

UNIVERSIDADE DE LISBOA
FACULDADE DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL

+



**Babuíno-hamadrias no Jardim Zoológico de Lisboa:
como são ensinadas as crias?**

Marília Sofia Guerreiro Sargento

Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação orientada por:
Margarida Santos-Reis
Susana A. M. Varela

2018

AGRADECIMENTOS

Com a finalização deste trabalho de dissertação não posso deixar de agradecer a algumas pessoas que foram muito importantes para mim ao longo de todo este processo.

Em primeiro lugar, à Susana. Obrigada pela forma amável como me recebeste no teu grupo de trabalho, por todo o apoio e confiança, paciência e compreensão. Por em cada reunião me fazeres acreditar que ia conseguir e que estavas do meu lado. Confesso que me é difícil expressar o quão grata estou pela oportunidade de te ter como orientadora.

Ao Jardim Zoológico de Lisboa, obrigada por me ter dado permissão para a recolha de dados e para a realização deste trabalho.

Aos amigos da EcoComp, obrigada por me terem recebido tão bem, por assistirem às minhas apresentações e pelas críticas e opiniões construtivas que me ajudaram a melhorar.

À Lucília, obrigada por toda a ajuda e incentivo, por ligares nas alturas certas e passares sempre uma mensagem de força e esperança. Todo o teu apoio foi extremamente importante.

Ao Tiago, obrigada por me receber no Zoo e se mostrar disponível para ajudar.

À Maria da Paz, obrigada pela disponibilidade que demonstrou e por fornecer informações sobre a espécie.

Aos tratadores dos babuíños-hamadrias e amigos do Zoo, obrigada por me terem recebido tão bem e por tantas vezes, animarem o meu dia. A vossa ajuda foi imprescindível para conseguir conhecer e identificar os babuíños. Obrigada pela força e pelas informações importantes e inúmeras histórias e peripécias que me contaram sobre os amigos “baboons”.

Às amigas da faculdade, Joana, Ana Luísa A., Ana Luísa B. e Mariana, obrigada pelo apoio e incentivo para que continuasse este trabalho.

Às minhas queridas colegas, e hoje amigas, da Zippy, obrigada por me transmitiram força e coragem, enquanto andava a correr entre o zoo, a faculdade e a loja. Obrigada Catarina, Cláudia e Andreia pelos bons momentos que me ajudaram a desanuviar e acalmar depois de um dia complicado.

Aos meus amigos do coração, obrigada pelas palavras de incentivo que me ajudaram a acreditar que iria conseguir. Obrigada por tudo de bom que representam na minha vida e por me fazerem mais feliz.

À minha família, obrigada por nunca deixarem de acreditar em mim. Obrigada pelo vosso amor e carinho, pela compreensão e paciência. Os momentos passados convosco, na nossa terra, foram e são sempre imprescindíveis para eu renovar energias e conseguir estar bem.

Aos meus sogros, obrigada por tomarem conta da Eva com tanto amor e atenção, para que eu pudesse ficar descansada e trabalhar na tese.

Aos meus pais, obrigada por existirem na minha vida e estarem sempre presentes e disponíveis para ajudar. Obrigada por serem tão compreensivos e bons para mim, por ajudarem com a Eva sempre que é necessário e por todo o amor e carinho que nos transmitem. Nunca conseguirei agradecer por tudo o que fazem e pelos sacrifícios por que têm passado para que conseguisse ter a oportunidade de estudar. O vosso apoio e presença não têm preço.

Ao meu amorzão, obrigada por estares aqui, pelos mimos e pelos bons momentos que nos proporcionas. Quero agradecer por seres assim, tal como és, por me transmitires força e confiança, pela compreensão e apoio, pelo sacrifício de estares longe de nós para eu poder trabalhar na tese e pelos bons momentos que fizeram tudo valer a pena.

Ao meu feijanito piquinino, que surgiu de surpresa e veio trazer um novo rumo à minha vida e a este trabalho. Os dias a observar os babuínos passaram a ter outro significado, porque tu estavas comigo. Um miminho teu, enquanto estava a trabalhar, foi a melhor das distrações e tudo o que precisei para continuar. Obrigada, minha pequena Eva, por teres chegado, por me escolheres a mim e pela enorme felicidade que vieste trazer à nossa vida.

A todos, muito obrigada!

RESUMO

A aprendizagem social permite a aquisição de informação essencial para o desenvolvimento de comportamentos com importante valor adaptativo para o fitness dos animais. No entanto, adquirir informação útil através da observação do desempenho de conspecíficos pode não ser fácil, a menos que os animais facilitem a sua transmissão através do ensino. O ensino é um comportamento cooperativo, altruísta, de facilitação da aprendizagem, e envolve a interação coordenada de um emissor e um recetor ingénuo.

Este comportamento é considerado intencional quando um emissor (tutor) ensina ativamente, por meio de sinais, o recetor (aluno), modificando a forma como geralmente executa um determinado comportamento (e.g. manipulação de uma presa) devido à presença do recetor (e.g. crias ingénuas). O ensino intencional deverá evoluir quando a aquisição de múltiplas e complexas habilidades sociais são uma vantagem para os indivíduos ingénuos (animais geralmente jovens) e para o grupo. Este é o caso dos suricatas (*Suricata suricatta*), um mamífero da família Herpestidae, que habita as planícies e desertos do Sul de África. Há vários estudos que têm documentado o comportamento de ensinar neste animal, assim como o valor adaptativo da aprendizagem para as crias, dado que a espécie, em habitat natural, preda escorpiões venenosos cuja manipulação tem de ser extremamente cuidadosa.

Há também o ensino inadvertido, que ocorre quando observadores ingénuos adquirem informação sobre os comportamentos naturais, do dia-a-dia, de indivíduos demonstradores, que não têm a intenção de ensinar, sendo que muitas vezes nem sabem que estão a ser observados. Assim, os comportamentos demonstrados (pistas) não evoluíram para transmitir informação de forma intencional, mas são importantes porque permitem conhecer as escolhas e o desempenho dos demonstradores mais experientes. Supõe-se que o ensino inadvertido evolui para ensino intencional quando a facilitação da aprendizagem se torna adaptativa, ou seja, quando a possibilidade de adquirir o mesmo conhecimento de forma inadvertida for relativamente ineficiente, ou quando há poucas oportunidades para a aprendizagem social.

Isto poderá explicar o porquê de, em espécies conhecidas pelas suas capacidades sociais ao nível da aprendizagem, como os chimpanzés (*Pan troglodytes*) e outros primatas não-humanos, serem escassas as evidências de ensino intencional, uma vez que há muitas oportunidades para aprender e o ensino inadvertido é eficaz. No caso dos chimpanzés, os adultos deixam as crias observar o que estão a fazer, mas não interagem diretamente com elas, nem alteram os seus comportamentos na sua presença. Em outros primatas não-humanos, as únicas evidências claras de ensino intencional foram, até agora, somente observadas no mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*).

Isto leva-nos a perguntar se haverá mais alguma espécie de primata não-humano onde tenha sido adaptativo evoluir a capacidade de ensinar de forma intencional. Uma vez que a informação disponível é escassa e contraditória, seria importante estudar mais espécies, para compreender quão muito ou quão pouco frequente é este comportamento neste grupo taxonómico e sob que condições melhor se desenvolve. O objetivo foi investigar como são ensinadas as crias de uma espécie de primata altamente social, a viver no Jardim Zoológico de Lisboa, o babuíno-hamadrias (*Papio hamadryas*), por forma a perceber quão relevante é a facilitação da aprendizagem nesta espécie. A nossa previsão foi a de que, a haver ensino intencional, este deveria ser menos frequente do que o ensino inadvertido, dado que este último deve ser suficientemente eficaz.

Realizámos três análises estatísticas, que nos permitiram responder às três perguntas do nosso estudo: se existe ensino intencional na população estudada e com que frequência; que tipos de ensino intencional e inadvertido se observam na população em estudo e com que frequência; e em que contextos

cada tipo de ensino, intencional ou inadvertido, é mais comum. Para tal foram utilizados os testes estatísticos Wilcoxon rank sum (Teste U de Mann-Whitney) e o teste de Kruskal-Wallis. Constatámos que a população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, manifesta três tipos de comportamento de ensino intencional (“Atração para um local”, “Instrução” e “Oportunidades Proporcionadas”) e quatro tipos de comportamento de ensino inadvertido (“Atração para um local”, “Imitação”, “Observação Condicionada” e “Oportunidades Proporcionadas”). Constatámos também que o contexto (“Afiliação”, “Agonístico”, “Alimentar” ou “Lúdico”) teve uma forte influência na frequência com que ocorreram estes comportamentos.

A transmissão de informação social parece ter um importante papel nesta população babuíno-hamadrias, com evidências de que essa transmissão pode ocorrer de forma intencional, de indivíduos mais velhos para mais novos. Estes resultados representam a primeira evidência de ensino intencional nesta espécie e em Macacos do Velho Mundo, em geral. O facto de estas evidências surgirem em ambiente de cativeiro permite-nos, ainda, questionar se a ausência/presença de constrangimentos ecológicos em cativeiro *versus* em meio selvagem poderá estar a moldar a expressão deste comportamento. A existência deste comportamento em cativeiro reforça também a importância de proporcionar a esta espécie o ambiente o mais enriquecido possível, para que estes comportamentos se possam expressar, tanto em prol do bem-estar dos animais como por forma a maximizar as possibilidades de sucesso de eventuais programas de reintrodução.

PALAVRAS-CHAVE: Aprendizagem social, Ensino, *Papio hamadryas*, Constrangimentos Ecológicos, Conservação.

ABSTRACT

Social learning allows the acquisition of information essential to learn and develop behaviors that have an adaptive value for the animal's fitness. However, acquiring information through the development of conspecifics may not be easy, unless they facilitate its transmission through teaching. Teaching is a cooperative behavior, that facilitates learning, and encompasses the coordinated interaction between a transmitter and a receiver of information.

This behavior is considered intentional teaching when it occurs with a direct interaction and the transmitter (tutor) actively teaches the receptor (student), modifying the way the first executes a certain behavior (e.g. prey manipulation) due to the presence of the receptor (e.g. naïve cubs, for example). Intentional teaching should evolve when the acquisition of multiple and complex social skills becomes an advantage to naïve individuals (generally young animals) and the group. This is the case of the highly social meerkats (*Suricata suricatta*), a mammal from the Herpestidae family, that inhabits the plains and deserts of South Africa. There have been several studies documenting the behavior of teaching in this species with a focus on the adaptive value of learning for the cubs, which in the natural habitat, prey venomous scorpions and must deal with them carefully.

There is also inadvertent teaching that relies on cubs' skills acquisition through the observation of adults' natural behaviors, in a scenario where the demonstrator does not have the intent to teach and is often not aware that is being watched. In this case, the demonstrated behaviors (cues) did not evolve to convey information regarding choices and performance of more experienced adults. It is suggested that inadvertent teaching evolves to intentional teaching when learning facilitation becomes adaptive, in other words when the possibility of acquiring the same knowledge in the inadvertent way is relatively inefficient, or when there are fewer chances for social or individual learning.

This may explain why in species recognized for their social abilities regarding learning, like chimpanzees and other non-human primates, it is less frequent to find evidences of intentional learning. Since they spend a long depend period with their mother it seems like they have numerous opportunities to learn by observing others' behaviors. In chimpanzees (*Pan troglodytes*), the adults allow the youngsters to observe what they are doing, although they don't interact with them, nor change their own behavior in their presence. The only clear evidence of intentional teaching in other non-human primates had been observed in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*).

This leads us to ask if there is any other non-human primate species where it might have been adaptive to evolve the ability to teach intentionally. Since the information available is scarce and contradicting, it would be relevant to study more species, to understand how frequent is this behavior and in which conditions it best evolves in this taxonomic group. In this project our main goal is to investigate how the offspring of a highly social primate species - Hamadryas baboon (*Papio hamadryas*) in Jardim Zoológico de Lisboa - are taught, to understand how relevant is the facilitation of learning in this species.

We performed three statistical analyzes, which allowed us to answer the three questions of our study: if there is teaching in the studied population and how often; what types of intentional and inadvertent teaching are observed in the study population and how often; and in which contexts each type of teaching, whether intentional or inadvertent, is more common. Statistical tests Wilcoxon rank sum (Mann-Whitney U test) and Kruskal-Wallis test were used. We observed that the Hamadryas baboon population of the Lisbon Zoo shows three types of intentional teaching behavior ("Local Enhancement", "Coaching" and "Opportunity Providing") and four types of inadvertent teaching

behavior ("Local Enhancement", "Imitation", "Observation Conditioning" and "Opportunity Providing"). The context had a strong influence on how often these behaviors occurred.

Social information transmission seems to play an important role in this *Hamadryas* baboon populations, with evidence that this transmission may occur intentionally from older individuals to younger ones. The fact that these evidences arise in a captive environment allows us to reinforce the importance of providing this species with the most enriched environment possible to allow these behaviors to be expressed. In addition, our results reinforce the idea that any in-situ intervention on hamadryas baboons should consider any form of teaching that the species can express to maximize the chances of being successful.

KEY-WORDS: Social Learning, Teaching, *Papio hamadryas*, Ecological Constraints, Conservation.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	i
RESUMO.....	iii
Palavras-chave.....	iv
ABSTRACT.....	v
Keywords.....	vi
ÍNDICE.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Aprendizagem social.....	1
1.1.1. Conceito de Ensino Inadvertido.....	2
1.1.2. Conceito de Ensino Intencional.....	3
1.1.3. Perspetiva histórica do estudo do comportamento de ensinar.....	4
1.1.4. Relação evolutiva entre Ensino Inadvertido e Ensino Intencional.....	5
1.2. Ensino inadvertido e ensino intencional em primatas.....	6
1.2.1. Ensino Inadvertido e Ensino Intencional em babuínos.....	7
1.2.2. Espécie estudada – o babuíno-hamadrias (<i>Papio hamadryas</i>).....	10
1.2.2.1. Babuíno-hamadrias na Natureza.....	10
1.2.2.2. Babuíno-hamadrias no Jardim Zoológico de Lisboa.....	14
1.3. Objetivos, hipóteses e previsões.....	15
2. MÉTODOS.....	16
2.1. Instalação do babuíno-hamadrias no Jardim Zoológico de Lisboa.....	16
2.2. Recolha de dados.....	16
2.3. Constrangimentos metodológicos.....	19
2.4. Análise de dados.....	19
3. RESULTADOS.....	21
4. DISCUSSÃO.....	33
5. ENQUADRAMENTO NO ÂMBITO DA BIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO.....	45
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50
7. ANEXOS.....	63

LISTA DE FIGURAS:**Pág.**

Figura 3.1	Prevalência dos dois tipos de ensino, inadvertido e intencional, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	21
Figura 3.2	Prevalência dos três tipos de ensino intencional, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	22
Figura 3.3	Prevalência de ensino intencional, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	23
Figura 3.4	Prevalência de “Instrução” intencional, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	24
Figura 3.5	Prevalência de “Atração para um local” intencional, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	25
Figura 3.6	Prevalência de “Oportunidades Proporcionadas” de forma intencional, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	26
Figura 3.7	Prevalência dos quatro tipos de ensino inadvertido, em babuíno-hamadrias, por dia de observação..	27
Figura 3.8	Prevalência de ensino inadvertido, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	28
Figura 3.9	Prevalência de “Atração para um local” inadvertida, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	29
Figura 3.10	Prevalência de “Oportunidades Proporcionadas” de forma inadvertida, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	30
Figura 3.11	Prevalência de “Imitação” inadvertida, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	31
Figura 3.12	Prevalência de “Observações Condicionadas” de forma inadvertida, nos quatro contextos, em babuíno-hamadrias, por dia de observação.....	32

1. INTRODUÇÃO

1.1. APRENDIZAGEM SOCIAL

A aprendizagem social possibilita a transmissão de informação entre os diversos grupos de animais, sendo considerada uma importante força evolutiva (Danchin et al. 2004; Richerson 2005). Este tipo de aprendizagem tem sido observado tanto em *taxa* com capacidades cognitivas mais complexas, como é o caso de algumas aves e dos primatas, como em invertebrados, nomeadamente insetos (e.g. Franks & Richardson 2006; Leadbeater & Chittka 2007; Mery et al. 2009). O termo “aprendizagem social” é referente “a casos em que a aquisição de comportamentos por um animal é influenciada por interações sociais com os outros” (Galef 1996), envolvendo a transmissão de informação de um indivíduo mais experiente para um indivíduo ingénuo, relativamente àquele tipo de informação (Laland 2008).

A escolha do parceiro sexual, assim como as estratégias para evitar predadores ou para adquirir alimento são comportamentos com impacto no *fitness* do indivíduo, sendo que a sua otimização pode ser facilitada através deste tipo de aprendizagem. Os custos associados à exploração individual, por ensaio e erro, podem ser evitados através da aprendizagem com os outros, havendo menos riscos e uma mais rápida aquisição de conhecimento (Danchin et al. 2004; Danchin & Wagner 2010; Freeberg 2000; Galef & Giraldeau 2001; Griffin 2004). Por exemplo, uma cria, ao alimentar-se, vai procurar comer os mesmos alimentos que os seus conspecíficos, por forma a evitar os riscos associados à ingestão de algo desconhecido, que pode ser tóxico, uma vez que ainda não possui conhecimento sobre a qualidade de todos os alimentos que tem, eventualmente, à sua disposição (Galef & Giraldeau 2001; Rapaport & Brown 2008).

Ainda assim, é de salientar a importância da exploração independente e individual, pois pode prevenir a adoção de comportamentos não-adaptativos aprendidos com outros (Franz & Matthews 2010). Em ambientes variáveis, à escala do tempo de vida de um organismo (intra-geração), a aprendizagem individual é particularmente relevante, uma vez que a experiência de cada indivíduo com o seu meio ambiente é uma experiência única, trazendo maior *fitness*. Pelo contrário, a aprendizagem social é mais benéfica em ambientes mais estáveis, nos quais os predadores, o alimento e outros estímulos têm menor probabilidade de mudar rapidamente, fazendo com que as experiências de uns indivíduos proporcionem informação válida para outros (Kameda & Nakanishi 2002). Se, no entanto, o ambiente se mantiver estável também entre gerações, aí a seleção geralmente beneficia respostas comportamentais fixas, dependentes apenas dos genes (Dugatkin 2014).

1.1.1. CONCEITO DE ENSINO INADVERTIDO

Quando a aprendizagem social é adaptativa, os indivíduos que aprendem podem fazê-lo através da aquisição de dois tipos de informação: informação social **inadvertida** ou informação social **intencional** (Danchin et al. 2004; Wagner & Danchin 2010). Quando a transmissão de informação ocorre de forma **inadvertida**, os animais comunicam indiretamente por meio de **pistas** (Wagner & Danchin 2010). O observador recolhe informações do comportamento do demonstrador, o qual não altera o seu comportamento com o intuito de transmitir informação específica ou de facilitar a aprendizagem ao indivíduo ingénuo, adotando um papel passivo. Nesta situação, o comportamento do demonstrador não está adaptado para a função de transmitir conhecimento ao observador e não envolve interação direta entre os indivíduos. Sendo assim, do ponto de vista do demonstrador este não está a ensinar, no sentido restrito do termo, e de uma perspectiva evolutiva, o comportamento não foi selecionado para transmitir informação (Hoppitt et al. 2008).

É, por exemplo, o caso do sucesso reprodutor, que não é um comportamento que tenha evoluído para transmitir informação a outros – os animais “simplesmente” desempenham o melhor possível o seu esforço de reprodução –, mas que contém informação de enorme valor sobre as condições gerais do habitat ou a competência dos progenitores. Assim, quando um indivíduo observador adquire informação sobre o sucesso reprodutor dos seus conspecíficos, fica em melhores condições tanto para escolher um habitat de reprodução adequado, como um potencial parceiro sexual (Danchin et al. 2004, 2008). Por exemplo, em papa-moscas-de-colar (*Ficedula albicollis*), esta informação é extraída da observação dos cuidados parentais de conspecíficos na proximidade dos seus ninhos (Doligez et al. 2002; Doligez et al. 2004). Também a escolha de um local de alimentação pode ser influenciada pela observação das escolhas de conspecíficos. Em guppies (*Poecilia reticulata*), que são peixes tropicais de água doce, indivíduos ingénuos seguem indivíduos mais experientes e informados até aos locais de alimentação. Os indivíduos mais experientes atraem inadvertidamente os guppies ingénuos para esses locais, proporcionando assim uma oportunidade de aprendizagem (Laland & Williams 1997). Também em melros (*Turdus merula*), o reconhecimento de predadores ocorre através do estabelecimento de uma relação entre estímulos. Ou seja, na presença de um objeto estranho os adultos emitem sons – vocalizações de alarme – e sobrevoam o mesmo, sendo este comportamento entendido pelas crias ingénuas como uma indicação de que estão na presença de um predador. Assim, quando se encontram na presença de predadores, os melros juvenis aprendem a reconhecer os predadores e a atuar da forma mais adequada face a essa ameaça (Curio 1988). Também em pardais, ou aves canoras em geral, os machos juvenis aprendem a cantar ouvindo as canções dos seus progenitores e machos vizinhos, que as produzem não para ensinar os seus descendentes, mas para atrair fêmeas. A aprendizagem dos comportamentos de corte é uma componente essencial do desenvolvimento sexual de muitas espécies (Verzijden et al. 2012), mas o papel do progenitor é geralmente um papel passivo.

Portanto, quando se trata de informação social inadvertida, e do ponto de vista do demonstrador, este está a transmitir ao observador capacidades que podem ser determinantes para o seu sucesso no futuro, mas de forma inadvertida, e muitas vezes sem saber que está a ser observado. Quer isto dizer que a presença do observador, quando detetada, não altera o comportamento do demonstrador, nem a probabilidade de este executar certos comportamentos: os papa-moscas de colar não aumentam nem diminuem os cuidados às suas crias, os guppies não esperam uns pelos outros quando se deslocam até aos seus locais de alimentação, os melros não produzem vocalizações de alarme só na presença das suas crias, nem os pardais macho cantam só na presença dos seus filhos. Pode-se, então, dizer que a transmissão de informação inadvertida é um caso de **Ensino Inadvertido** ou, simplesmente, de aprendizagem por informação social inadvertida. Não se qualifica, pois, como verdadeiro comportamento de ensino, no sentido mais estrito do conceito (Hoppitt et al. 2008).

1.1.2. CONCEITO DE ENSINO INTENCIONAL

Quando a transmissão de informação ocorre de forma **intencional**, já podemos estar na presença do verdadeiro comportamento de ensino. Neste caso, os animais comunicam através de **sinais** (Danchin et al. 2008; Wagner & Danchin 2010), havendo um emissor com um propósito e um recetor visado. O emissor é o indivíduo que emite o sinal, desempenhando um papel ativo no processo de transmissão da informação, sendo o seu propósito influenciar o comportamento do recetor de determinada maneira. O recetor (ou recetores) é o indivíduo que recebe o sinal, e cuja resposta é adaptada ao tipo de sinal recebido. O facto de o sinal ser intencional (de ter um propósito) não significa necessariamente que a informação tenha sido produzida de forma consciente, com recurso a processos cognitivos particularmente complexos. Significa apenas que aquele sinal foi selecionado para transmitir um dado tipo de informação e como tal a comunicação que daí resulta é intencional. Ou seja, o termo “intencionalidade” refere-se apenas à função (ou propósito) do comportamento e não ao mecanismo cognitivo subjacente, que pode envolver consciência ou não (Barnard 2004)

Contudo, nem toda a informação intencional pode ser classificada de ensino. Por exemplo, durante a exibição sexual, um macho emite sinais que vão ser recebidos por, pelo menos, uma fêmea, influenciando a sua decisão de aceitar o acasalamento ou não. Após algumas interações deste tipo, a fêmea pode aprender a distinguir quais são os melhores machos pelas características das suas cortes, e o macho pode aprender a desempenhar melhor os seus comportamentos de corte (Verzijden et al. 2012). Contudo, este não é um caso de ensino, pois não se pode dizer que o macho ensina a fêmea a aceitá-lo como parceiro, ou a distinguir uma boa de uma má corte. O interesse do macho não é ensinar a fêmea a escolher parceiros sexuais da forma correta, mas sim de influenciar, ou manipular a fêmea a responder da forma desejada, ou seja, de o aceitar enquanto parceiro sexual. Neste tipo de interações, a comunicação intencional beneficia sobretudo o emissor, não sendo necessariamente cooperativa, ou seja, não beneficiando sempre ou totalmente o recetor (West & King 1988).

Para podermos falar de ensino no contexto da transmissão de informação intencional, o emissor tem também de ser um **tutor**, sendo que o seu objetivo é facilitar a aprendizagem do recetor para um certo comportamento e num dado contexto. Para tal, o tutor modifica a forma como normalmente executa esse comportamento na presença do recetor, que é considerado um indivíduo ingénuo (aluno) e, por isso, é geralmente um indivíduo mais novo, ou um adulto inserido num contexto novo para ele. Como resultado da interação direta entre ambos, este é um comportamento do tipo cooperativo e altruísta (Thornton & Raihani 2008), que não tem benefícios imediatos para o tutor – a menos que o aluno aprenda, o que dependerá da eficácia do tutor e da aptidão do aluno –, mas que pode até ter custos, geralmente de tempo e energia investidos a ensinar. A aprendizagem ocorre mais rapidamente do que se o aluno tivesse de aprender sozinho, tendo o comportamento do tutor sido selecionado para transmitir conhecimento (Thornton & Raihani 2010). Este é, pois, o **Ensino Intencional**, ou só Ensino, segundo Hoppitt et al. (2008).

Como exemplo, temos o caso das formigas da espécie *Temnothorax albipenni*, que se deslocam ordeiramente em filas, com a líder à frente, indicando o caminho, e as seguidoras atrás, mantendo contacto físico com as suas antenas. Se o contacto físico se perder, a líder abranda a marcha para assegurar que as suas seguidoras se mantêm próximas. Neste caso, o comportamento da líder tem como objetivo encaminhar as ingénuas para uma localização específica, levando à aprendizagem da rota para os locais de alimentação, e conhecimento de novos locais. A líder modifica, pois, o seu comportamento na presença das seguidoras para facilitar a sua aprendizagem, levando quatro vezes mais tempo a chegar à fonte de comida do que se não ensinasse (Franks & Richardson 2006). Em vertebrados, para além dos humanos, o exemplo mais clássico é o dos suricatas (*Suricata suricatta*), nos quais os adultos ensinam

as crias a manusear presas perigosas, tais como escorpiões. Os adultos entregam às crias escorpiões mortos ou vivos, inteiros ou desmembrados, consoante a idade das mesmas. O comportamento dos adultos proporciona às crias a oportunidade de praticarem e aprenderem a manusear as presas de uma forma menos perigosa, mais acessível e mais rápida. No entanto, correm o risco de poderem perder a presa e pagam o custo de terem de se alimentar mais devagar, por estarem a prestar atenção ao comportamento das crias (Thornton & McAuliffe 2006).

1.1.3. PERSPETIVA HISTÓRICA DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO DE ENSINAR

Há várias décadas começaram a surgir os primeiros debates acerca do ensino intencional em animais não-humanos (Barnett 1968; Ewer 1969). Por um lado, alguns autores defendiam o conceito de ensino com base em mecanismos cognitivos complexos, semelhantes às capacidades cognitivas humanas (Premack & Premack 1996; Tomasello et al. 1993) por outro, vários autores defendiam um conceito de ensino mais inclusivo e menos antropomórfico (Caro & Hauser 1992; Ewer 1969; Maestripieri 1995).

Em 1992, Caro & Hauser propuseram, então, uma definição de ensino mais funcional e abrangente com base no proposto anteriormente por Ewer (1969), com critérios observáveis e testáveis:

- (1) Um indivíduo, designado por *A*, sem necessidade de definir se age conscientemente ou não, modifica o seu comportamento somente na presença de um observador ingénuo, designado por *B*;
- (2) *A* fica sujeito a alguns custos, ou não obtém benefícios imediatos;
- (3) Como resultado do comportamento de *A*, *B* adquire conhecimento ou capacidades de forma mais rápida ou mais eficiente do que se tivesse de aprender de outra forma, ou podendo mesmo nunca aprender.

Esta definição de ensino conduziu a uma nova linha de investigação, e os estudos nesta área começaram a progredir rapidamente, com o surgimento de novas evidências do comportamento de ensinar em animais não-humanos, e com a distinção entre ensino inadvertido e intencional (Hoppitt et al. 2008). Ainda assim, questões sobre o que constitui precisamente o ensino intencional e quais as suas características-chave continuam a ser muito comuns, sendo este um tema ainda controverso (Thornton & Raihani 2010).

1.1.4. RELAÇÃO EVOLUTIVA ENTRE O ENSINO INADVERTIDO E O ENSINO INTENCIONAL

Ao considerar-se somente o ensino intencional, realiza-se uma assunção muito restritiva da comunicação entre animais, tendo em conta a taxonomia de informação biológica (Danchin & Wagner 2010), segundo a qual existem vários tipos de informação social que os animais podem usar para tomar decisões, e essa realidade deve também ser incluída no conceito de ensino e na literatura associada (Hoppitt et al. 2008). Sendo assim, considerar a possibilidade de existência de ensino inadvertido permite estudar e dar importância a uma série de comportamentos que não eram analisados no passado, e permite até estudar como poderá ter evoluído o comportamento de ensino intencional, sugerindo-se que este evoluiu do ensino inadvertido, tal como se pensa que os sinais evoluíram das pistas (Danchin et al. 2004; Danchin & Wagner 2010; Hoppitt et al. 2008).

No entanto, o conceito de ensino inadvertido pode também conduzir facilmente à ideia de que tudo o que não é ensino intencional é ensino inadvertido. Isto poderá explicar o facto de Hoppitt et al. (2008) terem utilizado o termo “aprendizagem social inadvertida”, em vez de “ensino inadvertido”, embora, esta designação possa também induzir em erro, ao ser interpretada como um ato inadvertido de aprendizagem (em vez de um ato inadvertido de ensino), sendo que a aprendizagem nunca é inadvertida. Assim, sugerimos, neste trabalho, o uso da designação de “ensino inadvertido”, juntando à definição de Hoppitt et al. (2008) a condição de que o observador tem de ser uma cria ou juvenil (e, portanto, ingénuo por natureza), ou um adulto ingénuo num dado contexto (quando aprende uma nova forma de fazer alguma coisa).

Apesar de, ao longo dos anos, terem surgido várias evidências que reforçam a existência do comportamento de ensino intencional em muitas espécies de diferentes grupos taxonómicos, tais como formigas, abelhas, aves e mamíferos (e.g. Barnard 2004; Caro 1980; Franks & Richardson 2006; Ruiz-Miranda et al. 1999; Thornton & McAuliffe 2006), a distinção entre ensinar de forma intencional ou inadvertida ainda foi muito pouco abordada (Hoppitt et al. 2008).

Se o comportamento for intencional, espera-se, por exemplo, que, num contexto de alimentação, os adultos levem o alimento até às crias, ou chamem pelas crias, ou levem as crias até ao alimento. Se for inadvertido, espera-se que sejam as crias a observar de longe ou a aproximarem-se dos adultos enquanto estes comem, sem que os adultos alterem o seu comportamento na presença das crias. A distinção entre os dois mecanismos é importante para se conseguir perceber quão diferente pode ser a distribuição taxonómica de um e de outro e quais as condições ecológicas, biológicas e sociais que mais privilegiam um ou outro. Por exemplo, uma vez que há investimento parental no comportamento de ensino intencional, este comportamento poderá ser uma forma de acelerar o processo de emancipação das crias, visto que elas se tornariam independentes mais rapidamente, permitindo aos progenitores investir numa nova prole mais cedo e assim reforçar o seu *fitness*. Neste sentido, é de esperar que as espécies com tempo de geração relativamente curto e nas quais as crias da nova ninhada possam entrar em competição pelos cuidados parentais com as da ninhada anterior, apresentem um comportamento de ensinar maioritariamente intencional (Hoppitt et al. 2008). Por isso, não é surpreendente que em suricatas e em algumas espécies de aves se tenha descrito este comportamento.

1.2. ENSINO INADVERTIDO E ENSINO INTENCIONAL EM PRIMATAS

O ensino intencional também é de prever em espécies altamente sociais, onde a aquisição de múltiplas competências sociais seja uma vantagem para o aluno e para o grupo, e que dessa aquisição tenham resultado, evolutivamente, cérebros maiores e/ou com maior capacidade para processar informação social (Dunbar 1998). Os seres humanos são um destes exemplos, e seria de esperar que ocorresse o mesmo em muitas espécies de primatas não-humanos, particularmente em chimpanzés (*Pan troglodytes*). Contudo, segundo diversos estudos já realizados em chimpanzés (Inoue-Nakamura & Matsuzawa 1997; Moore 2013), os adultos deixam as crias observar o que estão a fazer, mas não interagem diretamente com elas, nem alteram os seus comportamentos na sua presença, ou seja, não ensinam no sentido estrito do termo. Dado que as crias de chimpanzés têm um período de crescimento muito longo, parece haver tempo suficiente para adquirirem as competências sociais básicas por meio do ensino inadvertido, sendo a informação adquirida facilmente através da observação (Whiten et al. 2004). No caso da espécie humana, no entanto, a quantidade de informação a receber é tanta, e a aprendizagem de diferentes tecnologias pode ser tão complexa, que um ensino unicamente inadvertido não seria eficaz (Hoppitt et al. 2008).

Noutros primatas não-humanos, as únicas evidências claras de ensino intencional foram, até agora, somente observadas no mico-leão-dourado, que é um pequeno primata calitricídeo da espécie *Leontopithecus rosalia* (Rapaport 2011). Nesta espécie identificou-se que as progenitoras chamam as crias para junto de si quando encontram comida, proporcionando-lhes o acesso a alimentos difíceis de obter sem a ajuda dos adultos, mesmo que as crias, por ensino inadvertido, já tivessem aprendido a identificar esses alimentos como seguros (Rapaport 2006; Rapaport & Ruiz-Miranda 2002; Ruiz-Miranda et al. 1999).

Isto leva-nos a perguntar se haverá mais alguma espécie de primata não-humano onde tenha sido adaptativo adquirir a capacidade de ensinar de forma intencional. Uma vez que a informação disponível é escassa e contraditória, seria importante estudar mais espécies para compreender quão muito ou quão pouco frequente é este comportamento neste grupo taxonómico, comparativamente ao ensino inadvertido, e sob que condições melhor se desenvolve. Quando falamos de primatas estamos, então, perante um aparente paradoxo: são, na sua maioria, espécies altamente sociais, o que lhes confere excelentes capacidades de aprendizagem social, que é um pré-requisito para a evolução do ensino intencional (Hoppitt et al. 2008) e da inteligência social, em geral (Dunbar 1998). Contudo, são precisamente essas capacidades que também podem inibir a evolução do ensino intencional, se a aprendizagem de competências ocorrer com sucesso através do ensino inadvertido. Assim, só quando o ensino inadvertido não for suficientemente eficaz é que é de esperar que se desenvolva o ensino intencional (Hoppitt et al. 2008). Ora é precisamente esta condição que está pouco estudada em primatas não-humanos.

Sendo os primatas não-humanos os parentes mais próximos do ser humano, os dados obtidos em estudos a seu respeito, nomeadamente ao nível do ensino, podem teoricamente ser extrapolados, permitindo-nos compreender melhor a evolução deste comportamento na nossa espécie.

1.2.1. ENSINO INADVERTIDO E ENSINO INTENCIONAL EM BABUÍNOS

Os Macacos do Velho Mundo (Clado Catarrhini) são um grupo de primatas muito diverso em termos de tamanho corporal, habitat e organização social, ao qual corresponde a família Cercopithecidae. São várias as características que os distinguem dos Primatas do Novo Mundo, nomeadamente ao nível da morfologia, dentição, habitat, alimentação e locomoção. Uma dessas características é a estrutura do nariz que, nos do Velho Mundo, é mais estreito, com as narinas fechadas, em sentido descendente ou viradas para frente. Para além disso, possuem bochechas que utilizam para armazenar alimento, têm o polegar oponível, possuem calosidades isquiais, uma vez que passam grande parte do seu tempo sentados no solo a alimentar-se ou a descansar, e não possuem cauda preênsil, que os do Novo Mundo possuem como adaptação à sua forma de locomoção nas árvores. A família Cercopithecidae inclui duas subfamílias – Colobinae (ocorre maioritariamente na Ásia) e Cercopithecinae (ocorre maioritariamente em África). Os babuínos incluem-se na subfamília Cercopithecinae, mais concretamente na tribo Papionini, género *Papio* (Lawrence & Cords 2012).

Dentro do género *Papio*, os estudos realizados até hoje envolvem sobretudo aspetos da biologia e ecologia das espécies, tais como, a genética e a hibridização, a caracterização e fisiologia hormonal, a nutrição, a parasitologia, a estrutura social e hierárquica, as relações com outras espécies, e os padrões de dispersão e de distribuição (e.g. Chalyan & Meishvili 2001; Chalyan & Meishvili 2003; Colmenares et al. 2006; Schreier 2010). As relações sociais dos babuínos, nomeadamente o tipo de organização social que apresentam, têm sido também utilizadas como modelo na reconstrução das relações sociais dos homínídeos (Lovejoy 1981). Sabe-se também que em babuínos a aprendizagem social é muito importante, já que as oportunidades para aprender de forma individual são poucas e poderão ter um custo elevado, uma vez que para aprender sozinhas as crias correm maiores riscos de predação, rapto ou podem ser deixadas para trás pelos membros do grupo, se não aprenderem com rapidez (Thornton & Raihani 2008).

Em particular, ao nível do ensino inadvertido, Rapaport & Brown (2008) demonstraram que em babuínos este tipo de comportamento tem um papel importante nas capacidades de forrageio e processamento de alimentos. Um exemplo popular é o do babuíno-chacma (*Papio ursinus*) (Rendall et al. 2000). Nesta espécie, através das vocalizações emitidas por adultos, membros ingénuos do grupo aprendem a inferir sobre a sua localização e sobre o seu estado de alarme. As vocalizações não são intencionais, no sentido de serem emitidas com o propósito de informar os membros do grupo sobre a sua localização, pois o indivíduo que emite a vocalização parece não conseguir prever as consequências associadas ao contexto, resultantes da interpretação dos indivíduos que estão a ouvir as vocalizações (Cheney & Seyfarth 2007). Neste sentido podemos inferir que os adultos estão a ensinar inadvertidamente outros elementos do grupo.

Ao nível do comportamento de ensino intencional, há poucas evidências de que nos cercopitecos as progenitoras tenham um papel ativo no processo de aprendizagem das crias (Rapaport & Brown 2008). No entanto, numa publicação de Thornton & Raihani (2008) são mencionadas espécies nas quais o ensino intencional foi sugerido, ainda que essas evidências se baseiem em registos ocasionais, não planeados, que precisam de confirmação adicional. Nesta publicação constam observações realizadas em babuíno-anúbis (*Papio anubis*) (Ransom & Rowell 1972), babuíno-amarelo (*Papio cynocephalus*) (Altmann 1980) e babuíno-hamadrias (*Papio hamadryas*) (Bolwig 1980). Nestes estudos o comportamento de ensino observado foi o de “Instrução” num contexto em que o que estava em causa era a aprendizagem de competências a nível motor, nomeadamente, a locomoção independente por parte das crias. Os comportamentos observados corresponderam a situações em que as progenitoras quebraram o contacto com as crias e utilizaram gestos para as afastar, colocaram as crias no chão e

afastaram-se para as incentivar a aproximarem-se e a momentos em que colocaram as crias no chão e afastaram-se à medida que estas se iam aproximando. Nestes estudos as evidências quanto ao primeiro critério proposto por Caro & Hauser (1992) para o ensino intencional são fortemente positivas, ou seja, efetivamente, as progenitoras alteraram o seu comportamento face à presença das crias ingénuas. Quanto ao segundo critério, não existem evidências de que a alteração comportamental realizada pelas progenitoras seja desvantajosa para elas, em termos de custos, mas poderá proporcionar benefícios não imediatos: é possível que o ganho de autonomia motora por parte das crias as torne mais aptas a fugir mais rapidamente de situações de perigo, aumentando a sua probabilidade de sobrevivência e favorecendo, por consequência, o *fitness* das progenitoras. Por fim, relativamente ao terceiro critério, não há evidências que comprovem que as crias de babuíno-hamadrias e de babuíno-amarelo adquiram mais rapidamente autonomia motora devido ao comportamento das progenitoras. Já no caso de babuíno-anúbis, há evidências positivas, mas fracas (Thornton & Raihani 2008).

Através de um estudo experimental levado a cabo por Fletemeyer (1978) com babuíno-chacma, *Papio ursinus*, (capturados do meio selvagem) foi possível recolher os únicos dados de ensino intencional em babuínos resultantes de observações não ocasionais. Este estudo demonstrou que quando um macho, no topo da hierarquia, sabe (por experiência) que os frutos que lhe são apresentados estão envenenados, ele ameaça agressivamente os crias/juvenis ingénuos que se aproximam e mostram interesse nos frutos. Como resultado, os membros do grupo aprendem rapidamente a evitar o alimento envenenado. No entanto, apesar de as observações assegurarem fortes evidências de que o macho alterou o seu comportamento na presença das crias/juvenis, há fracas evidências de que estes tenham aprendido que a fruta estava envenenada – a agressividade do macho pode ser interpretada como defesa territorial, por exemplo – e não há evidências de que o comportamento desempenhado traga custos para o macho ou benefícios não imediatos, pelo menos se as crias não forem suas (Thornton & Raihani 2008). Por outro lado, é possível que ao salvar a sobrevivência de todas as crias do grupo, mesmo as que não são da sua descendência, o macho dominante esteja a assegurar o benefício não imediato da sobrevivência do grupo e com ela a sua permanência no lugar de dominante. Caro & Hauser (1992), na sua publicação sobre o ensino em animais não-humanos, refere também que o comportamento do macho dominante pode ter sido acidental e que não é possível assegurar se este comportamento influenciou a forma como as crias passaram a selecionar os alimentos posteriormente.

Portanto, para podermos inferir sobre a capacidade de os babuínos ensinarem intencionalmente, mais dados e mais pesquisas são necessárias no sentido de esclarecer esta questão. Até à data não encontramos estudos, quer em cativeiro, quer em meio selvagem, que abordem este tema na perspetiva do demonstrador que ensina ativamente indivíduos ingénuos. Em contrapartida, encontramos dois estudos sobre comunicação intencional em babuínos. Nestes estudos o conceito de intencionalidade não diz respeito apenas à produção de sinais (informação social intencional no sentido lato), em contraponto com a produção de pistas (informação social inadvertida) (Wagner & Danchin 2010), mas mais especificamente à produção de sinais com origem em processos cognitivos especializados, que permitem aos animais expressarem as suas intenções de forma, eventualmente, consciente, e compreenderem ou reconhecerem os estados intencionais dos outros (Fischer & Price 2017). Um destes estudos foi realizado em babuíno-anúbis (Meunier et al. 2013) e o outro em babuíno-hamadrias (Dube 2013).

Em babuíno-anúbis foi demonstrado que esta espécie possui habilidades cognitivas para comunicar intencionalmente relativamente à localização de alimentos que estão fora do seu alcance, através do gesto “Apontar”, da orientação do olhar e do comportamento de chamar a atenção, em função do estado de atenção do experimentador (humano). As experiências realizadas consistiram em colocar cinco contentores entre o sujeito (babuíno) e o experimentador (humano), sendo que num dos

contentores era escondida uma recompensa (uva). Foram testados três contextos com diferentes graus de atenção por parte do experimentador: (1) o experimentador encontrava-se com as costas viradas para o sujeito (babuíno) e para o alimento, não sabendo a sua localização; (2) o experimentador encontrava-se de frente para o sujeito e sabia onde se encontrava o alimento, mas não podia entregar-lho porque o alimento não estava ao seu alcance; (3) o experimentador encontrava-se de frente para o sujeito, sabia onde havia sido escondido o alimento e podia entregar-lho.

No que diz respeito à análise da intencionalidade, foram tidos em conta quatro critérios, considerados em estudos de desenvolvimento comunicativo em humanos, sendo utilizados para definir a habilidade das crianças para atrair a atenção visual de outros ao seu redor e de os influenciar a agir. Os critérios foram: (1) a necessidade de uma audiência para a exibição dos sinais; (2) influência do estado de atenção do observador na produção dos gestos; (3) a orientação do olhar entre parceiros sociais, objetos distantes ou eventos; e (4) a produção de comportamentos de chamar a atenção, como por exemplo, vocalizações. Por fim, conclui-se que o babuíno-anúbis têm a capacidade de ajustar os sinais utilizados para comunicar em função do estado de atenção do experimentador, o que sugere que conseguem produzir intencionalmente gestos para indicar a localização da recompensa e entendem que o experimentador tem de estar a olhar, demonstrando, assim, capacidade cognitiva para comunicar intencionalmente.

Em babuíno-hamadrias, foi estudada a forma como um grupo de babuíno em cativeiro comunica através de sinais visuais e tácteis, bem como a intencionalidade dos sinais expressados através da flexibilidade com que os sinais são emitidos e o efeito da audiência (estar na presença de possíveis recetores do sinal). Os sinais utilizados na comunicação foram considerados intencionais quando: (1) existe uma relação flexível entre o sinal emitido e o propósito pelo qual é emitido, ou seja, um único sinal pode ser utilizado com diferentes propósitos ou diferentes sinais podem ser utilizados com um único propósito; (2) o emissor é sensível ao contexto social, alternando o olhar entre o objetivo e o recetor, aguardando uma resposta do recetor relativamente ao sinal emitido ou tendo em conta se o recetor está atento aos sinais que está a emitir (Dube 2013). A existência de uma audiência e ter em consideração o seu comportamento é um fator importante na comunicação intencional (Tomasello et al. 1997). Deste modo, constatou-se que a população de babuíno-hamadrias expressam vários sinais visuais e tácteis voluntariamente e intencionalmente, que utilizam para manipular os membros do grupo e para alcançar ou manter o seu lugar na hierarquia, sugerindo que os estes babuíno têm a capacidade para comunicar intencionalmente (Dube 2013).

1.2.2. ESPÉCIE ESTUDADA – O BABUÍNO-HAMADRIAS (*PAPIO HAMADRYAS*)

Na literatura existem inúmeros estudos acerca de diferentes aspetos do comportamento do babuíno-hamadrias (e.g. Butovskaya et al. 2013; Kummer & Kurt 1965; Kummer et al. 1985; Swedell 2000). Nomeadamente, estudos em populações em liberdade têm demonstrado que estes babuínos possuem flexibilidade a nível comportamental (Chalyan & Meishvili 2001; Chalyan & Meishvili 2003; Swedell 2002), estando esta ligada às suas características fisiológicas, assim como à complexidade do seu sistema de organização social, à sua capacidade de comunicar através de sinais e à sua capacidade para cooperar e expressar comportamentos de aprendizagem social (Dube 2013; Kummer 1968; Meunier et al. 2013; Tikn 1970). Assim, consideramos que há aspetos da ecologia comportamental da espécie, bem como a capacidade de estes babuínos comunicarem intencionalmente, que criam as condições propícias para os adultos apresentarem os comportamentos de ensinar nos contextos certos e para as crias aprenderem. Parece-nos, pois, que esta espécie é uma boa candidata para verificar se o comportamento de ensino intencional existe em babuínos, em particular, e em cercopitecos, em geral. Foi por estas razões, e pelo facto de esta espécie estar representada no Jardim Zoológico de Lisboa, que escolhemos o babuíno-hamadrias como a espécie modelo para a presente tese.

1.2.2.1. BABUÍNO-HAMADRIAS NA NATUREZA

Taxonomia e identificação

O babuíno-hamadrias, *Papio hamadryas* (Linnaeu, 1758), é um primata do Velho Mundo, da subfamília Cercopithecinae. Apresenta um acentuado dimorfismo sexual, quer em termos de pelagem, quer em termos de tamanho. Os machos podem pesar entre 20-30 kg e possuem pelagem acinzentada e uma juba de cor esbranquiçada. As fêmeas pesam entre 10-15 e a pelagem é acastanhada. Em ambos os sexos, a pele que rodeia as calosidades isquiais tem uma tonalidade avermelhada. Quando nascem as crias têm uma pelagem preta que depois vai sendo substituída à medida que crescem. Têm o focinho comprido e caninos grandes, possuindo patas posteriores plantígradas (Shefferly 2004).

Distribuição e Habitat

Os registos fósseis e dados de sequências mitocondriais sugerem que o género *Papio* atual teve origem na África do Sul há cerca de 2,5 milhões de anos, de onde dispersaram em direção às regiões mais a norte do continente (Kopp et al. 2014).

No passado esta espécie foi muito abundante no Egipto, onde teve bastante relevância a nível cultural e religioso (Kummer 1995; von den Driesch 1993; Winney et al. 2004). Há, inclusive, pinturas pertencentes à décima oitava dinastia do Antigo Egipto, na qual são representados barcos a transportar babuínos-hamadrias para o Egipto, trazidos de Punt (que corresponderá à atual Eritreia) (Kummer 1995; Moritz et al. 2010). Era chamado de “babuíno-sagrado”, sendo venerado e considerado a encarnação do deus Thoth (deus da lua, da magia, da sabedoria, entre outros; sendo também o escrivão do deus Ra no submundo) (Ions 1982; Kummer 1995). No entanto, milhões de animais foram capturados, sacrificados e mumificados em cerimónias de culto aos deuses levando à sua extinção nesta região, em 1500 d.C (Gippoliti & Ehardt 2008; Osborn & Osbornová 1998; Stone 1990; von den Driesch 1993).

Atualmente, as populações de babuíno-hamadrias distribuem-se pela região nordeste do continente africano (Corno de África), a sul do Mar Vermelho, em países como o Sudão, a Etiópia, a

Somália, Eritreia, e Djibouti e ainda na região Paleártica, que inclui a Arábia Saudita e o Yemen (Al-Safadi 1994; Biquand et al. 1992; Jolly 1993; Kamal et al. 1994; Kummer 1968; Kummer et al. 1981).

Ao longo da sua área de distribuição, habitam uma grande diversidade de habitats, que incluem zonas de deserto semiáridas, estepes, escarpas e zonas montanhosas, sendo a sua distribuição limitada pela disponibilidade de água e pela existência de locais rochosos que utilizam para pernoitar. Ocasionalmente podem ocorrer episódios de hibridização com o babuíno-anúbis e com o babuíno-amarelo, a ocidente e a sul do seu território, respetivamente (Al-Safadi 1994; Biquand et al. 1992; Jolly 1993; Kummer 1968; Stambach 1987).

São chamados de “babuínos-do-deserto”, o que os distingue ecologicamente de outros babuínos do género *Papio* (“babuínos-da-savana” e “babuínos-da-montanha”) (Kummer 1968). São várias as espécies que vivem nos diferentes tipos de habitat, inclusive há diferentes populações da mesma espécie que vivem em diferentes habitats. Por exemplo, há populações de babuínos-chacma (*Papio ursinus*), na África do Sul, que vivem em ambiente de savana, outras que vivem nas montanhas Drakensberg, enquanto outras habitam em zonas áridas da Namíbia, sendo que neste caso são chamados de “babuínos-do-deserto”, tal como os babuínos-hamadrias. Há também babuínos-anúbis (*Papio anubis*) que vivem em savanas da região este de África e outros que vivem nas florestas tropicais do oeste africano (Swedell 2011).

Comportamento Social

Inúmeras espécies de Macacos do Velho Mundo, incluindo a maioria das espécies do género *Papio*, vivem em grandes grupos multimacho e multifêmea (Ryan & Hauber 2016). No entanto, o babuíno-hamadrias possui um sistema social complexo e distinto, que parece ter evoluído como resultado dos duros desafios ecológicos que a espécie tem de enfrentar no seu habitat (Kummer 1995; Swedell 2011). O seu sistema social é flexível e multinível, com quatro níveis de organização (Abegglen 1984; Schreier & Swedell 2009; Sigg et al. 1982):

- (1) A unidade básica da organização social é a OMU (*one-male unit*), também designada de harém, que pode ter entre 2 a 23 indivíduos. É constituída por um macho dominante, uma ou mais fêmeas e respetiva prole, e por vezes por um ou mais machos “seguidores” e subordinados (Abegglen 1984; Schreier & Swedell 2009; Swedell et al. 2011). A relação entre os machos líderes e seguidores na sociedade dos babuínos-hamadrias parece ser mutualmente benéfica, sendo que a tolerância para com os seguidores poderá ser considerada uma estratégia de reprodução adaptativa que caracteriza os líderes (Chowdhury et al. 2015). Os machos líderes que têm seguidores conseguem manter a liderança e as fêmeas na sua OMU o dobro do tempo do que machos sem seguidores, e têm acesso a mais fêmeas, podendo ter até três vezes mais crias durante o tempo em que lideram (Chowdhury et al. 2015). Quando há mudanças de liderança em grupos de primatas, é comum haver infanticídio (Hrdy 1979; van Schaik & Kappeler 1997). No entanto, dentro do género *Papio*, os hamadrias são aqueles em que este comportamento é menos comum (Cheney et al. 2004; Henzi et al. 2010; Lemasson et al. 2008; Palombit 2003), podendo este facto ser resultado da proteção que as fêmeas e as crias recebem dos machos seguidores (Kummer 1968; Pines et al. 2015). Os machos “seguidores” costumam ser aparentados com o macho dominante da OMU (Stambach 1987). A coesão da OMU é mantida através do comportamento do macho líder que desempenha comportamentos agonísticos para com as fêmeas, que são ameaçadas e/ou mordidas caso ultrapassem os limites sociais estabelecidos

dentro da respectivas OMU (Swedell & Schreier 2009). Ainda assim, as fêmeas tentam ao máximo expandir o seu círculo social, mantendo relações sociais com outras fêmeas (Swedell 2002, 2006); influenciam nas mudanças de liderança das OMUs (Swedell 2000, 2006); e utilizam estratégias para reduzir o infanticídio por parte dos machos (Swedell & Tesfaye 2003; Swedell & Saunders 2006; Swedell et al. 2014). O babuíno-hamadrias também difere de outras espécies de babuínos na forma como são criadas as OMUs. Os grupos sociais dos babuínos, em geral, têm uma estrutura matrilinear, na qual as fêmeas permanecem nos seus grupos natais e os machos dispersam para outros grupos. No caso dos hamadrias, os machos formam uma OMU roubando fêmeas juvenis ao seu grupo natal ou retirando a liderança a outro macho líder de uma OMU. Assim, nesta espécie, as fêmeas podem não ser aparentadas, uma vez que podem ser provenientes de diferentes OMUs (Kummer 1995; Swedell & Schreier 2009).

- (2) Quando duas ou mais OMUs se juntam formam um clã. Os membros do clã formam grupos de forrageio muito coesos. Devido a semelhanças a nível fenotípico, pensa-se que os machos pertencentes ao mesmo clã possam ser aparentados (Kummer 1968; Stambach 1987).
- (3) Dois ou mais clãs originam um bando. No entanto, durante o forrageio, o bando separa-se de novo em clãs ou OMUs, para aproveitar de forma mais eficiente os recursos alimentares disponíveis (Kummer 1968; Stambach 1987).
- (4) Por fim, vários bandos reúnem-se nos mesmos locais para pernoitar, podendo formar grandes grupos temporários de centenas de animais (100-500 indivíduos), os quais se denominam de tropas (Kummer 1968; Stambach 1987).

Forrageio e dieta

Para além de terem um sistema de organização multinível único, outra característica única do babuíno-hamadrias é o facto de ser das espécies de primatas que mais quilómetros percorre diariamente em busca de alimento. Os bandos dividem-se em grupos mais pequenos, clãs ou OMUs, durante o forrageio (Sigg & Stolba 1981; Swedell 2002, 2006). Schreier & Swedell (2009) observaram um bando a forragear em dois clãs independentes durante um mês, numa época em que havia escassez de alimento. A escassez de alimento poderá, pois, explicar o facto de os bandos se dividirem em clãs por longos períodos (Schreier & Swedell 2009; Sigg & Stolba 1981; Swedell 2002, 2006).

Tendo em conta a aridez do seu habitat, o babuíno-hamadrias é omnívoro. Alimenta-se de qualquer item comestível que possa encontrar e pode sobreviver durante longos períodos consumindo uma dieta pobre em nutrientes. Apesar de ser omnívoro, a maior parte da sua dieta consiste em matéria vegetal. As populações de África e da Arábia têm dietas semelhantes: ambas consomem sementes, raízes, bagas, flores, folhas e vagens de Acácia. Porém, as populações arábicas também comem fruta dos catos e nozes de palma. Fontes de alimentos não-vegetais constituem uma pequena porção da dieta, incluindo ovos de aves, pequenos mamíferos e alguns insetos (Al-Safadi 1994; Kummer 1968). As populações que vivem perto de povoações humanas podem também beneficiar de desperdícios alimentares produzidos pelas mesmas (Kummer et al. 1985).

Comportamento reprodutor

O comportamento reprodutor do babuíno-hamadrias é influenciado pelo seu sistema de organização social. Dentro de cada OMU o macho líder detém o controlo de todas as fêmeas, com as quais pode acasalar, impedindo-as de ter qualquer contacto com outros machos. Em geral, os machos respeitam as relações entre os outros machos líderes e as respetivas fêmeas. Porém, algumas fêmeas arriscam copular com machos de outras OMUs. Especula-se que este comportamento possa servir para aumentar a incerteza de paternidade, caso o líder da OMU seja substituído, e deste modo inibir qualquer tendência de infanticídio por parte do novo líder (Jolly & Phillips-Conroy 2003; Kummer 1968; Stambach 1987; Swedell et al. 2014).

Esta espécie pode reproduzir-se ao longo de todo o ano, desde que as fêmeas estejam recetivas. As fêmeas podem produzir descendência anualmente, mas é mais provável que o façam de dois em dois anos. A gestação tem uma duração de 172 dias, depois da qual a fêmea dá à luz uma única cria que é completamente dependente da progenitora durante o primeiro mês. O período de amamentação pode durar entre 6 a 15 meses, sendo influenciado pelas condições ecológicas, pelas circunstâncias sociais e pelo comportamento e condição da progenitora. Todavia, como o babuíno-hamadrias é uma espécie social, os juvenis podem manter relações próximas com a progenitora até à idade em que dispersam para outro grupo ou quase até atingirem a vida adulta, sendo difícil estimar a verdadeira duração do período de amamentação. Para além disso, como algumas jovens fêmeas são “raptadas” por machos que pretendem estabelecer OMUs, torna-se ainda mais difícil estimar a duração do período de amamentação (Kummer 1968; Stambach 1987; Nowak 1999).

A maioria dos cuidados parentais são desempenhados pelas fêmeas, que alimentam e cuidam das crias. Embora o cuidado das crias não seja uma tarefa cooperativa, é frequente ver fêmeas a catar crias que não pertencem à sua prole. Os machos são tolerantes respetivamente às crias e juvenis dentro da sua OMU, podendo até transportá-las e participar em brincadeiras. Além disso, também oferecem proteção às crias mantendo o controlo e vigilância da OMU, e evitando potenciais ameaças (Kummer 1968; Swedell 2002).

De um modo geral, as crias tornam-se independentes aos 2 anos de idade. Se forem fêmeas, atingem a maturidade sexual aos 4 anos, e se forem machos, entre os 4 e os 6 anos de idade (Stambach 1987; Jolly & Phillips-Conroy 2003). Em cativeiro os babuíno-hamadrias pode viver até cerca dos 30 anos, sendo que a idade máxima registada nestas condições foi de 37 anos. Em estado selvagem esta espécie vive, em média, 20 anos (Nowak 1999).

Estatuto de Conservação

O estatuto de conservação do babuíno-hamadrias é considerado “Pouco Preocupante” (Gippoliti & Ehardt 2008). No entanto, apesar de não existirem ameaças a grande escala, localmente esta espécie enfrenta risco de perda de habitat, causada pela expansão agrícola e por grandes projetos de irrigação. Em algumas partes da Etiópia podem ser encontrados junto a explorações agrícolas onde são considerados uma praga. Para além disso, quando confrontados, podem ser agressivos, representando perigo para as comunidades (Nowak 1999). Muitos animais têm, ainda, sido capturados para fins de investigação médica (Williams-Blangero 1990; Rubio & Hubbard 2001; Lopez-Alvarenga et al. 2006; Vinson 2008). Para além disso, esta espécie está incluída no apêndice II da CITES, que inclui espécies que não estão ameaçadas de extinção, de momento, mas cujo comércio deve ser controlado, para evitar que o risco de perigo de extinção aumente (Gippoliti & Ehardt 2008).

1.2.2.2. O BABUÍNO-HAMADRIAS NO JARDIM ZOOLOGICO DE LISBOA

Este estudo foi realizado num grupo social de babuíno-hamadrias mantido sob cuidados humanos, num parque zoológico e botânico edificado no interior da área urbana/metropolitana de Lisboa, em Portugal, designadamente, o Jardim Zoológico de Lisboa. A população de babuíno-hamadrias do Jardim Zoológico de Lisboa possui as seguintes características:

- Um número relativamente elevado de indivíduos, incluindo crias e juvenis. À data da recolha de dados para esta tese, a população era composta por 18 indivíduos, entre os quais 12 adultos (7 fêmeas e 5 machos, com idades entre os 7 e os 17 anos), 4 juvenis (3 machos e 1 fêmea, com idades entre os 4 e 6 anos) e 2 crias (2 machos com menos de um ano de idade). Os adultos proporcionam oportunidades de aprendizagem para as crias, assim como para os juvenis. E, por seu lado, crias e juvenis criam o ambiente social propício à expressão de comportamentos de ensinar.
- Crias e juvenis que são maioritariamente do sexo masculino. Kummer (1968) constatou que os grupos de jogo social em babuíno-hamadrias são compostos principalmente por machos. O facto de as crias da população estudada serem do sexo masculino, bem como a maioria dos juvenis, poderá ser vantajoso para este trabalho, pois sendo o contexto lúdico um contexto que confere às crias oportunidades de aprendizagem a nível social, poderemos assegurar com maior certeza a recolha de dados neste contexto.
- Uma estrutura hierárquica que se tem mantido inalterada desde há seis anos. A população tem sido liderada sempre pelo mesmo macho, que conquistou esta posição com 8 anos de idade. Há seis anos, só o macho dominante e 3 fêmeas (6-11 anos) se encontravam em idade adulta. Os restantes membros do grupo eram ainda considerados juvenis ou crias, enquanto outros só nasceram posteriormente. Estas características conferem ao grupo uma forte estabilidade a nível social, uma vez que os animais se conhecem bem e têm convivido no mesmo espaço durante um tempo relativamente longo em comparação com as suas idades, tendo a maioria nascido e/ou crescido dentro desta estrutura. Sabe-se que a estabilidade social, particularmente entre adultos, é proporcionadora de bem-estar e que o bem-estar potencia interações sociais tolerantes, nomeadamente interações lúdicas (Held & Špinka 2011).
- Indivíduos adaptados às condições ambientais do Zoo. Todos os animais nasceram no local de estudo e habitam a instalação atual desde 2010/2011, tendo o grupo sido transferido de uma instalação situada na proximidade desta. A nova instalação foi naturalizada através de enriquecimento ambiental, tendo sido inserido material de mobiliário diverso, bem como pavimento térreo, ao contrário do anterior que era de cimento, o que para as crias foi uma mais-valia, tanto ao nível do desenvolvimento de aptidões, como aos níveis social e locomotor. Também estas mudanças contribuíram para o bem-estar do grupo.
- Uma estrutura populacional que reflete a natureza de fissão-fusão da espécie, verificada no estado selvagem (Abegglen 1984; Kummer 1984, 1995; Stambach 1987; Colmenares 2004). A população é composta por três OMUs, que incluem um macho e uma fêmea em cada (com idades entre 7-9 anos), à exceção da OMU formada pelo macho dominante que engloba 3 a 4 fêmeas (com idades entre 11-17 anos). Alguns dos machos são seguidores do macho dominante, sendo que outros são um desafio constante à sua posição de liderança. Os machos dominantes de babuíno-hamadrias toleram a presença, no seu espaço físico, de

outros machos subdominantes líderes de OMUs (Ryan & Hauber 2016). Por exemplo, no caso da espécie Gorila-ocidental-das-terras-baixas (*Gorilla gorilla gorilla*), são necessários grandes esforços de gestão em populações mantidas sob cuidados humanos, uma vez que o macho dominante não tolera outras OMUs no seu grupo (Stoinski et al. 2004; Pullen 2005). Contrariamente aos gorilas e até a outros babuínos, os machos dominantes de babuíno-hamadrias não demonstram uma clara dominância hierárquica ao nível dos clãs ou dos bandos (Kummer 1995; Romero & Castellanos 2010), embora o nível de dominância possa estar associado ao número de fêmeas de cada OMU (Romero & Castellanos 2010), como é o caso da população do Jardim Zoológico de Lisboa.

1.3. OBJETIVOS, HIPÓTESES E PREVISÕES

Neste projeto, estudámos os comportamentos de ensino intencional e inadvertido em babuínos-hamadrias, no Jardim Zoológico de Lisboa. O objetivo geral deste estudo foi investigar como são ensinadas as crias desta população, por forma a perceber quão relevante é a facilitação da aprendizagem nesta espécie. Seguindo a nomenclatura dos tipos de ensino intencional e inadvertido de Hoppitt et al. (2008), que identificam cinco tipos de ensino, cada um dos quais com uma versão inadvertida e uma versão intencional (ver mais detalhes no capítulo dos métodos), decidimos proceder da seguinte forma:

- Documentar, pela primeira vez, se existe ensino intencional na espécie babuíno-hamadrias e com que prevalência, comparativamente ao ensino inadvertido.
- Identificar quais os tipos de ensino, inadvertido e intencional, mais predominantes na população em estudo.
- Identificar os contextos em que os diferentes tipos de ensino efetivamente ocorrem na população em estudo, de modo a perceber se o contexto tem influência no tipo de ensino utilizado. Damos especial relevância aos contextos alimentar, afiliativo, lúdico e agonístico, dado que são importantes tanto para a sobrevivência e emancipação das crias, como para a coesão social do grupo, sendo estes também os aspetos que mais contribuem para o valor adaptativo do ensino intencional (Hoppitt et al. 2008).

Para atribuir corretamente um tipo de ensino à categoria inadvertida ou intencional, utilizámos os critérios da literatura (Caro & Hauser 1992; Hoppitt et al. 2008), tal como descritos acima, mas que aqui resumimos: (1) o ensino deve fazer-se entre um tutor e um observador ingénuo, geralmente crias, mas também adultos se em contextos desconhecidos para eles – no nosso caso restringimo-nos às interações entre crias e adultos e juvenis e crias; (2) o ensino, para ser intencional, requer que o tutor modifique o seu comportamento na presença da cria, ou seja, que modifique a forma como geralmente realiza uma tarefa, facilitando de alguma maneira o acesso da cria à informação relevante.

Dado que o ensino intencional ainda só foi descrito numa espécie de primata não-humano (o mico-leão-dourado; Rapaport 2011), e que em chimpanzés não há ensino intencional – sendo esta uma espécie, tal como o babuíno-hamadrias, altamente social e com uma estrutural hierárquica complexa (Inoue-Nakamura & Matsuzawa 1997; Whiten et al. 2004; Raihani & Ridley 2008) –, a nossa previsão é que caso exista ensino intencional em babuíno-hamadrias, que este seja mais raro do que o inadvertido.

2. MÉTODOS

2.1. INSTALAÇÃO DO BABUÍNO-HAMADRIAS NO JARDIM ZOOLOGICO DE LISBOA

No local de estudo – o Jardim Zoológico de Lisboa – e até à data da recolha de dados para esta tese, a instalação do babuíno-hamadrias era constituída por duas zonas exteriores (uma grande e outra pequena) e uma zona interior, composta por duas alas separadas e por um corredor, que permite separar os animais e intervir se necessário. Enquanto era feita a limpeza da instalação interior e da zona exterior pequena, os animais permaneciam na zona exterior grande, e estavam treinados para entrar na instalação interior mal a limpeza acabasse. A área exterior mais pequena possuía pavimento cimentado, enquanto que a maior possuía pavimento térreo, mobília de estilo naturalista com várias plataformas, troncos e cordas, que ia sendo alterada pelos tratadores e pelos próprios animais. Existia também um lago que, por vezes, era esvaziado para ser enchido com folhas. A instalação exterior era delimitada por gradeamento em toda a sua extensão e comunicava com a zona interior através de duas portas móveis, controladas pelos tratadores. Após a limpeza da instalação interior, era distribuído alimento e os animais eram autorizados a entrar, onde aí permaneciam a comer enquanto era feita a limpeza da zona exterior maior. Os diferentes tipos de alimento eram colocados por toda a instalação e em locais de diferente acesso para incentivar a procura de alimento por parte dos animais.

Segundo o plano de manejo definido pelo Jardim Zoológico de Lisboa, os babuínos eram alimentados duas vezes por dia, sendo a primeira alimentação perto das 11h e a segunda cerca das 16h. A alimentação variava em quantidade e em tipo, mas essencialmente era constituída por diversos produtos hortícolas. Existiam bebedouros de água automáticos sempre disponíveis, pelo que os indivíduos podiam beber *ad libitum*.

Durante a fase de recolha de dados, procedemos à observação dos comportamentos dos babuínos quando estes se encontravam nas duas zonas exteriores, a partir de pontos de observação situados no exterior da instalação que compreende toda a zona em torno do gradeamento, com um perímetro de segurança de aproximadamente 1 metro. Tendo em conta o tipo de instalação, considerámos esta zona a mais acessível e que permitia ao observador uma maior eficácia na realização das observações comportamentais da espécie.

2.2. RECOLHA DE DADOS

O período de observações decorreu entre dezembro de 2015 e julho de 2016, inclusive, entre as 10:30h e as 16:00h, aproximadamente, cerca de três vezes por semana.

Numa primeira fase, durante o mês de dezembro de 2015, as observações foram *ad libitum*, ou seja, sem metodologia específica. Este período permitiu ao observador familiarizar-se com os comportamentos apresentados pela população, aprender a distinguir os indivíduos e permitir que estes se habituassem à presença do observador. Este período também foi importante para a criação de um etograma dos comportamentos observados na população, que eram de interesse para o estudo. Todos estes cuidados foram necessários para que a recolha de dados fosse tão correta quanto possível (Altmann 1974).

Numa segunda fase, entre janeiro e julho de 2016, foram feitas observações sistemáticas, tendo sido utilizado o método de amostragem focal contínua oportunista. A amostragem focal foi dirigida às crias, com o intuito de identificar os tipos de ensino a que as crias estavam expostas e quantificar a sua frequência. Cada amostragem teve a duração de 15 minutos e, em vez de ocorrer de forma rotativa por

todos os indivíduos, ocorreu de forma oportunista, isto é, cada amostragem só tinha início quando surgiam ocorrências de comportamento de ensino/aprendizagem. Se tivéssemos usado amostragem focal rotativa teríamos corrido o risco de perder ocorrências de ensino/aprendizagem nos indivíduos que não estivessem a ser amostrados nesse momento.

Foram recolhidas 150 horas de dados comportamentais, tendo sido observadas as interações das crias com os restantes membros do grupo (adultos e juvenis), na presença e ausência de alimento, e em momentos de contexto alimentar, afiliativo, lúdico e agonístico. Para tal, foi importante sincronizar as observações com as fases de alimentação da espécie, bem como enquadrar as observações nos contextos mencionados. Cada contexto foi definido da seguinte forma:

Contexto alimentar – contexto associado a momentos em que há a presença de alimentos, mais concretamente, a momentos em que os animais se estão a alimentar;

Contexto afiliativo – contexto associado a momentos em que o ambiente no grupo é calmo e os animais se envolvem em interações amigáveis que permitem reforçar as relações entre os elementos do grupo, como por exemplo, comportamentos de alocação;

Contexto lúdico – contexto associado a momentos em que a atividade predominante é a de “Jogo social” entre as crias, ou entre as crias e juvenis;

Contexto agonístico – contexto associado a momentos em que há manifestação de comportamentos violentos por parte de membros do grupo (geralmente adultos), envolvendo ameaças ou agressões.

Os comportamentos observados foram registados segundo a nomenclatura dos tipos de ensino intencional e inadvertido, proposta por Hoppitt et al. (2008):

A. “Coaching” – Instrução

Ensino Inadvertido: a resposta do demonstrador ao comportamento do observador faz com que, inadvertidamente, esse comportamento seja encorajado ou desencorajado no observador.

Exemplo: o adulto reage à perturbação causada pela cria, através de gestos ou vocalizações, quando a cria está a brincar de uma certa forma, potencialmente prejudicial, ou está numa situação conflituosa com outra cria, o que a desencoraja a continuar.

Ensino Intencional: a resposta do tutor ao comportamento da cria tem como função encorajar ou desencorajar esse comportamento.

Exemplo: o adulto interrompe quando a cria está a brincar de uma certa forma, potencialmente prejudicial, ou está numa situação conflituosa com outra cria, afastando-a da outra cria, o que a desencoraja a continuar.

B. “Local Enhancement” – Atração para um local

Ensino Inadvertido: o demonstrador inadvertidamente atrai o observador para uma localização específica, o que leva à aprendizagem do observador.

Exemplo: os adultos inadvertidamente atraem as crias ingénuas para um determinado sítio, tais como fontes de alimento ou abrigos, quando se deslocam para os mesmos.

Ensino Intencional: o comportamento do tutor tem como função atrair o aluno para uma localização específica, o que leva à aprendizagem por parte do aluno.

Exemplo: os adultos atraem as crias ingénuas através de chamamentos, ou transportando-as para determinado sítio, tais como fontes de alimento ou abrigos.

C. “Opportunity Providing” – Oportunidades proporcionadas

Ensino Inadvertido: o resultado do comportamento do demonstrador proporciona ao observador a oportunidade de participar numa tarefa, mas numa versão mais fácil e menos perigosa, que de outra forma teria menos hipóteses de surgir.

Exemplo: a cria ingénuas alimenta-se de comida semi-processada abandonada pelos adultos.

Ensino Intencional: o comportamento do tutor tem como função produzir resultados, os quais proporcionam ao pupilo oportunidade de participar numa tarefa, mas numa versão mais fácil e menos perigosa, que de outra forma teria menos hipóteses de surgir

Exemplo: o adulto dá comida semi-processada à cria.

D. “Imitation” – Imitação

Ensino Inadvertido: depois de o demonstrador desempenhar determinada ação, o observador aprende a reproduzi-la.

Exemplo: as crias ingénuas aprendem como trepar e/ou balançar-se nos troncos depois de observarem um adulto a desempenhar aquela ação.

Ensino Intencional: o comportamento do tutor serve para demonstrar uma nova ação, levando a que o aluno aprenda a executar essa ação.

Exemplo: o adulto demonstra à cria como trepar e/ou balançar-se nos troncos certificando-se que a cria o acompanha a cada movimento desempenhado.

E. “Observation Conditioning” – Observação Condicionada

Ensino Inadvertido: o comportamento do demonstrador inadvertidamente expõe o observador a uma relação entre estímulos, que leva o observador a formar uma associação entre eles.

Exemplo: crias ingénuas aprendem a reconhecer alimentos comestíveis cheirando a boca dos adultos enquanto estes estão a comer.

Ensino Intencional: o comportamento do tutor tem por função expor o aluno a uma associação entre estímulos, levando o aluno a formar essa associação.

Exemplo: na presença da cria, o adulto produz sempre uma certa vocalização quando encontra um certo alimento; a cria aprende a reconhecer essa vocalização específica e a reproduzi-la na presença desse alimento.

2.3. CONSTRANGIMENTOS METODOLÓGICOS

Durante este estudo enfrentaram-se várias condicionantes que importa serem referidas:

- O número de dias por semana variou consoante as previsões meteorológicas. Uma vez que em dias de chuva os animais permaneciam muito tempo inativos e no interior da instalação, não foram realizadas observações nesses dias.
- A certas horas do dia, o grande número de visitantes do Jardim Zoológico e o facto de estes tentarem interagir com os animais dificultava a recolha de dados, uma vez que diminuía a concentração do observador e chamava a atenção dos babuínos. Em diversas ocasiões as crias saíram da instalação e aproximaram-se dos visitantes na tentativa de conseguirem alimento. Os dados recolhidos durante os momentos de interação com os visitantes não foram utilizados para a análise estatística, servindo apenas como registo adicional.

2.4. ANÁLISE DE DADOS

Os dados recolhidos foram inseridos e compilados no programa Microsoft Excel®, de modo a formar a base de dados inicial deste estudo. A análise estatística foi feita recorrendo ao programa de computador R 3.0.3 (R Development Core Team 2016), tendo sido sempre considerado um nível de significância de 5%.

A variável resposta utilizada em todas as análises estatísticas foi a frequência de ocorrência dos vários comportamentos de ensino em função do número total de amostragens focais realizadas em cada dia. A variável resposta é, pois, a razão entre os comportamentos de ensino observados (em cada amostragem focal) e o número de oportunidades de ensino (i.e. de amostragens focais) por dia. Tivemos no total 30 dias de amostragem, com uma média de 16 amostragens focais por dia.

Para testar a normalidade dos dados e entender que tipo de testes usar na restante análise estatística – paramétricos ou não-paramétricos – recorreu-se ao teste de Shapiro-Wilk. Dado que na maior parte das análises a variável resposta se desviou do pressuposto da normalidade dos dados, optou-se por utilizar testes não-paramétricos em todas as análises.

- Realizámos três análises estatísticas aos nossos dados, que nos permitiram responder às três perguntas do nosso estudo: se existe ensino intencional na população estudada e com que frequência; que tipos de ensino intencional e inadvertido se observam na população em estudo e com que frequência; e em que contextos cada tipo de ensino, intencional ou inadvertido, é mais comum.
- Para comparar a frequência com que os vários momentos de aprendizagem ocorreram via ensino intencional ou inadvertido utilizámos o teste de Wilcoxon rank sum (também apelidado de Teste U de Mann-Whitney). Este teste é adequado à análise de apenas duas amostras da variável explicativa “Tipo de Ensino”, tendo sido consideradas as seguintes amostras: “Ensino Intencional” e “Ensino Inadvertido”.
- Para comparar a frequência com que ocorreram os vários tipos de ensino intencional, recorreu-se ao teste de Kruskal-Wallis. Este teste é adequado à análise de mais do que duas amostras da variável explicativa “Ensino Intencional”, tendo sido consideradas três amostras, correspondentes aos tipos de ensino intencional que foram identificados na

população estudada: “Instrução”, “Atração para um local” e “Oportunidades proporcionadas”. Procedemos de forma semelhante para o “Ensino Inadvertido”, tendo sido consideradas quatro amostras, correspondentes aos tipos de ensino inadvertido que foram identificados na população estudada: “Atração para um local”, “Oportunidades proporcionadas”, “Imitação” e “Observação condicionada”.

- Por fim, com recurso ao mesmo teste, foi também analisado o efeito do contexto (Afiliativo, Agonístico, Alimentação ou Lúdico) em cada tipo de ensino intencional e inadvertido.

O facto de a amostra analisada neste estudo ser pequena pode limitar o poder da análise. Apesar disso, a metodologia utilizada e a análise estatística aplicada foram as que considerámos mais adequadas de modo a minimizar este problema.

3. RESULTADOS

Durante o período de amostragem recolhemos 150 horas de dados comportamentais, num total de 30 dias amostrados. A média de amostragens focais oportunistas foi de 16, por cada dia de amostragem.

3.1. TIPOS DE ENSINO E RESPETIVA PREVALÊNCIA

Ao observar os comportamentos de ensino desta população de babuíno-hamadrias constatámos que há evidências de ensino intencional e de ensino inadvertido. Apesar dos comportamentos de ensino inadvertido serem bastante mais prevalentes (N=483), do que os comportamentos de ensino intencional, registámos 83 momentos nos quais considerámos que o ensino ocorreu de forma intencional (N=83). As diferenças observadas entre os dois tipos de ensino são estatisticamente significativas (Wilcoxon rank sum: $W=2987$, $p<0,05$).

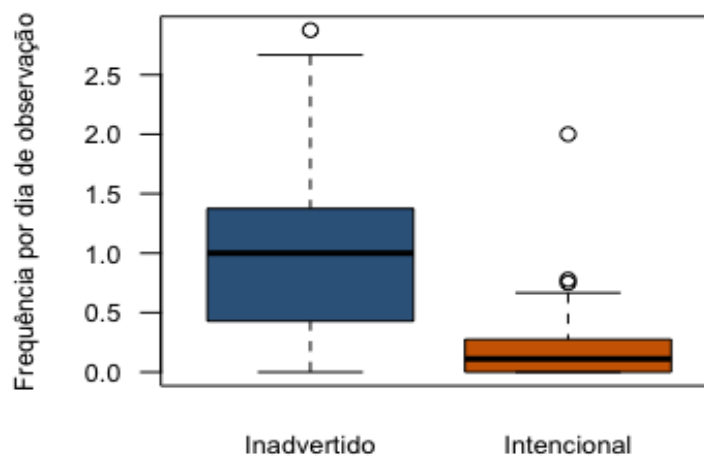


FIGURA 3.1 – Representação gráfica da prevalência dos dois tipos de ensino, inadvertido e intencional, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.2. ENSINO INTENCIONAL

3.2.1. Tipos de ensino intencional

Encontrámos três tipos de ensino intencional na população em estudo, com diferenças significativas nas suas frequências relativas (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(2)=18,565$, $p<0,001$). Através do teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, que faz comparações múltiplas entre os diferentes tipos de ensino em análise, verificámos que o tipo de ensino intencional mais recorrente foi a “Instrução” (N=55), e que este é estatisticamente diferente de “Oportunidades Proporcionadas” (N=6; $p<0,05$), mas não de “Atração para um local” (N=22; $p>0,05$).

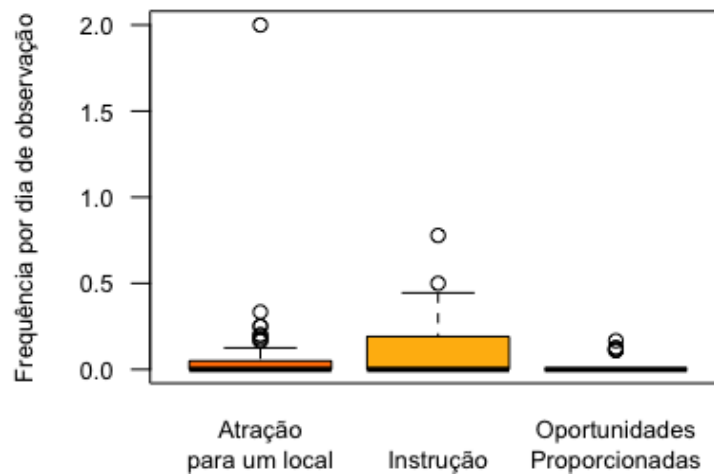


FIGURA 3.2 – Representação gráfica da prevalência dos três tipos de ensino intencional, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.2.2.2 “Atração para um local” intencional em diferentes contextos

O comportamento intencional de “Atração para um local” foi registado em três dos quatro contextos, não estando presente no contexto “Alimentar”. As frequências obtidas foram muito baixas para os restantes contextos (N-Lúdico=6; N-Afiliativo=10; N-Agonístico=1), mas ainda assim significativamente diferentes (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=13,028$, $p=0,00465$). No entanto, segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, não detetámos diferenças significativas entre pares de contextos ($p>0,05$).

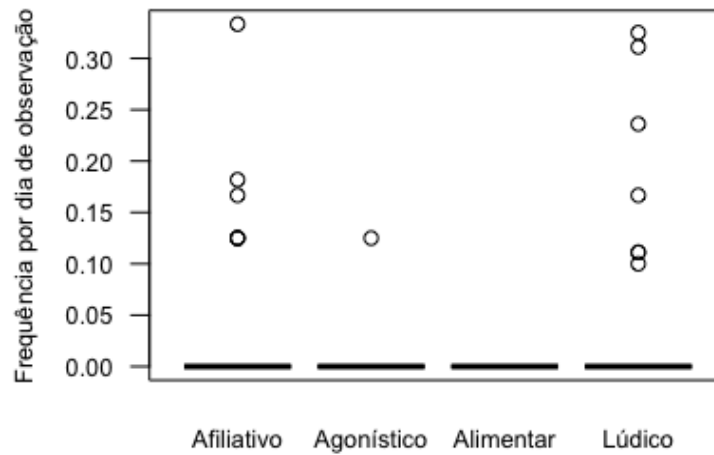


FIGURA 3.5 – Representação gráfica da prevalência de “Atração para um local” intencional, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.2.2.3 “Oportunidades Proporcionadas” de forma intencional em diferentes contextos

Relativamente às “Oportunidades Proporcionadas” de forma intencional, ao longo do período de amostragem, só registámos duas observações de comportamentos intencionais exclusivamente em contexto “Alimentar” (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=12,0318$, $p=0,0064$).

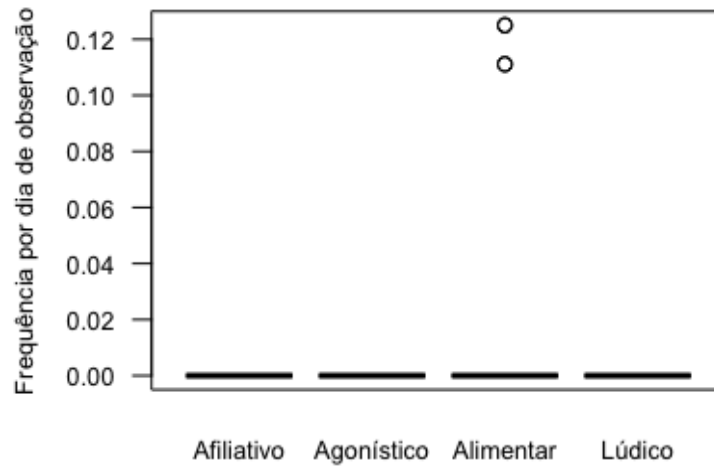


FIGURA 3.6 – Representação gráfica da prevalência de “Oportunidades Proporcionadas” de forma intencional, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3 ENSINO INADVERTIDO

3.3.1 Tipos de ensino inadvertido

Relativamente ao ensino inadvertido, encontrámos quatro tipos de ensino com diferenças significativas nas suas frequências relativas (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=15,813$, $p=0,0012$). Para além disso, segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, encontrámos que o tipo de ensino inadvertido mais recorrente no grupo de babuíno-hamadrias estudado foi a “Atração para um local” (N=186) e que este é estatisticamente diferente de “Observação Condicionada” (N=72; $p<0,05$) – que é o ensino inadvertido menos frequente na população, mas não de “Oportunidades Proporcionadas” (N=117; $p>0,05$), nem de “Imitação” (N=108; $p>0,05$).

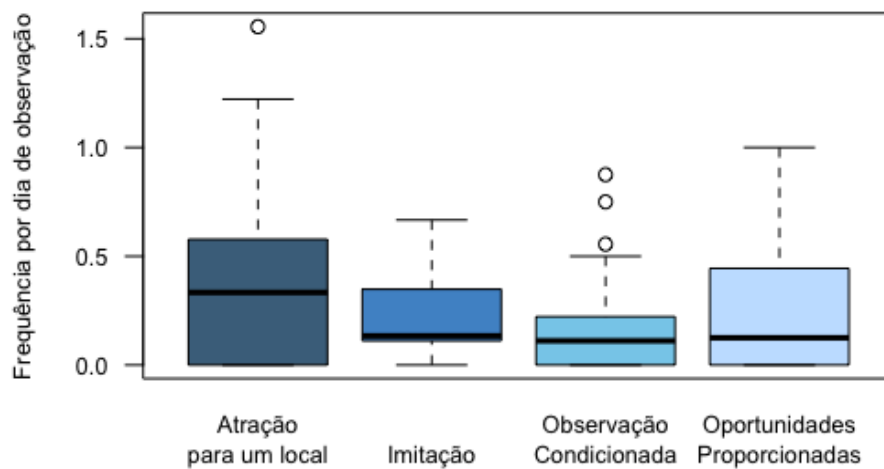


FIGURA 3.7 – Representação gráfica da prevalência dos quatro tipos de ensino inadvertido, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3.2 Ensino inadvertido em diferentes contextos

Os diferentes contextos também foram analisados para o ensino inadvertido, tendo-se verificado diferenças significativas entre eles (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=81,699$, $p<0,001$). A maioria dos comportamentos de ensino inadvertido foram observados em contexto “Alimentar” (N=159) e “Lúdico” (N=116) e bastante menos em contexto “Afiliativo” (N=55) e “Agonístico” (N=5). Segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, os únicos contextos que não demonstraram ser estatisticamente diferentes foram os contextos “Lúdico” e “Alimentar” ($p>0,05$) e “Lúdico” e “Afiliativo” ($p>0,05$). Em todos os outros pares de combinações os contextos mostraram-se significativamente diferentes ($p<0,05$).

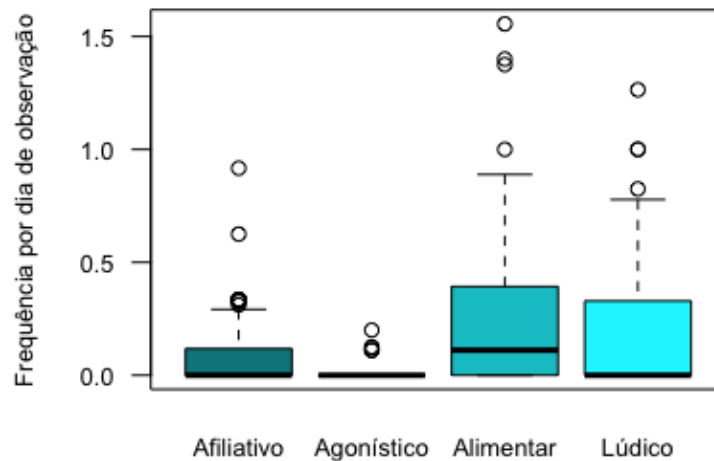


FIGURA 3.8 – Representação gráfica da prevalência de ensino inadvertido, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3.2.1 “Atração para um local” inadvertida em diferentes contextos

O comportamento “Atração para um local” inadvertida foi também analisada em diferentes contextos, tendo sido encontradas diferenças significativas na frequência do comportamento entre os quatro contextos (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=32,482$, $p<0,001$). Registámos uma maior frequência deste tipo de comportamentos em contexto “Lúdico” (N=74), e menos em contexto “Alimentar” (N=32) e “Afiliação” (N=23). Já em contexto “Agonístico” foram obtidas poucas observações (N=2). Segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, encontrámos diferenças entre “Afiliação” e “Lúdico” ($p<0,05$), “Agonístico” e “Alimentar” ($p<0,05$), e “Agonístico” e “Lúdico” ($p<0,05$).

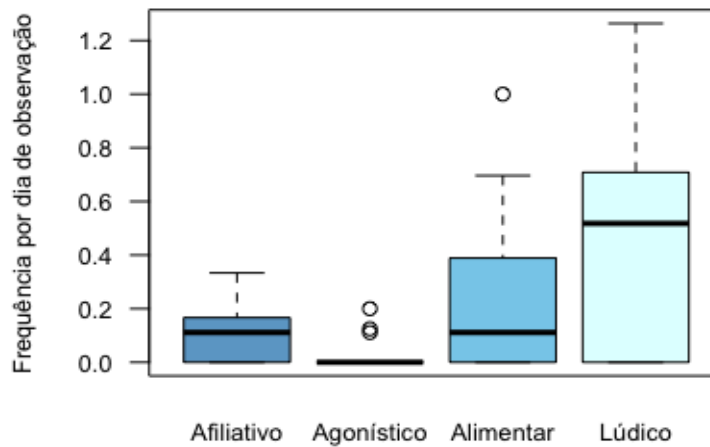


FIGURA 3.9 – Representação gráfica da prevalência de “Atração para um local” inadvertida, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3.2.2 “Oportunidades Proporcionadas” de forma inadvertida em diferentes contextos

Relativamente às “Oportunidades Proporcionadas” de forma inadvertida, também encontramos diferenças significativas entre os quatro contextos (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=80,645$, $p<0,001$). Nos contextos “Lúdico” e “Afilativo” não houve registos deste tipo de comportamento, tendo sido o contexto “Alimentar” (N=91), seguido do contexto “Agonístico (N=1), os que mais observações obtiveram deste tipo de comportamento de ensino. Segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, a diferença entre o contexto “Alimentar” e os restantes contextos é significativa ($p<0,05$).

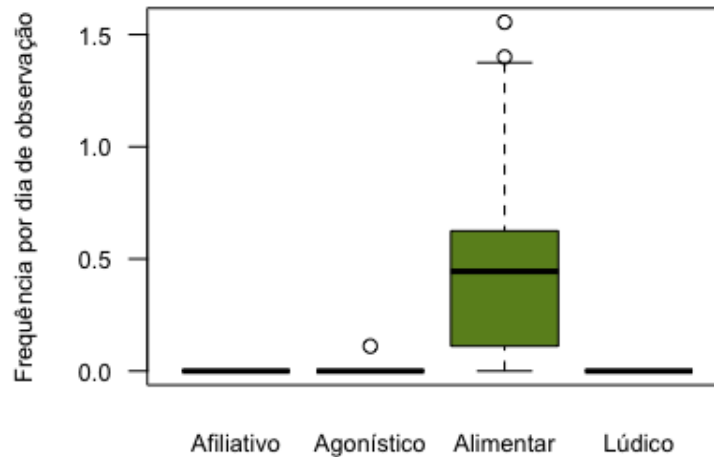


FIGURA 3.10 – Representação gráfica da prevalência de “Oportunidades Proporcionadas” de forma inadvertida, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3.2.3 “Imitação” inadvertida em diferentes contextos

Quanto aos comportamentos de ensino por “Imitação” de forma inadvertida, verificámos que também há diferenças estatisticamente significativas nos vários contextos analisados (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=48,939$, $p<0,001$). Só no contexto “Agonístico” é que não houve registos deste tipo de ensino, tendo sido o contexto “Lúdico” (N=40) o que obteve maior número de observações, seguido dos contextos “Afilativo” (N=15) e “Alimentar” (N=8). Segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, só as diferença entre os contextos “Alimentar” e “Afilativo“, e “Alimentar” e “Agonístico” é que não são significativas ($p>0,05$).

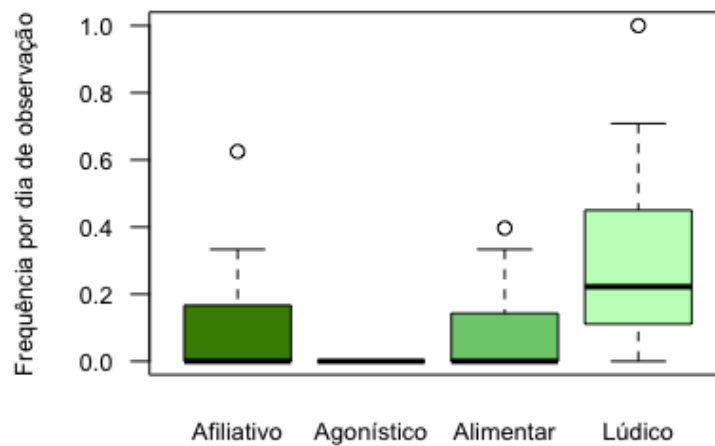


FIGURA 3.11 – Representação gráfica da prevalência de “Imitação” inadvertida, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

3.3.2.4 “Observação Condicionada” de forma inadvertida em diferentes contextos

Por fim, relativamente às “Observações Condicionadas” de forma inadvertida, encontrámos diferenças significativas nas frequências entre contextos (Kruskal-Wallis Anova: $\chi^2(3)=26,73$, $p<0,001$). O contexto “Alimentar” foi o que apresentou uma frequência mais elevada de comportamentos (N=28), seguido do contexto “Afiliação” (N=17), tendo sido raras as observações nos contextos “Lúdico” (N=2) e “Agonístico” (N=2). Para além disso, segundo o teste de post-hoc de Kruskal-Wallis, os únicos pares de contextos que apresentaram diferenças estatísticas foram “Alimentar” e “Lúdico” e “Alimentar” e “Agonístico” ($p<0,05$).

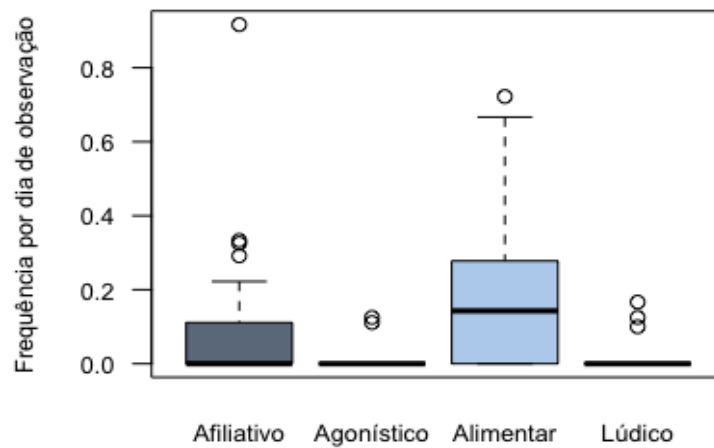


FIGURA 3.12 – Representação gráfica da prevalência de “Observações Condicionadas” de forma inadvertida, nos quatro contextos estudados, na população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, por dia de observação. Os pontos dizem respeito à frequência das observações do comportamento de ensino consideradas *outliers*.

4. DISCUSSÃO

4.1. SÍNTESE DOS RESULTADOS

Este trabalho revelou que a população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, manifesta três tipos de comportamento de ensino intencional (“Atração para um local”, “Instrução” e “Oportunidades Proporcionadas”) e quatro tipos de comportamento de ensino inadvertido (“Atração para um local”, “Imitação”, “Observação Condicionada” e “Oportunidades Proporcionadas”). O contexto foi uma forte influência na frequência com que ocorreram estes comportamentos, tendo a maioria do ensino intencional ocorrido em contexto “Lúdico” e “Afiliação”, e a maioria do ensino inadvertido em contexto “Alimentar” e “Lúdico”. Apesar de em alguns contextos os registos terem sido poucos, foram observados comportamentos dos dois tipos de ensino em todos os contextos considerados. Podemos, assim, distinguir cinco comportamentos de ensino diferentes, dos quais dois podem ser observados quer de forma intencional, quer inadvertida (“Atração para um local” e “Oportunidades Proporcionadas”), e quatro contextos diferentes nos quais é propícia a ocorrência destes dois tipos de ensino (“Afiliação”, “Agonístico”, “Alimentar” e “Lúdico”).

A população de babuíno-hamadrias estudada recorre com maior frequência ao ensino do tipo inadvertido para transmitir novos conhecimentos, sendo o comportamento de “Atração para um local” o mais frequente, ao contrário de “Observação Condicionada” que observámos menos de metade das vezes que o anterior. Quando analisado o efeito do contexto, constatámos que a maioria dos comportamentos de ensino inadvertido ocorrem em contexto “Alimentar” e “Lúdico”, em alguns casos também em contexto “Afiliação”, e só muito raramente em contexto “Agonístico”.

No que diz respeito ao ensino intencional, apesar da população recorrer a este tipo de ensino de forma pouco frequente, o tipo de ensino intencional com maior prevalência na população foi o de “Instrução”, tendo sido observado, na sua maioria, em contexto “Lúdico”. Este contexto foi também o que teve, de um modo geral, um maior número de registos comportamentais de ensino intencional. Em contexto alimentar, por seu lado, nunca ocorreu o comportamento de “Atração para um local”, mas as “Oportunidades Proporcionadas” ocorreram exclusivamente neste contexto.

4.2. A IMPORTÂNCIA RELATIVA DO ENSINO INTENCIONAL *VERSUS* ENSINO INADVERTIDO NA POPULAÇÃO ESTUDADA

O nosso estudo revelou que a população de babuíno-hamadrias, do Jardim Zoológico de Lisboa, demonstra evidências de ensino intencional, apesar dos comportamentos observados terem uma frequência relativamente baixa. Na sua maioria, o ensino nesta população ocorre, pois, de forma inadvertida. Estes resultados vão de encontro ao que havíamos previsto e ao proposto por Lonsdorf (2006) e Matsuzawa et al. (2001), que sugerem que nos primatas cuja descendência passa longos períodos com os adultos, as crias têm oportunidade de aprender a executar atividades importantes para a sua sobrevivência por simples observação, tais como o forrageio ou o uso de ferramentas, não havendo necessidade de investir em ensino ativo e intencional. Este parece ser o caso predominante da população estudada. Ainda assim, o presente estudo é o primeiro relato formal de que existe ensino intencional em babuíno-hamadrias.

Os babuínos-hamadrias, para além de formarem grandes grupos, ainda se organizam de forma hierárquica, o que confere maior complexidade a toda a sua estrutura social, sendo fundamental a aquisição de competências que permitam às crias, para além da sua sobrevivência, a sua integração e aceitação por parte dos outros membros do seu grupo (Schreier 2010). Está demonstrado que a aprendizagem social confere estas competências às crias (Rapaport & Brown 2008). Deste modo, nos babuínos da população em estudo, tal como nos chimpanzés (Inoue-Nakamura & Matsuzawa 1997; Raihani & Ridley 2008), os adultos permitem que as crias adquiram esses conhecimentos deixando-as aproximar-se e observar o que estão a fazer, sem interagirem diretamente com elas, nem alterando o seu comportamento na sua presença. A transmissão inadvertida de conhecimentos parece, pois, ser suficientemente eficaz na aquisição de competências sociais por parte das crias. Contudo, de forma distinta dos chimpanzés, os babuínos-hamadrias podem também alterar o seu comportamento na presença das crias, acelerando o processo de aprendizagem. Há, por isso, nesta espécie, e ao contrário dos chimpanzés, mas à semelhança do mico-leão-dourado, a necessidade de facilitar e acelerar a aprendizagem das crias, pelo menos em certos contextos.

Nos babuínos-hamadrias, as crias têm a possibilidade de permanecer junto da progenitora longos períodos, sendo a díade progenitora-cria a relação com maior tolerância entre os vários tipos de interações possíveis, uma vez que as progenitoras são mais permissivas quanto à presença das crias, enquanto outros membros do grupo não permitem aproximação e as afastam. Assim sendo, esta díade tem fortes possibilidades de proporcionar momentos de aprendizagem social por parte das crias (Russon & Galdikas 1993; Maestripieri et al. 2002; Rapaport & Brown 2008; Jaeggi et al. 2010), muitos deles facilitados pelo ensino intencional, já que este ocorre com alguma frequência em contexto “Afiliativo”. De facto, segundo a teoria de *fitness* inclusivo, o ensino pode ser particularmente vantajoso em indivíduos com relações de parentesco próximas, como em colónias de insetos eusociais ou entre progenitores e crias. Consequentemente, o ensino, em particular o intencional, pode ser considerado uma forma de cuidado parental que promove a sobrevivência da prole e, subsequentemente, o seu sucesso reprodutor (Hamilton 1964; West et al. 2007).

Todavia, em babuíno-hamadrias os cuidados parentais também costumam ser prestados por outros elementos do grupo, não necessariamente aparentados. Há até casos em que as crias fêmeas são raptadas por machos, para posteriormente constituírem OMUs (Kummer 1968). Nestes casos também a aquisição de informações importantes e competências fica assegurada, nem que seja de forma inadvertida. De facto, como foi demonstrado, grande parte dos conhecimentos podem ser ensinados às crias de forma inadvertida, não só pela progenitora, mas também pelos machos e pelos outros elementos do grupo.

4.3. TIPOS DE ENSINO INTENCIONAL E OS CONTEXTOS EM QUE OCORRERAM

4.3.1. “Instrução”

Dos três tipos de ensino intencional observados nesta população, o que registou uma maior frequência foi o comportamento de “Instrução”. Os adultos utilizam a “Instrução” como forma de ensino intencional em situações em que as crias, ao serem atraídas para jogos sociais com outras crias ou com juvenis, é necessário proteger as crias mais novas dos momentos em que a interação se torna mais violenta. Para além disso, este tipo de ensino também foi observado em momentos em que as crias brincavam fora das instalações ou tentavam sair. Estando na presença de visitantes junto à instalação, estas situações podem ser interpretadas como momentos em que as crias ficam mais suscetíveis ao perigo, havendo uma maior necessidade por parte dos adultos de impor regras e de corrigir o comportamento desempenhado pelos mais jovens, para sua segurança. Este comportamento poderá ser fundamental para manter a coesão entre os elementos do grupo, podendo ter impacto, por exemplo, na habilidade dos membros para competir por recursos contra outras OMUSs, ou até clãs (Kummer 1968; Colmenares et al. 2006).

O motivo de este ter sido o comportamento de ensino intencional mais observado pode prender-se no facto de as crias passarem grande parte do seu tempo a interagir e a executar jogos sociais entre elas e com os juvenis, e também devido às tentativas recorrentes de tentarem sair e explorar o ambiente fora da instalação, surgindo inúmeras oportunidades para a expressão deste tipo de comportamento intencional por parte das progenitoras. É de ressaltar que o comportamento de jogo é considerado um indicador de bem-estar animal, sendo que quando os animais se sentem bem, em termos físicos e psicológicos, têm tendência a brincar mais (Held & Špinka 2011). Neste sentido, na sua maioria, este comportamento foi registado em contexto “Lúdico”. Na natureza o número de oportunidades para brincar deverá ser menor do que em cativeiro, uma vez que os animais passam grande parte do dia em busca de alimento ou de locais para pernoitar, tendo de estar atentos aos predadores e aos desafios característicos do seu habitat (Kummer 1995; Swedell 2002). Desta forma, estar num ambiente controlado com ausência de predadores e comida abundante confere aos babuínos a segurança e o tempo necessários para brincar, explorar e expressar comportamentos que na natureza não têm oportunidade para o fazer. Poderá ser a esta a razão por que, em populações selvagens, só há observações ocasionais de ensino intencional (Ransom & Rowell 1972; Altmann 1980; Bolwig 1980).

Em contexto “Afiliativo” o comportamento foi observado menos vezes e em contexto “Alimentar” não obtivemos registos. No entanto, a “Instrução” intencional em contexto alimentar está documentada, pelo menos, em Galinhas-domésticas (*Gallus gallus domesticus*). Nicol & Pope (1996) constataram que as progenitoras na presença das crias e de alimentos que não reconhecem como sendo comestíveis, atraem as crias para longe desses alimentos, dando bicadas no chão na direção de itens alimentares comestíveis. Sugere-se, então, que as progenitoras sejam sensíveis aos erros das crias e que os custos do aumento da intensidade de exibição destes comportamentos sejam equilibrados pelos benefícios de atrair filhotes para alimentos mais seguros (Nicol & Pope 1996).

4.3.2. “Atração para um local”

O segundo comportamento de ensino intencional com maior frequência foi o de “Atração para um local”. Pudemos registrar situações em que as crias foram atraídas pelos adultos ou juvenis para determinado local, como por exemplo, subir para um ponto mais elevado, como o parapeito de uma janela junto ao teto da instalação. Nesta situação, um indivíduo mais velho incentivou uma cria a subir esticando-lhe o braço, batendo com a mão na parede e emitindo sons na sua direção. Observámos também um momento em que o adulto percorreu o trajeto até à janela fazendo pausas enquanto olhava para a cria que o seguia. Este trajeto era mais fácil para a cria percorrer, uma vez que tinha mais pontos de apoio até chegar ao final. Noutras situações a necessidade de chamar a cria estava relacionada com o facto de a cria estar no exterior e mais exposta aos perigos inerentes ao afastamento do grupo. Assim, os adultos emitiam sons e batiam com a mão no chão de modo a captar a atenção da cria para que ela se aproximasse e voltasse para dentro da instalação. Por vezes baixavam-se e viravam-se incentivando a cria a subir para o seu dorso. A execução deste comportamento dá a entender que a cria é ensinada a respeitar um perímetro de segurança, que também poderia ser aprendido sem a ajuda dos adultos, mas mais lentamente e talvez depois de uma má experiência. Este comportamento de “Atração para um local” também foi observado por Franks & Richardson (2006), na espécie de formigas *Temnothorax albipennis*, em que ficou demonstrado que uma formiga líder guia outras até um local onde há alimento, abrindo a marcha para garantir que aquelas que a seguem conseguem acompanhá-la ao longo do trajeto até à comida. Este comportamento é equivalente ao do babuíno que abrandou a velocidade com que percorreu o trajeto para garantir que a cria o conseguia acompanhar até ao final.

Este comportamento intencional de “Atração para um local” permite que as crias aprendam de forma mais fácil e segura como chegar a certos locais da instalação, que podem utilizar para dormir, vigiar o grupo, ou simplesmente comer sem que o alimento lhes seja roubado. Para além disso, permite alertar as crias para a necessidade de se manterem próximas do grupo por forma a garantir a sua segurança. Nesta população a viver em cativeiro este comportamento pode não ser tão determinante para a sobrevivência das crias, uma vez que o grupo não está exposto a tantos perigos como na natureza. Contudo, é importante verificar a prevalência deste comportamento em cativeiro, para eventualmente incluir elementos de enriquecimento ambiental que o promovam, já que em ambiente natural ele pode ter um papel essencial na aprendizagem das crias.

Ainda relativamente à “Atração para um local”, um recurso muito importante para os babuíno-hamadrias é o espaço, uma vez que durante o forrageio percorrem dezenas de quilómetros, porque o alimento se encontra muito disperso pelo habitat que ocupam. Estes movimentos de exploração são elementos vitais do repertório comportamental da espécie e podem ter grandes efeitos no *fitness* dos indivíduos (Whitehead 2010). Para além disso, Whitehead (2010) sugere que o uso do espaço é socialmente aprendido em muitas espécies (Stevick et al. 2002; Guttridge et al. 2009). Por exemplo, os juvenis de tubarão pata-roxa, *Scyliorhinus canicula*, aprendem padrões de movimento diários socialmente (Guttridge et al. 2009), e os juvenis de tartaranhão-ruivo-dos-pauis, *Circus aeruginosus*, parecem seleccionar zonas no seu habitat com maior disponibilidade de presas se caçarem com os adultos e outros juvenis, do que quando caçam sozinhos (Kitowski 2009). Com base nestes exemplos, para os babuíno-hamadrias a prevalência deste comportamento de ensino intencional poderá ser fundamental para que as crias aprendam os padrões de dispersão da espécie, bem como a localização dos recursos. Este comportamento ocorreu nos contextos “Lúdico” e “Afiliativo”, o que faz sentido, tendo em conta as observações descritas anteriormente. Um dos registos foi obtido em contexto “Agonístico”, o qual correspondeu a uma situação em que a cria se encontrava afastada da mãe durante um momento de luta entre machos, e em que a progenitora chamou a cria para junto de si de modo a mantê-la em segurança.

4.3.3. “Oportunidades Proporcionadas”

O comportamento de ensino intencional que obteve um menor número de registos nesta população foi o de “Oportunidades Proporcionadas”, sendo a sua frequência muito menor que a dos restantes comportamentos de ensino intencional. Isto poderá dever-se ao facto deste comportamento ser mais detetável em contexto “Alimentar”, daí haver registos somente neste contexto, e ainda devido ao tipo de alimento distribuído pelos tratadores do Zoo ser relativamente fácil de ingerir. Para além disso, não havendo necessidade de alterar o alimento antes de este ser consumido, permite às crias, desde muito cedo, começar a explorar os alimentos e a ingeri-los sozinhos e em segurança, sem necessidade do auxílio das progenitoras. A transferência de alimentos diretamente às crias é extremamente incomum entre cercopitecos (Fletemeyer 1978; Hauser 1994; Ueno 2005; Zhang et al. 2008). Ainda assim, e apesar de ter sido observado raramente, este comportamento foi registado em momentos em que a progenitora ofereceu alimento à cria, esticando o braço e aproximando-o da boca da cria.

Este comportamento pode ser particularmente importante em situações em que há alimentos desconhecidos e diversificados por perto, pois desta forma a cria aprende a conhecer um novo alimento sem ter de correr o risco associado à ingestão de um alimento desconhecido, permitindo a incorporação de novos alimentos na sua dieta (Ewer 1963). Na natureza, a existência deste tipo de comportamento pode ser determinante para a sobrevivência das crias, uma vez que estas têm contacto com uma grande variedade de recursos alimentares dispersos pelo seu habitat (Schreier 2010).

No macaco-verde (*Chlorocebus aethiops*), as crias que despendem mais de 50% do seu tempo de forrageio em plantas das quais a progenitora se alimentou têm maiores probabilidades de sobrevivência, uma vez que a fase de desmame é associada a taxas de mortalidade elevadas (Hauser 1994). No género *Papio*, as crias passam grande parte do tempo de alimentação nos mesmos locais que as suas progenitoras ocupam para se alimentar. Ocasionalmente, os machos da espécie também toleram a presença de alguns juvenis quando se estão a alimentar.

Nos Suricatas, *Suricata suricatta*, este comportamento de ensino intencional por “Oportunidades Proporcionadas” é fundamental para que as crias consigam adquirir competências para se poderem alimentar sozinhas e sobreviverem na natureza. Os adultos fornecem os alimentos às crias com diferentes tipos de processamento para que estas possam praticar, em segurança, o manuseamento de presas perigosas, e consigam capturá-las sozinhas com sucesso (Thornton & McAuliffe 2006).

É de realçar que, no Jardim Zoológico de Lisboa, quando o alimento é distribuído, durante uma primeira fase o grupo observado fica muito concentrado numa parte da instalação, havendo uma maior probabilidade de as crias serem ocultadas pelos outros indivíduos do grupo, impossibilitando o registo dos seus comportamentos. Numa segunda fase, os animais podem alimentar-se numa área mais dispersa, onde há mais mobiliário, como troncos e plataformas, o que permite às crias rapidamente sair do alcance do observador. Assim, poderá ter havido mais ocorrências deste tipo de comportamento, mas devido à complexidade associada ao momento da alimentação e ao tipo de instalação estas podem não ter sido todas registadas.

Há ainda mais dois tipos de ensino intencional definidos por Hoppitt et al. (2008): “Imitação” e “Oportunidades Condicionadas”. No entanto, não obtivemos qualquer registo destes comportamentos. Isto poderá dever-se à ausência destes comportamentos no repertório comportamental dos babuínos-hamadrias, ou à sua difícil detetabilidade com o método de amostragem utilizado, ou às condições em que o estudo foi realizado. Sugerimos a introdução de um novo tipo de alimento, por exemplo nozes, associada a uma amostragem focal, de modo a tentar detetar a presença destes comportamentos nesta população. Um comportamento expectável que proporcionaria evidências de ensino intencional seria,

na presença das crias, os adultos comerem o novo alimento junto delas, partindo a casca das nozes de forma mais lenta do que quando se encontram sozinhos, ou simplesmente aproximar-se da cria após ter o alimento na sua posse. Hoppitt et al. (2008) também sugere a introdução de novos alimentos de valor nutricional equivalente para testar o comportamento dos adultos relativamente ao fornecimento desses alimentos às crias. Por exemplo, se normalmente os adultos comem os novos alimentos quando estão sozinhos, mas os oferecem às crias quando estas estão presentes, isso irá proporcionar fortes evidências do primeiro critério de ensino intencional definido por Caro & Hauser (1992): a modificação do comportamento do adulto na presença de um observador ingénuo, a cria.

Em suma, os registos comportamentais referidos anteriormente sugerem evidências de ensino intencional na população de babuíno-hamadrias do Jardim Zoológico de Lisboa, uma vez que cumprem os critérios definidos por Caro & Hauser (1992) e que Hoppitt et al. (2008) mencionou como fundamentais para a identificação de ensino intencional. Ou seja, (1) os indivíduos mais velhos (adulto ou juvenil), modificaram o seu comportamento somente na presença das crias ingénuas; (2) os adultos ou juvenis não obtiveram benefícios imediatos derivados da sua mudança comportamental; (3) e, como resultado do comportamento dos adultos ou juvenis, as crias adquiriram conhecimento ou capacidades, como mencionámos anteriormente, de forma mais rápida e/ou mais eficiente do que se tivessem de aprender sozinhas.

É de ressaltar que a definição proposta por Caro & Hauser (1992), na qual baseámos este estudo, não exige evidências de que os adultos detetem e compreendam as dificuldades e as falhas que as crias possuem ao nível das suas capacidades e da informação que possuem. Os adultos devem oferecer informações ativamente às crias, com algum custo para eles próprios e as crias devem beneficiar dessa interação através da aquisição do conhecimento transmitido, sendo que de outra forma, não teria sido possível adquirir esse conhecimento, ou pelo menos não tão rapidamente. Nenhuma afirmação é feita sobre as intenções ou cálculos mentais dos adultos.

Para além disso, é também importante referir que, uma vez que não foi possível adquirir dados para comparar o comportamento das crias com e sem o ensino dos adultos – não houve manipulação dos animais, nem controlo de variáveis ambientais – a interpretação dos resultados e dos comportamentos observados é apenas correlativa e comparativa, face à teoria e estudos publicados, mas não causal.

4.4. TIPOS DE ENSINO INADVERTIDO E OS CONTEXTOS EM QUE OCORRERAM

4.4.1. “Atração para um local”

Sendo o ensino inadvertido o mais frequente na transmissão de informação nesta população, aquele que produziu um maior número de registos foi “Atração para um local”. Os resultados que obtivemos para a população de babuíno-hamadrias do Jardim Zoológico de Lisboa permitem-nos concluir que o comportamento natural dos adultos influencia o das crias, pois estas abandonam inúmeras vezes o local onde estão ou interrompem o que estão a fazer para seguirem os adultos que se deslocam para outras partes da instalação ou para observarem o que estão a fazer naquele momento. As crias sentem-se, pois, atraídas pelo comportamento desempenhado pelos adultos e juvenis, sem que estes as chamem ativamente.

A maioria dos registos comportamentais associados a este comportamento verificaram-se em contexto “Lúdico”. O comportamento de jogo caracteriza-se, de um modo geral, por comportamentos que não são totalmente funcionais, ou seja, há elementos característicos do comportamento que não contribuem para a sobrevivência; ocorrem de forma espontânea, sem pôr em causa a *fitness* dos animais; e são comportamentos repetidos, sem serem, no entanto, estereotipados. Para além disso, são distintos dos comportamentos de jogo exibidos pelos adultos e são executados para o próprio prazer do animal e sem a finalidade de atingir um objetivo específico, sendo a recompensa a expressão do comportamento em si (Held & Špinka 2011). O jogo social, em particular, caracteriza-se por comportamentos de locomoção em grupo, como saltitar e perseguir, por exploração de objetos em grupo e por simulações sexuais e de luta. Este tipo de comportamento é fundamental para o desenvolvimento da coordenação e da musculatura, permitindo às crias desenvolverem competências sociais, como a cooperação, sem exceder certos limites de agressão (Byers & Walker 1995). Para além disso, a base da hierarquia de dominância dos adultos pode ter origem nos grupos de jogo, sendo este comportamento de grande importância por facilitar a integração das crias no grupo e eventualmente o seu sucesso reprodutor. Apesar de a dominância entre crias ser basicamente em função do tamanho corporal, durante o jogo as crias podem quebrar essas barreiras, ganhando experiência social e ficando familiarizadas com diferentes situações de dominância e de submissão, permitindo-lhes estabelecer relações que mais tarde poderão ajudar a manter a unidade do grupo (Dolhinow & Bishop 1970).

O segundo contexto no qual ocorreu um maior número de registos do comportamento de “Atração para um local” foi o contexto “Alimentar”. Este contexto caracteriza-se por situações em que um adulto ou juvenil se desloca para determinado local em busca de alimento, ou com o intuito de se alimentar afastado do grupo, atraindo a atenção da cria inadvertidamente, o que faz com que ela o siga. Laland & Williams (1997) observaram este comportamento de ensino inadvertido em guppies, *Poecilia reticulata*, em que fêmeas da espécie não treinadas nadaram com conspecíficos treinados para se alimentarem e neste processo aprenderam uma rota para uma nova fonte de alimento. Na população em estudo de babuíno-hamadrias também houve casos em que a cria parecia desconhecer um dado local de alimentação, mas aproximava-se e ficava a olhar, permanecendo a sugestão de que ela ficou a conhecer a sua localização. Este comportamento permite às crias descobrir novos sítios onde há alimento (uma vez que os tratadores colocam comida em locais diferentes), e ainda saber do que se estão a alimentar os indivíduos que elas seguem. Este comportamento tem sido observado em outras espécies, como por exemplos em aves e roedores. Há evidências de que as aves tendem a viajar para locais de alimentação nos quais existem outras aves a alimentar-se (Krebs et al. 1972; Avery 1994) e, em ratazanas (*Rattus norvegicus*), basta a presença de um adulto num determinado local de alimentação para incentivar um juvenil a aproximar-se e a comer (Gerrish & Alberts 1995).

Em contexto “Afilativo”, os comportamentos de “Atração para um local” surgiram associados a momentos de alocação e a períodos de descanso de alguns elementos do grupo. Para além da sua função ligada à higiene, a alocação permite estreitar laços entre os elementos do grupo, mantendo a coesão e a harmonia no grupo (Lehmann et al. 2007). Nestes momentos, as crias foram atraídas para junto da progenitora ou de outros elementos do grupo que se encontravam num momento de alocação, ou simplesmente seguiram adultos ou juvenis até locais de repouso. Assim, as crias são ensinadas de forma inadvertida a escolher os melhores locais para descansar.

Por último, os comportamentos de “Atração para um local” associados ao contexto “Agonístico” ocorreram em momentos de luta entre os machos, durante os quais as crias se refugiaram num local seguro, junto a outros indivíduos, depois de observarem os comportamentos dos restantes elementos do grupo.

4.4.2. “Oportunidades Proporcionadas”

“Oportunidades Proporcionadas” foi o segundo tipo de comportamento inadvertido mais frequente, tendo sido registado em momentos em que a cria se alimentou de comida parcialmente processada abandonada pelos adultos, ou seja, em contexto “Alimentar”. Este tipo de comportamento também foi observado em crias de rato-preto, *Rattus rattus*, que roubam alimentos semi-processados à progenitora, nomeadamente pinhas. A prevalência deste comportamento nas crias permite-lhes, tal como o comportamento do mesmo tipo de forma intencional, conhecer os alimentos que são seguros e que devem constar da sua alimentação, sem terem de correr os riscos associados à ingestão de alimentos desconhecidos, como por exemplo, intoxicação ou envenenamento. Em *Papio cynocephalus*, a co-alimentação entre progenitoras e crias ocorre com maior frequência quando a progenitora se alimenta de alimentos difíceis de processar por parte da cria (King 1991). Para além disso, um alimento parcialmente processado é mais facilmente ingerido, não havendo necessidade de despender tempo e energia a preparar o alimento antes de o poder comer. Na população de babuíno-hamadrias estudada este comportamento é mais frequente na sua forma inadvertida, possivelmente, porque é menos dispendioso energeticamente, já que na forma intencional a progenitora teria de alterar o seu comportamento para apresentar os alimentos à cria e teria de prescindir dos alimentos em benefício da cria. O comportamento na sua forma inadvertida tem, assim, a vantagem de permitir ao adulto alimentar-se primeiro, permitindo à cria, ainda assim, beneficiar das porções de alimento que sobrem.

Em espécies, como os suricatas, *Suricata suricatta*, é necessário dispensar tempo, energia e itens alimentares no ensino às crias uma vez que se alimentam de animais venenosos, como o escorpião. As crias necessitam, pois, de aprender a manipular os escorpiões com segurança, pelo que os adultos lhes fornecem escorpiões já sem o ferrão venenoso, ou escorpiões vivos e intactos demonstrando-lhes como se manipulam, dependendo da idade das crias (Thornton & McAuliffe 2006). No caso dos babuínos-hamadrias da população em estudo não há necessidade deste tipo de cuidados, porque o alimento é selecionado e controlado, já que vivem em cativeiro. Na natureza, por terem uma maior variedade de recursos alimentares, poderá tornar-se mais vantajoso o ensino intencional, nos casos em que o alimento necessitar de algum tratamento prévio antes de ser ingerido (Schreier 2010).

Vários estudos revelaram que a aprendizagem social em contexto alimentar ocorre com maior frequência quando os alimentos são raros, tóxicos ou difíceis de processar. Desta forma a aprendizagem social, e nomeadamente o ensino de comportamentos associados aos momentos de alimentação, pode ser mais importante em espécies com dietas muito variadas e/ou repletas de alimentos de difícil manuseamento e processamento, do que em espécies com uma dieta mais restrita e com alimentos mais

fáceis de processar e manusear (Whitehead 1986; Perry & Ordoñez Jiménez 2006; Lonsdorf & Bonnie 2010). Investigações futuras sobre o tema em babuínos-hamadrias a viver em estado selvagem poderão revelar se esta espécie apresenta comportamentos de ensino associados ao momento da alimentação com maior frequência do que os demonstrados em cativeiro, já que na natureza os recursos alimentares disponíveis são mais diversificados e poderá ser vantajoso os indivíduos adultos oferecerem alimento às crias para facilitar a sua aprendizagem. Por outro lado, se o ensino intencional em contexto alimentar fizesse parte do repertório comportamental da espécie, seria de esperar que este estivesse presente também em cativeiro, ainda que em baixa frequência. Por isso, não ter observado este comportamento na população estudada é, pelo menos, indicativo de que este também não deverá existir em condições naturais. Esta dedução pode, no entanto, estar errada se o ensino intencional estiver associado a um alimento, ou categoria de alimentos específica, o qual ausente do cativeiro não permite a expressão do mesmo.

4.4.3. “Imitação”

O comportamento de “Imitação” foi o terceiro tipo de ensino inadvertido mais observado nesta população, e surge associado a momentos em que as crias repetem comportamentos desempenhados por outros indivíduos (Hoppitt et al. 2008). Este comportamento pode observar-se, por exemplo, nas aves que aprendem a produzir novos sons através de imitação vocal (Janik & Slater 2000). Alguns dos comportamentos observados na população de babuíno-hamadrias estudada consistiram em momentos em que as crias se encontravam perto dos juvenis procedendo à repetição dos comportamentos que estes exibiam, como por exemplo, pendurar-se em troncos, trepar para um local de difícil acesso ou beber água do bebedouro. O contexto teve uma forte influência sobre a exibição deste tipo de comportamento, sendo o contexto “Lúdico” aquele no qual obtivemos um maior número de observações. Isto poderá dever-se ao facto de as crias e juvenis passarem uma grande parte do seu tempo em jogo social, criando muitas oportunidades para a ocorrência deste tipo de comportamentos.

As observações registadas em contexto “Alimentar” surgiram em situações em que as crias, estando na presença de vários tipos de alimento, escolheram o mesmo tipo de alimento de que as suas progenitoras se alimentavam. O alimento encontrava-se intacto, pois caso as crias se estivessem a alimentar de restos teríamos de considerar estar perante um comportamento de ensino inadvertido denominado “Oportunidades Proporcionadas”. Em contexto “Afiliação”, as crias realizaram alocação após terem sido vistas a observar a progenitora a catar outro indivíduo. A aquisição de competências a este nível é muito importante, já que a alocação é fundamental, não só por questões de higiene, mas também a nível social, por permitir estabelecer e manter relações entre os elementos do grupo, mantendo a coesão e harmonia na população (Stammbach & Kummer 1982).

4.4.4. “Observação Condicionada”

O ensino inadvertido por “Observação Condicionada” ocorre quando os comportamentos dos adultos expõem as crias a uma relação entre estímulos levando as crias a formar uma associação entre eles. Um dos momentos em que este comportamento surge é quando as crias ingénuas aprendem a reconhecer alimentos comestíveis cheirando a boca dos adultos enquanto estes estão a comer, ou seja, a cria aprende ao criar uma associação entre o cheiro do alimento e o próprio alimento. Nesta população de babuíno-hamadrias, apesar de termos obtido registos nos quatro contextos considerados, este comportamento é mais prevalente em contexto “Alimentar”, uma vez que neste a disponibilidade de

alimentos é grande, e há uma maior variedade de odores para identificar, proporcionando um grande número de oportunidades para que o comportamento de ensino ocorra. Tal como, no comportamento de “Oportunidades Proporcionadas”, neste caso a co-alimentação também deverá ser importante para a aquisição de informação útil neste contexto, pelas mesmas razões citadas anteriormente.

Este comportamento foi observado em várias espécies de roedores como por exemplo em ratazanas, *Rattus norvegicus* (Galef & Stein 1985), no rato-doméstico, *Mus domesticus* (Valsecchi & Galef 1989), no esquilo-da-Mongólia, *Meriones unguiculatus* (Valsecchi et al. 1996) e no rato-espinhoso-do-deserto, *Acomys cahirinus* (McFadyen-Ketchum & Porter 1989). Os indivíduos destas espécies, após detetarem o cheiro de certos alimentos no hálito de conspecíficos, preferem alimentar-se dos alimentos dos quais detetaram o odor, sendo que esta preferência pode durar até semanas (Galef 1989).

Normalmente, este comportamento surge associado ao contexto “Alimentar” (King 1991; Galef & Giraldeau 2001) talvez por ser a associação de estímulos mais fácil de ser observada. No entanto, na presente tese, este comportamento foi observado nos quatro contextos estudados. Estas observações poderão corresponder a momentos em que as crias estão a adquirir outro tipo de informação, para além da informação ao nível da dieta mencionada anteriormente, ou poderá corresponder a momentos em que os adultos ou juvenis (uma vez que o comportamento foi observado também em contexto lúdico e a maior parte das interações neste contexto ocorrerem entre crias e juvenis) se alimentam de algo durante a interação, não tendo sido possível ao observador aceder a essa informação no momento da observação. Mais investigação poderá ser necessária no sentido de esclarecer esta questão. Rapaport & Brown (2008) sublinham a necessidade de futuras investigações neste tipo de comportamento uma vez que se sabe que as crias de Macacos do Velho Mundo podem adquirir informação social em contexto de forrageio e que as crias/juvenis de babuínos em estado selvagem utilizam o olfato para adquirir informação sobre a sua dieta quando cheiram a boca dos adultos (King 1991) enquanto estes se alimentam, tal como demonstrado em ratos (Galef & Stein 1985). No entanto, são necessários mais dados para estudar estas questões e entender que tipo de informação efetivamente é adquirida pelas crias e juvenis. Deste modo, os dados obtidos neste estudo poderão contribuir para o enriquecimento da bibliografia relativamente a este tipo de comportamento, nomeadamente elucidar quanto ao contexto que mais influencia a sua prevalência. Para além disso, a existência de observações que comprovem a existência deste comportamento nesta espécie, é uma mais-valia para o estudo da aprendizagem social nos babuínos.

4.5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ter encontrado evidências de ensino intencional em babuíno-hamadrias, em contexto de cativeiro, e a falta de evidências formais deste comportamento em meio selvagem, pode querer dizer uma de duas coisas: o comportamento é relativamente comum na espécie e relevante em meio selvagem, sendo que a falta de dados revela apenas a falta de estudos orientados para este tema; ou o comportamento é raro em meio selvagem (dado existirem apenas registos ocasionais; Ransom & Rowell 1972; Fletemeyer 1978; Altmann 1980; Bolwig 1980) e, portanto, provavelmente pouco relevante, sendo que tê-lo encontrado em cativeiro será revelador de que em condições propícias – ausência de predadores e comida abundante – os animais têm tempo e oportunidade para expressar variantes mais complexas dos comportamentos de ensino e aprendizagem.

Se a primeira hipótese estiver correta, o presente estudo será o primeiro a revelar evidências de ensino intencional na espécie, e em Macacos do Velho Mundo em geral, podendo servir como referência e guia para estudos na natureza, que poderão incidir sobretudo em observações nos contextos “Lúdico” e “Afilativo”. Se a segunda hipótese estiver correta, o presente estudo estará não só a documentar pela primeira vez a existência de ensino intencional em babuíno-hamadrias, como também a sugerir que a presença de constrangimentos ecológicos em meio selvagem poderá estar a reduzir a expressão desses comportamentos. Se assim for, será interessante investigar quais são as diferenças ecológicas e sociais a moldarem os comportamentos em os Macacos do Velho Mundo e do Novo Mundo, uma vez que o único caso em que há evidências inequívocas de ensino intencional é numa espécie de Macaco do Novo Mundo, o mico-leão-dourado (Rapaport 2011).

Esta ideia vai, no entanto, contra o proposto por Hoppitt et al. (2008), que refere que só quando o ensino inadvertido não for suficientemente eficaz é que é de esperar que se desenvolva o ensino intencional, sendo o ensino inadvertido suficiente para ensinar às crias as regras do grupo e as competências necessárias para sobreviver. Ou seja, poderão ser justamente os constrangimentos ecológicos a favorecer a existência de ensino intencional na natureza, pois nessas condições poderá haver uma maior necessidade de aprender depressa e de forma eficiente, como acontece com os suricatas (*Suricata suricatta*), onde foram encontradas evidências claras de ensino intencional no contexto da manipulação de presas perigosas. Neste sentido, o facto de a maioria dos comportamentos de ensino na população estudada serem do tipo inadvertido pode ser indicador de que em condições onde não há predadores, os alimentos são conhecidos e não há necessidade de procurar alimento e/ou abrigo, contrariamente ao que acontece na natureza, o ensino intencional deixa de ser vantajoso, pois o ambiente estável de cativeiro oferece às crias as condições e o tempo necessário para aprenderem as competências sociais necessárias de forma eficiente. Nesse sentido, o facto de ter sido registado ensino intencional em certos contextos pode significar que esses são os contextos em que as crias correm mais riscos e nos quais há uma maior necessidade de as crias aprenderem determinadas regras ou comportamentos. O contexto lúdico foi aquele em que foi registado o comportamento de ensino intencional com maior frequência e, segundo os dados recolhidos, este é o contexto em que os animais têm maior possibilidade de explorar o meio livremente, de interagir com juvenis e de sair de perto da progenitora, o que os leva a correr mais riscos, daí existir uma maior necessidade por parte dos adultos de, neste contexto, ensinar certas regras ou comportamentos de forma intencional para que as crias aprendam mais rápida e eficazmente.

Para testar as duas hipóteses, seria interessante manipular o ambiente de cativeiro através da introdução de alimentos desconhecidos e/ou mais difíceis de processar e/ou manusear, assim como introduzir enriquecimento ambiental sensorial, recorrendo a odores de predadores. Esta experiência iria permitir perceber se os animais, na presença desses odores, iriam sentir maior ou menor necessidade de

ensinar ativamente as crias a processar o alimento antes de este ser ingerido. Ou seja, poderíamos testar a causalidade entre a maior ou menor ocorrência de ensino intencional e a presença/ausência de constrangimentos ecológicos, o que seria de grande importância.

Seria igualmente esclarecedor estudar o comportamento de ensino em babuíno-hamadrias em diferentes zoos, para saber o quão representativo é este comportamento na espécie. Uma vez que diferentes zoos proporcionam necessariamente diferentes condições, prevê-se que o comportamento possa ter uma maior ou menor prevalência em diferentes zoos e assim esclarecer, também a este nível, quais são as condições ou contextos que favorecem este comportamento.

Por fim, estudar os comportamentos de ensino intencional em populações em liberdade seria de grande interesse de modo a perceber se estes também se expressam nestas populações. Perante os desafios ecológicos que o babuíno-hamadrias enfrentam no seu habitat natural (Kummer 1968), estes comportamentos poderão não ser adaptativos devido a esses constrangimentos, prevalecendo o ensino do tipo inadvertido, ou ser adaptativos devido a esses constrangimentos, como acontece com os suricatas. Compreender tudo isto será até importante para inferir sobre a origem, evolução e prevalência deste comportamento na ordem Primatas, incluindo o ser-humano, onde a vida em sociedade tem diminuído algumas pressões ecológicas, tais como a disponibilidade de alimento e a vulnerabilidade à predação, mas não a necessidade de ensino intencional.

5. ENQUADRAMENTO DO TEMA NO ÂMBITO DA BIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO

5.1. IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO EM BABUÍNO-HAMADRIAS PARA A SUA CONSERVAÇÃO

Os primatas não-humanos têm uma importância fulcral para a dinâmica e sustentabilidade dos ecossistemas em que estão inseridos, e biologicamente são os animais mais aparentados com os seres humanos, oferecendo informação essencial sobre a evolução humana, a sua biologia e o seu comportamento. Para além disso, desempenham um importante papel ao nível da cultura e religião em muitas sociedades, sendo que para alguns povos são uma fonte de subsistência (Koné et al. 2008; Fuentes 2012; Chapman et al. 2013). Segundo dados da IUCN, estima-se que aproximadamente 60% das espécies de primatas estejam ameaçadas devido ao impacto causado pelas atividades humanas e que 75% das populações de espécies de primatas estejam em declínio (Gippoliti & Ethardt 2008).

Relativamente à espécie alvo deste estudo – o babuíno-hamadrias –, a lista vermelha das espécies ameaçadas classifica a espécie como “Quase ameaçada”, sendo que a preservação de populações em cativeiro com o objetivo de posteriormente as devolver ao seu habitat natural, não é algo ainda necessário. No entanto, esta espécie é considerada uma espécie-bandeira de toda a região do Corno de África, que é considerado um hotspot de biodiversidade. As espécies-bandeira são espécies cuja conservação permite preservar outras espécies pertencentes ao mesmo habitat. Deste modo, o babuíno-hamadrias é designado como embaixador para a conservação do seu habitat e da fauna do Nordeste de África e das terras áridas da Arábia, servindo a manutenção de populações ex-situ para fins educativos (Cress 2001).

A nível ecológico, os cercopitecos – grupo do qual faz parte o babuíno-hamadrias – têm um papel muito importante como dispersores de sementes na sua área de distribuição, sendo este papel determinante na regeneração de áreas degradadas (Lambert 2010; Albert et al. 2014). Sendo espécies que percorrem grandes distâncias ao longo do dia, os cercopitecos podem atravessar vários tipos de habitats (Schreier 2010). O facto de terem bochechas (contrariamente a outros Primatas do Velho Mundo) permite-lhes armazenar alimentos, nomeadamente sementes, que acabam por dispersar enquanto se movimentam de um lado para outro (Murray 1975). Consequentemente, os cercopitecos estão, potencialmente, entre os dispersores de sementes mais eficientes em habitats perturbados em África e na Ásia. No entanto, o seu papel é subestimado, porque estas espécies também são tolerantes aos ambientes perturbados e ocupados por humanos e, por causa disso, são frequentemente consideradas pragas, entrando regularmente em conflito com as populações humanas, o que faz com que sejam ativamente perseguidos (Hill & Webber 2010). Assim, mudanças nestas espécies a nível comportamental e ecológico, como consequência da perturbação humana, podem pôr em causa o seu papel enquanto dispersores de sementes, sendo que alterações comportamentais numa só espécie podem alterar a dinâmica de toda uma comunidade ou ecossistema (Wright et al. 2010). Uma vez que as áreas degradadas e ocupadas por humanos estão a aumentar em África e na Ásia, é fundamental identificar quais os agentes dispersores de sementes que conseguem persistir em ambientes alterados e determinar a sua capacidade dispersora nesses ambientes (McConkey et al. 2012). Lambert (2010) realça a importância de reavaliar a gestão de todas as espécies tolerantes a ambientes perturbados, não só as ameaçadas, uma vez que a sua conservação pode ser o primeiro passo para a regeneração dos habitats degradados em África e na Ásia.

Tendo isto em conta, e uma vez que o comportamento alimentar é ensinado às crias, tal como podemos constatar através deste estudo, é provável que os adultos influenciem de forma significativa as escolhas alimentares dos mais novos, nomeadamente ao nível dos frutos que contêm as sementes que

irão ser dispersadas. Ou seja, é de prever que o ensino e a aprendizagem social devam ter um papel importante no comportamento de dispersão de sementes por parte dos babuínos-hamadrias. Neste sentido, estudar o comportamento desta espécie pode ser extremamente relevante, dada a sua importância ao nível do ecossistema em que estes primatas estão inseridos, nomeadamente ao nível da aprendizagem social (animais que adquirem informação social através da observação do comportamento dos outros membros do grupo) e do ensino (animais que transmitem informação social aos outros membros do grupo, inadvertidamente ou intencionalmente). Pesquisas sobre este tema em babuínos seriam, pois, um grande contributo para um melhor entendimento da rede de dispersão de sementes. Para além disso, entender o comportamento dos dispersores de sementes é essencial para poder prever as consequências do seu declínio nas espécies de plantas (Sutherland 1998).

5.2. CONTRIBUIÇÃO DO ESTUDO DA APRENDIZAGEM SOCIAL/ENSINO PARA A CONSERVAÇÃO DE POPULAÇÕES IN-SITU – O CONFLITO HOMEM-BABUÍNO

Por meio de estratégias adequadas de conservação e gestão da vida selvagem, pretende-se preservar as espécies e os seus habitats – o que com o aumento da pressão humana sobre o mundo selvagem se tem vindo a tornar cada vez mais difícil (Rapaport & Ruiz-Miranda 2002). Para tornar as estratégias de conservação mais eficientes e bem-sucedidas, é, portanto, de extrema importância conhecer a biologia e ecologia das espécies. Os projetos em conservação poderão ter mais sucesso se houver um conhecimento mais aprofundado sobre como os animais tomam decisões adaptativas. Desta forma, o estudo do comportamento é um elemento de informação e decisão bastante relevante, pois a principal forma de interação do indivíduo com o ambiente que o rodeia manifesta-se através do seu comportamento (Whitehead 2010). Deste modo, o conhecimento da natureza dos comportamentos e os padrões comportamentais das populações pode ser considerado crucial na gestão e conservação das espécies (Shepherdson 1994).

Sabe-se que os comportamentos e padrões comportamentais podem ser transmitidos geneticamente ou por aprendizagem social (Sutherland 1998; Danchin et al. 2004). A aprendizagem social tem grande influência no comportamento dos animais, podendo levar à rápida dispersão de novos comportamentos nas populações, os quais podem ter consequências positivas, neutras ou negativas: podem conduzir ao sucesso ecológico das populações, à difusão de comportamentos sem função adaptativa ou à difusão de comportamentos deletérios (Cavalli-Sforza et al. 1982; Giraldeau et al. 2002; Blanchet et al. 2010).

No caso dos babuínos-hamadrias em estado selvagem, há populações que vivem perto de áreas urbanas e invadem campos agrícolas entrando em confronto com as populações humanas (Boug et al. 2017). Este tipo de comportamento desempenhado pelos babuínos-hamadrias pode ser aprendido socialmente, o que vai ter uma forte influência na rapidez com que o comportamento se espalha, pois, a aprendizagem social acelera o processo de aquisição de comportamentos (Giraldeau et al. 2002; Danchin et al. 2004; Rapaport & Brown 2008). Para além dos primatas, há outras espécies que aprendem a utilizar recursos que são resultado da presença humana, podendo este novo comportamento levar a que os animais passem a ser considerados pestes ou perigosos (Whitehead 2010). Exemplo disso é o caso do elefante-africano (*Loxodonta sp.*). Este caso ilustra como o estudo da aprendizagem social pode ser útil para a conservação e gestão de populações em ambiente selvagem. No Quênia, no Parque Nacional Amboseli, as populações de elefantes entram regularmente em confronto com os povos indígenas, uma vez que invadem os campos agrícolas e destroem as plantações, fazendo com que muitos sejam mortos durante estas invasões (Obanda et al. 2008). De modo a tentar encontrar forma de proteger, não só os elefantes, mas também os campos de cultivo, que para muitos povos são a sua fonte de subsistência,

Patrick Chiyo e os seus colegas foram tentar compreender este comportamento desempenhado pelos elefantes e encontraram evidências de que a aprendizagem social pode ter um papel muito importante nas invasões levadas a cabo pelos elefantes aos campos de cultivo (Chiyo et al. 2012). Os investigadores observaram que quando os machos adultos dispersam do grupo natal e se associam a outros machos que invadem campos de cultivo, têm maiores probabilidades de exibir o mesmo comportamento, sendo que este efeito é mais pronunciado quando os elefantes demonstradores são mais velhos. Ou seja, os elefantes parecem estar a aprender este comportamento com indivíduos mais velhos, sendo a aprendizagem social determinante para a permanência e difusão deste comportamento na população de elefantes africanos. Segundo os mesmos investigadores, uma vez que a aprendizagem social tem um importante papel na transmissão da informação social nesta espécie, uma forma de aplicar este conhecimento à conservação seria: caso fosse elaborado um plano que permitisse fornecer aos elefantes fontes de alimento alternativas, os esforços deveriam incidir sobre os machos mais velhos, visto que estes são considerados indivíduos modelo pelos mais novos. O objetivo é encontrar medidas para minimizar os danos para os animais e maximizar a produção agrícola.

O comportamento de forrageio já tem sido manipulado em algumas espécies para aumentar as suas probabilidades de sobrevivência, particularmente através do uso de estações de alimentação (Helender 1978). Numa espécie Veado-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*), espécie nativa americana, Henke (1997) demonstrou que os animais em áreas protegidas podem ser condicionados a alimentar-se em estações de alimentação a qualquer altura do dia, embora se saiba que os ciclos diurnos e as condições meteorológicas influenciam os padrões de forrageio da espécie. As estações de alimentação providenciam uma fonte alimentar alternativa, sendo utilizadas não só para aumentar a disponibilidade de alimento, mas também para treinar animais a alimentarem-se de um novo tipo de alimento, para treinar a aversão a um tipo de alimento associado com o declínio da população (como por exemplo, campos de colheitas ou um recurso alimentar resultante da poluição humana, com características tóxicas ou nocivas) ou para treinar os animais a evitar áreas de risco. Para espécies que se alimentam em grupo, estas estações podem servir de chamariz atraindo as espécies para novas áreas onde se poderão alimentar (Kear 1990).

Estes exemplos poderão servir de inspiração à criação de medidas *in-situ* que permitam também mitigar o conflito entre os babuínos e as populações humanas. Desta forma, uma sugestão a este nível seria implementar um plano para o fornecimento de estações de alimentação – à semelhança das usadas no veado-de-cauda-branca – em regiões afetadas pelas invasões dos babuínos. Sugerimos que seja tido em atenção o papel da aprendizagem social/ensino, de modo a aumentar as probabilidades de sucesso da intervenção, pois tal como nos elefantes, nos babuínos também poderá haver indivíduos que possuem a capacidade de influenciar mais eficazmente o comportamento de indivíduos mais novos, nomeadamente ao nível da dieta. Por exemplo, as progenitoras poderão influenciar a dieta das crias, oferecendo-lhes alimento (ensino intencional) ou permitindo que estas cheirem o seu olfato enquanto se alimentam (ensino inadvertido), tal como observámos neste estudo. Através da atração das progenitoras para as estações de alimentação, estas transmitiriam a informação às crias, que aprenderiam mais rapidamente a utilizar e a localizar estas novas fontes de alimento do que se tivessem de aprender sozinhas. Contudo, como esta espécie é caracterizada por uma hierarquia de dominância forte liderada por machos e não por fêmeas (Kummer 1968), não é certo que perante as estações de alimentação os machos deixassem que os indivíduos subordinados (fêmeas, juvenis, crias e machos seguidores) se alimentassem livremente (Sapolsky & Share 2004). Por isso, é determinante conhecer a dinâmica dos grupos sociais de babuíno-hamadrias, para aumentar as chances de sucesso de uma possível intervenção ao nível da gestão e conservação de populações desta espécie *in-situ*.

5.3. CONTRIBUIÇÃO DO ESTUDO DA APRENDIZAGEM SOCIAL/ENSINO PARA A CONSERVAÇÃO DE POPULAÇÕES EX-SITU

Os Jardins Zoológicos têm um importante papel ao nível da conservação de espécies ameaçadas de extinção, para o qual contribuem e colaboram através da educação das populações, da investigação científica e da implementação de medidas de conservação a nível local, europeu e mundial. Os zoológicos têm como missão manter nos seus espaços populações de espécies geneticamente saudáveis e garantir o seu bem-estar e reprodução, estando a sobrevivência de algumas espécies dependentes das populações mantidas nestas instituições, funcionando como verdadeiras Arcas-de-Noé (Hutchins et al. 2003).

Entre as estratégias de conservação da vida selvagem que são utilizadas atualmente encontra-se a reintrodução na natureza de espécimes nascidos e/ou mantidos sob cuidados humanos, durante períodos de tempo mais ou menos consideráveis. O *fitness* individual dos animais que são alvo de reintrodução tem sido uma preocupação deste tipo de programas de conservação. As dificuldades de adaptação dos animais aos habitats de reintrodução, nomeadamente, na obtenção de alimento, na evitação e fuga a predadores, na adequação e sucesso das estratégias reprodutivas, entre outros, têm sido apontadas como principais fatores de insucesso neste tipo de programas (Whitehead 2010). O programa de reintrodução do órix-da-Arábia (*Oryx leucoryx*), implementado em 1982, permitiu o retorno da espécie ao seu habitat natural 10 anos depois de estar extinto na natureza, sendo considerado um dos programas de reintrodução mais bem-sucedidos e melhor estudados (Spalton et al. 2002). Vários investigadores estudaram a forma como os animais reintroduzidos tomavam decisões ao nível do forrageio, tendo encontrado evidências de que a aprendizagem social é uma das estratégias de forrageio presentes nesta espécie, o que terá favorecido o sucesso da reintrodução (Tear et al. 1997).

Owen-Smith (2003) salienta, também, o importante papel da aprendizagem na capacidade de adaptação dos animais a novos ambientes e às mudanças das condições ambientais. Uma rápida aprendizagem aumenta as probabilidades de a população sobreviver e crescer. A aprendizagem social, mais concretamente, é uma importante forma de aprender sobre um novo ambiente e de forma mais rápida do que se tivesse de fazê-lo individualmente. Isto acontece porque indivíduos da mesma espécie partilham as mesmas necessidades ecológicas e, portanto, as escolhas de uns são bons indicadores do que poderá ser adequado para outros (Danchin et al. 2004; Blanchet et al. 2010).

Neste sentido, alguns autores têm sugerido que através da aprendizagem social é possível aumentar o sucesso de animais criados em cativeiro que são libertados na natureza (Suboski & Templeton 1989; Griffin 2004). Assim, tem-se procurado facilitar processos de aprendizagem em cativeiro, de modo a aumentar o seu *fitness* na passagem de um ambiente relativamente protegido, sob cuidados humanos, para a necessária, e difícil, sobrevivência em meio selvagem (Shepherdson 1994). Uma das possibilidades é utilizar a aprendizagem social para treinar os animais a responder a ameaças desconhecidas em cativeiro, como por exemplo, predadores (Griffin 2004). Por exemplo, no caso do cão-da-pradaria-de-rabo-preto (*Cynomys ludovicianus*), um ano depois da libertação na natureza de animais criados em cativeiro, aqueles que tiveram a oportunidade de aprender, com adultos experientes, a reconhecer os predadores tiveram uma taxa de sobrevivência quase duas vezes mais elevada do que aqueles juvenis que não tiveram a oportunidade de ser treinados para reconhecer predadores (Shier & Owings 2007), demonstrando que a informação adquirida socialmente pode trazer vantagens ao nível da sobrevivência e aumentar as probabilidades de sucesso dos programas de conservação.

Relativamente à conservação de primatas, Custance et al. (2002), refere que a aplicação mais direta do estudo da aprendizagem social na conservação de primatas parece ser, também, a sua utilização como método para o treino de capacidades que permitam aos animais estar preparados para os desafios que o habitat da reintrodução irá proporcionar. Assim sendo, para reforçar os comportamentos adaptativos presentes nos animais reintroduzidos, o ideal seria que os animais que já foram

reintroduzidos com sucesso e que expressam comportamentos saudáveis e funcionais tivessem contacto com animais que estão prestes a ser reintroduzidos para que os comportamentos dos primeiros possam ser aprendidos pelos segundos. Isto tem particular interesse quando os comportamentos específicos de um grupo, socialmente aprendidos, resultado de adaptações locais, são a essência da cultura de uma população, e conservar esses comportamentos permite conservar essa variação cultural, que é tão importante quanto a variação genética (Cavalli-Sforza et al. 1982; Danchin et al. 2004). Este é o caso do uso de ferramentas em chimpanzés (*Pan troglodytes*) e de fontes termais nos macacos do Japão (*Macaca fuscata*) (Whitehead 2010). Assim, todo o processo de aprendizagem social e, conseqüentemente, a cultura, irão ter um forte impacto na forma como os animais interagem com o seu meio ambiente e com os seres humanos, e, por fim, como nós poderemos gerir e conservar as suas populações (Cavalli-Sforza et al. 1982; Blanchet et al. 2010).

Estudos sobre a aprendizagem social têm também especial relevância para os animais a viverem em parques zoológicos, pois, para além de se aumentar o conhecimento sobre as espécies, poderão também ser úteis na identificação de novos veículos de enriquecimento ambiental, os quais podem ser considerados ferramentas de incremento de *fitness*, na perspectiva de uma possível necessidade de reintrodução dos animais na natureza. Este conhecimento é imprescindível para que o manejo dos animais seja o mais correto possível quando estão sob cuidados humanos (Shepherdson 1994).

5.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS SOBRE O CONTRIBUTO DO ESTUDO DA APRENDIZAGEM SOCIAL/ENSINO PARA A CONSERVAÇÃO

Concluindo, estudar a forma como os animais aprendem, assim como estudar qualquer outro comportamento, é sempre importante para a conservação. Primeiro porque o objetivo da conservação não é apenas conservar os animais vivos, é conservar também os seus comportamentos (Cavalli-Sforza et al. 1982).

Apesar de não haver perspectivas de reintrodução de babuínos-hamadrias na natureza, o facto de haver populações em conflito com o Homem na sua área de distribuição é preocupante para o futuro da espécie, podendo levar ao declínio das populações (Admassu et al. 2014). Por isso, descobrir que os babuínos têm várias formas de aprender/ensinar diz-nos que, quando os temos em cativeiro, devemos proporcionar-lhes o ambiente o mais enriquecido possível, para que estes comportamentos se possam expressar.

Depois, se estes comportamentos se puderem expressar, é bem possível que as populações de babuínos em cativeiro sejam mais felizes (bem-estar) e mais estáveis (a nível das suas relações de dominância) (Held & Špinka 2011). Se as crias tiverem inúmeras oportunidades para aprender os comportamentos típicos da espécie, assim como a viver em cativeiro, é possível que se tornem adultos mais saudáveis, tanto fisicamente como psicologicamente e, portanto, também mais aptos para uma possível reintrodução. Para além disso, e como foi mencionado, os animais podem ser treinados, por aprendizagem social, para a vida em liberdade, se uma reintrodução vier a ser necessária, sendo que esse treino poderá beneficiar do tipo de ensino que a espécie pratica em cativeiro.

Assim, é fundamental que haja um conhecimento cada vez mais amplo acerca dos comportamentos de ensino e de aprendizagem, não somente de modo a garantir as melhores condições possíveis às espécies a viverem em parques zoológicos, mas também para o caso de uma possível reintrodução de animais na natureza. Conhecer e compreender o processo de aprendizagem das espécies proporcionará uma melhor preparação para uma possível reintrodução.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS*

- Abegglen, J. J. 1984. On socialization in hamadryas baboons. Associated University Presses, London.
- Admassu, M., Y. Mamo, and A. Bekele. 2014. Abundance of hamadryas baboon (*Papio hamadryas hamadryas*) and conflict with humans in Awash. *International Journal of Biodiversity and Conservation* **6**:200-209.
- Albert, A., K. McConkey, S. Tommaso, and M. C. Huynen. 2014. The value of disturbance-tolerance in cercopithecinae monkeys as seed dispersers in degraded habitats. *Biological Conservation* **170**:300-310.
- Al-Safadi, M. M. 1994. The Hamadryas Baboon, *Papio hamadryas* (Linnaeus, 1758) in Yemen (Mammalia: Primates: Cercopithecidae). *Zoology in the Middle East* **10**:5-16.
- Altmann, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods **49**(3/4):227-267.
- Altmann, J. 1980. Baboon Mothers and Infants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Avery, M. L. 1994. Finding good food and avoiding bad food: does it help to associate with experienced flock mates? *Animal Behaviour* **48**:1371-1378.
- Barnard, C. J. 2004. *Animal Behaviour: Mechanism, Development, Function and Evolution*. Pearson Education, New Jersey.
- Barnett, S. A. 1968. The 'instinct to teach'. *Nature* **220**:747-749.
- Biquand, S., V. Biquand-Guyot, A. Bout, and J. P. Gautier. 1992. The distribution of *Papio hamadryas* in Saudi Arabia: ecological correlates and human influence. *International Journal of Primatology* **13**:223-243.
- Blanchet, S., J. Clobert, and E. Danchin. 2010. The role of public information in ecology and conservation: An emphasis on inadvertent social information. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1195**:149-168.
- Bolwig, N. 1980. Early social development and emancipation of *Macaca nemestrina* and species of *Papio*. *Primates* **21**:357-375.
- Boug, A., M. Z. Islam, T. Iwamoto, A. Mori, A. Yamane, and A. L. Schreier. 2017. The relationship between artificial food supply and natural food selection in two troops of commensal Hamadryas Baboons *Papio hamadryas* (Mammalia: Primates: Cercopithecidae) in Saudi Arabia. *Journal of Threatened Taxa* **9**(10):10741-10756.
- Butovskaya, M. L., V. G. Chalyan, and N. V. Meishvili. 2013. Reconciliation in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*): Testing the relationship quality hypothesis. *Neuroscience and Behavioral Physiology* **43**(4):492-496.
- Byers, A., and C. Walker. 1995. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. *American Naturalist* **146**:25-40.

*As referências/citações seguem as normas da revista científica *Conservation Biology*.

- Caro, T. M. 1980. Predatory behaviour in domestic cat mothers. *Animal Behaviour* **74**:128-147.
- Caro, T. M., and M. D. Hauser. 1992. Is there teaching in nonhuman animals? *Quarterly Review of Biology* **67**:151-174.
- Cavalli-Sforza, L. L., M. W. Feldman, K. H. Chen, and S. M. Dornbusch. 1982. Theory and observation in cultural transmission. *Science* **218**:19-27.
- Chalyan, V. G., and N. V. Meishvili. 2001. Hierarchical relationships in free-ranging hamadryas baboon males. *Baltic Journal of Laboratory Animal Science* **11**:74-80.
- Chalyan, V. G., and N. V. Meishvili. 2003. Study of social structure in free-ranging hamadryas baboons. *Anthropologie* 1-2,25-30.
- Chapman, C. A., T. R. Bonnell, J. F. Gogarten, J. E. Lambert, P. A. Omeja, D. Twinomugisha, M. D. Wasserman, and J. M. Rothman. 2013. Are primates ecosystem engineers? *International Journal of Primatology* **34**:1-14.
- Cheney, D. L., and R. M. Seyfarth. 2007. *Baboon Metaphysics: The Evolution of a Social Mind*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cheney, D. L., R. M. Seyfarth, J. Fischer, J. Beehner, T. Bergman, S. E. Johnson, D. M. Kitchen, R. A. Palombit, D. Rendall, and J. B. Silk. 2004. Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana. *International Journal of Primatology* **25**:401-428.
- Chiyo, P. I., C. J. Moss, and S. C. Alberts. 2012. The influence of life history milestones and association networks on crop-raiding behavior in male African elephants. *Plos One* **7**.
- Chowdhury, S., M. Pines, J. Saunders, and L. Swedell. 2015. The adaptive value of secondary males in the polygynous multi-level society of hamadryas baboons. *American Journal of Physical Anthropology* **158**:501-513.
- Colmenares, F. 2004. Kinship and its impact on social behavior in multileveled societies. Pages 242–270 in B. Chapais, and C. M. Berman, editors. *Kinship and behavior in nonhuman primates*. Oxford University Press, Oxford.
- Colmenares, F., M. M. Esteban, and F. Zaragoza. 2006. One-male units and clans in a colony of hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*): effect of male number and clan cohesion on feeding success. *American Journal of Primatology* **68**:21-37.
- Cress, D. 2001. *Papio hamadryas*. World Association of Zoos and Aquariums, Switzerland. Available from <http://www.waza.org/en/zoo/visit-the-zoo/primates-1254385523/monkeys-1254385523/papio-hamadryas> (accessed December 2017).
- Curio, E. 1988. Cultural transmission of enemy recognition by birds. In *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives* 75–97.
- Custance, D. M., A. Whiten, and T. Fredman. 2002. Social learning and primate reintroduction. *International Journal of Primatology* **23**:479-499.
- Danchin, E., and R. H. Wagner. 2010. Inclusive heritability: Combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture. *Oikos* **119**: 210-218.
- Danchin, E., L. Giraldeau, and F. Cézilly. 2008. *Behavioural ecology: an evolutionary perspective on behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., L. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**:487-491.

- Dolhinow, P. J., and N. Bishop. 1970. The development of motor skills and social relationships among primates through play. *Minnesota Symposium on Child Psychology* **4**:141-198.
- Doligez, B., E. Danchin, and J. Clobert. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* **297**:1168-1170.
- Doligez, B., T. Pärt, E. Danchin, J. Clobert, and L. Gustafsson. 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology* **73**:75–87.
- Dube, A. 2013. Visual and tactile communication of a captive hamadryas baboon group (*Papio hamadryas hamadryas*) with special regard to their intentionality. Thesis. Martin Luther University Halle-Wittenberg, Germany.
- Dugatkin, L. A. 2014. The Evolution of Behavior. Pages 32-42 in L. Dugatkin, editor. *Principles of Animal Behaviour*. 3rd edition. W. W. Norton & Company, New York, London.
- Dunbar, R. 1998. The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **6**:178-190.
- Ewer, R. F. 1963. The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **20**:570-607.
- Ewer, R. F. 1969. The 'instinct to teach'. *Nature* **222**:698.
- Fischer, J., and T. Price. 2017. Meaning, intention, and inference in primate vocal communication. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **82**:22-31.
- Fletemeyer, J. R. 1978. Communication about potentially harmful foods in free-ranging chacma baboons, *Papio ursinus*. *Primates* **19**:223-226.
- Franks, N. R., and T. Richardson. 2006. Teaching in tandem-running ants. *Nature* **439**:153.
- Franz, M., and L. J. Matthews. 2010. Social enhancement can create adaptive, arbitrary and maladaptive cultural traditions. *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 3363-3372.
- Freeberg, T. M. 2000. Culture and courtship in vertebrates: A review of social learning and transmission of courtship systems and mating patterns. *Behavioural Processes* **51**:177-192.
- Fuentes, A. 2012. Ethnoprimateology and the anthropology of the human-primate interface. *Annual Review of Anthropology* **41**:101-117.
- Galef, B. G. 1989. Enduring social enhancement of rats' preferences for the palatable and the piquant. *Appetite* **13**:81–92.
- Galef, B. G. 1996. Social enhancement of food preferences in Norway rats: A brief review. Pages 49-64 in C. M. Heyes and B. G. Galef, editors. *Social learning in animals: The roots of culture*. Academic Press, San Diego.

- Galef, B. G., and L. A. Giraldeau. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* **61**:3-15.
- Galef, B. G., and M. Stein. 1985. Demonstrator influence on observer diet preference: analyses of critical social interactions and olfactory signals. *Animal Learning and Behavior* **13**:31–38.
- Gerrish, C. J., and J. R. Alberts. 1995. Different influence of adult and juvenile conspecifics on feeding by weanling rats (*Rattus norvegicus*): a size-related explanation. *Journal of Comparative Psychology* **109**:61-67.
- Gippoliti, S., and T. Ehardt. 2008. *Papio hamadryas*. The IUCN Red List of Threatened Species. Available from <http://www.dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T16019A5354647.en>. (accessed November 2016).
- Giraldeau, L. A., T. J. Valone, and J. J. Templeton. 2002. Potential disadvantages of using socially-acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **357**:1559-1566.
- Griffin, A. S. 2004. Social learning about predators: A review and prospectus. *Learning & Behavior* **32**:131-140.
- Guttridge, T. L., A. A. Myrberg, I. F. Porcher, D. W. Sims, and J. Krause. 2009. The role of learning in shark behaviour. *Fish & Fisheries* **10**:450-469.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* **7**:1-52.
- Hauser, M. D. 1994. The transition to foraging independence in free-ranging vervet monkeys. Pages 165-202 in M. Mainardi and B. G. Galef, editors. *Ontogeny of social transmission of food preferences in mammals: Basic and applied research*. Harwood Academic Press, Reading, UK.
- Held, S. D. E., and M. Špinka. 2011. Animal play and animal welfare. *Animal Behaviour* **81**(5):891-899.
- Helender, B. 1978. Feeding white-tailed sea eagles in Sweden. Pages 149-159 in S. A. Temple, editor. *Endangered Birds: Management Techniques for Preserving Threatened Species*. Croom Helm, Wisconsin.
- Henke, S. E. 1997. Do white-tailed deer react to the dinner bell? An experiment in classical conditioning. *Wildlife Society Bulletin* **25**:291-295.
- Henzi, S.P., P. M. R. Clarke, C. P. van Schaik, G. R. Pradhan, and L. Barrett. 2010. Infanticide and reproductive restraint in a polygynous social mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**:2130-2135.
- Hill, C. M., and A. D. Webber. 2010. Perceptions of nonhumans primates in human-wildlife conflict scenarios. *American Journal of Primatology* **72**:919-924.

- Hoppitt, W. J. E., G. R. Brown, R. Kendal, L. Rendell, A. Thornton, M. M. Webster, and K. N. Laland. 2008. Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:486-493.
- Hrdy, S. B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* **1**:13-40.
- Hutchins, M., S. F. Craig, D. A. Thoney, and N. Schlager. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia. 2nd edition. Protostomes **2**. Gale Group, Farmington Hills.
- Inoue-Nakamura, N., and T. Matsuzawa. 1997. Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* **111**:159-173.
- Ions V. 1982. Egyptian mythology. Peter Bedrick Books, New York.
- Jaeggi, A.V., L. P. Dunkel, M. A. van Noordwijk, S. A. Wich, A. A. L. Sura, and C. P. van Schaik. 2010. Social learning of diet and foraging skills by wild immature Bornean orangutans: Implications for culture. *American Journal of Primatology* **72**(1):62-71.
- Janik, V. M., and P. J. B. Slater. 2000. The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour* **60**:1-11.
- Jolly, C. 1993. Species, subspecies, and baboon systematics. Pages 67-107 in W. H. Kimbel and L. B. Martin, editors. *Species concepts, and primate evolution*. Plenum Press, New York.
- Jolly, C., and J. Phillips-Conroy. 2003. Testicular size, mating system, and maturation schedules in wild anubis and hamadryas baboons. *International Journal of Primatology* **24**(1):125-142.
- Kamal, K. B., A. M. Ghandour, and P. F. Brian. 1994. Studies on new geographical distribution of Hamadryas Baboons *Papio hamadryas* in the western region of Saudi Arabia. *Journal of the Egyptian Veterinary Medical Association* **54**:81-89.
- Kameda, T., and D. Nakanishi. 2002. Cost-benefit analysis of social/cultural learning in a non-stationary uncertain environment: An evolutionary simulation and an experiment with human subjects. *Evolution and Human Behavior* **23**:373-393.
- Kear, J. 1990. *Man and Wildfowl*. T. and A. D. Poyser, London.
- King, B. 1991. Social information transfer in monkeys, apes, and hominids. *American Journal of Physical Anthropology* **34**(13):97-115.
- Kitowski, I. 2009. Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *Journal of Ethology* **27**:327-332.
- Koné, I., J. E. Lambert, J. Refisch, and A. Bakayoko. 2008. Primate seed dispersal and its potential role in maintaining useful tree species in the Taï region, Côte-d'Ivoire: Implications for the conservation of forest fragments. *Tropical Conservation Science* **1**:293-306.

- Kopp, G. H., C. Roos, T. M. Butynski, D. E. Wildman, A. N. Alagaili, L. F. Groeneveld, and D. Zinner. 2014. Out of Africa, but how and when? The case of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Journal of Human Evolution* **76**:154-164.
- Krebs, J. R., M. H. MacRoberts, and J. M. Cullen. 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major*: an experimental study. *Ibis* **114**:507-530.
- Kummer, H. 1968. Social Organisation of Hamadryas Baboons. A Field Study. Karger, Basel and University Press, Chicago.
- Kummer, H. 1984. From laboratory to desert and back: a social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour* **32**:965-971.
- Kummer, H. 1995. In quest of the sacred baboon: a scientist's journey. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Kummer, H., and F. Kurt. 1965. A comparison of social behavior in captive and wild hamadryas baboons. *The Baboon in Medical Research* **1**:65-80.
- Kummer, H., A. A. Banaja, A. N. Abo-Khatwa, and A. M. Ghandour. 1981. Mammals of Saudi Arabia: primates: a survey of Hamadryas Baboons in Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia* **3**:441-471.
- Kummer, H., A. A. Banaja, A. N. Abo-Khatwa, and A. M. Ghandour. 1985. Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian Hamadryas Baboons. *Folia Primatologica* **45**:1-8.
- Laland, K. N. 2008. Animal cultures. *Current Biology* **18**:366-70.
- Laland, K. N., and K. Williams. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour* **53**:1161-1169.
- Lambert, J. E. 2010. Primate seed dispersers as umbrella species: a case study from Kibale National Park, Uganda, with implications for Afrotropical forest conservation. *American Journal of Primatology* **71**:1-16.
- Lawrence, J. M., and M. Cords. 2012. Old World Monkeys. *Nature Education Knowledge* **3**(7):13.
- Leadbeater, E., and L. Chittka. 2007. The dynamics of social learning in an insect model, the bumblebee (*Bombus terrestris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**:1789-1796.
- Lehmann, J., A. H. Korstjens, and R. I. M. Dunbar. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour* **74**(6):1617-1629.
- Lemasson, A., R. A. Palombit, and R. Jubin. 2008. Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:1027-1035.
- Lonsdorf, E. V. 2006. What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? *Animal Cognition* **9**:36-46.

- Lonsdorf, E. V., and K. E. Bonnie. 2010. Opportunities and constraints when studying social learning: Developmental approaches and social factors. *Learning & Behavior* **38**:195-205.
- Lopez-Alvarenga, J. C., R. A. Bastarrachea, C. Triplitt, A. O. Chavez, V. S. Voruganti, M. M. Leland, F. Folli, R. A. DeFronzo, and A. G. Comuzzie. 2006. Rate of insulin-mediated glucose disposal is correlated with body fat percentage and waist circumference in baboons. *Obesity Research* **14**:210.
- Lovejoy, C. O. 1981. The origin of man. *Science* **211**:341-350.
- Maestripieri, D. 1995. Maternal encouragement in nonhuman primates and the question of animal teaching. *Human Nature* **6**:361-378.
- Maestripieri, D., S. K. Ross, and N. L. Megna. 2002. Mother-infant interactions in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): Spatial relationships, communication and opportunities for social learning. *Journal of Comparative Psychology* **116**(3):219-227.
- Matsuzawa, T., D. Biro, T. Humle, N. Inoue-Nakamura, R. Tonooka, and G. Yamakoshi. 2001. Emergence of culture in wild chimpanzees: education by master-apprenticeship. Pages 557-574 in T. Matsuzawa, editor. *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*. Springer, Berlin.
- McConkey, K. R., S. Prasad, R. T. Corlett, A. Campos-Arceiz, J. F. Brodie, H. Rogers, and L. Santamaria. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* **146**:1-13.
- McFadyen-Ketchum, S. A., and R. H. Porter. 1989. Transmission of food preferences in spiny mice (*Acomys cahirinus*) via nose-mouth interaction between mothers and weanlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**(1):59.
- Mery, F., S. A. M. Varela, E. Danchin, S. Blanchet, D. Parejo, I. Coolen, and R. H. Wagner. 2009. Public Versus Personal Information for Mate Copying in an Invertebrate. *Current Biology* **19**(9):730-734.
- Meunier, H., J. Prieur, and J. Vauclair. 2013. Olive baboons communicate intentionally by pointing. *Animal Cognition* **16**:263-155.
- Moore, R. 2013. Social learning and teaching in chimpanzees. *Biology & Philosophy* **28**:879-901.
- Moritz, G. L., N. J. Dominy, and S. Ikram. 2010. Baboons, stable isotopes, and the location of Punt. American Research Center in Egypt's. 61st Annual Meeting. California, Oakland.
- Murray, P. 1975. The role of cheek pouches in cercopithecine monkey adaptative strategy. Pages 151-194 in R. H. Tuttle, editor. *Primate Functional Morphology and Evolution*. The Hague, Mouton.
- Nicol, C. J., and S. J. Pope. 1996. The maternal feeding display of domestic hens is sensitive to perceived chick error. *Animal Behaviour* **52**:767-774.
- Nowak, R. 1999. *Walker's Mammals of the World*. 6th Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Obanda, V., D. Ndeereh, D. Mijeje, I. Lekool, S. Chege, F. Gakuya, and P. Omondi. 2008. Injuries of free ranging African elephants (*Loxodonta africana africana*) in various ranges of Kenya. *Pachyderm* **44**:54-58.
- Osborn, D. J., and J. Osbornová. 1998. The Mammals of Ancient Egypt. The Natural History of Egypt **4**. Warminster, England.
- Owen-Smith, N. 2003. Foraging behavior, habitat suitability, and translocation success, with special reference to large mammalian herbivores. Pages 93-109 in M. Festa-Bianchet and M. Apollonio, editors. *Animal behavior and wildlife conservation*. Island Press, Washington, D. C.
- Palombit, R. A. 2003. Male infanticide in wild savanna baboons: adaptive significance and intraspecific variation. Pages 3-47 in C. B. Jones, editor. *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions*. The American Society of Primatologists. Norman, Oklahoma.
- Perry, S., and J. C. Ordoñez Jiménez. 2006. The effects of food size, rarity, and processing complexity on white-faced capuchins' visual attention to foraging conspecifics. Pages 203-234 in G. Hohmann, M. Robbins, C. Boesch, editors. *Feeding ecology in apes and other primates: Ecological, physiological and behavioural aspects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Pines, M., S. Chowdhury, J. Saunders, and L. Swedell. 2015. The rise and fall of leader males in a multi-level society: takeovers and tenures of male hamadryas baboons. *American Journal of Primatology* **77**: 44-55.
- Premack, D., and A. J. Premack. 1996. Why animals lack pedagogy and some cultures have more of it than others. Pages 302-323 in D. R. Olson and N. Torrance, editors. *Handbook of Education and Human Development: New Models of Learning, Teaching and Schooling*. Blackwell, Oxford.
- Pullen, P. K. 2005. Preliminary comparisons of male/male interactions within bachelor and breeding groups of western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Applied Animal Behaviour Science* **90**:143-153.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org>. (accessed April 2016).
- Raihani, N. J., and A. R. Ridley. 2008. Experimental evidence for teaching in wild pied babblers. *Animal Behaviour* **75**:3-11.
- Ransom, T. W., and T. E. Rowell. 1972. Early social development of feral baboons. Pages 105-144 in F. E. Poirier, editor. *Primate Socialization*. Random House, New York.
- Rapaport, L. G. 2006. Provisioning in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): benefits to omnivorous young. *Behavioral Ecology* **17**:212-221.
- Rapaport, L. G. 2011. Progressive parenting behavior in wild golden lion tamarins. *Behavioral Ecology* **22**(4):745-754.

- Rapaport, L. G., and G. R. Brown. 2008. Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: learning what, where and how to eat. *Evolutionary Anthropology* **17**:189-201.
- Rapaport, L. G., and C. R. Ruiz-Miranda. 2002. Tutoring in wild golden lion tamarins. *International Journal of Primatology* **23**:1063-1070.
- Rendall, D., D. L. Cheney, and R. M. Seyfarth. 2000. Proximate factors mediating “contact” calls in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) and their infants. *Journal of Comparative Psychology* **114**:36-4610.
- Richerson, P. J., and R. Boyd. 2005. Not by genes alone: How culture transformed human evolution. Chicago: University of Chicago Press.
- Romero, T., and M. A. Castellanos. 2010. Dominance relationships among male hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Journal of Ethology* **28**:113-121.
- Rubio, C. A., and G. B. Hubbard. 2001. Chronic colitis in baboons: Similarities with chronic colitis in humans. *In Vivo* **15**:109-116.
- Ruiz-Miranda, C. R., D. G. Kleiman, J. M. Dietz, E. Moraes, A. D. Grativol, A. J. Baker, and B. B. Beck. 1999. Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology* **48**:305–320.
- Russon, A. E., and B. M. F. Galdikas. 1993. Imitation in free-ranging rehabilitant orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology* **107**(2):147-161.
- Ryan, A. M., and M. E. Hauber. 2016. Group Compositional Changes Impact the Social and Feeding Behaviors of Captive Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) **146**:137-146.
- Sapolsky, R. M., and L. J. Share. 2004. A Pacific culture among Wild baboons: Its Emergence and Transmission. *Plos Biology* **2**(4):534-541.
- Schreier, A. L. 2010. Feeding Ecology, Food Availability and Ranging Patterns of Wild Hamadryas Baboons at Filoha. *Folia Primatologica* **81**:129-145.
- Schreier, A. L., and L. Swedell. 2009. The fourth level of social structure in a multi-level society: ecological and social functions of clans in hamadryas baboons. *American Journal of Primatology* **71**:948-955.
- Shefferly, N. 2004. *Papio hamadryas*. Animal Diversity Web. Michigan, USA. Available from <http://www.animaldiversity.org/accounts/Papiohamadryas> (accessed November, 2017).
- Shepherdson, D. 1994. The role of environmental enrichment in the captive breeding and re-introduction of endangered species. Pages 167-175 in G. Mace, P. Olney, and A. Feistner, editors. *Creative Conservation: Interactive Management of Wild and Captive Animals*.

- Shier, D. M., and D. H. Owings. 2007. Effects of social learning on predator training and postrelease survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour* **73**:567-577.
- Sigg, H., and A. Stolba. 1981. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica* **26**:40-75.
- Sigg, H., A. Stolba, J. J. Abegglen, and V. Dasser. 1982. Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships. *Primates* **23**:473-487.
- Spalton, J. A., S. A. Brend, and M. W. Lawrence. 2002. Arabian oryx reintroduction in Oman: Successes and setbacks. *Oryx* **33**:168-175.
- Stammach, E. 1987. Desert, forest, and mountain baboons: Multilevel societies. Pages 112-120 in B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, editors. *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Stammach, E., and H. Kummer. 1982. Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. *Animal Behaviour* **30**:964-971.
- Stevick, P. T., B. J. McConnell, and P. S. Hammond. 2002. Patterns of movement. Pages 185-216 in A. R. Hoelzel, editor. *Marine mammal biology: An evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- Stoinski, T. S., K. E. Lukas, C.W. Kuhar, and T. L. Maple. 2004. Factors influencing the formation and maintenance of all-male gorilla groups in captivity. *Zoo Biology* **23**:189-203.
- Stone, L. M. 1990. *Baboons*. Vero Beach. Rourke, Florida.
- Suboski, M. D., and J. J. Templeton. 1989. Life skills training for hatchery fish: Social learning and survival. *Fisheries Research* **7**:343-352.
- Sutherland, W. J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* **56**:801-809.
- Swedell, L. 2000. Two takeovers in wild hamadryas baboons. *Folia Primatologica* **71**(3):169-172.
- Swedell, L. 2002. Ranging behavior, group size and behavioral flexibility in Ethiopian hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *Folia Primatologica* **73**:95-103.
- Swedell, L. 2006. *Strategies of Sex and Survival in Hamadryas Baboons: Through a Female Lens*. Prentice Hall College Division, Upper Saddle River.
- Swedell, L. 2011. African Papioninids: Diversity of Social Organization and Ecological Flexibility. Pages 241-277 in C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. K. Bearder, and R. M. Stumpf, editors). *Primates in Perspective*. 2nd Edition. Oxford University Press, New York.

- Swedell, L., and A. Schreier. 2009. Male aggression towards females in hamadryas baboons: conditioning, coercion, and control. Pages 244–268 in M. N. Muller, and R. W. Wrangham, editors. *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Swedell, L., and J. Saunders. 2006. Infant Mortality, Paternity Certainty, and Female Reproductive Strategies in Hamadryas Baboons. Pages 19-51 in L. Swedell and S. Leigh, editors. *Reproduction and Fitness in Baboons: Behavioral, Ecological, and Life History Perspectives*. Springer, New York.
- Swedell, L., and T. Tesfaye. 2003. Infant Mortality After Takeovers in Wild Ethiopian Hamadryas Baboons. *American Journal of Primatology* **60**: 113-118.
- Swedell, L., J. Saunders, A. Schreier, B. Davis, T. Tesfaye, and M. Pines. 2011. Female “dispersal” in hamadryas baboons: Transfer among social units in a multilevel society. *American Journal of Physical Anthropology* **145**:360-370.
- Swedell, L., L. Leedom, J. Saunders, and M. Pines. 2014. Sexual Conflict in a Polygynous Primate: Costs and Benefits of a Male-Imposed Mating System. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **68**: 263-273.
- Tear, T. H., J. C. Mosley, and E. D. Ables. 1997. Landscape-scale foraging decisions by reintroduced Arabian oryx. *Journal of Wildlife Management* **61**:1142-1154.
- Thornton, A., and K. McAuliffe. 2006. Teaching in wild meerkats. *Science* **313**:227-229.
- Thornton, A., and N. J. Raihani. 2008. The evolution of teaching. *Animal Behaviour* **75**:1823-1836.
- Thornton, A., and N. J. Raihani. 2010. Identifying teaching in wild animals. *Learning & Behaviour* **38**:297-309.
- Tikh, H. A. 1970. *The Prehistory of Society*. Leningrad State University, Leningrad.
- Tomasello, M., A. C. Kruger, and H. H. Ratner. 1993. Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences* **16**:495-552.
- Tomasello, M., J. Call., and A. Gluckman. 1997. Comprehension of novel communicative signs by apes and human children. *Child Development* **68**:1067-1080.
- Valsecchi, P., and B. G. Galef. 1989. Social influences on the food preferences of house mice (*Mus musculus*): a comparative analysis of behavioural processes. *International Journal of Comparative Psychology* **2**:245–256.
- Valsecchi, P., E. Choleris, A. Moles, C. Guo, and M. Mainardi. 1996. Kinship and familiarity as factors affecting social transfer of food preferences in adult Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Psychology* **110**:243–251.

- van Schaik, C. P., and P. M. Kappeler. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **264**:1687-1694.
- Verzijden, M. N., C. Ten Cate, M. R. Servedio, G. M. Kozak, J. W. Boughman, and E. I. Svensson. 2012. The impact of learning on sexual selection and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* **27**(9):511-519.
- Vinson, A., M. C. Mahaney, L. A. Cox, J. Rogers, J. L. VandeBerg, and D. L. Rainwater. 2008. A pleiotropic QTL on 2p influences serum Lp-PLA2 activity and LDL cholesterol concentration in a baboon model for genetics of atherosclerosis risk factors. *Atherosclerosis* **196**:667-673.
- von den Driesch, A. 1993. The Keeping and Worshipping of Baboons during the later phase in Ancient Egypt. *Sartonia* **6**:15-36.
- Wagner, R. H., and E. Danchin. 2010. A taxonomy of biological information. *Oikos* **119**: 203-209.
- West, M. J., and A. P. King. 1988. Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. *Nature* **334**:244-246.
- West, S. A., A. S. Griffin, and A. Gardner. 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:415-432.
- Whitehead, J. M. 1986. Development of feeding selectivity in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). Pages in 105–117 J. G. Else and P. C. Lee, editors. *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behavior*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whitehead, H. 2010. Conserving and managing animals that learn socially and share cultures. *Learning and Behavior* **38**:329-336.
- Whiten, A., V. Horner, C. A. Litchfield, and S. Marshall-Pescini. 2004. How do apes ape? *Learning & Behavior* **32**:36-52.
- Williams-Blangero, S., J. Vandenberg, J. Blangero, L. Konigsberg, and B. Dyke. 1990. Genetic differentiation between baboon subspecies: Relevance for biomedical research. *American Journal of Primatology* **20**:67-81.
- Winney, B. J., R. L. Hammond, B. Macasero, A. Flores, A. Boug, V. Biquand, S. Biquand, and M. W. Bruford. 2004. Crossing the Red Sea phylogeography of the hamadryas baboon, *Papio hamadryas hamadryas*. *Molecular Ecology* **13**:2819-2827.
- Wright, J. T., J. E. Byers, L. P. Koukoumftsis, P. J. Ralph, and P. E. Gribben. 2010. Native species behavior mitigates the impact of habitat-forming invasive seaweed. *Oecologia* **163**:527-534.
- Ueno, A. 2005. Development of co-feeding behavior in young wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Infant Behavior and Development* **28**:481-491.
- Zhang, Z., Y. Su, R. C. K. Chan, and G. Reimann. 2008. A preliminary study of food transfer in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *American Journal of Primatology* **70**:148-152.

7. ANEXOS

Comportamento	Descrição
Afastar	Adulto afasta a cria de determinado local, de determinado individuo ou ação.
Alocatagem	Remoção de sujidade (pele seca, poeiras ou pequenas partículas) do pelo, com os dedos ou a boca.
Atrair	Adulto/juvenil chama a cria para determinado local, emitindo vocalizações ou batendo com as mãos no chão.
Beber	Beber água do bebedouro.
Cheirar boca	Cheirar a boca de outros, enquanto estão a comer, ou não.
Desenvolvimento motor	Trepar e/ou pendurar-se no gradeamento da instalação, em troncos, plataformas, ou outro mobiliário.
FORAGEIO	Inclui várias ações, sequenciais ou não, que podem levar à ingestão de alimentos, nomeadamente localização, procura, transporte, processamento e consumo de itens alimentares.
Impedir afastamento	Adulto/juvenil impede a cria de se afastar segurando-a de alguma maneira, por exemplo, pelo rabo.
Interromper comportamento	Interromper determinada ação, como brincadeira entre crias, ou entre crias e juvenis.
Jogo social	Interação entre crias e/ou entre juvenis e crias que envolve comportamentos de locomoção, como saltitar e perseguir, exploração de objetos e simulações sexuais e de luta.
Oferecer alimento	Adulto dá alimento à cria, diretamente à boca ou às mãos.