

Mémoire

Auteur : Siberdt, Antoine

Promoteur(s) : Kaisin, Olivier; Culot, Laurence

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/23859>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



Étude de la flexibilité alimentaire du
sapajou noir (*Sapajus cucullatus*) et analyse de la
consommation de cœurs de palmiers
d'une espèce protégée (*Euterpe edulis*).

-

Antoine SIBERDT

**Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du grade de Master en
Biologie des Organismes et Écologie, à finalité approfondie**

Septembre 2025

-

Université de Liège, Faculté des Sciences,
Département de Biologie, Écologie et Évolution

Labroratoire de Primatologie
(Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, Brésil)

Résumé

Étude de la flexibilité alimentaire du sapajou noir (*Sapajus cucullatus*) et analyse de la consommation de cœurs de palmiers d'une espèce protégée (*Euterpe edulis*).

Antoine Siberdt, Septembre 2025

Laboratoire de Primatologie (UNESP)

Promoteur et co-promotrice : Olivier Kaisin et Laurence Culot

La compréhension de la plasticité comportementale des primates, à travers leur alimentation et l'utilisation de l'habitat, constitue un enjeu central en écologie comportementale et en conservation. Omnivore et opportuniste, *Sapajus cucullatus* consomme majoritairement des fruits, il exploite également une grande diversité d'habitats. Ces caractéristiques en font dès lors un modèle pertinent pour analyser les stratégies adaptatives des primates face aux variations écologiques. Nous avons suivi un groupe de *S. cucullatus* dans la Forêt Atlantique au sein du Parc d'État Carlos Botelho de juin à juillet et d'octobre à décembre 2024 afin de tester différentes hypothèses : (1) l'augmentation de la consommation de fruits et la diversité des espèces consommées en saison humide ; (2) l'accroissement de l'aire d'usage exploitée durant la saison humide ; (3) l'allongement des déplacements quotidiens associé à une plus grande diversité de fruits consommés. Notre étude s'appuie sur plus de 12000 observations, ainsi qu'un suivi GPS des déplacements du groupe et l'identification des espèces végétales consommées. Par ailleurs, une analyse complémentaire a porté sur la consommation des cœurs du palmier *Euterpe edulis* afin d'en évaluer la saisonnalité, ainsi que les facteurs écologiques et comportementaux favorisant l'exploitation de cette ressource. Nos résultats ont montré que la frugivorie a nettement augmenté en saison humide, accompagnée par une augmentation du nombre d'espèces consommées. Les différents comportements alimentaires se sont également révélés compensatoires : l'herbivorie diminuait lorsque la consommation de fruits s'intensifiait. Un modèle linéaire a également montré que la distance parcourue quotidiennement augmentait avec la diversité de fruits consommés, cohérent avec une stratégie à hauts coûts et hauts rendements lorsque de nombreuses sources d'alimentations sont disponibles. L'aire d'usage quant à elle, n'a pas montré d'augmentation en saison humide, en contradiction avec les prédictions. Les noyaux d'activité ont plutôt présenté un basculement marqué vers les peuplements des importantes ressources fruitières exploitées selon les saisons (*Nectandra* en saison humide et *Copaifera* en saison sèche) indiquant une exploitation ciblée de ressources clés au sein de domaines différents mais de superficie relativement similaire. La consommation de cœurs de palmiers s'est avérée fortement saisonnière et concentrée en saison sèche, lorsque la diversité des fruits et les comportements frugivores étaient à leur minimum, ce qui supporte son rôle de ressource de substitution. Le comportement était également marqué par un biais sexuel et ontogénique en faveur de mâles adultes (plus fréquents et plus efficaces). Le comportement était également souvent observé par les individus immatures, soutenant l'hypothèse d'un apprentissage social de cette activité coûteuse et complexe. Ces résultats soulignent donc le lien entre la diversité des ressources alimentaires, la cognition spatiale et la transmission sociale des stratégies de fourragement chez *S. cucullatus*.

Remerciements

Je souhaiterais remercier...

Olivier, évidemment, pour les moments inoubliables passés sur le terrain, pour tous ses précieux conseils et surtout, pour la confiance accordée qui m'a permis de réaliser ce projet,

Les équipes du Parc, et particulièrement Michel pour sa passion et pour m'avoir tant appris et accompagné durant ces quelques semaines d'aventures,

Laurence et tous les membres du Laboratoire de Primatologie pour leur accueil, leur confiance et leur bienveillance et pour tous les instants partagés,

L'université de Liège qui m'a donné l'opportunité d'entreprendre ce Master,

Et pour finir, ma famille et mes proches, pour leur aide et leur soutien permanent, et pour avoir cru en moi tout au long de mon parcours.



Photo: Lucas Leoni

Table des matières

Introduction.....	1
1. Les primates : importance et contexte écologique.....	1
1.1. Rôle écologique des primates.....	1
1.2. Contexte : la perte de biodiversité	2
1.2.1. La forêt Atlantique : un hotspot menacé.....	3
1.2.2. Le Parc d'État Carlos Botelho	4
2. Stratégies adaptatives des primates	5
2.1. Adaptation du régime alimentaire.....	6
2.1.1. La consommation de cœurs de palmier	7
2.2. Modification des déplacements	9
3. Espèces d'intérêt : <i>Sapajus cucullatus</i>	10
3.1. Description générale	10
3.2. Phylogénie et répartition géographique.....	10
3.3. Structure sociale	12
3.4. Ecologie alimentaire	13
4. Objectifs	14
5. Hypothèses et prédictions	15
Matériel et Méthodes	16
1. Site d'étude.....	16
2. Groupe d'étude	17
3. Collecte des données	17
3.1. Organisation de la collecte sur le terrain.....	17
3.1.1. Périodes d'observation et protocole de suivi	17
3.1.2. Recherche, repérage et suivi du groupe.....	18
3.2. Localisation et déplacements.....	18
3.3. Données comportementales.....	18
3.3.1. Méthode du balayage instantané ("Scan sampling").....	18
3.3.2. Méthode de toutes les occurrences ("All occurrences sampling").....	19
3.4. Identification et inventaire des arbres fruitiers	19

3.5.	Consommation des cœurs de palmier	20
4.	Analyse des données	20
4.1.	Écologie générale.....	20
4.1.1.	Budget d'activité.....	20
4.1.2.	Analyse de l'alimentation.....	21
4.1.3.	Analyses spatiales et déplacements.....	22
4.2.	Consommation de cœurs de palmier.....	23
4.2.1.	Analyse temporelle et descriptive	23
4.2.2.	Influence des facteurs climatiques	24
4.2.3.	Analyses du taux de succès et des variations selon la classe d'âge.....	24
4.2.4.	Analyse descriptive des comportements.....	24
Résultats.....	25
1.	Écologie générale	25
1.1.	Analyse du budget d'activité	25
1.1.1.	Structure générale et schéma quotidien.....	25
1.1.2.	Variations temporelles	26
1.2.	Étude des comportements alimentaires	27
1.2.1.	Structure du régime alimentaire.....	27
1.2.2.	Variations saisonnières et compensation alimentaire.....	28
1.2.3.	Diversité alimentaire	29
1.3.	Analyse des déplacements	30
1.3.1.	Étude de l'aire d'usage et du noyau d'activité.....	30
1.3.2.	Analyse des distances quotidiennes parcourues.....	32
2.	Consommation de cœurs de palmier	34
2.1.	Dynamique temporelle du comportement	34
2.1.1.	Saisonnalité de la consommation	34
2.1.2.	Facteurs climatiques.....	34
2.2.	Influence de l'âge et du sexe des individus.....	35
2.3.	Acquisition des compétences et efficacité.....	36
2.4.	Caractéristiques comportementales de la consommation.....	38
Discussion	39
1.	Écologie alimentaire et modulation des déplacements.....	39

2. La consommation de cœurs de palmier	43
Conclusion.....	48
Annexes	49
Bibliographie.....	52

Introduction

Sapajus cucullatus est un primate néotropical frugivore et opportuniste, endémique de la forêt Atlantique brésilienne, l'un des biomes les plus riches en biodiversité mais aussi les plus menacés au monde. Ces primates jouent un rôle clé dans la dispersion des graines et la régénération forestière. Toutefois, les perturbations anthropiques et la dégradation du milieu modifient potentiellement la disponibilité des ressources alimentaires, influençant alors leurs stratégies de recherche de nourriture et l'exploitation de leur habitat. Cette recherche s'intéresse à l'écologie alimentaire d'un groupe de *Sapajus cucullatus* vivant dans le Parc d'État Carlos Botelho, une vaste parcelle préservée de la forêt Atlantique. L'objectif est d'analyser les comportements alimentaires et les déplacements du groupe afin de mieux comprendre comment la diversité et la distribution spatiale des ressources façonnent leurs stratégies d'adaptation. Une attention particulière est également portée sur la consommation de cœurs de palmier. Ce comportement pourrait, en effet, avoir des implications sur la régénération forestière et refléter l'exploitation d'une ressource alternative liée à certains facteurs écologiques. Pour répondre à ces questions, une combinaison d'observations comportementales directes, un suivi rigoureux du groupe d'étude ainsi qu'une analyse spatiale du milieu sont mis en place afin d'examiner les liens entre la structure de l'habitat, la diversité des ressources alimentaires et les stratégies de fourragement du groupe dans un environnement forestier complexe et hétérogène.

1. Les primates : importance et contexte écologique.

1.1. Rôle écologique des primates

Les primates forment un ordre très diversifié comprenant plus de 200 espèces, dont près de 90 % sont inféodées aux forêts tropicales (Estrada et al., 2022 ; Mittermeier, 1988). Cette forte dépendance aux milieux forestiers a façonné leur évolution, influençant leur morphologie, leur comportement et leurs stratégies écologiques. De nombreuses caractéristiques ayant contribué à leur succès évolutif sont directement liées à leur alimentation et à l'exploitation d'un habitat arboricole tridimensionnel, favorisant le développement d'adaptations locomotrices, sensorielles et cognitives uniques (Cartmill & Milton, 1974). Les primates jouent simultanément les rôles de proies, de prédateurs et d'espèces mutualistes au sein des réseaux trophiques, influençant ainsi la structure, le fonctionnement et la résilience des écosystèmes (Estrada et al., 2017). Leur évolution, leur écologie alimentaire et leur distribution géographique sont étroitement liées à la diversification des angiospermes, qui constituent une source de nourriture essentielle (Cartmill et Milton, 1974 ; Estrada et al., 2017). Les primates occupent donc une place centrale dans la biodiversité tropicale ainsi que dans de nombreux processus et services écosystémiques.

La dégradation des forêts tropicales constitue donc une des menaces principales sur les populations de primates en modifiant la structure et la composition des milieux forestiers (Gazagne et al., 2020a). Ces modifications peuvent provoquer une raréfaction de certaines ressources impactant significativement leurs comportements alimentaires. Aujourd'hui, la situation est alarmante : environ 60 % des espèces de primates sont menacées d'extinction et près de 75 % présentent un déclin de leurs populations (Estrada et al., 2017). Cette crise résulte de pressions anthropiques

multiples et croissantes, souvent synergiques, qui aggravent le déclin des populations de primates (Estrada et al., 2022). Ainsi, la perte de biodiversité, aggravée par la dégradation des milieux forestiers tropicaux, représente aujourd'hui une menace cruciale pour la survie des primates et la santé des forêts qu'ils contribuent à maintenir (Estrada et al., 2017). La dégradation de ces écosystèmes a d'ailleurs placé les forêts, et particulièrement les forêts tropicales, au centre des préoccupations environnementales mondiales.

1.2. Contexte : la perte de biodiversité

Les forêts tropicales couvrent environ 1,77 milliards d'hectares dont la majeure partie se situe en Amérique du Sud (FAO, 2020). Ces forêts sont d'une importance capitale, tant au niveau de la régulation du climat que de la conservation de la biodiversité (de Lima et al., 2020 ; FAO, 2020 ; Keenan et al., 2015 ; WWF, 2021). Considérés comme des "hotspots" de biodiversité, ces écosystèmes sont caractérisés par une importante diversité d'espèces animales et végétales et des taux d'endémisme exceptionnellement hauts (Dirzo et Raven, 2003 ; Myers et al., 2000 ; Pan et al., 2013).

Pourtant, alors que leur superficie d'origine a déjà diminué de moitié, ces forêts continuent de voir leurs surfaces décroître chaque année (FAO, 2020 ; de Lima et al., 2020 ; WWF, 2021). La déforestation et l'expansion de l'agriculture sont largement reconnues comme les causes principales de cette perte d'habitat, encouragées par une demande alimentaire mondiale en constante augmentation (FAO, 2020 ; Geist et Lambin, 2002 ; Jayathilake et al., 2020). De ce fait, la destruction de ces forêts pour permettre le pâturage de bovins, la monoculture de soja, de maïs ou de pins est particulièrement répandue au Brésil (Hoang et al., 2021 ; Seymour et Harris, 2019). Malgré la mise en place de politiques visant à protéger ces milieux, ces pratiques persistent ce qui démontre l'urgence de renforcer et concevoir des stratégies développementales plus durables (Joly et al., 2014).

De plus, le réchauffement climatique est aujourd'hui l'une des pressions anthropiques majeures sur les forêts tropicales. Il modifie considérablement les régimes de température et de précipitations et fragilise ainsi la biodiversité qu'elles abritent (FAO, 2020; IPCC, 2022). Ces changements altèrent la phénologie, la distribution des espèces et la disponibilité des ressources, réduisant la résilience des écosystèmes (Watson et al., 2018). Dans ce contexte, les forêts primaires jouent un rôle essentiel, leur canopée dense régule le microclimat, amortit les variations thermiques et maintient une humidité stable, offrant ainsi des refuges climatiques pour de nombreuses espèces animales et végétales (De Frenne et al., 2019; Senior et al., 2017). En atténuant ces perturbations environnementales, elles constituent des espaces clés pour la conservation de la biodiversité tropicale et le maintien des services écosystémiques (Gibson et al., 2011).

Aujourd'hui, la perte de biodiversité dans les régions tropicales s'accélère vers des niveaux comparables aux extinctions de masse survenues par le passé (Alroy, 2017). Ces phénomènes sont particulièrement prononcés dans les pays en voie de développement où les ressources pour la conservation et la recherche en écologie sont relativement limitées et les pressions socio-économiques sont très importantes (Giam, 2017, Jha et Bawa, 2006). C'est notamment le cas de certains pays d'Amérique du Sud où la forte croissance démographique et le développement

économique inégalitaire ont ainsi participé à un déclin alarmant de près 95% des populations de vertébrés ces 50 dernières années (Jha et Bawa, 2006 ; WWF, 2024).

Le Brésil, abritant la plus grande diversité de primates au monde, représente donc un intérêt primordial pour l'étude et la conservation de ces animaux, d'autant que la destruction de leur habitat naturel provoque la disparition de la grande majorité des espèces (Estrada et al., 2017 ; Mittermeier, 1988).

1.2.1. La forêt Atlantique : un hotspot menacé

Les forêts tropicales sont donc essentielles au fonctionnement de la planète et la Forêt Atlantique incarne pleinement ces enjeux, à l'échelle régionale comme mondiale. Cette forêt est d'ailleurs considérée comme un laboratoire naturel dont l'étude offre une meilleure compréhension des milieux tropicaux et leur réaction face aux perturbations anthropiques (Joly et al., 2014).

S'étendant sur la côte Est de l'Amérique du Sud, la Forêt Atlantique forme une des communautés d'espèces tropicales les plus diversifiées et les plus menacées au monde (Joly et al., 2014 ; Myers et al., 2000 ; Siminski et al., 2021).

Historiquement, cette forêt couvrait près de 1,3 million de km² regroupant des milieux hétérogènes aux conditions environnementales très variées (Ribeiro et al., 2009 ; SOS Mata Atlântica & INPE, 2023). Aujourd'hui, il ne subsiste qu'environ 24 % de cette superficie, principalement sous forme de fragments isolés, dont seulement 12% sont encore relativement bien conservés. Cette régression dramatique résulte de plus de cinq siècles de déforestation, liée à l'expansion agricole, à l'exploitation forestière et au développement urbain (Joly et al., 2014 ; SOS Mata Atlântica & INPE, 2023). Aujourd'hui, l'urbanisation et le développement d'infrastructures ont même remplacé l'agriculture comme principal facteur de déforestation dans cette région du monde (Joly et al., 2014).

La dégradation historique de ce biome et son évolution décrivent malheureusement bien le devenir des forêts tropicales à travers le monde (de Lima, 2020 ; Joly et al., 2014 ; Ribeiro et al., 2009 ; Seymour et Harris, 2019).

Malgré une grande perte de sa superficie due aux activités anthropiques, la Forêt Atlantique représente encore un maillage de milieux tropicaux extrêmement riches en biodiversité (Chiarello, 2003 ; Joly et al., 2014 ; Myers et al., 2000 ; Rezende et al., 2018 ; Ribeiro et al., 2009 ; SOS Mata Atlântica et al., 2023). Toujours considérée comme un des « hotspots » de biodiversité les plus importants de la planète (Joly et al., 2014 ; Marques et al., 2021 ; Myers et al., 2000 ; Rezende et al., 2018), ce biome abrite plus de 20 000 espèces végétales (Rezende et al., 2018), et près de 2500 espèces de vertébrés dont 261 espèces de mammifères, parmi lesquels plus d'un quart est considéré comme endémique (Chiarello, 2003 ; Ribeiro et al., 2009).

L'histoire évolutive de cette forêt et l'hétérogénéité de ses écosystèmes sont à l'origine de son incroyable biodiversité. En effet, la Forêt Atlantique regroupe des espèces dont l'évolution reflète d'anciennes connexions biogéographiques avec la Forêt Amazonienne, et dont l'histoire a été façonnée par des dynamiques alternant isolement et reconnexion, souvent liées à des épisodes paléoclimatiques, favorisant ainsi des phénomènes de spéciation (Joly et al., 2014 ; Leite et al., 2016 ; Lynch Alfaro et al., 2012a ; Rylands et al., 1996). L'évolution dynamique de ce biome a

donc permis l'établissement d'une faune et d'une flore uniques au monde (Joly et al., 2014 ; Lynch Alfaro et al., 2012a).

De plus, la Forêt Atlantique abrite une diversité remarquable d'écosystèmes naturels influencés par une grande variabilité de conditions écologiques (Colombo et Joly, 2010 ; Joly et al., 2014 ; SOS Mata Atlântica et INPE, 2023). Ce biome est généralement défini comme un continuum d'espèces végétales distribuées en 5 types de forêts : les forêts ombrophiles denses, prédominantes dans les zones côtières; les forêts ombrophiles ouvertes, plus clairsemées; les forêts ombrophiles mixtes couvrant les zones plus tempérées du sud du biome; et enfin les forêts saisonnières décidues et semi-décidues adaptées au climat plus sec à l'intérieur des terres (Joly et al., 2014 ; SOS Mata Atlântica & INPE, 2023). La complexité de cette mosaïque écologique en renforce dès lors la richesse floristique et faunistique (Colombo et Joly, 2010 ; Leite et al., 2016).

Cette incroyable richesse biotique et ce fort taux d'endémisme se reflètent d'ailleurs également au sein des communautés de primates peuplant la Forêt Atlantique (Chiarello, 2003 ; Culot et al., 2019 ; Pinto et al., 2023 ; Rylands et Mittermeier, 2024). En effet, cette forêt héberge une grande variété d'espèces, considérée parmi les plus importantes des néotropiques (Pinto et al., 1993) et faisant d'elle une priorité pour leur étude et leur conservation (Mittermeier, 1988). Ces primates sont représentés par plusieurs familles et sous-familles, six genres (*Alouatta*, *Brachyteles*, *Callicebus*, *Callithrix*, *Leontopithecus* et *Sapajus*), et plus d'une vingtaine d'espèces et sous-espèces dont près de 80% sont endémiques au biome (Culot et al., 2019 ; Pinto et al., 2023 ; Rylands et Mittermeier, 2024). Ce taux d'endémisme important trouve, lui aussi, son origine dans l'histoire évolutive dynamique de ce biome. En effet, les fluctuations climatiques, les modifications biogéographiques, l'évolution de la végétation et, plus récemment, la fragmentation de l'habitat, exacerbées par d'importantes facultés d'adaptation et de spécialisation ont joué un rôle central dans la diversité taxonomique des primates au sein de la Forêt Atlantique (Chiarello, 2003 ; Rylands et al., 1996).

Cependant, la dégradation de ce biome influence fortement les populations de primates qui y vivent (Bufalo et al., 2016 ; Culot et al., 2010 ; Estrada et al., 2017 ; Gomes et al., 2024 ; Pinto et al., 2023). Selon Pinto (2023), la Forêt Atlantique est aussi considérée comme une région particulièrement affectée par le changement climatique ce qui engendre un stress supplémentaire sur ces animaux. Ces derniers y font preuve d'une grande flexibilité écologique pour pouvoir s'adapter aux importantes perturbations de leur milieu naturel (Chiarello, 2003). Certaines espèces généralistes comme celles du genre *Sapajus* pourraient même tirer profit de l'hétérogénéité de leur habitat en exploitant les forêts secondaires ou même certaines plantations exotiques comme ressources complémentaires à celles rencontrées normalement dans les forêts primaires (Galetti and Pedroni, 1994 ; Gibson et al., 2011 ; Mikich et Liebsch, 2013 ; Rasec-Silva et al., 2023).

Enfin, ce biome est crucial non seulement pour sa biodiversité, mais aussi pour les services écosystémiques qu'il rend. La forêt atlantique s'étendant sur 17 États brésiliens du littoral atlantique (SOS Mata Atlântica et INPE, 2023), elle couvre environ 15% du territoire national et abrite près de 70 % de la population brésilienne (SOS Mata Atlântica et INPE, 1998). Elle représente donc une mosaïque écologique complexe, essentielle à la régulation du climat et à la préservation de milliers d'espèces uniques (Joly et al., 2014). Malgré les pertes subies, elle reste une priorité absolue pour les efforts de conservation au Brésil (SOS Mata Atlântica et INPE, 2023).

1.2.2. Le Parc d'État Carlos Botelho

Le constat alarmant selon lequel plus de la moitié des forêts tropicales sont impactées par les activités humaines souligne l'importance de leur conservation (Gibson et al., 2011 ; Ribeiro et al., 2009). Au sein du biome de la Forêt Atlantique, quelques larges fragments de forêts primaires subsistent dans des lieux où les reliefs escarpés ont rendu l'exploitation des terres particulièrement difficile. Par exemple, la Serra do Mar, une chaîne de montagnes s'élevant le long du littoral dans l'État de São Paulo et dont fait partie le Parc d'État Carlos Botelho, contient aujourd'hui les plus grands vestiges de forêts primaires de la Forêt Atlantique (Ribeiro et al., 2009). Ces forêts, en plus d'agir comme refuges climatiques et d'atténuer les perturbations environnementales, offrent des habitats indispensables à de nombreuses espèces (De Frenne et al., 2019; Senior et al., 2017). Elles sont donc primordiales au maintien de la biodiversité tropicale (Gibson et al., 2011).

Le parc a été créé en 1982 dans le but de protéger l'une des zones les mieux préservées de la Forêt Atlantique pourtant autrefois menacée par des exploitations forestières. Comme le reste du biome de la Forêt Atlantique dont il fait partie, le Parc d'Etat Carlos Botelho jouit d'une grande biodiversité avec une richesse floristique et faunistique importante. Parmi sa faune abondante, le parc abrite une communauté de primates remarquable composée de 4 espèces : *Sapajus cucullatus*, *Brachyteles arachnoides*, *Allouata guariba* et *Leontopithecus chrysopygus* (Moraes Rodrigues et al., 2016 ; Presotto et Izar, 2010). Grâce aux efforts de conservation, le parc est devenu un exemple de régénération écologique et une destination importante pour la recherche scientifique (*Parque Estadual.com*, s.d.).

2. Stratégies adaptatives des primates

La dégradation des forêts tropicales altère la structure et la composition des milieux forestiers, entraînant une raréfaction de certaines ressources (Gazagne et al., 2020a). Parmi les plus concernées figurent les ressources fructifères, qui occupent une place centrale dans l'écologie de nombreuses espèces de primates, structurant leurs déplacements, leurs interactions avec les autres organismes et leur rôle fonctionnel au sein des forêts tropicales (Chapman, 1995 ; Bufalo et al., 2016). Les fruits représentent ainsi une part importante du régime alimentaire de nombreuses espèces qui comptent ainsi pour près de 40% de la biomasse d'animaux frugivores au sein des forêts tropicales (Chapman, 1995 ; Lambert, 2002).

Par exemple, dans la Forêt Atlantique, les fruits constituent 50 % de l'alimentation des primates (Vasquez et al., 2024). L'importante diversité d'arbres fruitiers soutient ce régime frugivore et favorise même le maintien d'importantes communautés de primates. Ainsi, au sein de ce biome, les espèces des genres *Sapajus*, *Brachyteles*, *Leontopithecus* et *Alouatta* dispersent entre 72% et 94% des graines qu'elles manipulent (Bufalo et al., 2016). Selon Canale (2016), la dispersion de graines des différentes espèces végétales repose donc sur ces différents primates et dépend de leurs adaptations comportementales et anatomiques. Ce constat est d'autant plus vrai que la disparition progressive des grands animaux disperseurs de graines menace aujourd'hui la majorité des espèces végétales de la Forêt Atlantique (Canale et al., 2016). Dès lors, le rôle d'espèces de taille moyenne ubiquistes comme les sapajous est primordial à la santé des écosystèmes (Canale et al., 2016).

La présence de ces animaux est donc essentielle au maintien d'un équilibre au sein de ces forêts (Bourlière, 1984 ; Lambert, 2002) et favorise même leur régénération (Culot et al., 2010, 2017 ; Gazagne et al., 2020b ; Lambert, 2002 ; Mittermeier, 1988 ; Wehncke et Di Bitetti, 2013). Les primates et les arbres fruitiers entretiennent ainsi des interactions étroites et complexes, si bien que

perturber ces relations peut entraîner des effets négatifs sur l'entièreté de ces écosystèmes (Chapman, 1998).

La frugivorie a d'ailleurs favorisé chez les primates le développement d'une importante flexibilité comportementale et des tendances opportunistes (Bourlière, 1984 ; Hemingway et Bynum, 2005 ; Noser et Byrne, 2014). Basée sur l'idée que la consommation de fruits imposait des défis écologiques par la variation de leur abondance au niveau spatial et temporel, une étude de Milton (1981) a ainsi démontré que les espèces de primates frugivores nécessitent d'importantes facultés cognitives. En effet, la dispersion des arbres fruitiers et leur phénologie obligent ces primates à se déplacer sur de plus longues distances (Hawes et Peres, 2014) et à mémoriser leur localisation et leurs périodes de fructifications (Asensio et al., 2011 ; Janson, 1998). Dès lors, les espèces frugivores présentent des stratégies alimentaires sophistiquées témoignant d'une cognition importante (Milton, 1981).

Néanmoins, même si les fruits constituent une part importante de leur régime alimentaire, leur faible teneur en protéines et la fluctuation de leur abondance entraînent généralement les primates à consommer une grande diversité d'aliments (Canale et al., 2013 ; Kaisin et al., 2020 ; Lambert et Rothman, 2015 ; Oliveira et al., 2014). Ainsi, de nombreuses espèces, souvent généralistes, consomment régulièrement des feuilles, des graines, de l'écorce ou des insectes afin de compléter leur alimentation frugivore ou lorsque les ressources principales se raréfient (Hemingway et Bynum, 2005). Dans ce dernier cas, ces éléments sont alors souvent définis comme aliments de substitution ("fallback foods") consommés lorsque les aliments préférentiels ne sont pas ou peu disponibles (Altmann, 1998).

La dégradation des forêts tropicales modifie donc la disponibilité de certaines ressources essentielles, altérant ainsi fortement les comportements alimentaires des primates (Gazagne et al., 2020a). Toutefois, les effets de la dégradation de l'habitat des primates sont modérés par certains traits spécifiques (Estrada et al., 2017) comme leur faculté à modifier leurs déplacements ou leurs stratégies de fourragement (Di Bitetti, 2001 ; Gazagne et al., 2020 ; Hawes et Peres, 2014 ; Lambert et Rothman, 2015 ; van Schaik et al., 1993).

2.1. Adaptation du régime alimentaire

Parmi toutes les adaptations comportementales permettant aux primates d'atténuer les effets de la variation de l'abondance des ressources au sein des forêts tropicales, la modification de leur régime alimentaire semble être la plus importante (van Schaik et al., 1993). En effet, ce régime est principalement influencé par la disponibilité et l'abondance des ressources qui le constituent. Au sein des milieux tropicaux, ces facteurs peuvent subir de fortes variations spatiales et temporelles (Hawes et Peres, 2014 ; Lambert et Rothman, 2015 ; van Schaik et al., 1993).

Les distributions particulièrement irrégulières des espèces végétales au sein des forêts tropicales, ainsi que leur phénologie, contribuent largement aux variations spatio-temporelles des ressources (Garber, 1987 ; Foerster, 2012). Cependant, dans les milieux tropicaux, les fluctuations saisonnières sont principalement marquées par des modifications des régimes de précipitations. Dès lors, les températures relativement stables exacerbées par une importante richesse spécifique d'arbres fruitiers engendrent des périodes de fructification plus erratiques et idiosyncratiques. Ces phénomènes provoquent alors plus souvent une diversification des ressources alimentaires, plutôt

que leur raréfaction (Boyle et Bronstein, 2012). La plupart des primates ont donc développé une grande flexibilité alimentaire en réponse aux défis posés par ces fluctuations saisonnières (Fay et al., 1989 ; Foerster, 2012 ; Gazagne et al., 2020 ; Hall, 1962 ; Hawes et Peres, 2014 ; Hemingway et Bynum, 2005 ; Lambert et Rothman, 2015 ; van Schaik et al., 1993).

Outre les variations saisonnières, la qualité de l'habitat exerce aussi un impact sur la diversité et l'abondance des ressources alimentaires disponibles (Canale et al., 2016 ; Culot et al., 2010 ; Felton et al., 2008 ; Gazagne et al., 2020 ; Rasec-Silva et al., 2023 ; Tesfaye et al., 2013 ; Wimberger et al., 2017). Les primates occupant des habitats dégradés ou limitrophes aux milieux anthropisés font donc aussi preuve d'une grande flexibilité comportementale. Leur régime alimentaire inclut donc une plus grande diversité d'éléments issus d'espèces végétales indigènes ainsi que des espèces exotiques provenant parfois de plantations d'origine anthropique (*Cercopithecus mitis boutourlinii* : Tesfaye et al., 2013 ; *Cercopithecus albogularis labiatus* : Wimberger et al., 2017 ; *Macaca leonina* : Gazagne et al., 2020 ; *Sapajus* spp. : Canale et al., 2016, Rasec-Silva et al., 2023 et *Sapajus cucullatus* : Martinez de Zorzi et al., 2024 ; Milkisch et Liebsch, 2013 ; Galetti et Pedroni, 1994).

2.1.1. La consommation de cœurs de palmier

La consommation de cœurs de palmier par les primates est un comportement peu observé dans la nature bien que cette ressource, correspondant aux méristèmes apicaux des différentes espèces de palmiers, est largement répandue au sein des milieux tropicaux (Leal et al., 2022 ; Lee et Balick, 2008). Cependant, riche en fibres alimentaires et en eau, les cœurs de palmier semblent assez pauvres nutritionnellement et sont donc plus généralement exploités pour leurs fruits très abondants (Canale et al., 2016 ; Galetti et Aleixo, 1998 ; Galetti et al., 1999 ; Henderson, 2000 ; Quast et Bernhardt, 1978 ; Salvi et Katewa, 2014).

Néanmoins, présents dans la plupart des habitats tropicaux, les cœurs de palmiers sont tout de même consommés par différentes espèces de primates assez éloignées phylogénétiquement (ex : *Sapajus cucullatus* (anciennement *Cebus nigrinus*) : Brocardo et al., 2010 ; *Sapajus nigrinus* : Souza dos Santos et al., 2023 ; *Gorilla gorilla gorilla* : Fay et al., 1989 ; *Ateles chamek* : Felton et al., 2008 ; *Pan troglodytes* : Fragszy et al., 2013 ; *Pongo pygmeus* : Russon, 1998).

Enfin, l'exploitation de cette ressource présente certaines caractéristiques constantes malgré qu'elle soit observée au sein de taxons très différents. Premièrement, elle est principalement consommée comme aliment de substitution lorsque les ressources préférentielles ou l'habitat sont plus difficilement exploitables (Brocardo et al., 2010 ; Fay et al., 1989 ; Felton et al., 2008 ; Taira and Izar, 2007). Ensuite, ce comportement ne semble présent qu'au sein de certaines populations spécifiques des espèces qui le manifestent (Fragaszy et al., 2013 ; Brocardo et al., 2010). L'extraction nécessitant une grande dextérité et un coût énergétique élevé, elle implique un apprentissage social et reflète l'existence de traditions comportementales chez ces primates (Fragaszy et al., 2013).

Dans le cas d'*Euterpe edulis*, espèce endémique de la Forêt Atlantique (Carvalho et al., 2020 ; Henderson, 2000 ; Leal et al., 2022), la consommation de cœurs de palmier par les capucins constitue un rare exemple de prédation végétale. Ce palmier à stipe unique d'une dizaine de mètres de haut ne pouvant se régénérer après l'abattage, l'extraction du méristème apical entraîne sa mort (Reis et al., 2010 ; Salvi & Katewa, 2014). Ce comportement des primates engendre localement

une forte diminution des populations de palmiers (Portela et Dirzo, 2020 ; Santos et al., 2023) entraînant des répercussions importantes sur les écosystèmes au regard de leurs rôles prépondérants au sein des forêts tropicales (Galetti et Aleixo, 1998 ; Melito et al., 2014 ; Santos et al., 2023). En effet, ces palmiers sciaphiles et ombrophiles sont considérés comme une espèce clé des sous-bois, produisant des fruits abondants consommés par un grand nombre d'espèces frugivores qui participent ainsi à la dispersion de ses graines et à la régénération forestière (Galetti et Aleixo, 1998 ; Galetti et al., 1999 ; Henderson, 2000 ; Melito et al., 2014 ; Reis et al., 2000).

Malgré son assez large distribution au sein de la Forêt Atlantique et même son expansion dans le biome voisin du Cerrado où il pousse le long des cours d'eau parmi la végétation rivulaire, l'espèce présente une diminution de ses effectifs ces dernières décennies (Carvalho et al., 2020 ; Hargreaves, 2024 ; Melito et al., 2014 ; Schulz et al., 2016). Son exploitation illégale ainsi que l'importante destruction de son habitat (Joly et al., 2014 ; Leal et al., 2021 ; Ribeiro et al., 2009 ; SOS Mata Atlântica et INPE, 2023), exacerbées par sa faible capacité de régénération, ont mis à mal ses populations et les efforts de conservation visant à protéger l'espèce (Carvalho et al., 2020 ; Henderson, 2000 ; Schulz et al., 2016). De ce fait, celle-ci est aujourd'hui classée comme "préoccupation mineure" selon l'UICN mais ses populations subissent d'importantes fluctuations et sont en net déclin dans certaines régions de son aire de répartition (Hargreaves, 2024). La récolte intensive de cœurs de palmier en raison de leur grande valeur commerciale provoque une baisse significative des populations d'*Euterpe edulis*. Ces derniers représentent une part importante de l'industrie alimentaire en Amérique du Sud, si bien que leur convoitise entraîne des récoltes clandestines dans de nombreuses régions (Reis et al., 2000 ; Salvi et Katewa, 2014). La préservation de *Euterpe edulis* se justifie donc d'autant plus que cette espèce présente à la fois un intérêt économique important et une grande valeur écologique, deux aspects dont, comme souvent, le premier compromet le second.



Figure 1 : Distribution géographique de *Euterpe edulis* (modifié depuis les données de l'UICN).

Enfin, sa distribution restreinte, associée à une spécialisation écologique marquée, confère à *Euterpe edulis* une grande sensibilité aux perturbations de son habitat (Henderson, 2000; Leal et al., 2022). Il représente ainsi une espèce clé pour la compréhension et la conservation de la biodiversité unique de la Forêt Atlantique.

2.2. Modification des déplacements

Les modifications des stratégies de déplacement constituent une autre adaptation comportementale très répandue chez les primates pour atténuer les impacts liés aux variations de la diversité des ressources alimentaires. Cette faculté a notamment été observée chez les gibbons (Ascensio et al., 2011), les macaques (Albert *et al.*, 2013 ; Gazagne et al., 2020), les tamarins (Culot *et al.*, 2010 ; Bufalo et al., 2024) et différentes espèces de Cebidae (Di Bitetti, 2001 ; Janson, 1998, 2007 ; Oliveira et al., 2014 ; Presotto et Izar, 2010).

Ainsi, l'abondance, la distribution des ressources et la structure de l'habitat jouent un rôle important dans la régulation des schémas de déplacement des primates (Noser et Byrne, 2014 ; Reyna-Hurtado et al. 2018 ; Wimberger et al., 2017).

En effet, chez de nombreux primates, les schémas de déplacement quotidiens sont fortement structurés par la distribution spatio-temporelle des ressources alimentaires, et en particulier par celle des arbres fruitiers (Ascensio et al., 2011 ; Bufalo et al., 2024 ; Di Fiore, 2003 ; Janson, 1998 ; Noser et Byrne, 2014 ; Presotto et Izar, 2010). L'efficacité de leurs trajets et l'utilisation de routes dirigées vers les arbres les plus productifs suggèrent une planification spatiale avancée reposant sur une représentation cognitive élaborée de leur environnement (Ascensio et al., 2011 ; Bufalo et al., 2024).

Les primates peuvent alors utiliser différentes stratégies de déplacement pour faire face aux fluctuations de la diversité de ressources alimentaires (Harrison, 1985):

(a) une stratégie coûteuse et peu rentable ("high-cost, low-yield"), en augmentant les déplacements et les efforts de fourragement pour obtenir une quantité suffisante de nourriture tel qu'observé chez *Macaca fuscata* (Hanya et al., 2006) ou *Cebus apella* (Chapman, 1988).

(b) une stratégie à faible coût et faible rendement ("low-cost, low yield"), limitant la dépense d'énergie en réduisant les déplacements (*Lagothrix lagotricha poeppigii*, Di Fiore, 2003),

(c) une stratégie à faible coût et haut rendement ("low-cost, high-yield") en diminuant les déplacements et les activités de recherche alimentaire tout en maximisant l'exploitation des ressources, surtout lorsque ces dernières sont constituées d'espèces exotiques et/ou d'origine humaine (*Macaca leonina*, Albert et al., 2013 ; Gazagne et al., 2020 ; *Cercopithecus albogularis labiatus*, Wimberger et al., 2017),

(d) ou encore, une stratégie à haut coût et haut rendement ("high-cost, high-yield") en augmentant la distance parcourue pour tirer profit d'une grande diversité de ressources alimentaires comme parfois observé chez *Sapajus cucullatus* (anciennement *Cebus apella nigrinus*) (Di Bitetti, 2001).

Enfin, ces différentes stratégies ne sont pas mutuellement exclusives et ces primates peuvent donc modifier la stratégie adoptée en fonction de la diversité et l'abondance des ressources alimentaires exploitées (Di Fiore, 2003 ; Gazagne et al., 2020 ; Garber, 1987 ; Harrison, 1985).

Dans le cas de *Sapajus cucullatus*, Janson (1998 ; 2007 ; 2016) a démontré la présence de facultés cognitives permettant à cette espèce de mémoriser la localisation des principales ressources alimentaires, d'en connaître leur phénologie ainsi que les trajectoires optimales pour y accéder. De

ce fait, la superficie de son aire d'usage et ses déplacements tendent à varier fortement selon la diversité des sources d'alimentation et en fonction de la distribution des arbres fruitiers (Di Bitetetti, 2001). Cependant, ces variations ne sont pas toujours stables ni prévisibles et différentes stratégies comportementales peuvent être adoptées par cette espèce opportuniste selon des modalités plus fines telles que la structure de l'habitat et l'hétérogénéité du milieu qu'elle occupe.

3. Espèces d'intérêt : *Sapajus cucullatus*

3.1. Description générale

Les capucins font partie des espèces de primates les plus emblématiques des forêts tropicales du continent américain (Delval et al., 2025). De corpulence moyenne, ces singes présentent probablement la plus grande plasticité comportementale de tous les platyrrhiniens qui se reflète dans leur capacité à occuper une grande variété d'habitats (Delval et al., 2025). De ce fait, *Sapajus cucullatus* occupe, lui aussi, des habitats très diversifiés, prospérant aussi bien dans les forêts primaires continues que dans de petits fragments dégradés (Martins et al., 2019 ; Mikich et Liebsch, 2013). Tolérant aux modifications environnementales, il utilise fréquemment les parcelles de forêts secondaires et même les plantations de pins ou d'eucalyptus (Martins et al., 2019). Malgré son caractère ubiquiste, cette espèce est classée comme presque menacée par l'UICN en raison du déclin de ses populations (Di Bitetti et al., 2020 ; Martins et al., 2019). Les menaces principales auxquelles elles font face aujourd'hui sont la perte et la fragmentation de l'habitat causées par l'expansion urbaine, la chasse ou encore des phénomènes d'hybridation avec d'autres espèces très proches (Martins et al., 2015).

3.2. Phylogénie et répartition géographique

Les capucins, primates platyrrhiniens très largement distribués à travers l'Amérique Latine, appartiennent à la famille des Cebidae (Delval et al., 2025 ; Lynch Alfaro, 2012a). Cette famille comprend deux groupes, les Cebinae et les Saimiirinae dont les premiers se distinguent par leur plus grande taille et leur queue semi-préhensile mais surtout par leur importante encéphalisation et une remarquable flexibilité comportementale (Lynch Alfaro et al., 2012b). Les Cebinae sont composés de deux genres, les *Sapajus* dits capucins robustes ou touffus ("tufted") et les *Cebus*, les capucins graciles. Malgré l'incertitude persistante quant à la classification de certaines espèces, la taxonomie complète de *Sapajus cucullatus* peut donc être considérée de la manière suivante (Lima et al., 2018 ; Lynch Alfaro et al., 2012a ; Martins et al., 2023 ; Schol et al., 2020 ; Szyrwelski et al., 2024) :

Ordre : Primates

Sous-ordre : Haplorrhiniens

Infra-ordre: Platyrrhiniens (Singes du nouveau monde)

Famille : Cebidae

Sous-famille : Cebinae

Genre : *Sapajus*

Espèce : *Sapajus cucullatus*

Autrefois, les capucins robustes et graciles étaient regroupés dans un seul genre, *Cebus*, dont toutes les formes robustes étaient incluses dans une seule espèce, *Cebus apella*, tandis qu'une certaine diversité d'espèces était reconnue chez les capucins graciles (Wright et al., 2015). Récemment, des analyses phylogénétiques ont mis en évidence deux clades monophylétiques, correspondant aux genres morphologiquement distincts des capucins graciles et robustes (Lynch Alfaro et al., 2012a ; Martins et al., 2023).

Ces deux genres de capucins ont divergé il y a environ 6,2 millions d'années, en lien avec la formation du fleuve Amazone (Lynch Alfaro et al., 2012a). Les capucins robustes (*Sapajus*) se sont alors diversifiés au sein de la forêt atlantique, tandis que les capucins graciles (*Cebus*) ont continué d'évoluer dans le bassin amazonien (Deval et al., 2025 ; Lynch Alfaro et al., 2012a). Cependant, aujourd'hui, au sein de la Forêt Amazonienne, une importante zone de sympatrie entre ces deux genres existe, due à une expansion secondaire des *Sapajus* depuis la Forêt Atlantique (Lynch Alfaro et al., 2012a, b). Néanmoins, les capucins robustes présentent certaines caractéristiques comportementales et morphologiques les favorisant assez fortement lorsque les deux genres cohabitent (Lynch Alfaro et al., 2012b). Ces caractéristiques, telles que leur corpulence plus forte, leur structure dentaire ou encore la crête sagittale présente chez les mâles permettant l'ancrage des muscles masticateurs, témoignent de leur capacité à exploiter une plus grande diversité de ressources alimentaires et dès lors, d'occuper une grande variété d'habitats (Lynch Alfaro et al., 2012b). Ces différences sont d'ailleurs exacerbées dans les zones où ils vivent en sympatrie en réponse aux niches écologiques occupées, permettant ainsi aux *Sapajus* de constamment y présenter une densité de populations plus importante que celle du genre *Cebus* (Lynch Alfaro et al., 2012b).

Enfin, selon Lynch Alfaro (2012a), les *Sapajus* présentent deux groupes de diversification distincts. Le premier groupe correspond aux espèces de la Forêt Atlantique telles que *Sapajus xanthosternos*, *Sapajus robustus* et *Sapajus nigritus*. À partir de ces espèces et de leur expansion au sein des biomes du Cerrado ou du bassin Amazonien, d'autres espèces émergent comme *Sapajus libidinosus* ou *Sapajus apella*. Les données phylogéographiques indiquent que *Sapajus nigritus* fut la première espèce à s'être différenciée (Lynch Alfaro et al., 2012b) permettant ainsi à *Sapajus cucullatus* d'évoluer indépendamment des autres espèces au sud de son aire de répartition depuis un ancêtre très probablement lui-même originaire de la Forêt Atlantique (Lynch Alfaro et al., 2012a). Une analyse morphologique des populations de *Sapajus nigritus* au Brésil a ainsi permis de distinguer les populations de *Sapajus* des zones côtières du sud de la Forêt Atlantique, ici désignées sous le nom de *Sapajus cucullatus*, comme morphologiquement différentes des autres populations, même si cette démarcation n'est pas suffisamment claire (Di Bitetti et al., 2020). Dès lors, des études de génétique moléculaire réalisées par Lynch Alfaro (2012a) démontrent aujourd'hui l'existence d'une différenciation génétique significative entre *Sapajus nigritus* et *Sapajus cucullatus* permettant d'affirmer que celle-ci correspond à une espèce distincte (Rylands et Mittermeier, 2024 ; Szyrwelski et al., 2024).

Suivant la taxonomie présentée ci-dessus, *Sapajus cucullatus* représente donc une espèce de capucins endémique de la Forêt Atlantique (de Zorzi et al., 2024 ; Di Bitetti et al., 2020 ; Martins et al., 2019). Elle correspond à l'espèce la plus méridionale de tous les capucins, présentant une distribution géographique s'étendant le long du littoral Atlantique au sud de l'État de São Paulo et parfois même jusqu'au nord de l'Argentine (Di Bitetti et al., 2020).

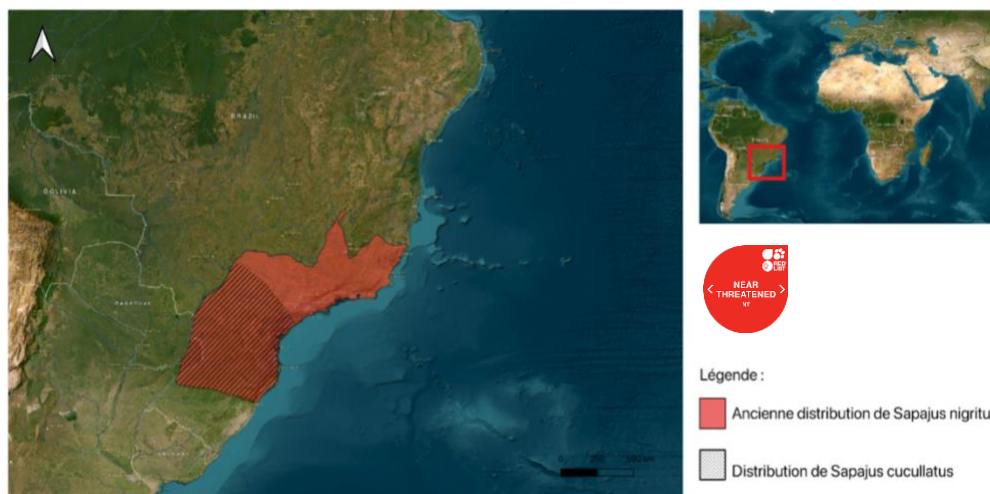


Figure 2 : Distribution géographique de *Sapajus nigritus* et *Sapajus cucullatus* (modifiée depuis les données de l'UICN, Delval et al. (2025) et Rylands et Mittermeier (2024)).

Sapajus cucullatus occupe naturellement les forêts tropicales et subtropicales de plaine, ainsi que les forêts submontagnardes et montagnardes le long de la côte atlantique du Brésil (Martins et al., 2015). Néanmoins, ce taxon montre une tolérance notable aux changements et perturbations environnementaux. En effet, comparés à la plupart des primates néotropicaux, les *Sapajus* ont la faculté d'occuper des habitats diversifiés parfois peu propices à leur survie comme les biomes secs du Cerrado ou des fragments forestiers fortement dégradés (Lynch Alfaro et al., 2012a). Cette sous-espèce est donc présente dans un grand nombre de milieux comme des forêts secondaires et des fragments isolés bordés de plantations de pins ou même de cultures de maïs (Di Bitetti et al., 2020 ; Martins et al., 2015 ; Milkich et Liebsch, 2013 ; Rímoli et al., 2008).

3.3. Structure sociale

Cette espèce forme des groupes de 4 à 48 individus dont le nombre de femelles excède le nombre de mâles (Di Bitetti et al., 2020 ; Martins et al., 2015). La taille des groupes peut varier, notamment en fonction de la disponibilité des ressources, de la dispersion du groupe ou encore des phénomènes de fission/fusion au fil des saisons (de Zorzi et al., 2024 ; Izar, 2004 ; Izar et al., 2012 ; Janson et al., 2012 ; Luccas et Izar, 202). De plus, les groupes sont aussi influencés par la migration des mâles alors que les femelles sont généralement philopatriques (Delval et al., 2025 ; Di Bitetti et al., 2020 ; Izar, 2004 ; Janson et al., 2012 ; Martins et al., 2015).

Ces primates forment des groupes polygames composés de plusieurs femelles, de jeunes, d'un mâle dominant et de plusieurs mâles subordonnés périphériques (Delval et al., 2025 ; Di Bitetti et al., 2020). Le mâle dominant est généralement facilement reconnaissable et les dimorphismes sexuels souvent bien marqués (Delval et al., 2025 ; Lynch Alfaro et al., 2012b). Alors que les femelles pèsent en moyenne 2.3 kg, les mâles pèsent généralement plus de 3 kg, ils présentent aussi une crête sagittale bipartite plus imposante que celle des femelles. Enfin, les caractères morphologiques des mâles dépendent de leur rang hiérarchique au sein du groupe, les mâles dominants acquièrent ainsi leurs caractères sexuels secondaires plus marqués une fois le statut dominant acquis (Delval, 2025).

Même si tous les mâles sont capables de se reproduire, un biais de paternité envers le mâle dominant est souvent observé (Delval et al., 2025 ; Izar, 2004 ; Izar et al., 2012 ; Janson, 1984 ; Janson et al., 2012). Ainsi, chez cette espèce, les femelles, à travers de nombreuses sollicitations et une parade nuptiale élaborée, exercent un choix actif, favorisant initialement le mâle dominant pour ensuite diversifier leurs partenaires en fin d'œstrus. Ce comportement pourrait être influencé par des considérations écologiques et des avantages reproductifs potentiels tels que l'accès à la nourriture préférentielle et la protection (Izar, 2004 ; Izar et al., 2012 ; Janson, 1984). Le mâle dominant engendrant alors une proportion importante de jeunes (Delval et al., 2025), Izar (2012) qualifiait même ce système d'appariement comme étant polygynique à mâle unique.

3.4. Ecologie alimentaire

Les espèces de la famille des Cebidae sont considérées comme ayant la plus grande plasticité alimentaire parmi toutes les espèces de platyrrhiniens (Chapman, 1998 ; Galetti et Pedroni, 1994 ; Rasec-Silva et al., 2023 ; Vasquez et al., 2024). La présence des espèces du genre *Sapajus* dans une grande variété d'habitats reflète donc leur grande flexibilité comportementale, et particulièrement des comportements alimentaires, leur permettant d'exploiter une large gamme de niches écologiques (Hawes et Peres, 2014 ; Izar et al., 2012 ; Siemers, 2000). En effet, les *Sapajus* sont généralement capables de modifier leur régime alimentaire (Canale et al., 2016 ; Rasec-Silva et al., 2023) et d'ajuster leurs déplacements (Di Bitetti, 2001 ; Janson, 1998, 2007 ; Oliveira et al., 2014 ; Presotto et Izar, 2010) pour contrer les fluctuations de la disponibilité des ressources.

Sapajus cucullatus est une espèce omnivore opportuniste qui se nourrit d'une grande variété d'aliments dont des fruits, des feuilles, des fleurs, des invertébrés et même certains vertébrés (Di Bitetti et al., 2020 ; Martins et al., 2015 ; Martins et al., 2019 ; Mikich et Liebsch, 2013). Malgré ce caractère généraliste, la majeure partie des aliments consommés sont des fruits provenant d'une grande diversité d'espèces végétales (Izar, 2004 ; Martins et al., 2019 ; Mikich et Liebsch, 2013).

Ces primates fouillent et manipulent activement leur environnement pour extraire leur nourriture. Leur régime alimentaire est d'ailleurs grandement influencé par l'apprentissage et ils sont dès lors capables de découvrir et exploiter de nouvelles ressources lorsque leur environnement les y contraint (Mikich et Liebsch, 2013). Ces capacités sont d'ailleurs primordiales à leur survie tant la fragmentation et la dégradation de leur habitat peuvent limiter la disponibilité de ces ressources et, dès lors, les forcer à modifier leurs comportements de fourragement (Di Bitetti et al., 2001 ; Presotto et Izar, 2010 ; de Zozi et al., 2024).

Cette importante plasticité comportementale est sous-tendue par certaines caractéristiques présentes chez cette espèce. En effet, ces primates sont connus pour leurs importantes capacités cognitives qui leur permettent d'adapter leurs comportements en réponse aux modifications de leur environnement (Janson, 1998, 2007, 2016 ; Milton, 1981 ; Presotto et Izar, 2010). Ils présentent aussi des caractéristiques anatomiques favorisant cette plasticité comportementale. Tous les capucins sont des quadrupèdes arboricoles possédant une queue semi-préhensile favorisant leur alimentation et leurs déplacements dans les canopées (Delval et al., 2025). Cependant leur particularité réside dans leur remarquable dextérité faisant d'eux les primates les plus habiles du Nouveau Monde (Delval et al., 2025). Ils possèdent en effet un squelette et une musculature particulière qui leur permettent d'effectuer des mouvements indépendants et coordonnés de chacun

de leurs doigts. Cette habileté manuelle est d'ailleurs aussi supportée par une grande quantité de fibres cérébrales motrices ainsi qu'une importante encéphalisation typique de ce clade (Delval et al., 2025).

De ce fait, les espèces du genre *Sapajus*, dont notamment *Sapajus cucullatus*, possèdent une grande faculté d'adaptation aux variations de la disponibilité et de la distribution des ressources au sein de leur environnement (Izar et al., 2012). Même si l'espèce est largement répandue dans le sud du Brésil, victime d'une forte déforestation ces dernières décennies, elle a été l'objet de relativement peu d'études sur le terrain. Comprendre l'écologie de cette espèce et son importante flexibilité comportementale contribue ainsi aux connaissances sur les aptitudes cognitives des capucins, mais s'avère aussi essentiel au développement des stratégies de conservation visant à protéger l'espèce et son habitat (Rímoli et al., 2008).

4. Objectifs

Cette recherche vise à étudier la flexibilité alimentaire de *Sapajus cucullatus*. La collecte des données a été réalisée sur un groupe d'une trentaine d'individus au sein du Parc d'État Carlos Botelho (PECB) situé dans le biome de Forêt Atlantique au Brésil. L'habitat de *Sapajus cucullatus* y est principalement composé d'une forêt tropicale primaire bordée par une forêt en régénération ainsi que des plantations d'origine anthropique. L'objectif est donc d'analyser la plasticité comportementale de *Sapajus cucullatus* quant à son régime alimentaire et d'étudier l'exploitation des différents milieux disponibles au regard de la diversité des ressources et des variations des conditions environnementales.

En outre, l'étude se concentrera aussi sur la consommation des cœurs du palmier *Euterpe edulis* par *Sapajus cucullatus*. Ce comportement alimentaire rarement décrit implique l'arrachage du cœur de palmier et donc la mort de l'arbre. Le second objectif de l'étude est de comprendre les facteurs favorisant l'exploitation de cette ressource et les processus comportementaux qui y sont associés.

Cette recherche a donc plusieurs objectifs :

1. Caractériser le régime alimentaire des sapajous suivis et ses variations
 - Déterminer la diversité des ressources exploitées et la variabilité des comportements alimentaires au fil des saisons.
 - Identifier les facteurs environnementaux qui façonnent cette diversification.
2. Évaluer l'utilisation de l'espace et les déplacements
 - Délimiter l'aire d'usage et quantifier les déplacements journaliers du groupe suivi.
 - Examiner les variations saisonnières de ces paramètres et expliquer leur relation avec la diversité des ressources alimentaires exploitées.
3. Analyser la consommation de cœurs de palmier (*Euterpe edulis*)

- Mesurer la fréquence et l'intensité de cette consommation.
- Évaluer les conditions environnementales qui en favorisent l'occurrence.
- Décrire les stratégies comportementales déployées et comparer les différences liées à l'âge et au sexe dans l'exploitation de cette ressource.

5. Hypothèses et prédictions

Sapajus cucullatus est une espèce omnivore et opportuniste mais dont le régime alimentaire est très majoritairement composé de fruits (Martins et al., 2019 ; Mikich et Liebsch, 2013).

- i. La diversité des aliments consommés pourraient varier au cours des saisons et les fruits représenteraient donc une plus grande proportion de l'alimentation en saison humide.
- ii. Si les mouvements au sein de l'habitat variaient en fonction des saisons et de la diversité des fruits consommés, l'aire d'usage du groupe serait alors plus grande durant la saison humide afin de maximiser l'exploitation des différents ressources fruitières.
- iii. Enfin, l'augmentation de la diversité des ressources alimentaires favorise les déplacements, tel que défini par une stratégie à haut coût et haut rendement ("high-cost, high-yield") par Harrison (1985) et déjà observée chez certains sapajous (Di Bitetti, 2001). De ce fait, les distances quotidiennes parcourues augmenteraient elles aussi avec la diversification des ressources alimentaires.

La consommation de cœurs de palmier est un phénomène rarement décrit. Elle nécessite l'arrachage du cœur mais aussi des feuilles de la plante, ce qui implique une débauche d'énergie importante et requiert un temps considérable. L'exploitation de cette ressource représente donc une composante importante de l'activité de fourragement des capucins suivis.

- i. La consommation des cœurs de palmier aurait tendance à augmenter lorsque d'autres ressources se raréfient et servirait donc d'aliments de substitution tel que défini par Altmann (1998).
- ii. Cette consommation varie aussi en fonction des données climatiques au sein du parc. Les cœurs de palmiers étant riches en eau et en fibre, elle augmenterait lors de période de forte chaleur ou de sécheresse.
- iii. Le comportement n'est pas réalisé de manière homogène au sein du groupe mais s'avèrerait plus fréquemment observé chez les mâles adultes. Ces derniers cibleraient également des arbres de plus grande de taille avec un taux de succès plus important que les autres classes d'âge.

Matériel et Méthodes

1. Site d'étude

L'étude a été menée au sein du Parc d'État Carlos Botelho (PECB ; 24°08' S, 47°58' W), s'étendant sur 38 hectares au sud-est de l'État de São Paulo (Moraes Rodrigues et al., 2016 ; Fundação Forestal, 2008 ; Presotto et Izar, 2010).

Ce site, faisant partie du domaine montagnard de la Serra de Paranapiacaba, est caractérisé par un relief escarpé à une altitude de 720 à 890 mètres au-dessus du niveau de la mer (Fundação Forestal, 2008 ; Luccas et Izar, 2021 ; Presotto et Izar, 2010). L'altitude de ce site en spécifie aussi le climat et la végétation.

Le PECB est caractérisé par un climat subtropical humide présentant un été relativement chaud (Presotto et Izar, 2010). Durant la période d'étude, la température maximale moyenne était de 27,4 (+/- 4,1) °C et la température minimale moyenne de 14,7 (+/- 2,8) °C entre mai et juillet. D'octobre à décembre, la température maximale moyenne atteignait 28,8 (+/- 3,5) °C et la minimale 17,6 (+/- 2,2) °C. La température maximale de 37,3 °C a été enregistrée en octobre alors que la plus basse, 6,6 °C l'a été en mai. Ces résultats mettent en évidence une variation saisonnière, caractérisée par des températures plus élevées en fin d'année et corroborant les observations historiques du climat de cette région (Fundação Forestal, 2008 ; Izar, 2004 ; Presotto et Izar, 2010).

Les précipitations annuelles moyennes varient entre 1700 et 2400 mm (Luccas et Izar, 2021). La période présentant le plus de précipitations s'étend de septembre à mars (Izar, 2004), elle correspond aussi à la période la plus chaude et dont la disponibilité en fruits est la plus importante (Luccas et Izar, 2021 ; Izar, 2004). Lors de la période d'étude, les précipitations s'élevaient à 471,8 mm d'octobre à décembre contre 179,9 mm durant la saison sèche. Du mois d'avril à celui de septembre, les températures sont donc plus basses et les précipitations sont moindres (Luccas et Izar, 2021). Les données climatiques quotidiennes (températures et précipitations) ont été obtenues via le service NASA POWER en utilisant le package R *nasapower* (R Core Team, 2023 ; Sparks 2018).

En raison de sa topographie, la zone est définie comme une forêt tropicale à caractère montagnard ou submontagnard (Fundacao Forestal, 2008 ; Luccas et Izar, 2021 ; Moraes Rodrigues et al., 2016). La végétation du site est principalement constituée d'une forêt ombrophile ancienne, interrompue par des zones de forêts secondaires (Moraes Rodrigues et al., 2016 ; Luccas et Izar, 2021 ; Presotto et Izar, 2010). Les forêts anciennes sont denses, matures à canopée haute (>20 m), entrecoupées de forêts secondaires plus basses (Izar, 2004 ; Luccas et Izar, 2021 ; Moraes Rodrigues et al., 2016).

Enfin, différentes plantations d'*Araucaria angustifolia*, un conifère emblématique des forêts ombrophiles du sud du biome (Bogoni et al., 2020) sont présentes au sein du parc. La zone d'étude comprend aussi des sites adjacents au PECB, telles que la Réserve Privée du Patrimoine Naturel (RPPN) Trápaga, constituée d'une forêt secondaire à canopée irrégulière, riche en épiphytes, palmiers et espèces pionnières (Moraes Rodrigues et al., 2016). D'autres sites périphériques, plus anthropisés, incluent notamment des plantations de pins et d'autres cultures au nord du parc.

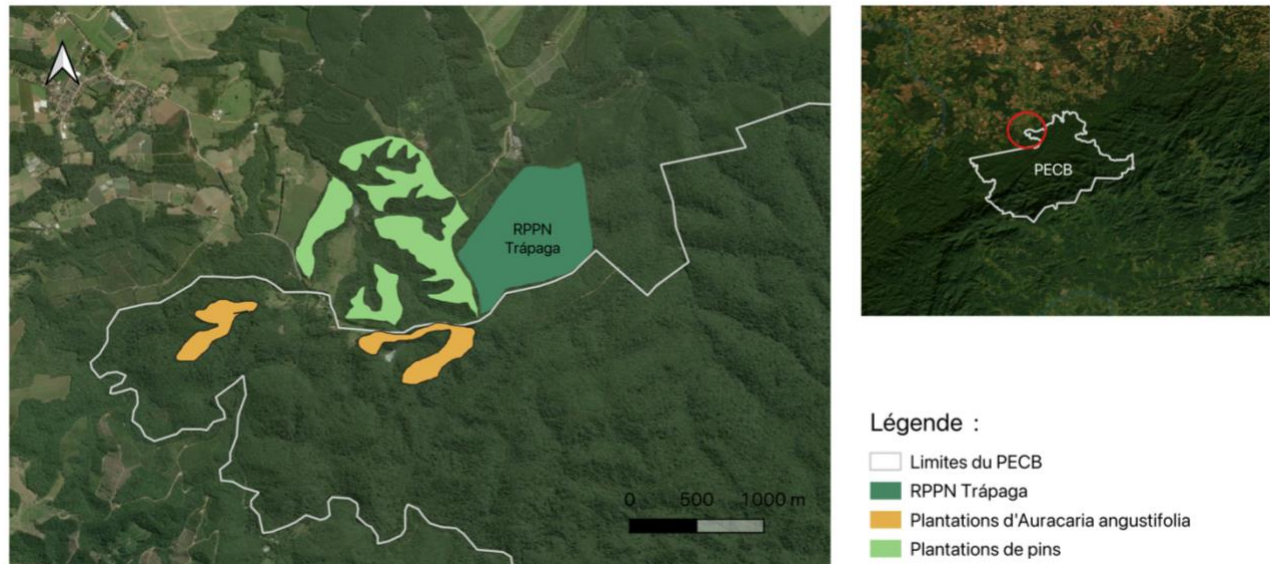


Figure 3 : Carte illustrant le site d'étude et représentant les différents milieux exploités par le groupe de *S. cucullatus*.

2. Groupe d'étude

Le groupe suivi utilise principalement une parcelle située sur les frontières du PECB leur offrant un habitat très varié, parfois anthropisé ou fréquenté par quelques touristes. Ces particularités du site ont permis à l'étude d'être menée sans que la présence d'observateurs ne dérange les capucins. En effet, comme démontré sur d'autres sites d'étude par Webb et McCoy (2014), l'exposition d'un groupe à certaines activités humaines semble en diminuer les comportements agonistiques ou de fuite en présence de chercheurs. La réalisation d'un processus d'habituation en amont de l'étude n'a donc pas été nécessaire dans ce contexte.

Bien que la densité de capucins au sein du PECB soit plutôt faible (2,3 individus/ km²) avec des groupes de petites tailles, comptant en moyenne 17 individus (Presotto et Izar, 2010), le groupe suivi est relativement grand, il compte environ 34 individus. Le nombre d'individus a varié au cours de l'étude car plusieurs naissances ont eu lieu, notamment durant les mois d'octobre et novembre 2024. Le groupe compte ainsi 6 mâles adultes, 6 femelles adultes, environ 7 subadultes et une quinzaine de jeunes dont le sexe n'était pas identifié.

3. Collecte des données

3.1. Organisation de la collecte sur le terrain

3.1.1. Périodes d'observation et protocole de suivi

Les données ont été récoltées durant deux périodes distinctes de trois mois, de mai à juillet 2024, puis d'octobre à décembre 2024. Au total, 45 journées d'observation ont été réalisées, à raison de 5 à 7 jours consécutifs chaque mois. Seules les 38 journées complètes, lors desquelles le groupe a été suivi du lever au coucher du soleil, ont été retenues pour l'analyse comportementale. Cependant, en raison d'une incertitude quant à l'identité du groupe suivi lors du mois de mai, ces

données ont été exclues de l'analyse afin de garantir la cohérence de l'ensemble du jeu de données exploité, d'éviter tout biais potentiel lié à l'utilisation de l'habitat ou aux habitudes écologiques propres à chaque groupe, et d'assurer la comparabilité entre toutes les périodes considérées. Les données exploitées étaient donc réparties sur 31 journées réparties sur les mois de juin ($n = 7$), juillet ($n = 5$), octobre ($n = 7$), novembre ($n = 7$) et décembre ($n = 6$).

3.1.2. Recherche, repérage et suivi du groupe

Les périodes d'observation mensuelles débutaient dès la découverte et l'identification du groupe d'intérêt. La localisation du groupe était effectuée par des marches aléatoires en forêt, sur la base d'indices visuels et auditifs, le premier jour de chaque période d'observation. Une fois le groupe trouvé et identifié, il était suivi de façon continue jusqu'au coucher du soleil, puis localisé à nouveau, le lendemain avant l'aube, au dernier site d'observation connu, et cela durant plusieurs jours consécutifs. Ainsi, le groupe était observé de site dortoir à site dortoir, avec une durée d'observation quotidienne moyenne de 11 heures et 12 minutes, calculée à partir de l'enregistrement quotidien de l'heure d'arrivée et de départ des chercheurs du site dortoir.

3.2. Localisation et déplacements

Les déplacements et la localisation du groupe ont été enregistrés au moyen d'un *Global Positioning System* (GPS) (Garmin GPSMAP 66s). L'appareil était programmé pour consigner un point toutes les 30 secondes (latitude, longitude, altitude) tout au long de la journée, permettant une collecte fine et continue des données spatiales (Joo et al., 2022). Le groupe était suivi du lever du soleil à la tombée de la nuit et donc d'un site dortoir à un autre. Les données GPS ont ainsi permis de calculer les déplacements journaliers et d'estimer l'aire d'utilisation du groupe pour chaque mois.

Par ailleurs, certains événements clés et définis préalablement (sites dortoires, certains comportements alimentaires, interactions inter- et intraspécifiques) ont également été géolocalisés manuellement à l'aide du GPS afin de modéliser et caractériser plus précisément l'aire d'usage du groupe suivi. Toutefois, seules les localisations correspondant aux comportements alimentaires ont été intégrées dans l'analyse de l'aire d'utilisation du groupe (cf. section 3.4. Identification des arbres fruitiers) ; les autres événements (sites dortoires, interactions inter- et intraspécifiques) n'ont pas été exploités dans cette étude.

3.3. Données comportementales

3.3.1. Méthode du balayage instantané ("Scan sampling")

L'écologie générale du groupe a été étudiée à l'aide de la méthode du balayage instantané (« Instantaneous Sampling » ou « Scan sampling » ; Altmann, 1974), couramment utilisée pour enregistrer simultanément les comportements de plusieurs individus à des intervalles réguliers (Brereton, 2022 ; Lehner, 1992). Cette méthode est l'une des plus couramment utilisée car elle permet d'enregistrer simultanément les comportements de plusieurs individus et de rendre compte de la répartition des activités et de la synchronicité comportementale d'un groupe (Altmann, 1974 ; Brereton, 2022 ; Lehner, 1992).

Le groupe a été suivi durant un total de 343 heures et 15 minutes. Dans le cadre de cette étude, les données ont été recueillies sur des périodes de 2 minutes, en raison de la grande taille du groupe et de sa dispersion. Les intervalles entre ces périodes étaient de 15 minutes. Ces intervalles relativement longs sont la conséquence de longues périodes de suivi excédant parfois 13h durant le mois de décembre (Brereton, 2022).

Cette méthode requiert une collecte des données assez brève (ici, 2 minutes), les catégories de comportement à encoder doivent donc être définies à l'avance et facilement identifiables (Altman, 1974). Les données recueillies dans le cadre de cette étude étaient :

1. La date et l'heure
2. L'identification (sexe et classe d'âge) de chaque individu visible au moment du balayage.
3. Son activité au moment de la collecte des données. L'éthogramme complet est présenté en annexe (Annexe 1).
4. La hauteur de la strate végétale à laquelle se trouvait l'individu (le sol correspond à la strate 0 ; 0-5 mètres, à la strate 1 ; 6-10 mètres, à la strate 2 ; 11-15 mètres correspond à la strate 3 ; 16-20 mètres, à la strate 4 ; 21-25, à la strate 5 ; et 25-30 mètres, à la strate 6).
5. Pour les données relatives à l'alimentation, l'espèce consommée était également relevée.

Enfin, le groupe étant relativement grand et parfois très étiré, une communication par radio entre les deux observateurs permettait de maximiser le nombre d'individus pris en compte à chaque collecte.

3.3.2. Méthode de toutes les occurrences (“All occurrences sampling”)

En éthologie, la combinaison de différentes méthodes d'échantillonnage est primordiale pour obtenir une représentation complète et fidèle des comportements étudiés (Lehner, 1992). Parmi ces approches, la méthode de toutes les occurrences (“all occurrences sampling” ; Martin et Bateson, 2007) est particulièrement adaptée lorsque l'objectif est de documenter chaque manifestation d'un ou plusieurs comportements spécifiques (Martin & Bateson, 2007). Ce protocole offre ainsi une résolution temporelle fine, allant au-delà du simple comptage, en permettant de situer précisément chaque événement dans le temps (Martin & Bateson, 2007).

Dans le cadre de cette étude, la méthode “all occurrences” a été utilisée pour consigner de façon exhaustive, pour tous les individus du groupe, chaque occurrence de comportements rares ou discrets tels que : les vocalisations (“long call”, “short call”, “agonistic calls”), les observations relatives aux sites dorts, les moments précis de réveil ou de coucher du groupe ainsi que les consommations de cœur de palmier (cf. 3.5. Consommation de cœurs de palmier). Toutes ces données ont été systématiquement recueillies, mais seules les informations concernant la consommation de cœurs de palmier et les sites dorts ont été exploitées (notamment pour l'évaluation des temps de suivi).

3.4. Identification et inventaire des arbres fruitiers

Les arbres fruitiers exploités par le groupe de *Sapajus cucullatus* ont été systématiquement inventoriés dès lors qu'au moins deux individus étaient observés en train de s'alimenter

simultanément dans le même arbre, afin d'objectiver l'importance de la ressource et d'éviter les biais liés à des consommations isolées ou occasionnelles.

Pour chaque arbre, l'espèce botanique et le nom commun ont été déterminés, la localisation GPS (latitude, longitude, élévation) relevée manuellement, et une plaque d'identification était apposée sur le tronc. Ces données ont permis de caractériser la diversité et l'importance relative des différentes ressources alimentaires exploitées par le groupe.

3.5. Consommation des cœurs de palmier

Les événements de consommation de cœurs de palmier ont été systématiquement enregistrés selon la méthode de toutes les occurrences ("all occurrences sampling" ; Martin & Bateson, 2007).

Pour chaque observation, les données relevées étaient la date, l'heure de début et de fin du comportement (afin d'en calculer la durée), la classe d'âge et le sexe des individus consommateurs, ainsi que la taille du tronc du palmier (diamètre à hauteur de poitrine (DBH) calculé à partir de la circonférence), sa hauteur et la longueur de son cœur. L'issue du comportement était aussi répertoriée (succès ou échec). Enfin, des données concernant les processus comportementaux et sociaux ont été collectées (présence d'individus observateurs, partage et vol de nourriture).

4. Analyse des données

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sous R version 4.2.3 au sein de l'interface RStudio (R Core Team, 2023). Les traitements de données et la production des graphiques ont été effectués à l'aide des principaux packages de l'écosystème R. L'ensemble des cartes et représentations spatiales a été réalisé avec QGIS version 3.40.5-Bratislava (QGIS Development Team, 2024).

Pour chacune des sections présentées ci-dessous, à des fins exploratoires avant la réalisation des modèles plus complexes, des analyses exploratoires ont été réalisées afin d'étudier la variations temporelles des différentes variables. Deux niveaux d'analyse ont été utilisés pour caractériser ces variations. Premièrement, des comparaisons mensuelles ont été réalisées par le test de Kruskal-Wallis (Kruskal et Wallis, 1952), suivi, le cas échéant, d'un test post-hoc de Dunn avec correction de Bonferroni (Dunn, 1964). Les comparaisons saisonnières (saison sèche vs humide) ont été réalisées à l'aide du test de Wilcoxon-Mann-Whitney (Mann et Whitney, 1947).

4.1. Écologie générale

4.1.1. Budget d'activité

Le jeu de données comprenait 12440 observations dont 4431 en saison sèche (juin-juillet) et 8009 en saison humide (octobre à décembre). Avant l'analyse statistique, l'ensemble des données brutes issues des scans comportementaux ($n = 12440$) a été rigoureusement préparé. Le budget d'activité a ainsi été calculé sur 31 journées, chaque comportement étant exprimé sous forme de proportion représentant la part du temps passé à cette activité au cours de la journée.

En effet, le budget d'activité du groupe a été calculé selon la méthode de fréquence ("Frequency method" ; Oates, 1977), considérant le nombre d'occurrences de tous les comportements lors de chacun des scans. Ainsi, la fréquence d'un comportement (P_i) correspond au rapport entre le nombre de scans attribués à ce comportement (n_i) et le nombre total de scans réalisés (N), ce rapport étant multiplié par 100 :

$$P_i = (n_i / N) \times 100$$

où : n_i = nombre de scans pour le comportement i et N = nombre total de scans.

Pour simplifier et clarifier l'analyse, les comportements individuels observés ont été regroupés en grandes catégories selon leur fonction écologique : alimentation, déplacement, comportements sociaux, repos, et autres comportements résiduels. Ces derniers, ne représentant que 0,1% du budget d'activité n'ont pas été intégrés aux analyses. Cette catégorisation est présentée en annexe (Annexe 1).

4.1.2. Analyse de l'alimentation

a. Comportements alimentaires

Les différents comportements alimentaires ont été classés en quatre catégories : frugivorie, herbivorie (consommation de feuilles et de fleurs), recherche active de nourriture ("foraging") et zoophagie (tableau S1 en annexe). Comme pour les comportements généraux, les proportions de ces activités alimentaires ont ensuite été comparées à l'échelle mensuelle et saisonnière à l'aide de tests non-paramétriques.

b. Diversité alimentaire

La diversité des ressources alimentaires a été estimée à l'aide de l'indice de Shannon (Shannon, 1948). Cette indice tient compte à la fois du nombre d'espèces consommées (richesse) et de la répartition de leur consommation (équitabilité). Il permet ainsi de tenir compte de l'importance relative de chaque espèce au sein de leurs distributions.

Il est défini par :

$$H' = -\sum (p_i \times \ln(p_i))$$

où, p_i = la proportion d'observations de consommation pour l'espèce i , calculée comme $p_i = n_i / N$, avec n_i le nombre de consommations de l'espèce i et N le total des consommations observées sur la période étudiée.

Cet indice permet de détecter les situations de dominance alimentaire ce que ne reflète pas la richesse seule. H' augmente lorsque les espèces sont consommées de manière équilibrée. Il a été utilisé ici pour caractériser plus finement la structure du régime alimentaire, en complément de la richesse. Lors de leur utilisation au sein de modèles, les deux indices ont été testés pour la colinéarité, et seule la variable la plus informative a été retenue pour les analyses statistiques.

Enfin, pour approfondir la compréhension des facteurs influençant la configuration spatiale des aires d'usage, nous avons examiné la distribution des principaux arbres fruitiers consommés par les capucins. Pour tester la structure spatiale des peuplements de ces espèces, une analyse de répartition par l'indice de Clark-Evans a été menée afin d'évaluer si leur distribution suivait un modèle agrégé, aléatoire ou dispersé (Clark et Evans, 1954). L'indice de Clark-Evans mesure la répartition spatiale d'une population en comparant la distance moyenne observée entre chaque individu et son plus proche voisin à celle attendue si les individus étaient répartis de façon aléatoire. S'il est inférieur à 1, la distribution est agrégée ; s'il vaut 1, la distribution est aléatoire ; et s'il est supérieur à 1, elle est régulière.

c. Analyses des comportements alimentaires

Premièrement, afin d'analyser la relation entre la frugivorie et l'herbivorie, une corrélation de Spearman a été utilisée en raison de la nature proportionnelle des variables et de la taille d'échantillon modérée ($n = 31$) afin d'étudier un possible lien entre ces deux comportements alimentaires (Spearman, 1904).

4.1.3. Analyses spatiales et déplacements

Les déplacements et la localisation du groupe ont été enregistrés à l'aide d'un GPS (Garmin GPSMAP 66s), programmé pour acquérir une position toutes les 30 secondes durant toute la période d'observation. Les coordonnées GPS ont été associées à chaque observation comportementale par appariement temporel, afin de n'inclure que les points correspondant effectivement à la présence du groupe. Ce filtrage a permis d'écarter les positions parasites et de garantir la précision des analyses spatiales.

a. Estimation de l'aire d'usage et du noyau d'activité

L'aire d'usage du groupe a été estimée par la méthode de densité à noyau (Kernel Density Estimation, KDE ; Worton, 1989), calculée aux niveaux d'isoplèthes 95 % (aire d'usage ou domaine vital) et 50 % (noyau d'activité). Ces données s'avèrent très utiles pour analyser les schémas d'utilisation de l'espace par les animaux. L'isoplèthe à 50%, ou noyau d'activité central, correspond à la surface dans laquelle le groupe passe 50% de son temps (Worton, 1987 ; 1989). Cette zone offre ainsi une vision concentrée et une estimation plus précise de la surface la plus intensément exploitée par le groupe au sein de son aire d'usage (Worton, 1987). Cette aire d'usage (ou domaine vital) est, quant à elle, définie par l'isoplèthe à 95% qui englobe la surface sur laquelle le groupe passe la très grande majorité de son temps (Worton, 1989). Elle représente ainsi la plus petite surface sur laquelle le groupe passe 95% de son temps (Worton, 1987).

Pour garantir la comparabilité des périodes, pour chaque mois, l'aire d'usage a été calculée à partir d'un tirage aléatoire du même nombre de jours. L'ensemble des calculs ont été effectués sous R, à l'aide des fonctions *make_track*, *hr_kde* et *hr_isopleths* du package *amt* (Signer et al., 2019).

Une estimation globale par regroupement de tous les points GPS d'un mois ou d'une saison, afin de représenter l'expansion spatiale totale du groupe a été réalisée. Les relations entre l'aire d'usage et les variables écologiques et comportementales ont été explorées à l'aide de corrélations de

Spearman, adaptées à la faible taille d'échantillon ($n = 5$) et à la distribution des données (Spearman, 1904).

b. Analyse des distances quotidiennes

La distance journalière parcourue par le groupe a été estimée à partir des coordonnées GPS enregistrées à intervalles réguliers. À chaque horodatage partagé (ici, toutes les 15 minutes), la position du groupe a été enregistrée. Les distances entre positions successives ont été calculées à l'aide de la fonction *distHaversine* du package *geosphere* (Hijmans, 2023), puis additionnées pour obtenir, pour chaque journée, la somme totale des déplacements du groupe.

L'effet de variables environnementales et alimentaires sur la distance journalière a été évaluée à l'aide d'un modèle linéaire mixte via la fonction *lm* (R Core Team, 2023). Le choix initial des variables explicatives retenues reposait sur la littérature et sur une analyse exploratoire des données. Les variables envisagées étaient donc la température, la pluviométrie, la proportion de recherche de nourriture (« foraging ») et de frugivorie, le nombre de fruits consommés ainsi que l'indice de Shannon et enfin le mois (Modèle 3 ; Tableau 1). Le modèle a été pondéré par la durée du suivi afin de tenir compte d'éventuelles variations directement dues à la collecte des données.

Ensuite, la colinéarité des variables a été testée via la commande *vif* sur R (R Core Team, 2023). Les valeurs de VIF étaient élevées pour certains prédicteurs (frugivorie et foraging ; Indice de Shannon et nombre d'espèces de fruits consommés) indiquant une forte redondance entre ces variables, elles donc ont été retirées du modèle. Les deux derniers modèles ont ensuite été comparés à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) (Tableau 1). Pour ces deux modèles (Modèle 1 et 2), la différence d'AIC (ΔAIC) étaient inférieure à 2. L'intérêt d'inclure la frugivorie comme variable explicative a donc été évalué à l'aide d'un rapport de vraisemblance (LRT) qui n'a pas montré d'amélioration significative de l'ajustement ($\chi^2 = 0,15$, $p = 0,70$). Le modèle le plus simple et le plus parcimonieux (modèle 1) a donc été privilégié.

Tableau 1 : Sélection du modèle expliquant la distance journalière sur base de différentes variables écologiques.

MODÈLES	VARIABLES	DF	AIC	ΔAIC	WI
MODELE 1	T° + PLUV + nb espèces de fruits + mois	9	450.8	0.0	0.61
MODELE 2	T° + PLUV + frugivorie + nb espèces de fruits + mois	10	452.5	1,7	0.25
MODELE 3	T° + PLUV + foraging + frugivorie + nb espèces de fruits + Indice de Shannon + mois	12	454.0	3,2	0.13

4.2. Consommation de cœurs de palmier

4.2.1. Analyse temporelle et descriptive

Le nombre d'observations d'arrachages de cœurs de palmier ($n = 181$) a été collecté par la méthodes des toutes les occurrences (« All occurrences » : Martin & Bateson, 2007). Ces données ont été traitées sous forme de comptage pour analyser le nombre de cœurs de palmier consommés les jours où ces comportements avaient lieu. Ces données ont ensuite été représentées par jour, par

mois et par saison. La variation mensuelle et saisonnière de cette activité a été testée à l'aide du test du khi² (χ^2).

4.2.2. Influence des facteurs climatiques

Un modèle de régression a été utilisé afin d'identifier les facteurs écologiques susceptibles d'expliquer la variation du nombre d'arrachages de cœurs de palmier au cours du suivi. Afin d'étudier si le comportement varie en fonction des données climatiques, les variables retenues étaient la température maximale et la pluviométrie. Les analyses ont été réalisées avec des modèles linéaires généralisés à distribution quasi-Poisson (McCullagh et Nelder, 1989).

4.2.3. Analyses du taux de succès et des variations selon la classe d'âge

Les comportements d'arrachage ont été quantifiés à partir d'observations individuelles incluant la classe d'âge, la durée d'arrachage (en minutes), le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, en cm) et l'issue (succès/échec) de la tentative.

Les variables quantitatives de taille de palmier (DBH, hauteur, longueur du cœur) ont été testées pour leur corrélation via la méthode de Spearman (Spearman, 1904). Le diamètre des palmiers (DBH) est fortement corrélé à leur hauteur ($\rho = 0,90$) et modérément corrélé à la longueur des cœurs de palmier ($\rho = 0,53$). En raison de la colinéarité entre ces variables et la meilleure précision de la mesure du DBH, elle seule a été retenue pour les analyses. De plus, cette mesure représente plus fidèlement la largeur des cœurs de palmiers consommés.

Les comparaisons de la taille des palmiers récoltés entre classes d'âge ont été réalisées par test de Kruskal–Wallis (Kruskal et Wallis, 1952), suivi d'un test post-hoc de Dunn corrigé par la méthode de Bonferroni en cas de différence significative (Dunn, 1964).

Deux modèles ont ensuite été ajustés. Le premier, visant à estimer la durée d'arrachage en fonction du DBH et de la classe d'âge, a été réalisé à l'aide d'un modèle linéaire (Montgomery et al., 2021) implémenté via la fonction *lm* du package *stats* (R Core Team, 2023).

Le second, destiné à expliquer la probabilité de succès d'arrachage en fonction du DBH et de la classe d'âge, correspond à un modèle logistique (*GLM binomial* ; McCullagh & Nelder, 1989) ajusté avec la fonction *glm* (R Core Team, 2023).

4.2.4. Analyse descriptive des comportements

Pour finir, une description plus qualitative des comportements a été menée. Une description de la séquence comportementale déployée en amont de l'extraction des cœurs de palmier a été dressée. Ensuite, des caractéristiques sociales de ce comportement, observées lors de la collecte de données, ont été décrites. L'analyse concerne des comportements tels que l'observation par un tiers individu ainsi que le partage ou le vol de nourriture. Les proportions de ces comportements a été calculée sur base de la totalité des observations ($n = 181$) et l'analyse des individus les déployant a également été étudiée.

Résultats

1. Écologie générale

1.1. Analyse du budget d'activité

1.1.1. Structure générale et schéma quotidien

Sur l'ensemble des observations collectées ($n = 12440$), l'alimentation représente la principale activité (47 %), suivie des déplacements (36,9 %) alors que les interactions sociales (8,5 %) et le repos (7,5 %) sont plus rares (fig. 4, à gauche). La comparaison du budget d'activité selon la classe d'âge (fig. 4, à droite) montre l'importance de l'alimentation et des déplacements chez tous les groupes (80 à 90 %). Cependant, la part des comportements sociaux diminue nettement avec l'âge : 14,6 % chez les juvéniles contre moins de 6 % chez les adultes. Parallèlement, le temps consacré au repos est plus élevé chez les individus plus âgés.

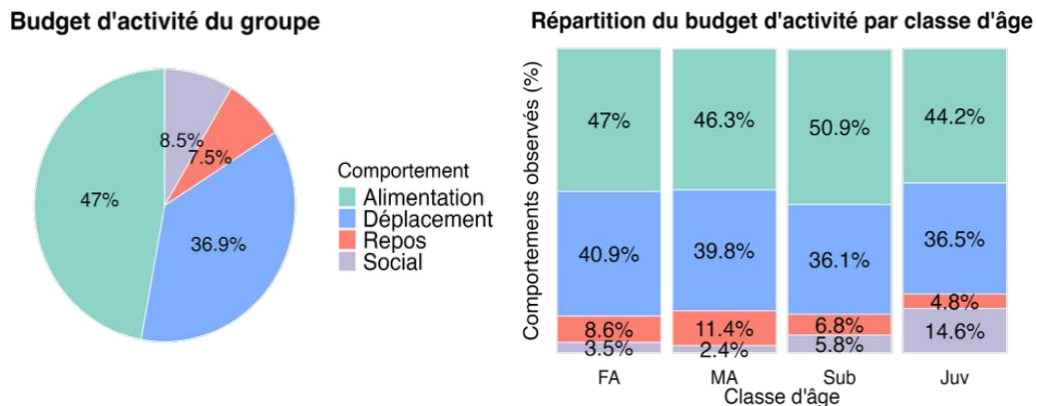


Figure 4: Diagramme du budget d'activité global (à gauche) et répartition des activités selon la classe d'âge (à droite).

L'activité du groupe varie légèrement selon l'heure de la journée mais l'alimentation et les déplacements restent majoritaires. L'activité alimentaire atteint un pic entre 15h et 16h, avant de chuter en fin de journée. Les déplacements sont légèrement plus importants en début et fin de journée, correspondant aux phases de sortie et de recherche du site dortoir (fig. 5).

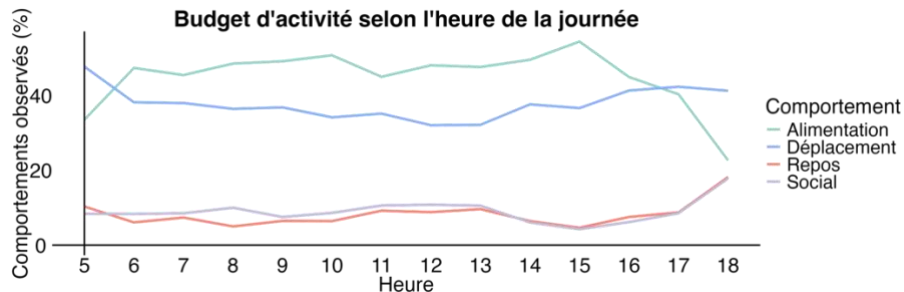


Figure 5: Représentation du budget d'activité selon l'heure de la journée.

Si cette présentation montre un schéma d'activité relativement stable au sein du groupe, l'analyse plus fine du budget d'activité révèle d'importantes variations au fil des mois et entre saisons.

1.1.2. Variations temporelles

Le budget d'activité varie nettement au cours des mois (fig. 6). Les tests de Kruskal-Wallis révèlent des variations significatives pour l'alimentation ($\chi^2 = 24,19$, $df = 4$, $p < 0,001$), les déplacements ($\chi^2 = 11,75$, $df = 4$, $p = 0,019$) et les comportements sociaux ($\chi^2 = 25,86$, $df = 4$, $p < 0,001$), tandis que le repos ne varie pas significativement ($\chi^2 = 8,71$, $df = 4$, $p = 0,069$). Des tests post-hoc (Dunn, correction de Bonferroni) confirment que la proportion de comportements alimentaires tend à diminuer en novembre ($p < 0,05$) et que les déplacements culminent en octobre ($p < 0,05$). Les résultats complets sont présentés en annexe (Annexe 2).

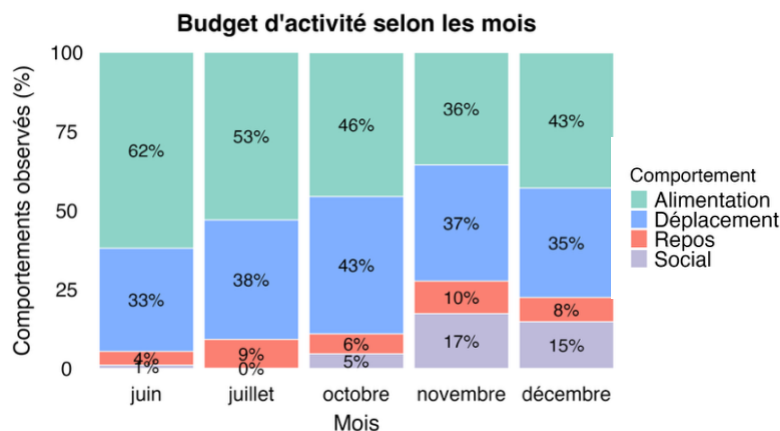


Figure 6 : Variations mensuelles du budget d'activité.

Ces variations justifient une analyse comparative saisonnière, entre saison sèche (juin-juillet) et saison humide (octobre-novembre-décembre). En saison sèche, la proportion d'alimentation est significativement plus élevée (Wilcoxon, $W = 12$, $p < 0,001$) tandis que la proportion des activités sociales est significativement plus faible ($W = 226$, $p < 0,001$). Les différences observées pour les déplacements ($W = 162$, $p = 0,054$) et le repos ($W = 155$, $p = 0,10$) ne sont pas significatives (fig. 7).

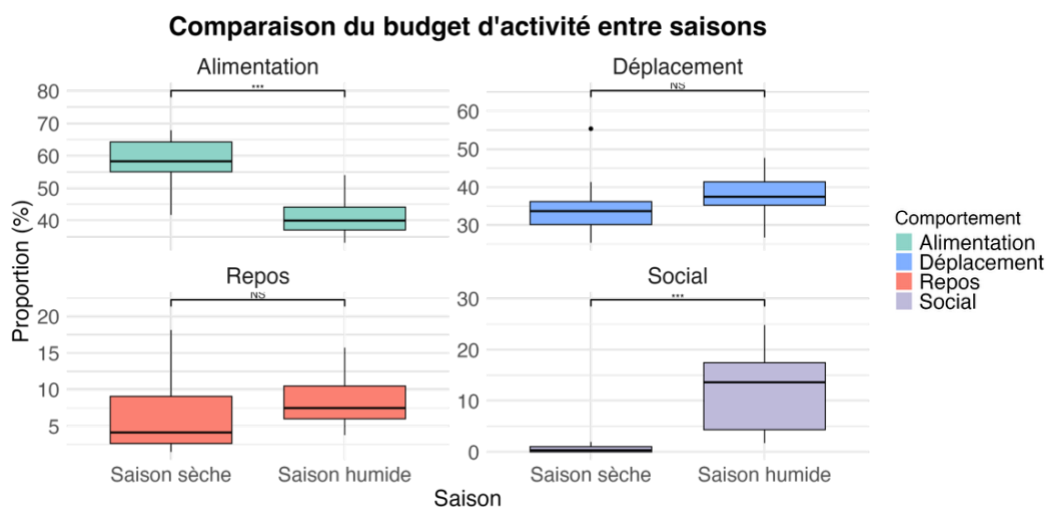


Figure 7: Variations saisonnières du budget d'activité. Code de significativité : *** : $p < 0,001$ et NS : non-significatif.

Ces observations confirment que l'alimentation et les déplacements constituent les composantes clés du budget d'activité. Afin d'identifier les facteurs sous-jacents à leurs fluctuations mensuelles et saisonnières, des analyses spécifiques ont été conduites pour chacune de ces activités ; leurs résultats sont détaillés dans les sections suivantes.

1.2. Étude des comportements alimentaires

1.2.1. Structure du régime alimentaire

Sur 12440 observations, 47 % correspondent à des comportements alimentaires ($n = 5838$). Ces comportements sont dominés par la frugivorie ($n = 2660$), la prospection alimentaire (« foraging ») ($n = 1933$) et l'herbivorie ($n = 1209$), tandis que la zoophagie reste marginale ($n = 36$) (fig 8).

Structure du régime alimentaire

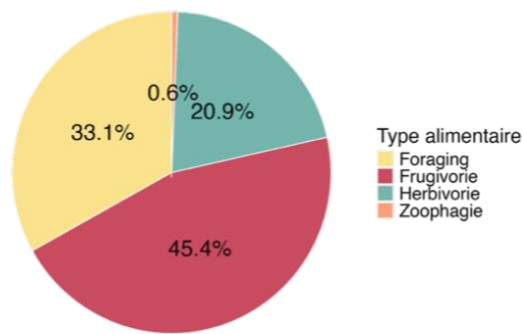


Figure 8 : Diagramme des proportions des différents comportements alimentaires.

Comparaison des comportements alimentaires par mois

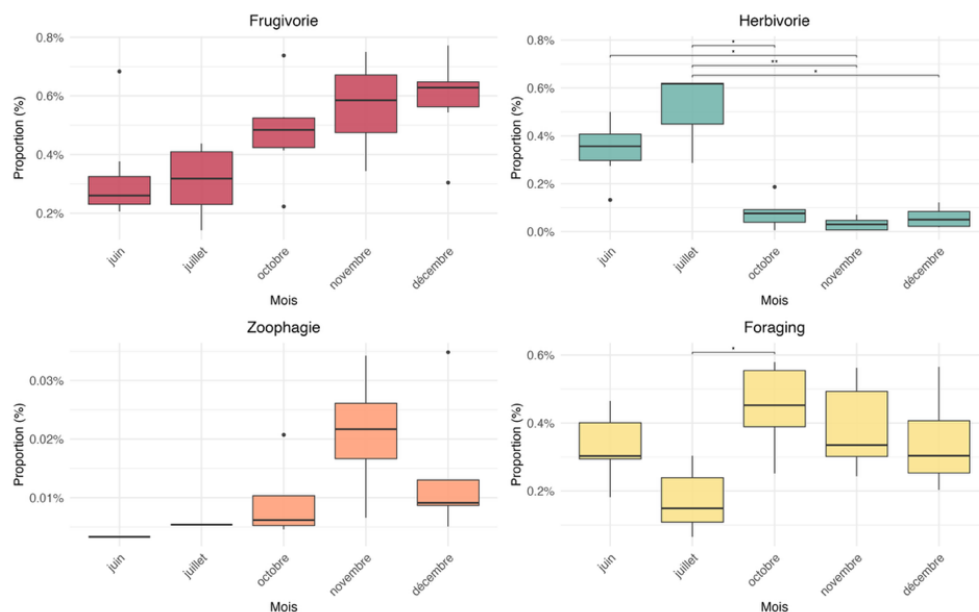


Figure 9: Variations mensuelles des comportements alimentaires (les traits horizontaux représentent les tests de Dunn (corr. Bonferroni) dont $p < 0,05$).

La composition du budget des activités alimentaires varie fortement au cours des mois (fig.9). La frugivorie augmente progressivement pour atteindre près de 61 % des comportements alimentaires en décembre (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 12,25$, $df = 4$, $p = 0,016$). À l'inverse, l'herbivorie, dominante en juin (34 %) et juillet (52 %), diminue fortement à partir d'octobre ($<8\%$) et reste ensuite particulièrement basse ($\chi^2 = 22,17$, $df = 4$, $p < 0,001$). Les comportements de prospection alimentaire (« foraging ») montrent une fluctuation significative sans tendance claire ($\chi^2 = 10,78$, $df = 4$, $p = 0,029$). Enfin, la zoophagie, marginale sur l'ensemble des mois, montre une augmentation dans la seconde partie de l'étude ($\chi^2 = 10,27$, $df = 4$, $p = 0,036$).

1.2.2. Variations saisonnières et compensation alimentaire

À l'échelle saisonnière, la frugivorie est plus élevée en saison humide (Wilcoxon, $p < 0,001$), alors que l'herbivorie l'est très clairement en saison sèche ($p < 0,001$). Le foraging augmente légèrement en saison humide ($p = 0,023$). La zoophagie reste, elle, très marginale (fig. 10).

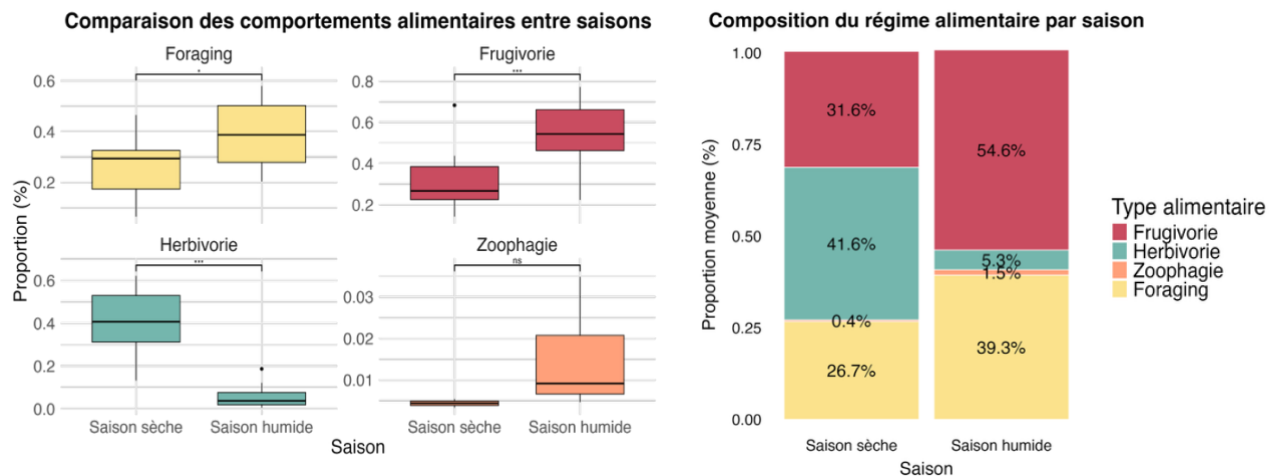


Figure 10: Comparaison des comportements alimentaires par saison, codes de significativité : *** : $p < 0,001$ et ns = non-significatif (à gauche) et composition du régime alimentaire selon les saisons (à droite).

L'inversion marquée entre les proportions de frugivorie et d'herbivorie observée sur les figures ci-dessus a conduit à explorer leur relation par une corrélation de Spearman. Cette analyse révèle une forte corrélation négative entre frugivorie et herbivorie ($\rho = -0,76$, $p < 0,001$), suggérant un phénomène de compensation entre ces deux composantes du régime alimentaire (fig. 11).

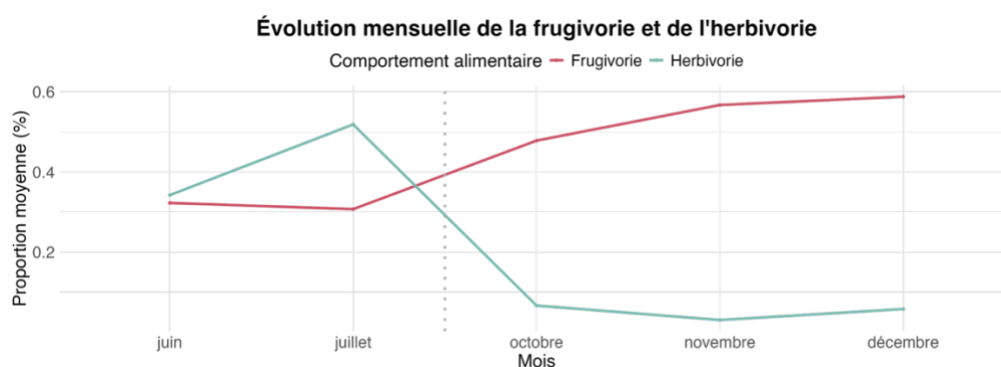


Figure 11: Corrélation négative entre la frugivorie et l'herbivorie au cours des mois. La ligne en pointillé représente la séparation des saisons.

1.2.3. Diversité alimentaire

La frugivorie repose sur un plus grand nombre d'espèces (57) que l'herbivorie (16). Même si la frugivorie reste plus diversifiée au cours de l'étude, des différences saisonnières marquées entre le nombre d'espèces de fruits consommés ont été observées : 44 espèces différentes en saison humide contre 20 en saison sèche. Les différentes espèces d'arbres fruitiers sont présentées en annexe (Annexe 3).

La diversité des espèces consommées est aussi plus élevée en saison humide (Indices de Shannon : $H = 2,08$ pour la frugivorie, $H = 1,58$ pour l'herbivorie). Le régime frugivore est néanmoins dominé par quelques espèces clés, avec un basculement saisonnier marqué : *Copaifera trapezifolia* prédomine en saison sèche (48 %), tandis que *Nectandra oppositifolia* devient majoritaire en saison humide (49 %) (Annexe 4). L'herbivorie, bien que plus diversifiée en saison humide (14 espèces consommées contre 10 en saison sèche), devient plus importante dans la diète en saison sèche, reposant principalement sur *Euterpe edulis* (feuilles et cœurs) et *Bromelia spp* (fig. 12).

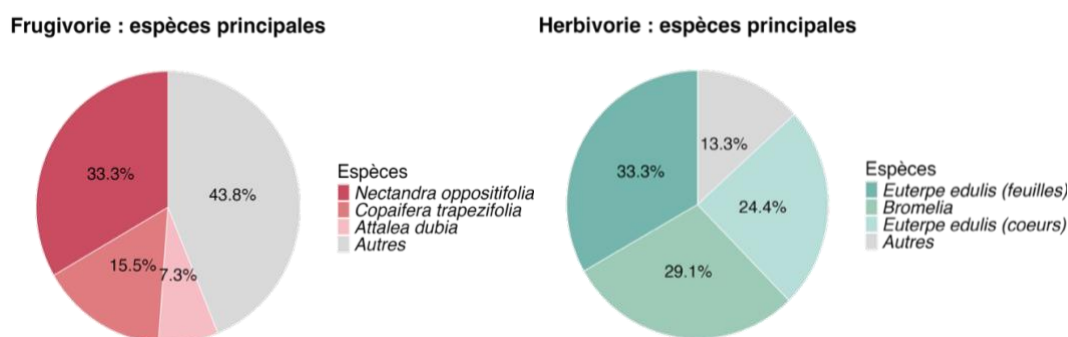


Figure 12: Diagrammes des espèces végétales les plus consommées au cours de l'étude.

L'indice de Clark-Evans calculé pour les 3 principales espèces de fruits exploitées (fig. 13) montre une agrégation spatiale significative pour *Copaifera trapezifolia* ($R = 0,53$; $p < 0,001$), *Nectandra oppositifolia* ($R = 0,58$; $p < 0,001$) et *Attalea dubia* ($R = 0,73$; $p = 0,0012$). Ces résultats suggèrent que la distribution de ces ressources dans l'habitat est loin d'être aléatoire : les espèces les plus consommées tendent à se regrouper en peuplements localisés.

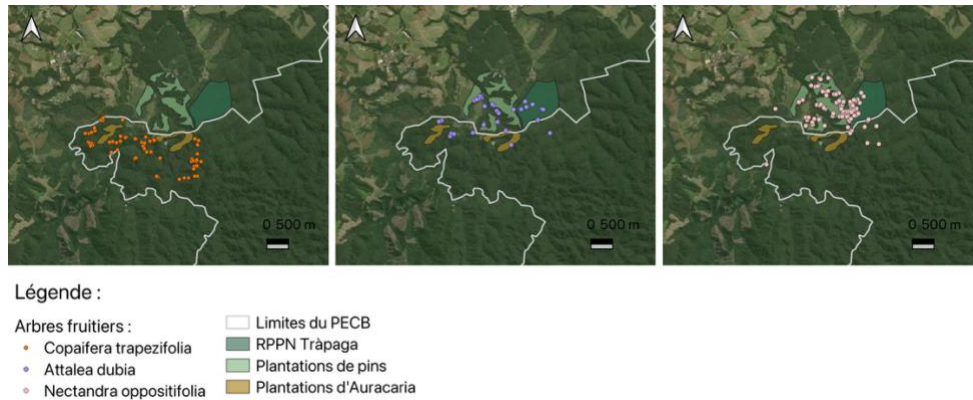


Figure 12: Distribution spatiale des espèces de fruits les plus consommées.

1.3. Analyse des déplacements

Après avoir identifié les déplacements comme une composante majeure du budget d'activité des capucins et montré par des analyses non-paramétriques que cette composante varie significativement selon les mois. Nous avons examiné deux aspects principaux de ces comportements : l'aire d'usage et les distances quotidiennes parcourues.

1.3.1. Étude de l'aire d'usage et du noyau d'activité.

Afin d'évaluer l'étendue des déplacements quotidiens, les aires d'usage journalières ont été calculées à l'aide de polygones de noyaux de densité (KDE) à 50 % et 95 %. La surface totale utilisée par le groupe durant l'étude s'étend sur 6,99 km² (KDE, 95%), représentant la quasi-totalité des déplacements du groupe, et une aire plus restreinte d'environ 2,00 km² (KDE, 50%), identifiée comme le noyau d'activité du groupe (fig. 14).

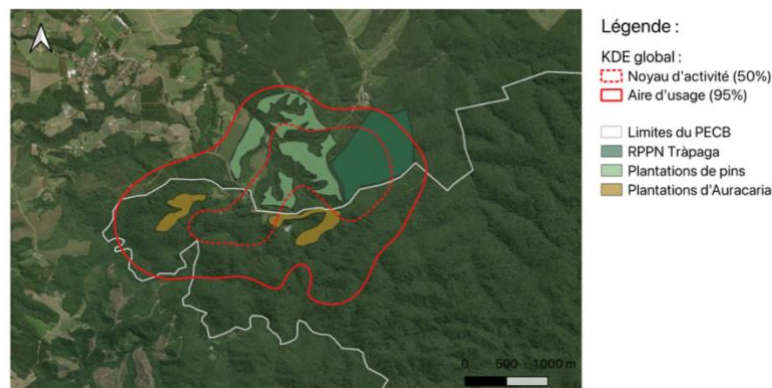


Figure 13: Représentation spatiale de l'aire d'usage et du noyau d'activité exploités par le groupe au cours de l'étude.

Les aires d'usage ont été estimées à l'échelle mensuelle et saisonnière en agrégeant l'ensemble des localisations GPS pour chaque période (fig. 15 et 16). Le mois d'octobre présente les superficies maximales observées (KDE 95 % : 7,04 km² ; KDE 50 % : 2,1 km²), nettement supérieures à celles de juin (KDE 95 % : 2,37 km²) ou de décembre (KDE 95 % : 2,83 km² ; KDE 50 % : 0,92 km²).

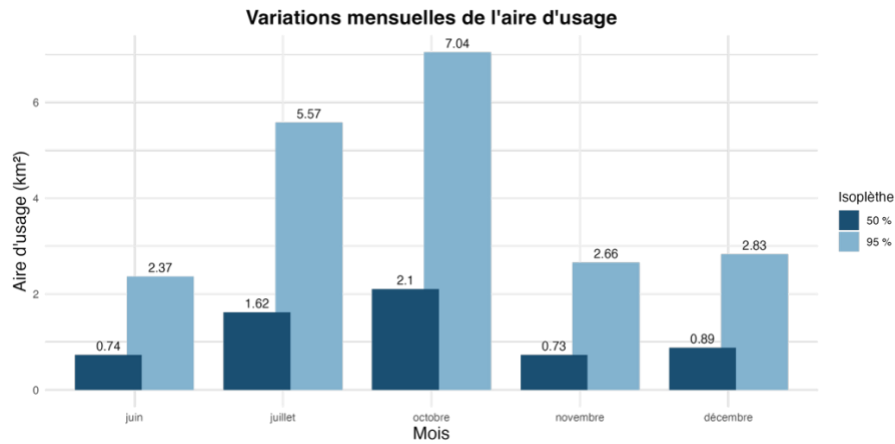


Figure 14: Comparaison des aires d'usages et des noyaux d'activité entre les mois.

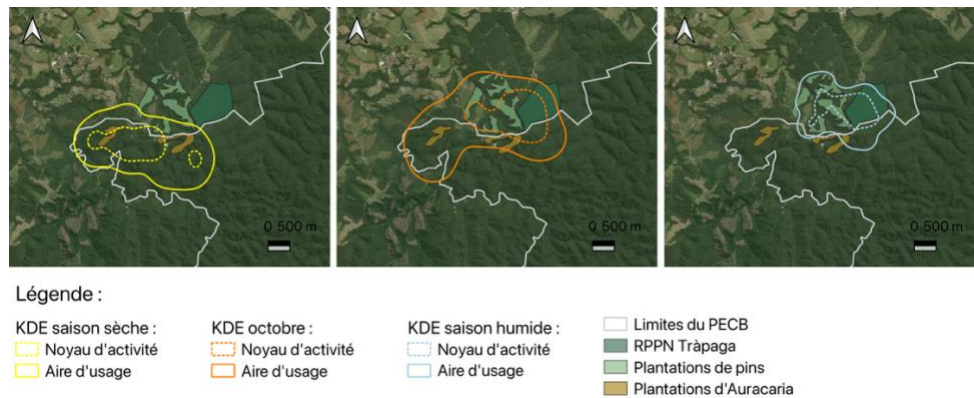


Figure 15: Représentation spatiale des aires d'usages et des noyaux d'activité saisonniers comparés au mois d'octobre.

En l'absence d'un nombre suffisant d'observations pour un modèle linéaire, des corrélations ont été réalisées entre les superficies mensuelles des aires d'usage et différentes variables explicatives, telles que les données climatiques, le nombre d'espèces de fruits consommées ou encore la proportion de frugivorie. Aucune corrélation n'a atteint le seuil de significativité statistique. Les résultats sont néanmoins présentés en annexe (Annexe 5).

Enfin, l'examen de la distribution spatiale des principaux arbres fruitiers consommés révèle une forte agrégation (cf. 1.2.3. Diversité alimentaire). Les noyaux d'activité des capucins recouvrent les zones riches en ressources, avec une extension marquée vers les populations de *Copaifera* en saison sèche et de *Nectandra* en saison humide, suggérant une structuration partielle des déplacements en réponse à la disponibilité de ces ressources alimentaires (fig. 17).

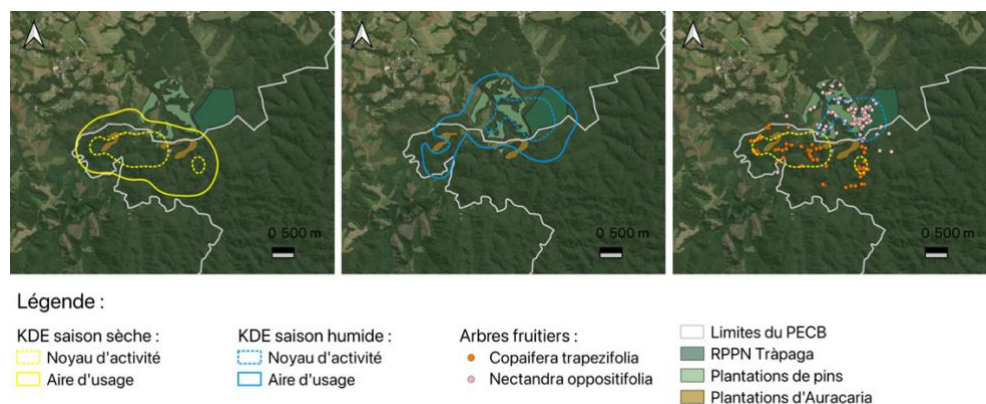


Figure 16: Représentation spatiale des surfaces exploitées par saison (carte 1 et 2) et du recouvrement entre les noyaux d'activité et les arbres fruitiers (carte 3).

1.3.2. Analyse des distances quotidiennes parcourues

La distance journalière moyenne parcourue par le groupe au cours de l'étude était de 2567,1 +/- 443,1 mètres. Ces distances ont montré des fluctuations mensuelles significatives (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 13.54$, $df = 4$, $p = 0,0089$). La distance journalière moyenne était la plus élevée en octobre, atteignant 3053 mètres (+/- 435 m). En comparaison, les moyennes étaient de 2253 m (+/- 392 m) en juin, 2233 m (+/- 361 m) en juillet, 2609 m (+/- 373 m) en novembre et 2677 m (+/- 437 m) en décembre (fig. 17).

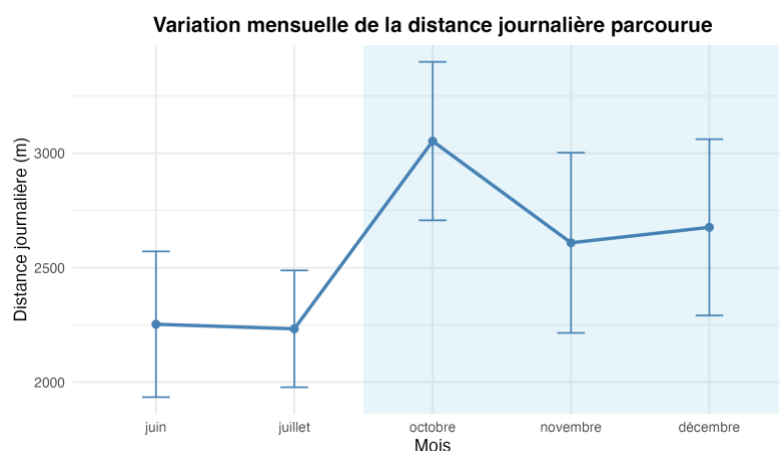


Figure 17: Moyenne des distances quotidiennes parcourues au cours des mois (les barres verticales représentent les écart-types et la zone bleue représente la saison humide).

Les distances parcourues sont significativement plus importantes durant la saison humide (octobre-décembre : 2 771 m +/- 168 m) que pendant la saison sèche (juin-juillet : 2 245 m +/- 283 m ; Wilcoxon : $W = 32$, $p = 0.00049$), démontrant une augmentation des déplacements lors de la saison humide.

Enfin, un modèle linéaire a été construit afin d'expliquer la distance journalière parcourue en fonction de différentes variables écologiques et comportementales. Le modèle final pondéré par la durée du suivi, incluant comme facteurs la température maximale, la pluviométrie, le nombre

d'espèces de fruits consommées et le mois, explique environ 54 % de la variance de la distance journalière parcourue (R^2 ajusté = 0,54, $F(7, 23) = 5,99$, $p < 0.001$).

La diversité des fruits consommés a un effet significatif et positif ($p = 0,005$) (fig. 19, gauche). Un effet mensuel marqué a également été mis en évidence (fig. 19, à droite). Par rapport au mois d'octobre, le groupe parcourt significativement moins de distance en juin ($p < 0,001$), novembre ($p = 0,02$) et décembre ($p = 0,007$), tandis que juillet montrait une tendance négative non significative ($p = 0,082$).

Tableau 2 : Résultats du modèle linéaire de la distance journalière parcourue selon des variables climatiques, alimentaires et temporelles.

VARIABLE	ESTIMATE	STD. ERROR	T-VALUE	P-VALUE
(INTERCEPT)	1632,86	572,92	2,85	0,009**
TMAX	34,76	18,24	1,91	0,069.
PLUV	7,94	6,11	1,30	0,207
NB ESPÈCES DE FRUITS	63,48	20,68	3,07	0,005**
JUIN	-785,06	171,06	-4,59	<0,001***
JUILLET	-431,99	237,67	-1,82	0,082.
NOVEMBRE	-527,55	211,61	-2,49	0,020*
DÉCEMBRE	-552,87	184,94	-2,99	0,007**

Codes de significativité : . : $p < 0,1$; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

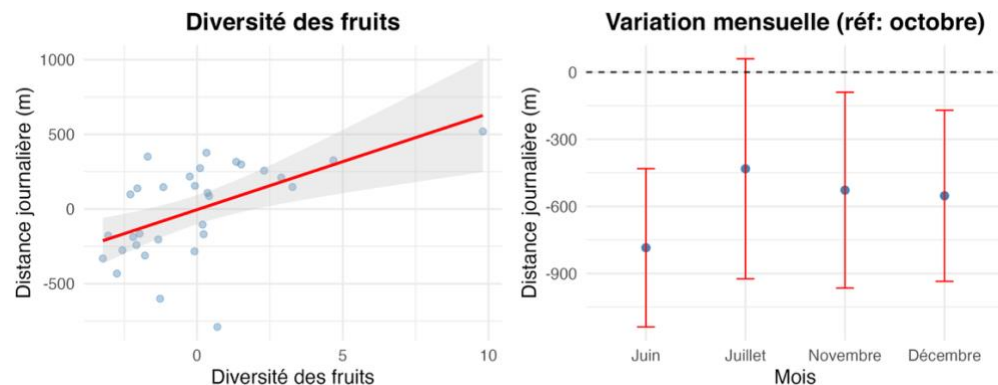


Figure 18: Effet de la diversité des espèces de fruits consommés (à gauche) et des mois (à droite) sur les distances journalières parcourues.

2. Consommation de cœurs de palmier

2.1. Dynamique temporelle du comportement

2.1.1. Saisonnalité de la consommation

Les observations ont été récoltées selon la méthode « All Occurrences » (Martin & Bateson, 2007). Au cours des 31 journées d'étude, 181 observations ont été réalisées. L'analyse descriptive montre une forte hétérogénéité temporelle de ces observations, concentrée presque exclusivement en saison sèche : 171 des 181 arrachages recensés ont eu lieu entre juin et juillet (fig. 20). Cette disparité saisonnière est confirmée par des tests du χ^2 ($\chi^2 = 305,3$, ddl = 2, $p < 0,001$).

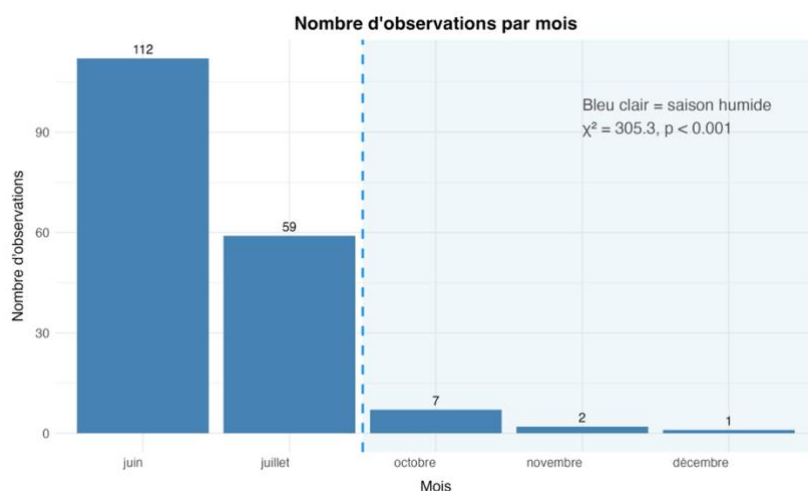


Figure 20: Représentation des consommations des cœurs de palmier selon le mois (en abscisse) et la saison (bleu clair).

2.1.2. Facteurs climatiques

La probabilité d'observer un arrachage de cœur de palmier est donc très fortement associée à la saison : sur 13 journées d'arrachage, 11 ont eu lieu en saison sèche contre seulement 2 en saison humide. Le test exact de Fisher confirme le caractère hautement significatif de cette différence ($p = 0,00016$; odds ratio = 26,5).

Le nombre d'observations ($n = 181$) a également été comptabilisé par jour. Un maximum de 30 observations sur une journée a été observé en juin alors qu'en saison humide, aucune journée n'a dépassé 7 observations. Un modèle de régression de quasi-Poisson (tableau 3) a été ajusté pour expliquer l'intensité du comportement (nombre de cœurs de palmier consommés) sur l'ensemble des journées d'observations ($n = 31$). Les variables retenues sont la température maximale et la pluviométrie.

Tableau 3 : Résultats du modèle de l'intensité de la consommation de cœurs de palmier selon les facteurs climatiques.

VARIABLE	ESTIMATE	ÉCART-TYPE	-VALUE	P-VALUE
(INTERCEPT)	3,59210	1,53232	2,344	0,0259*

T° MAXIMALE	-0,05376	0,05611	-0,958	0,3466
PLUVIOMETRIE	-0,10058	0,05196	-1,936	0,0624.

Code de significativité : . : $p < 0.1$; * : $p < 0.05$.

Le modèle quasi-Poisson n'indique qu'une tendance de la diminution du nombre d'arrachages avec l'augmentation des précipitations ($\beta = -0,10$, $p = 0,062$). La température maximale ne présente pas d'effet significatif ($\beta = -0,05$, $p = 0,346$).

2.2. Influence de l'âge et du sexe des individus

Nous avons ensuite examiné la répartition de ce comportement selon l'âge et le sexe des individus et les caractéristiques des palmiers ciblés. Le nombre d'observations d'arrachage de cœur de palmier varie fortement selon la classe d'âge : la majorité des comportements a été enregistrée chez les mâles ($n = 67$) puis les subadultes ($n = 63$), suivis des juvéniles ($n = 46$). Les femelles adultes sont beaucoup moins représentées ($n = 4$) (fig. 21, à droite).

La taille des palmiers exploités (estimée à partir du DBH) diffère significativement selon l'âge des individus (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 43,98$, $df = 3$, $p < 0,00001$, $n = 175$). Les comparaisons post-hoc de Dunn, ajustées par la méthode de Bonferroni, révèlent que les juvéniles exploitent des palmiers significativement plus petits que les autres classes d'âge ($p < 0,005$). Par ailleurs, les subadultes prélèvent également des palmiers plus petits que les mâles adultes ($p = 0,049$) (fig. 21, à gauche).

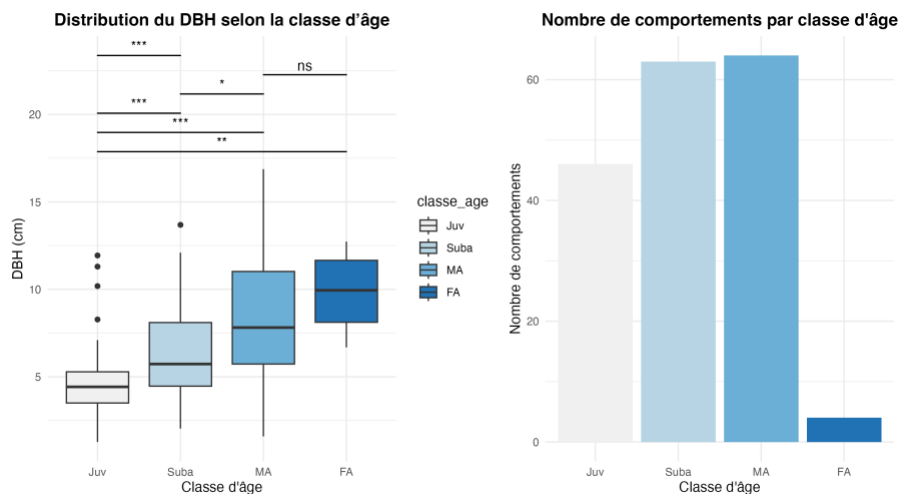


Figure 9: Distribution du diamètre des cœurs de palmier avec significativité des test de Dunn sur les barres horizontales (à gauche) et du nombre d'observations (à droite) selon la classe d'âge.

La taille moyenne des palmiers exploités, bien que très variable au sein de chaque classe d'âge, augmente avec l'âge des individus : de 4,7 cm (+/- 2,2) chez les juvéniles à 8,27 cm (+/- 2,66) chez les mâles et 9,8 cm (+/- 2,7) chez les femelles adultes.

2.3. Acquisition des compétences et efficacité

Ces observations soulèvent la question de l'acquisition de compétences avec l'âge, en particulier concernant l'efficacité du comportement d'arrachage de cœurs de palmier.

Afin de mieux comprendre ce processus, nous avons testé si la durée d'arrachage (après transformation logarithmique) variait en fonction de la taille du palmier (DBH) et de la classe d'âge des individus. La durée moyenne d'arrachage était de 09 minutes et 55 secondes (+/- 08 min 59 sec) montrant une grande variabilité. Les mâles adultes prenaient 11 minutes et 01 seconde (+/- 07 min 29 sec) pour extraire les cœurs de palmier alors que les femelles adultes prenaient 19 minutes et 30 secondes (+/- 17 min 12 sec), les subadultes 10 minutes et 33 secondes (+/- 11 min 12 sec) et les juvéniles 05 minutes et 56 secondes (+/- 03 min 35 sec).

Le modèle linéaire présenté ci-dessous (tableau 4) indique que la durée d'arrachage augmente significativement avec la taille du palmier ($p < 0,001$). En revanche, aucun effet indépendant significatif de la classe d'âge n'a été détecté ($p > 0,05$ pour tous).

Tableau 4 : Résultats du modèle de la durée d'arrachage selon la DBH et la classe d'âge.

VARIABLE	ESTIMATE	STD. ERROR	T VALUE	P-VALUE
(INTERCEPT)	8,28	0,14	58,92	< 0,001***
DBH	0,13	0,02	7,09	< 0,001***
FEMELLE ADULTE	0,40	0,33	1,20	0,234
MALE ADULTE	0,06	0,15	0,40	0,690
SUBADULTE	0,20	0,14	1,41	0,162

Code de significativité : *** : $p < 0.001$.

Ces résultats sont néanmoins à nuancer. L'analyse du graphique ci-dessous (fig. 22) montre en effet que les juvéniles (en vert) ciblent presque systématiquement des palmiers de petite taille expliquant la courte durée d'arrache pour cette classe d'âge.

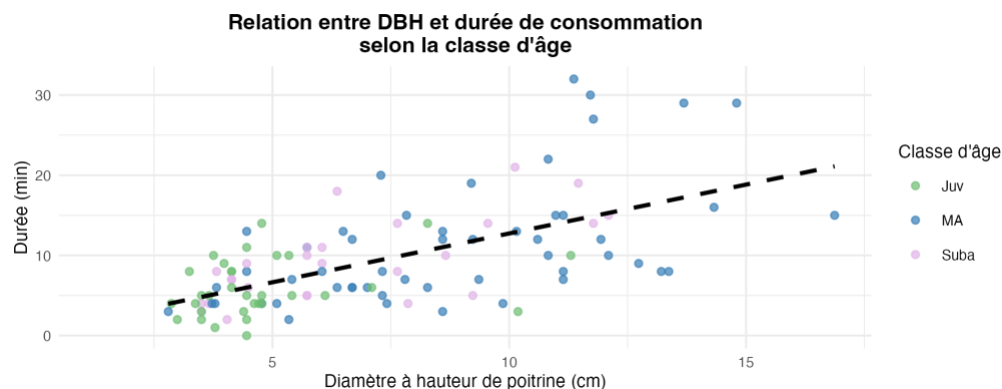


Figure 10: Relation entre la durée de l'arrachage du cœur de palmier et la taille de celui-ci en fonction de la classe d'âge.

Enfin, l'analyse du taux de succès montre une proportion globale de réussites très élevée (91,7 %, soit 166 succès pour 15 échecs) Ce taux reste relativement constant entre les différentes classes d'âge, bien que les juvéniles affichent une proportion de succès légèrement plus faible (84,8 %) que les autres groupes.

La régression logistique (tableau 5) indique que la probabilité de succès diminue avec la taille du palmier (OR = 0,75, $p = 0,003$), et que les mâles adultes (OR = 8,20, $p = 0,011$) et les subadultes (OR = 7,20, $p = 0,014$) réussissent significativement plus souvent que les juvéniles.

Tableau 5 : Résultats du modèle du taux de succès selon la dimension des palmiers et la classe d'âge.

VARIABLE	ESTIMATE	STD. ERROR	Z VALUE	P-VALUE	SIGNIF.
(INTERCEPT)	3.20	0.69	4.64	0.000004	***
DBH	-0.29	0.10	-2.96	0.003	**
INDIVIDUALAF	17.36	1917.08	0.009	0.993	
INDIVIDUALAM	2.10	0.83	2.53	0.011	*
INDIVIDUALSUBA	1.97	0.80	2.46	0.014	*

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

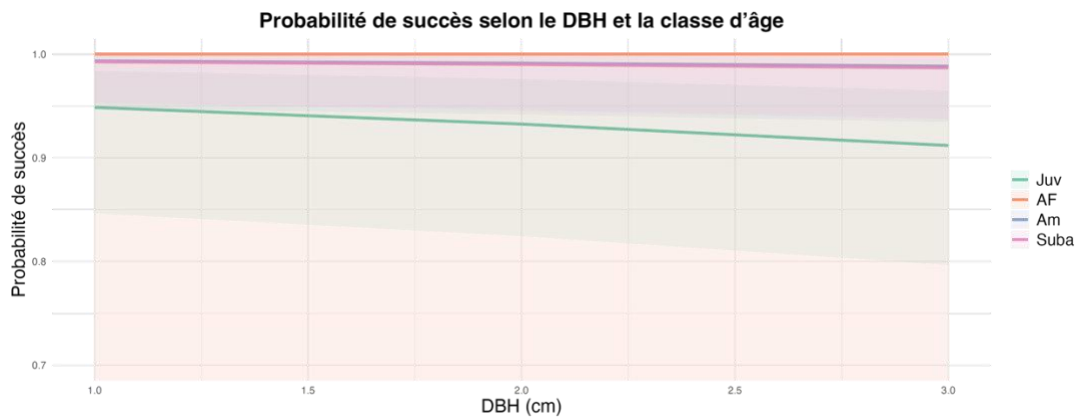


Figure 11: Représentation graphique de la probabilité de succès selon la taille du palmier et la classe d'âge.

La probabilité de succès lors de l'arrachage diminue avec la taille du palmier (DBH), mais reste nettement plus élevée pour les mâles adultes et subadultes que pour les juvéniles. La courbe des juvéniles (en vert, fig. 23) montre une courbe vers le bas plus marquée, indiquant qu'ils sont plus sensibles à la difficulté liée à la taille du palmier.

2.4. Caractéristiques comportementales de la consommation

La consommation de cœurs de palmier implique une séquence comportementale stéréotypée. Celle-ci débutait par l'arrachage des feuilles externes du palmier, une à une, à l'aide des dents et/ou des quatre membres, sans ingestion de ces parties. Les individus accédaient ensuite à la feuille centrale encore fermée (« *spear leaf* »), qu'ils ouvraient manuellement. Cette ouverture donnait accès au cœur du palmier, situé à la base de la feuille. Le cœur était alors détaché du tronc à l'aide des dents, manipulé dans son intégralité, puis entièrement consommé.

Au total, 181 épisodes de consommation de cœurs de palmier ont été documentés. Parmi ceux-ci, 11 cas de partage alimentaire (« *food sharing* ») ont été observés, tous initiés par des mâles adultes, ainsi que 9 cas de dérobade alimentaire (« *robbing* »), également exclusivement par des mâles adultes. Par ailleurs, 25 occurrences d'observation active d'un congénère en train de consommer un cœur de palmier ont été notées, dont 19 concernaient des individus immatures.

Discussion

1. Écologie alimentaire et modulation des déplacements

Chez *Sapajus cucullatus*, la composition du régime alimentaire et l'utilisation de l'espace tend à varier en fonction de la disponibilité des ressources, et particulièrement des fruits, souvent plus abondants et diversifiés en saison humide (Di Bitetti, 2001 ; Felton et al., 2008 ; Izar, 2004 ; Luccas et Izar, 2021 ; Mikich & Liebsch, 2013). Cette étude visait à caractériser la flexibilité alimentaire et spatiale de *Sapajus cucullatus* en analysant les variations saisonnières de son régime alimentaire et de ses déplacements. L'accent a été mis sur la réponse comportementale aux fluctuations de la diversité des fruits, ressource centrale chez cette espèce néanmoins opportuniste. Trois hypothèses ont été testées : (i) la proportion de fruits dans le régime augmente en saison humide ; (ii) l'aire d'usage est plus grande en saison humide ; (iii) la diversité alimentaire favorise l'augmentation des distances journalières parcourues.

Comment le régime alimentaire varie-t-il entre les saisons ?

Sur l'ensemble des activités répertoriées (n = 12440), près de la moitié (47 %) relevait de comportements alimentaires, confirmant ainsi que la recherche de nourriture constitue l'occupation principale du groupe. L'alimentation a néanmoins fortement varié, elle représentait près de 60% des comportements observés en saison sèche et seulement 41% en saison humide. Parmi ces comportements alimentaires, la frugivorie prédominait largement (n = 2660 observations). Ces données confirment le caractère opportuniste de l'espèce, tout en soulignant sa nette préférence pour les fruits. Elles rejoignent les observations effectuées chez différents cébidés, tels que *Sapajus cucullatus* (Izar, 2004 ; Martins et al., 2019 ; Mikich et Liebsch, 2013), *S. xanthosternos* (Canale et al., 2016), *Cebus kaapori* (De Oliveira et al., 2014) et *S. appella* (anciennement *Cebus appella* : Galetti et Pedroni, 2009).

L'analyse temporelle révèle une augmentation progressive de la frugivorie au fil des mois, parallèlement à un déclin marqué de l'herbivorie, dominante en juin-juillet mais en nette régression à partir d'octobre. L'herbivorie domine la saison sèche alors que la frugivorie atteint un niveau significativement plus élevé en saison humide, probablement en lien avec les précipitations accrues de la saison humide favorisant l'abondance des ressources fruitières à cette période (Luccas & Izar, 2021 ; Izar, 2004 ; van Schaik et al., 1993). De plus, la forte corrélation négative entre frugivorie et herbivorie suggère un mécanisme de compensation alimentaire. Lorsque les fruits se raréfient, les capucins se tournent vers des ressources végétales alternatives, souvent moins nutritives, comme observé chez de nombreuses espèces opportunistes (Altmann, 1998 ; Di Bitetti, 2001 ; Felton et al., 2008 ; Gazagne et al., 2020a ; Hemingway et Bynum, 2005 ; Peres, 1994), y compris *S. cucullatus* (De Zorzi et al., 2024 ; Mikich & Liebsch, 2013).

La diversité des espèces exploitées suit également un rythme saisonnier : 44 espèces de fruits sont consommées en saison humide, contre seulement 20 en saison sèche. L'indice de Shannon confirme également une diversité plus élevée en saison humide, en lien avec la phénologie des arbres fruitiers (Van Schaik et al., 1993). Un phénomène de transition alimentaire est d'ailleurs observé entre la saison sèche et la saison humide, passant d'un régime principalement herbivore à une importance

consommation de fruits. Cette transition vers une diète herbivore est d'ailleurs accompagnée par une diminution de la diversité des espèces consommées, exacerbée par les comportements herbivores qui reposent presque exclusivement (93%) sur les feuilles de broméliacées (30%), ainsi qu'*Euderpe edulis* dont les feuilles (36%) et les cœurs sont consommés (27%).

Enfin, nos résultats ont identifié deux espèces clé dans le régime alimentaire du groupe suivi : *Copaifera trapezifolia* en saison sèche et *Nectandra oppositifolia* en saison humide. Dans les forêts tropicales, où les fruits mûrs ne sont disponibles qu'en moyenne un mois et demi (Hemingway et Bynum, 2005), cette alternance traduit une exploitation ciblée d'espèces clés distinctes selon la période (De Oliveira et al., 2014). Définies comme des ressources à la fois accessibles, nutritives et abondantes (Lambert & Rothman, 2015 ; Lim et al., 2021), ces espèces contribuent à optimiser la courte fenêtre de fructification et reflètent l'adaptabilité des capucins face aux contraintes saisonnières.

Dans l'ensemble, ces résultats mettent en évidence une stratégie alimentaire fine, modulée par la disponibilité saisonnière des ressources. Ils démontrent une frugivorie accrue en saison humide, soutenue par une diversité d'espèces importantes bien que certaines espèces soit préférentiellement consommées. Ces observations confirment donc notre première hypothèse, la part de frugivorie dans la diète et la diversité des espèces consommées augmentent toutes les deux durant la saison humide. Par ailleurs, l'exploitation récurrente de certaines espèces clés pourrait influencer plusieurs aspects de l'écologie du groupe, dont notamment ses déplacements et les habitats exploités (Di Bitetti, 2001 ; Lim et al., 2021).

L'aire d'usage est-elle plus grande en saison humide afin de maximiser l'exploitation des différentes ressources fruitières ?

Sur l'ensemble de l'étude, l'étendue de l'aire d'usage du groupe a fortement varié selon les mois. Le mois d'octobre présente les valeurs maximales, soit près du triple de la superficie observée en juin et plus du double de celle de décembre. La surface exploitée par le groupe au mois d'octobre est donc comparable la surface totale utilisée durant l'entièreté de l'étude. Au niveau saisonnier, les variations sont moins marquées, la surface exploitée par le groupe en saison sèche était très proche de celle de la saison humide. Cependant, même si ces valeurs sont proches, nos résultats montrent une nette démarcation entre les noyaux d'activité entre ces deux saisons (fig. 17).

L'analyse ne montre aucune corrélation statistique significative entre la taille de l'aire d'usage et les variables climatiques, le nombre d'espèces de fruits consommées ou même la proportion de temps consacré à la frugivorie. Toutefois, la cartographie des noyaux d'activité montre un recouvrement marqué avec les peuplements de *Copaifera trapezifolia* en saison sèche et de *Nectandra oppositifolia* en saison humide, indiquant que la distribution des ressources clés structure l'habitat utilisé par le groupe (Di Bitetti, 2001 ; Lim et al., 2021). L'analyse spatiale de ces espèces (indice de Clark-Evans) montre qu'elles présentent une distribution agrégée, ce qui implique que leur consommation par les capucins leur permet de réduire la superficie des habitats qu'ils exploitent en suivant la distribution des ressources principales de leur diète (Di Bitetti, 2001 ; Peres, 1994). Cette adaptation leur permet à nouveau de maximiser les courtes fructifications de ces différentes espèces (Hemingway et Bynum, 2005) tout en minimisant leurs déplacements afin d'optimiser le gain d'énergie, s'assurer d'une disponibilité de ressources relativement stables, d'évoluer dans un environnement connu et même de réduire les risques de rencontrer un autre

groupe (Di Bitetti, 2001 ; Gazagne et al., 2020a,b ; Lim et al., 2021 ; Peres, 1994 ; Reyna-Hurtado et al., 2017).

Outre la disponibilité des fruits, les aires d'usage exploitées au cours des saisons présentent également des habitats très différents offrant au groupe suivi des opportunités variées. En effet, l'aire d'usage de la saison sèche qui suit la distribution des *Copaifera*, se situe presque exclusivement au sein du PECB. *Copaifera trapezifolia* est une espèce longévive, de succession tardive voire climacique, présente dans les forêts ombrophiles primaires (Da Trindade et al., 2018 ; Milani et al., 2012). En plus de leur fruits, ils sont également exploités comme site dortoir durant la saison sèche (Kaisin, pers.info.). Le choix des sites d'ortoirs par les primates influence directement la dispersion des graines, un processus clé pour la régénération et le maintien de la structure des forêts. Ces sites conditionnent la connectivité, la diversité et la résilience des écosystèmes forestiers (Brotcorne et al., 2014 ; Gazagne et al., 2020b ; Smith et al., 2017). De plus, cette zone au sein du PECB correspond à une forêt primaire dont les canopées hautes offrent des sous-bois ombragés et humide où *E. edulis*, espèce sciaphile largement consommée durant les comportements herbivores en saison sèche, est particulièrement abondante (Fantini et Guries, 2007 ; Henderson, 2000 ; Leal et al., 2022 ; Schulz et al., 2016). L'exploitation de cette zone par *S. cucullatus* à cette période, en suivant la disponibilité d'une ressource principale, influence donc potentiellement d'autres aspects de leur régime alimentaire et même la santé globale du milieu.

En revanche, l'aire d'usage utilisée en saison humide s'étend sur des milieux beaucoup plus hétérogènes. Le groupe exploite donc fréquemment des plantations de pins et des forêts secondaires en régénération. À cette saison, ils ont même été observés dans les cultures de maïs en bordure de forêts à deux reprises. À nouveau, ces observations sont en lien avec la distribution et l'écologie de *Nectandra oppositifolia*. Cette espèce pionnière d'habitats ouverts est abondante dans les milieux en régénération et notamment au niveau de trouées causées par les cultures anthropiques (Castello et al., 2015 ; Granato-Souza et al., 2018). L'exploitation de cette ressource clé semble à son tour déterminer l'écologie générale du groupe en saison humide.

Pour finir, l'exploitation de ressources agrégées et abondantes peut influencer la composition des groupes chez les primates (Gazagne et al., 2020b). Premièrement, leur forte disponibilité soutient la formation de grands groupes, ce qui explique potentiellement la taille du groupe suivi (+/- 34 individus), deux fois plus grands que les groupes de *S. cucullatus* observés au sein du PECB (17 individus en moyenne : Presotto et Izar, 2010). Le nombre important d'individus influence à son tour les déplacements du groupe en raison de la compétition alimentaire intra-groupe (« pushing forward effect ») favorisant l'augmentation des distances parcourues quotidiennement (Gazagne et al., 2020b ; Markham et al., 2015) tel qu'observé dans nos résultats (cf. point suivant).

En somme, les habitats exploités par les capucins semblent fortement structurés par les principales espèces de fruits consommés. Ces espèces clés semblent même définir de nombreux aspects de l'écologie du groupe (site d'ortoir, autres ressources alimentaires exploitées, déplacements ou type d'habitat). Même si la surface exploitée est légèrement plus étendue en saison humide, elles restent globalement similaires entre les saisons et traduisent davantage un décalage spatial (« shift ») qu'une réelle expansion. Seul le mois d'octobre se distingue, avec une augmentation marquée de l'aire d'usage, probablement liée à un accroissement des distances journalières en réponse à une exploration plus intense.

L'augmentation de la diversité des ressources alimentaires favorise-t-elle les déplacements et les distances quotidiennes parcourues ?

La distance journalière moyenne parcourue par le groupe au cours de l'étude était de 2567,1 +/- 443,1 mètres. Ces résultats sont légèrement supérieurs mais globalement comparables aux observations ultérieures réalisées sur d'autres espèces de cébidés (2173 +/- 400 m chez *Cebus kaapori* ; 2357 +/- 506 m pour *Cebus capucinus* ; 2173 m pour *Sapajus apella* : De Oliveira et al., 2014).

Les distances journalières parcourues par le groupe varient de façon significative selon les mois et sont également plus importantes en saison humide. Ces résultats soutiennent l'hypothèse d'une stratégie à hauts coûts et hauts rendements ("high-cost, high-yield" : Harrison, 1985), où l'augmentation des déplacements permet de tirer profit d'une plus grande diversité de fruits. Le modèle linéaire confirme ces résultats en démontrant un effet positif du nombre d'espèces de fruits consommés sur la variation des distances parcourues quotidiennement. Ce résultat suggère que la diversité fructifère favorise des parcours plus longs, reflétant la stratégie adaptative des capucins face à une plus grande disponibilité de ressources et confirmant notre prédiction d'une augmentation des déplacements lors des périodes de forte diversité fructifère. Ce pattern est cohérent avec les observations chez d'autres *Sapajus* (De Oliveira et al., 2014 ; Di Bitetti, 2001 ; Janson, 1998), où l'augmentation de la disponibilité en fruits les conduit à se déplacer davantage afin d'optimiser l'exploitation.

À l'inverse, l'augmentation des déplacements pourraient également favoriser la consommation d'un plus grand nombre d'espèces végétales de manière opportuniste. Nos résultats ne semblent néanmoins pas corroborer cette hypothèse. En saison humide lorsque les déplacements augmentent, le groupe consomme majoritairement une seule espèce de fruit dont la distribution est agrégée. Ce constat ne semble donc pas refléter un comportement exploratoire permettant une prospection fine de l'habitat à la recherche de ressources complémentaires. De plus, l'augmentation des distances journalières ne représentent pas une augmentation de la surface exploitée. En effet, comme observé précédemment, les aires d'usages et les noyaux d'activité sont légèrement inférieurs en saison humide. Dès lors, le groupe parcourt en réalité de plus longues distances sur un territoire plus restreint, optimisant encore d'avantage leur prise de nourriture et leur balance énergétique en fréquentant assidûment les zones où les ressources clé sont les plus abondantes (Di Bitetti, 2001). Chez les primates, les coûts énergétiques liés aux déplacements représentent la proportion la plus importantes des dépenses totales d'énergie (Granatowsky & Ross, 2020 ; Wall et al., 2023). En limitant l'aire exploitée aux zones au sein desquels les arbres fruitiers préférentiels sont particulièrement abondants, les capucins semblent donc faire preuve d'une stratégie très efficace reposant probablement sur des capacités cognitives élaborées (Janson, 1998).

Cependant, les résultats observés au niveau des distances journalières ainsi que ceux de l'aire exploitée par le groupe au niveau mensuel montrent une nette augmentation au mois d'octobre. Ce mois semble représenter une période charnière pour le groupe suivi. Le noyau d'activité du groupe suit les populations de *Nectandra* dont ils se nourrissent déjà abondamment, alors que leur aire d'usage s'étend encore largement sur les zones exploitées en saison sèche. De plus, les distances journalières sont considérablement plus importantes qu'au cours des autres mois de suivi. Ces observations suggèrent qu'une phase d'exploration est adoptée afin de prospecter leur environnement et d'en évaluer l'abondance des ressources. Ce type de comportement a déjà été

observé chez certains primates (De Oliveira, 2014 ; Di Bitetti, 2001 ; Gazagne et al., 2020 ; Hemingway et Bynum, 2005), qui augmentent leurs déplacements à la recherche de ressources plus prévisibles et accessibles.

En effet, plusieurs travaux suggèrent que les déplacements des capucins et d'autres primates reposent sur des capacités cognitives avancées (Janmaat et al., 2006 ; Janson, 1998, 2007, 2016 ; Bufalo et al., 2025). Les capucins montrent une mémoire spatiale élaborée leur permettant de se rappeler l'emplacement de ressources fruitières et de planifier leurs trajets pour les exploiter efficacement (Janson, 1998, 2007, 2016). Selon Janson (1998), ils sont même capable d'anticiper la récompense attendue lors de visites à certains arbres fruitiers et de connaître l'état de renouvellement des ressources alimentaires. De plus, des études récentes sur le tamarin-lion noir (*Leontopithecus chrysopygus*) révèlent que ces primates intègrent le contexte environnemental dans la planification de leurs déplacements (Bufalo et al., 2025). Ces résultats laissent penser que l'augmentation des distances journalières observée chez les capucins suivis durant la phase de transition en octobre mais également durant la période de forte diversité fruitière en saison humide pourrait mobiliser des processus cognitifs complexes.

Nos résultats montrent donc que l'augmentation de la diversité fruitière ainsi que la recherche d'aliments préférentiels favorise l'augmentation de déplacements quotidiens chez les capucins. Les distances parcourues sont donc plus importantes lorsque la frugivorie et le nombre d'espèces consommées augmentent mais montrent des valeurs maximales en octobre lorsque le groupe recherche les espèces préférentielles. Si les distances parcourues s'allongent en saison humide, ils ne traduisent pas une expansion de l'aire exploitée mais plutôt une intensification de l'exploration à l'intérieur d'un territoire restreint.

Ces résultats, cohérent avec l'hypothèse de stratégies à hauts coûts et hauts rendements (Harrison, 1985), soulignent l'importance de la diversité alimentaire comme déterminant de l'écologie spatiale des capucins. Ainsi, l'adaptation des déplacements et le changement d'habitat exploité permet au groupe d'accéder à une plus grande diversité de ressources alimentaires, tout en réduisant le temps consacré à l'alimentation en saison humide.

2. La consommation de cœurs de palmier

La consommation de cœurs de palmier par les primates sauvages reste un comportement rarement décrit dans la littérature scientifique, bien que ces ressources soient présentes dans la plupart des forêts tropicales (Brocardo et al., 2010 ; Leal et al., 2022 ; Lee & Balick, 2008). La rareté de ce comportement au sein des différents taxons pourrait s'expliquer par plusieurs facteurs.

D'une part, l'extraction des cœurs de palmier présenterait un coût énergétique élevé. Ensuite, même si cette ressource est particulièrement riche en fibres alimentaires et en eau, elle semble assez pauvre nutritionnellement (Quast et Bernhardt, 1978 ; Salvi et Katewa, 2014). Enfin, dans le cas d'*Euterpe edulis*, ce comportement implique un caractère destructif pour la plante, qui empêche une exploitation récurrente sur un même individu (Brocardo et al., 2010). Ainsi, la décision d'exploiter cette ressource semble relever d'un compromis adaptatif d'investir un effort important pour obtenir un aliment riche en eau et en fibres, mais pauvre en énergie, dans des contextes écologiques contraints. Afin de comprendre ce comportement rare, nous avons testé trois

hypothèses ; (i) La consommation de cœurs de palmier représente une ressource exploitée lorsque les ressources préférentielles viennent à manquer ; (ii) Cette consommation varie en fonction de facteurs climatiques et augmentent avec les fortes chaleurs ; (iii) Le comportement n'est pas réparti de manière homogène au sein du groupe, les mâles adultes le manifestent plus fréquemment et présentent une meilleure efficacité.

Cette consommation varie-t-elle en fonction d'autres ressources alimentaires ?

Nos résultats mettent en évidence une forte variabilité saisonnière dans l'exploitation des cœurs du palmier *Euterpe edulis* par *Sapajus cucullatus*, avec une nette concentration des arrachages en saison sèche (94 % des occurrences). Cette tendance est confirmée par des tests χ^2 sur les mois et sur les saisons ($p < 0,001$), ainsi que par le test exact de Fisher appliqué aux journées d'arrachage ($p < 0,001$). Les analyses confirment que la probabilité de consommation est significativement plus élevée en saison sèche qui coïncide avec une réduction marquée de la disponibilité fruitière dans la zone d'étude (Luccas & Izar, 2021 ; Izar, 2004).

De plus, *E. edulis* apparaît comme une ressource clé dans la diète du groupe suivi, consommée sous deux formes : les feuilles et les cœurs. À l'échelle globale, ces ressources représentent respectivement 10 et 7% de la diète des capucins suivis et les feuilles représentent à elles seules près de 17 % du régime herbivore du groupe. En saison sèche, l'importance de cette espèce augmente fortement. Feuilles et cœurs combinés représentent alors 66 % de l'herbivorie, dont 27 % proviennent spécifiquement de la consommation des cœurs de palmier. Cette intensification de l'exploitation se produit à un moment où la proportion de comportements frugivores représente moins de 32 % des comportements alimentaires. En outre, cette consommation saisonnière ne reflète pas la maturation des cœurs de palmier qui constituent une ressource disponible toute l'année sans variation d'abondance marquée (Dos Reis et al., 2000 ; Orlande et al., 1996).

Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle les cœurs de palmier agissent comme une ressource de substitution, exploitée lorsque les ressources préférentielles à forte valeur énergétique deviennent rares (Altmann, 1998). Des observations similaires ont été rapportées chez *Sapajus cucullatus* (Brocardo et al., 2010 ; Taira et Izar, 2007), *S. nigritus* (Souza dos Santos et al., 2023), *Gorilla gorilla gorilla* (Fay et al., 1989) et *Ateles chamek* (Felton et al., 2008), où l'exploitation des cœurs de palmier augmente lorsque fruits ou autres ressources principales se raréfient.

Par ailleurs, chez les primates, les coûts énergétiques liés à l'alimentation représentent une proportion modeste des dépenses totales comparativement aux déplacements (Granatowsky & Ross, 2020 ; Wall et al., 2023). Ce constat est d'autant plus pertinent que nos résultats montrent, en saison sèche, l'utilisation d'un noyau d'activité relativement restreint et concentré à l'intérieur du parc (fig. 17). Cette zone, caractérisée par des canopées hautes, offre des sous-bois ombragés et humides où les populations d'*Euterpe edulis* sont particulièrement abondantes (Fantini et Guries, 2007 ; Henderson, 2000 ; Leal et al., 2022 ; Schulz et al., 2016). L'exploitation de cette ressource pourrait donc répondre aux contraintes liées aux déplacements et au noyau d'activité exploité durant la saison sèche.

Enfin, l'exploitation d'une ressource peut dépendre des caractéristiques morphologiques de chaque espèce (Hemingway et Bynum, 2005). Les capacités masticatoires du genre *Sapajus*, notamment liées à la crête sagittale et à la forte insertion des muscles masséters, permettent l'exploitation de

végétaux coriaces ou fibreux (Brockman & van Schaik, 2005 ; Kinzey, 1992 ; Terborgh, 1983 ; Lynch Alfaro et al., 2012b). L'anatomie crânienne des capucins robustes pourrait donc favoriser l'accès à ce type de ressource et réduire le coût énergétique de son exploitation (Wall et al., 2023).

En somme, nos résultats montrent que l'exploitation des cœurs de palmier par *S. cucullatus* est marquée par une nette polarisation saisonnière et un potentiel caractère opportuniste. Elle est favorisée lorsque la disponibilité fructifère diminue, reflétant une stratégie adaptative intégrant les cœurs de palmier comme ressource de substitution, mais aussi comme élément de diversification alimentaire. Elle s'inscrit dans un régime alimentaire flexible permis par des caractéristiques morphologiques et comportementales propres à l'espèce, tout en tenant compte des contraintes énergétiques, nutritionnelles et spatiales propres à chaque saison.

Les variations climatiques influencent-elles se comportement ?

Nos analyses montrent que la probabilité d'occurrence du comportement étudié ainsi que son intensité (mesurée par le nombre de cœurs de palmier arrachés par jour) varient fortement en fonction de la saison. En revanche, la température ne constitue pas un facteur significatif, tandis que la pluviométrie présente seulement une tendance à réduire l'exploitation de cette ressource.

Comme développé aux points précédents, ce schéma s'inscrit dans un contexte alimentaire plus large, où la saison sèche se caractérise par une forte herbivorie, dominée par *E. edulis* et *Bromelia* spp., et par une frugivorie réduite. L'importante exploitation des cœurs de palmier en saison sèche suggère que les capucins recherchent un équilibre nutritionnel (« nutrient balancing » ; Felton et al., 2009) et des ressources de substitution durant une période lors de laquelle les fruits deviennent plus rares (Altmann, 1998).

Néanmoins, en saison sèche, au-delà des précipitations quotidiennes, le climat présente un taux d'humidité globalement moins élevé et les points d'eau se raréfie nécessairement durant cette période. L'utilisation de la pluviométrie comme unique proxy de la disponibilité en eau peut donc avoir certaines limites et ne pas refléter les réelles conditions écologiques du milieu. De plus, la principale source d'eau des primates arboricoles provient essentiellement de la consommation de végétaux qui en sont riches, et notamment de fruits charnus (Sharma et al., 2016) devenus rares en saison sèche. Dès lors, la forte saisonnalité du comportement et la faible tendance de la pluviométrie à réduire la consommation de cœurs de palmiers, exacerbés par l'importante teneur en eau de cette ressource (Quast et Bernhardt, 1978 ; Salvi et Katewa, 2014) pourrait tout de même refléter la recherche de ressources hydriques par les capucins.

Nos résultats suggèrent donc que ce comportement s'inscrit dans un processus de diversification alimentaire en réponse à la diminution des comportements frugivores observés en saison sèche. Il reflète le caractère opportuniste de l'espèce au regard de l'habitat exploité mais aussi une adaptation alimentaire en réponse à la diminution drastique de la consommation de fruits qui leur fournissent habituellement des nutriments essentiels et une part importante de leur hydratation.

L'arrachage de cœurs de palmier représente-il un phénomène d'apprentissage social ?

La répartition de *E. edulis* et *S. cucullatus* se chevauche largement dans la Forêt Atlantique brésilienne. Pourtant, la prédation des cœurs de palmier par les capucins n'a été observée que dans

quelques localités et reste absente de nombreuses zones où ces espèces coexistent (Brocardo et al., 2010). Il est donc probable que l'exploitation de cette ressource soit en lien avec l'existence d'une culture au sein du groupe, comme déjà observée chez cette espèce dans le cadre de l'utilisation d'outils ou la manipulation de nourriture (Canale et al., 2009 ; Canteloup et al., 2021 ; Frigaszy et al., 2013 ; Perry, 2011 Rocha et al., 1998). Cet héritage culturelle repose sur l'apprentissage social et l'observation directe entre individus (Canteloup, 2021 ; Dindo et al., 2009 ; Perry, 2011). En effet, l'extraction du méristème apical requiert de la dextérité et un effort physique important.

Nos résultats démontrent que le comportement n'est pas uniformément réparti au sein du groupe corroborant les observations de Brocardo et al. (2010). Les mâles adultes et les subadultes concentrent la majorité des arrachages et présentent les taux de succès les plus élevés, notamment face aux palmiers de grand diamètre. Les juvéniles, en revanche, ciblent préférentiellement des arbres de plus petit diamètre, avec un taux de succès moindre (84,8 %). De plus, dans notre étude, la durée d'arrachage ne varie pas selon l'âge mais uniquement selon la dimension des palmiers. Cependant les mâles adultes tendent à cibler des palmiers de plus grand diamètres que les autres classes d'âge. Ces observations suggèrent donc que l'efficacité technique est acquise tôt, mais que la performance face à des palmiers de plus grande taille dépend, quant à elle, de l'expérience et de facteurs physiques.

De plus, nous avons dénombré 25 comportements d'individus observateurs durant l'étude. Sur ces 25 observations, les observateurs étaient des individus immatures dans la grande majorité des cas ($n = 19$). Ce constat semble confirmer l'hypothèse d'un apprentissage social. En effet, chez les cébidés, les jeunes peuvent généralement approcher et interagir librement avec les autres membres du groupe sans subir de représailles, même après l'âge de deux ans (Frigaszy et al., 2013 ; Perry, 2011). Cette tolérance, qui inclut même parfois le partage ou le chapardage, favorise l'acquisition de comportements alimentaires par observation directe (Canteloup et al., 2021 ; Perry, 2011). Les individus plus jeunes scrutent donc librement et préférentiellement les congénères consommant des aliments rares ou difficiles à traiter et adoptent souvent les mêmes techniques de fourragement (Canteloup et al., 2021 ; Perry, 2011).

Enfin, le biais sexuel et ontogénique pourrait aussi refléter d'autres processus morphologiques et sociaux chez cette espèce. D'une part, le dimorphisme sexuel marqué pourrait conférer aux mâles adultes une plus grande force physique facilitant l'arrachage des cœurs de palmier (Delval et al., 2025 ; Frigaszy et al., 2016 ; Lynch Alfaro et al., 2012b). Cette efficacité accrue pourrait à son tour renforcer l'apprentissage social par un biais de prestige, selon lequel les individus naïfs privilégient l'observation et l'imitation des congénères les plus performants et de plus haut rang social (Henrich & Gil-White, 2001 ; Canteloup et al., 2021). De plus, selon Canteloup (2021), les femelles capucins utilisent moins fréquemment les outils, ce qui signifie que la diffusion sociale naturelle de traits comportementaux tels que l'utilisation d'outils et l'accès à ces ressources est favorisée chez les mâles adultes de haut rang. Enfin, la formation de grands groupes (± 35 individus dans le groupe suivi) est un facteur démographique connu pour favoriser l'émergence et la diffusion de nouveaux comportements chez les primates (Calheigo Coelho et al., 2024 ; Canteloup et al., 2021). Dans ce contexte, l'intégration d'informations sociales liées à l'efficacité d'un comportement, combinée à des indices de rang social du démonstrateur, peut orienter les préférences d'apprentissage des individus. Lorsque ces préférences se diffusent à l'échelle

collective, elles peuvent conduire à l'émergence de traditions comportementales stables (Canteloup et al., 2021).

Nos résultats confirment que la consommation de cœurs de palmier par *Sapajus cucullatus* est un comportement rare mais crucial dans certaines conditions, fortement modulé par la saison, marqué par une sélectivité liée à l'âge et au sexe et porteur d'implications écologiques et de conservation. La forte saisonnalité du comportement observé dans notre étude suggère qu'il constitue une stratégie adaptative, mobilisée uniquement en conditions défavorables, et non une pression constante sur les populations d'*E. edulis*. Toutefois, sous l'effet du changement climatique et si la disponibilité en fruits continue de diminuer suite aux perturbations anthropiques (Gazagne et al., 2020a), ce comportement pourrait devenir plus fréquent et accentuer son impact sur la ressource. Portela et Dirzo (2020) ont en effet démontré que l'exploitation plus intensive de cette ressource par *S. cucullatus* dans un milieu dégradé dont les ressources sont moins abondantes entraîneraient un rapide déclin des populations de palmier. À son tour, ce déclin engendrerait des effets délétères sur l'ensemble des écosystèmes concernés compte tenu du rôle clé d'*Euterpe edulis* dans la santé des milieux forestiers (Galetti et al., 1999 ; Portela et Dirzo, 2020). Cette pression s'ajoute à celle déjà exercée par l'exploitation humaine des palmiers. Dans ce contexte, la migration des mâles adultes, en facilitant la diffusion sociale de ce comportement vers d'autres groupes (Delval et al., 2025 ; Di Bitetti et al., 2020), pourrait également représenter un enjeu futur car elle pourrait amplifier cette double menace et, à terme, compromettre non seulement les populations de palmiers mais aussi la santé et la résilience globale des écosystèmes forestiers.

Conclusion

Cette étude met en lumière la flexibilité comportementale de *Sapajus cucullatus*, révélant l'importance des variations saisonnières dans la structuration de son écologie. La disponibilité et la diversité des fruits consommés apparaissent comme des composantes centrales de son comportement. En saison humide, la frugivorie domine, soutenue par une diversité marquée, alors qu'en saison sèche, les capucins compensent la raréfaction des fruits par une forte herbivorie. Ainsi, ces résultats confirment que la diète de *S. cucullatus* repose sur une alternance opportuniste, intégrant des espèces clés selon les saisons, tout en maintenant une certaine flexibilité permettant de répondre aux contraintes environnementales.

Sur le plan spatial, nos résultats montrent que l'aire d'usage n'augmente pas en saison humide, mais que les noyaux d'activité se déplacent selon la distribution des ressources fruitières préférentielles. Ce phénomène illustre l'importance de certaines espèces clés, telles que *Copaifera trapezifolia* en saison sèche et *Nectandra oppositifolia* en saison humide. Si l'aire exploitée reste globalement similaire entre les saisons, les distances journalières parcourues augmentent de manière significative avec l'augmentation du nombre d'espèces de fruits consommés. Ces résultats suggèrent que la stratégie adoptée par le groupe suivi lui permet de maximiser l'alimentation en augmentant ses déplacements au sein d'un territoire restreint. Cette adaptation met en évidence la flexibilité écologique de l'espèce, mais aussi l'importance de processus cognitifs.

La consommation des cœurs de palmier d'*Euterpe edulis* expose une autre facette de cette plasticité comportementale. Bien que cette ressource soit disponible toute l'année, son exploitation est nettement favorisée en saison sèche, lorsque la disponibilité fruitière diminue. Ce comportement reflète une stratégie opportuniste, où les cœurs de palmier agissent comme ressource de substitution participant à compenser la diminution de la frugivorie. L'extraction de cette ressource, coûteuse en énergie, traduit un compromis adaptatif en réponse à un déficit énergétique ou nutritionnel saisonnier. Nos observations suggèrent également que ce comportement pourrait reposer sur des processus d'apprentissage social, renforcés par des biais sexuels et ontogéniques.

Dans l'ensemble, nos résultats soulignent le rôle central de la diversité alimentaire et de la distribution des ressources dans l'écologie de *S. cucullatus*. Ils mettent également en évidence la combinaison de stratégies écologiques, cognitives et sociales permettant à l'espèce de s'adapter à des environnements marqués par une forte saisonnalité. Ces conclusions invitent ainsi à approfondir l'étude des capacités cognitives impliquées dans la planification des déplacements, à comparer l'utilisation des ressources de substitution entre différentes populations et habitats, ainsi qu'à analyser plus finement les caractéristiques nutritionnelles de ces ressources afin de mieux comprendre leur place dans la composition du régime alimentaire.

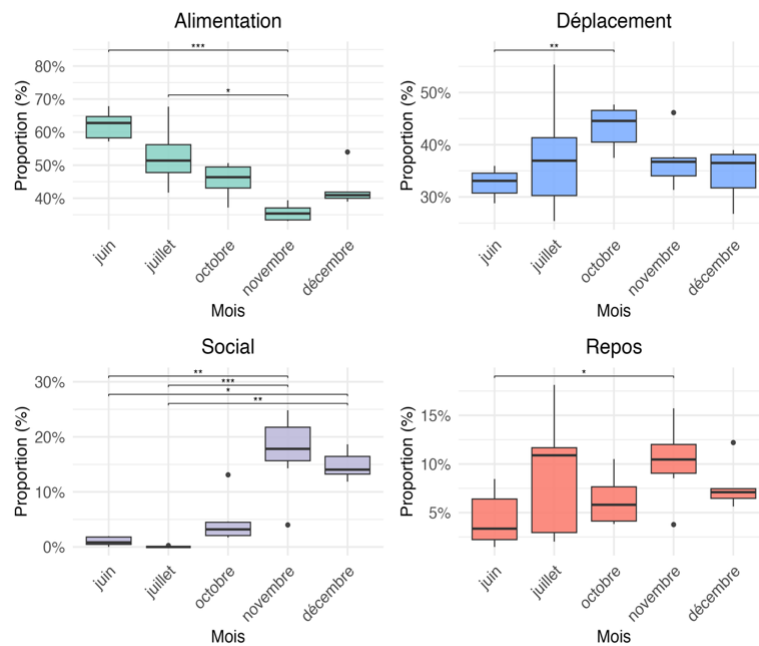
Bien que nos analyses combinent déjà des observations comportementales et des données spatiales, des suivis à plus long terme et dans une diversité de contextes écologiques seraient nécessaires pour mieux comprendre le lien entre contraintes environnementales, flexibilité comportementale et transmission culturelle chez les capucins. Une telle approche contribuerait à replacer l'étude des primates dans une perspective plus large, où cognition, écologie et dynamique sociale interagissent étroitement, tout en offrant des enseignements utiles pour la conservation et la résilience des populations face aux changements globaux.

Annexes

Annexe 1 : Éthogramme complet des comportements recensés lors des scans et leur regroupement en vue des analyses.

Code	Nom	Description	Catégorie	Sous-groupe alimentation
Drink	Drink	Individus observés entrain de boire	Alimentation	Foraging
FOR	Foraging	Recherche active de nourriture variée mais autres que les categories suivantes	Alimentation	Foraging
AFr	Alimentation fruits	Consommation de fruits	Alimentation	Frugivorie
AFI	Alimentation flowers	Consommation de fleurs	Alimentation	Herbivorie
AFo	Alimentation foliage	Consommation de feuilles	Alimentation	Herbivorie
AI	Alimentation invertebrates	Consommation d'invertébrés (souvent arthropodes)	Alimentation	Zoophagie
AV	Alimentation vertebrates	Consommation de vertébrés (souvent grenouilles arboricoles ou oeufs d'oiseaux)	Alimentation	Zoophagie
Anting	Anting	Comportement anti-parasitaire/Frotte leur pelage avec des fourmis	Autres	/
SGR	Self-grooming	Comportement de toilettage individuel	Autres	/
MOV	Moving	Déplacements relativement lents et aléatoires	Déplacement	/
TRAV	Travelling	Déplacements rapides et coordonnés dans une direction precise	Déplacement	/
INACT	Incative	Individu observé immobile	Repos	/
REST	Resting	Individu observé se reposant ou dormant	Repos	/
COP	Copulating	Observation d'accouplements	Social	/
GROOM	Grooming	Toilettages partagés entre plusieurs individus	Social	/
LACT	Lactation	Allaitement des petits par leur mère	Social	/
PLAY	Playing	Individus observés entrain de jouer	Social	/
SOC	Social	Intéractions sociale (autre que le jeu ou le toilettage)	Social	/

Annexe 2 : Variations mensuelle du budget d'activité avec les résultats de test post-hoc de Dunn (correction de Bonferroni). Codes de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

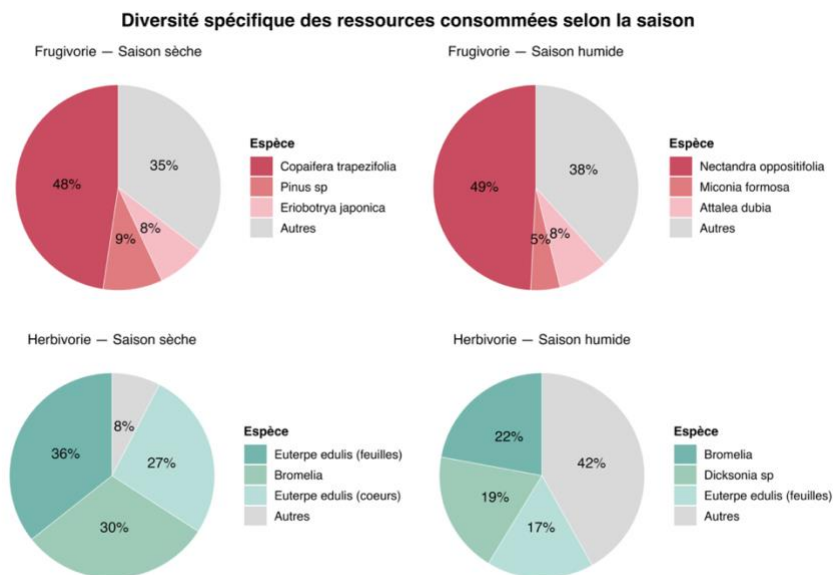


Annexe 3 : Liste non-exhaustive des espèces d'arbres fruitiers exploités par *S. cucullatus* (seulement 34 espèces ont pu être identifiées avec certitude).

Nom commun	Nom scientifique	Nom commun	Nom scientifique	Nom commun	Nom scientifique
Abacate	<i>Persea americana</i>	Guabiroba laranja	<i>Campomanesia guaviroba</i>	Olho de cabra	<i>Ormosia arborea</i>
Araçá vermelha	<i>Eugenia sp.</i>	Guapeva	<i>Pouteria bullata</i>	Pérola amarela	<i>Casearia decandra</i>
Babaçu	<i>Attalea dubia</i>	Inga ferradura	<i>Inga sessilis</i>	Pinha do brejo	<i>Magnolia ovata</i>
Canela	<i>Ocotea catharinensis</i>	Ingazinho	<i>Inga sellowiana</i>	Pitanga vermelha / laranja	<i>Eugenia cerasiflora</i>
Canela 2	<i>Nectandra oppositifolia</i>	Jatobá	<i>Hymenaea courbaril</i>	Pitanguinha	<i>Eugenia sp.</i>
Embaúba	<i>Cecropia glaziovii</i>	Jequitibá	<i>Cariniana estrellensis</i>	Quina	<i>Solanum cinnamomeum</i>
Copaíba	<i>Copaifera trapezifolia</i>	Jerivá	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Quina 2	<i>Solanum sp.</i>
Figueira mata-pau	<i>Ficus luschnatiana</i>	Juçara	<i>Euterpe edulis</i>	Samambaiçu	<i>Dicksonia sellowiana</i>

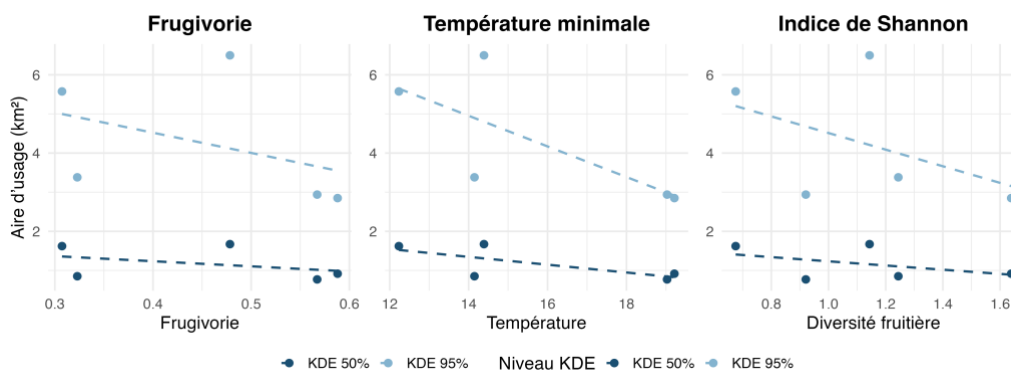
Frutinho verde	<i>Miconia cinnamomifolia</i>	Laranja de mico	<i>Protium kleinii</i>	Tapersiricão	<i>Miconia formosa</i>
Fruto flor amarela	<i>Monteverdia evonymoides</i>	Liana lança	<i>Anemopaegma sp.</i>	Tomatinho amarelo	<i>Cordia sellowiana</i>
Fruto flor vermelha	<i>Doliocarpus glomeratus</i>	Mini goiaba	<i>Cordia myrciifolia</i>		
Fumão	<i>Bathysa australis</i>	Nêspera	<i>Eriobotrya japonica</i>		

Annexe 4 : Diagramme des principales espèces de fruits et de feuilles (et fleurs) consommées selon les saisons.



Annexe 5 : Corrélations non-significatives entre les dimensions des surfaces exploitées par les capucins et différentes variables écologiques.

L'aire d'usage (KDE 95 %) montre une corrélation non-significative négative modérée avec la température ($\rho = -0,7$) l'intensité de frugivorie ($\rho = -0,7$) et l'indice de Shannon ($\rho = -0,8$).



Bibliographie

- Albert, A., Huynen, M.-C., Savini, T., & Hambuckers, A. (2013). Influence of Food Resources on the Ranging Pattern of Northern Pig-tailed Macaques (*Macaca leonina*). *International Journal of Primatology*, 34(4), 696-713. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9690-z>
- Alroy, J. (2017). Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(23), 6056-6061. <https://doi.org/10.1073/pnas.1611855114>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior : Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Altmann, Stuart A. (1998). *Foraging for Survival : Yearling Baboons in Africa*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/F/bo3638174.html>
- Asensio, N., Brockelman, W. Y., Malaivijitnond, S., & Reichard, U. H. (2011). Gibbon travel paths are goal oriented. *Animal Cognition*, 14(3), 395-405. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0374-1>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bogoni, J. A., Muniz-Tagliari, M., Peroni, N., & Peres, C. A. (2020). Testing the keystone plant resource role of a flagship subtropical tree species (*Araucaria angustifolia*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Ecological Indicators*, 118, 106778. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106778>
- Bourlière, F. (1985). Primate communities : Their structure and role in tropical ecosystems. *International Journal of Primatology*, 6(1), 1-26. <https://doi.org/10.1007/BF02693694>
- Boyle, W. A., & Bronstein, J. L. (2012). Phenology of tropical understory trees : Patterns and correlates. *Revista de Biología Tropical*, 60(4). <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2050>

- Brereton, J. E., Tuke, J., & Fernandez, E. J. (2022). A simulated comparison of behavioural observation sampling methods. *Scientific Reports*, 12(1), 3096. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07169-5>
- Brocardo, C. R., Gonçalves, H. S., Zipparro, V. B., & Galetti, M. (2010). Predation of adult palms by black-capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Primates*, 17(2), 70-74. <https://doi.org/10.1896/044.017.0205>
- Brockman, D. K., & Schaik, C. P. V. (Eds.). (2005). *Seasonality in primates : Studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge university press.
- Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J. ,van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., Skaug, H., J., Mächler, M., & Bolker, B., M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bufalo, F., Kaisin, O., De Almeida E Silva, A., Amaral, R. G., Messaoudi, Y., Alcolea, M., Zanette, E. M., Sabino, G. P., Börger, L., & Culot, L. (2025). Route Planning Process by the Endangered Black Lion Tamarin in Different Environmental Contexts. *American Journal of Primatology*, 87(1), e23702. <https://doi.org/10.1002/ajp.23702>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Éds.). (2004). *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Canale, G., Freitas, M., & Andrade, L. L. (2013). Predation of lizards by a critically-endangered primate (*Sapajus xanthosternos*) in a tropical biodiversity hotspot in Brazil. *Herpetology Notes*, 6, 323-326.
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E., Kierulff, M. C. M., & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and

- new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology*, 71(5), 366-372. <https://doi.org/10.1002/ajp.20648>
- Canale, G. R., Suscke, P., Rocha-Santos, L., Bernardo, C. S. S., Kierulff, M. C. M., & Chivers, D. J. (2016). Seed Dispersal of Threatened Tree Species by a Critically Endangered Primate in a Brazilian Hotspot. *Folia Primatologica*, 87(3), 123-140. <https://doi.org/10.1159/000447712>
- Cartmill, M. (1974). Rethinking Primate Origins : The characteristic primate traits cannot be explained simply as adaptations to arboreal life. *Science*, 184(4135), 436-443. <https://doi.org/10.1126/science.184.4135.436>
- Carvalho, M. S., Ferreira, M. F. D. S., Oliveira, W. B. D. S., Marçal, T. D. S., Guilhen, J. H. S., Mengarda, L. H. G., & Ferreira, A. (2020). Genetic diversity and population structure of *Euterpe edulis* by REML/BLUP analysis of fruit morphology and microsatellite markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 20(4), e31662048. <https://doi.org/10.1590/1984-70332020v20n4a61>
- Castello, A. C. D., Coelho, S., & Cardoso-Leite, E. (2016). Lianas, tree ferns and understory species : Indicators of conservation status in the Brazilian Atlantic Rainforest remnants, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77(2), 213-226. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.07715>
- Chapman, C. (1988). Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29(2), 177-194. <https://doi.org/10.1007/BF02381121>
- Chapman, C. A. (1995). Primate seed dispersal : Coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4(3), 74-82. <https://doi.org/10.1002/evan.1360040303>
- Chiarello, A. G. (2003). Primates of the Brazilian Atlantic Forest : The Influence of Forest Fragmentation on Survival. In L. K. Marsh (Éd.), *Primates in Fragments* (p. 99-121). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7_8

- Clark, P. J., & Evans, F. C. (1954). Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology*, 35(4), 445-453. <https://doi.org/10.2307/1931034>
- Coelho, C. G., Garcia-Nisa, I., Ottoni, E. B., & Kendal, R. L. (2024). Social tolerance and success-biased social learning underlie the cultural transmission of an induced extractive foraging tradition in a wild tool-using primate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(48), e2322884121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2322884121>
- Colombo, A. F., & Joly, C. A. (2010). Brazilian Atlantic Forest lato sensu : The most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 697-708. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000400002>
- Crofoot, M. C. (2013). The cost of defeat : Capuchin groups travel further, faster and later after losing conflicts with neighbors. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(1), 79-85. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22330>
- Culot, L., Bello, C., Batista, J. L. F., Do Couto, H. T. Z., & Galetti, M. (2017). Synergistic effects of seed disperser and predator loss on recruitment success and long-term consequences for carbon stocks in tropical rainforests. *Scientific Reports*, 7(1), 7662. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08222-4>
- Culot, L., Muñoz Lazo, F. J. J., Huynen, M.-C., Poncin, P., & Heymann, E. W. (2010). Seasonal Variation in Seed Dispersal by Tamarins Alters Seed Rain in a Secondary Rain Forest. *International Journal of Primatology*, 31(4), 553-569. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9413-7>
- Culot, L., Pereira, L. A., Agostini, I., De Almeida, M. A. B., Alves, R. S. C., Aximoff, I., Bager, A., Baldovino, M. C., Bella, T. R., Bicca-Marques, J. C., Braga, C., Brocardo, C. R., Campelo, A. K. N., Canale, G. R., Cardoso, J. D. C., Carrano, E., Casanova, D. C., Cassano, C. R., Castro, E., ... Galetti, M. (2019). ATLANTIC - PRIMATES : A dataset of communities and occurrences of

primates in the Atlantic Forests of South America. *Ecology*, 100(1), e02525.

<https://doi.org/10.1002/ecy.2525>

Da Trindade, R., Da Silva, J. K., & Setzer, W. N. (2018). Copaifera of the Neotropics : A Review of the Phytochemistry and Pharmacology. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(5), 1511.

<https://doi.org/10.3390/ijms19051511>

De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), 744-749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>

De Lima, R. A. F., Oliveira, A. A., Pitta, G. R., De Gasper, A. L., Vibrans, A. C., Chave, J., Ter Steege, H., & Prado, P. I. (2020). The erosion of biodiversity and biomass in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. *Nature Communications*, 11(1), 6347. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20217-w>

De Oliveira, S. G., Lynch Alfaro, J. W., & Veiga, L. M. (2014). Activity budget, diet, and habitat use in the critically endangered Ka'apor capuchin monkey (*Cebus kaapori*) in Pará State, Brazil : A preliminary comparison to other capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 76(10), 919-931. <https://doi.org/10.1002/ajp.22277>

Delval, I., Araujo, G., & Lynch, J. W. (2025). Capuchins. In T. K. Shackelford (Éd.), *Encyclopedia of Sexual Psychology and Behavior* (p. 1-17). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-08956-5_587-1

Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(1), 33-45. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000048>

- Di Bitetti, M., Kowalewski, M., Lynch Alfaro, J. & Rylands, A.B. (2020). *Sapajus nigritus ssp. cucullatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T160945956A160945959* [Jeu de données]. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T160945956A160945959.en>
- Dindo, M., Whiten, A., & De Waal, F. B. M. (2009). In-Group Conformity Sustains Different Foraging Traditions in Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *PLoS ONE*, 4(11), e7858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007858>
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137-167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Dos Reis, M. S., Fantini, A. C., Nodari, R. O., Reis, A., Guerra, M. P., & Mantovani, A. (2000). Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest : The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis Martius*)¹. *Biotropica*, 32(4b), 894-902. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00627.x>
- Dunn, O. J. (1964). Multiple Comparisons Using Rank Sums. *Technometrics*, 6(3), 241-252. <https://doi.org/10.1080/00401706.1964.10490181>
- Estrada, A., Garber, P. A., Gouveia, S., Fernández-Llamazares, Á., Ascensão, F., Fuentes, A., Garnett, S. T., Shaffer, C., Bicca-Marques, J., Fa, J. E., Hockings, K., Shanee, S., Johnson, S., Shepard, G. H., Shanee, N., Golden, C. D., Cárdenas-Navarrete, A., Levey, D. R., Boonratana, R., ... Volampeno, S. (2022). Global importance of Indigenous Peoples, their lands, and knowledge systems for saving the world's primates from extinction. *Science Advances*, 8(32), eabn2927. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abn2927>
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K. A.-I., Nijman, V., Heymann, E. W., Lambert, J. E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J. M., Gillespie, T. R., Mittermeier, R. A., Arregoitia, L. V., De Guinea, M., Gouveia, S., Dobrovolski,

- R., ... Li, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates : Why primates matter. *Science Advances*, 3(1), e1600946. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946>
- Falótico, T., Mendonça-Furtado, O., Fogaça, M. D., Tokuda, M., Ottoni, E. B., & Verderane, M. P. (2021). Wild robust capuchin monkey interactions with sympatric primates. *Primates*, 62(4), 659-666. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00913-x>
- Fantini, A. C., & Guries, R. P. (2007). Forest structure and productivity of palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 185-194. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.005>
- Fay, J. M., Agnagna, M., Moore, J., & Oko, R. (1989). Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Likouala swamp forests of north central Congo : Preliminary data on populations and ecology. *International Journal of Primatology*, 10(5), 477-486. <https://doi.org/10.1007/BF02736372>
- Felton, A. M., Felton, A., Wood, J. T., & Lindenmayer, D. B. (2008). Diet and Feeding Ecology of *Ateles chamek* in a Bolivian Semihumid Forest : The Importance of *Ficus* as a Staple Food Resource. *International Journal of Primatology*, 29(2), 379-403. <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9241-1>
- Fiore, A. D. (2003). Ranging behavior and foraging ecology of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in Yasuní National Park, Ecuador. *American Journal of Primatology*, 59(2), 47-66. <https://doi.org/10.1002/ajp.10065>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2016). *Global forest resources assessment 2015 : How are the world's forests changing?* (2nd ed.). Rome : FAO.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020 : Main Report*. Rome : FAO. <https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/ca8753en>

- Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E. (2013). The fourth dimension of tool use : Temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120410. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0410>
- Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2016). Body mass in wild bearded capuchins, (*Sapajus libidinosus*) : Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, 78(4), 473-484. <https://doi.org/10.1002/ajp.22509>
- Francisconi, A. F., Cauz-Santos, L. A., Morales Marroquín, J. A., Van Den Berg, C., Alves-Pereira, A., Delmondes De Alencar, L., Picanço-Rodrigues, D., Zanello, C. A., Ferreira Costa, M., Gomes Lopes, M. T., Veasey, E. A., & Zucchi, M. I. (2022). Complete chloroplast genomes and phylogeny in three Euterpe palms (E. edulis, E. oleracea and E. precatoria) from different Brazilian biomes. *PLOS ONE*, 17(7), e0266304. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0266304>
- Fuzessy, L., Silveira, F. A. O., Culot, L., Jordano, P., & Verdú, M. (2022). Phylogenetic congruence between Neotropical primates and plants is driven by frugivory. *Ecology Letters*, 25(2), 320-329. <https://doi.org/10.1111/ele.13918>
- Galetti, M., & Aleixo, A. (1998). Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 35(2), 286-293. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00294.x>
- Galetti, M., & Pedroni, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10(1), 27-39. <https://doi.org/10.1017/S0266467400007689>
- Galetti, M., Zipparro, V. B., & Morellato, P. L. P. (1999). Fruiting Phenology and Frugivory on the Palm Euterpe edulis in a Lowland Atlantic Forest of Brazil. *Ecotropica*, 5, 115-122.

- Garber, P. A. (1987). Foraging Strategies Among Living Primates. *Annual Review of Anthropology*, 16(1), 339-364. <https://doi.org/10.1146/annurev.an.16.100187.002011>
- Gazagne, E., José-Domínguez, J. M., Huynen, M., Hambuckers, A., Poncin, P., Savini, T., & Brotcorne, F. (2020a). Northern pigtailed macaques rely on old growth plantations to offset low fruit availability in a degraded forest fragment. *American Journal of Primatology*, 82(5), e23117. <https://doi.org/10.1002/ajp.23117>
- Gazagne, E., Pitance, J.-L., Savini, T., Huynen, M.-C., Poncin, P., Brotcorne, F., & Hambuckers, A. (2020b). Seed Shadows of Northern Pigtailed Macaques within a Degraded Forest Fragment, Thailand. *Forests*, 11(11), 1184. <https://doi.org/10.3390/f11111184>
- Geist, H. J., & Lambin, E. F. (2002). Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation : Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *BioScience*, 52(2), 143-150. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052%255B0143:PCAUDF%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052%255B0143:PCAUDF%255D2.0.CO;2)
- Giam, X. (2017). Global biodiversity loss from tropical deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(23), 5775-5777. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706264114>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J. A., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378-381. <https://doi.org/10.1038/nature10425>
- Gomes, L. B., Gonçalves, G. R., Velazco, S. J. E., De Moraes, K. F., Marques Neto, O. P., Santos, F. D. S., Santos, M. P. D., & Lima, M. G. M. (2024). Conservation challenges for Brazilian primates and the role of protected areas in a changing climate. *Scientific Reports*, 14(1), 31356. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-82717-9>

- Granato-Souza, D., Adenesky-Filho, E., & Esemann-Quadros, K. (2019). Dendrochronology and climatic signals in the wood of *Nectandra oppositifolia* from a dense rain forest in southern Brazil. *Journal of Forestry Research*, 30(2), 545-553. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0687-5>
- Hall, K. R. L. (1962). Numerical data, maintenance activities and locomotion of the wild chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 139(2), 181-220. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1962.tb01827.x>
- Hanya, G., Kiyono, M., Yamada, A., Suzuki, K., Furukawa, M., Yoshida, Y., & Chijiwa, A. (2006). Not only annual food abundance but also fallback food quality determines the Japanese macaque density : Evidence from seasonal variations in home range size. *Primates*, 47(3), 275-278. <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0176-2>
- Hargreaves, S. (2018). *Euterpe edulis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2024: e.T111457556A161421095* [Jeu de données]. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2024-1.RLTS.T111457556A161421095.en>
- Harrison, M. J. S. (1985). Time budget of the green monkey, *Cercopithecus sabaeus* : Some optimal strategies. *International Journal of Primatology*, 6(4), 351-376.
- Hawes, J. E., & Peres, C. A. (2014). Ecological correlates of trophic status and frugivory in neotropical primates. *Oikos*, 123(3), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00745.x>
- Hemingway, C. A., & Bynum, N. (2005). The influence of seasonality on primate diet and ranging. In D. K. Brockman & C. P. V. Schaik (Éds.), *Seasonality in Primates* (1^{re} éd., p. 57-104). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542343.004>
- Henderson, A. (s. d.). *Euterpe edulis* Martius – (Palmitreiro) Biologia, conservação e manejo. In *The Genus Euterpe in Brazil* (Reis, M.S. ; Reis, A., p. 1-22). Herbário Barbosa Rodrigues.

- Henrich, J., & Gil-White, F. J. (2001). The evolution of prestige : Freely conferred deference as a mechanism for enhancing the benefits of cultural transmission. *Evolution and Human Behavior*, 22(3), 165-196. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(00\)00071-4](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(00)00071-4)
- Hoang, N. T., & Kanemoto, K. (2021). Mapping the deforestation footprint of nations reveals growing threat to tropical forests. *Nature Ecology & Evolution*, 5(6), 845-853. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01417-z>
- Howard, A. M., Nibbelink, N. P., Madden, M., Young, L. A., Bernardes, S., & Fragaszy, D. M. (2015). Landscape influences on the natural and artificially manipulated movements of bearded capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 106, 59-70. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.003>
- Hunt, M. A., Davidson, N. J., Unwin, G. L., & Close, D. C. (2002). Ecophysiology of the Soft Tree Fern, *Dicksonia antarctica* Labill. *Austral Ecology*, 27(4), 360-368. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01190.x>
- Intergovernmental Panel On Climate Change. (2023). *Climate Change 2022 : Impacts, Adaptation and Vulnerability. Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (1^{re} éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Izar, P. (2004). Female Social Relationships of *Cebus apella nigratus* in a Southeastern Atlantic Forest : An Analysis Through Ecological Models of Primate Social Evolution. *Behaviour*, 141(1), 71-99. <https://doi.org/10.1163/156853904772746619>
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys : Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigratus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>

- Janmaat, K. R. L., Byrne, R. W., & Zuberbühler, K. (2006). Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72(4), 797-807.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.12.009>
- Janson, C., Baldovino, M. C., & Di Bitetti, M. (2012). The Group Life Cycle and Demography of Brown Capuchin Monkeys (*Cebus [apella] nigratus*) in Iguazú National Park, Argentina. In P. M. Kappeler & D. P. Watts (Éds.), *Long-Term Field Studies of Primates* (p. 185-212). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_9
- Janson, C. H. (1984). Female Choice and Mating System of the Brown Capuchin Monkey *Cebus apella* (Primates : Cebidae). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 65(3), 177-200.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb00098.x>
- Janson, C. H. (1998). Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 55(5), 1229-1243.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0688>
- Janson, C. H. (2007). Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 10(3), 341-356. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0079-2>
- Janson, C. H. (2016). Capuchins, space, time and memory : An experimental test of what-where-when memory in wild monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1840), 20161432. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1432>
- Jayathilake, H. M., Prescott, G. W., Carrasco, L. R., Rao, M., & Symes, W. S. (2021). Drivers of deforestation and degradation for 28 tropical conservation landscapes. *Ambio*, 50(1), 215-228.
<https://doi.org/10.1007/s13280-020-01325-9>

- Jha, S., & Bawa, K. S. (2006). Population Growth, Human Development, and Deforestation in Biodiversity Hotspots. *Conservation Biology*, 20(3), 906-912. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00398.x>
- Joly, C. A., Metzger, J. P., & Tabarelli, M. (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest : Ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, 204(3), 459-473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>
- Kaisin, O., Gazagne, E., Savini, T., Huynen, M., & Brotcorne, F. (2018). Foraging strategies underlying bird egg predation by macaques : A study using artificial nests. *American Journal of Primatology*, 80(11), e22916. <https://doi.org/10.1002/ajp.22916>
- Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., De Freitas, J. V., Grainger, A., & Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area : Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 352, 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>
- Keesen, F., Silva, A. C. e, Arashiro, E., & Pinheiro, C. F. S. (2017). Simulations of populations of *Sapajus robustus* in a fragmented landscape. *Ecological Modelling*, 344, 38-47. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.11.003>
- Kinzey, W. G. (1992). Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), 499-514. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880406>
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583-621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Lambert, J. E., & Rothman, J. M. (2015). Fallback Foods, Optimal Diets, and Nutritional Targets : Primate Responses to Varying Food Availability and Quality. *Annual Review of Anthropology*, 44(Volume 44, 2015), 493-512. <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-102313-025928>

- Leal, A., Benchimol, M., Costa, H. C. M., Faria, D., & Cazetta, E. (2022). Impacts of landscape-scale forest loss and a dry event on the demographic structure of the endangered palm *Euterpe edulis* Mart. in the Atlantic Forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 909901. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.909901>
- Leal, A., Benchimol, M., Faria, D., Dodonov, P., & Cazetta, E. (2021). Landscape-scale forest loss shapes demographic structure of the threatened tropical palm *Euterpe edulis* mart. (Arecaceae). *Forest Ecology and Management*, 502, 119716. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119716>
- Lee, R., & Balick, M. J. (2008). Palms, People, and Health. *EXPLORE*, 4(1), 59-62. <https://doi.org/10.1016/j.explore.2007.10.009>
- Lehner, P. N. (1992). Sampling Methods in Behavior Research. *Poultry Science*, 71(4), 643-649. <https://doi.org/10.3382/ps.0710643>
- Leite, Y. L. R., Costa, L. P., Loss, A. C., Rocha, R. G., Batalha-Filho, H., Bastos, A. C., Quaresma, V. S., Fagundes, V., Paresque, R., Passamani, M., & Pardini, R. (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 1008-1013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513062113>
- Lim, J. Y., Wasserman, M. D., Veen, J., Després-Einspenner, M.-L., & Kissling, W. D. (2021). Ecological and evolutionary significance of primates' most consumed plant families. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1953), 20210737. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0737>
- Lima, A. A. D., Ribeiro, M. C., Grelle, C. E. D. V., & Pinto, M. P. (2019). Impacts of climate changes on spatio-temporal diversity patterns of Atlantic Forest primates. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(2), 50-56. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.04.004>
- Lima, M. G. M., Silva-Júnior, J. D. S. E., Černý, D., Buckner, J. C., Aleixo, A., Chang, J., Zheng, J., Alfaro, M. E., Martins, A., Di Fiore, A., Boubli, J. P., & Lynch Alfaro, J. W. (2018). A

- phylogenomic perspective on the robust capuchin monkey (*Sapajus*) radiation : First evidence for extensive population admixture across South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124, 137-150. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.023>
- Luccas, V., & Izar, P. (2021). Black capuchin monkeys dynamically adjust group spread throughout the day. *Primates*, 62(5), 789-799. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00926-6>
- Lynch Alfaro, J. W. (2005). Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigratus*). *American Journal of Primatology*, 67(3), 313-328. <https://doi.org/10.1002/ajp.20188>
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., Chiou, K. L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M. T. T., Farias, I., Janson, C. H., & Alfaro, M. E. (2012a). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 39(2), 272-288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02609.x>
- Lynch Alfaro, J. W., Silva, J. D. S. E., & Rylands, A. B. (2012b). How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273-286. <https://doi.org/10.1002/ajp.22007>
- Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 18(1), 50-60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- Markham, A. C., Gesquiere, L. R., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2015). Optimal group size in a highly social mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(48), 14882-14887. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517794112>
- Martínez De Zorzi, V., Vega, A. S., Guerreiro, C., Villaseñor-Amador, D., & Oklander, L. I. (2024). Refuge and supplementary bamboo-based diet in capuchin monkeys (*Sapajus nigratus cucullatus*

) in association with habitat fragmentation and stochastic events. *Écoscience*, 31(3), 108-117.

<https://doi.org/10.1080/11956860.2024.2426324>

Martins, A. B., Valença-Montenegro, M. M., Lima, M. G. M., Lynch, J. W., Svoboda, W. K., Silva-Júnior, J. D. S. E., Röhe, F., Boubli, J. P., & Fiore, A. D. (2023). A New Assessment of Robust Capuchin Monkey (*Sapajus*) Evolutionary History Using Genome-Wide SNP Marker Data and a Bayesian Approach to Species Delimitation. *Genes*, 14(5), 970.

<https://doi.org/10.3390/genes14050970>

Martins, J.N., dos Santos, M., Lynch Alfaro, J., Martins, W.P., Ludwig, G., Melo, F., Miranda, J., Alonso, A.C. & Rímoli, J. (2015). *Sapajus nigritus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T136717A70614508* [Jeu de données]. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T136717A70614508.en>

Melito, M. O., Faria, J. C., Amorim, A. M., & Cazetta, E. (2014). Demographic structure of a threatened palm (*Euterpe edulis* Mart.) in a fragmented landscape of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28(2), 249-258. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062014000200011>

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

Milani, J. F., Rocha, J. F., & De Pádua Teixeira, S. (2012). Oleoresin glands in copaíba (*Copaifera trapezifolia* Hayne : Leguminosae), a Brazilian rainforest tree. *Trees*, 26(3), 769-775. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0642-y>

Milton, K. (1981). Distribution Patterns of Tropical Plant Foods as an Evolutionary Stimulus to Primate Mental Development. *American Anthropologist*, 83(3), 534-548. <https://doi.org/10.1525/aa.1981.83.3.02a00020>

- Moraes Rodrigues, S. B., Gagettti, B. L., & Piratelli, A. J. (2016). First record of *Leontopithecus chrysopygus* (Primates : Callitrichidae) in Carlos Botelho State Park, São Miguel Arcanjo, São Paulo, Brazil. *Mammalia*, 80(1). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0104>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- National Center for Biotechnology Information. (s.d.). *Euterpe edulis*. In *NCBI taxonomy database*. U.S. National Library of Medicine. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=13858>
- Noser, R., & Byrne, R. W. (2014). Change point analysis of travel routes reveals novel insights into foraging strategies and cognitive maps of wild baboons. *American Journal of Primatology*, 76(5), 399-409. <https://doi.org/10.1002/ajp.22181>
- Orlande, T., Laarman, J., & Mortimer, J. (1996). Palmito sustainability and economics in Brazil's Atlantic coastal forest. *Forest Ecology and Management*, 80(1-3), 257-265. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03569-9](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03569-9)
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., & Jackson, R. B. (2013). The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 593-622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>
- Paukner, A., Slonecker, E. M., & Wooddell, L. J. (2021). Effects of dominance and female presence on secondary sexual characteristics in male tufted capuchin monkeys (*Sapajus apella*). *Ecology and Evolution*, 11(11), 6315-6325. <https://doi.org/10.1002/ece3.7483>
- Pengfei, F., Garber, P., Chi, M., Guopeng, R., Changming, L., Xiaoyong, C., & Junxing, Y. (2015). High dietary diversity supports large group size in Indo-Chinese gray langurs in Wuliangshan,

Yunnan, China. *American Journal of Primatology*, 77(5), 479-491.

<https://doi.org/10.1002/ajp.22361>

Peres, C. A. (1994). Primate Responses to Phenological Changes in an Amazonian Terra Firme Forest.

Biotropica, 26(1), 98. <https://doi.org/10.2307/2389114>

Perry, S. (2011). Social traditions and social learning in capuchin monkeys (*Cebus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1567), 988-996.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0317>

Pinto, L. P. S., Costa, C. M. R., Strier, K. B., & Da Fonseca, G. A. B. (1993). Habitat, Density and Group Size of Primates in a Brazilian Tropical Forest. *Folia Primatologica*, 61(3), 135-143.

<https://doi.org/10.1159/000156740>

Pinto, M. P., Beltrão-Mendes, R., Talebi, M., & De Lima, A. A. (2023). Primates facing climate crisis in a tropical forest hotspot will lose climatic suitable geographical range. *Scientific Reports*, 13(1), 641. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26756-0>

Pinto, N., Lasky, J., Bueno, R., Keitt, T. H., & Galetti, M. (2009). Primate Densities in the Atlantic Forest of~Southeast Brazil : The Role of Habitat Quality and Anthropogenic Disturbance. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Éds.), *South American Primates* (p. 413-431). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-](https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_16)

[3_16](https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_16)

Fundação Florestal. (2008). *Plano de Manejo do Parque Estadual Carlos Botelho*. São Paulo :

Instituto Florestal, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, Instituto Ekos Brasil.

Portela, R. D. C. Q., & Dirzo, R. (2020). Forest fragmentation and defaunation drive an unusual ecological cascade : Predation release, monkey population outburst and plant demographic collapse. *Biological Conservation*, 252, 108852. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108852>

- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest : Egocentric or allocentric? *Animal Behaviour*, 80(1), 125-132.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.009>
- Quast, D. G., & Bernhardt, L. W. (1978). Progress in Palmito (Heart-of-Palm) Processing Research. *Journal of Food Protection*, 41(8), 667-674. <https://doi.org/10.4315/0362-028X-41.8.667>
- Rasec-Silva, A., Bertassoni, A., & De Marco Júnior, P. (2023). Capuchin monkey (*Sapajus* spp.) diet : Current knowledge, gaps, and future directions. *Primates*, 64(3), 305-317.
<https://doi.org/10.1007/s10329-023-01057-w>
- Reyna-Hurtado, R., Teichroeb, J. A., Bonnell, T. R., Hernández-Sarabia, R. U., Vickers, S. M., Serio-Silva, J. C., Sicotte, P., & Chapman, C. A. (2018). Primates adjust movement strategies due to changing food availability. *Behavioral Ecology*, 29(2), 368-376.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arx176>
- Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G. A., & Mittermeier, R. A. (2018). From hotspot to hopespot : An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4), 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest : How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1141-1153.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rímoli, J., Strier, K. B., & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. In *A Primatologia no Brasil – Volume 9* (p. 130-146). Sociedade

- Rocha, V. J., Reis, N. R. D., & Sekiama, M. L. (1998). Uso de ferramentas por *Cebus Apella* (Linnaeus) (Primates, Cebidae) para obtenção de larvas de coleoptera que parasitam sementes de *syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassm. (Arecaceae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(4), 945-950. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751998000400012>
- Ruppert, N., Holzner, A., See, K. W., Gisbrecht, A., & Beck, A. (2018). Activity Budgets and Habitat Use of Wild Southern Pig-Tailed Macaques (*Macaca nemestrina*) in Oil Palm Plantation and Forest. *International Journal of Primatology*, 39(2), 237-251. <https://doi.org/10.1007/s10764-018-0032-z>
- Russon, A. E. (1998). The nature and evolution of intelligence in orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Primates*, 39(4), 485-503. <https://doi.org/10.1007/BF02557571>
- Rylands, A. B., Da Fonseca, G. A. B., Leite, Y. L. R., & Mittermeier, R. A. (1996). Primates of the Atlantic Forest. In M. A. Norconk, A. L. Rosenberger, & P. A. Garber (Éds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (p. 21-51). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8770-9_2
- Rylands, A. B., & Mittermeier, R. A. (2024). Taxonomy and systematics of the Neotropical primates : A review and update. *Frontiers in Conservation Science*, 5, 1391303. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2024.1391303>
- Salvi, J., & Katewa, S. S. (2014). Preliminary assessment of nutritional value of plam heart of *Phoenix sylvestris* (Roxb.). *International Food Research Journal*, 21(5), 2051-2054.
- Santos, A. S. D., Sansevero, J. B. B., Conde, M. M. S., & Portela, R. D. C. Q. (2023). Monkey overabundance indirectly affects community seed rain via a disruptive interaction with a keystone palm species. *Acta Oecologica*, 118, 103895. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103895>

- Schoch, C. L., Ciufo, S., Domrachev, M., Hotton, C. L., Kannan, S., Khovanskaya, R., Leipe, D., Mcveigh, R., O'Neill, K., Robbertse, B., Sharma, S., Soussov, V., Sullivan, J. P., Sun, L., Turner, S., & Karsch-Mizrachi, I. (2020). NCBI Taxonomy : A comprehensive update on curation, resources and tools. *Database*, 2020, baaa062. <https://doi.org/10.1093/database/baaa062>
- Schulz, M., Da Silva Campelo Borges, G., Gonzaga, L. V., Oliveira Costa, A. C., & Fett, R. (2016). Juçara fruit (*Euterpe edulis* Mart.) : Sustainable exploitation of a source of bioactive compounds. *Food Research International*, 89, 14-26. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2016.07.027>
- Senior, R. A., Hill, J. K., González Del Pliego, P., Goode, L. K., & Edwards, D. P. (2017). A pantropical analysis of the impacts of forest degradation and conversion on local temperature. *Ecology and Evolution*, 7(19), 7897-7908. <https://doi.org/10.1002/ece3.3262>
- Seymour, F., & Harris, N. L. (2019). Reducing tropical deforestation. *Science*, 365(6455), 756-757. <https://doi.org/10.1126/science.aax8546>
- Shannon, C. E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Sharma, N., Huffman, M. A., Gupta, S., Nautiyal, H., Mendonça, R., Morino, L., & Sinha, A. (2016). Watering holes : The use of arboreal sources of drinking water by Old World monkeys and apes. *Behavioural Processes*, 129, 18-26. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.05.006>
- Shasta E. Webb, S. E. W. (2014). Ecotourism and primate habituation : Behavioral variation in two groups of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) from Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(3), 909. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i3.14064>
- Signer, J., Fieberg, J., & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt) : R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, 9(2), 880-890. <https://doi.org/10.1002/ece3.4823>

- Siminski, A., Zambiasi, D. C., Dos Santos, K. L., & Fantini, A. C. (2021). Dynamics of Natural Regeneration : Implications for Landscape Restoration in the Atlantic Forest, Brazil. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 576908. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.576908>
- Smith, R. L., Hayes, S. E., Smith, P., & Dickens, J. K. (2018). Sleeping site preferences in Sapajus cay Illiger 1815 (Primates : Cebidae) in a disturbed fragment of the Upper Paraná Atlantic Forest, Rancho Laguna Blanca, Eastern Paraguay. *Primates*, 59(1), 79-88. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0626-7>
- Smith, T. R., Parrish, A. E., Creamer, C., Rossettie, M., & Beran, M. J. (2020). Capuchin monkeys (sometimes) go when they know : Confidence movements in Sapajus apella. *Cognition*, 199, 104237. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104237>
- Sparks, A. (2018). nasapower : A NASA POWER Global Meteorology, Surface Solar Energy and Climatology Data Client for R. *Journal of Open Source Software*, 3(30), 1035. <https://doi.org/10.21105/joss.01035>
- Sussman, R. W. (1991). Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*, 23(4), 209-223. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350230402>
- Szynwelski, B. E., Mares-Guia, M. A. M. M., Filippis, A. M. B., Gonçalves, G. L., Tokuda, M., Wagner, P. G. C., Wu, S., Oliveira, V. P., Lima, M. G. M., Lynch, J. W., & Freitas, T. R. O. (2024). Phylogeography, genetic diversity, and intraspecific genetic structure of the black-horned capuchin (*Sapajus nigritus*). *American Journal of Primatology*, 86(1), e23566. <https://doi.org/10.1002/ajp.23566>
- Taira, Juliana T. & Izar, Patricia. (2007). *Consumo de palmito-juçara (Euterpe edulis Mart.) por macacos-prego (Cebus nigritus) : Estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet?* [Thèse de master]. Universidade de São Paulo – Instituto de Psicologia.

- Terborgh, J. (1983). *Five New World primates : A study in comparative ecology*. Princeton University Press.
- Tesfaye, D., Fashing, P. J., Bekele, A., Mekonnen, A., & Atickem, A. (2013). Ecological Flexibility in Boutourlini's Blue Monkeys (*Cercopithecus mitis boutourlinii*) in Jibat Forest, Ethiopia : A Comparison of Habitat Use, Ranging Behavior, and Diet in Intact and Fragmented Forest. *International Journal of Primatology*, 34(3), 615-640. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9684-x>
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The Phenology of Tropical Forests : Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353-377.
- Vasquez, V. L., Beltrão-Mendes, R., & Pinto, M. P. (2024). Atlantic Forest primates and their main food resources. *Mammal Review*, mam.12378. <https://doi.org/10.1111/mam.12378>
- Ver Hoef, J. M., & Boveng, P. L. (2007). QUASI-POISSON VS. NEGATIVE BINOMIAL REGRESSION : HOW SHOULD WE MODEL OVERDISPERSED COUNT DATA? *Ecology*, 88(11), 2766-2772. <https://doi.org/10.1890/07-0043.1>
- Wall, C. E., Hanna, J. B., O'Neill, M. C., Toler, M., & Laird, M. F. (2023). Energetic costs of feeding in 12 species of small-bodied primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378(1891), 20220553. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0553>
- Watson, J. E. M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J. C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J. G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W. F., Houghton, R. A., ... Lindenmayer, D. (2018). The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(4), 599-610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>

- Wehncke, E. V., & Di Bitetti, M. S. (2013). *Cebus nigrinus* impact the seedling assemblage below their main sleeping sites. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48(2), 142-146. <https://doi.org/10.1080/01650521.2013.854031>
- Wimberger, K., Nowak, K., & Hill, R. A. (2017). Reliance on Exotic Plants by Two Groups of Threatened Samango Monkeys, *Cercopithecus albogularis labiatus*, at Their Southern Range Limit. *International Journal of Primatology*, 38(2), 151-171. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9949-2>
- Wright, K. A., Wright, B. W., Ford, S. M., Fragaszy, D., Izar, P., Norconk, M., Masterson, T., Hobbs, D. G., Alfaro, M. E., & Lynch Alfaro, J. W. (2015). The effects of ecology and evolutionary history on robust capuchin morphological diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 455-466. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.009>
- World Wide Fund for Nature. (2024). *Living Planet Report 2024 : A system in peril*. Gland, Switzerland: WWF. <https://www.wwf.org.uk/sites/default/files/2024-10/living-planet-report-2024.pdf>