



*REVISÃO SISTEMÁTICA*

## **Uma ponte entre a aprendizagem social e cultura em primatas não humanos**

Raquel Costa\*

Departamento das Ciências da Vida, Faculdade de Ciências e Tecnologias, Universidade de Coimbra, Coimbra, Portugal

Centro em Rede de Investigação de Antropologia (CRIA), Pólo Faculdade de Ciências Sociais e Humanas, Universidade Nova de Lisboa,

Departamento de Antropologia, Av. Berna,26-C, 1069-061 Lisboa, Portugal

\*Corresponding author: [raquelberingei@gmail.com](mailto:raquelberingei@gmail.com)

*Artigo recebido a 19 de Março de 2014 e aceite a 1 de Junho de 2014*

---

### **ABSTRACT**

Social learning can be defined as the transmission of knowledge's between generations that allows complex societies. It is dependent on cumulative evolution - here defined as the accumulation of behavioural changes', which produce more elaborate cultural artifacts over time. Human social capacities evolved probably from the social bases of pre-human primates that can also be observed in the complex societies of anthropoid species. This recession establish a bridge between social learning and cultural transmission in nonhuman primates, focusing mainly on material cultures, foraging techniques and handclasp grooming, pointing out some of the influences that exert both concepts. Primates are active social animals, whose routine favours the interactions between different individuals in the group. Examples of social learning, a method that provides adaptive advantage and fast adaptation to the environment, are presented for primate species.

This form of exploratory-based learning skills conducted by other individuals (Machiavellian Intelligence Hypothesis) is one explanation for the developed cognition and increased brain size in primate species.

*Keywords: social learning, transmission, culture, tradition, nonhuman primates.*

\*\*\*

## RESUMO

A aprendizagem social define-se como a transmissão de conhecimento entre gerações, permitindo a existência de sociedades complexas, dependentes da acumulação de variações comportamentais que levam a artefactos culturais mais elaborados ao longo do tempo (i.e. evolução cumulativa). As capacidades sociais humanas evoluíram provavelmente das bases sociais de primatas pré-humanos, que também podem ser observadas nas sociedades complexas de espécies antropóides. Nesta recensão pretende-se estabelecer uma ponte entre a aprendizagem social e a transmissão de culturas em primatas não humanos, focando principalmente em culturas materiais, técnicas de forrageio e propagação do comportamento social de *handclasp* em chimpanzés e apontando algumas das influências que os conceitos exercem um sobre o outro. Os primatas caracterizam-se como animais ativamente sociais, cuja rotina depende e contribui para as interações entre os diferentes indivíduos do grupo. Serão apresentados exemplos de aprendizagem social em algumas espécies de primatas, demonstrando a importância deste processo comum de transmissão de informação na garantia de vantagem adaptativa e rápida adaptação ao ambiente. De facto, esta forma de aprendizagem explorativa baseada em habilidades conduzidas por outros indivíduos (*Machiavellian Intelligence Hypothesis*) é uma das explicações para a cognição altamente desenvolvida e para o aumento do tamanho cerebral dos primatas, sendo por isso um dos fatores precedentes à evolução da nossa própria espécie.

*Palavras-chave: aprendizagem social, transmissão, cultura, tradição, primatas não humanos.*

### **Transmissão horizontal, vertical e oblíqua do conhecimento**

Na Natureza, os primatas não humanos são animais muito ativos, formam sociedades complexas e exibem padrões de comportamento intrincados e semelhantes à espécie humana. Não é por isso de estranhar a curiosidade e atenção que os

investigadores, primatas eles próprios, têm em especial por esta ordem animal. Esta curiosidade remonta a Aristóteles e à comparação que ele fez entre primatas humanos e não humanos no seu *Historia Animalium* (Balme e Gotthelf, 2002). Mais tarde, Edward Tyson (1699) dissecou um chimpanzé pela primeira vez e concluiu que

este seria mais semelhante ao homem do que os restantes primatas. Publicou em 1699 o primeiro livro de anatomia comparada (Tyson, 1699). Desde então, os primatas não humanos ocuparam um papel central no estudo morfo-fisiológico e comportamental das espécies animais não humanas. Um dos debates mais recentes é a existência de cultura nas suas sociedades. O termo *cultura* é definido por Tennie e Hedwig (2009) como uma classe de comportamentos particulares, característicos de determinada população, que não emergem naturalmente em indivíduos expostos a condições ecológicas idênticas que habitam fora dessa população específica. Este tema está longe de gerar concordância entre os investigadores, uma vez que cultura, foi até hoje um dos conceitos que separava a espécie humana das outras espécies animais. Alguns autores (e. g. Tennie e Hedwig, 2009) justificam esta posição por considerarem não existir evidências suficientes para a existência de cultura cumulativa em primatas, isto é, a acumulação de variações comportamentais que produz artefactos culturais mais elaborados ao longo do tempo (Boesch e Tomasello, 1998). Mas o que está então na substrução da cultura? E como se propaga e mantém a cultura numa sociedade? Uma das respostas apontada na literatura é que será a aprendizagem social que estará na base da cultura e, até mesmo, da sociedade. Nesta revisão definimos aprendizagem social como o modelo de aquisição de conhecimento a partir do qual um indivíduo – o recetor – adquire determinado conhecimento pela observação direta de um outro indivíduo – o demonstrador –, que lhe transmite este conhecimento, ainda que de

forma inconsciente. Como se estabelece a aprendizagem social? McGrew e Tutin (1978) designaram parâmetros para definir este tipo de aprendizagem: *Inovação, disseminação, estandardização, durabilidade, difusão e tradição*. Estes autores, relembram ainda a importância da *não-subsistência* e da *adaptação natural*, que embora não determinantes para este processo, ajudam no seu reconhecimento. De seguida, analisaremos cada parâmetro ao detalhe.

No caso da aprendizagem social não ser produtiva, os indivíduos poderão optar por criar as próprias técnicas. A *inovação* inclui não só a criatividade do indivíduo mas também todo o conjunto de fatores ambientais favoráveis para a sua ocorrência. Por vezes, a *inovação* surge por necessidade, devido a condições ecológicas marginais (Kummer e Goodall, 1985). No entanto, os indivíduos podem inovar por disporem de tempo e/ou de maior exploração lúdica (Kummer e Goodall, 1985). No caso da aprendizagem social trazer mais benefícios que a aprendizagem individual, os indivíduos poderão optar por copiar ações realizadas por outros – o que leva à *disseminação* de comportamentos na comunidade. Os indivíduos beneficiam da aprendizagem social pois adquirem informação adaptativa – conhecimentos que concedem maior adaptação ao ambiente e aos seus recursos – e poupam em custos da aprendizagem associal, isto é, quando um indivíduo chega sozinho a uma nova técnica ou adquire um conhecimento que não tinha *a priori* sem observação ou assistência de terceiros. Um exemplo da informação adaptativa é saber quebrar nozes ou extrair formigas de um

formigueiro. Embora a *disseminação* de conhecimentos possa não beneficiar o indivíduo, a aprendizagem social pode conferir maior *fitness* (Laland, 2004). A aprendizagem social é dependente da personalidade do indivíduo. Por exemplo, os indivíduos extrovertidos dispõem-se mais à aprendizagem social pois são mais favoráveis a novas tarefas enquanto que os indivíduos mais introvertidos obtêm na informação social uma compensação da falta da aprendizagem associal (Carter et al., 2014). A *disseminação* poderá acontecer entre indivíduos da mesma geração (transferência horizontal), entre linhagens diferentes (transferência oblíqua) ou entre indivíduos aparentados mas de gerações diferentes (transferência vertical). Desta última forma de transmissão, temos dois modelos típicos, o uniparental e o biparental, ou seja por um ou ambos os progenitores, respetivamente (Cavalli-Sforza e Feldman, 1973). Do processo de *disseminação* pode resultar um processo de *standardização* do comportamento na população, isto é, a população poderá ostentar um padrão consistente de comportamento. Este padrão de comportamento pode apresentar *durabilidade* se realizado pelo indivíduo sem a presença do demonstrador, o que pode permitir a *difusão* das inovações – a passagem de conhecimento de grupo para grupo, num mínimo de dois indivíduos. A *tradição* surge quando estes novos conhecimentos disseminados se enraízam nas grandes comunidades e persistem por gerações (Whitten, 2011), tendo como consequência, a evolução cumulativa de comportamentos, isto é, a padronização de comportamentos específicos que conferem

vantagem adaptativa (Boyd e Richerson, 1996).

Com o aumento do número de indivíduos que aprendem e usam as técnicas de outros, a aprendizagem social perde importância já que decresce o número de produtores de informação e, conseqüentemente, a inovação. Desta forma, o *fitness* dos indivíduos que copiam é diminuído (Laland, 2004), pois a falta de *inovação* retira a estes indivíduos a autonomia de controlo dos recursos. Assim sendo, os indivíduos deverão usar a aprendizagem social de forma seletiva (Laland, 2004), isto é, os indivíduos idealmente deverão usar a imitação para a aprendizagem de alguns comportamentos sem descartar a potencialidade das suas próprias inovações e as aprendizagens individuais.

Então, quem transmite a informação? Coussi-Korbel e Frigaszy (1995) sugeriram que características do demonstrador, tais como, a hierarquia, o parentesco, o sexo, a idade, entre outras, influenciam a probabilidade e velocidade da aprendizagem social. Os indivíduos poderão ser seletivos relativamente às características do demonstrador que escolhem imitar. É comum que a aprendizagem social se dê maioritariamente entre indivíduos aparentados, dado que o período de tempo passado em conjunto é maior (Laland, 2004) e a partir de um indivíduo de hierarquia social mais elevada (Bonnie et al., 2007), apesar de serem os indivíduos de hierarquia mais baixa os que mais frequentemente inovam (Lefebvre, 2013). Assim sendo, a transmissão de conhecimentos é relativa à rede social em que os indivíduos se inserem

(Claidière et al., 2013). Por outro lado, Van Schaik e colegas (2003) destacam que a *disseminação* exige associação e tolerância entre indivíduos (e por vezes outras associações para além da associação mais comum, que é entre mãe e filho). A aprendizagem social e o ensino são por isso encarados por vários autores como comportamentos cooperativos (e.g. Galef e Laland, 2005) ou cuidados parentais para aumentar as vantagens adaptativas e o potencial *fitness* dos juvenis (Thornton 2007, in Thornton e Raihani, 2008). Por exemplo, esta aprendizagem social permite aos juvenis conhecer quais os alimentos que podem consumir e onde encontrá-los (Fragaszy e Visalberghi, 1996). Por sua vez, os demonstradores beneficiam da redução do tempo de dependência das suas crias (Thornton e Raihani, 2008; Hoppitt et al., 2008) e do recrutamento de novos demonstradores para futuras gerações e obtenção de alimento. Como consequência, existe um equilíbrio entre o número de demonstradores e observadores (Thornton e Raihani, 2008). No entanto, o termo “ensino” deverá ser usado cuidadosamente e excluído quando não é evidente a promoção activa da aprendizagem entre indivíduos (Thornton 2007 in Thornton e Raihani, 2008). De facto, torna-se muito difícil determinar e interpretar o papel do ensino entre animais, tópico que abordaremos de seguida.

### **Aprendizagem social inadvertida vs. Ensino intencional**

Insectos, como as abelhas e as formigas, aves como o zaragateiro-meridional (*Turdoides*

*bicolor*) e alguns mamíferos como felinos e suricatas, apresentam formas de ensino intencional, enquanto outras espécies mais desenvolvidas cognitivamente como os chimpanzés (*Pan troglodytes spp*), não o fazem, (Hoppitt et al., 2008).

O ensino intencional - definido como a coordenação de comportamentos entre dador e recetor de informação (Coussi-Korbel e Fragaszy, 1995) - é uma forma de aprendizagem social, visto ser uma transmissão de informação entre indivíduos. No entanto, a *aprendizagem social inadvertida* - em que os indivíduos que demonstram a variável comportamental não participam ativamente no processo de aprendizagem do outro indivíduo - difere do ensino intencional, uma vez que, apesar do demonstrador durante a aprendizagem social facilitar que o observador se aproxime dele e aí permaneça, não consciencializa esse ato como o de *ensinar*, não sendo por isso uma ação intencional da parte dele. Por outro lado, também o recetor foca apenas a sua aprendizagem no objetivo final e na compreensão do comportamento do transmissor na sua totalidade, sem a noção de que está a ser instruído (Boesch e Tomasello, 1998).

Hoppitt e colegas (2008) concluem que ambas as componentes - o ensinamento (intencional ou não) e a aprendizagem - são necessárias para a transmissão de informação específica. Os mesmos autores defendem ainda que formas específicas de ensino, como o ensino intencional, evoluem da aprendizagem social inadvertida, quando esta se apresenta ineficiente ou quando não existem oportunidades suficientes para este

processo ou para a aprendizagem individual. Tal poderá explicar a ausência de ensino intencional em primatas. Por exemplo, a facilidade que chimpanzés juvenis possuem em imitar indivíduos adultos do grupo (Horner e Whiten, 2005) e o longo período passado com as progenitoras e consequentes oportunidades de aprendizagem social (Hoppitt et al., 2008) poderão explicar o reduzido valor do ensino intencional nestes primatas (Thornton e Raihani, 2008). Assim sendo, Matsuzawa e colegas em 2001, caracterizaram o processo de aprendizagem de quebra de nozes por chimpanzés como *educação através de mestre-aprendiz* (Matsuzawa, 2001). O indivíduo adulto não participa ativamente no processo de aprendizagem do juvenil mas tolera a sua presença e até a manipulação das suas ferramentas (Hirata, 2006). Ainda para esta variante comportamental, é de referir o exemplo do relato de Boesch (1991, 2003) de ensino intencional de um chimpanzé fêmea para com a cria. O facto desta forma de ensino intencional ter sido observada apenas duas vezes em 50 anos de pesquisa desta espécie, torna difícil a sua aceitação (Thornton e Raihani, 2008). No entanto, este investigador aponta que as fêmeas do Parque Nacional de Tai (Costa do Marfim) facilitam a aprendizagem das suas crias na técnica de partir nozes pois quando vão buscar mais nozes, abandonam as ferramentas (martelo e bigorna) e algumas nozes intatas para que as suas crias possam praticar o uso destas ferramentas (Boesch, 2003).

### **Período crítico**

As experiências vividas por um indivíduo podem ter um efeito profundo no seu cérebro e consequentemente no seu comportamento (Knudsen, 2004). Assim sendo, as experiências ocorridas no período sensível ou crítico do seu desenvolvimento podem ser fundamentais para a adaptação do animal ao seu meio, bem como, para garantirem a sua sobrevivência. Serão então os mecanismos de aprendizagem social influenciados pelas experiências durante o desenvolvimento do indivíduo?

O período crítico para aprendizagem de *nutcracking* em chimpanzés foi definido por Biro e colegas (2003) entre os 3 e os 5 anos e por Hayashi e Inoue-Nakamura (2011) em 7 anos, período depois do qual, os animais serão incapazes de adquirir estas capacidades. Só com 9-10 anos e após a passagem por várias etapas de aprendizagem, os chimpanzés conseguem atingir o nível de habilidade dos adultos: primeiramente com a manipulação de uma só ferramenta (cerca de 1 ano de idade), posteriormente com a conjugação de duas ferramentas (2 anos) e a associação aos alimentos (3 anos) e por fim com a coordenação das várias acções (4 anos) (Matsuzawa, 1996). No entanto, para além dos fatores ambientais, as diferenças individuais que afetam a aprendizagem dos indivíduos devem ser consideradas (Matsuzawa, 2011). Por exemplo, animais com feridas incapacitantes durante o período crítico de aprendizagem (por exemplo, Yunro e Joya, feridos em armadilhas em Bossou,

República da Guiné) perdem a oportunidade de aprender tais comportamentos e técnicas (Matsuzawa, 2011). Foram também registados casos em que animais adultos não conseguiam quebrar nozes mas a sua descendência, sim (Biro et al., 2003). Poderemos possivelmente explicar este caso por se tratar de fêmeas migrantes de outro grupo onde não existiria esta variação comportamental, sendo que na altura em que se estabeleceram no novo grupo, já haviam passado o período crítico de aprendizagem (Biro et al. 2003; Humle e Matsuzawa 2002). A migração de fêmeas entre grupos pode explicar também o caso da Yo, o único indivíduo do grupo de Bossou estudado por Biro e colegas (2003) que não hesitou em quebrar uma espécie de nozes completamente nova para o grupo (nozes do Gabão, *Coula edulis*) quando estas foram apresentadas. Note-se ainda que, ao contrário dos adultos, apenas os juvenis do grupo passaram a consumir essas nozes quando fornecidas pelos investigadores, pois entenderam dentro do período crítico de aprendizagem que este item poderia fazer parte da sua dieta.

### **Tradições culturais na natureza**

Boyd e Richerson (1996: 4) definem variações culturais como “diferenças entre os comportamentos adquiridos pelos indivíduos como resultado de algum tipo de aprendizagem social”. Mas de que forma são estes comportamentos transmitidos?

Com o aumento de estudos de longa duração, surgiram novos dados e observações de comportamentos que são

característicos e específicos de populações de primatas em habitat natural. Estas “culturas” ou “tradições” resultariam da imitação de acções de uns indivíduos por parte de outros, originando o contágio de comportamentos muito semelhantes em toda a comunidade (Whiten, 2000). Assim sendo, é a *transmissão cultural* que está na base da propagação entre os indivíduos das tradições comportamentais específicas das populações? Alguns investigadores (e.g. Biro et al., 2006; McGrew, 1992; Schöning et al., 2008) defendem a existência de Cultura em espécies de primatas não humanos, uma vez que existem diferenças comportamentais importantes entre populações próximas. Por outro lado, a ala oposta de autores mais conservadores para este tópico, prefere definir cultura unicamente quando a aprendizagem social está presente na transmissão de comportamentos (e.g. Galef, 1992). No entanto, nove estudos exaustivos de chimpanzés selvagens (McGrew no Senegal (McGrew, 1992); Sugiyamana na República da Guiné (Sugiyamana, 1993); Boesch na Costa do Marfim (Boesch, 1996); Tutin no Gabão (Tutin et al., 1995); Goodall em Gombe, Tanzânia (Goodall, 1986); Nishida em dois locais de estudo em Mahale, na Tanzânia (Nishida, 1973; Nishida, 1980; Nishida, 1997; Nishida e Nakamura, 1993); Wrangham (Wrangham et al., 1994) e Reynolds (comunicação pessoal in Whiten et al., 2001) no Uganda) demonstraram variações regionais em 39 comportamentos (dos quais 23 envolviam o uso de ferramentas) que não eram explicadas por diferenças ecológicas (Whiten et al. 2001). Estes autores advertem para o facto de os ambientes distintos em que as diferentes

populações se inserem poderem originar discrepâncias entre problemas e oportunidades e, por conseguinte, nas resoluções dos mesmos. Assim sendo, e segundo estes autores, poderemos falar de tradições comportamentais específicas em certas populações mas não de transmissão cultural. Vejamos então alguns exemplos de estudos realizados com o objectivo de aferir a fidelidade da definição de Cultura em primatas não humanos, começando pelo primata não humano que apresenta maior variedade e complexidade de tecnologia, o chimpanzé (McGrew, 1992).

#### Nut cracking em chimpanzés

Nos anos 90, equipas de investigadores liderados por Boesch et al. (1994) e McGrew et al. (1997) estudaram diferentes comunidades de chimpanzés habitando condições ambientais semelhantes – Tai (Costa do Marfim) e Lopé (Gabão), respetivamente. Os autores verificaram que as duas comunidades de chimpanzés não demonstravam a mesma técnica de *nut cracking* apesar de estarem presentes as mesmas nozes e ferramentas nos dois locais. A técnica de *nut cracking* estava ausente em Lopé mas presente em Tai. Estas diferenças culturais foram explicadas por Boesch et al. (1994) pela existência de um rio como barreira à transmissão da *tradição*. Por sua vez, McGrew e colegas (1997) concluíram que a falta de tecnologia dos chimpanzés de Lopé se devia essencialmente à aprendizagem da técnica característica das comunidades destes chimpanzés. Assim, Boesch (2003) defende que a aprendizagem

social é parte importante do processo de aprendizagem da técnica de *nut cracking*, uma vez que os movimentos dos adultos são copiados pelos juvenis e as variações individuais observadas são apenas as associadas ao objecto usado como martelo.

Por outro lado, Biro e colegas (2003) estudaram os padrões de *nut cracking* em Bossou utilizando laboratórios experimentais. Estes autores concluíram que a variação de comportamentos apresentados não é dependente de factores ecológicos. Estes autores relembram o papel das migrações de indivíduos entre comunidades como mais uma possível causa para a transmissão de *culturas*, levando à emergência de zonas culturais. Eles apontam a transmissão social de conhecimento como responsável pela conservação das variáveis comportamentais “levando, em última instância, à especificidade do tipo de comunidade, que poderá ser considerado como uma característica das Culturas de primatas” (Biro et al., 2006: 477).

#### Pesca de térmitas em chimpanzés

Boesch comparou a pesca de térmitas por chimpanzés da floresta de Tai (Boesch, 1996a,b *in* Whiten, 2000) com o mesmo comportamento de Gombe (Tanzânia) (McGrew de 1974). O autor encontrou diferenças entre os comprimentos das ferramentas que eram maiores em Gombe, na técnica da apanha das térmitas, que era feita à mão em Gombe e diretamente pela boca em Tai (Boesch, 1996a,b *in* Whiten, 2000). O investigador concluiu que estas características não são transmitidas entre



populações, muito embora existam os mesmos materiais nos dois locais e a técnica de Gombe seja significativamente mais eficiente que a de Tai (providencia mais alimento) (Boesch, 1996a,b *in* Whiten, 2000). Por outro lado, Tomasello e Call (1997) refutam a variação de uma mesma tradição entre grupos. Estes autores defendem diferenças estruturais nos termiteiros, a variação na pluviosidade entre os locais enquanto que os termiteiros de Gombe seriam mais duros e haveria a necessidade dos chimpanzés usarem paus maiores e mais grossos, os termiteiros de Tai seriam mais macios e por isso, haveria a vantagem dos chimpanzés usarem paus mais finos e pequenos (Tomasello e Call, 1997). Para Tomasello e Call (1997), a aprendizagem social é tida como motor da diferença entre os locais. No entanto, esta teoria foi refutada pelo facto dos dois territórios não mostrarem diferenças significativas a nível da pluviosidade e do estudo de Tomasello e Call (1997) não ter em conta as estações do ano (Huffman e Wrangham, 1996). Falta aferir ainda se as condições ecológicas se terão mantido semelhantes durante os últimos séculos nos dois territórios e qual será a influência de potenciais alterações ambientais no padrão tecnológico das comunidades de chimpanzés.

As pressões seletivas ao nível ecológico terão influenciado a capacidade cultural da espécie humana (Whitten, 2011) ou mesmo levado a um elevado grau de encefalização, que é característico dos grandes símios (Van Schaik e Burkart, 2011). Outros estudos mais recentes verificaram a independência da transmissão de variantes comportamentais

relativamente aos fatores ecológicos (*e.g.* Schöning et al., 2008; Mobious et al., 2008; Humle e Matsuzawa, 2002; Whitten, 2011). Num destes estudos, Schöning e colegas (2008) propõem que o padrão geográfico actual da distribuição destas variáveis comportamentais poderá ser o resultado da perda de comportamentos em algumas populações ou mesmo da extinção de populações.

#### Handclasp grooming em chimpanzés

Outro exemplo de comportamento cultural em chimpanzés é o *handclasp grooming* (catagem com aperto de mãos). Este comportamento é definido por De Waal e Seres (1997: 339) e ocorre: “quando dois indivíduos entrelaçam as mãos (direita de cada um, ou esquerda de cada um) elevadas acima da cabeça em forma de “A” durante o processo de catagem”. Estes e outros mesmos autores afirmam que estes comportamentos não são aprendidos por observação mas de forma ativa pelo parceiro que pega no braço e modela a posição de catagem (de Waal e Seres, 1997; Bonnie e de Waal, 2006). Depois de ter experienciado esta forma de catagem, um dos parceiros repete-a com outro indivíduo e assim sucessivamente, espalhando-se o comportamento pelo grupo. Este tipo de aprendizagem é denominado por cinestésica (de Waal e Seres, 1997). O *handclasp grooming*, foi observado em chimpanzés selvagens nas montanhas de Mahale (Tanzânia) (McGrew e Tutin 1978, McGrew e colaboradores 2001, Nakamura 2002, Nakamura e Uehara 2004), nas florestas de

Kibale (Uganda) (Ghiglieri, 1984 in de Waal e Seres, 1997), na floresta de Tai (Boesch, comunicação pessoal in Nakamura, 2002) e em cativo, no Centro Regional de Investigação em Primatas em Yerkes (Estados Unidos da América). Segundo Bonnie e de Waal (2006) este comportamento satisfaz os critérios para cultura, uma vez que existe inovação (invenção do comportamento), há a transmissão desse comportamento entre indivíduos da mesma geração e de gerações diferentes, o comportamento persiste na ausência do demonstrador (de Waal e Seres, 1997) e é independente de factores genéticos (McGrew e Tutin, 1978).

Uma vez que o *handclasp grooming* surgiu em grupos diferentes e apresenta elevada variabilidade, Tomasello e Call (1997) defendem que deverá ser apenas um processo de ritualização, inventado espontaneamente por indivíduos em grupos selvagens distintos. No entanto, esta teoria pode ser refutada pela possível transmissão deste comportamento através da aprendizagem social se ocorrerem migrações de indivíduos entre grupos. Por exemplo, Nakamura (2002) refere a existência de algumas fêmeas no grupo de Mahale que não praticam *handclasp grooming*, o que poderá indicar a ausência deste comportamento nos seus grupos natais. O estudo destes comportamentos sociais poderá mostrar-se relevante para o entendimento das origens de variações comportamentais entre culturas (Nakamura e Uehara, 2004).

Em suma, muito do comportamento característico dos chimpanzés será então transmitido culturalmente, visto que os indivíduos aprendem estes comportamentos

específicos no seio da sua população através de vários processos de aprendizagem social e imitação, e independentemente do ambiente em que estão inseridos, das condições ecológicas e da transmissão genética (Lycett et al., 2007; Ottoni e Izar, 2008). Assim, a flexibilidade da Cultura - a evolução do padrão de comportamentos de determinada população – permite aos chimpanzés obter recursos mais importantes, na medida em que moldam o seu ambiente e se distinguem das comunidades vizinhas pelo desenvolvimento de sub-culturas ou culturas-locais próprias (Boesch, 2003; Whitten, 2011).

#### Outras espécies culturais

Van Schaik e colegas (2003) descobriram variações geográficas em orangotangos (*Pongo pygmaeus*) à semelhança das observadas em chimpanzés (Whitten et al., 2001). Estes autores encontraram uma correlação positiva entre a distância geográfica e as diferenças culturais das populações de Bornéu e Sumatra, verificando que a extensão do repertório cultural em determinado local poderá ser calculada pelas possibilidades existentes de transmissão oblíqua e horizontal da informação.

Byrne e Byrne (1993) observaram formas complexas de processamento de folhas com espinhos (*Laportea alatis* e *Galium ruwenzoriense*) em gorilas da montanha (*Gorilla beringei beringei*) em Karisoke, Ruanda. Estes autores sugerem que tais comportamentos de forrageio possuem uma organização hierárquica (4 ou 5 etapas sucessivas) aprendida por observação, sendo

que cada indivíduo aumenta o seu repertório de técnicas com a idade (média de 9 por indivíduo). Tomasello e Call (1997) descartam este repertório como cultural uma vez que o padrão de distribuição desta tecnologia é homogêneo em toda a população de gorilas da montanha, visto não existirem variações da técnica entre famílias distintas. Por sua vez, Tennie e colaboradores (2008) forneceram plantas com espinhos (*Urtica dioica* e *Salix* sp.) a gorilas de planície (*Gorilla gorilla gorilla*) de três zoológicos europeus. A maior parte dos indivíduos que não praticava anteriormente nenhuma técnica de processamento para alimentar-se das plantas fornecidas pelos tratadores, processou e alimentou-se destas plantas, o que poderá indicar que a aprendizagem por observação não se encaixa neste caso. Segundo estes autores, este não será então um caso de cultura e transmissão cumulativa em primatas.

Mas o primeiro relato de cultura em primatas não humanos pertence à espécie de macacos Japoneses (*Macaca fuscata*) e o seu exemplo mais conhecido é a lavagem de batata-doce, realizado pela primeira vez pela fêmea Imo do grupo de Koshima (e.g. Kawai, 1965). Três anos depois de fêmea ter lavado as batatas pela primeira vez, 40% dos indivíduos do grupo adotaram o mesmo comportamento. No entanto, alguns autores rebatem a ideia de se tratar de cultura pois: 1) havia vários grupos a fazê-lo e 2) este comportamento só aconteceu porque foi fornecida alimentação artificial, principalmente porque alguns investigadores preferiam dar batatas aos animais que as lavavam (Galef, 1990). Por outro lado, Galef (1992) reparou que com o

tempo, os juvenis tinham oportunidade de aprenderem sozinhos uma vez que as batatas já se encontravam espalhadas na água. Galef (1990) observou ainda que a propagação desta técnica é muito lenta em relação ao que seria de esperar no caso de ocorrer por imitação tal como observado noutros primatas. Lefebvre (1995) por sua vez, refuta esta última ideia, considerando que Galef (1990) não teve em conta as diferenças sociais de aprendizagem entre macacos e grandes símios, o que poderia explicar esta demora.

Também um exemplo de cultura em primatas nos chega da América Latina: o caso dos capuchinhos (*Cebus libidinosus*). Esta espécie é correntemente utilizada para estudos de cognição e resolução de problemas em laboratório, mas é a partir da observação de variações culturais de *nut cracking* que Ottoni e Izar (2008) concluíram ser esta também uma espécie cultural. O *nut cracking* nesta espécie é, segundo os mesmos autores, aprendida socialmente através da transferência de informação entre indivíduos semisselvagens para os selvagens. Isto parece indicar que se trata de uma tradição cultural embora associada primariamente a habitats de savana. Particularmente, os capuchinhos poderão oferecer uma nova perspectiva sobre a evolução da espécie humana, não só pelo uso de ferramentas em si, mas também pelo bipedismo que está associado ao transporte destas ferramentas, fornecendo maior detalhe ao processo de transição da locomoção arbórea e quadrúpede para o bipedismo (Demes e O'Neill, 2013).

Os corvídeos (*Corvus* sp.) usam, selecionam e fabricam ferramentas, por exemplo, paus

para a extração de larvas nos buracos das árvores (e.g. Emery e Clayton, 2004). A observação do uso de ferramentas no habitat selvagem (para além da do laboratório) e a evolução cumulativa da complexidade das ferramentas que os corvídeos usam, sugerem uma elevada cognição, que rivaliza com as espécies de primatas. Tal pode ser justificado pelo fato das espécies de corvídeos e de primatas, viverem em comunidades sociais e estando por isso sujeitos a desafios socio-ecológicos semelhantes (Emery e Clayton, 2004). Kenward e colaboradores (2006) observaram em corvos de Nova Caledónia (*Corvus moneduloides*) uma transmissão cultural na aquisição de maneio e fabrico de ferramentas para além da aprendizagem individual e da herança de padrões de comportamentos típicos da espécie, à semelhança do que foi até agora discutido nos primatas.

### Conclusão

Boesch e Tomasello (1998) defendem que a aprendizagem social e a consequente transmissão cultural ocorrem de forma relativamente frequente e independente de eventos reprodutivos. A aprendizagem social será um processo mais rápido que a aprendizagem individual e que conduz a tradições culturais com propriedades diferentes ao longo do tempo (Boesch e Tomasello, 1998). Os autores reconhecem a importância da diversidade dos mecanismos de aprendizagem porque a forma de transmissão é um fator determinante da alteração dos padrões culturais e evolução (Boesch e Tomasello, 1998: 603).

Humle (2006) concluiu que a aprendizagem social e a individual atuam em conjunto, formando o indivíduo de forma eficiente e fornecendo-lhe flexibilidade do comportamento necessária à adaptação espacial e temporal de possíveis novas condições. Assim sendo, a aprendizagem social poderá alterar tradições, ao mesmo tempo que também será alterada pelo contexto cultural onde se insere (Whiten, 2000).

A comparação de fenómenos culturais permite estabelecer algumas características comuns às culturas das espécies de primatas, como por exemplo entre o homem e o chimpanzé. Tal comparação permite obter algumas respostas e formular teorias acerca do ancestral comum partilhado entre o homem e o chimpanzé, ao mesmo tempo que as diferenças observadas esclarecem acerca do processo evolutivo divergente destas espécies (Boesch, 2003; Ottoni e Izar, 2008; Whitten, 2011). De facto, 60% das inovações em primatas foram descritas no chimpanzé comum por Reader e colaboradores (2011). No entanto, estes autores concluem que a inteligência em primatas co-evoluiu sendo a inteligência cultural um dos fatores desta. Mais tarde, a linguagem falada exclusiva à espécie humana, terá contribuído para a cultura acumulativa que lhe é única (Boesch, 2003). Assim sendo, o desenvolvimento desta cultura acumulativa na espécie humana terá sido o resultado da interação entre a expressão genética e os processos de aprendizagem social e individual (Parr e Maestriperieri, 2005). Concluindo, o estudo das inovações, das ferramentas e da transmissão

cultural são vertentes interdependentes em arqueologia, tendo estas evoluído em conjunto (Lefebvre, 2013).

## Bibliografia

- Biro, D.; Inoue-Nakamura, N.; Tonooka, R.; Yamakoshi, G.; Sousa, C.; Matsuzawa, T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. *Animal Cognition*, 6(4): 213-223.
- Biro, D.; Sousa, C.; Matsuzawa, T. 2006. Ontogeny and Cultural Propagation of Tool Use by Wild Chimpanzees at Bossou, Guinea: Case Studies in Nut Cracking and Leaf Folding. In: Matsuzawa, T.; Tomonaga, M.; Tanaka, M. (eds) *Cognitive Development in Chimpanzees*. Tokyo, Springer: 476-508.
- Boesch, C. 1991. Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41: 530-532.
- Boesch, C. 2003. Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evolutionary Anthropology*, 12: 82-91.
- Boesch, C.; Tomasello, M. 1998. Chimpanzee and Human Cultures. *Current Anthropology*, 39(5): 591-614.
- Boesch, C.; Marchesi, P.; Marchesi, N.; Fruth, B.; Joulain, F. 1994. Is nut cracking in wild chimpanzees cultural behaviour? *Journal of Human Evolution*, 4: 325-338.
- Bonnie, K. E.; de Waal, F. B. M. 2006. Affiliation promotes the transmission of a social custom: handclasp grooming among captive chimpanzees. *Primates*, 47: 27-34.
- Bonnie, K. E.; Horner, V.; Whiten, A.; de Waal, F. B. M. 2007. Spread of arbitrary customs among chimpanzees: a controlled experiment. *Proc. R. Soc. B*, 274: 367-372.
- Boyd, R.; Richerson, P. J. 1996. Why Culture is Common but Cultural Evolution is Rare? In: Runciman, W.; Maynard-Smith, J.; Dunbar, R. (eds) *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man*. London, British Academy: 77-94
- Byrne, R. W. ; Byrne, J. M. E. 1993. Complex Leaf-Gathering Skills of Mountain Gorillas (*Gorilla g. beringei*): Variability and Standardization. *American Journal of Primatology*, 31: 241-261.
- Carter, A. J.; Marshall, H. H.; Heinsohn, R.; Cowlishaw, G. Personality predicts the propensity for social learning in a wild primate. *PeerJ*, 2(282): 1-22.
- Cavalli-Sforza, L. L.; Feldman, M. W. 1973. Models for cultural inheritance. *Theoretical Population Biology*, 4: 42-55.
- Claidière, N.; Messer, E. J. E.; Hoppitt, W.; Whiten, A. 2013. Diffusion dynamics of socially learned foraging techniques in squirrel monkeys. *Current Biology*, 23:1-5.
- Coussi-Korbel, S.; Frigaszy, D. M. 1995. On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50: 1441-1453.
- de Waal, F.; Seres, M. 1997. Propagation of Handclasp Grooming Among Captive Chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 43: 339-346.
- Demes, B.; O'Neill, M. C. 2013. Ground reaction forces and center of mass mechanics of bipedal capuchin monkeys: implications for the evolution of Human bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 150:76-86.
- Emery, N. J.; Clayton, N. S. 2004. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306: 1903-1907.
- Fragaszy, D. M.; Visalberghi, E. 1996. Social learning in monkeys: Primate 'primacy' reconsidered. In: Heyes, C. M.; Galef, B. G. (ed) *Social learning in animals: The roots of culture*. London, Academic Press: 65-84.
- Galef, B. G. 1990. Tradition in animals: Field observations and laboratory analyses. In: Bekoff, M.; Jamieson, D. (eds.) *Interpretations and explanations in the study of behaviour: Comparative perspectives*. Boulder, CO: Westview Press: 74-95.
- Galef, B. G. 1992. The question of animal culture. *Human Nature*, 3: 157-178.
- Galef, B. G.; Laland, K. N. 2005. Social Learning in Animals: Empirical Studies and Theoretical Models. *BioScience*, 5(6): 489-499.
- Hayashi, M.; Inoue-Nakamura, N. 2011. From Handling Stones and Nuts to Tool-Use. In: Matsuzawa, T.; Humle, T.; Sugiyama, Y. (ed) *The Chimpanzees of Bossou and Nimba*. Tokyo, Springer: 175-182.
- Hirata, S. 2006. Chimpanzee Learning and Transmission of Tool Use to Fish for Honey. In: Matsuzawa, T.; Tomonaga, M.; Tanaka, M. (eds) *Cognitive Development in Chimpanzees*. Tokyo, Springer: 201-203.
- Hoppitt, W. J. E.; Brown, G. R.; Kendal, R.; Rendell, L.; Thornton, A.; Webster, M.; Laland, K. N. 2008. Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(9): 486-493.
- Horner, V.; Whiten, A. 2005. Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan*

- troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Animal Cognition*, 8(3): 164-181.
- Huffman, M. A.; Wrangham, R. W. 1996. Diversity of Medicinal Plant Use by Chimpanzees in the Wild. In: R Wrangham, R. W.; McGrew, W. C.; de Waal, F. B. M.; Heltne, P. G. (eds) *Chimpanzee Cultures*. Cambridge, Massachusetts and London, England, Harvard University Press: 129-148.
- Humle, T. 2006. Ant Dipping in Chimpanzees: An Example of How Microecological Variables, Tool Use, and Culture Reflect the Cognitive Abilities of Chimpanzees. In: Matsuzawa, T.; Tomonaga, M.; Tanaka, M. (eds) *Cognitive Development in Chimpanzees*. Tokyo, Springer: 452-476.
- Humle, T.; Matsuzawa, T. 2002. Ant-Dipping Among the Chimpanzees of Bossou, Guinea, and Some Comparisons With Other Sites. *American Journal of Primatology*, 58: 133-148.
- Kawai, M. 1965. Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates*, 6(1): 1-30.
- Kenward, B.; Rutz, C.; Weir, A.A. S.; Kacelnik, A. 2006. Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences. *Animal behaviour*, 72: 1329-1343.
- Knudsen, E. I. 2004. Sensitive Periods in the Development of the Brain and Behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience* 16(8): 1412-1425.
- Kummer, H.; Goodall, J. 1985. Conditions of innovative behaviour in primates. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 308: 20-214.
- Laland, K. N. 2004. Social Learning Strategies. *Learning and Behavior*, 32(1): 4-14.
- Lefebvre, L. 1995. Culturally transmitted feeding behaviour in primates: evidence for accelerating learning rates. *Primates*, 36: 227-239.
- Lefebvre, L. 2013. Brains, innovations, tools and cultural transmission in birds, on-human primates, and fossil hominins. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7(245): 110.
- Lycett, S.; Collard, M.; McGrew, W. C. 2007. Phylogenetic analyses of behavior support existence of culture among wild chimpanzees. *PNAS*, 104(45): 17588-17592.
- Matsuzawa, T. 1996. Field Experiments on the Use of Stone Tools in the Wild. In: R Wrangham, R. W.; McGrew, W. C.; de Waal, F. B. M.; Heltne, P. G. (eds) *Chimpanzee Cultures*. Cambridge, Massachusetts and London, England, Harvard University Press: 351-370.
- Matsuzawa, T. (ed) 2001. *Primate origins of human cognition and behavior*. Tokyo, Springer.
- Matsuzawa, T. 2011. Stone Tools for Nut-Cracking. In: Matsuzawa, T.; Humle, T.; Sugiyama, Y. (ed) *The Chimpanzees of Bossou and Nimba*. Tokyo, Springer: 73-84.
- McGrew, W. C. 1992. *Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.
- McGrew, W. C.; Tutin, C. E. 1978. Evidence for a social custom in wild chimpanzees? *Man*, 13: 234-251.
- McGrew, W. C.; Ham, R. M.; Tutin, C. E.; Fernandez, M. 1997. Why don't chimpanzees in Gabon crack nuts? *International Journal of Primatology*, 18(3): 353-374.
- McGrew, W. C.; Marchant, L. F.; Scott, S. E.; Tutin, C. E. 2001. Inter-group differences in a social custom of wild chimpanzees: the grooming hand-clasp of the Mahale Mountains, Tanzania. *Current Anthropology*, 42: 148-53.
- Mobius, Y.; Boesch, C.; Koops, K.; Matsuzawa, T.; Humle, T. 2008. Cultural differences in army ant predation by west African chimpanzees? A comparative study of microecological variables. *Animal Behaviour*, 76: 37-45.
- Nakamura, M. 2002. Grooming-hand-clasp in Mahale M Group chimpanzees: implications for culture in social behaviours. In: Boesch, C.; Hohmann, G.; Marchant, L. F. (eds) *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge University Press: 71-83.
- Nakamura, M.; Uehara, S. 2004. Proximate factors of different types of grooming hand-clasp in Mahale chimpanzees: implications for chimpanzee social customs. *Current Anthropology*, 45: 108-114.
- Ottoni, E.; Izar, P. 2008. Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 17: 171-178.
- Parr, L. A.; Maestripieri, D. 2005. Nonvocal Communication. In: Maestripieri, D. (ed) *Primate Psychology*. Cambridge, Massachusetts, London, England, Harvard University Press: 324-358.
- Reader, S. M.; Hager, Y.; Laland, K. N. 2011. The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 366: 1017-1027.
- Schoning, C.; Humle, T.; Mobius, Y.; McGrew, W. C. 2008. The nature of culture: Technological variation in chimpanzee predation on army ants revisited. *Journal of Human Evolution* 55: 48-59.
- Tennie, C.; Hedwig, D. 2009. How latent solution experiments can help to study differences between Human culture and Primate traditions. In: Potocki, E.; Krasinski, J. (eds) *Primatology: Theories, Methods and Research*. Nova Science Publishers, Inc.: 95-112.

Tennie, C.; Hedwig, D.; Call, J.; Tomasello, M. 2008. An experimental study of nettle feeding in captive Gorillas. *American Journal of Primatology*, 70: 584-593.

Tomasello, M.; Call, J. 1997. Social Learning and Culture. In: Tomasello, M.; Call, J. (eds) *Primate Cognition*. New York, Oxford, Oxford University Press: 273-310.

Thornton, A.; Raihani, N. J. 2008. The Evolution of Teaching. *Animal Behaviour*, 75: 1823-1836.

Van Schaik, C. P.; Ancrenaz, M.; Borgen, G.; Galdikas, B.; Knott, C. D.; Singleton, I.; Suzuki, A.; Utami, S. S. ; Merrill, M. 2003. Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299: 102-105.

Van Schaik, C. P.; Burkart, J. M. 2011. Social learning and evolution: the cultural intelligence hypothesis. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 1008–1016.

Whiten, A. 2000. Primate Culture and Social Learning. *Cognitive Science*, 24(3): 477-508.

Whitten, A. 2011. The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 997-1007.

Whiten, A.; Goodall, J.; McGrew, W. C.; Nishida, T.; Reynolds, V.; Sugiyama, Y.; Tutin, C. E.; Wrangham, R. W.; Boesch, C. 2001. Charting Cultural Variation in Chimpanzees. *Behaviour*, 138(11-12): 1481-1516.