

UNIVERSIDADE DE LISBOA
FACULDADE DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL



**Organização Social em Chimpanzés (*Pan troglodytes*):
Estudo de um Grupo Familiar no Badoca Safari Park**

Fabiana Marques Ribeiro

Mestrado em Biologia Evolutiva e do Desenvolvimento

Dissertação orientada por:
Prof^a. Doutora Catarina Casanova
Prof^a. Doutora Manuela Coelho

2018

“No fundo, todos temos necessidade de dizer quem somos e o que é que estamos a fazer e a necessidade de deixar algo feito, porque esta vida não é eterna e deixar coisas feitas pode ser uma forma de eternidade.”

José Saramago

Para os meus pais,

Para o Pedro,

E para o Jonas, a Ema, a Flor e o Jambo.

Agradecimentos

Agradeço a todos que direta ou indiretamente tornaram este trabalho uma realidade. Em especial, à Professora Catarina Casanova por ter aceitado o meu pedido, pela sua orientação e apoio que tornaram este trabalho possível. Gostaria também de agradecer à Professora Manuela Coelho por ter acedido colaborar connosco.

Ao Badoca Safari Park, por solicitamente ter consentido a recolha de dados e ao seu pessoal que me acolheu e ajudou durante este período. Em especial ao pessoal dos primatas, ao Ricardo, ao Hélder e ao Marcos, pelos conhecimentos que me facultaram sobre este grupo de chimpanzés que tanto me ajudou na elaboração deste trabalho.

Aos meus amigos pelo apoio, pela coragem e incentivo que me deram para levar este trabalho até ao fim. Especialmente à Célia Gomes e à Laura Silvério porque “o que Coimbra uniu ninguém separa” e sem vocês todo este percurso teria sido bem mais complicado.

Aos meus gatos, o Chico e a Tareca.

À minha família por acreditaram em mim e por estarem sempre do meu lado. Um agradecimento especial à memória da avó Maria pelos valores e princípios que me ensinou e por ter sempre acreditado em mim.

Um obrigado muito especial ao Pedro, pela enorme paciência que teve durante todo este percurso, por ter ouvido todas as dúvidas e inseguranças que surgiram e por as ter apaziguado com muito carinho.

Aos meus pais pela educação que me deram, por estarem sempre ao meu lado e acreditarem nas minhas capacidades e por me terem dado oportunidades que permitiram chegar até aqui.

Por fim, ao Jonas, à Ema, à Flor e ao Jambo pelos momentos únicos que me proporcionaram e porque sem eles este trabalho não seria possível.

A todos muito obrigada.

Resumo

O chimpanzé (*Pan troglodytes*) é um primata pertencente à família Hominidae. Vive em comunidades multi-macho/multi-fêmea, com dominância hierárquica e filopatria masculina. O padrão “mistura-separação” (*fission-fusion*) característico das comunidades de chimpanzés é também característico das sociedades humanas de caçadores-recolectores (e.g. !Kung). As evidências fósseis tanto da antropologia como da arqueologia, mostram que sempre vivemos em grupos sociais e que esses grupos variaram ao longo do processo evolutivo, sendo moldados por fatores ecológicos e sociais. O objetivo deste estudo é caracterizar as interações sociais entre os indivíduos, a separação de papéis entre macho e fêmea e ainda a separação de papéis entre adultos e juvenis. Para tal, foi feito um estudo comportamental com chimpanzés em cativeiro no Badoca Safari Park recorrendo a amostragem focal e de varriamento. Foi observada grande inatividade comportamental nos indivíduos adultos, uma baixa afiliação entre fêmeas e uma baixa frequência de comportamentos agonísticos.

Palavras-chave: *Pan troglodytes*, organização social, hierarquia social de dominância, evolução.

Abstract

The chimpanzee (*Pan troglodytes*) is a non-human primate belonging to the Hominidae family. Chimpanzees live in multi-male/multi-female community with male hierarchical dominance and philopatry system. The fission-fusion pattern present in chimpanzee communities can also be seen among the human hunter-gatherer societies (e.g. !Kung). The fossil evidences of both anthropology and archaeology show that we always lived in social groups and that these groups varied throughout the evolutionary process, being shaped by ecological and social factors. The main goal of the present study is to characterize social interactions between individuals, role separation between male and female, and between adults and juveniles. For this, a behavioural study was conducted on a captive (Badoca Safari Park) chimpanzee colony using both focal and scan sampling. High inactivity was recorded in adult individuals, low affiliation amongst females and a low frequency of f agonistic behaviour.

Key-words: *Pan troglodytes*, Social organization, Dominance hierarchy, evolution.

Índice

Dedicatória	i
Agradecimentos.....	iii
Resumo.....	v
Abstract	v
Lista de figuras	ix
Lista de tabelas	ix
1 Introdução	1
1.1 A importância do estudo de primatas não-humanos.....	1
1.2 Características evolutivas da ordem Primata.....	1
1.3 Taxonomia dos primatas	2
1.4 Grupos sociais dos primatas	4
1.5 Ecologia e comportamento dos chimpanzés.....	5
1.5.1 Organização social das comunidades de chimpanzés.....	6
1.5.2 Sociabilidade	7
1.5.3 Hierarquia social de dominância	8
1.5.4 Hierarquia masculina.....	8
1.5.5 Hierarquia feminina.....	9
1.5.6 Papéis sociais dos machos e das fêmeas.....	9
1.5.7 Relação progenitora-cria	9
1.5.8 Partilha alimento.....	10
1.5.9 Jogo social	10
1.5.10Alocatagem.....	11
1.6 Chimpanzés como modelo para o estudo da evolução humana	11
1.6.1 Primeiros hominíneos vs. chimpanzés.....	12
1.6.2 Chimpanzés e a evolução dos grupos familiares humanos.....	14
1.7 Apresentação do tema, objetivos e hipóteses	15
2 Metodologia	16
2.1 Colônia em estudo	16
2.2 As instalações	17
2.3 Protocolo de observação.....	19
2.3.1 Período de observação.....	19
2.3.2 Período de habituação	19
2.3.3 Etograma	19
2.3.4 Mapeamento do cativeiro	20
2.4 Fiabilidade e validade das observações.....	20

2.5	Amostragem	21
2.5.1	Amostragem Focal	21
2.5.2	Amostragem de varrimento	22
2.6	Análise de dados.....	22
3	Resultados	24
3.1	<i>Time-budget</i>	24
3.2	Interações agonísticas.....	34
3.3	Alocatagem.....	36
3.4	Vizinho mais próximo e índice de associação de díades	36
3.5	Preferências espaciais no cativeiro	38
4	Discussão	41
4.1	<i>Time-budget</i>	41
4.2	Comportamentos afiliativos	42
4.3	Interações agonísticas e hierarquia de dominância.....	44
4.4	Estereotípias	45
4.5	Manhã vs tarde.....	45
4.6	Sexo vs comportamento.....	46
4.7	Idade vs comportamento.....	46
4.8	Preferências espaciais.....	47
4.9	Comparação com habitat natural	47
4.10	Uma perspetiva evolutiva: os chimpanzés como modelo.....	47
5	Considerações finais	50
	Bibliografia	51
	Anexo A – Etograma.....	57
	Anexo B - Fichas de registo	63
	B.1. Amostragem de varrimento (<i>Pan troglodytes</i>).....	63
	B.2. Amostragem focal (<i>Pan troglodytes</i>).....	63

Lista de figuras

Figura 1.1 Classificação taxonómica da ordem primata. Adaptado de Jurmain, Kilgore e Trevathan (2013).....	3
Figura 1.2 Classificação taxonómica da superfamília Hominoidea. Adaptado de Jurmain, Kilgore e Trevathan (2013).....	3
Figura 1.3 Distribuição geográfica das subespécies de <i>Pan troglodytes</i> . Adaptado de Hvilsom et al (2013).	5
Figura 2.1 Chimpanzés do Badoca Safari Park. Da esquerda para a direita: Ema, Jambo, Flor e Jonas.....	16
Figura 2.2 Ilhas dos Primatas. A - Ilha dos chimpanzés; B – Ilhas dos mandris; C – Ilha dos babuínos; D – Cativeiros interiores.....	17
Figura 2.3 Cativeiro exterior dos chimpanzés. A- Vista geral; B – Túnel; C- Plataforma; D – Baloço; E – Plataforma central.	18
Figura 2.4 Mapa do cativeiro exterior da Ilha dos chimpanzés utilizado durante as amostragens.	20
Figura 3.1 Durações totais de cada categoria comportamental para cada indivíduo focal.....	24
Figura 3.2 Durações relativas de cada tipo de comportamento social para cada indivíduo focal.	26
Figura 3.3 Durações de cada categoria comportamental no período da manhã e da tarde.....	28
Figura 3.4 Diferenças entre sexos para: A - jogo solitário; B - comportamentos afiliativos.	31
Figura 3.5 Diferenças entre sexos para: A - jogo solitário; B - comportamentos afiliativos; C - comportamentos de manutenção.	33
Figura 3.6 Dendograma de proximidade entre os quatro chimpanzés da colónia.....	37
Figura 3.7 Duração da ocupação das diferentes salas do cativeiro: A - Jonas; B – Ema.	39
Figura 3.8 Duração da ocupação das diferentes salas do cativeiro: A - Flor; B – Jambo.	40

Lista de tabelas

Tabela 2.1 Constituição da colónia de chimpanzés do Badoca Safari Park.....	16
Tabela 2.2 Sequência das observações dos indivíduos focais.....	21
Tabela 2.3 Categorias de distância entre dois indivíduos consideradas para a amostragem de varrimento.	22
Tabela 2.4 Dados totais do protocolo de observação.	23
Tabela 3.1 Resultados do Teste de Mann-Whitney para diferenças nos comportamentos entre os turnos da manhã e da tarde, para cada focal. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).	29
Tabela 3.2 Resultados do Teste de Mann-Whitney para testar se havia relação entre o sexo e o comportamento. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).....	30

Tabela 3.3 Resultados do Teste de Kruskal-Wallis para testar se havia relação entre a idade e o comportamento. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).....	32
Tabela 3.4 Matriz de proximidade entre os indivíduos da colónia.....	36
Tabela 3.5 Matriz de associação entre os indivíduos da colónia.....	38
Tabela 3.6 Resultados do Teste de Kruskal-Wallis para testar se havia diferenças na duração da utilização das diferentes zonas do cativoiro, por cada indivíduo focal. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).....	38

1 Introdução

1.1 A importância do estudo de primatas não-humanos

Para podermos entender melhor a evolução humana é necessário compreender o comportamento social e a evolução da sociabilidade nos restantes primatas (Casanova 2006). O estudo dos primatas não-humanos (PNH) ajuda-nos a perceber a evolução humana, uma vez que espécies próximas tendem a ter comportamentos semelhantes. Segundo Boyd and Silk (2009) estas semelhanças são devidas à detenção e partilha de características do ancestral comum. Refere Goodall (1986b) que será provável que, se ambos chimpanzés e humanos atuais partilham comportamentos, esses comportamentos já poderiam estar presentes no ancestral comum. Assim, o estudo destas espécies dá-nos mais pistas sobre os nossos ancestrais comparativamente ao estudo de outros organismos – via homologia. Mas a seleção natural também pode levar a organismos diferentes a soluções adaptativas semelhantes quando influenciados pelas mesmas pressões seletivas (Boyd and Silk 2009) Isto significa que, ao perceber os padrões de diversidade no comportamento e morfologia dos organismos em relação ao seu ambiente, podemos inferir como é que a evolução molda a adaptação em resposta a diferentes pressões seletivas – via analogia. É por isso que os antropólogos também recorrem aos modelos dos carnívoros sociais para explicar alguns aspetos do próprio processo evolutivo humano. Sendo os carnívoros sociais evolutivamente mais distantes dos humanos, os primeiros são sujeitos a pressões seletivas semelhantes àqueles que teriam sido os primeiros hominídeos que abandonaram as árvores e se aventuraram na savana ou em bosques abertos (Jurmain, Kilgore e Trevathan 2013) Alguns carnívoros, quando se adaptaram ao seu habitat, mantiveram características comportamentais que lhes permitiram continuar organizados socialmente (e.g. leões, lobos os cães selvagens africanos/mabecos) ao contrário de outros [e.g. chitas (Jurmain, Kilgore, e Trevathan 2013)].

Os estudos com PNH são essenciais para obter pistas sobre o próprio processo evolutivo humano e até inferir sobre os comportamentos e a organização social dos nossos ancestrais uma vez que o comportamento não fossiliza (desde a estrutura familiar, ao sistema de acasalamento, a possíveis existências de hierarquias de dominância ou grupos com sistemas mais mutualistas (Goodall 1986b; Boyd e Silk 2009, Jurmain et al 2013).

Este estudo tem como tema o comportamento e a organização social da colónia familiar de chimpanzés do Badoca Safari Park. Sendo um grupo familiar, queremos perceber como é que tal característica tem implicações do ponto de vista do comportamento social. Iremos comparar o comportamento social do grupo estudado com o que é observado em habitat natural (padrão mistura-separação). Para tal teremos que estudar as interações sociais entre os indivíduos, caracterizar a relação progenitor-cria, estudar a separação de papéis entre macho e fêmea, entre classes de idade, caracterizar a hierarquia social de dominância, comparar os dados obtidos com o que é conhecido para os primeiros hominídeos, de modo a tentar inferir como terá evoluído a organização social e a sociabilidade nos hominídeos sobretudo ao nível das relações que se estabeleceriam em grupos familiares (ver secção 1.7 para objetivos mais detalhados)

1.2 Características evolutivas da ordem Primata

Os membros da ordem Primata são caracterizados por possuírem um número de caracteres derivados e partilhados. No entanto, a vasta diversidade desta espécie impossibilita a elaboração de uma categorização ótima (Casanova 2015). Nem todos os primatas partilham os mesmos traços.

A dieta dos primatas é excessivamente generalista e permitiu que no passado pudessem ocupar diversos nichos ecológicos, o que poderá ter ajudado ao sucesso evolutivo da ordem. Esta dieta, é refletida no padrão dentário da mesma. Embora a fórmula dentária varie entre os vários grupos de primatas, existem algumas características transversais a todos: todos os primatas têm os mesmos tipos de dentes, podendo variar em número, mas os incisivos nunca são mais de dois, nunca mais de um canino e a totalidade dos pré-molares e molares é de 3 por quadrante (Casanova 2015).

Outra característica interessante dos primatas é a capacidade preênsil da mão e ambos hallux e plex oponíveis, o que possibilita que estes possam usar as mãos e os pés para agarrar. No entanto, o hallux oponível foi perdido nos humanos, muito possivelmente devido ao desenvolvimento do bipedismo como tipo de locomoção principal. Ainda em relação às extremidades dos membros, os primatas possuem unhas planas nas mãos e nos pés e têm almofadas tácteis sensíveis com dermatóglifos (Boyd e Silk 2009).

Em relação à locomoção, esta é dominada pelos membros posteriores e o centro de gravidade é mais próximo destes do que os membros anteriores (Boyd e Silk 2009). Os PNH exibem ainda retenção da clavícula de modo a permitir uma maior flexibilidade na articulação. Esta característica é comum a todos os primatas (Casanova 2015).

Em relação aos sentidos, o sentido visual é altamente desenvolvido. A visão é binocular e estereoscópica, permitindo a noção de profundidade. Existe grande dependência visual em detrimento do olfato que nos primatas é pouco especializado e reduzido sobretudo nos primatas diurnos (Boyd e Silk 2009).

As fêmeas têm ninhadas de tamanho reduzido e os períodos de gestação e juvenil são mais longos do que em outros mamíferos de tamanho similar (Boyd e Silk 2009). Por conseguinte, o investimento parental das fêmeas com as crias é muito acentuado (Casanova 2015).

Por fim, comparado os cérebros dos primatas com os cérebros dos restantes mamíferos de tamanho similar, no caso dos primatas este órgão é maior e mais complexo. (Boyd e Silk 2009).

1.3 Taxonomia dos primatas

A taxonomia desta ordem não é consensual e tem vindo a ser alterada ao longo do tempo. Na Figura 1.2. é possível ver a classificação atual da ordem primata (Fan, He, Chen, Ortiz, Zhang, Zhao, Li, Zhang, Kimock, Wang, Groves, Turvey, Roos, Helgen e Jiang 2017; Kitchener e Groves 2002). Atualmente, os primatas são classificados em duas subordens: Strepsirrhini e Haplorrhini. O primeiro grupo contém os lémures, lóris e gálagos. O segundo grupo contém os tásios, os platirríneos e os catarríneos. No entanto, é ainda frequente encontrar a antiga classificação em subordens Prosimii e Anthrooidea. A diferença entre estas duas classificações está relacionada com o posicionamento da infraordem Tarsiforme, que era colocada junto com os Strepsirrhini formando os Prosimii (Groves 2017).

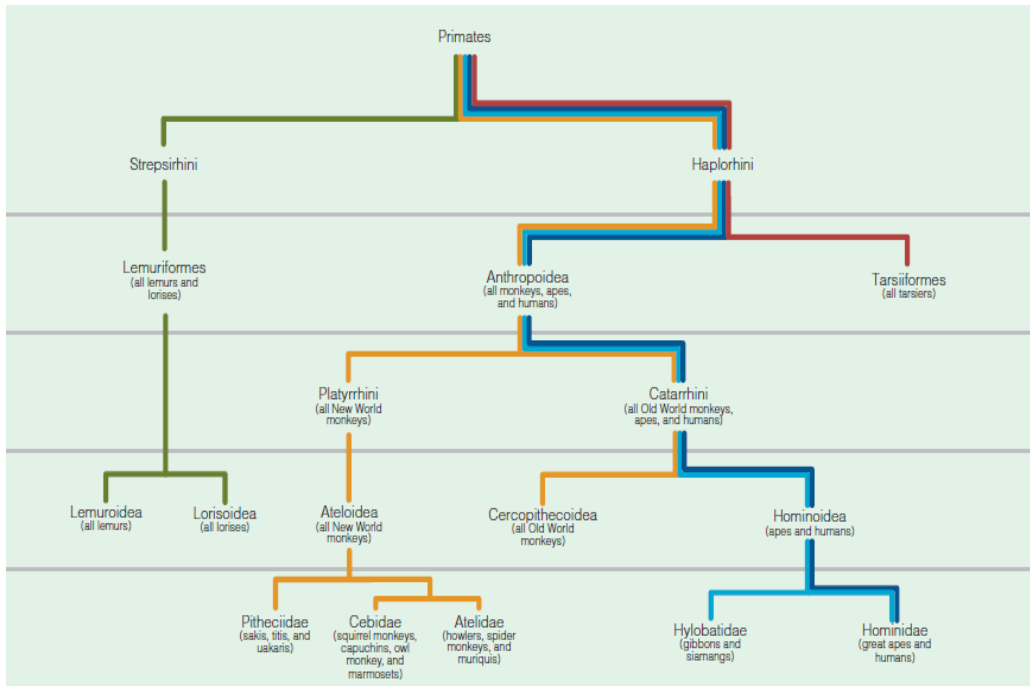


Figura 1.2 Classificação taxonómica da ordem primata. Adaptado de Jurmain, Kilgore e Trevathan (2013).

A espécie humana, os gibões, os orangotangos, os gorilas e os chimpanzés pertencem à infraordem Anthropoidea e à superfamília Hominoidea. Os homínídeos são os maiores primatas, têm corpos robustos e braços bem desenvolvidos. Além disso, existem diversas diferenças entre estes e os restantes primatas a nível esquelético devido à maior tendência para o corpo vertical. Na Figura 1.2 pode-se ver a classificação taxonómica para este grupo de primatas. Por fim, o chimpanzé comum, os bonobos e o ser humano, pertencem à mesma tribo, os Homininae, juntamente com os nossos antepassados *Homo* já extintos.

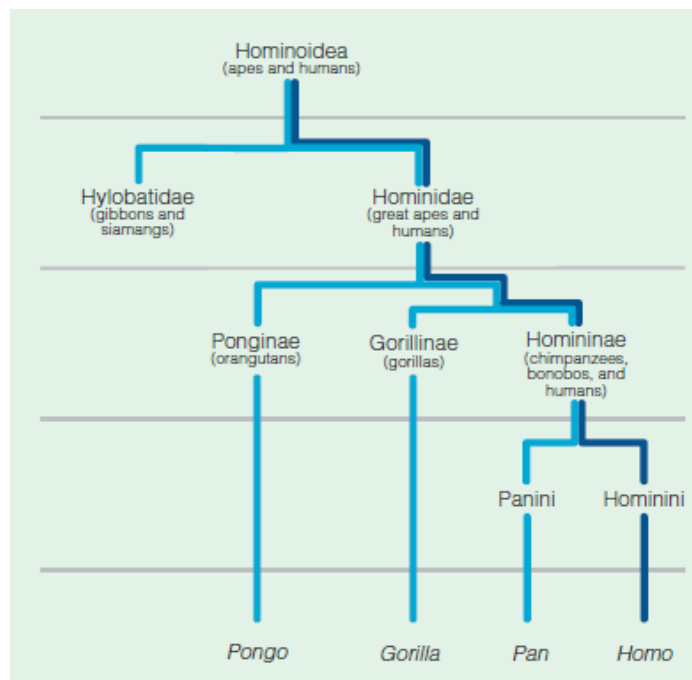


Figura 1.1 Classificação taxonómica da superfamília Hominoidea. Adaptado de Jurmain, Kilgore e Trevathan (2013).

1.4 Grupos sociais dos primatas

Entre os primatas podemos encontrar diferentes tipos de grupos sociais, desde “grupos” solitários (e.g. progenitora e cria) que se alimentam e viajam sozinhos até aos grupos gregários que se alimentam e viajam em grupo (Fleagle 2013). A composição dos grupos sociais em primatas varia de espécie para espécie. A maioria das espécies notívagas são solitárias e, por oposição, a maioria das espécies diurnas são gregárias. No entanto, é difícil classificar e distinguir a tipologia dos grupos sociais, pois existem muitas subtilezas que devem ser tidas em conta. Algumas espécies solitárias continuam a ser sociais e mantêm interações com outros indivíduos solitários na mesma área (Fleagle 2013). Os grupos sociais observados nos primatas são o resultado de diversos fatores seletivos, que vão influenciar de diferentes maneiras o tamanho, a composição e a dinâmica do grupo (Fleagle 2013). São as interações entre os indivíduos, assim como as relações de parentesco que providenciam as pistas para um verdadeiro entendimento dos grupos sociais em primatas (Kappler e van Schaik 2002).

Os chamados “grupos solitários” consistem essencialmente na unidade social básica dos primatas: a fêmea e as respetivas crias (Casanova 2006, Boyd e Silk 2009). Os machos e as fêmeas encontram-se esporadicamente, em períodos variáveis, e o investimento parental é sobretudo feito pela progenitora. Dentro dos grupos solitários, o mais simples e o mais primitivo é o tipo *noyau*, característico dos mamíferos noturnos primitivos. Aqui o território de cada macho individual sobrepõe-se ao território de várias fêmeas individuais e respetivas crias. Apesar dos grupos solitários serem predominantemente de pequenos primatas noturnos, o orangotango (*Pongo sp.*) é a exceção a essa regra.

As monogamias são caracterizadas pela associação permanente de macho e fêmea. Nestes casos, o investimento parental é feito por ambos os progenitores, apesar do papel do macho variar consideravelmente nas diferentes espécies. Em alguns casos, o macho tem um papel importante no transporte das crias (e.g. *Aotus e Symphalangus*). Noutras espécies, o investimento parental dos machos é pequeno. No entanto a presença do macho pode impedir o infanticídio das crias por outros machos que queiram aceder à fêmea (van Schaik e Dumba 1990). Alternativamente, a presença do macho pode estar relacionada com a guarda do par em vez de estar diretamente ligada aos cuidados com a descendência (van Schaik e Kappeler 1997).

As poligamias são divididas entre poligamias sob a forma de poligenias e poligamias sob a forma de poliandrias. No caso das poliandrias, o grupo é constituído por uma fêmea adulta, respetivas crias e vários machos adultos. O investimento parental é dividido pelos machos e pelas crias mais velhas, sendo que o transporte das crias é assegurado maioritariamente pelos machos (e pontualmente pelas crias de idade mais avançada), uma vez que estas só estão com a mãe durante a alimentação. Este é o grupo social menos comum dentro dos primatas (humanos e não humanos), sendo exemplo de algumas espécies de calitricídios ou entre o grupo étnico dos Nyinba (Casanova 2006).

A poligamia sobre a forma de poliginia de um só macho, ocorre em grupos onde existem várias fêmeas adultas, respetivas crias, e um macho adulto, que participa na proteção das crias, mas que não consegue igualar o seu investimento parental ao das fêmeas, uma vez que tem de se dividir pelas várias crias. Um exemplo deste grupo social são os babuíños gelada (*Theropithecus gelada*).

A poliginia multi-macho é semelhante ao tipo de grupo social anterior, mas existe mais do que um macho adulto no grupo. O investimento parental dos machos varia, podendo ser indireto e consistir somente na proteção das crias, ou nalguns casos, o investimento parental é mais direto e passa pela partilha de alimentos e proximidade com as crias. Tais grupos são caracterizados por políticas complexas e competição dentro do grupo (Fleagle 2013). Para muitas espécies de primatas é difícil distinguir entre grupos de uni-macho e grupos multi-macho/multi-fêmea, pois, à medida que os

machos juvenis atingem a maturidade sexual, muitos grupos uni-macho parecem tornar-se grupos multi-macho (Fleagle 2013).

Na maioria das espécies de primatas, observa-se uma mudança de indivíduos de um dos sexos para outro grupo que não o seu. Esta mudança de grupo normalmente ocorre quando os indivíduos em causa atingem a maturidade sexual. Essa mudança pode ser, tanto das fêmeas (chimpanzês e bonobos), como dos machos (maioria dos macacos do velho mundo e vários lémures), ou de ambos (macaco uivador e tamarinos). Quando estamos perante filopatria masculina os machos são todos aparentados (organizados via patrinhagens) entre si sendo que as fêmeas, quando atingem a maturidade sexual, mudam de comunidade. Na filopatria feminina observamos o oposto: todas as fêmeas são aparentadas (e organizadas em matrinhagens) sendo que os machos, quando atingem a maturidade sexual, abandonam o seu grupo natal e ingressam noutra. Este comportamento está relacionado com fatores como a distribuição dos recursos, a proteção contra o infanticídio, para evitar a endogamia entre outras razões (Fleagle 2013).

Sendo que a grande maioria dos primatas são gregários, pode-se dizer que a vida em grupo é de alguma forma vantajosa, sendo favorecida pela seleção natural uma vez que traz mais benefícios do que custos para a espécie (Fleagle 2013, Casanova 2006, Boesch e Boesch-Acherman 2000). Viver em grupo aumenta a facilidade de acesso a parceiros sexuais e sociais e ainda permite estratégias sociais contra predadores ou a caça cooperativa. É também visível em várias espécies de primatas, o *babysitting* de crias por outras fêmeas que não a mãe, fenómeno denominado por *allomothering*. No entanto, viver em grupo também traz desvantagens como a maior competição pelo alimento obtido, a maior exposição a predadores no caso de grupos numerosos (e portanto mais ruidosos), assim como a maior competição por parceiros sexuais, a transmissão de patologias, entre outros aspetos (Casanova 2006, Boesch e Boesch-Acherman 2000). O favorecimento da seleção natural da vida em grupo apenas se observa quando as vantagens são superiores às desvantagens.

1.5 Ecologia e comportamento dos chimpanzês

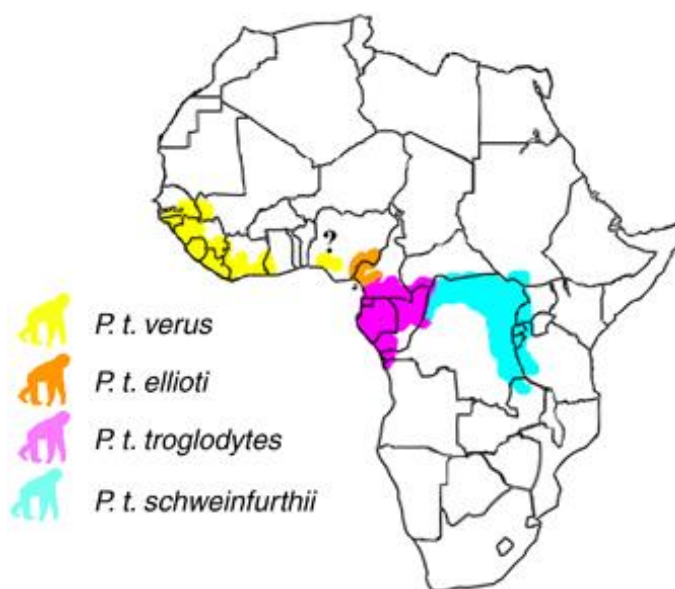


Figura 1.3 Distribuição geográfica das subespécies de *Pan troglodytes*. Adaptado de Hvilsom et al (2013).

Os chimpanzês são nativos de África, sendo que a sua distribuição vai desde a África central até à parte ocidental do continente. Aproximadamente 21 países africanos têm presentes uma ou as duas espécies do género *Pan*, sendo que as colónias mais numerosas se encontram na República do Congo, na República Centro-Africana, na República Democrática do Congo e Camarões. No entanto, apesar da sua ampla distribuição, esta é descontínua. Vivem em diversos habitats que vão desde a floresta tropical até às savanas. A taxonomia dos chimpanzês continua a ser uma área ativa de pesquisa, especialmente da genética de populações. Existem quatro subespécies de chimpanzês: *P.t. ellioti* (Chimpanzé da Nigéria e Camarões), *P. t. schweinfurthii* (Chimpanzé Oriental), *P. t. troglodytes* (Chimpanzé Central) e *P.t. verus* (Chimpanzé Ocidental). Destas quatro subespécies, as maiores comunidades são de *Pan*

troglodytes troglodytes, seguidas das populações de *Pan troglodytes verus*, sendo a mais pequena a de *Pan troglodytes ellioti*, que é também a mais ameaçada de extinção. Na figura 1.3 é possível ver a distribuição das quatro subespécies de chimpanzés comuns (Hvilsom, Frandsen, Børsting, Carlsen, Salle, Simonsen e Siegismund 2013).

Os chimpanzés vivem em comunidades multi-macho/multi-fêmea, com 25 indivíduos em média (Humle, Maisels, Oates, Plumptre e Williamson 2016), com dominância hierárquica dos machos sobre as fêmeas e onde existe também filopatria masculina (Goodall 1986a e b). Além disto, as comunidades de chimpanzés regem-se pelo padrão de mistura-separação, onde são formados temporariamente grupos ou partes de dimensão variável devido a diversos fatores como disponibilidade e quantidade de alimento, estado sexual das fêmeas e relações sociais com os restantes indivíduos da comunidade (Goodall 1986b, 1986a; Boesch, Hohmann, e Marchant 2002).

A dieta destes animais consiste sobretudo em frutos e é complementada com folhas, rebentos, raízes, tubérculos, flores, insetos e alguma carne de outros pequenos mamíferos, como cólobos e pequenos porcos selvagens, que caçam cooperativamente e partilham (Casanova 2006). Os chimpanzés apresentam um dimorfismo sexual ténue (Casanova 2006) e atingem a puberdade entre os 7-8 anos de idade (sendo que nos machos a puberdade é atingida mais tarde á semelhança dos restantes mamíferos). As fêmeas têm um ciclo reprodutivo de 35 dias e o primeiro parto é, geralmente, aos 13-14 anos de idade, podendo, no entanto, ocorrer mais cedo. A gestação é de 230 dias e resulta no nascimento de uma cria, ou ocasionalmente, gémeos. As crias são desmamadas aos 4-5 anos de idade, embora possam existir variações. As médias do intervalo entre nascimentos são 4.6-7.2 anos (ver Goodall 1986b para diferenças por comunidades). As fêmeas podem permanecer em estado reprodutivo até aos 40 anos. A duração máxima de vida é desconhecida, mas pensa-se que é cerca de 50 anos (Humle et al. 2016).

1.5.1 Organização social das comunidades de chimpanzés

Vários tipos de primatas, como por exemplo macacos-aranha e chimpanzés, constituem grupos sociais mais fluidos (mistura-separação: *fission-fusion*). Aqui, o tamanho e a composição dos subgrupos ou partes (*parties*) dentro de uma comunidade podem variar de hora para hora, dependendo da disponibilidade de recursos e das relações entre os indivíduos. Alguns estudos sugerem que o tamanho das *parties* está relacionado com o tamanho do *patch* (Newton-Fisher, Reynolds, e Plumptre 2000; Symington 1988) e que as variações sazonais no tamanho destes estão relacionadas com as flutuações sazonais na abundância de alimento (Goodall 1986b; Boesch e Boesch-Acherman 2000; Chapman, Wrangham, e Chapman 1995). Mais recentemente, um estudo realizado em chimpanzés da floresta de Tai (Costa do Marfim), demonstrou que além destes fatores, a presença e o número de fêmeas sexualmente recetivas também tem influência sobre o tamanho das *parties* (partes), tornando-as maiores, independentemente da disponibilidade de alimento (Boesch, Hohmann, e Marchant 2002).

Os chimpanzés podem exibir diferentes tamanhos de *parties*, dependendo da sua localização dentro da área vital. Por exemplo, chimpanzés da floresta de Tai tendem a ter em média *parties* de 10 elementos, enquanto outras populações de chimpanzés têm apenas 5 chimpanzés em média por *party* (Goodall 1986b) e as populações de bonobos tendem a ter *parties* maiores que os chimpanzés (Boesch e Boesch-Acherman 2000). No entanto, nalguns casos, verifica-se que o tamanho das *parties* está fortemente correlacionado com o tamanho da comunidade, e noutros casos isto não acontece. Isto pode ser explicado, uma vez que as pequenas comunidades de chimpanzés tendem a manter o padrão de mistura-separação mas as *parties* perdem alguma flexibilidade e tornam-se mais estáveis durante um período de tempo maior (Boesch e Boesch-Acherman 2000).

Para garantir o acesso aos recursos alimentares e às oportunidades reprodutivas, os chimpanzés exibem um comportamento territorial agressivo nas áreas periféricas do seu território (Goodall 1986b). Além disto, nestas áreas é possível o encontro com coespecíficos de comunidades vizinhas, que podem levar a confrontos agressivos. Nestes locais o risco de infanticídio é mais elevado.

Nas comunidades de mistura-separação, os indivíduos podem escolher viajar em direções diferentes dos outros membros do grupo, sendo que as fêmeas adultas tendem a viajar com as suas crias, enquanto os machos, em algumas comunidades (Gombe, Tanzânia), preferem viajar em grupo (Fleagle 2013). Depois de esgotar um *patch* de alimento os indivíduos de uma parte podem escolher viajar sozinhos para outros *patches* ou viajar a diferentes velocidades. Assim, é esperado que as partes de forrageio sejam maiores do que as partes em movimento (Boesch, Hohmann, e Marchant 2002). Sabe-se também que o sucesso da caça aumenta com o número de chimpanzés presentes na caçada, sugerindo que as partes dedicadas à caça cooperativa devem ser relativamente grandes. No entanto, após uma caçada bem-sucedida, espera-se que o tamanho destas aumente ainda mais, à medida que os indivíduos se reúnem para obter acesso à carne (Jaeggi e van Schaik 2011).

Segundo Goodall 1986b, as partes de chimpanzés podem-se dividir em oito categorias diferentes:

- *All-male parties*: dois ou mais machos adultos e/ou adolescentes;
- *Family unit*: a mãe e a sua descendência dependente, com ou sem os descendentes mais velhos;
- *Nursery unit*: duas ou mais famílias, por vezes acompanhadas por fêmeas sem crias.
- *Mixed party*: um ou mais machos adultos/adolescentes com uma ou mais fêmeas adultas/adolescentes, com ou sem dependentes.
- *Sexual party*: uma parte mista em que uma ou mais fêmeas se encontram com estro.
- *Consortship*: é uma parte constituída exclusivamente por um macho e uma fêmea, que pode estar ou não em estro, com ou sem a sua descendência.
- *Gathering*: grupo com pelo menos metade dos membros da comunidade, que inclui pelo menos metade dos machos adultos.
- *Lone individual*: um indivíduo só.

Os padrões de atividade e os tamanhos das partes ou subgrupos deverão variar substancialmente ao longo do dia, com exceção das horas da madrugada e da tarde (Boesch, Hohmann, e Marchant 2002). Esses períodos do dia correspondem aos momentos em que os chimpanzés acordam e deixam o ninho, ou aos momentos em que estão a fazer o ninho e a dormir (Boesch, Hohmann, e Marchant 2002). Se os chimpanzés tendem a agrupar-se à noite para dormir, como foi observado em bonobos (Fruth e Hohmann 1994), espera-se então, que o tamanho das partes para dormir seja relativamente grandes no início e no final do dia (Boesch, Hohmann, e Marchant 2002).

1.5.2 Sociabilidade

O facto de existir um enviesamento na dispersão das fêmeas do grupo natal, faz com que os machos do grupo sejam mais aparentados entre si. Isto leva à formação de fortes laços sociais que se refletem em elevados níveis de cooperação e afiliação (Goodall 1986b). No entanto, estudos mais recentes mostram que nem sempre a partilha de laços maternos está diretamente relacionada com a afiliação e cooperação entre os machos de chimpanzés (Mitani, Merriwether, e Zhang 2000). A dispersão das fêmeas do grupo natal leva a que o parentesco entre estas seja baixo ou inexistente. No

entanto, quando aparentadas as fêmeas também podem formar laços sociais fortes e coalizações (Langergraber, Mitani e Vigilant 2009; Goodall 1986b). Esta situação é visível sobretudo em Gombe onde as fêmeas têm mais dificuldades em abandonar a sua comunidade natal por razões antropogénicas.

Em média, a taxa de afiliação e cooperação entre fêmeas é significativamente mais baixa do que entre machos da mesma comunidade. No entanto, algumas fêmeas associam-se entre si tão frequentemente como os machos (Gilby e Wrangham 2008). A associação entre as fêmeas está relacionada com o padrão das partes de forrageio. Uma vez que o alimento não é igualmente distribuído entre os diversos *patches*, as fêmeas competem para obter o *patch* com melhor qualidade, o que pode levar, em última instância, a um maior sucesso reprodutivo (Murray, Mane e Pusey 2007). O padrão da associação das partes de fêmeas está diretamente relacionado com proximidade e alocação, sendo estável ao longo do tempo (Langergraber, Mitani e Vigilant 2009).

1.5.3 Hierarquia social de dominância

A dominância hierárquica é decidida, classicamente, pela prioridade de obtenção de um objeto preferencial por dois indivíduos. O sujeito que consegue o objeto é considerado dominante sobre o outro (Boesch e Boesch-Acherman 2000). Como foi dito anteriormente, viver em grupo traz alguns custos em relação à alimentação e competição sexual. No entanto, a organização da vida social entre membros do grupo torna possível uma diminuição dos custos de modo a estes não se intensificarem (Boesch e Boesch-Acherman 2000). O controlo dos conflitos de interesse entre os membros de uma comunidade pode ser feito pelo estabelecimento de uma hierarquia que vai definir acesso aos recursos (Casanova 2006, Boesch e Boesch-Acherman 2000).

Nos chimpanzés, as hierarquias sociais de dominância não são estáticas nem lineares, sendo que podem ocorrer alterações. Cada membro da comunidade tem direitos e deveres que se forem cumpridos, conferem estabilidade e previsibilidade à mesma (Casanova 2006). Nas comunidades de chimpanzés, as relações de dominância entre dois indivíduos estabelecem-se muitas vezes através de um encontro inicial agressivo. No entanto, a dominância pode não significar agressividade, uma vez que em comunidades com hierarquias relativamente estáveis, os níveis de agressão são baixos, sendo que os ataques são muitas vezes substituídos por ameaças (Goodall 1986b).

1.5.4 Hierarquia masculina

A continuidade de um macho como dominante, está relacionada com vários fatores como a sua capacidade de fazer coligações, alianças e outras ferramentas que dependam da inteligência estratégica ou a idade (Casanova 2006). A dominância de um macho tende a aumentar com a idade até ao pico da maturidade começando depois a diminuir. Nem todos os machos chegam a ser dominantes, sendo sempre submissos. Isto deve-se a fatores físicos mas também sociais (Boesch e Boesch-Acherman 2000). Um maior *status* na hierarquia dos chimpanzés é sinónimo de prioridade de acesso a recursos reprodutivos (e alimentares entre outros).

A hierarquia entre machos adultos tende a ser estável ao longo de vários meses e até mesmo anos. No entanto, alguns machos de baixo estatuto hierárquico procuram de tempos a tempos oportunidades para subir na hierarquia, aproveitando-se de sinais de doença e velhice dos machos mais velhos ou perda de aliados. Nestes casos, o macho hierarquicamente inferior desafia repetidamente o outro macho, ganhando cada vez mais confrontos com este (Goodall 1986b).

1.5.5 Hierarquia feminina

Nas fêmeas também é possível observar uma hierarquia mas esta é menos clara uma vez que as fêmeas não se associam tão frequentemente como os machos (Goodall 1986b) e depende por exemplo do seu estado reprodutivo, dos amigos e da idade (Casanova 2006). Apesar de não ser tão clara, existem fêmeas hierarquicamente dominantes e outras claramente submissas, estando as outras no meio (Goodall 1986b). As mães dominantes investem mais nos filhos do que nas filhas e, comparativamente com as fêmeas submissas, mais 30% das crias chegam à idade adulta (Boesch e Boesch-Acherman 2000).

1.5.6 Papéis sociais dos machos e das fêmeas

A diferença entre os papéis dos machos e das fêmeas começa na fisiologia reprodutora. Uma vez que a gestação e a amamentação das crias são inerentes à condição feminina, socialmente as fêmeas têm um papel mais acentuado na criação e educação das crias. Isto pode levar a alguns constrangimentos para outras atividades como por exemplo a caça (Casanova 2006).

Nas sociedades de chimpanzés, a exploração de recursos implica diferentes prioridades, consoante o sexo. Enquanto os machos se envolvem frequentemente em caçadas (porque não têm de cuidar diretamente das crias), as fêmeas ingerem proteína animal proveniente de insetos uma vez que têm a seu cargo a sobrevivência direta das crias. Assim, as fêmeas acabam por construir e utilizar mais ferramentas que os machos. Uma vez que as crias passam a maior parte do tempo com as progenitoras, ao observarem-nas aprendem a utilizar e fabricar as ferramentas (Hirata e Celli 2003). Os machos são ainda responsáveis pela vigia e monitorização do território, saindo em patrulhas. As fêmeas que não têm crias, podem também participar nas caçadas e nas patrulhas como são os casos já observados inúmeras vezes na Floresta de Taï (Casanova 2006).

1.5.7 Relação progenitora-cria

A unidade social básica nos primatas é constituída pela progenitora e as respetivas crias. Após o nascimento, as crias estão indefesas e necessitam de ser transportadas, alimentadas e protegidas pelas mães. Nalguns casos, esta proximidade cria-progenitora prolonga-se mesmo após a fase do desmame (Casanova 2006). Na espécie em questão, a relação progenitora-cria é de grande importância pois as crias têm um longo período de dependência nutricional, emocional e social. Os primeiros dois anos de vida dos chimpanzés são caracterizados pelo contacto ventro-ventral (Miller e Nadler 1981) entre a mãe e a cria, sendo as crias carregadas a maior parte do tempo (van Lawick-Goodall 1967). O desmame é feito durante a infância, dos 2 aos 5 anos, mas as crias continuam dependentes durante o período juvenil, só passando a estar mais tempo sozinhas a partir dos 10 anos de idade (Lonsdorf, Anderson, Stanton, Shender, Heints, Goodall e Murray 2014; Pusey 1990).

O investimento parental pode ser medido através de vários parâmetros como a partilha de alimento, a alocação, o transporte das crias, a defesa e proteção das mesmas ou do território onde estas habitam (Nishida e Turner 1996, Goodall 1986b). Nos mamíferos, o investimento e cuidado parental é assimétrico, uma vez que as crias à nascença estão nutricionalmente dependentes da progenitora. Nos primatas, tal como nos restantes mamíferos, a participação dos machos varia consoante o sistema de acasalamento, sendo maior nos sistemas monogâmicos (Casanova 2006) e menor no caso de grupos poligínicos. Contudo, alguns estudos defendem que nas espécies “promíscuas”, existem mecanismos que possibilitam o reconhecimento da descendência por parte do macho e possibilitam um direcionamento dos comportamentos dos machos em direção às suas crias (Widdig 2007; Murray, Carson, Stanton, Lonsdorf, Wroblewski e Pusey 2016).

1.5.8 Partilha alimento

A partilha de alimento é a transferência de um alimento monopolizado por um determinado indivíduo (detentor) para um recetor (Feistner e McGrew 1989). Nos chimpanzés existem dois tipos de partilha de alimento: entre adultos e entre progenitora-cria. A partilha de alimentos entre indivíduos adultos é muitas vezes explicada com base na reciprocidade de benefícios sociais, como a alocação, sexo, afiliação, parentesco e hierarquia de dominância (Eppley, Timothy, Suchak, Crick, e de Waal 2013). Em Gombe, indivíduos adultos raramente partilham alimentos vegetais enquanto em Taï é um comportamento observável com alguma regularidade. No entanto, a carne, apesar de disponível em pequenas quantidades e ser um alimento bastante prezado, é sempre partilhada (Goodall 1986b). A partilha de carne permite que exista harmonia social entre o detentor desta e os restantes chimpanzés. Em Gombe as fêmeas adultas com exceção de mães e filhas, raramente partilham carne entre si, possivelmente porque em comparação com os machos, comem carne proveniente da caça menos frequentemente (Goodall 1986b).

No caso da partilha entre progenitora-cria, esta é considerada como uma forma de investimento parental. Segundo Ueno and Matsuzawa (2004), podem existir dois tipos: *infant - initiated sharing*: no qual é a cria que tira o alimento à progenitora, sem que haja resistência da parte desta e *mother-initiated sharing*: a progenitora oferece alimento à cria espontaneamente. Neste estudo, verificou-se ainda que as progenitoras tendem a oferecer partes não palatáveis dos alimentos, por vezes depois de já terem comido. Uma vez que as progenitoras são para as crias de chimpanzés a fonte de informação mais acessível, é possível que esta partilha de alimento tenha como objetivo a familiarização da cria com os alimentos para uma maior aceitação dos mesmos. É também possível que esta partilha tenha ainda como propósito a manutenção do interesse da jovem cria por alimentos “adultos” (Ueno e Matsuzawa 2004). A partilha de alimentos entre progenitora e cria tem sido reportada entre os 3-4 anos de idade da cria (Nishida e Turner 1996) no entanto estudos mais recentes reportam o início da partilha aos 2 anos de idade (Ueno e Matsuzawa 2004). Apesar da partilha deste tipo de alimentos ser raramente observada entre progenitora-cria no estado selvagem (Nishida e Turner 1996), isto pode dever-se às restrições das condições de observação (Ueno e Matsuzawa 2004).

1.5.9 Jogo social

Nos primatas, o longo período de crescimento acontece no ambiente protetor de um grupo social. Durante este período, o infantil explora o ambiente que o rodeia, jogando e interagindo com os outros indivíduos. Tem ainda de aprender e desenvolver as capacidades que precisa quando atingir o estado adulto, usando o jogo como uma ferramenta de aprendizagem (Casanova 2006). Além disso, o jogo social durante a infância é importante para o desenvolvimento de amizades que persistem muitas vezes durante a vida (Goodall 1986b).

Primeiro o jogo estabelece-se entre a progenitora e a cria, sendo que a segunda começa a responder à primeira por volta dos seis meses de idade. O jogo entre cria e progenitora observa-se durante toda a infância, sendo que outras fêmeas também jogam com os infantis. A partir dos 5-6 meses a mãe deixa outros infantis aproximarem-se e começarem a brincar com a cria e gradualmente, estas, começam a interagir mais umas com as outras. O jogo social durante a adolescência começa a diminuir mas persiste na fase adulta (Goodall 1986b). Os machos adultos frequentemente brincam juntos. Por outro lado, as fêmeas adultas raramente são vistas a jogarem juntas e o jogo entre macho e fêmea normalmente é iniciado pelo macho (Goodall 1986b).

1.5.10 Alocatagem

A catagem social (ou alocação) tem um papel fundamental na vida dos chimpanzés. Além do cuidado do pelo e da pele, a alocação serve como ferramenta de fortalecimento das relações entre indivíduos, uma vez que proporciona períodos de relaxamento e contacto físico amigável (Goodall 1986b). A alocação representa um investimento de tempo e energia tanto do emissor como do recetor, sendo que também providencia benefícios ao último. Assim, é um comportamento pelo qual os indivíduos podem competir (Boesch e Boesch-Acherman 2000). A alocação tem também como propósito restabelecer a harmonia depois de contextos agonísticos. A alocação é apreciada tanto pelo recetor como pelo emissor, o que leva a que os chimpanzés aprendam novas tarefas quando a recompensa é a alocação ou a possibilidade de catar outro indivíduo (Goodall 1986b).

Para começar a sessão de catagem, um chimpanzé pode aproximar-se de outro e iniciar um episódio de alocação, ou pode mostrar zonas do seu corpo, que não consegue catar sozinho, ao outro chimpanzé, podendo até mesmo arranhá-las. Em resposta, o outro chimpanzé pode iniciar a alocação, ou pode também solicitar ser catado ou, ainda, ignorar o pedido ou ir embora. As respostas dependem de vários fatores como da relação entre os indivíduos, dos outros chimpanzés presentes ou se o chimpanzé escolhido está ou não a catar outro chimpanzé no momento (Goodall 1986b).

A alocação pode ser afetada com a composição e o tamanho do grupo (Boesch e Boesch-Acherman 2000, Goodall 1986b). Nos chimpanzés, os machos catam-se mais entre si do que as fêmeas e os indivíduos que se associam mais frequentemente catam-se mais entre si (Boesch e Boesch-Acherman 2000).

1.6 Chimpanzés como modelo para o estudo da evolução humana

O chimpanzé é muitas vezes proposto como modelo de estudo sobre o último ancestral comum entre estes e os primeiros Hominini, uma vez que é o nosso “parente” mais próximo vivo. Tanto neste caso como em todos os modelos específicos (e.g. babuínos), existe o problema de tanto a anatomia das espécies extintas como os seus comportamentos serem únicos e não uma variante das espécies que existem atualmente, sendo que só se podem fazer inferências sobre o passado, nunca tendo certezas do que se passou. É muito possível que os primeiros hominíneos passassem os dias da mesma forma que alguns primatas atuais o fazem nos dias de hoje. Assim, podemos utilizar aquilo que aprendemos do comportamento e ecologia dos primatas de hoje de modo a especular quais eram os comportamentos dos nossos antepassados (Boyd e Silk 2009). O mesmo é válido para os estudos etnográficos feitos na área da antropologia sobre inúmeros povos caçadores-recolectores. Sendo estes últimos, humanos anatomicamente modernos, são os que se organizam economicamente de uma forma menos distante dos ancestrais da espécie (economia de caça-recolha) por comparação com os humanos anatomicamente modernos que vivem em grandes aglomerados urbanos como são as grandes cidades (Casanova 2006, 2015).

Vários aspetos do comportamento dos chimpanzés são vistos como características significativas que poderiam estar presentes durante o processo evolutivo de muitos primatas (inclusive dos primatas humanos): caça, uso de ferramentas, capacidade de usar símbolos, partilha de alimento e comportamentos sociais complexos (Lewin e Foley 2004, Casanova 2006, de Waal 1989). Até há pouco tempo, pensava-se que os primeiros hominíneos não consumiriam carne, uma vez que a caça requer planeamento, coordenação e reciprocidade - características até então associadas a um cérebro maior e mais desenvolvido. No entanto, vários estudos feitos com chimpanzés em habitat natural mostram que estes caçam cooperativamente pequenos mamíferos (Boyd e Silk 2009). A partilha de alimento foi proposta com um impulso da evolução dos hominídeos e o desenvolvimento de sistemas

de obrigações sociais mútuas - da mesma forma que os humanos, os chimpanzés trocam serviços de maneira recíproca (de Waal 1989, 1997). Pensa-se que o *Ardipithecus* e os inúmeros *Australopithecus* tenham atingido o mesmo nível de sofisticação que os chimpanzés (Boesch e Boesch-Acherman 2000), pois apresentavam uma capacidade craniana equivalente, assim como uma organização cerebral semelhante, sendo muito possível que estes ancestrais também caçassem cooperativamente.

Os chimpanzés frequentemente constroem e usam ferramentas de matéria vegetal para obter alimento de ninhos de térmitas e formigas, para tirar a carne dos ossos das suas presas ou ainda para caçar outros primatas como é o caso da comunidade de Fongoli (Senegal) onde os chimpanzés afiam paus que depois usam para caçar tásios (primatas noctívagos que se escondem nas árvores). Usam pedras para abrir nozes e sugam água de folhas esponjosas que introduzem em pequenas fontes (Boesch e Boesch-Acherman 2000, Boyd e Silk 2009, ver Casanova 2017 para esponjas de chimpanzés da Guiné-Bissau). Apesar de ainda não se ter identificado nenhum tipo de ferramenta que date do período dos primeiros hominíneos (por volta de 7 milhões de anos), não quer dizer que estes não utilizassem e fabricassem ferramentas, sendo que a maioria seria de madeira ou outra matéria vegetal (tal como a grande maioria das ferramentas dos chimpanzés atuais) e que por isso dificilmente permaneceria no registo fóssil.

Muito provavelmente a organização social dos primeiros hominíneos seria próxima à dos chimpanzés atuais (Casanova 2006). As evidências fósseis quer da antropologia, quer da arqueologia, mostram que sempre vivemos em grupos sociais e que esses grupos variaram ao longo do processo evolutivo, sendo moldados por pressões seletivas (Casanova 2006). O registo fóssil indica-nos que estes primatas viveriam em grupos multi-macho/multi-fêmea. Existia grande dimorfismo sexual nos *Australopithecus* e também nos primeiros *Homo*, o que é consistente com este tipo de organização social (poligamia sob a forma de poliginia). Viver num grupo grande pode ser uma forma de defesa contra predadores terrestres uma vez que os indivíduos ficam menos vulneráveis. Estes grupos contêm vários machos adultos e não há associações permanentes entre machos e fêmeas (Boyd e Silk 2009). O padrão de mistura-separação característico das comunidades de chimpanzés é também característico de sociedades humanas de caçadores recolectores atuais (e.g. !Kung) e por isso é muito provável que este também tenha existido nos nossos ancestrais (Casanova 2006, 2015).

1.6.1 Primeiros hominíneos vs. chimpanzés

Os primeiros hominíneos bípedes apareceram em África, no final do Miocénico e inícios do Pliocénico durante uma grande alteração climática, que levou a uma diminuição na área de floresta densa e ao aparecimento da savana. Estes terão vivido em ambientes mistos e estariam adaptados a viver tanto em ambientes mais arborícolas como em ambientes mais áridos (Cunha 2010; Casanova 2015). *Sahelantropus tchadensis*, ou Toumaï, como é conhecido, é o principal candidato a primeiro hominíneo bípede. Foi descoberto no Chade em 2002 e terá vivido entre um período de 6 a 7 milhões de anos atrás. Este fóssil pode dar-nos uma ideia de como terá sido o último ancestral comum entre os humanos e os chimpanzés atuais, uma vez que a genética aponta para este intervalo de tempo como a altura da divergência da linhagem dos hominíneos e da linhagem dos chimpanzés. Toumaï apresenta um conjunto de características mosaico, que indicam que já seria bípede. No entanto, algumas particularidades da face e dos dentes, fazem com que alguns autores duvidem que *Sahelantropus tchadensis* seja um antepassado humano (Casanova 2015, Boyd e Silk 2009).

O segundo fóssil mais antigo com semelhanças aos humanos, é o *Orrorin tugenensis* ou “Homem do Milénio”. Foi descoberto no Quénia em 2000. Terá vivido há aproximadamente 6 milhões de anos atrás. Morfologicamente apresenta uma mistura de características entre os chimpanzés e os humanos. Os dentes na sua generalidade são semelhantes aos chimpanzés, mas os molares têm um

esmalte mais espesso semelhante aos molares dos *Australopithecus*. O fémur apresenta características indicativas de bipedismo (colo do fémur), no entanto outras características ósseas indicam que ainda mantinham a capacidade de locomoção arborícola (Cunha 2010). Outros fósseis animais foram encontrados no mesmo estrato indicando que estes viveriam num ambiente misto de savana e bosque (Boyd e Silk 2009).

O *Ardipithecus ramidus* foi descoberto em 1993 na Etiópia. Terá vivido um período entre 5.5 a 4.4 milhões de anos atrás. Possuíam uma dentição semelhante à dos chimpanzés e talvez tivessem uma dieta semelhante (Casanova 2015). Eram bípedes quando no solo e a paleoflora associada indica que viviam em habitats de floresta (Cunha 2010). No entanto, ainda mantinham características esqueléticas compatíveis com adaptações arborícolas (nas escápulas e tornozelos). Em 2001 foram descobertos novos fósseis na Etiópia. Datam de há 5.2 - 5.6 milhões de anos. Estes fósseis apresentam uma morfologia mais primitiva que o *A. ramidus*, tendo sido classificados como outra espécie do mesmo género: *Ardipithecus kadabba* (Casanova 2015).

Entre 2-4 milhões de anos atrás ocorreu a diversificação da linhagem hominínea que se distribuiu ao longo de África Oriental e do Sul. Surgem os géneros *Australopithecus*, *Kenyanthropus* e *Paranthropus* (Boyd e Silk 2009). O género *Australopithecus* engloba atualmente 7 espécies: *A. anamensis* (\approx 4.2-3.8 Ma), *A. afarensis* (4-3 Ma), *A. bahrelghazali* (\approx 3.5-3 Ma), *A. africanus* (3-2.2 Ma), *A. garhi* (\approx 2.5 Ma); *A. sediba* (1.98 Ma) e *A. deyiremeda* (3.5-3.3 Ma). O primeiro espécime foi descoberto em 1924 e pertence à espécie *A. africanus*. O género *Australopithecus* apresentava um conjunto de características importantes (Casanova 2015):

- Tinham um pequeno tamanho corporal e à primeira vista eram parecidos com os chimpanzés;
- Eram bípedes quando no solo, mas tinham os braços compridos (escápula e tornozelos desenvolvidos), podendo deslocar-se ainda nas árvores;
- Os pés e as mãos eram mais parecidos com os nossos do que com os dos chimpanzés, mas o hallux ainda não estava totalmente alinhado com os restantes dedos;
- Recorriam às árvores para se protegerem de determinados predadores, dormir e colher fruta;
- Tinham um aparelho mastigatório muito semelhante aos chimpanzés e a sua dieta era também semelhante;
- Provavelmente recorriam ao uso de sondas para o consumo de térmitas e formigas, como os chimpanzés atuais;
- Eram parcialmente necrófagos – partiam ossos abandonados para consumir o tutano ou aproveitavam carcaças de animais mortos;
- Existia caça cooperativa provavelmente de pequenas presas;
- Viviam em grupos com um comportamento social bastante flexível (padrão mistura-separação) e com hierarquia social de dominância;
- Existia dimorfismo sexual muito acentuado;
- As crias tinham um longo período de aprendizagem;
- Eram primatas diurnos.

Muitas destas características podem ser hoje observadas em primatas contemporâneos, nomeadamente nos chimpanzés, o que os torna um bom modelo para o estudo da evolução da espécie humana.

1.6.2 Chimpanzés e a evolução dos grupos familiares humanos

Como foi descrito na introdução, existem parâmetros que definem a organização social dos primatas, tais como: tamanho do grupo, composição em termos de idade e sexo dos indivíduos, grau de coesão espacial, sistema de acasalamento, padrões de dispersão e relações e inter-grupos (Chapais 2017, 2014). Assim, tanto para a sociedade humana como para os restantes primatas, o parentesco tem um papel importante na organização desta (Chapais 2017). Os humanos formam grandes grupos multi-macho/multi-fêmea que podem incluir até 4 gerações de parentes e os padrões de residência produzem extensas matri e patrilineagens independentemente do local de residência ser ou não o mesmo, e ainda, inclui afinidades. Segundo Chapais (2017), a sociedade humana poderá ter evoluído de uma sociedade semelhante à dos chimpanzés, presente no último ancestral comum. Apesar da notória discrepância entre a nossa sociedade e a dos chimpanzés, Chapais (2017) defende que foi a alteração de duas características chave que permitiu o aparecimento duma versão “primitiva” da sociedade humana, derivada de uma sociedade tipo chimpanzés (ancestrais dos chimpanzés). Essas duas características assentam na formação de laços estáveis de reprodução (uniões monogâmicas, poliândricas e poligínicas) e contacto pacífico entre grupos, permitindo visitas e encontros. Nos humanos, existe reconhecimento de parentesco tanto da linhagem paterna como da linhagem materna [nos chimpanzés acontece somente o último caso, indicando que o reconhecimento da linhagem paterna aconteceu depois da separação entre o género *Homo e Pan* (Chapais 2014)]. Esse reconhecimento inclui tanto ascendência como descendência e ainda parentes colaterais.

Existem duas possíveis hipóteses para a evolução da estrutura social humana a partir de uma estrutura social semelhante às dos chimpanzés (Chapais 2017). Na primeira hipótese, as alianças entre grupos multi-macho/multi-fêmea terão evoluído primeiro, seguidas pela transição da “promiscuidade” para a monogamia, de modo a produzir as primeiras comunidades de grupos multifamiliares. A alternativa, seria a monogamia ter substituído a promiscuidade sexual em grupos multi-macho/multi-fêmea, seguida pela evolução de alianças entre os grupos familiares resultantes. No entanto, segundo Shultz, Opie e Atkinson 2011, o que terá acontecido foi uma transição da “promiscuidade” sexual para famílias monogâmicas territoriais independentes. Esta fragmentação de grandes grupos de indivíduos mistos em unidades monogâmicas que se dispersam durante o dia e que se reúnem à noite pode ser em parte explicada caso as unidades de forrageamento não possam suportar mais do que uma fêmea adulta (Chapais 2017). Assim, a transição direta da “promiscuidade” sexual para a monogamia explica a origem do laço duradouro entre progenitores como uma estratégia parental, tendo em conta os benefícios do provisionamento paterno da progenitora e das crias, em resposta a um aumento dos custos biológicos da criação da prole (Chapais 2017, Murray et al. 2016). Qualquer ganho na *fitness* devido a investimento parental, pode resultar na ação da seleção natural (Murray et al. 2016). Segundo Murray et al. (2016), a capacidade de cuidados parentais apareceu primeiro na evolução dos hominíneos e pode acontecer na ausência de laços duradouros entre macho e fêmea.

Pode-se dizer que a lacuna entre o reconhecimento de parentesco nos chimpanzés e nos humanos é enorme, mas é também relativamente superficial (Chapais 2017). Esta, parece refletir restrições estruturais na capacidade de reconhecer parentesco e não limitações cognitivas. A evolução de vínculos de reprodução estáveis e contato pacífico entre grupos na linhagem humana removeu essas restrições, que resultou numa expansão do domínio do reconhecimento de parentesco por parte da linhagem humana (Chapais 2017).

1.7 Apresentação do tema, objetivos e hipóteses

Como referido no início do capítulo 1 (secção 1.1), este estudo tem como tema o comportamento e a organização social da colónia familiar de chimpanzés do Badoca Safari Park e estabelecer inferências entre o comportamento desta espécie e o comportamento provável dos primeiros homínios.

Para tal teremos que nos debruçar sobre inúmeros aspetos que passam pelas interações sociais entre os indivíduos, caracterizar a relação progenitor-cria, estudar a separação de papéis entre macho e fêmea, entre classes de idade, caracterizar a hierarquia social de dominância, comparar os dados obtidos com o que é conhecido para o género *Homo*, de modo a tentar inferir como terá evoluído a organização social e a sociabilidade nos homínios. Pretendemos ainda comparar os resultados obtidos na presente investigação com os resultados obtidos por outros estudos (cativeiro/habitat natural).

De acordo com estes objetivos, foram propostas as seguintes hipóteses:

- Não existem diferenças significativas ao nível do comportamento do ponto de vista da idade e do sexo;
- A cria mais nova recebe mais investimento parental por parte dos progenitores via alocação, partilha de alimento, partilha de ninho, abraços, jogo social, amamentação, transporte e proteção.
- O macho exibe poucos cuidados parentais para com as crias, tais como alocação, partilha de alimento, partilha de ninho, abraços, jogo social e transporte.
- Não existem diferenças significativas nos comportamentos sociais ao longo das várias fases do dia;
- Não existem diferenças significativas entre o *time-budget* destes indivíduos em relação ao *time-budget* de chimpanzés em habitat natural.
- Os indivíduos hierarquicamente dominantes têm acesso prioritário ao alimento distribuído e aos espaços do cativeiro.
- Não existem diferenças significativas entre o comportamento dos indivíduos com aquilo que é observado noutros cativeiros/habitat natural.

2 Metodologia

2.1 Colónia em estudo

A colónia em estudo é composta por 4 indivíduos, um casal adulto, um macho infantil e uma fêmea juvenil, da espécie *Pan troglodytes* (Figura 2.1) alojados no Badoca Safari Park, em Vila Nova de Sto. André, Setúbal, Portugal. Na tabela seguinte (Tabela 2.1), encontram-se algumas informações sobre os indivíduos que compõem a colónia.

Tabela 2.1 Constituição da colónia de chimpanzés do Badoca Safari Park

Nome	Sexo	Idade	Data de nascimento	Local de nascimento	Progenitores	Observações
Jonas	M	≈ 24 anos	1994	-	-	Resgatado de um circo em 1998 e entregue ao Zoo da Maia (Porto).
Ema	F	≈ 17 anos	2002	-	-	Resgatada de tráfico ilegal com 3 meses e entregue ao Zoo da Maia.
Flor	F	9 anos	13/01/2009	Badoca Safari Park	Jonas e Ema	-
Jambo	M	4 anos	02/12/2014	Badoca Safari Park	Jonas e Ema	-

As categorias de idade foram adaptadas segundo Goodall 1986b que define: 1ª infância (*infancy*) dos 0 aos 5 anos; 2ª infância (*childhood*) dos 5 aos 7 anos; pré-adolescência (*early adolescence*): ♀ - dos 8 aos 10 anos, ♂ - dos 8 aos 12 anos; adolescência (*late adolescence*): ♀ - dos 11-13 aos 14 anos, ♂ - dos 13 aos 15 anos; maturidade (*maturity*): ♀ - dos 14 aos 33 anos, ♂ - dos 16 aos 33 anos e velhice (*old age*): dos 33 até à morte.



Figura 2.1 Chimpanzés do Badoca Safari Park. Da esquerda para a direita: Ema, Jambo, Flor e Jonas.

2.2 As instalações

Os chimpanzés juntamente com os babuínos sagrados (*Papio hamadyias*) e os mandris (*Mandrillus sphinx*) residem numa área do parque designada “Ilha dos Primatas” (Figura 2.2). A área é composta por três ilhas, com cerca de 1600m² cada, e uma zona central onde ocorre o maneio e onde os animais pernoitam. Esta área é de acesso restrito aos trabalhadores do parque.

No cativeiro exterior, cada ilha é rodeada por um lago ao longo de todo o seu perímetro e vegetação que cresce espontaneamente e, ainda, por duas vedações elétricas. Dentro deste cativeiro encontramos uma plataforma e uma torre de madeira, cordas, troncos, três manilhas de cimento que formam túneis que servem de abrigo, um tronco que funciona como termiteira e um bebedouro. A localização do cativeiro permite aos chimpanzés contacto visual e auditivo com as duas outras espécies (Figura 2.3).

Durante o horário de abertura ao público (10h às 17h30), os chimpanzés encontram-se no cativeiro exterior, sendo recolhidos ao fim do dia, para pernoitarem no interior do cativeiro. Caso as condições climáticas sejam desfavoráveis, os animais ficam retidos no interior, ou com a possibilidade de entrarem e saírem para o exterior. A recolha das amostragens foi feita sempre no espaço exterior.



Figura 2.2 Ilhas dos Primatas. A - Ilha dos chimpanzés; B – Ilhas dos mandris; C – Ilha dos babuínos; D – Cativeiros interiores.

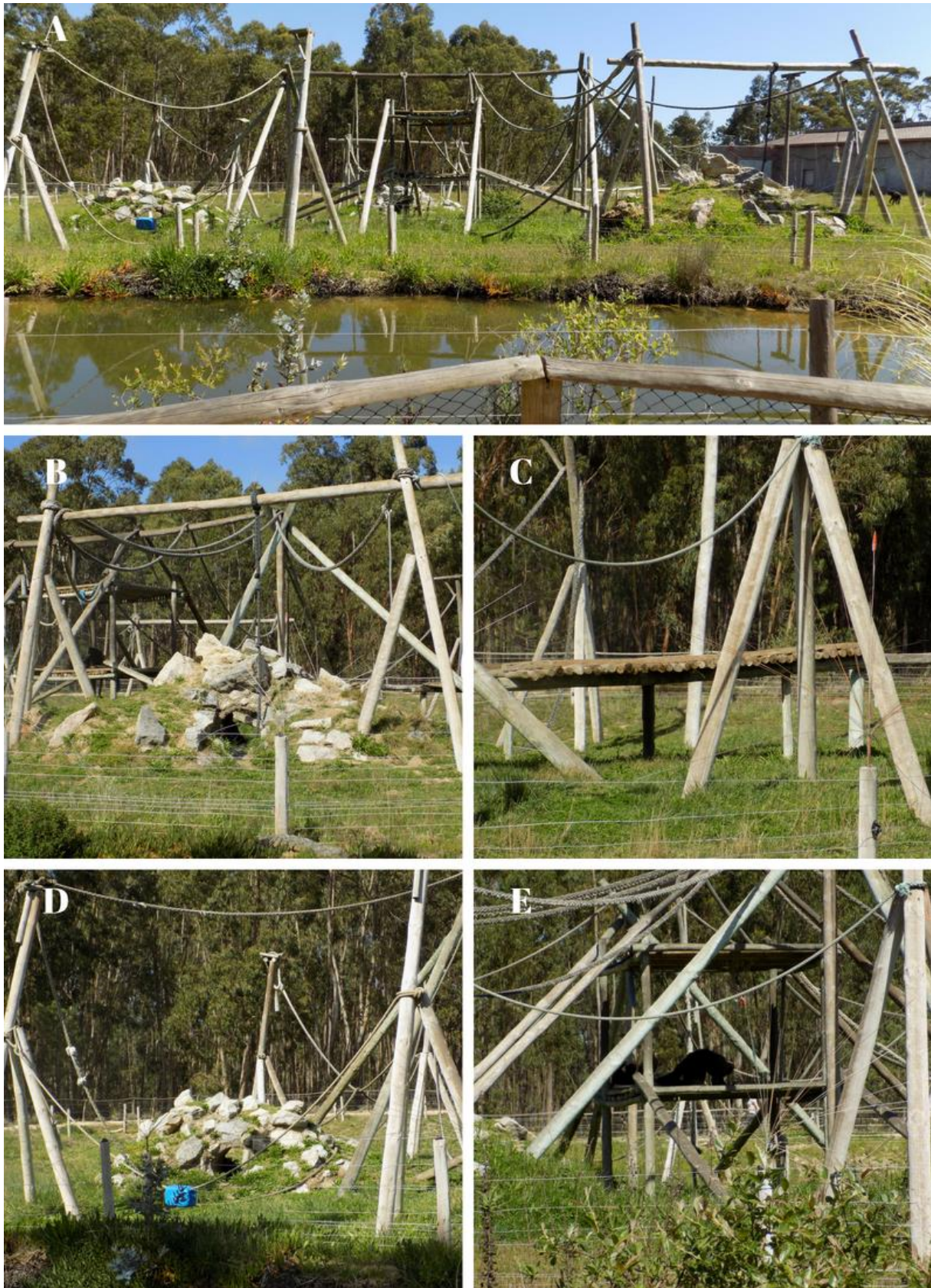


Figura 2.3 Cativairo exterior dos chimpanzés. A- Vista geral; B – Túnel; C- Plataforma; D – Baloço; E – Plataforma central.

A alimentação dos animais é feita em dois turnos: de manhã no cativeiro exterior e à tarde no cativeiro interior. No primeiro caso, o alimento é colocado previamente no recinto exterior antes dos chimpanzés serem libertados para este espaço, por volta das 10h da manhã. À tarde, os animais são recolhidos por volta das 17h e os alimentos são também colocados previamente no recinto interior.

As refeições são compostas essencialmente por fruta e vegetais conforme a disponibilidade, variando na composição de forma a permitir uma alimentação variada e equilibrada. Por vezes, são colocados frutos secos e sementes na termiteira como forma de enriquecimento alimentar. Com o mesmo propósito são distribuídos ovos cozidos, pão, iogurte, arroz e mel. Quando necessário é adicionada ainda ração para PNH. O fornecimento de água é assegurado por bebedouros distribuídos pelos espaços interiores e exteriores.

2.3 Protocolo de observação

2.3.1 Período de observação

As observações diárias decorreram entre novembro de 2017 a abril de 2018. Foram feitas amostragens focais de todos os indivíduos todos os dias tanto no período da manhã (entre as 10h e 13.30h) como no período da tarde (13.30h e as 17h).

2.3.2 Período de habituação

O início da observação foi precedido por um período de adaptação dos indivíduos ao observador de um mês e meio. Este intervalo de tempo tem como propósito a dessensibilização dos indivíduos à presença do observador. Isto acontece, pois, mesmo que os animais não reajam com alarme à presença do observador, acabam por alterar os seus comportamentos na presença deste, muitas vezes de formas subtis (Martin e Bateson 2007).

Este período serviu também de observação preliminar, onde foram descritos e identificados os sujeitos e onde se levou a cabo o reconhecimento dos padrões comportamentais e a elaboração do etograma definitivo. É de grande importância que durante o estudo haja uma grande familiaridade com os animais que se vão observar. Este intervalo serviu ainda para a adequação das hipóteses prévias à realidade do grupo e igualmente para a formulação de novas hipóteses. Durante este período a amostragem foi maioritariamente *ad libitum*.

2.3.3 Etograma

Cada categoria comportamental deve ser clara, compreensível e não ambígua, definida por critérios que possam ser facilmente compreendidos por outros observadores (Martin e Bateson 2007). A elaboração do etograma utilizado neste estudo teve por base etogramas já existentes da espécie (Casanova 2003; Goodall 1989; Nishida, Toshisada, Kano, J Goodall, McGrew, e Nakamura. 1999; Seyfarth 1985). Definir com precisão as categorias comportamentais no início do estudo é de grande importância pois previne que os critérios e as definições se misturem ao longo do estudo (Martin e Bateson 2007).

O etograma utilizado neste estudo encontra-se no anexo A.

2.3.4 Mapeamento do cativeiro

Para ser possível localizar os animais no cativeiro durante a realização do estudo, foi feito um esquema do espaço onde vive a colónia, sobreposto com uma quadrícula, onde foram numeradas as colunas e atribuídas letras a cada linha. A cada quadrícula é dado o nome de sala e é identificável pela associação da letra e do número, e.g. A2. Em baixo encontra-se o esquema do cativeiro usado durante as amostragens. A cada estrutura do cativeiro foram dados uma letra e um número como se pode ver na imagem, de modo a identificar cada elemento do espaço.

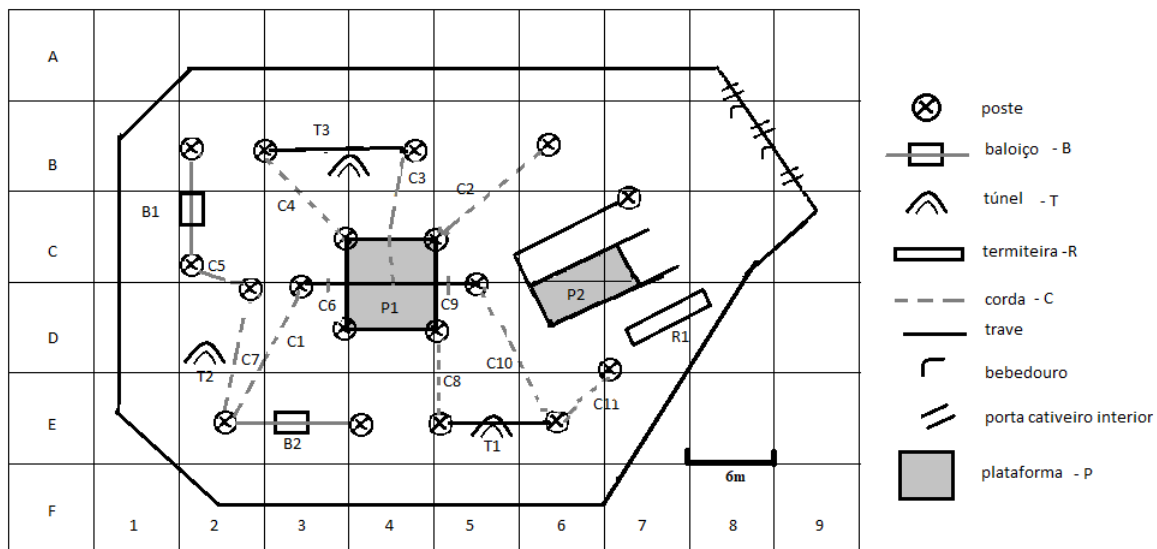


Figura 2.4 Mapa do cativeiro exterior da Ilha dos chimpanzés utilizado durante as amostragens.

2.4 Fiabilidade e validade das observações

Quando se conduz um estudo comportamental é necessário ter em atenção a fiabilidade da observação e, portanto, dos dados. Isto porque, da mesma maneira que registos feitos por equipamentos estão sujeitos a variações devido ao próprio equipamento, registos de observações estão sujeitos à forma como o observador classifica o comportamento (Young, Caro, Dank e Roper 1979). Assim, a fiabilidade prende-se com o facto de cada registo ser repetível e consistente (Martin e Bateson 2007), isto é, outro observador deve ser capaz de chegar às mesmas conclusões sob as mesmas condições.

Para testar a fiabilidade dos dados observados e registados foram realizados testes de fiabilidade intra-observador (Martin e Bateson 2007). Assim, no início do estudo, foi sorteado aleatoriamente um indivíduo focal que foi observado (via vídeo) durante o tempo de cada amostragem, procedendo-se ao registo do comportamento. Este registo, observando o mesmo vídeo, foi feito em dois dias consecutivos. Para obter a fiabilidade do observador, foi calculado o grau de correlação, entre as observações. Segundo Martin e Bateson (1993), é sugerido uma correlação de pelo menos 0.7. Neste estudo a fiabilidade foi medida através de correlações de Spearman entre as durações de cada linha da ficha de registo. Obteve-se um $\rho = 0.82$ não havendo, portanto, diferenças significativas entre as diferentes observações tal como recomendado por Martin e Bateson (1993).

2.5 Amostragem

Durante o estudo, foram utilizados diferentes tipos de amostragem. Consoante o objetivo pretendido deve-se escolher a amostragem mais adequada bem como a regra de registo.

2.5.1 Amostragem Focal

A amostragem focal consiste em amostrar os comportamentos de um indivíduo (focal) de cada vez, por um período padronizado. Neste estudo, a amostragem focal foi feita recorrendo ao registo contínuo dos comportamentos. Desta forma é possível obter a duração e a frequência dos comportamentos. Com este método é possível obter dados mais completos e precisos, desde que seja restrito quanto às categorias dos comportamentos e o número de animais focais por amostragem (Lehner 1992). Assim, registamos o comportamento do focal enquanto emissor e recetor. Toda a atividade do focal ou de terceiros (bem como a localização no espaço) dirigida ao focal é registada durante 10 minutos (tendo sempre em conta quem é o emissor e o recetor). Foi registado ainda que indivíduos se encontravam a um braço de distância e ainda, quem se aproximava e quem partia. O animal focal é determinado aleatoriamente antes da recolha de dados. Esta é a melhor técnica ao dispor para estudar grupos (Martin e Bateson 2007). Cada amostra focal no presente estudo terá a duração de 10 minutos de forma a não comprometer a fiabilidade dos dados pois existem duas crias no grupo o que torna os processos de registo mais exigentes. Adicionalmente, se as sessões de amostragem forem demasiado longas, tal aumenta a dificuldade em manter a atenção num só indivíduo focal e a precisão do registo é afetada (Altmann 1974).

No início do estudo foi sorteada uma ordem para as observações focais, tanto de manhã como de tarde. De modo a poder ter um número equivalente de amostragens para cada focal, no dia seguinte a amostragem começou pelo segundo indivíduo sorteado, e assim consecutivamente. Neste estudo foram feitas 42 observações para cada indivíduo focal de manhã e 42 observações de tarde, num total de 14h por indivíduo (Tabela 2.4).

Tabela 2.2 Sequência das observações dos indivíduos focais.

	Dia 1	Dia 2	Dia 3	Dia 4
Manhã	Ema	Jambo	Jonas	Flor
	Jambo	Jonas	Flor	Ema
	Jonas	Flor	Ema	Jambo
	Flor	Ema	Jambo	Jonas
Tarde	Jambo	Jonas	Flor	Ema
	Jonas	Flor	Ema	Jambo
	Flor	Ema	Jambo	Jonas
	Ema	Jambo	Jonas	Flor

2.5.2 Amostragem de varrimento

Na amostragem de varrimento faz-se um *scan* rápido e sequencial (monitorização) de todo o grupo em intervalos regulares e o comportamento de cada indivíduo é registado. Para grupos pequenos, as atividades dos indivíduos podem ser observadas em poucos segundos. Para grupos grandes, ou dispersos pode-se predefinir um intervalo de tempo máximo necessário ao registo das atividades de todos os indivíduos.

Foram realizados varrimentos de 60 em 60 minutos, sendo que foi sorteada, no início do estudo, uma ordem aleatória dos indivíduos. Para a indicação da distância foram definidas 5 categorias:

Tabela 2.3 Categorias de distância entre dois indivíduos consideradas para a amostragem de varrimento.

Categoria	Distância
A	[0m – 2m]
B]2m – 4m]
C]4m – 6m]
D	>6m
E	Distância máxima possível no cativeiro

Neste estudo foram efetuados 63 varrimentos de manhã e 61 varrimentos de tarde (Tabela 2.4).

Como meio de registo foram utilizadas as fichas que se encontram no anexo B. As fichas são uma ferramenta barata, flexível e, com alguma prática no uso e o design adequado, consegue-se registar uma quantidade razoável de informação fidedigna e precisa (Martin e Bateson 2007).

2.6 Análise de dados

A análise dos dados foi conduzida nos programas SPSS 25 e Excel. Para testar a normalidade dos dados foi realizado um teste de Kolmogorov-Smirnov. Uma vez que a maioria dos dados não apresentava uma distribuição normal, foram conduzidos testes estatísticos não paramétricos tais como o U de Mann-Whitney, H de Kruskal-Wallis e correlações de Spearman.

Os dados do *time-budget*, ou das atividades diárias, e das interações foram provenientes das amostras focais, enquanto para a matriz e análise da dominância foram utilizados dados de focal e varrimento visto que o tipo de comportamentos usado para este fim (ameaça, agressão entre outros) ser não apenas quase inexistente como durar poucos segundos. Para a análise dos vizinhos mais próximos, foram utilizados somente dados dos varrimentos.

Tabela 2.4 Dados totais do protocolo de observação.

Varrimento			Focal							
Dia	Manhã	Tarde	Manhã				Tarde			
			Jonas	Ema	Flor	Jambo	Jonas	Ema	Flor	Jambo
23/1/2018	3	3	2	2	2	2	1	2	2	1
24/1/2018	3	3	1	2	2	1	1	2	2	1
25/1/2018	2	3	1	1	1	1	2	2	3	2
31/1/2018	3	2	2	1	2	2	2	2	2	1
01/2/2018	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1
05/2/2018	0	3	0	0	0	0	3	3	2	3
13/2/2018	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1
14/2/2018	2	3	1	1	1	1	2	1	2	1
20/2/2018	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2
21/2/2018	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1
22/2/2018	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0
23/2/2018	3	0	2	2	2	2	0	0	0	0
05/3/2018	0	2	0	0	0	0	2	2	2	2
07/3/2018	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1
20/3/2018	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2
21/3/2018	3	3	2	2	2	2	2	3	3	2
22/3/2018	3	2	2	2	2	2	1	2	1	2
26/3/2018	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2
27/3/2018	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2
28/3/2018	3	2	2	3	3	2	2	1	1	2
11/4/2018	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2
13/4/2018	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1
16/4/2018	0	3	0	0	0	0	2	3	3	2
17/4/2018	3	3	2	2	2	2	3	3	3	3
18/4/2018	3	2	2	1	1	3	2	0	0	3
19/4/2018	2	2	2	1	1	2	2	1	1	2
Total	63	61	42	42	42	42	42	42	42	42

3 Resultados

3.1 Time-budget

Para a análise do *time budget* (atividades diárias) foram utilizados dados recolhidos via amostragem focal e foram consideradas as durações dos comportamentos. As observações foram divididas em dois períodos: manhã (10h – 13.30h) e tarde (13.30h - 17h).

Primeiramente, os comportamentos foram divididos em 4 grandes categorias: manutenção, social, solitário e estereotípicos/outros. A Figura 3.1 revela as durações de cada grande grupo comportamental por focal. Todos os focais passaram a maior parte do seu tempo exibindo comportamentos de manutenção (Jonas -93%; Ema – 91%; Flor – 88%; Jambo – 58%). Esta categoria comportamental inclui: comer, beber, auto-catagem, descansar, dormir, transportar comida e fazer ninho e, ainda, os comportamentos de locomoção. Contudo, foram os indivíduos adultos que mostraram estarem mais envolvidos neste tipo de comportamentos. O comportamento com maior duração total é descansar, e é mais elevado para os dois indivíduos adultos, sendo que a percentagem de tempo que o Jonas passou a dormir/descansar é de 56% do tempo total de observação e para a Ema cerca de 71%. Para a Flor e o Jambo este valor é abaixo os 50%. É ainda de salientar que o Jonas é o indivíduo que passa mais tempo em auto-catagem, sendo que esta representa 16% do tempo total das observações. Quanto aos comportamentos de locomoção (como andar, correr, saltar, trepar, etc.) os quatro indivíduos focais exibiram-nos em percentagens similares entre os adultos e valores mais elevados nos indivíduos mais novos (Jonas – 10%; Ema – 9%; Flor – 16%; Jambo – 20%), sendo que os comportamentos mais frequentes foram andar e trepar para os indivíduos adultos e andar, trepar e correr para os mais novos.

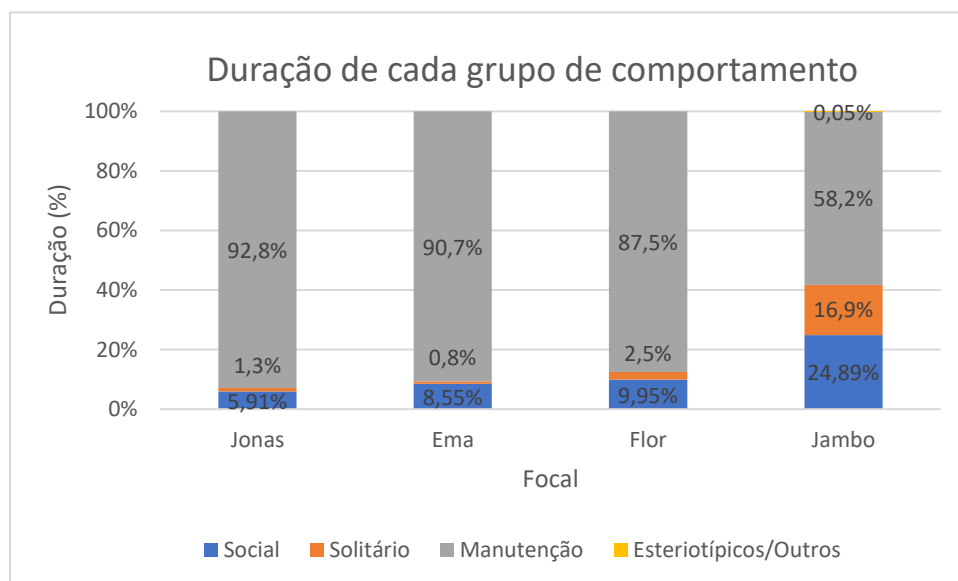


Figura 3.1 Durações totais de cada categoria comportamental para cada indivíduo focal.

Os comportamentos solitários correspondem ao jogo solitário. O Jonas passou 1,3% do tempo total das observações focais em comportamentos de jogo solitário, a Ema 0,8%, a Flor 2,5% e o Jambo 16,9%.

A duração dos comportamentos sociais varia entre todos os indivíduos, sendo que o indivíduo que apresenta uma maior duração total nos comportamentos sociais é o Jambo (25%) seguido da Flor (10%) e da Ema (9%) e, por último, o indivíduo cujos comportamentos sociais têm menor duração é o Jonas (6%). Os comportamentos sociais incluem várias subcategorias de comportamento: afiliativo,

agonístico, parental e sexual. A duração relativa de cada subcategoria do comportamento social está representada na Figura 3.2. Os comportamentos sexuais só foram registados enquanto o Jonas como indivíduo focal e só no período da manhã, correspondendo a 2,13% dos comportamentos sociais deste indivíduo.

Os comportamentos afiliativos incluem abraçar, beijar, andar em conjunto, inspeção genital, partilha de alimento, apresentação genital, *pant-hoot*, solicitar catagem, jogo social e alocação. Estes correspondem a uma grande parte dos comportamentos sociais de cada indivíduo (Jonas – 62%; Ema – 66%; Flor – 60% e Jambo – 48%). Numa segunda análise dos comportamentos afiliativos entre díades de chimpanzés verificou-se que os valores mais elevados são entre a díade Flor-Jambo (82%), Ema-Jambo (69%), Jambo-Flor (46%), Jonas-Ema (46%) e Jonas-Jambo (45%).

A alocação é a maior fração do comportamento afiliativo, especialmente para os indivíduos adultos, sendo que 57% do comportamento afiliativo do Jonas é alocação e 81% no caso da Ema. No caso dos indivíduos mais novos, estes valores são mais baixos, 19% no caso da Flor e 13% no caso do Jambo. Devido à importância deste comportamento, ele vai ser mais explorado à frente no texto.

O jogo social representa uma grande fração do comportamento afiliativo dos elementos do grupo, sendo que a Flor é o indivíduo que passa mais tempo do seu comportamento social em jogo (36%), seguida do Jambo (28%), do Jonas (20%) e por último da Ema (7%). Para podermos comparar o jogo social e o jogo solitário, é necessário analisar as suas frequências absolutas, ou seja, tendo em conta o tempo total de observação. Assim temos que o Jonas passou cerca de 1,8% do tempo de observação em jogo social e 1,3% em jogo solitário. Já a Ema passou 0,8% do tempo de observação em jogo social e 0,8% em jogo solitário. A Flor passou 5,6% do tempo total em jogo social contra 2,5% de jogo solitário. Por último, o Jambo passou 9,6% do tempo total em jogo social e 16,9% do tempo total em jogo solitário. Observando o jogo social, mas tendo em conta as díades verificamos que a maior percentagem é entre Jambo-Flor (6,26%) e Flor-Jambo (5,27%), seguidos das díades Jambo-Jonas (1,81%) e Jonas-Jambo (1,81%), Jambo-Ema (1,51%) e Ema-Jambo (0,8%) e por último Flor-Ema (0,05%) e Flor-Jonas (0,25%). As díades Jonas-Flor e Ema-Flor não apresentam resultados.

Os comportamentos agonísticos (*pant-grunt*, *waa-bark*; gritos, agarrar, bater, levantar braço, morder, arrastar, *bipedal swagger*, percutir, suplante, etc.) correspondem a uma pequena parte dos comportamentos sociais de todos os indivíduos focais (Jonas- 3,7%, Ema –1,4%, Flor –4,2% e Jambo – 4,7%). Estes comportamentos vão ser explorados noutra secção posteriormente.

Os comportamentos parentais (amamentar, transporte no dorso/ventre e rejeitar a amamentação) só foram observados entre a Ema e o Jambo. Os comportamentos parentais enquanto o indivíduo focal é o Jambo representam 1,59% da duração total das observações e a 6,42% dos comportamentos sociais do Jambo. Por outro lado, os comportamentos parentais enquanto a Ema é o indivíduo focal corresponde a 0,74% do tempo total de observação desta e a 6,33% dos comportamentos sociais da Ema.

Por fim, os comportamentos estereotípicos e foram somente observados no Jambo (0,05%) e correspondem exclusivamente a interações com o público.

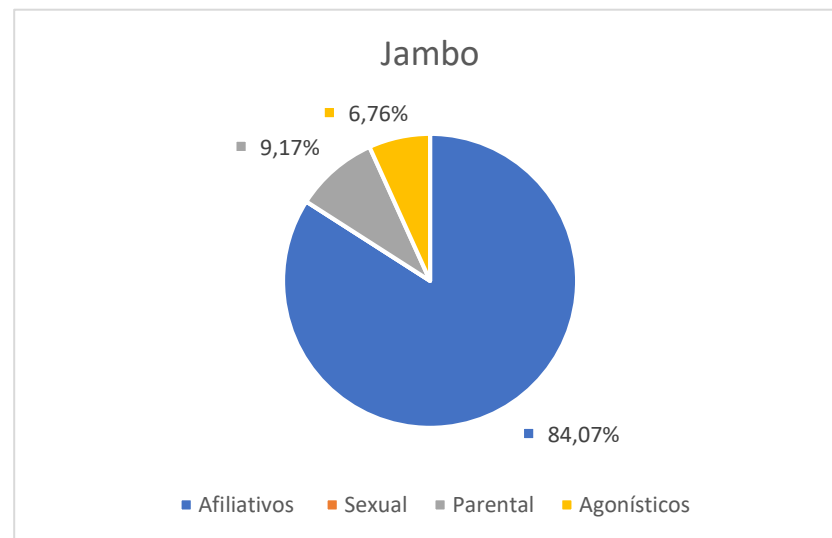
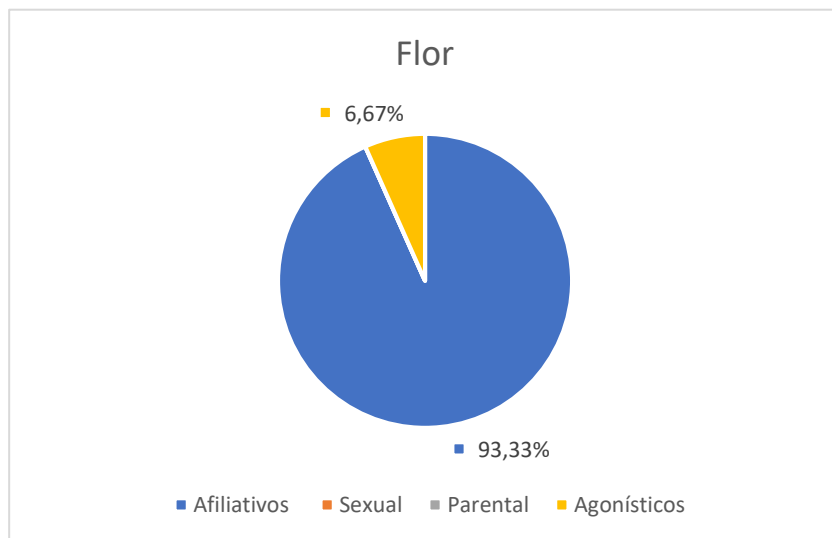
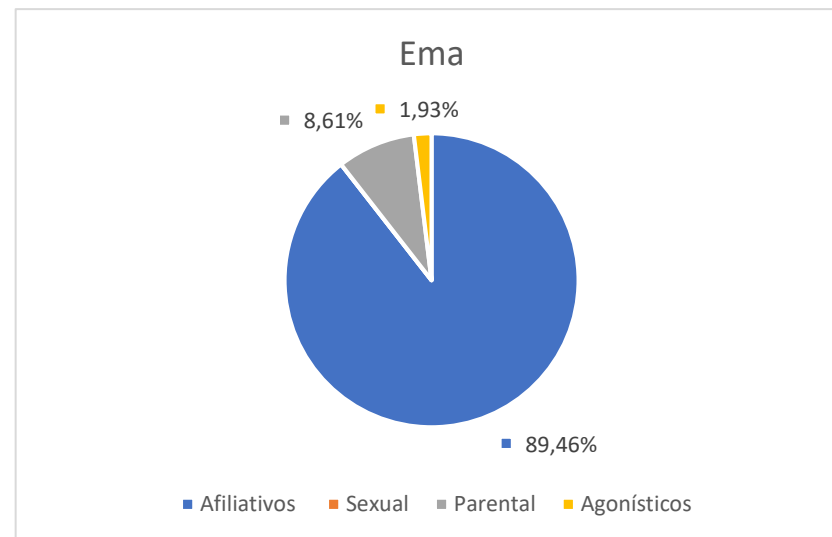
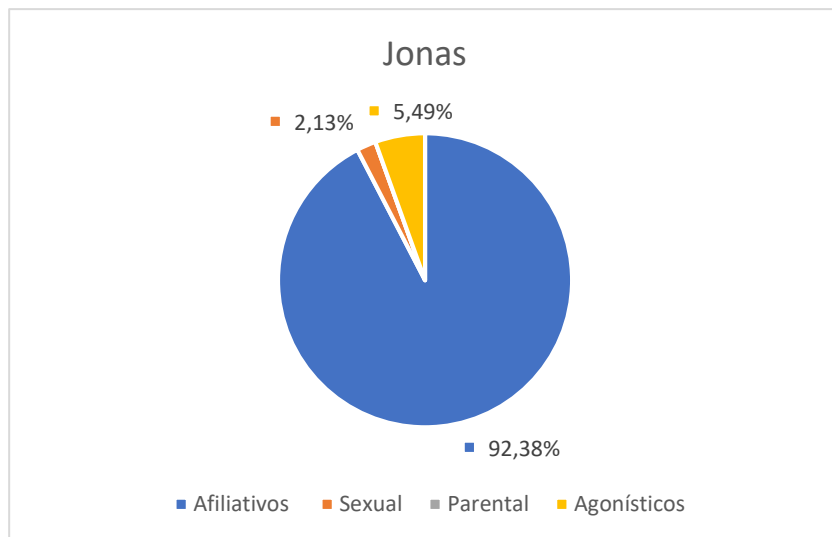


Figura 3.2 Durações relativas de cada tipo de comportamento social para cada indivíduo focal.

Na Figura 3.3 está representado a percentagem de tempo que cada indivíduo passou nas diferentes classes de comportamento no turno da manhã e no turno da tarde. Pode-se ver que não existem grandes diferenças entre o período da manhã e da tarde, para todos os comportamentos para todos os indivíduos. O Jonas teve uma ligeira diferença nos comportamentos sociais (1,4% - manhã, 2,6% - tarde). Na Ema os comportamentos de manutenção são exibidos mais pela manhã (26,1%) que pela tarde (25,9%). No caso do indivíduo Flor, esta fêmea exibiu mais comportamentos de manutenção de tarde (6,2%) do que de manhã (4,4%) e também os comportamentos sociais tiveram maiores valores pela tarde (6,7%) do que de manhã (2,1%). No caso do indivíduo que dá pelo nome de Jambo, a maior diferença prende-se com os comportamentos sociais que têm valores superiores da parte da tarde (8,9%) contra os da manhã (7%).

Para testar se estas diferenças eram significativas, foi feito um teste U de Mann-Whitney para cada comportamento, para cada focal. A hipótese nula era: “Não existem diferenças significativas na duração dos comportamentos entre o período da manhã e da tarde”. Dentro dos comportamentos de manutenção, foi feita uma análise mais completa para os comportamentos de forrageio, uma vez que a alimentação dos chimpanzés pelos tratadores é feita no período da manhã, e ainda dos comportamentos de locomoção. Dentro dos comportamentos sociais fez-se uma análise dos comportamentos parentais, agonísticos e afiliativos. Destes últimos, fez-se uma análise mais pormenorizada dos comportamentos de alocação e jogo social, devido à importância dos mesmos na dinâmica do grupo e nas relações entre os indivíduos.

Na Tabela 3.1 encontram-se os resultados do teste. Nos comportamentos de manutenção da Ema houve diferenças estatisticamente significativas na duração. Para perceber melhor esta diferença, foi feito o mesmo teste, mas agora para cada comportamento da categoria. Assim verificou-se que só existiam diferenças significativas entre os turnos da manhã e da tarde para o comportamento de descanso da Ema ($U=22694$ e $s=0,0$). Assim, e olhando para a duração do comportamento, vimos que das 14 horas totais de observação, a Ema passou aproximadamente 3h e 9 min em descanso no turno da manhã e 4h e 12 min em descanso no período da tarde. Houve ainda diferenças estatisticamente significativas nos comportamentos sociais do Jonas. Quando olhamos às percentagens verificou-se que este passa mais tempo em comportamentos sociais de tarde. No entanto, quando analisamos as diferenças nos vários comportamentos sociais não se encontram diferenças significativas em nenhum deles. Não foi calculado o U de Mann-Whitney para os comportamentos sexuais, uma vez que estes só foram registados no período da manhã.

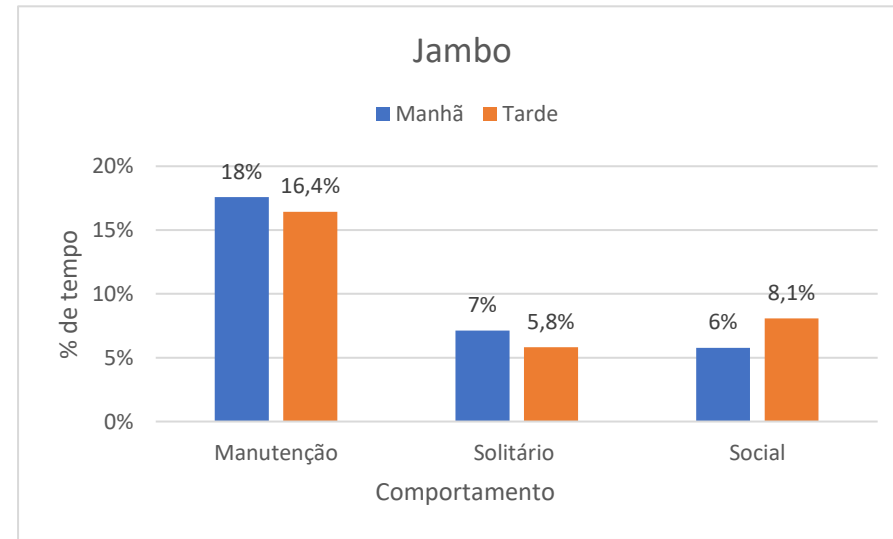
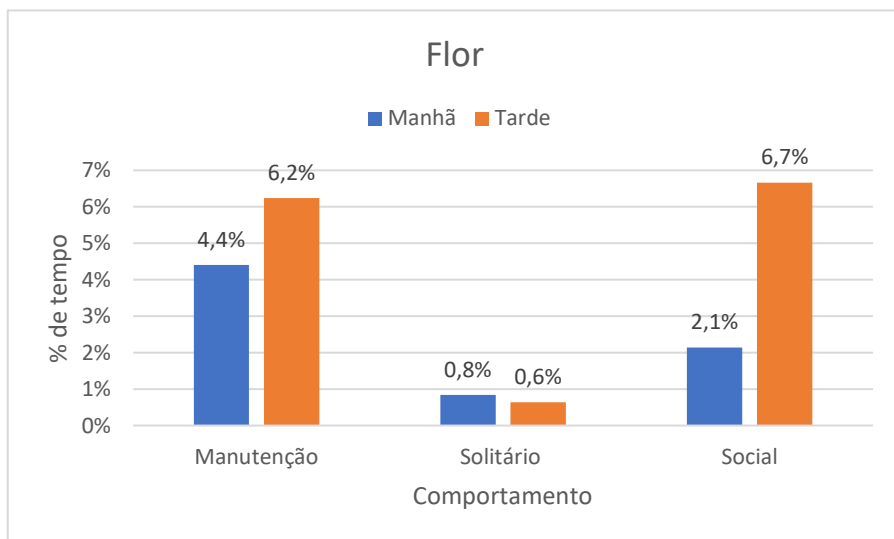
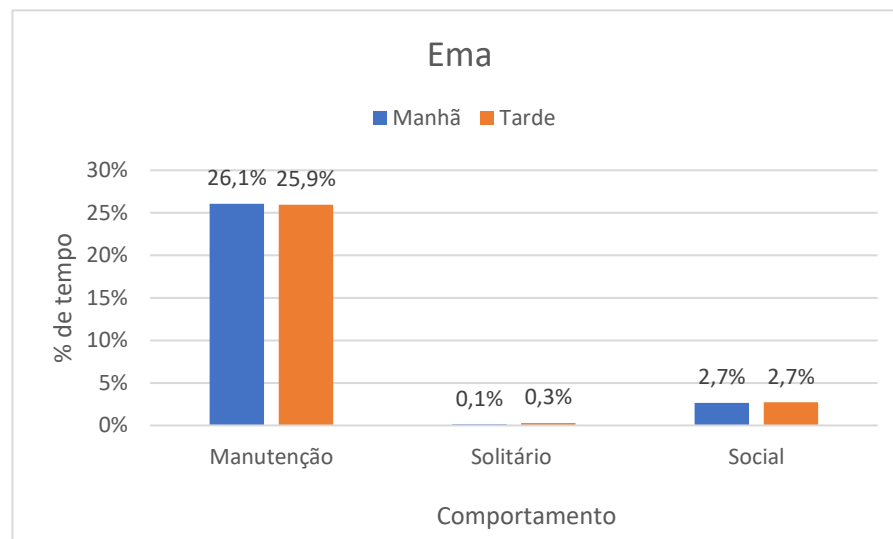
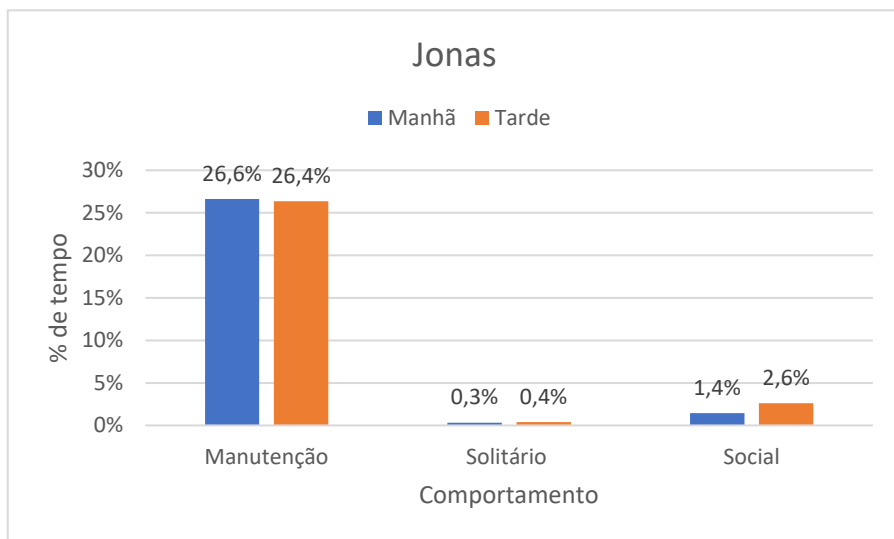


Figura 3.3 Durações de cada categoria comportamental no período da manhã e da tarde.

Tabela 3.1 Resultados do Teste de Mann-Whitney para diferenças nos comportamentos entre os turnos da manhã e da tarde, para cada focal. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).

Comportamento	Jonas	Ema	Flor	Jambo
Manutenção	U=73214,0	U=78565,5	U=89541,0	U=81958,5
	s=0,0,366	s=0,0	s=0,442	s=0,858
Comer	U=9635	U=160	U=1158	U=1067,5
	s=0,917	s=0,567	s=0,541	s=0,544
Transportar comida	U=70,5	U=16	U=228	U=44,5
	s=0,636	s=0,14	s=0,971	s=0,512
Locomoção	U=4651,5	U=4655,0	U=13044,0	U=19499
	s=0,623	s=0,946	s=0,227	s=0,826
Jogo solitário	U=43,5	U=7	U=414,5	U=12412
	s=0,160	s=0,741	s=0,981	s=0,123
Social	U=661,5	U=920,5	U=1558,0	U=5363,0
	s=0,023	s=0,178	s=0,632	s=0,365
Agonísticos	U=9,5	U=2	U=9,5	U=87
	s=0,902	s=0,8	s=0,909	s=0,65
Parental	-	U=30	-	U=60,5
	-	s=0,300	-	s=0,141
Afiliativos	U=171,5	U=298	U=52,5	U=196
	s=0,274	s=0,837	s=0,780	s=0,879
Jogo social	U=25,5	U=14	U=325,5	U=930
	s=1,0	s=0,413	s=0,899	s=0,054
Alocatagem	U=88	U=236,5	U=24	U=19
	s=0,388	s=0,894	s=0,414	s=0,537

Foi ainda analisado se haveria algum tipo de relação entre o sexo e o comportamento, sendo que a hipótese nula era “Não existem diferenças significativas nos comportamentos entre ambos os sexos”. Foi utilizado um teste de Mann-Whitney e foram utilizados os dados da duração dos comportamentos obtidos através da amostragem focal. Os resultados do teste encontram-se na Tabela 3.2.

Verificou-se que para a maior parte dos comportamentos não existe diferenças significativas entre os dois sexos, no entanto, para o jogo solitário e para os comportamentos sociais, mais especificamente os comportamentos afiliativos isto não é verdade. Para perceber de que modo variam estes dois comportamentos com o sexo foram feitos os gráficos da Figura 3.4. No caso do jogo solitário é possível observar que a mediana da duração é superior para o sexo masculino em comparação com o sexo feminino e ainda que existe mais variabilidade nos dados para o sexo masculino. Para os comportamentos afiliativos verifica-se o contrário, sendo que a mediana da duração dos comportamentos é superior para o sexo feminino, assim como a variabilidades dos dados.

Tabela 3.2 Resultados do Teste de Mann-Whitney para testar se havia relação entre o sexo e o comportamento. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).

Comportamento	Estatística
Manutenção	U=1276961,5 s=0,146
Locomoção	U=148861,5 s=0,414
Jogo solitário	U=9877 s=0,044
Sociais	U=3149,0 s=0,01
Afiliativos	U=3371,5 s=0,006
Jogo social	U=3406,5 s=0,994
Alocatagem	U=1112 s=0,405
Agonísticos	U=344 s=0,582
Parental	U=231 s=0,971

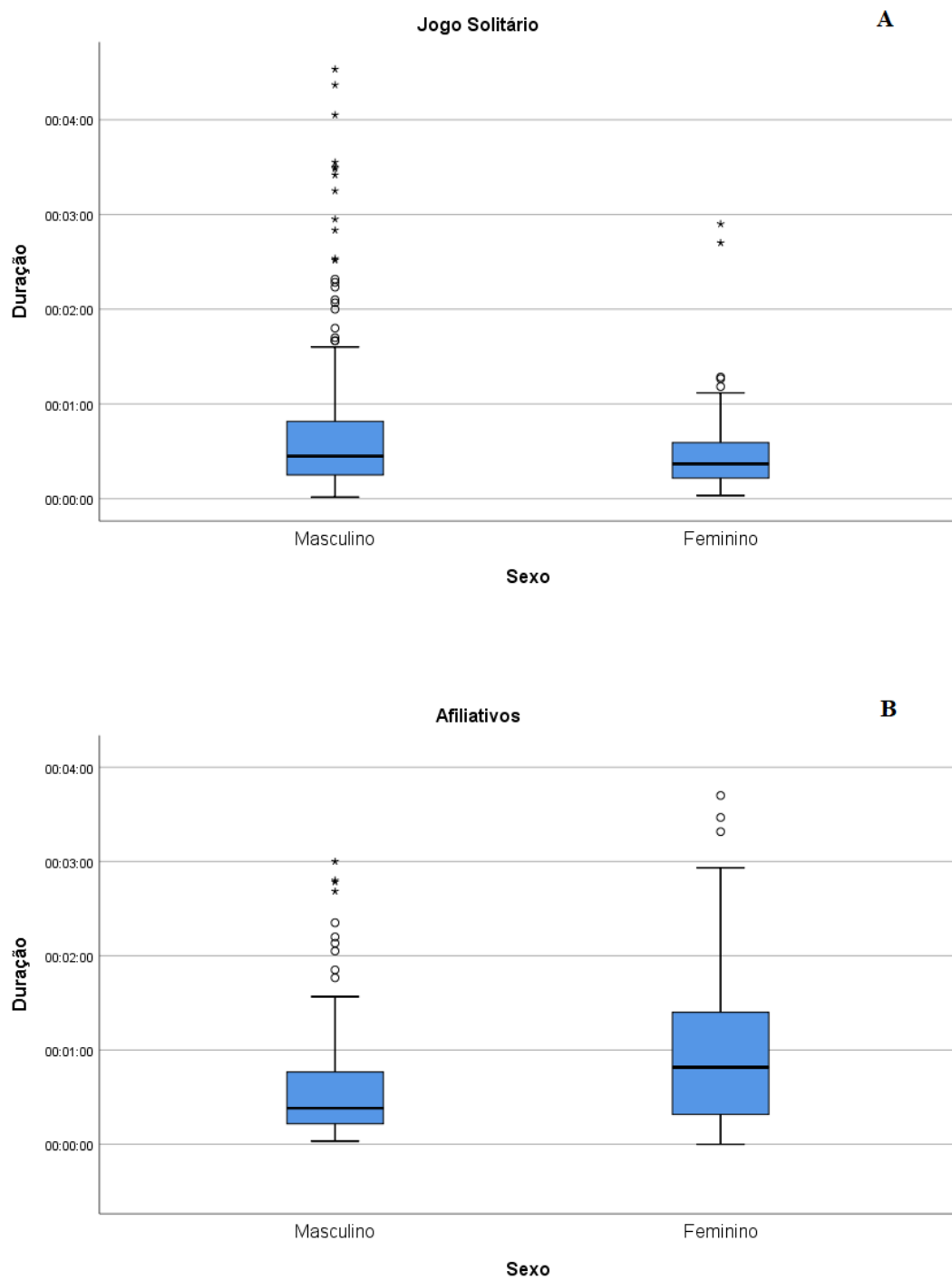


Figura 3.4 Diferenças entre sexos para: A - jogo solitário; B - comportamentos afiliativos.

Foi também testado se a idade estaria relacionada com os comportamentos. Para isso foram utilizadas as categorias de idade: adulto, infantil e juvenil, e foi realizado o teste de Kruskal-Wallis, tendo por base os dados das durações obtidos na amostragem focal. A hipótese a testar era “Não existem diferenças significativas na duração dos comportamentos entre classes de idade diferentes”. Os resultados do teste encontram-se na Tabela 3.3.

Tabela 3.3 Resultados do Teste de Kruskal-Wallis para testar se havia relação entre a idade e o comportamento. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).

Comportamento	Estatística
Manutenção	H=60,536 s=0,000
Locomoção	H=0,366 s=0,833
Jogo solitário	H=6,496 s=0,039
Social	H=18,492 s=0,000
Afiliativos	H=9,384 s=0,009
Jogo social	H=3570 s=0,168
Alocatagem	H=0,507 s=0,776
Agonísticos	H=0,860 s=0,650
Parental	H=228 s=0,971

Verificou-se que para a maior parte dos comportamentos não existe diferenças significativas entre as categorias de idade. No entanto, existem diferenças para os comportamentos de manutenção, jogo solitário e para os comportamentos afiliativos. Para perceber de que modo variam estes comportamentos com a idade foram feitos os gráficos da Figura 3.5. No caso dos comportamentos de manutenção é possível ver que a mediana é semelhante entre as três categorias de idade, mas que a variabilidade dos dados é inferior na categoria infantil. No caso do jogo solitário é possível observar que a mediana da duração é inferior para a categoria juvenil, e que a maior variabilidade se encontra na categoria adultos e ainda que a categoria infantil apresenta muitos *outliers*. Para os comportamentos afiliativos verifica-se que a menor mediana da duração dos comportamentos é na categoria infantil e que a maior variabilidade dos dados é na categoria adultos.

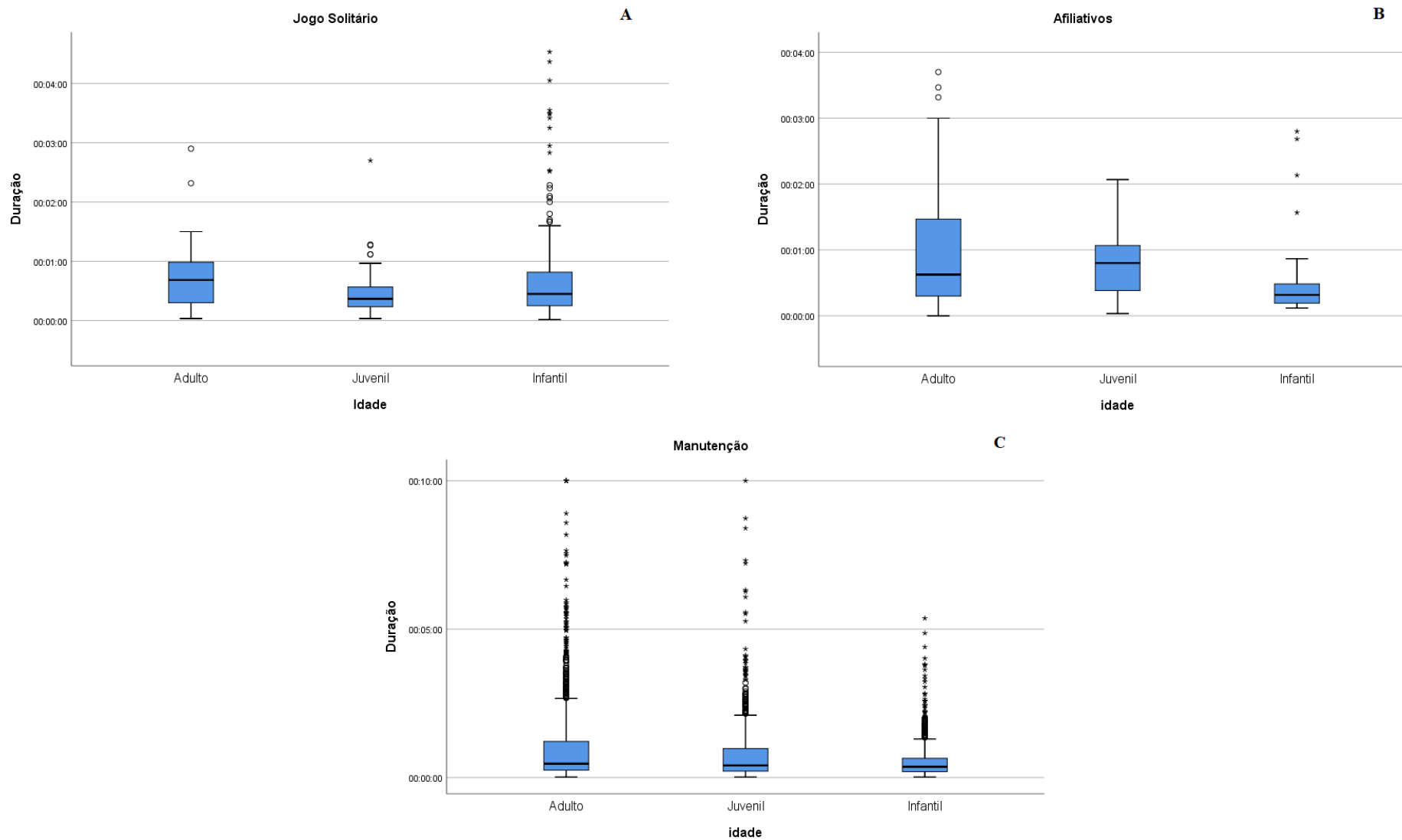


Figura 3.5 Diferenças entre sexos para: A - jogo solitário; B - comportamentos afiliativos; C - comportamentos de manutenção.

Para percebermos se haveria relação estatística entre as várias categorias comportamentais computámos uma correlação de Spearman (Tabela 3.5). Deste modo, verificou-se que os comportamentos de manutenção estão positivamente correlacionados com os sexuais [$r_s=0,775$ (Sig.0,225)] e com a alocação [$r_s=0,8$ (Sig.0,2)]. A locomoção está positivamente correlacionada com os comportamentos afiliativos [$r_s=0,8$ (Sig.0,2)], jogo solitário [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)], jogo social [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)] e comportamentos parentais [$r_s=0,316$ (Sig.0,684)]. Os comportamentos afiliativos estão positivamente correlacionados com os comportamentos agonísticos [$r_s=0,8$ (Sig.0,2)], jogo solitário [$r_s=0,8$ (Sig.0,02)], jogo social [$r_s=0,8$ (Sig.0,2)] e parentais [$r_s=0,632$ (Sig.0,368)]. Os comportamentos agonísticos estão positivamente correlacionados com os comportamentos parentais [$r_s=0,316$ (Sig.0,684)], jogo social [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)] e jogo solitário [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)]. O jogo solitário está correlacionado com comportamento o jogo social [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)], alocação [$r_s=1,00^{**}$ (Sig.0,01)] e comportamentos parentais [$r_s=0,316$ (Sig.0,684)]. O jogo social está correlacionado os comportamentos parentais [$r_s=0,316$ (Sig.0,684)]. O comportamento sexual está correlacionado com a alocação [$r_s=0,258$ (Sig.0,742)].

3.2 Interações agonísticas

A Tabela 3.4 (matriz de dominância) foi construída tendo em conta todas as interações agonísticas e submissivas observadas entre os vários indivíduos da colónia, tanto no registo focal como no registo de varrimento ($n_{total}=6522$), devido à baixa frequência e baixa duração destas categorias comportamentais tendo em conta o time-budget de cada indivíduo. Para isso, utilizou-se a frequência total dos comportamentos agonísticos, das amostragens focais e das amostragens de varrimento. Só foram registados 6 episódios de suplantes durante o período da recolha de dados, sendo que 3 deles são do Jonas em relação à Ema (1) e à Flor (2) e os outros 2 foram do Jambo em relação à Ema (1) e em relação à Flor (1) e um da Flor em relação ao Jambo (1). Pode verificar-se que a maioria dos comportamentos agressivos foram desencadeados pelo macho infantil, o Jambo, direcionando-os maioritariamente à irmã, a Flor. Em segundo lugar encontram-se os comportamentos agressivos do macho adulto em relação ao macho infantil. Entre as duas fêmeas as interações agonísticas foram muito baixas, sendo que a Flor só teve uma interação agonística com a Ema. A Ema só manifestou comportamentos agonísticos com o Jambo, não exibindo este tipo de comportamento para com outros indivíduos da colónia.

Tabela 3.4 Matriz de interações sociais de dominância da colónia.

Emissor receptor	Jonas	Ema	Flor	Jambo
Jonas	*	0	1	16
Ema	0	*	0	10
Flor	1	1	*	14
Jambo	8	7	31	*

Tabela 3.5 Matriz de correlações de Spearman entre as categorias de comportamento, tendo em conta a sua duração.

		Manutenção	Locomoção	Afliativo	Agonístico	Jogo solitário	Jogo social	Sexual	Alocatagem	Parental
Manutenção	Coefficiente de Correlação	1,000	-0,800	-1,000**	-0,800	-0,800	-0,800	0,775	0,800	-0,632
	Sig. (2 extremidades)		0,200		0,200	0,200	0,200	0,225	0,200	0,368
Locomoção	Coefficiente de Correlação	-0,800	1,000	0,800	1,000**	1,000**	1,000**	-0,258	-1,000**	0,316
	Sig. (2 extremidades)	0,200		0,200				0,742		0,684
Afliativo	Coefficiente de Correlação	-1,000**	0,800	1,000	0,800	0,800	0,800	-0,775	-0,800	0,632
	Sig. (2 extremidades)		0,200		0,200	0,200	0,200	0,225	0,200	0,368
Agonístico	Coefficiente de Correlação	-0,800	1,000**	0,800	1,000	1,000**	1,000**	-0,258	-1,000**	0,316
	Sig. (2 extremidades)	0,200		0,200				0,742		0,684
Jogo solitário	Coefficiente de Correlação	-0,800	1,000**	0,800	1,000**	1,000	1,000**	-0,258	-1,000**	0,316
	Sig. (2 extremidades)	0,200		0,200				0,742		0,684
Jogo social	Coefficiente de Correlação	-0,800	1,000**	0,800	1,000**	1,000**	1,000	-0,258	-1,000**	0,316
	Sig. (2 extremidades)	0,200		0,200				0,742		0,684
Sexual	Coefficiente de Correlação	0,775	-0,258	-0,775	-0,258	-0,258	-0,258	1,000	0,258	-0,544
	Sig. (2 extremidades)	0,225	0,742	0,225	0,742	0,742	0,742		0,742	0,456
Alocatagem	Coefficiente de Correlação	0,800	-1,000**	-0,800	-1,000**	-1,000**	-1,000**	0,258	1,000	-0,316
	Sig. (2 extremidades)	0,200		0,200				0,742		0,684
Parental	Coefficiente de Correlação	-0,632	0,316	0,632	0,316	0,316	0,316	-0,544	-0,316	1,000
	Sig. (2 extremidades)	0,368	0,684	0,368	0,684	0,684	0,684	0,456	0,684	

**A correlação é significativa no nível 0,01 (2 extremidades)

3.3 Alocatagem

Dada à importância deste comportamento afiliativo, este foi também analisado enquanto categoria isolada e construiu-se uma matriz das interações entre as díades de chimpanzés, tendo por base a duração deste comportamento (Tabela 3.6). A díade que passou mais tempo nesta categoria comportamental foi Ema-Jambo [7,79% (progenitora-cria)], enquanto a díade com a frequência mais baixa foi Jambo-Flor [0,08% (irmãos)].

A Ema envolveu-se em episódios de alocatagem com todos os outros chimpanzés, sendo que o Jambo foi o indivíduo com quem passou mais tempo em catagem (a cria mais nova). O Jonas também teve episódios de alocatagem com todos os indivíduos, com maior duração com a Ema (4,45%) e menor com o Jambo (1,08%). A Flor manifestou este comportamento com todos os indivíduos, sendo que o Jonas foi o chimpanzé com quem esteve mais tempo em alocatagem (3,68%). Já o Jambo, passou aproximadamente o mesmo tempo em alocatagem com os dois progenitores, e apenas 0,8% com a irmã, a Flor.

Tabela 3.6 Matriz de alocatagem observada entre a colónia (percentagens absolutas).

Emissor	receptor	Jonas	Ema	Flor	Jambo
Jonas		*	4,45%	2,10%	1,08%
Ema		1,29%	*	2,25%	7,79%
Flor		3,68%	1,96%	*	1,00%
Jambo		2,28%	2,11%	0,08%	*

3.4 Vizinho mais próximo e índice de associação de díades

A Tabela 3.7 mostra que indivíduos é que estão mais próximos uns dos outros do ponto de vista espacial (vizinho mais próximo). Estes dados foram obtidos através da amostragem de varrimento ($n_{total}=1988$). A Ema teve mais frequentemente como vizinho mais próximo o Jambo, e menos vezes a Flor. O Jonas teve mais frequentemente a Ema como vizinho mais próximo e o Jambo menos vezes. Por outro lado, a Flor e o Jambo tiveram a Ema como vizinho mais próximo mais vezes, e menos o Jonas.

Tabela 3.4 Matriz de proximidade entre os indivíduos da colónia.

NN	Jonas	Ema	Flor	Jambo
Jonas	*	128	54	83
Ema	83	*	71	115
Flor	60	119	*	77
Jambo	74	125	93	*

Com estes dados foi possível construir um dendograma (ver Figura 3.6) que ilustra graficamente a proximidade entre os indivíduos (distância euclidiana). Pode-se ver que a Ema é igualmente próxima do Jonas e do Jambo, enquanto a Flor é mais próxima do Jonas.

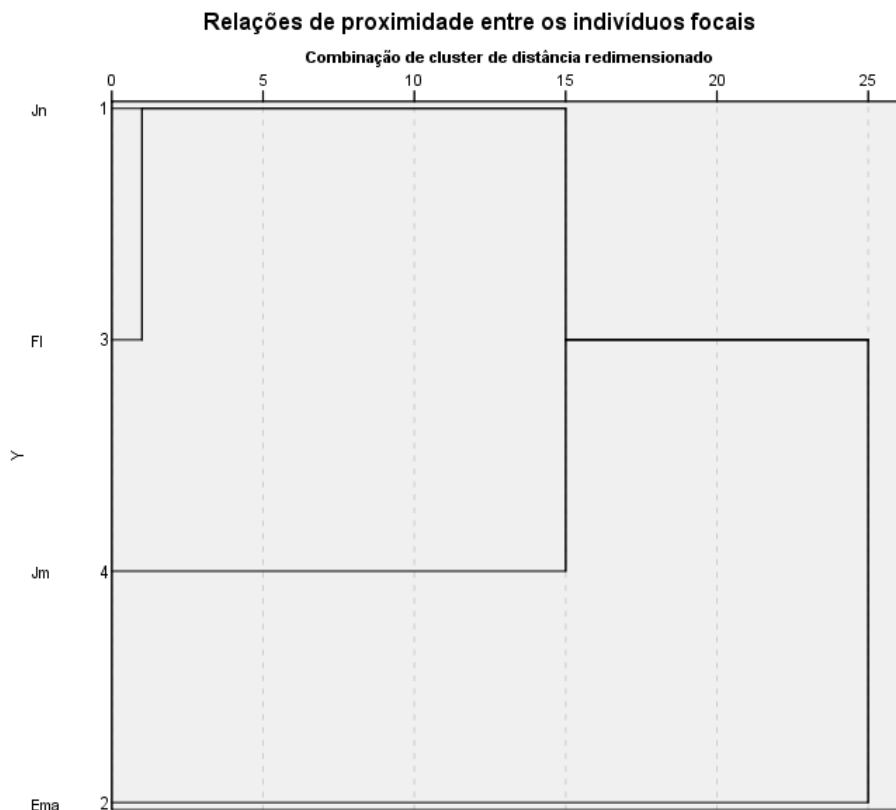


Figura 3.6 Dendograma de proximidade entre os quatro chimpanzés da colônia (Jn-Jonas, Fl-Flor, Jm- Jambo).

Para calcular o índice de associação $I(AB)$ entre díades de chimpanzés foi utilizada a fórmula (Whitehead 1997; Hellaye, Le, Goossens, Jamart, e Curtis 2010):

$$I(AB) = \frac{N(AB)}{N(A) + N(B) - N(AB)}$$

Equação 3.1. Índice de associação de díades

onde $I(AB)$ é o índice de associação, $N(AB)$ é o número de vezes que A e B interagiram, $N(A)$ é o total de observações de A e $N(B)$ é o total de observações de B.

Obteve-se a seguinte matriz, representada na Tabela 3.8 onde é possível ver que o índice de associação mais forte é estabelecido entre a díade Jambo-Ema ($I=0,191$), seguido do par Jambo-Jonas ($I=0,158$). No caso do Jambo-Flor o valor de I é de $0,154$, sendo o valor da díade Flor-Jambo $I=0,112$. É o caso onde as díades simétricas têm valores mais próximos entre si. Os índices de associação mais baixos são nas díades Ema-Flor ($I=0,058$) e entre a díade Ema-Jonas ($I=0,059$).

Tabela 3.5 Matriz de associação entre os indivíduos da colônia

I(AB)	Jonas	Ema	Flor	Jambo
Jonas	*	0,091507	0,064612	0,060492
Ema	0,059814	*	0,054054	0,075236
Flor	0,099143	0,070775	*	0,112903
Jambo	0,158614	0,19152	0,154935	*

3.5 Preferências espaciais no cativeiro

Para a análise do espaço preferencial de cada indivíduo no cativeiro foram utilizadas as durações da amostragem focal. Para saber se existia diferenças entre a duração da utilização de cada sala foi realizado um teste de Kruskal-Wallis, sendo a hipótese nula “A duração que cada focal permaneceu nas diferentes zonas do cativeiro é igual”. Os resultados encontram-se na Tabela 3.9.

Tabela 3.6 Resultados do Teste de Kruskal-Wallis para testar se havia diferenças na duração da utilização das diferentes zonas do cativeiro, por cada indivíduo focal. Os valores a negrito são não significantes ($\leq 0,05$).

Focal	Estatística
Jonas	H=60,869 s=0,000
Ema	H=68,739 s=0,00
Flor	H=73,491 s=0,000
Jambo	H=39,236 s=0,077

No caso do Jonas, da Ema e da Flor, rejeita-se a hipótese nula, o que significa que a utilização das diferentes zonas do cativeiro tem durações diferentes. Nos gráficos das Figuras 3.7 e 3.8 pode-se ver que as zonas C4 e D4 têm uma maior utilização total por parte destes indivíduos. Estas salas correspondem à parte central do cativeiro, onde se encontra a torre de madeira (P1), sendo esta o ponto mais alto do cativeiro exterior. No caso do Jambo, a hipótese nula é aceite, o que significa que não existem diferenças significativas na utilização das diferentes zonas do cativeiro.

Analisando a percentagem de tempo que cada focal passou nas diferentes zonas, o Jonas passou grande parte do seu tempo nas zonas centrais do cativeiro exterior (C4 - 47,6% e D4 - 35,7%), seguido das zonas D3 e D2, sendo que esta última corresponde a um local do cativeiro onde existe o túnel T2. A Ema revela uma clara preferência pelas zonas C4 e D4 onde passou 63% e 27% do tempo de observação, respetivamente. Existe ainda uma terceira zona (E5) onde passou 1,22% do tempo. Todas as outras zonas tiveram valores de ocupação abaixo deste. No caso da Flor, esta revelou uma maior utilização de outras zonas do cativeiro, mantendo, no entanto, a utilização da zona central com maior percentagem (C4 - 43,6% e D4 - 32,1%), seguida das zonas C3 (3,9%), B3 (3,4%), E5 (,7%), B4 (2%), D3 (1,7%) e D5 (1,4%). Por fim, o Jambo revelou uma maior utilização de outras zonas do cativeiro, mantendo também a utilização da zona central com maior percentagem (C4 - 46,1% e D4 - 36,3%), seguida das zonas B3 (2,7%), E5 (2,3%), C3 (1,8%), D3 (1,4%) e D2 (1,2%). No geral pode-se concluir que as zonas mais usadas pelos indivíduos focais foram as centrais C4 e D4, seguidas da B3, C3, E5, D3, B4, D5, D2, D6 e B8.

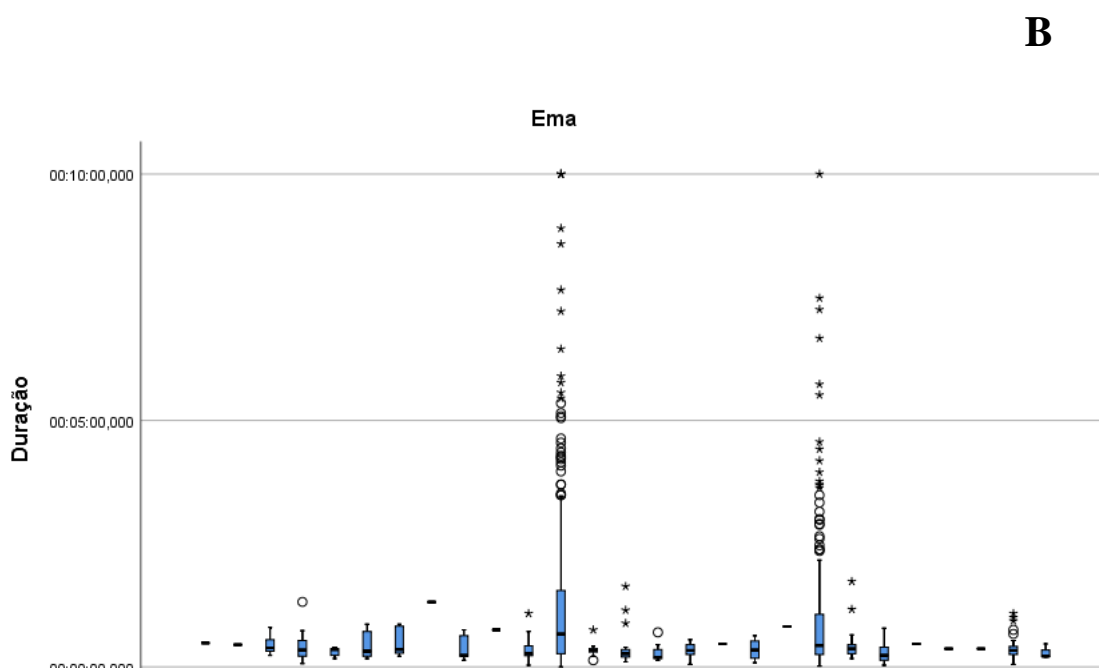
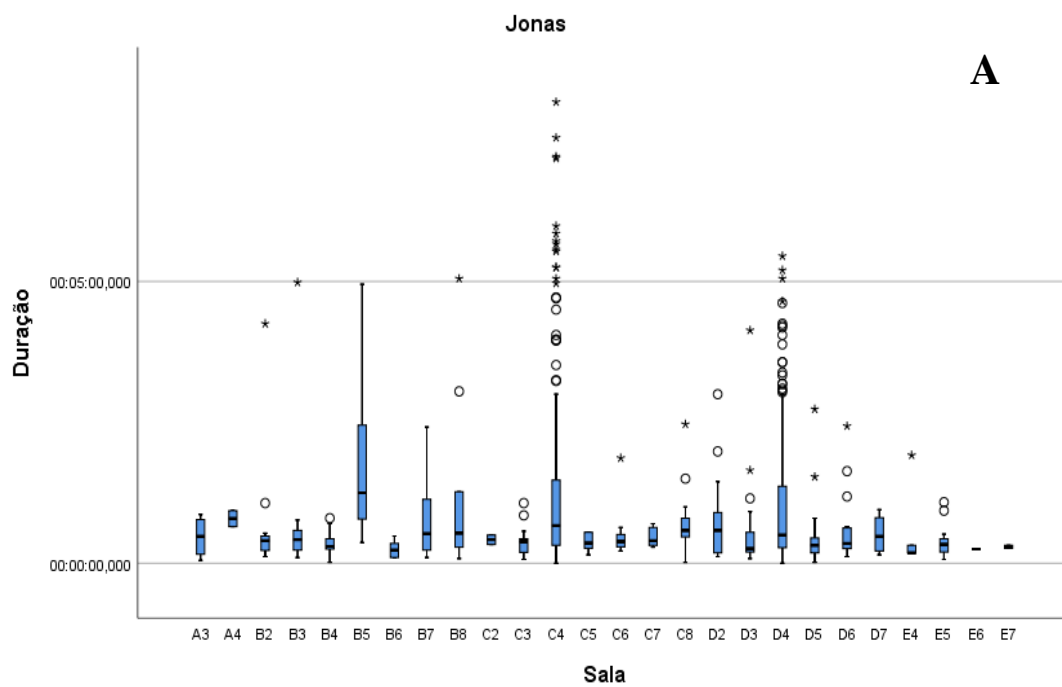


Figura 3.7 Duração da ocupação das diferentes salas do cativoiro: A - Jonas; B – Ema.

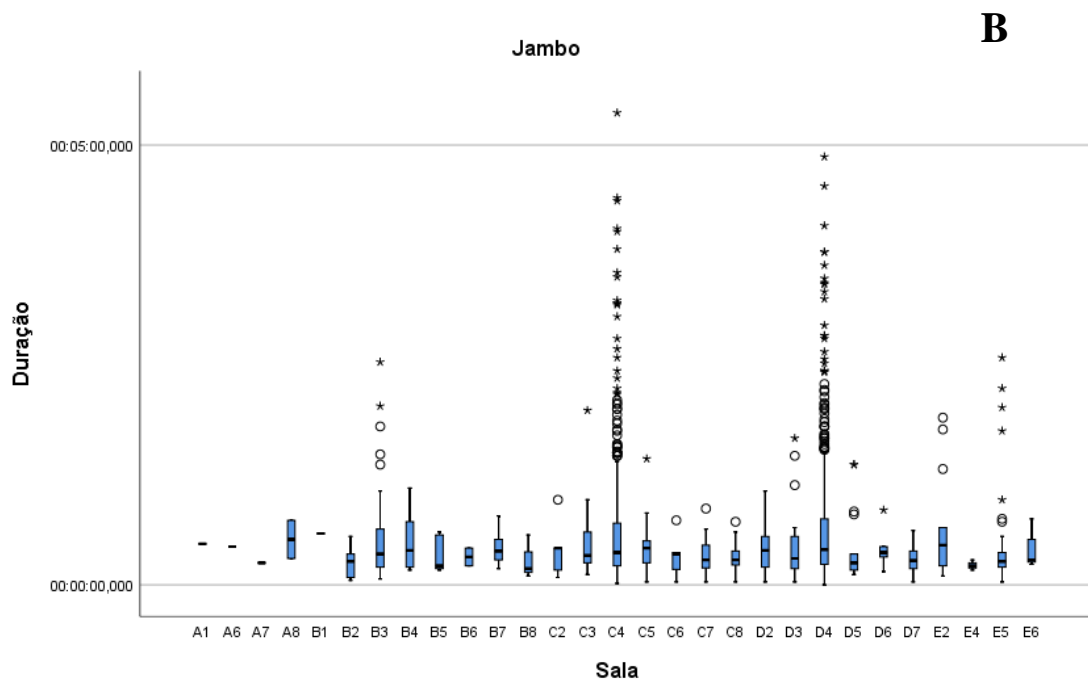
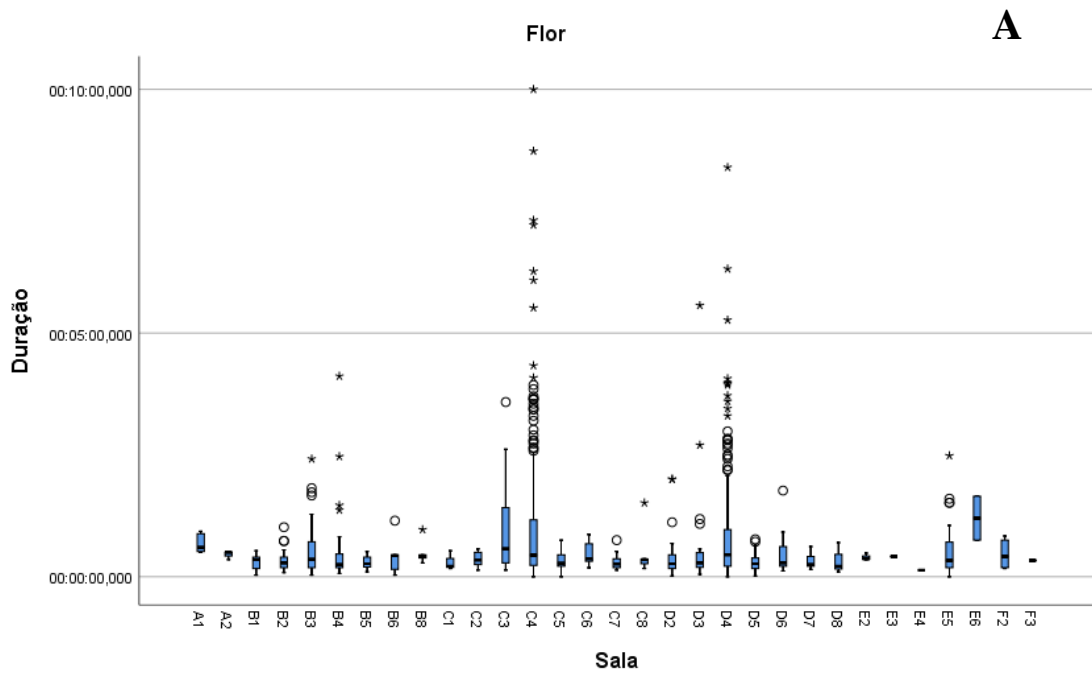


Figura 3.8 Duração da ocupação das diferentes salas do cativeiro: A - Flor; B – Jambo.

4 Discussão

Os padrões de atividade dos primatas, e em especial dos chimpanzés, são flexíveis e variam de acordo com a sazonalidade, as populações, o ciclo de vida e pressões antropogénicas entre outras variáveis (Matsumoto-Oda 2002; Renaud, Jamart, Goossens e Ross 2013; Goodall 1986b, Boesch e Boesch-Acherman 2000). Adicionalmente, é de esperar que cada sujeito tenha uma resposta diferente às pressões seletivas e por isso, os padrões de atividade são únicos para cada indivíduo. No entanto, existem alguns fatores como a idade e o sexo que nos permitem fazer previsões e comparar os indivíduos, uma vez que se espera determinados padrões para cada grupo etário ou sexual (Casanova 2003). Por exemplo, a percentagem de tempo que os infantis se envolvem em jogo é maior em comparação com os adultos (Goodall 1986b).

4.1 *Time-budget*

Quando olhamos para o *time-budget* dos indivíduos que compõem a colónia torna-se evidente que, todos os indivíduos exibem mais comportamentos de manutenção comparativamente com os outros comportamentos. Ambos os adultos (Ema e Jonas) manifestaram uma elevada percentagem de inatividade (Ema - 71% e Jonas - 56%). Em populações que vivem em habitat natural, este valor nunca é superior a 50% (Boesch e Boesch-Acherman 2000; Bogart 2009; Bryson-Morrison, Tzanopoulos, Matsuzawa, e Humle 2017). Segundo Bryson-Morrison et al. (2017), os primatas que têm acesso e/ou usam frequentemente fontes de alimento humanas, tendem a formar menos *parties* de forrageio e portanto a exibir menos tempo de locomoção (e forrageio), passando mais tempo inativos. Assim, este valor pode ser uma consequência do cativeiro, na medida em que a alimentação é fornecida aos indivíduos sem que estes tenham de investir tempo na sua procura. Esta situação já foi reportada noutro estudo prévio com estes chimpanzés, onde a inatividade dos indivíduos diminuiu depois de serem introduzidos enriquecimentos alimentares (Campos 2017).

Todos os indivíduos dedicaram algum do seu tempo às deslocações: Jonas - 10%; Ema - 9%; Flor - 16% e Jambo - 20%. As maiores percentagens pertencem à Flor e ao Jambo, o que se encontra dentro do esperado, uma vez que os indivíduos juvenis e infantis passam mais tempo em deslocações sendo também mais ativos (Goodall 1986b). No entanto, seria de esperar que a percentagem de tempo que o Jonas passa-se em deslocações fosse um pouco mais elevada em comparação com a Ema uma vez que, em habitat natural, os machos passam cerca de 29% do tempo em atividades de patrulha (Boesch e Boesch-Acherman 2000). A patrulha é iniciada por um macho a que se vão juntando outros machos, sendo que normalmente as patrulhas nunca são feitas por menos de quatro elementos (Boesch e Boesch-Acherman 2000). Nalgumas situações é também possível que fêmeas sem crias se juntem às patrulhas (Goodall 1986b, Boesch e Boesch-Acherman 2000). O facto de só existir um macho adulto na colónia, impossibilita a formação de patrulhas, levando a uma maior inatividade deste, quando comparado com machos em habitat natural. No estudo prévio realizado com os chimpanzés do Badoca Safari Park (Campos 2017), a percentagem de tempo que o Jonas passou em deslocações foi de 13,3%, mais 3,3% do que foi observado no presente estudo. Ainda no estudo de Campos (2017), são comparados os valores de locomoção deste indivíduo com os machos do Zoo de Lisboa (Carvalho 2008). Verifica-se que estes últimos têm valores de locomoção bastante superiores. Assim, os baixos valores de locomoção do Jonas, podem ser consequência do reduzido número de chimpanzés deste grupo social, o que permite que a monitorização do recinto do macho dominante possa ser mais relaxada e, portanto, sem se deslocar. Isto, aliado ao facto de a maior parte da recolha de dados do presente estudo ter sido feita no período de

encerramento do parque a visitantes, pode resultar numa menor necessidade de comportamentos de patrulha por parte do macho, explicando a descida da percentagem de tempo gasto em locomoção, relativamente ao estudo anterior.

4.2 Comportamentos afiliativos

Os comportamentos afiliativos foram a terceira categoria comportamental em que os chimpanzés adultos passaram mais tempo e a quarta para o infantil e o juvenil. As díades de chimpanzés com as percentagens de tempo em comportamentos afiliativos mais elevadas são Flor-Jambo (82%), Ema-Jambo (69%), Jambo-Flor (46%), Jonas-Ema (46%), Jonas-Jambo (45%) Jambo-Jonas (24%). As elevadas percentagens de comportamentos afiliativos entre a progenitora e a cria mais nova encontram-se dentro do esperado uma vez que a relação progenitora-cria é das mais fortes na manifestação deste comportamento (Goodall 1986b). No entanto, o facto de este ser somente o segundo valor mais elevado para comportamentos afiliativos, pode estar relacionado com o crescimento do Jambo e uma maior independência da mãe, começando a formar laços mais fortes com os outros membros da colónia, nomeadamente o indivíduo infantil e o macho adulto, tal como se observa em habitat natural (Goodall 1986b, Boesch e Boesch-Acherman 2000). Dadas as proximidades de idade é esperado que a Flor e o Jambo passem bastante tempo em associação, especialmente em comportamentos de jogo social (Goodall 1986b), sendo que essa proximidade leva a maior incidência de comportamentos afiliativos, mas também de comportamentos agonísticos (Goodall 1986b). Já no caso Jambo-Jonas é esperado que existam grandes laços afiliativos entre eles, pois é uma característica da organização social dos chimpanzés quando os machos são aparentados (Goodall 1986b). No entanto, seria esperado uma maior afiliação entre as fêmeas do grupo (Ema-Flor) uma vez que são aparentadas, pois estão descritos fortes laços sociais nos casos onde não existe dispersão das fêmeas do grupo natal (Langergraber, Mitani, e Vigilant 2009; Goodall 1986b). Segundo Bloomsmith, Pazol, e Alford (1994), os machos mais novos mostram níveis de afiliação ligeiramente superior às fêmeas da mesma idade, sendo que em idades mais velhas os níveis de afiliação tendem a convergir entre machos e fêmeas. Neste estudo, não é possível fazer uma comparação direta entre as mesmas categorias de idade, devido à composição da colónia, mas verifica-se que os níveis de afiliação do Jambo são bastante elevados. Os mesmos autores dizem ainda que existe um decréscimo acentuado nos comportamentos de *tandem-buddy walking* (andar em grupo) e *embrace* (abraçar) com a idade, visto que estes são comportamentos relacionados com o desmame das progenitoras. Isto encontra-se de acordo com os nossos resultados, uma vez que o Jambo apresenta mais comportamentos afiliativos do que a Flor.

Quando se analisa o jogo social, verifica-se que o Jambo é o chimpanzé que mais exhibe este comportamento (7%), seguido da Flor (5,6%), do Jonas (1,8%) e por fim da Ema (0,8%). O mesmo acontece quando se olha para o jogo solitário (Jonas – 1,3%, Ema – 0,8%, Flor – 2,5% e Jambo – 16,9%). Tanto em cativeiro como habitat natural, sabe-se que este comportamento tem um decréscimo com a idade, sendo que a percentagem de tempo passado em jogo diminui à medida que o indivíduo envelhece (Bloomsmith, Pazol, e Alford 1994; van Lawick-Goodall 1968; Shimada e Sueur 2014). O comportamento de jogo social atinge o máximo entre as idades de 2-4 anos e é também menor em fêmeas em comparação com os machos (Goodall 1986b; Hayaki 1985; Bloomsmith, Pazol, e Alford 1994). O jogo social entre adultos acontece sobretudo entre indivíduos do sexo masculino e sabe-se que aumenta em situações com maior tensão social (e.g. antes de períodos de alimentação) como um mecanismo de redução de *stress* (Yamanashi, Nogami, Teramoto, Morimura e Hirata. 2018).

A alocação ocorreu entre todas as díades de chimpanzés, mas a díade com mais tempo nesta atividade foi a díade estabelecida entre a Ema e o Jambo (7,79%). Visto que a catagem é muitas vezes sugerida como um meio de investimento parental e é sobretudo, mais forte entre progenitoras e crias, não é de estranhar que o valor mais elevado seja entre esta díade (Nishida e Turner 1996; Goodall 1986b). As seguintes díades com valores mais altos de alocação foram Jonas-Ema (4,45%) e Flor-Jonas (3,68%). A alocação entre a progenitora e a juvenil tiveram valores intermédios (Ema-Flor – 2,25% e Flor-Ema – 1,96%), isso e o facto de os cuidados parentais só terem sido registados entre o Jambo e a Ema, sugere juntamente com a ausência de comportamentos parentais por parte da progenitora, que a Flor já é tratada como um indivíduo sub-adulto por parte do grupo.

Ainda sobre a alocação, Dunbar (1991) sugere que o tempo gasto em alocação está correlacionado com o tamanho do grupo. O mesmo autor sugere ainda que embora a alocação tenha evoluído como um mecanismo de higiene, ela adquiriu funções sociais para os macacos do velho mundo, nomeadamente os chimpanzés. Sendo assim, quanto maior o tamanho do grupo, mais complexo serão as relações entre indivíduos e por isso maior é o tempo que cada indivíduo tem de passar para manter as relações sociais para existir coesão no grupo. Assim, uma vez que neste estudo estamos perante um grupo familiar de 4 indivíduos, espera-se que o tempo passado em alocação seja baixo, o que se verifica quando comparado com comunidades maiores e que vivem em habitat natural (Goodall 1986b; Gomes, Mundry, e Boesch 2009; Boesch e Boesch-Acherman 2000). O mesmo se passa com comunidades maiores que vivem em cativeiro (de Waal 1989). Sabe-se ainda que, em cativeiro e em habitat natural a alocação tende a aumentar com a idade (Bloomsmith, Pazol, e Alford 1994; Kraemer, Horvat, Doering e McGinnis 1982; van Lawick-Goodall 1968), e que este aumento pode estar inversamente correlacionado com o decréscimo do jogo social (Shimada e Sueur 2018).

Para respondermos às hipóteses levantadas na introdução deste trabalho, é necessário olharmos os resultados e compará-los com a bibliografia existente. Neste momento já podemos responder a duas das hipóteses apresentadas, sendo a primeira “A cria mais nova recebe mais investimento parental por parte dos progenitores via alocação, partilha de alimento, partilha de ninho, abraços, jogo social, amamentação, transporte e proteção.” e a segunda “O macho exibe poucos cuidados parentais para com as crias, tais como alocação, partilha de alimento, partilha de ninho, abraços, jogo social e transporte”. Apesar de nem todos os comportamentos descritos nestas duas hipóteses terem sido observados (partilha de ninho) é possível tirar conclusões acerca dos outros.

Assim, comparando as duas crias, o infantil (Jambo) e o juvenil (Flor), vemos que o único que recebeu cuidados parentais (inclui transporte e amamentação) foi o Jambo, e só por parte da progenitora. Como já foi referido, a alocação pode também ser considerada como investimento parental. Neste caso, atendendo à matriz de alocação verificou-se que o Jambo é alvo de mais alocação da parte da Ema do que a Flor (7,79% e 2,25%, respetivamente). No entanto, acontece o contrário quando é o Jonas o emissor da catagem, sendo que neste segundo caso é a Flor que recebe mais alocação por parte do Jonas (2,10%) quando comparada com o Jambo (1,08%). Em relação ao jogo social, nem o Jonas nem a Ema interagiram em jogo com a Flor. No caso do Jambo, o Jonas passou cerca de 1,8% do tempo total de observação em jogo social com o Jambo, enquanto a Ema passou cerca de 0,8%. Em relação à totalidade dos comportamentos afiliativos, a Ema passou cerca de 1,6% com a Flor e 5,26% com o Jambo. Já o Jonas passou cerca de 0,44% do tempo total com a Flor e 2,48% com o Jambo. Assim, podemos concluir que no geral o Jambo é alvo de mais cuidados por parte dos progenitores e que o

macho exibe alguns cuidados para com as crias (alocação, jogo e partilha de alimento), mas na sua maioria com valores inferiores aos cuidados da progenitora, aceitando-se assim as duas hipóteses acima referidas.

4.3 Interações agonísticas e hierarquia de dominância

Quando analisada a ocorrência de comportamentos agonísticos pode ver-se que estes são extremamente raros ($n=89$ num total de 6522 casos) tendo em conta todo o comportamento observado. O mesmo se passa em habitat natural do ponto de vista do *time-budget* (Goodall 1986b, Boesch e Boesch-Acherman 2000). Quando analisado com mais detalhe, o número de ocorrências deste comportamento, verificou-se que a maioria dos comportamentos agonísticos são do Jambo dirigidos à Flor ($n=31$). Isto pode ser explicado pelo facto de muitas vezes as interações em contexto de jogo social acabarem por se tornar em interações agonísticas por uma das partes envolvidas (Goodall 1986b). O segundo valor mais elevado é entre Jonas e o Jambo ($N=16$). Segundo Goodall (1986a), os infantis de ambos os sexos são bem tolerados pelos adultos, mas com o passar do tempo, os machos infantis tendem a desencadear respostas agressivas dos machos mais velhos, levando a uma exclusão temporária, que mais tarde acaba por desaparecer, sendo o macho completamente integrado no grupo. Haverá competição por parceiros sexuais entre as várias patrilineagens e dentro de cada patrilineagem embora nesta última forma a competição seja menos acentuada (Goodall 1986b). Segundo Bloomsmith, Pazol, e Alford 1994, o comportamento agressivo tende a aumentar com a idade nos machos, mas permanece estável entre as fêmeas. Entre os elementos adultos do grupo, não se verificaram interações agonísticas, o que se traduz no facto de apenas existir uma fêmea e o macho adultos. Foram ainda registadas algumas interações agonísticas entre o Jonas e a Flor, e entre a Ema e o Jambo. No entanto, durante a fase infantil/juvenil é comum existirem algumas ameaças e pequenos “castigos” dos elementos mais velhos, de forma a que os mais novos saibam como posicionar-se na hierarquia social de dominância do grupo (Goodall 1986b).

Devido ao reduzido número de suplantes observados não é possível responder com clareza à hipótese “Os indivíduos hierarquicamente dominantes têm acesso prioritário ao alimento distribuído e aos espaços do cativeiro”. No entanto três dos seis episódios registados foram suplantes do Jonas em relação à Ema (1) e à Flor (2) e os outros do Jambo em relação à Ema (1) e à Flor (1) e da Flor ao Jambo (1). Tendo em conta isto e a matriz de dominância da Tabela 3.4, é possível estabelecer uma possível hierarquia de dominância entre os indivíduos da colónia, sendo o Jonas o macho dominante, seguido da Ema e do Jambo e por fim da Flor. A hierarquia nos chimpanzés não são estáveis e sofrem alterações ao longo do tempo (Casanova 2006). Com o crescimento do Jambo é muito provável que a posição dele suba. O envio da Flor para um outro grupo é não só recomendável como urgente tendo em conta que brevemente atingirá a chamada adolescência estéril.

É ainda de salientar que as algumas das díades com maior percentagem de comportamentos afiliativos (Jambo-Jonas e Jambo-Flor) em parte também registam maior número de comportamentos agonísticos (Jambo-Flor e Jambo-Jonas). Quando se analisa o índice de associação (IAB) entre as díades verifica-se que as díades com maior associação são Jambo-Ema, Jambo-Jonas e Jambo-Flor. Assim verifica-se que uma maior proximidade dos indivíduos leva a um aumento das interações tanto afiliativas como agonísticas (embora estas últimas sejam bastante raras, como já foi referido). Quando analisada a correlação entre comportamentos pode-se ver ainda que os comportamentos afiliativos estão correlacionados com os parentais, agonísticos e jogo social, enquanto os comportamentos agonísticos estão

relacionados com os comportamentos parentais e jogo social. Isto vem reforçar a ideia de que estes comportamentos acontecem quando existe uma maior proximidade social.

4.4 Estereotípias

No presente estudo não foram observadas estereotípias. Foram sim registadas interações com o público, da parte da cria infantil (Jambo). No entanto Campos (2017) refere a existência de comportamentos anómalos, como a coprofagia, em pequena frequência nas fêmeas do grupo, sendo que desapareceu durante a fase de enriquecimento desse mesmo estudo. Tal sugere que tenha existido uma melhoria no bem-estar do grupo, que poderá ter levado ao desaparecimento deste comportamento, resultado dos pequenos enriquecimentos que agora são conduzidos pelos tratadores. No entanto, o facto de estes não terem sido registados no presente estudo não implica que tenham desaparecido definitivamente, uma vez que as estereotípias e outros comportamentos anómalos são uma reação a um cativeiro pobre e sem desafios. Se, entretanto, deixar de ser aplicado o atual programa de enriquecimento ambiental, estes comportamentos podem ser de novo manifestados indicando assim alguma debilidade emocional e psicológica. Se os desafios de enriquecimento se mantiverem sempre iguais e não forem variando, espera-se igualmente o regresso das estereotípias.

Dentro do grupo comportamental de manutenção, verificou-se uma elevada percentagem da categoria comportamental auto-catagem por parte do Jonas (16%). Este comportamento já foi descrito em outros estudos como podendo ser uma estereotípia (Khan 2013) quando realizado de forma intensiva e alargada no tempo, levando inclusive alguns indivíduos a situações de alopecia. Segundo Goodall (1986b) tanto a alocação como a auto-catagem são um meio de relaxamento, sendo que neste caso, o cativeiro e a falta de estímulos podem ser uma fonte de stress. Segundo Kranendonk e Schippers (2014), a privação materna aumenta a sensibilidade ao *stress* e pode, em último caso, aumentar o desempenho de comportamentos anómalos mais tarde durante a vida do indivíduo. Tanto o Jonas com a Ema, foram resgatados de situações ilegais, sendo muito provável terem sido retirados às progenitoras. Além disso, a privação materna e social afeta negativamente as habilidades sociais e o comportamento (Jacobson, Ross, e Bloomsmith 2016; Garner 1998) sendo que os efeitos negativos podem persistir muito tempo após a inserção dos indivíduos num grupo social (Mason 1991). Assim, a falta de experiência em interações sociais em cativeiros com grandes áreas irá ter efeitos sobre o comportamento social dos chimpanzés, uma vez que eles têm mais oportunidades de ignorar ou evitar interações sociais (Kranendonk e Schippers 2014).

4.5 Manhã vs tarde

Para respondermos à hipótese “Não existem diferenças significativas nos comportamentos sociais ao longo das várias fases do dia” foi comparado o turno da manhã com a tarde e verificou-se que não existiam diferenças significativas para o Jonas, a Flor e o Jambo. No caso da Ema existem diferenças, nomeadamente a nível da duração em comportamentos de manutenção em cada turno, nomeadamente no comportamento descanso, sendo que passa menos horas neste comportamento de manhã comparativamente com o turno da tarde. De acordo com Dunbar (1992), a temperatura ambiente pode influenciar o tempo passado em forrageio, uma vez que a energia necessária para a termorregulação pode influenciar a qualidade do forrageio. O mesmo autor (1992) sugere ainda que o tempo de descanso está negativamente relacionado com a cobertura do ambiente, o que significa que em ambientes abertos com poucas sombras, os animais passam mais tempo a descansar do que a forragear, ao passo que em ambientes com maior densidade de cobertura vegetal, o efeito da temperatura é amenizado.

Assim espera-se que ao longo das fases do dia, à medida que a temperatura aumenta, diminua a atividade dos indivíduos, aumentando o tempo de descanso (Dunbar 1991, Casanova 2003). Neste caso, só a Ema é que se encontra de acordo com esta previsão, passando mais tempo em descanso de tarde do que no turno da manhã. Nos outros indivíduos não é possível ver esta tendência. Tal pode estar relacionado no caso do Jambo e da Flor, com o facto de na sua faixa etária, a locomoção e o jogo ocuparem grande parte do tempo (Goodall 1986b, de Waal 1982, Boesch e Boesch-Achermann 2000). No caso do Jonas, existem vários fatores, como o facto do grupo ter um número reduzido de elementos e este ser também o único macho adulto no grupo, além do próprio cativo e da existência de poucos estímulos ambientais, que podem condicionar a sua atividade e, portanto, este não apresenta o padrão comportamental esperado.

4.6 Sexo vs comportamento

Foram conduzidos vários testes estatísticos de forma a responder à hipótese “Não existem diferenças significativas ao nível do comportamento do ponto de vista da idade e do sexo”. Analisando primeiro as diferenças no comportamento tendo em conta o sexo dos indivíduos, verificou-se que para o jogo solitário e para os comportamentos afiliativos existem diferenças significativas entre os dois sexos. No caso do jogo solitário é possível observar que a mediana da duração é superior para o sexo masculino e que existe uma maior variabilidade nos dados. Esta variabilidade pode ser explicada uma vez que só existem dois machos no grupo e que apresentam uma grande diferença etária (infantil e adulto). Assim, o tempo despendido em jogo solitário para os dois machos tem valores muito diferentes. A mediana da duração do jogo solitário é superior para o sexo masculino. Neste estudo, temos um indivíduo infantil do sexo masculino que corresponde a metade da nossa amostra e não temos indivíduos infantis do sexo feminino. Sabemos que os indivíduos infantis passam grande parte do seu tempo em jogo, independentemente do sexo (Goodall 1986b; Shimada e Sueur 2014). Assim, para validar esta conclusão seria necessário comparar indivíduos de classes etárias iguais ou ter a mesma quantidade de indivíduos do mesmo sexo/idade. Nenhuma destas situações é possível devido à composição da colónia em estudo.

Para os comportamentos afiliativos verifica-se que a mediana da duração destes comportamentos é superior para o sexo feminino, assim como a variabilidades dos dados. Isto pode ser explicado uma vez que os comportamentos afiliativos incluem os cuidados parentais, a alocação e a partilha de alimento. Como foi descrito na introdução, devido à fisiologia reprodutora destes animais, existe segregação nos papéis sociais entre machos e fêmeas. Assim, as fêmeas são responsáveis pela criação e educação das crias (Casanova 2006). Isto pode-se refletir num maior tempo despendido em comportamentos afiliativos por parte das fêmeas.

4.7 Idade vs comportamento

Quando são analisados os comportamentos com base nas diferenças de idade, verificou-se que para a maior parte dos comportamentos não existe diferenças significativas entre as categorias de idade, exceto para os comportamentos de manutenção, jogo solitário e para os comportamentos afiliativos. No caso dos comportamentos de manutenção é possível ver que a mediana é semelhante entre as três categorias de idade, mas que a variabilidade dos dados é inferior na categoria infantil. Sabe-se que os infantis passam mais tempo em comportamentos de jogo em detrimento de outros, (Goodall 1986b; van Lawick-Goodall 1968), o que pode justificar uma menor duração em comportamentos de manutenção, uma vez que o tempo é repartido nas diversas atividades de forma diferente.

No caso do jogo solitário é possível observar que a mediana da duração é inferior para a categoria juvenil, e que a maior variabilidade se encontra na categoria adultos e ainda que a categoria infantil apresenta muitos *outliers* superiores. Da mesma forma que o jogo social, o jogo solitário tende a decrescer com a idade (Bloomsmith, Pazol, e Alford 1994). Assim, era esperado que a idade juvenil apresentasse uma mediana superior quando comparado com a idade adulta. O facto de na idade infantil existirem muitos *outliers* superiores indica que o indivíduo infantil teve vários episódios de jogo solitário com duração acima da mediana. Isto pode estar relacionado com a composição da colónia em estudo ser constituída por apenas um indivíduo infantil. Assim a privação de socializar com indivíduos da mesma categoria de idade, poderá ter levado a um aumento da duração dos episódios de jogo solitário. Este mesmo motivo pode ser a causa da menor mediana da duração dos comportamentos afiliativos na categoria infantil.

4.8 Preferências espaciais

Na análise das preferências espaciais verificou-se que todos os chimpanzês do grupo têm uma clara preferência pelas zonas centrais do cativeiro (C4 e D4) que correspondem ao local onde se encontra a torre de madeira que é a estrutura mais alta do recinto. Esta preferência já tinha sido descrita por Campos (2017) e é mais evidente nos chimpanzês como a Ema ou o Jonas, sendo que a Flor e o Jambo acabaram por utilizar mais áreas do cativeiro além das zonas centrais. A preferência por locais mais altos por chimpanzês está bem documentada em vários estudos em cativeiro (Campos 2017; Ross, Calcutt, Schapiro e Hau 2011; Goff et al. 1994). A zona central além de ser o local mais alto do cativeiro, é também o local onde existe maior área de sombra, sendo que nas horas de calor é o único local elevado onde os animais podem estar à sombra, existindo somente alguns sítios ao nível do chão também com alguma sombra.

4.9 Comparação com habitat natural

Falta ainda responder às hipóteses “Não existem diferenças significativas entre o *time-budget* destes indivíduos em relação ao *time-budget* de chimpanzês em habitat natural” e “Não existem diferenças significativas entre o comportamento dos indivíduos com aquilo que é observado noutros cativeiros/habitat natural”. Como podemos ver ao longo de toda a discussão, nenhuma destas hipóteses pode ser aceite, uma vez que existem diferenças no *time-budget*, nomeadamente na elevada percentagem de inatividade dos elementos adultos do grupo quando comparado com o habitat natural (Boesch e Boesch-Acherman 2000; Bogart 2009; Bryson-Morrison et al. 2017), a baixa percentagem de comportamentos de locomoção do macho quando comparado com outros estudos (Carvalho 2008; Campos 2017; Boesch e Boesch-Acherman 2000), a baixa afiliação das duas fêmeas aparentadas como quando comparado com situações semelhantes em habitat natural (Goodall 1986b; Langergraber, Mitani, e Vigilant 2009), a baixa percentagem de tempo gasto em alocação quando comparado com habitat natural e cativeiro (Goodall 1986b; Gomes, Mundry, e Boesch 2009; Boesch 2009; Boesch e Boesch-Acherman 2000; de Waal 1998) e o facto de não se encontrar diferenças nos comportamentos para a maioria dos indivíduos entre as fases do dia (Dunbar 1992).

4.10 Uma perspetiva evolutiva: os chimpanzês como modelo

Como referido na introdução, existem duas possíveis hipóteses para a evolução da estrutura social humana a partir de uma estrutura social semelhante às dos chimpanzês (Chapais 2017). Uma delas prende-se com a evolução da monogamia e conseqüente substituição da “promiscuidade” em grupos multi-macho/multi-fêmea, seguida pela evolução de alianças entre os grupos familiares resultantes. No entanto, segundo Shultz, Opie, e Atkinson 2011, o que terá

acontecido foi uma transição da “promiscuidade” sexual para famílias monogâmicas territoriais independentes.

De acordo com o registo fóssil, o dimorfismo sexual foi uma característica sempre presente embora nos humanos anatomicamente modernos este dimorfismo não seja tão acentuado como por exemplo no género *Australopithecus*. Tal característica aponta para sistemas familiares e de acasalamento poligâmicos. Atualmente a maioria da espécie humana vive no regime poligâmico (Casanova 2006, 2015) embora a família monogâmica seja culturalmente dominante. Existe um ligeiro dimorfismo sexual na nossa espécie que explica a poligamia dominante. No género *Homo* continuamos a observar a existência de dimorfismo embora cada vez menos acentuado à medida que vamos percorrendo o percurso evolutivo até aos nossos dias. Tal significa que a monogamia, do ponto de vista evolutivo, será algo muito recente e que o tipo de acasalamento presente na maioria do percurso evolutivo humano foi (e é, como referido) as famílias poligâmicas (Boyd e Silk 2009). A existência de um acampamento central (*core area* ou área vital) está presente em ambos chimpanzés e humanos anatomicamente modernos (grupos de caçadores recolectores) embora o transporte de alimento só seja observado em *Homo sapiens sapiens* (e.g.: !Kung, Mbuti entre outros grupos de caçadores-recolectores) o que permite dividir – com toda a comunidade – o produto das caçadas. Nos chimpanzés, após as caçadas apenas os indivíduos presentes podem beneficiar da partilha de alimento (Jurmain et al 2013). A existência do fogo é igualmente apontada como fator evolutivo essencial que permitiu outros avanços a jusante (defesa contra predadores ou o cozinhar dos alimentos, por exemplo). A existência de laços permanentes (poligâmicos) entre indivíduos, o cuidado parental e o uso do fogo foram assim traços essenciais e que estão presentes em todos os grupos de caçadores-recolectores atuais (Casanova 2006). Aliados a este, a existência de um acampamento central permitiu a partilha extensiva de alimentos (algo não presente em *Pan*). A partilha extensiva de alimentos dentro de uma comunidade é possível quando existe uma separação (sexual ou outra) de papéis (Jurmain et al 2013). Esta separação de papéis está presente nos chimpanzés, ainda que de forma ténue (Goodall 1986b). Enquanto os machos se envolvem mais em caçadas, as fêmeas ficam responsáveis pelas crias e consomem proteína animal sobretudo proveniente de insetos (o que as obriga a construir instrumentos – sendo que as fêmeas têm um papel primordial na transmissão destes conhecimentos às crias). A proteína animal consumida pelos machos é sobretudo proveniente da caça [macacos cólobus, babuínos, gálagos, porcos selvagens, entre outros animais (Casanova 2003)]. A divisão sexual do trabalho nos nossos ancestrais também poderá ter tido este início, sendo inicialmente uma consequência da fisiologia reprodutiva dos mamíferos - sendo que as fêmeas dificilmente se deslocariam para a caça de longo porte acompanhando a transumância de inúmeras espécies estando grávidas ou com crianças sob a sua guarda [aliás, é o que é observado nos grupos de caçadores-recolectores atuais (Boyd e Silk 2009)]. Aspectos culturais que possam reforçar a divisão sexual do trabalho surgem posteriormente (Jurmain et al 2013). Caberia às fêmeas o papel que cabe atualmente nos grupos de caçadores-recolectores e cuja informação nos chega via etnografia: a caça de animais de pequeno porte junto ao acampamento central, a recolção e cuidado da prole, destacando-se assim o seu papel do ponto de vista da aprendizagem social (algo visível nos grupos de caçadores-recolectores humanos atuais). Caberia aos machos o acompanhamento de manadas de presas de grande porte implicando uma ausência – ainda que temporária – do acampamento central. O regresso dos machos com o transporte da caça para o acampamento central permitiria a partilha extensiva de alimentos. Nos grupos de caçadores-recolectores atuais a maioria do alimento consumido continua a ser proveniente da recolção sendo que os machos também participam na mesma (Boyd e Silk 2009). A seleção natural

favorece tipos de investimento parental e de organização social (que incluem os sistemas de acasalamento) que tragam mais benefícios do que custos para a sobrevivência da espécie. A existência de um acampamento central, a partilha extensiva de alimento bem como a utilização e construção de artefactos permitiram o desenvolvimento das características do *Homo sapiens sapiens*. Todas as evidências fósseis antropológicas e arqueológicas nos indicam que a família monogâmica (tal como o grupo de chimpanzés que foi estudado no presente trabalho e que não obedece ao acasalamento multi-fêmea/multi-macho que vemos nesta espécie quando em habitat natural) é algo bastante recente do ponto de vista evolutivo (Casanova 2015).

Tal como já referido, em *Pan troglodytes* (habitat natural) estamos perante um grupo com características semelhantes às propostas por Shultz, Opie, e Atkinson (2011). Na colónia em estudo, temos um grupo constituído por um macho e uma fêmea adultos e as respetivas crias, que devido ao cativeiro, constituem uma família territorialmente independente. Uma vez que não é o tipo de organização social comum nesta espécie, nem na generalidade dos PNH, estudos a longo prazo sobre a organização social e parentesco nesta colónia podem ajudar a perceber melhor como e porque surge este tipo de acasalamento (evolutivamente recente). A análise fina das interações sociais entre indivíduos deve ser multiplicada em diferentes tipos de grupos nos mais variados tipos de cativeiro, de forma a obter mais dados que nos permitam fazer inferências sobre o percurso evolutivo humano e quando surgiram determinadas características e ainda, quais as características que partilhámos e partilhamos atualmente com *Pan troglodytes* ou com outros PNH. A plasticidade comportamental e de organização familiar e social é uma característica visível em muitos PNH, sendo que essa flexibilidade permite uma maior adaptação às diferentes pressões seletivas (Boyd e Silk 2009, Casanova 2015).

5 Considerações finais

Neste estudo foi possível caracterizar de forma relativamente detalhada as interações sociais entre os indivíduos estudados: o time-budget de cada indivíduo, a relação entre os progenitores e as crias e, também, perceber as diferenças nos papéis sociais entre machos e fêmeas e entre classes de idade. De acordo com os dados obtidos, caracterizámos ainda a hierarquia social de dominância deste grupo e, por fim, comparamos os dados obtidos com estudos prévios, tanto em habitat natural, como em cativeiro.

O estudo detalhado das interações sociais em grupos familiares de chimpanzés (e da sua organização social) pode ajudar-nos a compreender como terá evoluído a composição familiar na linhagem humana e quais as suas principais características, tendo como aliado os conhecimentos fósseis arqueológicos e paleoantropológicos, bem como os dados provenientes da etnografia (e.g. caçadores-recolectores atuais). Este estudo, aliado ao facto de estarmos perante uma espécie ameaçada em habitat natural, faz com que sejam necessários esforços adicionais para a preservação e conservação desta espécie e do seu habitat natural e ainda, denota a urgência de mais estudos sobre a plasticidade das interações familiares e dos diferentes grupos familiares existentes em cativeiro. A análise fina e detalhada das interações sociais entre indivíduos deve ser multiplicada em diferentes tipos de grupos nos mais variados tipos de cativeiro de forma a obter mais dados que nos permitam fazer inferências sobre o percurso evolutivo humano e quando surgiram determinado tipo de características no mesmo e até sobre quais as que partilhámos e partilhamos actualmente com *Pan troglodytes* ou outros primatas não humanos. A plasticidade comportamental e de organização familiar e social é uma característica visível na em muitos primatas não humanos permitindo tal flexibilidade uma maior adaptação às diferentes pressões selectivas (Boyd e Silk 2009, Casanova 2015)

Finalmente, nos estudos em cativeiro importa ainda determinar o bem estar dos indivíduos cativos, sendo comum comparar-se os seus comportamentos com os dos seus coespecíficos que vivem em habitat natural (Veasey, Waran, e Young 1996). Assim, quanto mais parecido for o comportamento de colónias cativas com o comportamento da espécie em habitat natural, maior será o bem-estar dos indivíduos que a compõem. Os primatas têm um comportamento flexível, adaptando-se as pressões seletivas às que os rodeiam (Casanova 2015). Como consequência, esta comparação deve ser feita com cuidado. No entanto, se um indivíduo realizar todos os comportamentos dentro do repertório em habitat natural, é provável que o seu bem-estar seja maior do que o um indivíduo que não o faz (Veasey, Waran, e Young 1996). Adicionalmente, nesta colónia foi observada grande inatividade comportamental, especialmente dos indivíduos adultos, e que pode estar relacionada com o cativeiro e a falta de estímulos ambientais. Assim, para promover comportamentos mais semelhantes aos observados em habitat natural, sugere-se que sejam feitos mais enriquecimentos ambientais (que têm de ser mudados periodicamente quebrando o ciclo de habituação) de modo a incentivar os indivíduos a realizarem mais atividades e aumentar o seu bem-estar. Sugere-se ainda a colocação de mais sombras no cativeiro de modo a que os indivíduos tenham uma maior área para poderem exercer as suas atividades no período de maior calor e baixando assim o período de inatividade.

O presente estudo foi limitado por alguns constrangimentos de tempo, o que levou a que alguns comportamentos tivessem uma baixa frequência e duração o que acabou por dificultar a análise da organização social da colónia em estudo. Sugere-se que estudos futuros tenham uma maior duração.

Bibliografia

- Altmann, Jeanne. 1974. «Observational Study of Behavior: Sampling Methods». *Behaviour* 49 (3): 227–66. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>.
- Bloomsmith, Mollie A., Karen A. Pazol, e Patricia L. Alford. 1994. «Juvenile and adolescent chimpanzee behavioral development in complex groups». *Applied Animal Behaviour Science* 39 (1): 73–87. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(94\)90017-5](https://doi.org/10.1016/0168-1591(94)90017-5).
- Boesch, Christophe. 2009. *The Real Chimpanzee*. Cambridge University Press. 1st Edition. New York: Cambridge University Press.
- Boesch, Christophe, e Hedwige Boesch-Acherman. 2000. *The Chimpanzees of the Tãï Forest - Behavioural Ecology and Evolution*. 1st ed. New York: Press, Oxford University.
- Boesch, Christophe, Gottfried Hohmann, e L. F. Marchant. 2002. *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*. Vol. 46. Cambridge University Press.
- Bogart, Stephanie L. 2009. «Behavioral ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) with respect to insectivory at Fongoli, Senegal». Iowa State Univesity. <https://doi.org/10511>.
- Boyd, Robert, e Joan B. Silk. 2009. *How Humans Evolved*. 5th edition. London: W. W. Norton & Company.
- Bryson-Morrison, Nicola, Joseph Tzanopoulos, Tetsuro Matsuzawa, e Tatyana Humle. 2017. «Activity and Habitat Use of Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the Anthropogenic Landscape of Bossou, Guinea, West Africa». *International Journal of Primatology* 38 (2): 282–302. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9947-4>.
- Campos, Maria. 2017. «Efeito do cativeiro e enriquecimento ambiental sobre diversas manifestações comportamentais de uma colônia de chimpanzés». Universidade de Lisboa.
- Carvalho, Joana. 2008. «Comportamento Social em Chimpanzés (*Pan troglodytes*) : Manutenção de Estatuto Social e Hierarquia Social de Dominância». Universidade de Lisboa.
- Casanova, Catarina. 2003. «Status and friendship in captive female chimpanzees (*Pan troglodytes*)». The University of Cambridge (UK).
- Casanova, Catarina. 2006. *Introdução à Antropologia Biológica*. 1º edição. Lisboa: FCT & ISCSP.
- Casanova, Catarina. 2015. «Primatas como nós». Em *Homem Origem e Evolução*, 35–70. Lisboa: Glaciár.
- Chapais, Bernard. 2014. «Complex Kinship Patterns as Evolutionary Constructions, and the Origins of Sociocultural Universals». *Current Anthropology* 55 (6): 751–83. <https://doi.org/10.1086/678972>.
- Casanova, Catarina. 2017. «Bridging the Kinship Gap». Em *Chimpanzees and Human Evolution*, editado por Martin N. Muller, Richard W. Wrangham, e David R. Pilbeam, 1st Edition, 427–63. London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Chapman, Colin a, Richard W Wrangham, e Lauren J Chapman. 1995. «Ecological constraints on group size : an analysis of spider monkey and chimpanzee». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36 (1): 59–70. <https://doi.org/10.1007/BF00175729>.
- Cunha, Eugénia. 2010. *Como Nos Tornámos Humanos*. 2ª edição. Coimbra, Portugal: Imprensa da Universidade de Coimbra.

- Dunbar, R I M. 1991. «Functional Significance of Social Grooming in Primates». *Folia Primatologica* 57: 121–31. <https://doi.org/10.1159/000156574>.
- Dunbar, R I M. 1992. «Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31 (1): 35–49. <https://doi.org/10.1007/bf00167814>.
- Eppley, Timothy M., Malini Suchak, Jen Crick, e Frans B M de Waal. 2013. «Perseverance and food sharing among closely affiliated female chimpanzees». *Primates* 54 (4): 319–24. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0374-2>.
- Fan, Peng Fei, Kai He, Xing Chen, Alejandra Ortiz, Bin Zhang, Chao Zhao, Yun Qiao Li, et al. 2017. «Description of a new species of Hoolock gibbon (Primates: Hylobatidae) based on integrative taxonomy». *American Journal of Primatology* 79 (5). <https://doi.org/10.1002/ajp.22631>.
- Feistner, Anna T C, e W C McGrew. 1989. «Food sharing in primates: A critical review». *Perspectives in Primate Biology*.
- Fleagle, John. 2013. «Primate Adaptation and Evolution». Em *Primate Adaptation and Evolution*, 53:1–2. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-378632-6.15001-3>.
- Fruth, Barbara, e Gottfried Hohmann. 1994. «Nests: Living Artefacts of Recent Apes?» *Current Anthropology* 35 (23): 310–11. <https://doi.org/10.1086/204281>.
- Garner, Joseph P. 1998. «Stereotypes and Other Abnormal Repetitive Behaviors: Potential Impact on Validity, Reliability, and Replicability of Scientific Outcomes».
- Gilby, Ian C., e Richard W. Wrangham. 2008. «Association patterns among wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) reflect sex differences in cooperation». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (11): 1831–42. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0612-6>.
- Goff, Christopher, Susan Menkhus Howell, Jo Fritz, e Becky Nankivell. 1994. «Space Use and Proximity of Captive Mother-Offspring Pairs». *Zoo Biology* 13: 61–68.
- Gomes, C. M., R. Mundry, e C. Boesch. 2009. «Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1657): 699–706. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1324>.
- Goodall, Jane. 1986a. «Social rejection, exclusion, and shunning among the Gombe chimpanzees». *Ethology and Sociobiology* 7 (3–4): 227–36. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(86\)90050-6](https://doi.org/10.1016/0162-3095(86)90050-6).
- Goodall, Jane. 1986b. *The Chimpanzees of Gombe Patterns of Behavior*. Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Goodall, Jane. 1989. *Glossary of chimpanzee behaviors*. Tucson.: Jane Goodall Institute.
- Groves, Colin. 2017. «Prosimian vs Strepsirrhine vs Haplorrhine». *The International Encyclopedia of Primatology*, n. 2003: 1–2. <https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0043>.
- Hayaki, Hitoshige. 1985. «Social play of juvenile and adolescent chimpanzees in the Mahale Mountains National Park, Tanzania». *Primates* 26 (4): 343–60. <https://doi.org/10.1007/BF02382452>.
- Hellaye, Yann Le, Benoît Goossens, Alette Jamart, e Deborah J. Curtis. 2010. «Acquisition of fission-fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64 (3): 349–60. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0851-1>.

- Hirata, Satoshi, e Maura L. Celli. 2003. «Role of mothers in the acquisition of tool-use behaviours by captive infant chimpanzees». *Animal Cognition* 6 (4): 235–44. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0187-6>.
- Humle, T., F. Maisels, J.F. Oates, A. Plumptre, e Williamson. 2016. «Pan troglodytes. The IUCN Red List of Threatened Species 2016». *E.A.* 8235.
- Hvilsom, C., P. Frandsen, C. Børsting, F. Carlsen, B. Sallé, B. T. Simonsen, e H. R. Siegismund. 2013. «Understanding geographic origins and history of admixture among chimpanzees in European zoos, with implications for future breeding programmes». *Heredity* 110 (6): 586–93. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.9>.
- Jacobson, Sarah L, Stephen R Ross, e Mollie A Bloomsmith. 2016. «Characterizing abnormal behavior in a large population of zoo-housed chimpanzees: prevalence and potential influencing factors», 1–14. <https://doi.org/10.7717/peerj.2225>.
- Jaeggi, Adrian V, e Carel P. van Schaik. 2011. «The evolution of food sharing in primates». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (11): 2125–40. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1221-3>.
- Jurmain, Robert, Lynn Kilgore, e Wne Trevathan. 2013. *Essentials of physical anthropology*. 9th edition. Wadsworth.
- Kappler, Peter, e Carel P. van Schaik. 2002. «Evolution of Primate social systems». *International Journal of Primatology* 23. <https://doi.org/10.1023/A:1015520830318>.
- Khan, B N. 2013. «Impact of captivity on social behaviour of chimpanzee (Pan troglodytes)». *Journal of Animal and Plant Sciences* 23 (3): 779–85.
- Kitchener, A. C., e C. Groves. 2002. «New insights into the taxonomy of *Macaca pagensis* of the Mentawai Islands, sumatra». *Mammalia* 66 (4): 533–42. <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.4.533>.
- Kraemer, Helena Chmura, Janice R. Horvat, Charles Doering, e Patrick R. McGinnis. 1982. «Male chimpanzee development focusing on adolescence: Integration of behavioral with physiological changes». *Primates* 23 (3): 393–405. <https://doi.org/10.1007/BF02381322>.
- Kranendonk, Godelieve, e Eva P. Schippers. 2014. «A pilot study on the effects of a change in behavioural management on the behaviour of captive chimpanzees (Pan troglodytes)». *Applied Animal Behaviour Science* 160 (1). Elsevier B.V.: 127–37. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.09.008>.
- Langergraber, Kevin, John Mitani, e Linda Vigilant. 2009. «Kinship and social bonds in female chimpanzees (Pan troglodytes)». *American Journal of Primatology* 71 (10): 840–51. <https://doi.org/10.1002/ajp.20711>.
- Lawick-Goodall, Jane van. 1967. «Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees». *Primate ethology*, 287–346.
- Lawick-Goodall, Jane van. 1968. «The Behaviour of Free-living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve». *Animal Behaviour Monographs* 1. Association for the Study of Animal Behaviour: 161-IN12. [https://doi.org/10.1016/S0066-1856\(68\)80003-2](https://doi.org/10.1016/S0066-1856(68)80003-2).
- Lehner, P. N. 1992. «Sampling methods in behavior research.» *Poultry science* 71 (4): 643–49. <https://doi.org/10.3382/ps.0710643>.
- Lewin, Roger, e Robert A. Foley. 2004. *Principles of Human Evolution*. 2nd edition. Blackwell Publishing.
- Lonsdorf, Elizabeth V., A. Catherine Markham, Matthew R. Heintz, Karen E. Anderson, David J. Ciuk, Jane Goodall, e Carson M. Murray. 2014. «Sex differences in wild chimpanzee

- behavior emerge during infancy». *PLoS ONE* 9 (6): 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099099>.
- Martin, Paul, e Patrick Bateson. 2007. *Measuring Behaviour - An introductory guide*. Cambridge University Press. 3rd edition. Cambridge. [https://doi.org/10.1016/0005-7967\(94\)90179-1](https://doi.org/10.1016/0005-7967(94)90179-1).
- Mason, Georgia. 1991. «Stereotypies : a critical review». *Animal Behaviour* 41 (6): 1015–37. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80640-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80640-2).
- Matsumoto-Oda, Akiko. 2002. «Behavioral seasonality in Mahale chimpanzees». *Primates* 43 (2): 103–17. <https://doi.org/10.1007/BF02629670>.
- Miller, L. Cheryl, e Ronald D. Nadler. 1981. «Mother-infant relations and infant development in captive chimpanzees and orang-utans». *International Journal of Primatology* 2 (3): 247–61. <https://doi.org/10.1007/BF02739333>.
- Mitani, John C., D. Andrew Merriwether, e Chunbin Zhang. 2000. «Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees». *Animal Behaviour* 59 (4): 885–93. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1389>.
- Murray, Carson M., Sandeep V. Mane, e Anne E. Pusey. 2007. «Dominance rank influences female space use in wild chimpanzees, Pan troglodytes: towards an ideal despotic distribution». *Animal Behaviour* 74 (6): 1795–1804. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.024>.
- Murray, Carson M, Margaret A Stanton, Elizabeth V Lonsdorf, Emily E Wroblewski, e Anne E Pusey. 2016. «Chimpanzee fathers bias their behaviour towards their offspring». *Royal Society Open Science* 3: 160441. <https://doi.org/10.1098/rsos.160441>.
- Newton-Fisher, Nicholas E., Vernon Reynolds, e Andrew J. Plumptre. 2000. «Food supply and chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) party size in the Budongo Forest Reserve, Uganda». *International Journal of Primatology* 21 (4): 613–28. <https://doi.org/10.1023/A:1005561203763>.
- Nishida, Toshisada, Takayoshi Kano, Jane Goodall, William C. McGrew, e Michio Nakamura. 1999. «Ethogram and Ethnography of Mahale Chimpanzees.» *Anthropological Science* 107 (2): 141–88. <https://doi.org/10.1537/ase.107.141>.
- Nishida, Toshisada, e Linda A. Turner. 1996. «Food Transfer Between Mother and Infant Chimpanzees of the Mahale Mountains». *International Journal of Primatology* 17 (6): 947–68. <https://doi.org/10.1007/BF02735296>.
- Pusey, Anne E. 1990. «Behavioural changes at adolescence in chimpanzees». *Behaviour* 115 (3): 203–46. <https://doi.org/10.1163/156853990X00581>.
- Renaud, Amandine, Aliette Jamart, Benoit Goossens, e Caroline Ross. 2013. «A longitudinal study on feeding behaviour and activity patterns of released chimpanzees in Conkouati-Douli National Park, Republic of Congo». *Animals* 3 (2): 532–50. <https://doi.org/10.3390/ani3020532>.
- Ross, S. R., S. Calcutt, S. J. Schapiro, e J. Hau. 2011. «Space use selectivity by chimpanzees and gorillas in an indoor-outdoor enclosure». *American Journal of Primatology* 73 (2): 197–208. <https://doi.org/10.1002/ajp.20891>.
- Schaik, C. P. van, e Dumba; R. I. M. 1990. «The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests». *beha* 115. <https://doi.org/10.1163/156853990X00284>.
- Schaik, C. P. van, e P. M. Kappeler. 1997. «Infanticide risk and the evolution of male-female

- association in primates». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264 (1388): 1687–94. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0234>.
- Seyfarth, Robert M. 1985. «The behavioral development of free-living chimpanzee babies and infants». *Ethology and Sociobiology* 6 (6): 259–60. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(85\)90018-4](https://doi.org/10.1016/0162-3095(85)90018-4).
- Shimada, Masaki, e Cédric Sueur. 2014. «The importance of social play network for infant or juvenile wild chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania». *American Journal of Primatology* 76 (11): 1025–36. <https://doi.org/10.1002/ajp.22289>.
- Shimada, Masaki, e Cédric Sueur. 2018. «Social play among juvenile wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) strengthens their social bonds». *American Journal of Primatology* 80 (1): 1–12. <https://doi.org/10.1002/ajp.22728>.
- Shultz, Susanne, Christopher Opie, e Quentin D Atkinson. 2011. «Stepwise evolution of stable sociality in primates». *Nature* 479 (7372). Nature Publishing Group: 219–22. <https://doi.org/10.1038/nature10601>.
- Symington, M. 1988. «Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*)». *Behaviour* 105 (1): 117–34. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>.
- Ueno, Ari, e Tetsuro Matsuzawa. 2004. «Food transfer between chimpanzee mothers and their infants». *Primates* 45 (4): 231–39. <https://doi.org/10.1007/s10329-004-0085-9>.
- Veasey, J. S., N. K. Waran, e R. J. Young. 1996. «On Comparing the Behaviour of Zoo Housed Animals With Wild Conspecifics As a Welfare Indicator». *Animal Welfare*, n. 5: 13–24.
- Waal, Frans B. M. de. 1989. «Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees». *Journal of Human Evolution* 18 (5): 433–59. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(89\)90074-2](https://doi.org/10.1016/0047-2484(89)90074-2).
- Waal, Frans B. M. de. 1997. «The chimpanzee's service economy: Food for grooming». *Evolution and Human Behavior* 18 (6): 375–86. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(97\)00085-8](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(97)00085-8).
- Waal, Frans B. M. de. 1998. *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. 2007.^a ed. Baltimore and London: JHU Press.
- Whitehead, Hal. 1997. «Analysing animal social structure». *Anim. Behav* 53 (February 1996): 1053–67. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0358>.
- Widdig, Anja. 2007. «Paternal kin discrimination: The evidence and likely mechanisms». *Biological Reviews* 82 (2): 319–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00011.x>.
- Yamanashi, Yumi, Etsuko Nogami, Migaku Teramoto, Naruki Morimura, e Satoshi Hirata. 2018. «Adult-adult social play in captive chimpanzees: Is it indicative of positive animal welfare?» *Applied Animal Behaviour Science* 199 (April). Elsevier: 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.10.006>.
- Young, M., T.M. Caro, G.R. Dank, e R. Roper. 1979. «Inter-Observer Reliability». *Behaviour* 69 (3): 303–15. <https://doi.org/10.1163/156853979X00520>.

Anexo A – Etograma

Comportamento de manutenção

Beber	Sempre que um chimpanzé bebia água das torneiras (Casanova 2003).
Comer	Remover géneros alimentares do substrato (Nishida et al. 1999) ou quando um indivíduo pega alimentos com as mãos ou a boca, e os ingere (Casanova 2003).
Auto-catagem	Quando um chimpanzé puxa o pelo para trás com o polegar ou indicador de uma das mãos e segura o pelo para trás enquanto pega na pele exposta com a unha do polegar ou do dedo indicador. Os chimpanzés podem usar uma ou as duas mãos (ou até mesmo usar os lábios - geralmente o lábio inferior) para remover a pele seca e morta, pedaços minúsculos de vegetação, sujidade, etc. do pelo. Geralmente os detritos são arranhados para se soltarem e depois removidos com os lábios ou entre o polegar e o indicador (Casanova 2003).
Descansar	O ator senta-se, deita-se ou reclinase no chão do cativeiro ou noutras estruturas existentes (plataformas, cordas) ou constrói ninhos para esse fim. Pode permanecer estar alerta, examinar outros chimpanzés ou o cativeiro em geral, mas não exhibe nenhum padrão comportamental social (Casanova 2003).
Dormir	Quando um indivíduo é visto com os olhos fechados por mais de 20 segundos (e nas posições de repouso descritas acima). Para não confundir o sono com o descanso, como dormir normalmente não é automático e leva um tempo para o animal adormecer, considerou-se que 20 segundos seria a unidade mínima de tempo para que os animais fossem considerados como estando a dormir (Casanova 2003).
Construção de ninho	Quando um chimpanzé constrói uma plataforma ou um ninho para descansar à noite ou, ocasionalmente, durante o dia, para pequenas “sestas”. Ninhos podem ser construídos no chão ou em plataformas. Geralmente são construídos com palha que está disponível no cativeiro. Os bebês geralmente ficam no ninho da mãe, embora nalguns casos possam construir o seu próprio ninho. O tempo gasto para a construção de ninhos é geralmente inferior a um minuto. Os chimpanzés seguram uma quantidade razoável de palha e moldam-na de forma redonda para usar como “almofada” (Casanova 2003).

Comportamentos de locomoção

Correr	Locomoção rápida (Nishida et al. 1999).
Locomoção quadrúpede	Caminhada quadrúpede com as articulações no chão ou em traves horizontais grandes (Nishida et al. 1999; Seyfarth 1985).
Locomoção bípede	Caminhada na vertical quando os chimpanzés têm muita comida nos braços, andam em terreno lamacento ou iniciam um <i>display</i> (Seyfarth 1985; Nishida et al. 1999).
Salto	Salto impulsionado por ambos os pés (Nishida et al. 1999).
Escalar	O chimpanzé sobe por um tronco, galho, mastro ou outra estrutura vertical (Goodall, 1989).

Agachamento	O peso corporal é suportado apenas pelos pés/pé, sendo que o quadril e o joelho são fortemente flexionados (Nishida et al., 1999).
Transporte de comida	Transporte a comida entre os lábios, na mão ou no pé, nas costas ou na cabeça, no bolso da virilha ou no bolso do pescoço, ou arraste os alimentos com uma mão (Nishida et al., 1999).

Comportamentos Afiliativos

Andar conjunto (Tandem-buddy walking)	Uma cria caminha ao lado de outra com o braço sobre o ombro ou costas deste, ou duas crianças caminham quadrupedamente, uma em cima da outra. O chimpanzé superior às vezes envolve um braço ao redor do indivíduo inferior (Casanova 2003).
Abraço	O ator fica de pé ou agachado em frente ao recetor e aperta-o, colocando ambos os braços ao redor do corpo do recetor. Isso pode ser feito reciprocamente. O abraço é geralmente mantido por alguns segundos e depois liberado (Casanova 2003). Pode ser efectuado apenas com um braço.
Jogo solitário (Casanova 2003)	Jogo locomotor: quando um chimpanzé realiza padrões locomotores sem contexto, o que sugere que o único objetivo é o próprio desempenho do padrão comportamental em brincadeira. Jogo com objeto: quando os chimpanzés usam um objeto disponível no cativeiro subindo, saltando, balançando ou pendurando-se nas cordas, persegue, arrasta ou bate em objetos inanimados.
Jogo social (Casanova 2003)	Jogar-perseguição: um chimpanzé corre atrás do outro perseguindo-o descontroladamente. O recetor tenta escapar correndo pelas canetas do cativeiro. Jogo-luta: este tipo de jogo pode seguir-se ataques de perseguição. Um indivíduo pode agarrar outro com os braços e as pernas e fingir que está a acontecer uma luta, embora esta seja sempre realizada em um contexto afiliativo. Jogo-cócegas: as cócegas podem ser executadas com a boca (quando o animal faz uma série de movimentos em que mordisca com os lábios, puxados para dentro com os dentes) ou com as mãos, estimulando os movimentos de flexão dos dedos da mesma maneira que um humano quando faz cócegas.
Alocatagem	Um chimpanzé com uma ou duas mãos (ou com a ajuda dos lábios) remove a pele morta, pequenos pedaços de vegetação, sujidade etc. do pelo de outros chimpanzés. O pelo do destinatário é separado com uma mão e afastado do caminho com a outra mão (ou com a ajuda dos lábios). O indivíduo escolhe a pele com a mão livre (Casanova 2003).
Convite para catagem	O ator solicita ou se apresenta para se catar em pé ou sentado em frente ao recetor (o parceiro escolhido), muitas vezes curvando levemente a cabeça e apresentando as partes específicas do corpo a serem catadas. Este comportamento pode ser correspondido por uma resposta de catagem do destinatário (Casanova 2003).
Beijo	O ator pode trazer sua cabeça suavemente perto da cabeça do recetor e colocar seus lábios em contato com os do recetor [ou outras partes do

	corpo como pescoço, cabeça, mão ou pé (Casanova 2003)].
Agarrar	Quando um chimpanzé agarra outro. Deve sempre haver contato físico entre o ator e o recetor [no entanto, este padrão também pode ser usado num contexto agonístico: por exemplo, o agressor pode pegar a vítima para acertá-la ou mordê-la (Casanova 2003)].
Inspeção genital	Um chimpanzé (macho ou fêmea) inspeciona ou investiga a área genital de outro (masculino ou feminino). O indivíduo inspecionado pode apresentar-se para ser inspecionado ou vice-versa. O chimpanzé que está a realizar a inspeção pode colocar o nariz na área genital e parece cheirar. Os dedos podem ser usados para tocar na genitália e, depois, cheirados. Este comportamento é frequentemente repetido e é realizado principalmente por machos que inspecionam fêmeas (Casanova 2003).
Partilha de alimento	Sempre que um indivíduo que possui comida, segurando-o na mão, pé ou boca, transfere parte ou todo para outro indivíduo sem qualquer antagonismo (Casanova 2003), ou permita que outro indivíduo leve comida que esteja sob o deste (Nishida et al. 1999).

Comportamento progenitor-cria

Transporte ventral	Quando a mãe transporta a cria de um lugar para outro na posição ventro-ventral. A cria agarra o pelo da mãe entre os flexionados das mãos e dos pés, e a barriga da mãe fica em contato com a barriga da cria. A cria pode ser apoiada com a ajuda da mãe que a pressiona de perto enquanto se move. (Casanova 2003)
Transporte dorsal	Quando uma cria anda no dorso da progenitora e agarra o pelo com as mãos e os pés. A barriga das crias fica em contato com as costas da progenitora. No entanto, as crias podem sentar-se com as pernas agarradas à latera da mãe ou com os joelhos levantados e os pés apoiados nas costas. Normalmente, o pelo é agarrado apenas com as mãos. (Casanova 2003)
Amamentar	Enquanto a cria se alimenta no peito da progenitora, esta apoia a cria colocando um braço ou mão atrás dos ombros da desta. Os bebés podem estar completamente cercados pelo corpo, pernas, braços ou pés da mãe (especialmente quando são muito jovens). A amamentação geralmente é iniciada pela criança, que procura o contato da boca com o mamilo da mãe. A mãe pode embalar a cria, embora o comportamento de embalar seja mais comum quando os bebés são muito jovens (nos primeiros meses). A amamentação é alternada entre os dois seios e as crias iniciam a mudança. (Casanova 2003)
Rejeitar do mamilo	Enquanto a cria está a tentar alcançar os mamilos da mãe para sugar, ela empurra o infantil gentilmente para que não mame. Pode-se virar para a criança de costas ou pode manter os braços sobre os seios e impedir que a cria mame. Este comportamento é geralmente associado ao período de desmame (o processo de desmame pode se estender por um período de 2 anos) (Casanova 2003).

Comportamento sexual

Cópula	Durante esse padrão comportamental, o macho coloca-se sobre a fêmea e introduz o seu pênis na vulva desta. Movimentos pélvicos são realizados (impulsos pélvicos), enquanto o macho pode agarrar a cintura da fêmea com as duas mãos e inclinar-se para a frente ao longo das costas da fêmea. Tanto o macho como fêmea podem iniciar a cópula. As fêmeas podem se apresentar para a cópula, orientando-se ativamente ou permanecendo orientadas passivamente com seus quadris para o macho ou ficam agachadas no chão. Os machos podem se aproximar pela traseira (podem colocar uma mão parte de trás da fêmea ou os braços podem estar no chão) ou podem se apresentar às fêmeas com o pelo e com o pênis eretos. Nalguns casos, é possível ver se a ejaculação ocorre (Casanova 2003).
---------------	--

Comportamento agonístico

Ameaça	Um indivíduo pode exibir certos movimentos físicos para o recetor: levantar os braços, bater, inclinar a cabeça, golpear, sentar palpíte, palpíte quadrúpede, <i>bipedal swagger</i> , ou até ficar em posição bípede, etc. Às vezes, um indivíduo pode apenas olhar intensamente para o recetor. As vocalizações durante as ameaças variam de <i>soft bark</i> e <i>waa-bark</i> até gritos. O recetor pode mostrar reações como correr, urinar, gritar, etc. Chimpanzés resolvem mais disputas por ameaças do que por lutas reais. (Casanova 2003).
Exibição (Display) (Casanova 2003)	<p>Vocal display: incluem <i>pant-hoots</i> e outros elementos mais ruidosos do <i>display</i> (batendo ou pontapeando o chão). Esta exibição raramente é direcionada a qualquer indivíduo.</p> <p>Non-vocal display: é sempre direcionada para destinatários específicos. Um ou mais <i>display</i> podem ocorrer várias vezes em sucessão. Um <i>display</i> é seguido por um ataque (e não por outra ameaça, já que a exibição já é uma ameaça).</p> <p>Charging display: é importância para o macho enquanto sobe ou mantém sua posição na hierarquia. Envolve arrastar, arremessar galhos, esbofetear, balançar a vegetação, rolar ou atirar pedras de até 6 quilos. Não é especificamente direto a nenhum indivíduo. É uma forma altamente eficaz de <i>bluff</i> que permite ao macho parecer maior e mais perigoso do que ele realmente é.</p> <p>Drumming display: inclui recursos como bater no chão com as mãos e/ou com os pés ou ambos alternadamente. Esta exibição é acompanhada por sons, porque o ator salta e bate com as mãos e os pés contra, por exemplo, uma grande árvore ou uma porta que possa existir no cativeiro. Produz um som que se pode ouvir a longas distâncias. Pode ser acompanhado de <i>pant-hoots</i> e é frequente quando os chimpanzés viajam em grandes partes (com fêmeas e crias). É principalmente um comportamento masculino</p>
Bater (agressão física)	Arrimar um braço de cima para baixo e bater noutro indivíduo com o punho (Nishida et al. 1999). Inclui também o caso de golpear com a

	palma da mão (Goodall 1989).
Morder	Beliscar ou cortar a anatomia de outro indivíduo, pressionando os dentes na pele e fechando as mandíbulas com força (Goodall 1989).
Suplantar	O ator aproxima-se do destinatário, que se afasta imediatamente (sem oferecer qualquer tipo de resistência) e o ator toma seu lugar (numa plataforma, ramo de árvore). Um suplante pode ser visto sempre que um indivíduo rouba um recurso de outro sem que ocorra o contato físico presente num ataque (Casanova 2003).

Vocalizações

<i>Pant-hoot</i>	Uma chamamento barulhento moderado com um timbre muito monótono (« u:») durando muitos segundos. Estas vocalizações são bastante estáveis, mas ocasionalmente pode-se transformar gradualmente num grito ou <i>waa-barks</i> . Durante o início da vocalização, os lábios são fortemente contraídos e, no final, a boca pode ser aberta mais amplamente e os dentes podem ficar expostos. Os <i>hoots</i> iniciais não são periódicas e grosseiros, mas gradualmente ficam mais regulares ou rítmicos (de 250 hz a 500 hz). Estas vocalizações são características durante contextos de excitação (Casanova 2003).
Grito	Alto e quase sempre dado em série. Normalmente ocorre em contextos de agressão e excitação social geral por indivíduos altamente stressados, assustados, frustrados ou excitados (Goodall 1989).
<i>Grunts</i>	Esta vocalização é composta por várias chamadas graves, baixas a moderadamente intensas e formas tonais periódicas podem ser ouvidas (190 hz). Essas chamadas são características durante contextos agonísticos (Casanova 2003).
<i>Pant-Grunts</i>	O ator vocaliza expressando certa apreensão social. É tipicamente dirigido de um subordinado (ator) a um chimpanzé dominante (recetor). Esta vocalização é composta por uma série de chamadas de baixa intensidade, baixa a moderadamente intensa, é realizada numa interação dominante-subordinado (Casanova 2003).
Bark / waa-bark	Vocalizações intensas cuja principal característica é a mudança da distribuição de energia espectral acentuadamente durante esta. No início e no final da chamada, a boca é ligeiramente aberta e os lábios cobrem os dentes. Durante esta vocalização, a boca é aberta amplamente e no meio os dentes podem ser momentaneamente desnudados ligeiramente (entre 0,8 e 1,8 khz). Estas são vocalizações curtas e graves, mas altas. São características de contextos agonísticos [ameaças vocais (Casanova 2003)].
Riso	Vocalização geralmente realizada por infantis durante episódios de cócegas. (Casanova 2003).

Outros comportamentos

Interações com o público	Quando um indivíduo reage às solicitações públicas (ou apenas à presença de visitantes barulhentos) olhando para este, atirando objetos, seguindo-os ao longo do cativeiro, pedindo comida, etc. (Casanova 2003) .
---------------------------------	--

Abreviaturas:

Comportamento de manutenção:

Auto-catagem = SG
Comer= E
Beber = D
Repousar = R
Agachar = SQ
Correr = RN
Quadrupismo= W
Bipedismo =WB
Saltar= LP
Escalar = CL (DW/UP)
Transportar comida = TF
Construção de ninho = NB
Dormir = S

Afiliativo:

Abraçar (um braço) = H
Abraçar (2 braços) = EM
Olhar = GL
Beijar = K
Buddy walking = BD
Aplaudir = CH
Lip smack = LS
Alocatagem = AG
Aproximar- retirar = AR
Ereção do pelo = HE

Outros comportamentos:

Interação com o público = IP
Coprofagia= COP

Comportamento sexual:

Montar = MOU
Impulso = TH
Introduzir = I
Ejacular = EJ
Pedir cópula=AC

Comportamento de Grupo

Afastar = LV

Inspeção genital = GI
Partilha alimento = SF
Apresentação genital = GP
Rir= L
Pant-hoot = PH
Convidar para catar=IG

Agonístico:

Pant-grunt = PG
Bark/waa-bark = BA
gritos= SC
Grunts = GRU
Agarrar= GR
Levantar o braço = A
Bater = HI
Dar chapada = SL
Arrastar = DRA
Morder = B
Bipedal swagger = BS
Percutir = DR
Pontapear= ST
Atirar = T
Suplante =SU (+ local, comida, etc)

Aproximar = APP
agrupar =J

Jogo:

luta= PW
às apanhadas = PCH
Objeto = PO
Locomoção = PL
Cócegas = PT

Comportamento progenitora-cria:

Transporte ventral = VC
Transporte dorsal = DC
Mamar = SK
Rejeitar do mamilo = RNI

Anexo B - Fichas de registo

B.1. Amostragem de varrimento (*Pan troglodytes*)

Hora:

Dia:

Temperatura:

ID	Sala	Ativ.	Dist.	NN1	Sala	Ativ.	Dist.	NN2	Sala	Ativ.	Dist.	NN3	Sala	Ativ.
Ema														
Jonas														
Flor														
Jambo														

B.2. Amostragem focal (*Pan troglodytes*)

Data:

Focal:

Temperatura:

Tumefação Sexual:

Hora:

Tempo	Atividade do Focal	Sala	ARMS (App/Lv)	REACH	Na sala	ID	Interacções