 2006). Dessa forma, o investimento por trás da realização de *grooming* pode estar associado a diversos vieses sociais complexos (i. e. parentesco, dominância ou proximidade social) que modulam a formação de afiliações entre emissor e receptor (Henzi & Barrett 1999; Nakamichi & Shizawa 2003; Schino & Pinzaglia 2018; Tiddi et al. 2012).

Devido a seu valor intrínseco (i.e. aptidão ao receptor) é possível que a catação sirva como moeda de troca no mercado biológico (ou mercado social) das relações de primatas como os macacos-prego (*Sapajus* spp.). O mercado social de interações sugere o uso dessas moedas de troca, para obtenção de *commodities* sociais de valor induzido por mecanismos de oferta e demanda (Barrett & Henzi 2006; Seyfarth 1977). Dependente das condições que o grupo social enfrenta, há flutuações no valor das *commodities* ofertadas, além de flutuações na identidade dos indivíduos que melhor possam ofertá-las (Noë & Hammerstein 1994; Sánchez-Amaro & Amici 2015).

A variação na oferta e demanda de *commodities* sociais podem ser influenciadas pelo regime de hierarquia que o grupo enfrenta, tal como a condição que as relações hierárquicas são expressas neste. Grupos com hierarquia egalitária podem experimentar maiores trocas de *grooming* por *grooming* (Barret & Henzi 2006). Enquanto isso, em hierarquias com clara e estável diferenciação por poder, os parceiros sociais dominantes tornam-se parceiros sociais mais atrativos em relação à parceiros subordinados (Seyfarth 1977; 1980). Esta condição está

associada a oferta de condições comportamentais como suporte agonístico, menores taxas de agressão dirigida e maiores taxas de tolerância, tornando as condições em benefícios associados ao *ranking* (BAR) (Barrett & Henzi 2006; Henzi & Barrett 1999; Tiddi et al. 2012). Portanto, nestas sociedades espera-se que o *grooming* seja ofertado preferencialmente à receptores relativamente dominantes e, portanto, relativamente mais capazes de ofertar *commodities* de alta demanda - distribuição de *grooming* conhecida como *up the hierarchy* (UTH) (hierarquia acima) (Seyfarth 1977).

A distribuição UTH já foi observada em fêmeas de macacos-prego de vida livre com relações hierárquicas bem definidas; além da correlação positiva entre o número de episódios de *grooming* recebido e o *ranking* do receptor – com indivíduos mais dominantes sendo mais frequentemente receptores nas interações (Tiddi et al. 2012). Em macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) o poder de coerção dos indivíduos dominantes torna-os parceiros de alto valor e, portanto, os subordinados dirigem mais *grooming* a estes como forma de obtenção de tolerância no contexto alimentar, apesar da ausência da troca de *grooming* por suporte agonístico ou redução na agressão dirigida (Tiddi et al. 2012).

A condição ecológica dos recursos alimentares no habitat pode aumentar ou reduzir o potencial competitivo nos grupos sociais, pela distribuição espacial e temporalmente diferente – como nos casos de populações que habitam fragmentos urbanos e/ou recebem alimentação intencional (Back et al. 2019; Verderane et al. 2013). Se a condição ecológica reduz o potencial de monopolização do recurso alimentar disponível, os indivíduos têm efeito reduzido das forças competitivas intragrupo, tornando menor a diferenciação entre dominantes e subordinados, e com isso, experimentando menor inclinação da hierarquia ou inexistência desta (Back et al. 2019; Barrett & Henzi 2006; Izar et al. 2012; Verderane et al. 2013).

É possível que nestas condições o mercado social atribua maior valor à parceiros sociais não necessariamente dominantes, com o estabelecimento de parceiros sociais sofrendo efeito da demanda por outros *commodities* que não necessariamente estejam associadas ao *ranking* hierárquico (Barrett & Henzi 2006). A troca por interações pode ser dada por indivíduos realizando frequentemente mais *grooming* à indivíduos similares em idade, sexo e paridade de *ranking*, atendendo um princípio de similaridade, vinculado a uma tendência maior à cooperação vinda de indivíduos semelhantes (de Waal & Luttrell 1983; Barrett & Henzi 2006; Henzi & Barret 1999). Ainda, é possível que o *grooming* seja modulado por estratégias de manutenção de *ranking*, com indivíduos dominantes direcionando o *grooming* mais frequentemente à subordinados como forma de apaziguamento – distribuição *down the hierarchy* (DTH) (hierarquia abaixo), que também já foi observada em macacos-prego em cativeiro (*Sapajus* sp., Parr et al. 1997) e vida livre (*S. nigritus*, Di Bitetti 1997).

Diante disso, o presente estudo tem como objetivo avaliar a direção e frequência do *grooming*, tolerância e agonismo de fêmeas adultas de macacos-pregos-pretos (*Sapajus nigritus*) em um fragmento florestal urbano de Mata Atlântica, a fim de analisar o efeito similaridade e dominância nas taxas de *grooming* da população. Foi testada a hipótese de que, em díades de interação, os indivíduos subordinados direcionam a catação mais frequentemente à indivíduos dominantes do que a relação contrária (i.e. dominantes direcionando catação à subordinados); condizente com a hipótese *up the hierarchy* (hierarquia acima) (UTH), sob o pressuposto da troca de *grooming* por tolerância no contexto alimentar.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado no campus da Universidade Estadual de Londrina (UEL), Rodovia Celso Garcia Cid, Km 380 (23°19'19"S e 51°12'04"O) situada no município de Londrina, no estado do Paraná. A área do campus (2.226.013 m²) é composta por espaços naturais, como remanescentes florestais, reflorestamentos e aglomerados de árvores, e também por áreas antropizadas como prédios, campos experimentais, áreas cultivadas, pastagens, praças, ruas pavimentadas e estacionamentos arborizados (Lopes & Anjos 2006; Lorenzo 2018; Shibatta et al. 2009). Os fragmentos florestais são caracterizados pela fitofisionomia de floresta estacional semidecidual em uma paisagem de matriz predominantemente agrícola e/ou urbanizada (Lorenzo 2018; Shibatta et al. 2009). O município de Londrina (PR), apresentou uma média de umidade relativa do ar de 71,9%; temperatura mínima média de 15,8°C; e máxima média de 28,7°C no ano de 2020 (Prefeitura de Londrina 2020).

3.2.2 Grupo de estudo

Os indivíduos observados neste estudo são as fêmeas adultas de um bando de macacos-prego-preto (*Sapajus nigritus*) que vivem no campus da Universidade Estadual de Londrina (UEL). O grupo social da qual fazem parte era composto inicialmente por 29 indivíduos distribuídos nas seguintes classes sexo-etárias⁵ (Tabela 1): Adulto, composta pelas classes fêmea adulta (N = 9), macho adulto (N = 2), e macho subadulto (N = 1); Imaturo, composta pelas sub-classes

⁵ A atribuição das classes sexo-etárias foi dada de acordo com Izawa (1980), pela avaliação de caracteres morfológicos, como a coloração da pelagem, tamanho do corpo e de estruturas.

juvenil III (N = 4), juvenil II (N = 5), juvenil I (N = 6) e infante (N = 3). Durante as coletas o número total de indivíduos foi alterado devido à: nascimentos (7 infantes), mortes (1 infante), emigrações (1 macho adulto) e imigrações (1 macho adulto) - até o final do período de coleta de dados a composição do bando era de 35 indivíduos (Anexo 1).

O grupo social é uma população semi-habituada à presença humana, devido à convivência com a comunidade universitária que fornece alimentação de maneira ocasional. O bando tem contato antrópico direto, com acesso a áreas urbanas do campus (e.g. lixeiras, campos experimentais e estufas de laboratórios) onde encontram alimentos em grande quantidade e, portanto, não monopolizável. No entanto, nos remanescentes florestais e zonas de jardinagem da universidade, os indivíduos do grupo têm uma dieta composta por mais de 100 espécies vegetais nativas e exóticas (Lorenzo 2018).

3.2.3 Coleta de dados

3.2.3.1 Habituação

O processo de habituação teve início em junho de 2019 e encerrou-se em dezembro do mesmo ano. Foram realizadas expedições de campo, durante as manhãs (quatro horas) e tardes (quatro horas), à fim de promover a habituação do grupo social à presença do pesquisador. Durante este período os indivíduos do grupo social foram nomeados e identificados com o uso de fotos e vídeos constantemente atualizados até o fim das coletas de campo.

3.2.3.2 Amostragem

A coleta de dados em campo foi realizada entre janeiro de 2020 e abril de 2021, ocorrendo entre

3 a 5 dias por semana por apenas um observador do amanhecer ao anoitecer. As coletas foram afetadas diretamente devido a pandemia da Covid-19, que acarretou na redução (i.e. de 5 para 3 dias por semana) e na suspensão do campo entre os meses de março e maio de 2021 e junho e setembro de 2021. As atividades de campo foram retomadas seguindo protocolo de biossegurança estabelecidos pela Universidade Estadual de Londrina e com a Ciência do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas e da Pró-reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, da Universidade Estadual de Londrina.

As coletas diárias ocorreram pela busca ativa aos indivíduos na área do campus da UEL e adjacências. Foram apenas utilizadas fêmeas adultas como grupo focal, justamente dado o carácter filopátrico destas no grupo social, possibilitando análises a longo prazo, diferentemente dos machos adultos do grupo, que sempre dispersam (França et al., em preparação).

Informações adicionais como data, início e perda de contato com o grupo, horário de ocorrência das interações e a localidade dentro do campus da UEL foram registradas. O tempo de contato com o bando foi estimado pelo registro desde o avistamento até a perda de contato visual com o grupo focal; nos casos de perda de contato durante o período de coleta, a amostragem era encerrada e retomada com o novo avistamento dos animais (Falótico et al. 2016).

Para a amostragem dos comportamentos sociais foi utilizado o método de registro de todas as ocorrências (*all occurrences*) (Altmann 1974; Martin & Bateson 2007). Neste, os indivíduos foram observados continuamente durante todo o período de contato, sendo coletadas todas as ocorrências comportamentais de interesse: interações afiliativas (*grooming*), interações agonísticas (agressões e ameaças), e eventos onde dois indivíduos se alimentavam em proximidade de até dois metros, exibindo tolerância do dominante para com o subordinado. Cada seção de *grooming* pode ser caracterizada por um ou mais turnos (e.g. uma seção da

interação A|B com 3 turnos pode ser: $A \rightarrow B$, $B \rightarrow A$, $A \rightarrow B$). Cada turno foi definido como uma nova interação independente, sendo ou não o primeiro turno de uma nova seção (Tiddi et al. 2012). As interações de tolerância eram direcionais e estimadas com base nas relações hierárquicas entre os indivíduos do grupo focal (e.g. se A é dominante e B é subordinado, na interação A-B de alimentação próxima, A tolera B, mas B não tolera A) (Tiddi et al. 2012).

3.2.4 Análise de dados

3.2.4.1 Hierarquia de Dominância

Para a definição da hierarquia de dominância, as interações agonísticas entre as fêmeas adultas foram submetidas ao teste *David's Score* que pondera as vitórias em embates de acordo com a taxa de vitórias do interactante, e o mesmo para as derrotas, ponderadas pela taxa de derrotas deste (David 1987; de Vries et al. 2006; Gammell et al. 2003). O *David's Score* atribui um valor numérico que varia infinitamente, de acordo com o número de interações as quais os indivíduos se envolvem. Portanto, os valores obtidos foram normalizados de acordo com de Vries (2006) com base no número de indivíduos, gerando valores com variação limitada (NormDS). A partir da hierarquia com base nos valores de NormDS foi elaborada uma regressão linear de mínimos quadrados utilizando a posição do *ranking* como variável dependente e os NormDS como variável independente. A inclinação da reta ajustada foi utilizada como parâmetro para definição da inclinação da hierarquia com base nos enfrentamentos agonísticos do bando, utilizando os parâmetros da equação da reta como um diferenciador entre indivíduos de rankings adjacentes (de Vries et al. 2006).

Para o estabelecimento de diferenciação nas análises posteriores entre os indivíduos fora da hierarquia das fêmeas, todos os juvenis foram considerados como subordinados a todos os

estratos de fêmeas adultas e o macho alfa como uma classe acima de todas as fêmeas, dado o carácter comumente despótico deste no gênero *Sapajus* (Izar et al. 2012; Tiddi et al. 2011).

3.2.4.2 Efeitos sobre a distribuição de *grooming*

A influência da similaridade e dominância nas taxas de *grooming* obtidas dos dados de todas as ocorrências foi atribuída através de regressões múltiplas em formato de modelo linear generalizado (*Generalized Linear Models* - GLM). Foram construídos modelos GLM utilizando combinações de variáveis categóricas como fatores, sendo estas: Sexo, Idade, Status de Dominância do *groomer* (SDG) e Paridade. Todos os fatores foram associados à mesma variável resposta Taxa de *Grooming*, obtida a partir da soma de todas as ocorrências de *grooming* envolvendo fêmeas no grupo.

A variável SDG denotou o efeito da posição relativa do *groomer* em relação ao *groomee*, tendo dois níveis: dominante e subordinado. O nível subordinado, sendo mais significativamente influente nas taxas de catação, evidencia a presença de distribuição UTH, enquanto que sendo o nível dominante, é evidenciada a ausência de UTH no *grooming* do grupo social.

As variáveis Sexo, Idade e Paridade denotaram o efeito do princípio de similaridade de de Waal & Luttrell (1983) sobre as taxas de catação no grupo, no qual indivíduos de categorias similares se tornam parceiros sociais preferenciais. A variável Sexo foi composta pelos níveis: fêmea-fêmea; fêmea-macho; e fêmea-indefinido (i.e. indivíduos sem identificação sexual juvenis e infantis). A variável Idade carregava os níveis Adulto-Adulto e Adulto-Imaturo. Por fim, a variável Paridade é composta por dois níveis, das díades similares em estrato hierárquico (*Same*) e das díades dissimilares (*Others*) independentemente da posição do estrato (i. e. dominante ou subordinado) em relação ao ator.

Os modelos foram construídos utilizando o software R 4.1.2 (R Core Team 2018) através da função “*glm*”, com a distribuição *poisson* especificada, dada a característica de distribuição não-normal de resíduos em dados de contagem.

A seleção dos modelos se deu através da avaliação do critério de informação de Akaike (*Akaike's Information Criteria - AIC*), sendo selecionado o modelo com menor valor AIC como modelo referência para seleção dos modelos com algum suporte (Whitehead 2008). Os parâmetros de dispersão foram obtidos através da função “*dispersiontest*” do pacote EAR (Kleiber & Zeileis 2008), a fim de descartar modelos com subdispersão ou sobredispersão na variação. Modelos que apresentaram Δ AIC (i. e. razão do valor de AIC em relação ao AIC do modelo referência) próximos à 2 foram selecionados para análise de verossimilhança a partir da *deviance* (quantidade de variação não explicada pelo modelo proposto) residual apresentada (Whitehead 2008). Para análise da diferença na explicação das unidades de variação por *deviance*, os modelos selecionados foram submetidos a ANOVA intramodelo (i.e. comparação dos níveis entre si) e intermodelo (i.e. comparação da *deviance* residual entre os modelos).

3.2.4.3 Análise de redes sociais

As interações sociais dos indivíduos foram acessadas a partir de análises de redes sociais construídas com os eventos de *grooming* observados. Foram gerados grafos de interação das fêmeas adultas e todos os seus interactantes envolvidos em *grooming* durante este estudo utilizando o software Gephi 0.9.2 (Bastian et al. 2009). Os grafos foram analisados usando as seguintes métricas: centralidade de autovetor e grau ponderado.

A partir destas foi possível a observação de tendências sociais quanto ao efeito de cada indivíduo na rede. As pontuações de centralidade de autovetor são atribuídas a indivíduos que

detenham relações fortes com vários indivíduos ou mantenham relações com indivíduos que tenham relações fortes com outros indivíduos (Tiddi et al. 2011). Dessa maneira, indivíduos de maior centralidade, são também indivíduos de maior complexidade social. A análise pontua os indivíduos com valores de 0 a 1, com valores próximo a 0 representando indivíduos de baixa centralidade e valores próximos a 1 representando indivíduos de maior centralidade.

O *grooming* é uma interação de carácter assimétrico (i.e. há direção na realização do comportamento), portanto as análises de grau ponderado foram realizadas levando em consideração as entradas (*grooming* recebido) e saídas (*grooming* realizado), demonstrando os indivíduos responsáveis pelas maiores taxas em ambos os sentidos. Os valores de grau ponderado de entrada e os eventos de tolerância no contexto alimentar (BAR) foram submetidos ao teste de correlação de Kendal para a testagem do pressuposto de UTH (e.g. troca de *grooming* por BAR). Foi também testado a correlação de Kendal entre o valor de David's Score do receptor (i.e. portanto sua ordenação no *ranking*) e o grau ponderado de entrada.

Os grafos foram submetidos a análise de modularidade para verificação de interações agrupadas dentre os indivíduos do bando de macacos-prego-preto.

3.3 RESULTADOS

Foram observadas 127 interações de *grooming* e 190 eventos de tolerância no contexto alimentar em 91 horas de contato com o grupo de estudo.

3.3.1 Hierarquia de dominância

3.3.1.1 Hierarquia e Inclinação

A partir de 49 díades de interação agonística foi construída a hierarquia das nove fêmeas adultas do grupo com base no David's Score, sendo dividida em três estratos hierárquicos para as análises: Dominante (PI, DI e JO); Intermediário (ZO, JU e BR); e Subordinado (LU, ZE e BA) (Tabela 1). A hierarquia do grupo social apresentou baixa inclinação, com o valor atribuído de -0,26 para a reta ajustada dos valores de NormDS, demonstrando um baixo grau de diferenciação entre os indivíduos de postos hierárquicos adjacentes em poder de coerção.

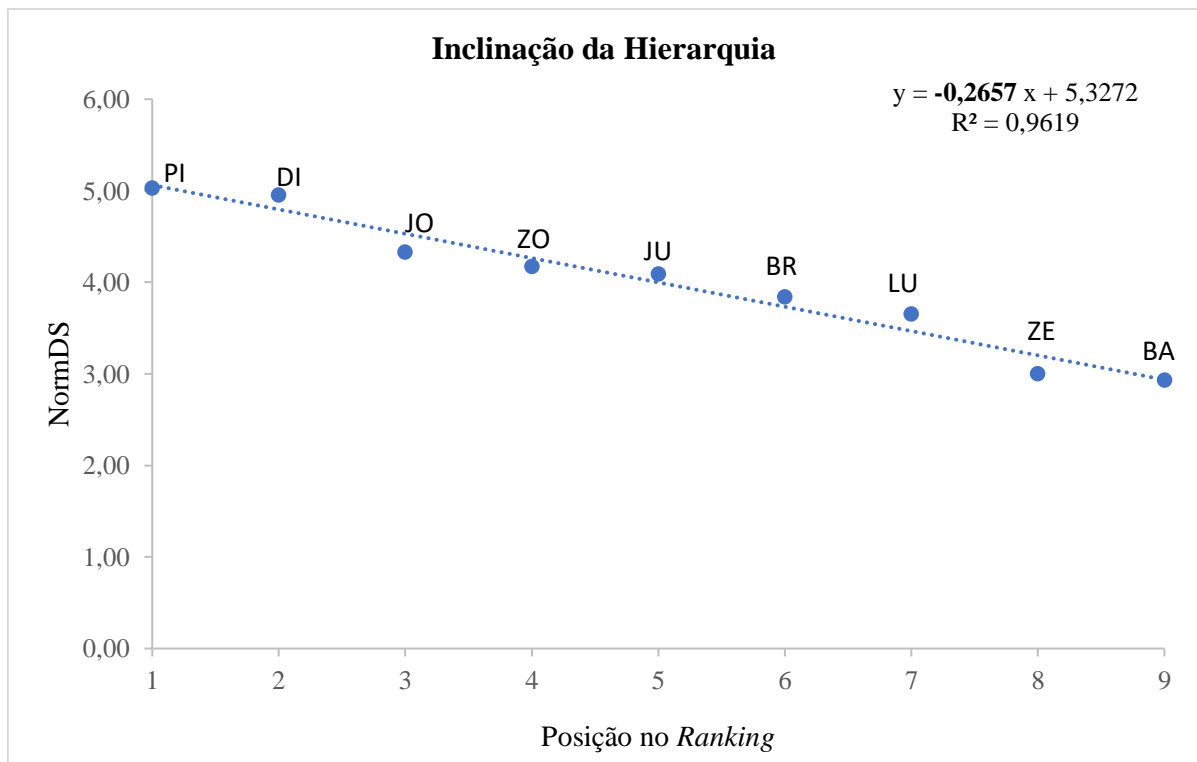


Fig 1: Inclinação da hierarquia de fêmeas adultas de *S. nigritus* com base nos valores de David's Score normalizados. NormDS – Valores do índice David's Score normalizados em relação ao número de indivíduos.

Tabela 1: Hierarquia de dominância entre as fêmeas adultas de *Sapajus nigritus* ranqueadas de acordo com a pontuação no índice David's Score (absoluto e normalizado).

Ranking	Nome	ID	David's Score	NormDS	Estrato
1	Piper	PI	9,34	5,03	Dominante
2	Dixie	DI	8,47	4,95	Dominante
3	Jolie	JO	3,01	4,33	Dominante
4	Zoey	ZO	1,60	4,17	Intermediário
5	Juca	JU	0,85	4,09	Intermediário
6	Brown	BR	-1,40	3,84	Intermediário
7	Lucas	LU	-3,12	3,65	Subordinado
8	Zee	ZE	-8,91	3,00	Subordinado
9	Bailey	BA	-9,60	2,93	Subordinado

3.3.2 Pressuposto de *up the hierarchy* (UHT)

A frequência de *grooming* que envolveu as fêmeas adultas do grupo não apresentou uma correlação significativa entre o *grooming* recebido e a frequência de tolerância no contexto alimentar (Teste de Kendal, $T = 0,0217$, $z = 0,2342$, $p = 0,8148$).

3.3.3 Efeitos sobre a distribuição de *grooming*

Dentre os 11 modelos para resposta de taxa de *grooming* obtidos (Anexo 3), o menor valor de AIC foi atribuído ao modelo 10 (AIC 179,48), que continha as variáveis explicativas Idade e Status de Dominância do *Groomer* (SDG) (Tabela 2). Os modelos que apresentaram ΔAIC próximo a 2, foram: o modelo 3 (composto somente pela variável SDG); o modelo 5 (composto por SDG, Sexo e Idade) e o modelo 6 (composto por SDG e Sexo) (Tabela 2). No entanto o teste de dispersão apontou subdispersão ao modelo 5 (deviance residual = 34,552; $gl = 52$; parâmetro de dispersão = 0,67; $z = -3.1008$, $p = 0,00193$) e, portanto, este foi desconsiderado para as análises subsequentes. O Anova inter-modelos não detectou significância na variação de *Deviance* residual ($p > 0,05$) entre os três modelos restantes, dessa maneira todos os três tem suporte estatístico semelhante na explicação da variação nas taxas de *grooming* no grupo social.

Tabela 2: Comparação entre modelos GLM para taxas de *grooming* em fêmeas adultas de *Sapajus nigritus*.

Modelo	Composição	AIC	Δ AIC	Parâmetro de dispersão (p)
3	SDG	181,02	1,54	0,87 (0,479)
5	SDG + Sexo + Idade	179,96	0,48	0,67 (0,00193)
6	SDG + Sexo	181,89	2,41	0,76 (0,08929)
10	SDG + Idade	179,48*	0	1,0 (0,9866)

* modelo com menor valor de AIC relativo. **Negrito** indica variação significativa no parâmetro de dispersão ($p < 0,05$).

3.3.4 Efeito da dominância, idade e sexo no grooming de fêmeas adultas

3.3.4.1 Modelos explicativos para variação nas taxas de *grooming*

Em todos os modelos a variável SDG esteve presente, indicando a influência da dominância relativa de *groomer* nas taxas de *grooming*. No modelo simples 3 (Tabela 3) e nos modelos compostos (Tabela 4 e Tabela 5) a comparação entre os níveis aponta efeito significativo nas taxas de *grooming* quando a interação incluía um *groomer* dominante, enquanto o nível subordinado não apresentou significância em nenhum modelo. A influência do sexo nas taxas de *grooming* foi somada ao efeito de *groomers* dominantes, de maneira que díades compostas por duas fêmeas foram significativamente mais influentes nas taxas de *grooming* do que díades Fêmea-Macho ou Fêmea-Indeterminado (Tabela 4). A variável Idade apresentou significância somente ao nível Adulto-Adulto (i.e. díades compostas por dois indivíduos adultos) (Tabela 5).

Tabela 3: GLM da taxa de *grooming* e a influência do ranking hierárquico do *groomer* em fêmeas adultas de *Sapajus nigritus*.

Modelo 3	Coefficiente	Desvio padrão	z	p
Intercepto ¹	0,6559	0,1125	5,830	5,59e- ⁰⁹
<i>subordinada</i>	0,1391	0,2119	0,656	0,512

Modelo (AIC = 181,02) com os níveis representando as identidades relativas de *groomer* em SDG. ¹Identidade *dominante*.

Tabela 4: GLM da taxa de *grooming* e a influência do *ranking* e sexo dos interactantes.

Modelo 6	Coefficiente	Desvio padrão	z	p
Intecepto ^{1,2}	0,6010	0,1606	3,742	0,000183
Fêmea-Macho	0,3031	0,2111	1,436	0,150988
Fêmea-Indeterminado	-0,1415	0,2801	-0,505	0,613423
<i>subordinada</i>	0,0309	0,2227	0,139	0, 889654

Modelo (AIC = 181,89) com os níveis representando a composição sexual das díades e as identidades relativas de *groomer*. ¹Composição de díade Fêmea-Fêmea para Sexo ²Identidade *dominante* para SDG.

Tabela 5: GLM da taxa de *grooming* e a influência do ranking e idade dos interactantes.

Modelo 10	Coefficiente	Desvio padrão	z	p
Intercepto ¹²	0,81416	0,13596	5,988	2,12e-09
Adulto-Imaturo	-0,37966	0,20553	-1,847	0,0647
<i>subordinada</i>	0,07536	0,21436	0,352	0,7542

Modelo (AIC = 179,48) com os níveis representando a composição de idade das díades e as identidades relativas de *groomer*. ¹Composição de díade Adulto-Adulto para variável idade ²Identidade *dominante* para SDG.

3.3.5 Análise de rede

3.3.5.1 *Grooming* e dominância

O coeficiente de correlação de Kendal apresentou uma correlação não-significativa entre o ranking hierárquico e o grau de entrada do receptor, no coeficiente de correlação de Kendal ($T=0,3903$, $p=0,2243$) demonstrando a ausência de relação entre a posição no *ranking* e a frequência de *grooming* recebido. (Tabela 6, Fig 3a). Além disso, a centralidade das relações sociais no bando evidenciou maiores valores aos indivíduos BA (fêmea ômega, *subordinada* 1), AL (macho alfa 0,75), ZO (*intermediária*, 0,73) e DI (*dominante* 0,71). O ranking não apresentou correlação significativa com a centralidade das interações (Kendal $T = -0,11$, $p = 0,7614$), portanto os indivíduos mais sociáveis (como atores e receptores) não são necessariamente indivíduos dominantes (Fig. 2).

Tabela 6: Frequência de *grooming* das fêmeas de *Sapajus nigritus* no grupo de estudo.

ID	Centralidade	Grau ponderado	Receptor	Ator	Módulo	Hierarquia
BA	1,0	24	16 (0,125)	8 (0,062)	C	9
BR	0,59	29	12 (0,094)	17 (0,133)	B	6
DI	0,71	38	15 (0,118)	23 (0,181)	A	2
JO	0,16	13	1 ($7,87^{10^{-3}}$)	12 (0,094)	D	3
JU	0,18	9	4 (0,031)	5 (0,039)	A	5
LU	0,14	7	2 (0,012)	5 (0,039)	B	7
PI	0,61	28	7 (0,055)	21 (0,165)	A	1
ZE	0,68	23	13 (0,102)	10	C	8

				(0,078)		
ZO	0,73	17	13 (0,102)	4 (0,031)	A	4
AL	0,75	29	14 (0,11)	15	A	Macho alfa
				(0,118)		
Outros	-	-	30 (0,236)	7 (0,055)	-	Subordinado

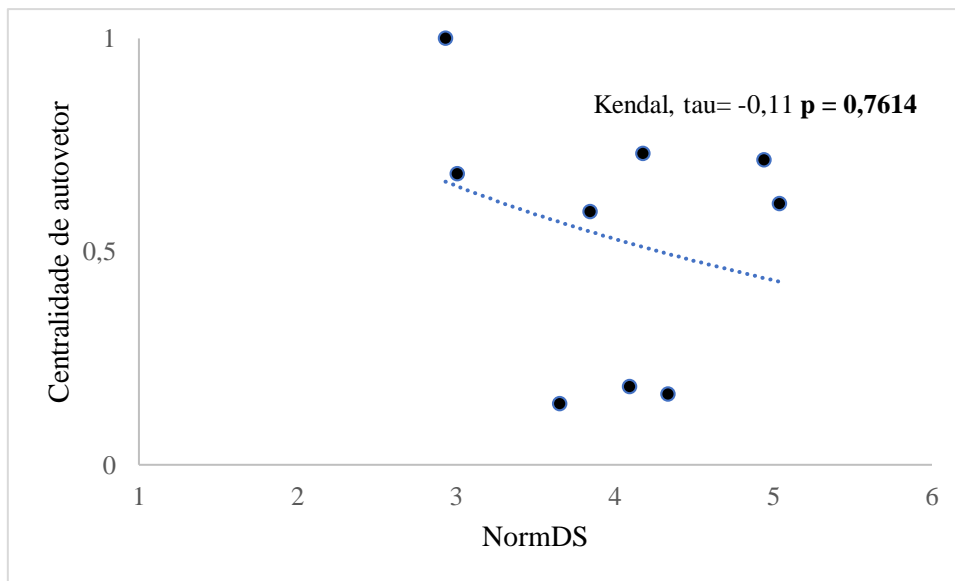


Fig. 2: Relação entre Dominância e Centralidade nas interações sociais de fêmeas de macacos-prego-preto (*Sapajus nigritus*). Teste do coeficiente de correlação de Kendal entre as variáveis Centralidade de Autovetor e Ranking obtido através dos valores do índice David's Score normalizados (NormDS); valor de p indica uma correlação não-significativa entre as variáveis.

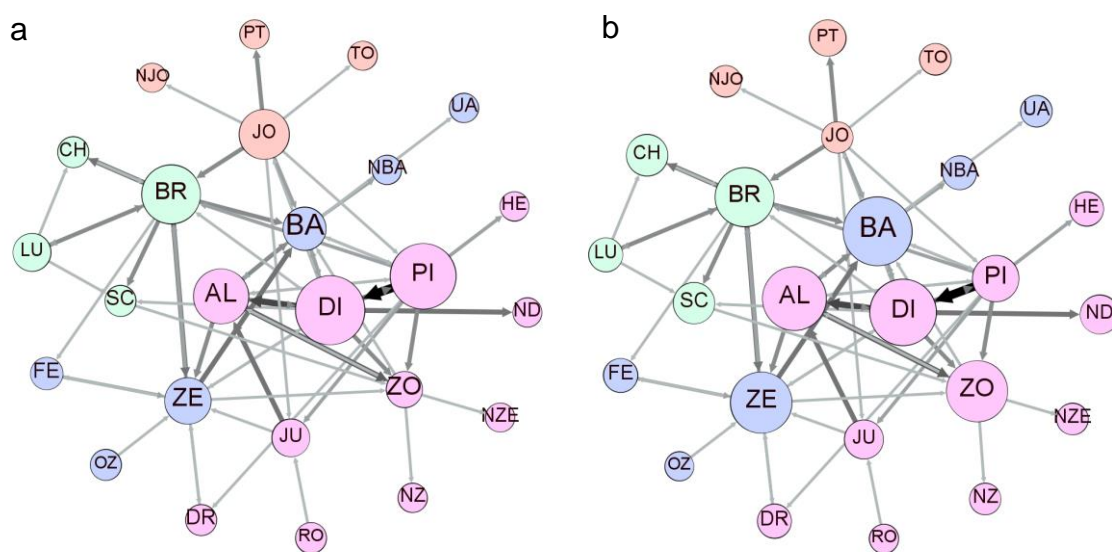


Fig. 3: Redes sociais construídas com as interações de grooming em *Sapajus nigritus*. As setas indicam a direção das interações e a coloração e espessura das arestas representam a força da interação entre a díade (cinza claro = relação fraca; cinza escuro = relação média e preta = relação forte). O tamanho dos nós é representado pelo grau ponderado: em (a) representa ser o ator de *grooming* (*groomer*), e em (b) representa ser alvo de *grooming* (*groomee*). A coloração dos nós representa os módulos de preferência por interações no bando (quatro módulos). As ID de cada indivíduo são representativas quanto a centralidade deste (indivíduos com fonte de ID relativamente maiores tem maiores centralidades).

3.4 DISCUSSÃO

As relações sociais de fêmeas de primatas são comumente associadas pelas predições de modelos socioecológicos, onde a competição desordenada e por contestação (i.e. *scramble* e *contest*) podem direcionar os comportamentos em razão do estabelecimento de afiliações com indivíduos dominantes para obter sucesso em enfrentamentos (Sterck et al. 1997). No entanto, neste trabalho é evidenciado o menor valor do dominante no mercado social de interações para fêmeas de macacos-prego-pretos (*Sapajus nigritus*) através do maior impacto de *groomers* dominantes sobre as taxas de *grooming*, em detrimento do impacto de *groomers* subordinados. Portanto, é recusada a hipótese aqui testada, justamente pelo fato do *grooming* não ser

distribuído *up the hierarchy* (UHT), mas sim *down the hierarchy* (DHT).

Dessa forma, os resultados deste trabalho diferem do observado por Tiddi (2012) também para *S. nigritus* de vida livre do Parque Nacional do Iguaçu, onde as fêmeas dirigiam *grooming* UTH e o faziam em troca de benefícios associados ao *ranking* (i.e. tolerância no contexto alimentar). Aqui o *grooming* recebido não foi correlacionado aos episódios de tolerância exibidos e, portanto, o *grooming* não é sugerido como uma *commodity* social na troca por tolerância; negando um dos pressupostos base para UTH (Barrett & Henzi 2006; Seyfarth 1977). A ausência da troca de *grooming* por tolerância na população pode estar associada a baixa inclinação da hierarquia deste grupo, o que denota um menor grau de diferenciação em poder de coerção entre dominantes e subordinados (Barrett & Henzi 2006). A influência antrópica na área de vida do grupo pode afetar a disponibilidade e distribuição espaço-temporal dos recursos alimentares disponíveis, gerando menor monopolização de recursos e, portanto, menor poder de coerção para os dominantes (Back et al. 2019). A capacidade de monopolização do recurso defendido é essencial para o estabelecimento de relações de competição, que dirigem as relações sociais sobre o filtro de dominância (Barrett & Henzi 2006; Verderane et al. 2013).

Em condição totalmente contrária à hipótese UTH, indivíduos subordinados foram maiores receptores de *grooming* em comparação a indivíduos dominantes, característica da distribuição *down the hierarchy* (DTH). Esta condição foi observada em macacos-prego robustos (*Sapajus* sp.) em cativeiro (Parr et al. 1997) e vida livre (Di Bitetti 1997), bem como em *Macaca* (Sun 2013; Xia et al. 2021) e em *Papio* (Henzi et al. 2003) de vida livre. Nos macacos-prego o uso de *grooming* DTH pode estar associado à influência de indivíduos de médio *ranking*, o qual frequentemente funcionam como um elo de ligação entre os estratos hierárquicos adjacentes, estabelecendo relações com dominantes (i.e. UTH) em estratégias de ascensão social e com subordinados (i.e. DTH) em estratégias de manutenção de *ranking* (Parr et al. 1997). Com

menor diferenciação entre dominantes e subordinados, outros fatores podem dirigir o *grooming* para os subordinados como as relações de proximidade social (*Sapajus* sp., Schino & Pinzaglia 2017), a reciprocidade de *grooming* (Papio, Henzi & Barrett 1999) e a personalidade do receptor (*Sapajus* sp., Morton et al. 2015).

Aqui, o maior efeito na taxa de *grooming* foi também atribuído a díades compostas por indivíduos similares em idade e sexo, como evidenciado pelo princípio de similaridade (de Waal & Luttrell 1983). A baixa variação de idade já provocou *grooming* DTH em *Macaca sylvanus* onde as díades que apresentavam o padrão DTH tinham menor diferença de idade (i.e. até 2 anos) enquanto as díades com maior diferença de idade (i.e. acima de 3 anos) apresentaram *grooming* UTH (Nakamichi & Shizawa 2003). Como neste trabalho, os macacos rhesus (*Macaca mulatta*) já apresentaram maiores taxas de *grooming* distribuídas a parceiros similares em sexo e idade, no entanto, estes também apresentam o *ranking* hierárquico como fator importante na expressão *grooming* (Kulik et al. 2015). A menor diferença etária pode ser uma explicação possível, uma vez que houve um viés na coleta de dados para fêmeas adultas (i.e. todas as fêmeas acima de 5 anos ou com prole foram consideradas adultas) tornando um efeito generalizado da idade. Infelizmente não é possível a avaliação de idade absoluta dos indivíduos do grupo, pois estes já habitavam a região desde muito antes do início da pesquisa (Rocha 1995).

Como esperado pelo padrão de filopatria apresentado pelas fêmeas, estas interagem mais frequentemente entre si, do que com machos do grupo social. Esta associação pelo viés sexual no grupo pode ser ainda mais expressiva, dado o isolamento da população – que experimenta eventos constantes de emigração de machos (Vidotto-Magnoni et al., em preparação), mas não de fêmeas, como também observado pelas populações estudadas por Tokuda (2018) e Izar (2012). Apesar do viés sexual, é destacado ainda, o papel do macho dominante nas interações

sociais das fêmeas, sendo um indivíduo de alta centralidade e altos valores de grau ponderado nos dois sentidos (i.e. emissor e receptor de interações). Os machos dominantes são detentores de grande atração social dado seu caráter comumente despótico nos grupos sociais de macacos-prego-pretos *S. nigritus*; sendo preferencialmente o maior interactante sexual e social dos grupos independentemente das condições de distribuição de recurso alimentar (Izar et al. 2012; Tiddi et al. 2011, 2018) mas que pode ser dependente do número de machos no grupo (Izar et al. 2021). Pela competição social das fêmeas por acesso ao macho dominante, é possível que as fêmeas ao acessarem o macho dominante estão também mais próximas espacialmente e, portanto, estabelecem mais relações sociais entre si (Tiddi et al. 2011).

Este trabalho mostra a ocorrência de efeitos individuais na escolha de parceiros sociais para *grooming*, com tendência à escolha preferencial de subordinados como alvo de *grooming*, rejeitando a hipótese UTH testada para as fêmeas adultas de *Sapajus nigritus*. Em uma condição de baixa inclinação da hierarquia no grupo, e com isso menor valor social do dominante, a população experimenta o efeito da similaridade de sexo e idade para a seleção de parceiros sociais. Diante disso, aqui propõe-se a consideração de perspectivas metodológicas quanto a distribuição do recurso alimentar, e consequente contexto competitivo dos grupos de fêmeas de macacos-prego-preto em estudos futuros de populações de ambientes fragmentados urbanos.

3.5 AGRADECIMENTOS

Agradecemos a toda equipe do Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal da Universidade Estadual de Londrina pelo apoio nos trabalhos de campo. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

3.6 REFERÊNCIAS

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4): 227-266.
- Back JP, Suzin A, Aguiar LM (2019) Activity budget and social behavior of urban capuchin monkeys, *Sapajus* sp.(Primates: Cebidae). *Zoologia (Curitiba)* 36.
- Barrett L & Henzi SP (2006) Monkeys, markets and minds: biological markets and primate sociality. In. Kappeler PM& van Shaik CP (ed) *Cooperation in primates and humans*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp 209-232.
- Bastian M, Heymann S, Jacomy M (2009) Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks In Third international AAAI conference on weblogs and social media.
- Berhane JF & Gazes RP (2020) Social monkeys learn more slowly: Social network centrality and age are positively related to learning errors by capuchin monkeys (*Cebus [Sapajus] apella*). *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 74(3):228.
- Brent LJ, Heilbronner SR, Horvath, JE et al. (2013) Genetic origins of social networks in rhesus macaques. *Scientific reports*, 3(1):1-8.
- Clutton-Brock T & Janson C (2012) Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(4):136-150.
- David HA (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2):432–436. doi:10.1093/biomet/74.2.432
- de Vries H, Stevens JM. & Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71(3):585-592.
- de Waal FB & Luttrell LM (1986) The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia primatologica*, 46(4): 215-234.
- Di Bitetti MS (1997) Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal behaviour*, 54(1): 199-211.
- Falótico T, Inaba A, McGrew WC & Ottoni EB (2016) Vertical bipedal locomotion in wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*). *Primates*, 57(4):533-540.
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM (2004) *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge University Press.
- Gammell MP, de Vries H, Jennings DJ, Carlin, CM, & Hayden, TJ (2003) David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal behaviour*, 66(3):601-605.

Gilby IC, Brent LJ, Wroblewski EE & Rudicell RS et al. (2013). Fitness benefits of coalitional aggression in male chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(3):373-381.

Henzi SP & Barrett L. et al. (1999) Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1420):665-670.

Henzi SP, Barrett L, Gaynor D, Greeff et al. (2003) Effect of resource competition on the long-term allocation of grooming by female baboons: evaluating Seyfarth's model. *Animal Behaviour*, 66(5): 931-938.

Izar P, Verderane MP, Peternelli-dos-Santos L et al. (2012) Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74(4):315-331.

Izar P, Fernández-Bolaños M, Seex L, Gort G et al. (2021) Female emancipation in a male dominant, sexually dimorphic primate under natural conditions. *PloS one*, 16(4).

Izawa K (1980) Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21(4):443-467.

Ji X, Machiraju R, Ritter A & Yen PY (2015) Examining the distribution, modularity, and community structure in article networks for systematic reviews. In. *AMIA Annual Symposium Proceedings, American Medical Informatics Association, Vol 2015:1927*.

Kleiber, K & Zeileis A (2008) *Applied Econometrics with R*, Springer-Verlag, New York.

Kulik L, Amici F, Langos D, Widdig A (2015) Sex differences in the development of social relationships in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International journal of primatology*, 36(2): 353-376.

Lopes EV & Anjos LD (2006) A composição da avifauna do campus da Universidade Estadual de Londrina, norte do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:145-156.

Lorenzo M (2018) Comportamento e ecologia de uma população de macacos-prego (*Sapajus nigritus*, Goldfuss, 1809) em um fragmento florestal inserido em área urbana no município de Londrina, Paraná, Brasil. 137f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

Martin P & Bateson M (2021) *Measuring behaviour: an introductory guide*, 3rd, Cambridge university press, New York.

Morton FB, Weiss A, Buchanan-Smith HM, Lee PC (2015) Capuchin monkeys with similar personalities have higher-quality relationships independent of age, sex, kinship and rank. *Animal Behaviour*, 105: 163-171.

Nakamichi M & Shizawa Y (2003) Distribution of grooming among adult females in a large, free-ranging group of Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 24(3):607-625.

Noë R & Hammerstein P (1994) Biological markets: supply and demand determine the effect

of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral ecology and sociobiology*, 35(1), 1-11.

Parr LA, Matheson MD, Bernstein IS, de Waal FB (1997) Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal behaviour*, 54(2):361-367.

Prefeitura de Londrina (2020) Resumo climatológico do Município de Londrina - 2020. In: Perfil de Londrina 2021. Available via internet. <https://portal.londrina.pr.gov.br/perfil-de-londrina/perfil-de-londrina-2021>. Accessed 03 Aug 2021.

Rocha VJ (1995) Dieta, ação sobre as sementes, padrão de atividade e área de vida de *Cebus apella* (Linnaeus, 1758) em três fragmentos florestais de tamanhos distintos na região de Londrina-PR. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Roubová V, Konečná M, Šmilauer P & Wallner B (2015) Whom to groom and for what? Patterns of grooming in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PloS one*, 10(2).

RStudio Team (2018) RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Sánchez-Amaro A & Amici F (2015). Are primates out of the market?. *Animal Behaviour*, 110, 51-60.

Seyfarth RM (1977) A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65(4), 671-698.

Seyfarth RM (1980) The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal behaviour*, 28(3):798-813.

Sterck EH, Watts DP, van Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral ecology and sociobiology*, 41(5): 291-309.

Schino G & Pinzaglia M (2018) Age-related changes in the social behavior of tufted capuchin monkeys. *American journal of primatology*, 80(3).

Shibatta OA, Galves W, Carmo WPD et al. (2009) A fauna de vertebrados do campus da Universidade Estadual de Londrina, região norte do estado do Paraná, Brasil. *Semina cienc. biol. saúde*, 3-26.

Sun L (2013) *The fairness instinct: the robin hood mentality and our biological nature*. Amherst: Prometheus Books, New York.

Tiddi B, Aureli F, Schino G, & Voelkl B (2011) Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8): 812-820.

Tiddi B, Aureli F & Schino G (2012) Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *PloS one*, 7(5).

Tiddi B, Heistermann M, Fahy MK & Wheeler BC (2018) Male resource defense mating system in primates? An experimental test in wild capuchin monkeys. *Plos one*, 13(5).

Tokuda M, Martins MM & Izar P (2018) Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). *Acta ethologica*, 21(1):1-11.

Verderane MP, Izar P, Visalberghi E & Fragaszy DM (2013) Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, 150(6):659-689.

Whitehead H (2008) *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press, Chicago.

Xia DP, Wang X, Garber PA & Sun BH (2021) Effects of Hierarchical Steepness on Grooming Patterns in Female Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9:126.

Anexo 1

Quadro 1: Indivíduos do grupo social de *Sapajus nigritus* alocado em fragmento urbano no campus da Universidade Estadual de Londrina.

Indivíduo	Sigla	Classe sexo etária	2020	2021
Alfa	AL	Macho adulto	Presente	Presente
Alt	AT	Fêmea juvenil	Presente	Presente
Bailey	BA	Fêmea adulta	Presente	Presente
Billy	BI	Macho adulto	Presente	Presente
Brown	BR	Fêmea adulta	Presente	Presente
Choco	CH	Juvenil I	Presente	Presente
Dixie	DI	Fêmea adulta	Presente	Presente
Drop	DR	Juvenil II	Presente	Presente
Feio	FE	Fêmea juvenil	Presente	Presente
Goo	GO	Juvenil III	Presente	Presente
Harry	HÁ	Macho adulto	Presente	Ausente
Hex	HE	Juvenil I	Presente	Presente
Jolie	JO	Fêmea adulta	Presente	Presente
Juca	JU	Fêmea adulta	Presente	Presente
Lucas	LU	Fêmea adulta	Presente	Presente
Maul	MA	Juvenil II	Presente	Presente
Neonatos (7)	“N + inicial da mãe”	Infante	Presente*	Presente
Nero	NE	Juvenil II	Presente	Presente
Oz	OZ	Juvenil III	Presente	Presente
Piper	PI	Fêmea adulta	Presente	Presente
Pirita	PR	Juvenil II	Presente	Presente
Pitt	PT	Juvenil II	Presente	Presente
Rob	RO	Fêmea juvenil III	Presente	Presente
Schino	SC	Juvenil I	Presente	Presente
Sol	SO	Juvenil III	Presente	Presente
Tom	TO	Macho adulto	Presente	Presente
Uatu	UA	Juvenil III	Presente	Presente
Visa	VI	Juvenil II	Presente	Presente
Zee	ZE	Fêmea adulta	Presente	Presente
Zoey	ZO	Fêmea adulta	Presente	Presente

Siglas utilizadas para construção dos gráficos e modelos que necessitavam identificação; Classes sexo etárias definidas conforme última observações em campo; Indivíduos na categoria “Ausente” representam ausência deste indivíduo nos dados coletados para o ano referido; * indivíduos nasceram a partir do final do ano referido, estando presentes somente nos dois últimos meses.

Anexo II

Tabela 7: Comparação entre modelos GLM para taxas de grooming em *Sapajus nigritus*.

Modelo	Composição	AIC	Δ AIC	Parâmetro de dispersão (p)
1	Sexo	211,81	32,33	1,13(0,6762)
2	Idade	206,56	27,08	1,04(0,8533)
3	SDG	181,02	1,54	0,87 (0,479)
4	Paridade	207,03	27,55	1,02(0,9216)
5	SDG + Sexo + Idade	179,96	0,48	0,67 (0,00193)
6	SDG + Sexo	181,89	2,41	0,76 (0,08929)
7	Sexo + Idade	208,77	29,29	1,0(0,9866)
8	Sexo + Idade + Paridade	205,56	26,08	0,80(0,1616)
9	Sexo + Paridade	207,5	28,02	0,89(0,5149)
10	SDG + Idade	179,48*	0	1,0 (0,9866)
11	Idade + Paridade	205,19	25,71	0,92(0,6898)

* modelo com menor valor de AIC relativo. **Negrito** indica variação significativa no parâmetro de dispersão ($p < 0,05$).