



**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E
COMUNICAÇÕES**

MUSEU PARAENSE EMILIO GOELDI

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E EVOLUÇÃO

TATIANE DOS SANTOS CARDOSO

**USO DO ESPAÇO POR CHIROPOTES SAGULATUS NA AMAZÔNIA
BRASILEIRA ORIENTAL**

**BELÉM - PA
2017**



**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E
COMUNICAÇÕES**

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E EVOLUÇÃO

TATIANE DOS SANTOS CARDOSO

**USO DO ESPAÇO POR CHIROPOTES SAGULATUS NA AMAZÔNIA
BRASILEIRA ORIENTAL**

Dissertação apresentada ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Área de Concentração Dinâmica da Diversidade Biológica para obtenção do Título de Mestre.

Orientador:

Dr. José de Sousa e Silva Júnior

Co-orientador:

Dr. Fabiano Rodrigues de Melo

**BELÉM - PA
2017**



**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E
COMUNICAÇÕES**
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E EVOLUÇÃO

TATIANE DOS SANTOS CARDOSO

**USO DO ESPAÇO POR CHIROPOTES SAGULATUS NA AMAZÔNIA
BRASILEIRA ORIENTAL**

Dissertação apresentada ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução.

Aprovada em/...../.....

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. José de Sousa e Silva Júnior – Orientador
Museu Paraense Emílio Goeldi

Profa. Dra. Ana Luisa Kerti Mangabeira Albernaz – 1º Examinador
Museu Paraense Emílio Goeldi

Profa. Dra. Bruna Martins Bezerra – 2º Examinador
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Adrian Paul Ashton Barnett – 3º Examinador
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Prof. Dr. Leonardo de Carvalho Oliveira – 4º Examinador
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Dra. Fernanda Pozzan Paim – 1º Suplente
Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá

Prof. Dr. Ítalo Martins da Costa Mourthé – 2º Suplente
Universidade Federal do Pará

BELÉM - PA
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Cardoso, Tatiane dos Santos

Uso do Espaço por *Chiropotes sagulatus* na Amazônia Brasileira Oriental. Tatiane dos Santos Cardoso; orientada por José de Sousa e Silva Júnior; co-orientada por Fabiano Rodrigues de Melo – Belém, 2017.

59 fl: il.

Dissertação pelo Museu Paraense Emílio Goeldi na Área de Concentração Dinâmica da Diversidade Biológica e Linha de Pesquisa em Dinâmicas da Biota.

1. Área de Vida 2. Granivoria 3. Percurso Diário 4. Pitheciidae 5. Primata, José de Sousa e Silva Júnior; Orient. III. Título.

CDD XXX.XXXXX

*À Liza Veiga, in memoriam,
por ser inspiração...*

*A todos os seres da grande
floresta mágica...*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Dr. Silva Júnior (Cazuza), por ter aceitado orientar este trabalho mesmo não sendo sua linha de pesquisa. Por seu grande apoio, pela sua infinita paciência, pelo seu incentivo e, principalmente, por me apoiar e me ajudar quando estive nos momentos mais difíceis.

Ao meu co-orientador Dr. Fabiano de Melo (Bião), por ter me proporcionado o sonho de fazer pesquisa na floresta amazônica e por ter permitido a realização deste trabalho. Por todo seu apoio, ajuda, incentivo e generosidade em todos estes anos.

À professora Dra. Ana Albernaz, por toda sua ajuda com as análises estatísticas deste trabalho, por ter sido sempre tão solícita, por todas suas valiosas contribuições e por ter me ensinado tanto.

Ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Evolução (PPGBE) do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e aos seus professores, por todo aprendizado, por terem sido tão receptivos e por todo o apoio dado.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

À professora Dra. Cida Lopes e a Dra. Tatyana Magalhães, pelas importantes contribuições durante a qualificação.

À secretária do PPGBE, Maria dos Anjos, por toda sua atenção e ajuda.

Aos colegas e amigos do PPGBE, por todos os bons momentos que passamos juntos, em especial à Paula, Ana e Xandão.

Aos colegas e amigos do Departamento de Mastozoologia/MPEG, pelos bons momentos, pelas contribuições e ajuda, em especial à Renata, Manu, Leo e Haroldo.

A todos os envolvidos e responsáveis pelo projeto Monitoramento de Primatas da Flona Saracá-Taquera-UFG/MRN, por todo o apoio e por terem proporcionado a realização deste trabalho.

À Fundação de Apoio à Pesquisa da Universidade Federal de Goiás (FUNAPE-UFG) pela concessão da bolsa de pesquisa e à Mineração Rio do Norte (MRN) pelo financiamento do projeto.

Aos colegas e amigos do Monitoramento de Primatas/MRN, pela ajuda fundamental durante todos os anos de campo e por todos os momentos mais que especiais que passamos juntos. Em especial à Letícia, Branco, Lelê e Ivanir, pelo companheirismo que foi essencial para superar todas as dificuldades do campo.

À Vivi Sodré, por todas informações cedidas para este trabalho, por toda sua ajuda com os cuxiús e por todas nossas importantes discussões sobre o grupo.

A todos auxiliares de campo que me ajudaram durante as coletas, em especial ao Horivaldo e Sr. Haroldo, agradeço profundamente todo auxílio e apoio imprescindível para realização deste trabalho, sem vocês nada disso seria possível.

Aos professores e colegas do V Curso Brasileiro de Primatologia, por todas valiosas discussões sobre os primatas, pelas sugestões e contribuições para este trabalho. Em especial, ao Dr. Rylands pelas inspiradoras conversas.

Ao Projeto Muriqui de Caratinga por ser onde tudo começou e à Dra. Karen Strier pelos inestimáveis ensinamentos e por ser fonte de inspiração.

Ao Projeto Muriquis do Sossego e à Fernanda Tabacow por ter sido o precioso intermédio para chegar aqui.

Aos bons companheiros da república *Brisa* que tornaram os dias mais leves e divertidos, em especial à Rosana e ao Marcelo, pelas longas discussões sobre ecologia e pela ajuda na etapa final deste trabalho.

Às boas e *velhas* amigas, Sara, Susana, Alessandra, Leidi e Polly, que mesmo distante sempre deram apoio e incentivo.

À Paula Duarte e Ana Marta, as amigas que ganhei do mestrado, muito obrigada por tantos momentos especiais e divertidos, por todo carinho e apoio.

À amiga Renata Emin, minha eterna gratidão por tudo que me ajudou durante o mestrado, por ter tornado minha vida em Belém muita mais agradável, por seu companheirismo e incentivo.

Em especial, à minha família, meus pais por todo suporte e incentivo constante, minha irmã e cunhado por todo apoio. E ao pequeno Luiz, por ser alegria e estímulo constante em minha vida.

SUMÁRIO

Resumo	11
Abstract	12
Introdução	13
Objetivo Geral	16
Objetivos Específicos	16
Hipóteses	16
Referências	20
Artigo 1 – Fatores Determinantes no Uso do Espaço por <i>Chiropotes sagulatus</i> na Amazônia Brasileira Oriental.....	25
Resumo	26
Abstract	27
Introdução	28
Métodos	32
Área de Estudo	32
Grupo de Estudo	34
Coleta de Dados	35
Análises de Dados	36
Dados Espaciais	36
Dados das Variáveis Preditoras	38
Análises Estatísticas	39
Resultados	40
Uso do Espaço Anual	40
Uso do Espaço Sazonal	44
Uso do Espaço Mensal	47
Discussão	50
Fatores determinantes do uso do espaço por <i>Chiropotes sagulatus</i>	50
Referências	53

LISTA DE TABELAS

Tabela I. Uso do espaço por primatas do gênero *Chiropotes* em diferentes estudos. ... 19

Tab. 1. Número de dias e localizações coletadas de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014. 36

Tab. 2. Resultados do uso do espaço anual de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014. 41

Tab. 3. Resultados do uso do espaço sazonal de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014. 44

Tab. 4. Conjunto de modelos candidatos para explicar a variação mensal na distância do percurso diário (média) e no tamanho da área de vida (MPC) do grupo. 49

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Mapa de localização da Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará, Brasil, destacando a área de estudo, o platô Bacaba.	33
Fig. 2. Precipitação total e temperatura média por estação e ano na Flona Saracá-Taquera ao longo dos meses de estudo (Jan-2012 a Dez-2014).	34
Fig. 3. Média mensal (N=34) do tamanho dos subgrupos de um grupo de <i>Chiropotes sagulatus</i> na Flona Saracá-Taquera ao longo de três anos (Jan-2012 a Dez-2014).	35
Fig. 4. Curva cumulativa do tamanho da área de vida (MPC) de um grupo de <i>Chiropotes sagulatus</i> na Flona Saracá-Taquera pelo número de localizações coletadas para cada ano do estudo (Jan-2012 a Dez-2014).	38
Fig. 5. Mapa das áreas de vida e áreas nucleares anuais de um grupo de <i>Chiropotes sagulatus</i> na Flona Saracá-Taquera entre janeiro-2012 e dezembro-2014, calculadas pelos métodos Mínimo Polígono Convexo (MPC), Sistema de Quadrículas (Grid) e Kernel Fixo (KF).	43
Fig. 6. Mapa das áreas de vida e áreas nucleares sazonais de um grupo de <i>Chiropotes sagulatus</i> na Flona Saracá-Taquera entre janeiro-2012 e dezembro-2014, calculadas pelos métodos Mínimo Polígono Convexo (MPC) e Kernel Fixo (KF).	46
Fig. 7. Média da variação mensal da distância do percurso diário (A) e do tamanho da área de vida (TAV-MPC) (B) de um grupo de <i>Chiropotes sagulatus</i> na Flona Saracá-Taquera ao longo de três anos (Jan-2012 a Dez-2014).	47

Resumo

Os primatas apresentam uma grande variação intra e interespecífica no uso do espaço. O tamanho do grupo e a sazonalidade na disponibilidade dos alimentos têm sido considerados os principais determinantes da distância do percurso diário e do tamanho da área de vida nesta ordem. Ao longo de três anos, foi estudado o padrão de uso do espaço do maior grupo conhecido (≥ 67 indivíduos) de cuxiús (*Chiropotes sagulatus*), por 1.696 horas durante 180 dias, em uma área contínua na Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará, Brasil. O grupo percorreu uma distância média de 3.6 km/dia, variando de 2.0 a 5.9 km, e usou uma área de vida total de 1.294 ha, a maior já relatada para este gênero, que variou de 881 a 954 ha/ano. Foram testados se o tamanho dos subgrupos, a sazonalidade na disponibilidade dos frutos (através do padrão de chuvas locais) e a granivoria afetaram o uso do espaço pelos cuxiús. Não foram encontradas relações entre o percurso diário/área de vida e o tamanho dos subgrupos, assim como, e o consumo de sementes imaturas. A distância do percurso diário e o tamanho da área de vida tiveram uma relação positiva com a precipitação. Os dados sugerem que a variação sazonal na disponibilidade de frutos imaturos foi o preditor mais forte no uso do espaço pelos cuxiús. O grupo percorreu maiores distâncias e usou maiores áreas nos períodos mais chuvosos, supostamente para manter o alto consumo de sementes imaturas ao longo do ano. No entanto, é provável que o padrão de uso do espaço pelos cuxiús seja determinado por uma combinação de fatores sociais e ecológicos que atuam em diferentes níveis.

Palavras-chaves: Área de Vida, Granivoria, Percurso Diário, Pitheciidae, Primatas

Abstract

Primates show huge intraspecific and interspecific variation in ranging patterns. Group size and the seasonality in the food resources availability seem to be the most important determinants of primate daily path length and home range size. During three years, we studied the ranging patterns of a group (≥ 67 individuals) of cuxiús (*Chiropotes sagulatus*) for 1,696 hours during 180 days in a continuous forest located at Saracá-Taquera National Forest, Pará, Brazil. The group traveled an average distance of 3.6 km/day, varying from 2.0 to 5.9 km, and used a total home range of 1294 ha, varying from 881 to 954 ha/year, considered the largest already reported for this genus. We tested whether the subgroups size, the seasonality in the fruits availability (based on the local rainfall pattern) and the granivory affected the cuxiús ranging behavior. No relationship was found between the daily path length/home range size and the size of the subgroups, as well as the consumption of immature seeds. The daily path length and home range size has a positive relation with a precipitation. Our data suggest that the seasonal variation in the immature fruits availability was the strongest predictor in the cuxiús ranging behavior. The group traveled longer distances and used larger home ranges in the rainier periods, supposedly to keep the high consumption of immature seeds consistent throughout the year. However, probably the cuxiús ranging patterns is determined by the combination of social and ecological factors, acting at different levels.

Keywords: Daily Path, Granivory, Home Range, Pitheciidae, Primates

Introdução

Estudos sobre o uso do espaço constituem dados básicos para a compreensão de estratégias de forrageamento e organização social de uma espécie (Clutton-Brock & Harvey, 1977), além de fornecer informações essenciais para estratégias de conservação. De acordo com Burt (1943), a área de vida corresponde ao espaço utilizado por indivíduos ou grupos em busca de alimento, de acasalamento e para manter o cuidado com os filhotes. Em geral, os animais gastam mais tempo em locais específicos, e têm tendência de usar mais intensamente uma área central ou periférica (Powell, 2000)

Os primatas apresentam uma grande variação intra e interespecífica no padrão de uso do espaço. Estas diferenças têm sido atribuídas a diversos fatores, incluindo massa corporal (Campos et al., 2014; White et al., 2010), tamanho e composição do grupo (Dias & Strier, 2003; Lehmann & Boesch, 2003), presença de grupos coespecíficos vizinhos (Gibson & Koenig, 2012; Palminteri et al., 2016), densidade populacional (Gómez-Posada & Londoño, 2012), pressão de predação (Matsuda et al., 2009), comportamento alimentar (Porter et al., 2007; Shaffer, 2013a), sazonalidade na disponibilidade de alimentos (Nagy-Reis & Setz, 2016; Raño et al., 2016), qualidade e composição do habitat (Boyle et al., 2009; Palminteri & Peres, 2012) e precipitação (Matsuda et al., 2009; Santhosh et al., 2015), entre outros.

O tamanho do grupo tem sido considerado um dos principais fatores determinantes do uso do espaço (Campos et al., 2014; Dias & Strier, 2003; Hoffman & O'Riain, 2012; White et al., 2010). O modelo de restrições ecológicas (Chapman & Chapman, 2000) prevê que os grupos maiores esgotam mais rapidamente as manchas de alimento, forçando-os a se deslocarem por maiores distâncias e expandirem sua área para visitar mais manchas e diminuir a competição alimentar intragrupal. Uma relação positiva entre o tamanho do grupo e a distância percorrida já foi encontrada em diversos primatas frugívoros (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Janson & Goldsmith, 1995; Stevenson, 2006: *Lagothrix lagothricha*). No entanto, esta relação não tem sido observada na maioria dos folívoros (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Isbell, 1991; Isbell, 2012; Janson & Goldsmith, 1995). Considera-se que o tamanho do grupo tem pouco efeito sobre o percurso diário em primatas folívoros porque a distribuição mais uniforme das folhas permite ao grupo se dispersar durante o forrageamento, diminuindo a competição intragrupal sem ter que alterar seu deslocamento (Isbell, 1991).

Estudos sobre os efeitos do tamanho do grupo no uso do espaço em primatas granívoros são escassos. Assim como as folhas, as sementes imaturas têm maior disponibilidade e estão mais uniformemente distribuídas que os frutos maduros (Ayres, 1981; Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012). Em vista disso, o aumento no tamanho do grupo em primatas granívoros pode não afetar tanto o percurso diário e/ou a área de vida como nos frugívoros generalistas. Os pitecíneos (*Chiropotes*, *Cacajao* e *Pithecia*) são os únicos primatas neotropicais especializados em predação de sementes (Kay et al., 2013; Kinzey & Norconk, 1993). O modelo de restrições ecológicas foi testado em um grupo de *Chiropotes sagulatus* e mostrou uma relação positiva entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de vida, e nenhuma relação com o percurso diário (Shaffer, 2013a), como tem sido visto em primatas folívoros (Isbell, 2012). Contudo, alguns grupos de cuxiús aumentaram a distância percorrida quando estavam em maior número de indivíduos (Gregory, 2011; Pinto, 2008; Veiga, 2006).

A sazonalidade na disponibilidade dos recursos alimentares tem sido o fator primário que influencia no uso do espaço em primatas (Hemingway & Bynum, 2005; Raño et al., 2016; Santhosh et al., 2015; Wallace, 2006), principalmente em frugívoros das florestas tropicais que são afetados pela escassez sazonal de frutos maduros (Peres, 1994). Os primatas podem responder à escassez de alimentos reduzindo o deslocamento, para diminuir o gasto de energia (Nagy-Reis & Setz, 2016: *Callicebus nigrifrons*; Wallace, 2006: *Ateles chamek*), ou aumentando a área de exploração para obter uma maior quantidade de recursos (Campos et al., 2014: *Cebus capucinus*; Di Bitetti, 2001: *Sapajus nigritus*). Alguns estudos com os pitecíneos verificaram que o percurso diário reduziu com a menor disponibilidade de frutos (Ayres, 1986: *Cacajao c. calvus*; Veiga, 2006: *Chiropotes satanas*). Em contrapartida, outros registraram um aumento na distância percorrida e/ou no tamanho da área no período com menor abundância de frutos (Ayres, 1981: *Chiropotes sagulatus*; Boyle et al., 2009: *C. sagulatus*; Peetz, 2001: *C. chiropotes*). No entanto, também foi observado que o percurso diário em alguns sítios variou independentemente da disponibilidade de frutos (Palminteri et al., 2012: *Pithecia irrorata*; Shaffer, 2013a: *Chiropotes sagulatus*).

Os primatas especialistas em predação de sementes são menos atingidos pela escassez sazonal de frutos maduros que os frugívoros generalistas, visto que as sementes imaturas estão mais disponíveis ao longo do ano e apresentam maior disponibilidade na estação seca (Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012). Embora sejam consideradas

recursos de alta qualidade, com elevada taxa de lipídeos e proteínas (Kinzey & Norconk, 1993), as sementes podem conter altos níveis de compostos secundários e fibras indigestíveis (Glander, 1982; Norconk & Conklin-Brittain, 2004). Isto exige que os predadores de sementes ajustem seu padrão de forrageio para evitar uma concentração tóxica destes metabólitos (Norconk et al., 1998). Os pitecíneos parecem adotar uma dieta de ampla diversidade de espécies vegetais como uma estratégia para balancear os efeitos dos compostos secundários (Norconk et al., 1998; Norconk, 1996). Diante disso, tem sido sugerido que os primatas granívoros aumentam seu percurso diário e o tamanho da área de vida em função do consumo de sementes, pois necessitam forragear em mais fontes para diversificar a dieta e evitar sobrecargas com toxinas de um único tipo (Palminteri et al., 2016; Shaffer, 2013a). Já foi observado em alguns grupos de cuxiús que quando ocorreu o consumo de mais sementes, houve um aumento da área de vida (Peetz, 2001; Shaffer, 2013a).

Os cuxiús (*Chiropotes*) são primatas de tamanho corporal médio de 2,5 a 3,6 kg, caracterizados pelas suas adaptações morfológicas para predação de sementes com defesa mecânica, como fortes músculos da mastigação, caninos largos e robustos, e incisivos projetados para frente que facilitam a extração de sementes dos frutos com pericarpo rígido (Kinzey, 1992; Kinzey & Norconk, 1990). Vivem em grandes grupos sociais de multi-machos e multi-fêmeas, apresentando o sistema de fusão-fissão (Gregory & Norconk, 2013). Sua dieta é altamente granívora, e pode conter mais de 80% de sementes na estação seca, sendo a maior parte imaturas. Contudo, mesocarpos de frutos maduros também constituem um recurso importante, podendo compor mais de 40% da dieta no período chuvoso (Norconk, 1996; Veiga & Ferrari, 2013). Eles podem ampliar sua dieta, incluindo flores, artrópodes e outras partes vegetais, principalmente na estação seca (Norconk, 1996).

Os primeiros estudos da ecologia dos cuxiús estimaram áreas de vida de 200 a 350 ha (Ayres, 1981; van Roosmalen et al., 1981; Tabela I). No entanto, estudos mais recentes em florestas contínuas registraram áreas de vida muito superiores, variando de 550 a 1000 ha (Pinto, 2008; Boyle et al., 2009; Gregory, 2011; Shaffer, 2013a; Tabela I). Atualmente, sabe-se que os primatas do gênero *Chiropotes* (juntamente com *Cacajao*) possuem a maior área de vida entre os primatas neotropicais (Norconk, 2011). Estudos realizados em fragmentos florestais e ilhas indicaram que os cuxiús têm capacidade de sobreviver em áreas bem menores que o tamanho da sua área de vida em florestas contínuas (Peetz,

2001; Santos, 2002; Vieira, 2005; Veiga, 2006; Boyle et al., 2009; Silva & Ferrari, 2009; Tabela I), provavelmente modificando suas estratégias de forrageamento e uso do espaço (Boyle et al., 2009; Veiga & Ferrari, 2013).

Os cuxiús possuem um longo percurso diário, tanto em grupos que vivem em florestas contínuas como em fragmentos florestais (Tabela I), variando entre 0,8 e 7,8 km/dia em áreas contínuas (Norconk & Kinzey, 1994; Pinto, 2008; Boyle et al., 2009; Gregory, 2011; Shaffer, 2013a; Silva, 2013) e 0,5 e 6,3 km/dia em fragmentos florestais e ilhas (Peetz, 2001; Vieira, 2005; Veiga, 2006; Boyle et al., 2009; Guimarães, 2011). Esta similaridade entre as distâncias percorridas por grupos com áreas de dimensões tão variadas indica que os primatas deste gênero apresentam um padrão de movimento distinto em diferentes tipos de habitat (Boyle et al., 2009; Veiga & Ferrari, 2013).

Compreender as características do uso do espaço dos animais permanece uma questão básica na ecologia comportamental, além de ser essencial para as estratégias de conservação (Singleton & van Schaik, 2001). Isso é especialmente válido para as populações de primatas amazônicos, que vêm sofrendo ameaças com grandes empreendimentos de extração de recursos naturais, exploração madeireira e agropecuária, entre outras.

Objetivo Geral

Este estudo analisou os fatores que determinam o padrão de uso do espaço por um grupo de *Chiropotes sagulatus* em uma área de floresta contínua na Amazônia Oriental, ao longo de três anos.

Objetivos Específicos

- Caracterizar a distância do percurso diário, o tamanho da área de vida e o tamanho da área nuclear do grupo focal em escala anual, sazonal e mensal.
- Avaliar se o tamanho dos subgrupos, a precipitação total mensal (como *proxy* da disponibilidade de frutos) e a dieta do grupo afetaram a distância do percurso diário e o tamanho da área de vida.

Hipóteses

Para testar quais fatores influenciaram no uso do espaço, distância do percurso diário (DPD) e tamanho da área de vida (TAV), foram formuladas três hipóteses:

H1. Foi predito que o tamanho do grupo afeta a área de vida, mas não altera o percurso diário dos cuxiús.

Seguindo o modelo de restrições ecológicas (Chapman & Chapman, 2000), espera-se que o TAV mensal aumente em função do tamanho dos subgrupos. No entanto, espera-se que a DPD média mensal não tenha uma relação com o tamanho dos subgrupos. Assim como nos primatas folívoros, pressupõe-se que o tamanho do grupo não afeta tanto a distância percorrida em primatas granívoros porque as sementes imaturas estão mais uniformemente distribuídas que os frutos maduros (Ayres, 1981; Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012).

H2. Foi predito que a sazonalidade na precipitação (como um *proxy* da disponibilidade de frutos) determina o padrão de uso do espaço pelos cuxiús.

A variação sazonal das chuvas condiciona a fenologia das florestas tropicais e, por consequência, define a disponibilidade de frutos (Morellato et. al., 2013; Peres, 1994; van Schaik et al., 1993). Por isso, espera-se que o grupo aumente a DPD média e o TAV mensal com o aumento da precipitação total/mês. Considerando que no período chuvoso da região amazônica há maior abundância de frutos maduros que sementes imaturas (Boyle et. al., 2012; Norconk, 1996; Peres, 1994), e como os frutos maduros formam manchas mais agrupadas e ocorrem em menores densidades que os imaturos (Palminteri et al., 2012; Norconk, 1996), supõe-se que os cuxiús percorram maiores distâncias e explorem maiores áreas neste período. Desta forma, espera-se que a DPD média e o TAV mensal tenham uma relação positiva com a porcentagem de consumo de frutos maduros e negativa com a porcentagem de sementes imaturas na dieta. Além disso, espera-se que exista uma relação entre DPD média/TAV mensal e porcentagem de flores na dieta. O maior consumo de flores pode ser um indicativo do período de escassez de alimentos para os cuxiús, visto que as flores são consideradas um recurso complementar para eles (Shaffer, 2013b; Veiga & Ferrari, 2013).

H3. Ao contrário da H2, foi predito que a granivoria influencia no uso do espaço pelos cuxiús.

Seguindo Shaffer (2013a), espera-se que o grupo aumente a DPD média e o TAV mensal quando consumir maior quantidade de sementes imaturas porque necessita forragear em mais fontes para diversificar as espécies da dieta e evitar o acúmulo de algum composto secundário específico. Para sustentar esta hipótese, espera-se que a DPD média e o TAV

mensal reduzam com o maior consumo de frutos maduros, já que neste caso não existe a necessidade de balancear a dieta. Ao mesmo tempo, espera-se que a variação na DPD média e no TAV mensal do grupo sejam independentes da sazonalidade da precipitação.

Tabela I. Uso do espaço por primatas do gênero *Chiropotes* em diferentes estudos.

Espécie	Local do Estudo	Tipo de Habitat (área - ha)	Tamanho do Grupo	Duração (meses)	Tamanho da Área de Vida (ha) - (método)	Distância do Percorso Diário (média) ¹ (km)	Referência
<i>C. sagulatus</i>	UECC, Guiana	fl. contínua	65	10	1021 (MPC), 970 (KF)	4.00 (2.80-6.45)	Shaffer, 2013a
	BNP, Suriname	fl. contínua	45	13	742 (MPC)	2.36 (0.81-3.89)	Gregory, 2011
	BDFFP, Amazonas	fl. contínua	35; 33 (n=2)	18	559 (MPC); 300 (MPC)	2.99 (1.90-3.68)	Boyle et al., 2009
		fragmento (100)	14; 12 (n=2)		nc	2.83 (2.97-3.01)	
		fragmento (10)	4; 4 (n=2)		14 (MPC); 12 (MPC)	1.72 (2.61-3.05)	
	R-Voltzberg, Suriname	fl. contínua	13	6	nc	3.20 (2.50-4.00)	Norconk & Kinzey, 1994
	R.Km41, Amazonas	fl. contínua	30+	12	nc	1.09 (0.24-2.97)	Frazão, 1992
	F.Esteio, Amazonas	fragmento (10)	2	3	nc	1.30	Ayres, 1981
<i>C. albinasus</i>	R-Voltzberg, Suriname	fl. contínua	27	28	200-250*	2.50*	van Roosmalen et al., 1981
	RPPN-C, Mato Grosso	fl. contínua	19	6	242 (MPC)	3.35 (1.85-7.69)	Silva, 2013
	Flona Tapajós, Pará	fl. contínua	56	11	1000 (Grid)*	3.67 (1.84-7.81)	Pinto, 2008
<i>C. chiropotes</i>	PN-A, Mato Grosso	fl. contínua	26	12	250-350*	2.50-4.50	Ayres, 1981
	Lago Guri, Venezuela	ilha (180)	22	15	142 (Grid)	1.60 (0.50-2.70)	Peetz, 2001
<i>C. satanas</i>	Tucuruí, Pará	fragmento (1300)	42	7	43 (Grid)	2.33	Guimarães, 2011
	Tucuruí, Pará	fragmento (1300)	39	12	99 (Grid)	4.03 (1.56-6.27)	Veiga, 2006
		ilha (19.4)	8		17 (Grid)	2.81 (1.90-3.68)	
	Tucuruí, Pará	fragmento (1300)	34	6	69 (Grid)	nc	Silva, 2003; Silva & Ferrari, 2009
		ilha (16.3)	7		17 (Grid)		
	Tucuruí, Pará	fragmento (1300)	27	4	57*	nc	Santos, 2002
<i>C. utahickae</i>	Tucuruí, Pará	ilha (129)	24	5	100*	nc	Santos, 2002
	Tucuruí, Pará	ilha (129)	23	6	58 (MPC)	2.53 (1.94-4.08)	Vieira, 2005

MPC = Mínimo Polígono Convexo; KF = Kernel Fixo; Grid = Sistema de Quadrículas; n = número de grupos; nc = não calculado; ¹média (mínimo-máximo); *valores estimados

Referências

- AYRES, J. M. **Observações sobre a ecologia e o comportamento dos cuxiús (*Chiropotes albinasus* e *Chiropotes satanas*, Cebidae: Primates).** 1981. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- AYRES, J. M. **Uakaris and Amazonian flooded forest.** 1986. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- BOYLE, S. A. et al. Travel and spatial patterns change when *Chiropotes satanas chiropotes* inhabit forest fragments. **International Journal of Primatology**, v. 30, n. 4, p. 515-531, 2009.
- BOYLE, S. A. et al. Implications of habitat fragmentation on the diet of bearded saki monkeys in central Amazonian forest. **Journal of Mammalogy**, v. 93, n. 4, p. 959-976, 2012.
- BURT, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 24, n. 3, p. 346-352, 1943.
- CAMPOS, F. A. et al. Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a neotropical primate, *Cebus capucinus*. **Animal Behaviour**, v. 91, p. 93-109, 2014.
- CHAPMAN, C. A.; CHAPMAN, L. J. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: BOINSKI, S. e GARBER, P. A. (Ed.). **On the Move: How and why animals travel in groups**. Chicago: The University of Chicago Press, 2000. p. 24-42.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; HARVEY, P. H. Primate ecology and social organization. **Journal of Zoology**, v. 183, n. 1, p. 1-39, 1977.
- DI BITETTI, M. S. Home range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrilus*) in a subtropical rainforest of Argentina. **Journal of Zoology**, v. 253, n. 1, p. 33-45, 2001.
- DIAS, L. G.; STRIER, K. B. Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. **International Journal of Primatology**, v. 24, n. 2, p. 209-221, 2003.
- FRAZÃO, E. R. **Dieta e estratégia de forragear de *Chiropotes satanas chiropotes* (Cebidae: Primates) na Amazônia Central Brasileira.** 1992. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- GIBSON, L.; KOENIG, A. Neighboring groups and habitat edges modulate range use in Phayre's leaf monkeys (*Trachypithecus phayrei crepusculus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 66, n. 4, p. 633-643, 2012.
- GLANDER, K. E. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 25, n. S3, p. 1-18, 1982.

GÓMEZ-POSADA, C.; LONDOÑO, J. M. *Alouatta seniculus*: density, home range and group structure in a bamboo forest fragment in the Colombian Andes. **Folia Primatologica**, v. 83, n. 1, p. 56-65, 2012.

GREGORY, T. **Socioecology of the Guianan bearded saki, *Chiropotes sagulatus***. 2011. PhD Thesis, Kent State University, Kent.

GREGORY, T.; NORCONK, M. A. Comparative socioecology of sympatric, free-ranging white-faced and bearded saki monkeys in Suriname: preliminary data. In: VEIGA, L. M., BARNETT, A.A., FERRARI, S.F., NORCONK, M.A. (Ed.). **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p.285-294. ISBN 1746-2266.

GUIMARAES, A. C. P. **Ecologia e dieta de *Chiropotes satanas* (Hoffmannsegg, 1807) em fragmento florestal na área de influência da UHE de Tucuruí-Pará**. 2011. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

HEMINGWAY, C. A.; BYNUM, N. The influence of seasonality on primate diet and ranging. In: BROCKMAN, D. K. e VAN SCHAIK, C. P. (Ed.). **Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates**. New York: Cambridge University Press, 2005. p.57 - 104. ISBN 0521820693.

HOFFMAN, T. S.; O'RIAIN, M. J. Troop Size and Human-Modified Habitat Affect the Ranging Patterns of a Chacma Baboon Population in the Cape Peninsula, South Africa. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 9, p. 853-863, 2012.

ISELL, L. A. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. **Behavioral Ecology**, v. 2, n. 2, p. 143-155, 1991.

_____. Re-evaluating the ecological constraints model with red colobus monkeys (*Procolobus rufomitratus tephrosceles*). **Behaviour**, v. 149, n. 5, p. 493-529, 2012.

JANSON, C. H.; GOLDSMITH, M. L. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. **Behavioral Ecology**, v. 6, n. 3, p. 326-336, 1995.

KAY, R. F.; MELDRUM, D. J.; TAKAI, M. Pitheciidae and other platyrrhine seed predators. In: VEIGA, L. M., BARNETT, A.A., FERRARI, S.F., NORCONK, M.A. (Ed.). **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p. 3-12.

KINZEY, W. G. Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 88, n. 4, p. 499-514, 1992.

KINZEY, W. G.; NORCONK, M. A. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 81, n. 1, p. 5-15, 1990.

_____. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. **International Journal of Primatology**, v. 14, n.

2, p. 207-227, 1993.

MATSUDA, I.; TUUGA, A.; HIGASHI, S. Ranging behavior of proboscis monkeys in a riverine forest with special reference to ranging in inland forest. **International Journal of Primatology**, v. 30, n. 2, p. 313-325, 2009.

MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A review of plant phenology in South and Central America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: An Integrative Environmental Science**. Netherlands: Springer, 2013. p. 91-113.

NAGY-REIS, M. B.; SETZ, E. Z. Foraging strategies of black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*) in relation to food availability in a seasonal tropical forest. **Primates**, v. 58, n. 1, p. 149-158, 2016.

NORCONK, M. A. Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. In: NORCONK, M. A.; ROSENBERGER, A. L., *et al* (Ed.). **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. New York: Springer, 1996. p. 403-423.

_____. Sakis, uakaris, and titi monkeys. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, p. 291-309, 2011.

NORCONK, M. A.; CONKLIN-BRITTAIN, N. L. Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis. **International Journal of Primatology**, v. 25, n. 1, p. 1-26, 2004.

NORCONK, M. A.; GRAFTON, B. W.; CONKLIN-BRITTAIN, N. L. Seed dispersal by neotropical seed predators. **American Journal of Primatology**, v. 45, n. 1, p. 103-126, 1998.

NORCONK, M. A.; KINZEY, W. G. Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 171-183, 1994.

PALMINTERI, S.; PERES, C. A. Habitat selection and use of space by bald-faced sakis (*Pithecia irrorata*) in southwestern Amazonia: lessons from a multiyear, multigroup study. **International Journal of Primatology**, v. 33, n. 2, p. 401-417, 2012.

PALMINTERI, S.; POWELL, G. V.; PERES, C. A. Advantages of granivory in seasonal environments: feeding ecology of an arboreal seed predator in Amazonian forests. **Oikos**, v. 121, n. 11, p. 1896-1904, 2012.

PALMINTERI, S.; POWELL, G. V.; PERES, C. A. Determinants of spatial behavior of a tropical forest seed predator: the roles of optimal foraging, dietary diversification, and home range defense. **American Journal of Primatology**, v. 78, p. 523-533, 2016.

PEETZ, A. Ecology and social organization of the bearded saki *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela. **Ecotropical Monographs**, v. 1, 2001.

PERES, C. A. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme

forest. **Biotropica**, p. 98-112, 1994.

PINTO, L. P. **Ecologia alimentar do cuxiú-de-nariz-vermelho *Chiropotes albinasus* (Primates: Pitheciidae) na Floresta Nacional do Tapajós, Pará.** 2008. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

PORTER, L. M.; STERR, S. M.; GARBER, P. A. Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*. **International Journal of Primatology**, v. 28, n. 5, p. 1035-1058, 2007.

POWELL, R. A. Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. In: BOITANI, L., FULLER, T.K. (Ed.). **Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences**. New York: Columbia University Press, 2000. p. 85-110.

RAÑO, M. et al. Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 8, p. 825-37, 2016.

SANTHOSH, K. et al. Ranging behavior and resource use by Lion-Tailed Macaques (*Macaca silenus*) in selectively logged forests. **International Journal of Primatology**, v. 36, n. 2, p. 288-310, 2015.

SANTOS, R. R. **Ecologia de cuxiús (*Chiropotes satanas*) na Amazônia oriental: perspectivas para a conservação de populações fragmentadas.** 2002. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

SHAFFER, C. A. Ecological correlates of ranging behavior in bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in a continuous forest in Guyana. **International Journal of Primatology**, v. 34, n. 3, p. 515-532, 2013a.

_____. Feeding ecology of northern bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in Guyana. **American Journal of Primatology**, v. 75, n. 6, p. 568-580, 2013b.

SILVA, R. F. S. **Comportamento e dieta de *Chiropotes albinasus* (I. Geoffroy & Deville, 1848) cuxiú-de-nariz-vermelho.** 2013. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

SILVA, S. S. **Comportamento alimentar do Cuxiú-Preto (*Chiropotes satanas*) na área de influência do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí-Pará.** 2003. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

SILVA, S. S.; FERRARI, S. F. Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 71, n. 1, p. 1-7, 2009.

SINGLETON, I.; VAN SCHAIK, C. P. Orangutan home range size and its determinants in a Sumatran swamp forest. **International Journal of Primatology**, v. 22, n. 6, p. 877-911, 2001.

STEVENSON, P. R. Activity and ranging patterns of colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. **Primates**, v. 47, n. 3, p. 239-247, 2006.

VAN ROOSMALEN, M. G.; MITTERMEIER, R. A.; MILTON, K. The bearded sakis, genus *Chiropotes*. In: COIMBRA-FILHO, A. F. e MITTERMEIER, R. A. (Ed.). **Ecology and Behavior of Neotropical Primates**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, v.1, 1981. p. 419-441.

VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 353-377, 1993.

VEIGA, L. M. **Ecologia e comportamento do cuxiú-preto (*Chiropotes satanas*) na paisagem fragmentada da Amazônia Oriental**. 2006. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Pará, Belém.

VEIGA, L. M.; FERRARI, S. F. Ecology and behavior of bearded sakis (genus *Chiropotes*). In: VEIGA, L. M., BARNETT, A.A., FERRARI, S.F., NORCONK, M.A. (Ed.). **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p. 240-249.

VIEIRA, T. M. **Aspectos da ecologia do Cuxiú de Uta Hick, *Chiropotes utahickae* (Hershkovitz, 1985), com ênfase na exploração alimentar de espécies arbóreas da ilha de germoplasma, Tucuruí-PA**. 2005. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.

WALLACE, R. B. Seasonal variations in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a southern Amazonian tropical forest. **American Journal of Primatology**, v. 68, n. 4, p. 313-332, 2006.

WHITE, E. C. et al. Home range use by a large horde of wild *Mandrillus sphinx*. **International Journal of Primatology**, v. 31, n. 4, p. 627-645, 2010.

Artigo 1 – Fatores Determinantes no Uso do Espaço por *Chiropotes sagulatus* na Amazônia Brasileira Oriental (Artigo 1 está de acordo com as normas editoriais do periódico *American Journal of Primatology*)

Tatiane S. Cardoso^{1*}, José de S. e Silva Júnior², Leandro S. Moreira³ & Fabiano R. de Melo^{3,4,5}

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil.

²Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil.

³Muriqui Instituto de Biodiversidade, Caratinga, Minas Gerais, Brasil.

⁴Universidade Federal de Goiás, Jataí, Goiás, Brasil.

⁵Departamento de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

*e-mail: tscardoso.bio@gmail.com

RESUMO

Os primatas apresentam uma grande variação intra e interespecífica no uso do espaço. O tamanho do grupo e a sazonalidade na disponibilidade dos alimentos têm sido considerados os principais determinantes da distância do percurso diário e do tamanho da área de vida nesta ordem. Ao longo de três anos, foi estudado o padrão de uso do espaço do maior grupo conhecido (≥ 67 indivíduos) de cuxiús (*Chiropotes sagulatus*), por 1.696 horas durante 180 dias, em uma área contínua na Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará, Brasil. O grupo percorreu uma distância média de 3.6 km/dia, variando de 2.0 a 5.9 km, e usou uma área de vida total de 1.294 ha, a maior já relatada para este gênero, que variou de 881 a 954 ha/ano. Foram testados se o tamanho dos subgrupos, a sazonalidade na disponibilidade dos frutos (através do padrão de chuvas locais) e a granivoria afetaram o uso do espaço pelos cuxiús. Não foram encontradas relações entre o percurso diário/área de vida e o tamanho dos subgrupos, assim como, e o consumo de sementes imaturas. A distância do percurso diário e o tamanho da área de vida tiveram uma relação positiva com a precipitação. Os dados sugerem que a variação sazonal na disponibilidade de frutos imaturos foi o preditor mais forte no uso do espaço pelos cuxiús. O grupo percorreu maiores distâncias e usou maiores áreas nos períodos mais chuvosos, supostamente para manter o alto consumo de sementes imaturas ao longo do ano. No entanto, é provável que o padrão de uso do espaço pelos cuxiús seja determinado por uma combinação de fatores sociais e ecológicos que atuam em diferentes níveis.

Palavras-chaves: Área de Vida, Granivoria, Percurso Diário, Pitheciidae, Primatas

ABSTRACT

Primates show huge intraspecific and interspecific variation in ranging patterns. Group size and the seasonality in the food resources availability seem to be the most important determinants of primate daily path length and home range size. During three years, we studied the ranging patterns of a group (≥ 67 individuals) of cuxiús (*Chiropotes sagulatus*) for 1,696 hours during 180 days in a continuous forest located at Saracá-Taquera National Forest, Pará, Brazil. The group traveled an average distance of 3.6 km/day, varying from 2.0 to 5.9 km, and used a total home range of 1294 ha, varying from 881 to 954 ha/year, considered the largest already reported for this genus. We tested whether the subgroups size, the seasonality in the fruits availability (based on the local rainfall pattern) and the granivory affected the cuxiús ranging behavior. No relationship was found between the daily path length/home range size and the size of the subgroups, as well as the consumption of immature seeds. The daily path length and home range size has a positive relation with a precipitation. Our data suggest that the seasonal variation in the immature fruits availability was the strongest predictor in the cuxiús ranging behavior. The group traveled longer distances and used larger home ranges in the rainier periods, supposedly to keep the high consumption of immature seeds consistent throughout the year. However, probably the cuxiús ranging patterns is determined by the combination of social and ecological factors, acting at different levels.

Keywords: Daily Path, Granivory, Home Range, Pitheciidae, Primates

INTRODUÇÃO

O tamanho do grupo tem sido considerado um dos principais fatores determinantes do uso do espaço [Campos et al., 2014; Dias & Strier, 2003; Hoffman & O’Riain, 2012; White et al., 2010]. O modelo de restrições ecológicas [Chapman & Chapman, 2000] prevê que os grupos maiores esgotam mais rapidamente as manchas de alimento, forçando-os a se deslocarem por maiores distâncias e expandirem sua área para visitar mais manchas e diminuir a competição alimentar intragrupal. Uma relação positiva entre o tamanho do grupo e a distância percorrida já foi encontrada em diversos primatas frugívoros [Clutton-Brock & Harvey, 1977; Janson & Goldsmith, 1995; Stevenson, 2006: *Lagothrix lagothricha*]. No entanto, esta relação não tem sido observada na maioria dos folívoros [Clutton-Brock & Harvey, 1977; Isbell, 1991; Isbell, 2012; Janson & Goldsmith, 1995]. Considera-se que o tamanho do grupo tem pouco efeito sobre o percurso diário em primatas folívoros porque a distribuição mais uniforme das folhas permite ao grupo se dispersar durante o forrageamento, diminuindo a competição intragrupal sem ter que alterar seu deslocamento [Isbell, 1991].

Estudos sobre os efeitos do tamanho do grupo no uso do espaço em primatas granívoros são escassos. Assim como as folhas, as sementes imaturas têm maior disponibilidade e estão mais uniformemente distribuídas que os frutos maduros [Ayres, 1981; Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012]. Em vista disso, o aumento no tamanho do grupo em primatas granívoros pode não afetar tanto o percurso diário e/ou a área de vida como nos frugívoros generalistas. Os pitecíneos (*Chiropotes*, *Cacajao* e *Pithecia*) são os únicos primatas neotropicais especializados em predação de sementes [Kay et al., 2013; Kinzey & Norconk, 1993]. O modelo de restrições ecológicas foi testado em um grupo de *Chiropotes sagulatus* e mostrou uma relação positiva entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de vida, e nenhuma relação com o percurso diário [Shaffer, 2013a], como

tem sido visto em primatas folívoros [Isbell, 2012]. Contudo, alguns grupos de cuxiús aumentaram a distância percorrida quando estavam em maior número de indivíduos [Gregory, 2011; Pinto, 2008; Veiga, 2006].

A sazonalidade na disponibilidade dos recursos alimentares tem sido o fator primário que influencia no uso do espaço em primatas [Hemingway & Bynum, 2005; Raño et al., 2016; Santhosh et al., 2015; Wallace, 2006], principalmente em frugívoros das florestas tropicais que são afetados pela escassez sazonal de frutos maduros [Peres, 1994]. Os primatas podem responder à escassez de alimentos reduzindo o deslocamento, para diminuir o gasto de energia [Nagy-Reis & Setz, 2016: *Callicebus nigrifrons*; Wallace, 2006: *Ateles chamek*], ou aumentando a área de exploração para obter uma maior quantidade de recursos [Campos et al., 2014: *Cebus capucinus*; Di Bitetti, 2001: *Sapajus nigritus*]. Alguns estudos com os pitecíneos verificaram que o percurso diário reduziu com a menor disponibilidade de frutos [Ayres, 1986: *Cacajao c. calvus*; Veiga, 2006: *Chiropotes satanas*]. Em contrapartida, outros registraram um aumento na distância percorrida e/ou no tamanho da área no período com menor abundância de frutos [Ayres, 1981: *Chiropotes sagulatus*; Boyle et al., 2009: *C. sagulatus*; Peetz, 2001: *C. chiropotes*]. No entanto, também foi observado que o percurso diário em alguns sítios variou independentemente da disponibilidade de frutos [Palminteri et al., 2012: *Pithecia irrorata*; Shaffer, 2013a: *Chiropotes sagulatus*].

Os primatas especialistas em predação de sementes são menos atingidos pela escassez sazonal de frutos maduros que os frugívoros generalistas, visto que as sementes imaturas estão mais disponíveis ao longo do ano e apresentam maior disponibilidade na estação seca [Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012]. Embora sejam consideradas recursos de alta qualidade, com elevada taxa de lipídeos e proteínas [Kinzey & Norconk, 1993], as sementes podem conter altos níveis de compostos secundários e fibras

indigestíveis [Glander, 1982; Norconk & Conklin-Brittain, 2004]. Isto exige que os predadores de sementes ajustem seu padrão de forrageio para evitar uma concentração tóxica destes metabólitos [Norconk et al., 1998]. Os pitecíneos parecem adotar uma dieta de ampla diversidade de espécies vegetais como uma estratégia para balancear os efeitos dos compostos secundários [Norconk et al., 1998; Norconk, 1996]. Diante disso, tem sido sugerido que os primatas granívoros aumentam seu percurso diário e o tamanho da área de vida em função do consumo de sementes, pois necessitam forragear em mais fontes para diversificar a dieta e evitar sobrecargas com toxinas de um único tipo [Palminteri et al., 2016; Shaffer, 2013a]. Já foi observado em alguns grupos de cuxiús que quando ocorreu o consumo de mais sementes, houve um aumento da área de vida [Peetz, 2001; Shaffer, 2013a].

Os cuxiús (*Chiropotes*) são primatas de tamanho corporal médio de 2,5 a 3,6 kg, caracterizados pelas suas adaptações morfológicas para predação de sementes com defesa mecânica, como fortes músculos de mastigação, caninos largos e robustos, e incisivos projetados para frente que facilitam a extração de sementes dos frutos com pericarpo rígido [Kinzey, 1992; Kinzey & Norconk, 1990]. Vivem em grandes grupos sociais de multi-machos e multi-fêmeas, apresentando o sistema de fusão-fissão [Gregory & Norconk, 2013]. Sua dieta é altamente granívora, e pode conter mais de 80% de sementes na estação seca, sendo a maior parte imaturas. Contudo, mesocarpos de frutos maduros também constituem um recurso importante, podendo compor mais de 40% da dieta no período chuvoso [Norconk, 1996; Veiga & Ferrari, 2013]. Eles podem ampliar sua dieta, incluindo flores, artrópodes e outras partes vegetais, principalmente na estação seca [Norconk, 1996].

Compreender as características do uso do espaço dos animais permanece uma questão básica na ecologia comportamental, além de ser essencial para as estratégias de

conservação [Singleton & van Schaik, 2001]. Este estudo analisou os fatores que determinam o padrão de uso do espaço por um grupo de *Chiropotes sagulatus* em uma área de floresta contínua na Amazônia Oriental, ao longo de três anos. O objetivo foi caracterizar o percurso diário, a área de vida e a área nuclear em escala anual, sazonal e mensal, avaliando se o tamanho dos subgrupos, a precipitação (como *proxy* da disponibilidade de frutos) e a dieta afetaram essas variáveis. Para testar quais fatores influenciaram no uso do espaço, tamanho da área de vida (TAV) e distância do percurso diário (DPD), foram formuladas três hipóteses:

H₁. Foi predito que o tamanho do grupo afeta a área de vida, mas não altera o percurso diário dos cuxiús. Seguindo o modelo de restrições ecológicas [Chapman & Chapman, 2000], espera-se que o TAV mensal aumente em função do tamanho dos subgrupos. No entanto, espera-se que a DPD média mensal não tenha uma relação com o tamanho dos subgrupos. Assim como nos primatas folívoros, pressupõe-se que o tamanho do grupo não afeta tanto a distância percorrida em primatas granívoros porque as sementes imaturas estão mais uniformemente distribuídas que os frutos maduros [Ayres, 1981; Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012].

H₂. Foi predito que a sazonalidade na precipitação (como um *proxy* da disponibilidade de frutos) determina o padrão de uso do espaço pelos cuxiús. A variação sazonal das chuvas condiciona a fenologia das florestas tropicais, por consequência, define a disponibilidade de frutos [Morellato et. al., 2013; Peres, 1994; van Schaik et al., 1993]. Por isso, espera-se que o grupo aumente a DPD média e o TAV mensal com o aumento da precipitação total/mês. Considerando que no período chuvoso da região amazônica há maior abundância de frutos maduros que sementes imaturas [Boyle et. al., 2012; Norconk, 1996; Peres, 1994], e como os frutos maduros formam manchas mais agrupadas e ocorrem em menores densidades que os imaturos [Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012], supõe-se

que os cuxiús percorram maiores distâncias e explorem maiores áreas neste período. Desta forma, espera-se que a DPD média e o TAV mensal tenham uma relação positiva com a porcentagem de consumo de frutos maduros e negativa com a porcentagem de sementes imaturas na dieta. Além disso, espera-se que exista uma relação entre DPD média/TAV mensal e porcentagem de flores na dieta. O maior consumo de flores pode ser um indicativo do período de escassez de alimentos para os cuxiús, visto que as flores são consideradas um recurso complementar para eles [Shaffer, 2013b; Veiga & Ferrari, 2013].

H₃. Ao contrário da H₂, foi predito que a granivoria influencia no uso do espaço pelos cuxiús. Seguindo Shaffer [2013a], espera-se que o grupo aumente a DPD média e o TAV mensal quando consumir maior quantidade de sementes imaturas porque necessita forragear em mais fontes para diversificar as espécies da dieta e evitar o acúmulo de algum composto secundário específico. Para sustentar esta hipótese, espera-se que a DPD média e o TAV mensal reduzam com o maior consumo de frutos maduros, já que neste caso não existe a necessidade de balancear a dieta. Ao mesmo tempo, espera-se que a variação na DPD média e no TAV mensal do grupo sejam independentes da sazonalidade da precipitação.

MÉTODOS

Área de Estudo

Este trabalho foi realizado na Floresta Nacional Saracá-Taquera (Flona), uma área de 441.282,63 hectares, localizada ao norte do rio Amazonas (01°20'/01°55'S e 56°00'/57°15'W), no noroeste do estado do Pará, Brasil (Fig. 1). A área de estudo situa-se na região do platô Bacaba, no distrito de Porto Trombetas - Oriximiná, dentro de uma zona de mineração de bauxita operada pela companhia Mineração Rio do Norte (MRN)

(Fig. 1). O topo do platô Bacaba (215 ha) sofreu supressão vegetal integral para a extração de minério entre 2010 e 2012 [MRN, com. pess.]. Com exceção do topo, esta área não sofreu outros distúrbios antrópicos. A vegetação é do tipo floresta ombrófila densa submontana, com floresta de terra firme nos platôs e floresta de igapó nos baixios [STCP, 2001].

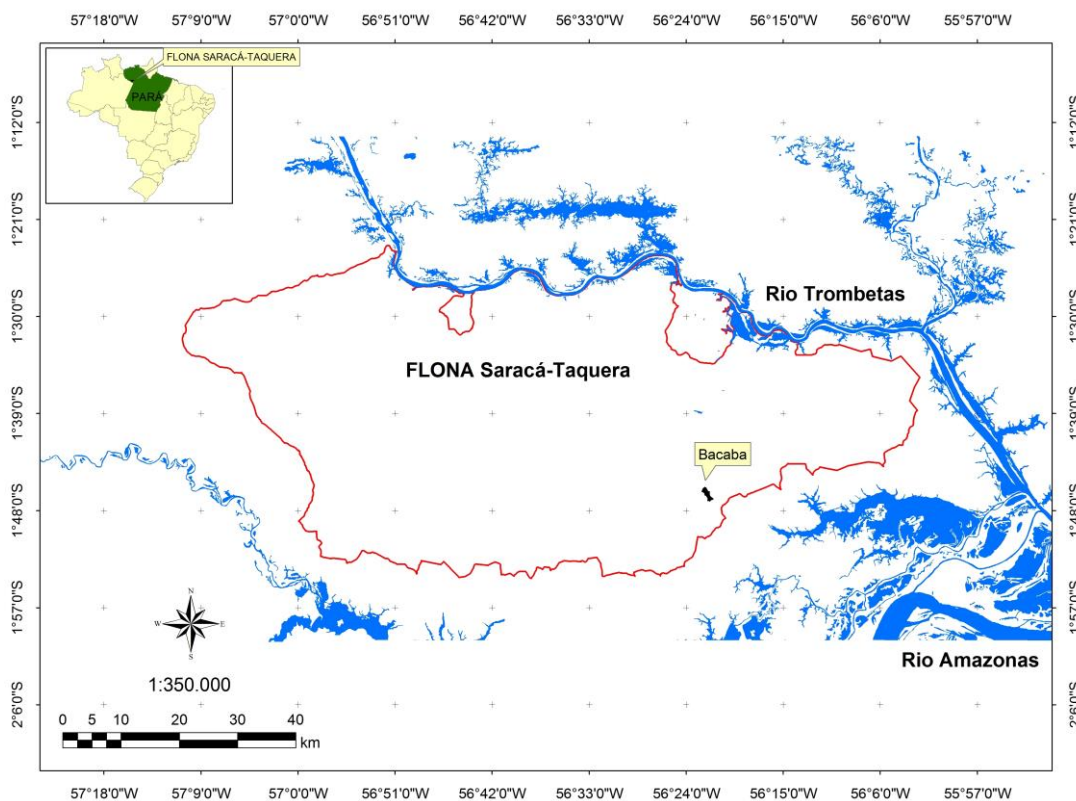


Fig. 1. Mapa de localização da Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará, Brasil, destacando a área de estudo, o platô Bacaba.

O clima da região é do tipo equatorial quente úmido, com dois períodos climáticos: o chuvoso, de dezembro a maio, e o seco, de junho a novembro [STCP, 2001]. Durante este estudo, a precipitação total variou de 1840 mm a 2019 mm por ano, com uma média de 1480 mm no período chuvoso e 470 mm no seco. A precipitação média foi de $277.4 \pm dp92.9$ mm/mês na estação chuvosa e $70.5 \pm dp36.6$ mm/mês na estação seca. Os meses de maio de 2012 e dezembro de 2014 foram considerados como período seco

neste estudo por causa da baixa precipitação total (Fig. 2). Os dados climáticos foram obtidos da Estação Ambiental Automática de Porto Trombetas do INPE/ANA na plataforma SINDA/INPE.

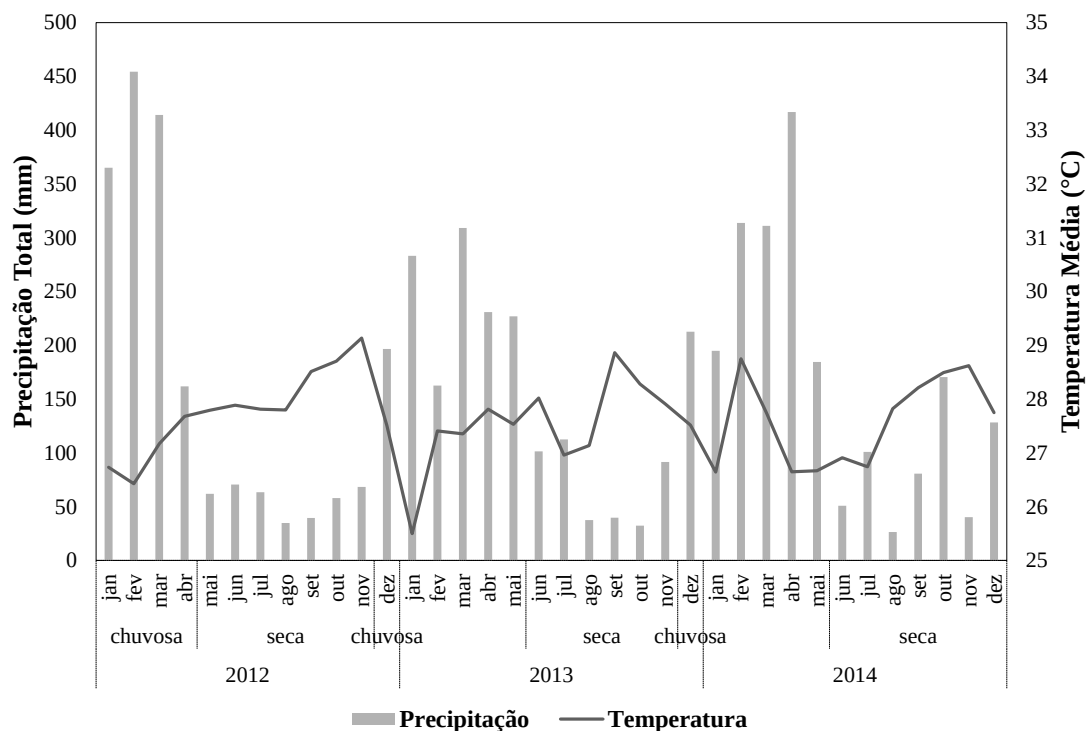


Fig. 2. Precipitação total e temperatura média por estação e ano na Flona Saracá-Taquera ao longo dos meses de estudo (Jan-2012 a Dez-2014). (Fonte: SINDA/INPE).

Grupo de Estudo

O grupo de estudo foi habituado à presença de observadores entre agosto de 2010 e junho de 2011, em um esforço de cinco dias por mês, totalizando 420 horas [Moura, 2016]. Desde julho de 2011, este grupo tem sido monitorado por pesquisadores do projeto “Monitoramento de Primatas da Flona Saracá-Taquera, Pará” da Universidade Federal de Goiás e Mineração Rio do Norte. Durante este estudo, o grupo apresentou um mínimo de 67 indivíduos (18 machos, 26 fêmeas e 13 filhotes), que frequentemente dividiu-se em subgrupos de 2 a 57 indivíduos. A média mensal do tamanho dos subgrupos foi

23.0±dp5.8, sendo maior na estação chuvosa (25.1±dp3.5) que na seca (21.2±dp6.7) (Fig. 3).

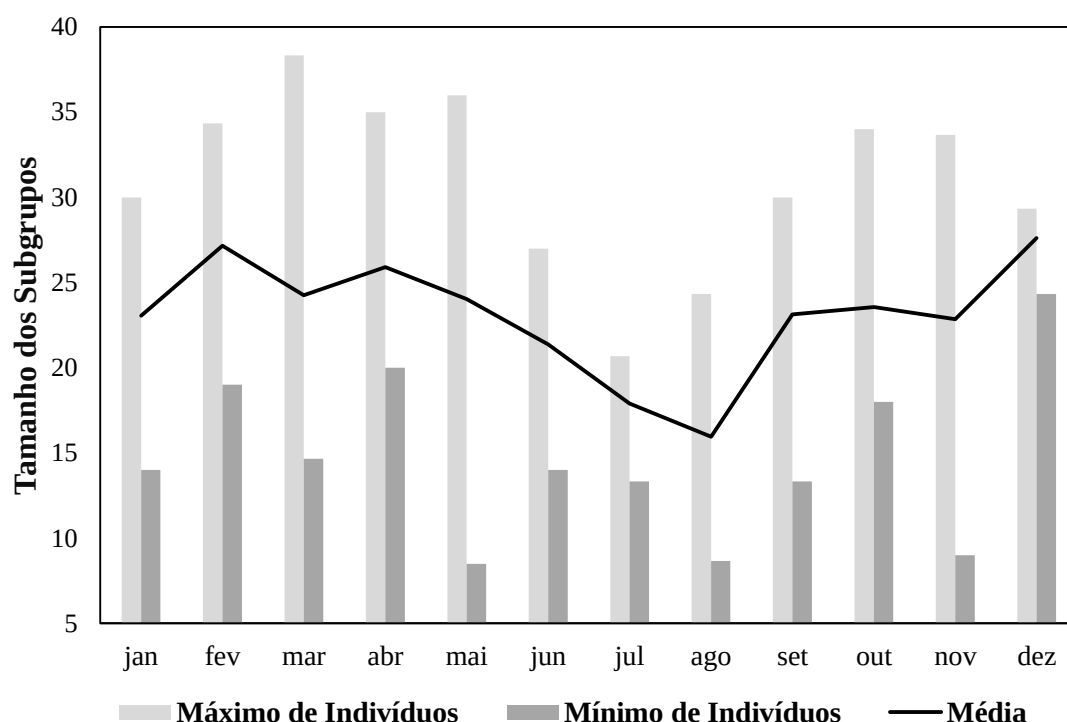


Fig. 3. Média mensal (N=34) do tamanho dos subgrupos de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera ao longo de três anos (Jan-2012 a Dez-2014).

Coleta de Dados

Os dados foram coletados durante 34 meses, entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014. O grupo foi seguido de um sítio de dormir ao outro, do amanhecer ao anoitecer, sempre que possível. Por mês, em média, foram cinco dias com no mínimo oito horas consecutivas de coleta, sendo três dias completos, amostrados de um sítio de dormir ao próximo (Tab. 1). Para amostragem comportamental do grupo, utilizou-se o método de Varredura Instantânea [Altmann, 1974], com dois minutos de observação e dez de intervalo. As categorias comportamentais incluíram alimentação, locomoção, repouso, socialização e outros [ver Veiga, 2006]. Durante a alimentação, os itens consumidos foram classificados como sementes imaturas ou maduras, frutos imaturos ou maduros

(polpas/inteiros), flores, insetos ou outras partes vegetais. Para os registros comportamentais, todas faixas etárias foram consideradas, exceto infantes. A localização do grupo foi registrada a cada 10 minutos, simultaneamente a coleta dos dados comportamentais. O número de indivíduos do grupo foi contado a cada dia amostrado e a cada vez que o grupo se subdividiu ou se agrupou. No total, obteve-se 10.387 localizações do grupo ao longo de 1.696 horas de observação (Tab. 1).

Tab. 1. Número de dias e localizações coletadas de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014.

Mês	Dias de Coleta (tot) ¹			Dias de Coleta $\geq 8h$ ²			Dias Completos ³			Localizações (GPS)		
	2012	2013	2014	2012	2013	2014	2012	2013	2014	2012	2013	2014
jan	5	5	5	2	4	4	2	2	2	152	271	268
fev	7	5	4	5	5	4	4	3	2	377	349	259
mar	5	5	5	4	5	5	3	3	3	269	331	352
abr	nc	5	5	nc	5	5	nc	3	2	nc	320	322
mai	nc	3	6	nc	2	5	nc	1	3	nc	147	356
jun	6	4	4	4	4	4	2	2	3	288	279	261
jul	8	5	5	3	5	5	0	4	4	245	341	320
ago	8	5	5	5	5	4	2	4	1	319	327	248
set	5	8	5	5	7	5	2	4	3	314	486	329
out	5	6	5	5	5	5	3	3	3	309	320	323
nov	5	5	5	5	5	5	2	3	3	293	316	320
dez	6	5	5	5	4	5	4	3	3	350	289	337
total	60	61	59	43	56	56	24	35	32	2916	3776	3695

¹inclui todos os dias coletados; ²nº de dias com $\geq 8h$ consecutivas coletadas;

³nº de dias amostrados de um sítio de dormir ao próximo; nc=não teve coleta

Análises de Dados

Dados Espaciais

A distância dos percursos diários (DPD) foi obtida pela soma das distâncias entre os pontos consecutivos de localização do grupo focal, do início ao final do dia, usando a ferramenta *Point Distance* (Analysis Toolbox) no ArcMap 10.2 [ESRI, 2014]. Nesta

análise, foram usadas apenas as localizações (N=6.358) dos dias completos de coleta (N=91), quando o grupo foi seguido de um sítio de dormir ao outro, do amanhecer ao anoitecer. Foi estimada a DPD média (km) para cada ano (N=3), cada estação (N=6) e cada mês (N=33).

Para fins comparativos, foram utilizados três métodos para calcular o tamanho das áreas de vida (TAV) do grupo focal: (1) Sistema de Quadrículas (Grid) - com quadrícula de 1 ha (100x100m) calculado através da ferramenta *Grid Index Features* (Cartography Toolbox) no ArcMap 10.2 [ESRI, 2014]; (2) Mínimo Polígono Convexo (MPC) - usando 100% das localizações do grupo [Mohr, 1947]; e (3) Kernel Fixo (KF) - usando isopletas de 95% e 50% de probabilidade da distribuição de utilização [Worton, 1989] e o parâmetro de suavização *Ad hoc* ($h_{ad hoc}$) para evitar super e subsuavização da curva [Kie, 2013]. Os MPC e KF foram estimados através da extensão Home Range Tools 2.0 [Rodgers et al., 2015] no ArcMap 10.2 [ESRI, 2014].

Para as estimativas do TAV (ha) anual (N=3) usaram-se Grid, MPC e KF95%, para sazonal (N=6) e mensal (N=34) usaram-se MPC e KF95%. Para as estimativas do tamanho da área nuclear (TAN) (ha) anual, sazonal e mensal usou-se apenas KF50%. Nessas análises foram usadas as localizações (N=10.387) de todos os dias coletados (N=180) ao longo do estudo. Para verificar a estabilização do tamanho das áreas de vida anuais (MPC), foi utilizada a curva de área cumulativa [Stickel, 1954] pelo número de localizações coletadas. As curvas dos três anos de estudo atingiram uma assíntota, indicando que o esforço de amostragem foi suficiente para uma estimativa acurada do tamanho área de vida do grupo focal (Fig. 4).

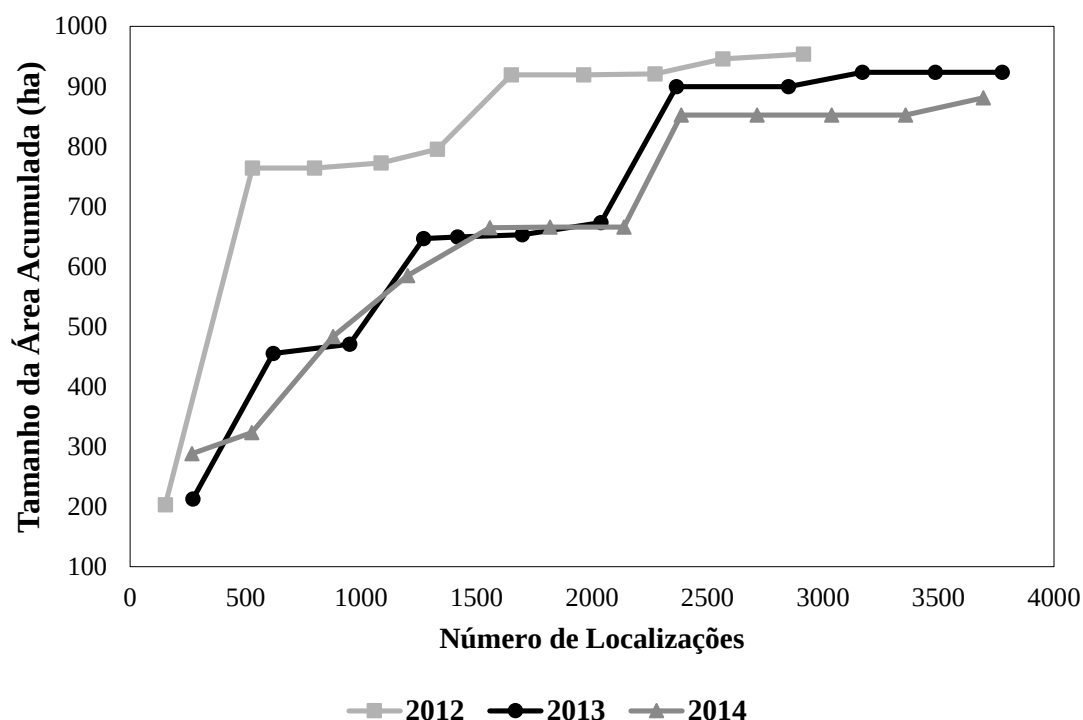


Fig. 4. Curva cumulativa do tamanho da área de vida (MPC) de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera pelo número de localizações coletadas para cada ano do estudo (Jan-2012 a Dez-2014). (MPC=Mínimo Polígono Convexo)

Dados das Variáveis Predictoras

Para examinar quais fatores influenciaram no uso do espaço pelo grupo de estudo, mensurou-se cinco variáveis predictoras: a média do tamanho dos subgrupos (TSG), a precipitação total (PRT), a porcentagem de frutos maduros na dieta (FRM), a porcentagem de sementes imaturas na dieta (SEI) e a porcentagem de flores na dieta (FLO). A média do tamanho dos subgrupos foi calculada para cada mês a partir das contagens do número de indivíduos (Fig. 3). A precipitação total de cada mês amostrado foi obtida na plataforma SINDA/INPE (Fig. 2). As porcentagens dos itens da dieta do grupo foram calculadas para cada mês pelo método de frequência, no qual o número de registros de cada item consumido foi dividido pelo total de registros de alimentação coletados por mês. A dieta total do grupo foi constituída por 57% de sementes imaturas,

9% de sementes maduras, 16% de frutos maduros, 8% de frutos imaturos, 5% de flores, 4% de insetos e 1% de outras partes vegetais.

Análises Estatísticas

Para testar quais variáveis preditoras influenciaram no uso do espaço pelo grupo focal, foi aplicado o Modelo Linear de Regressão usando a função *lm* (*Package Stats*) no software R [R Core Team, 2013]. Todas as variáveis respostas foram log-transformadas para atender à premissa de normalidade. Em todos modelos foram verificados e atendidos os pressupostos da regressão linear. Para evitar a multicolinearidade, foram examinadas as correlações entre as variáveis preditoras e não foram incluídas variáveis com $r > 0.28$ no mesmo modelo [Graham, 2003]. A porcentagem de frutos maduros na dieta foi correlacionada com a porcentagem de sementes imaturas consumidas (Pearson's: $r = -0.70$, $gl = 32$, $P < 0.001$), a porcentagem de flores na dieta foi correlacionada com média do tamanho dos subgrupos (Pearson's: $r = -0.48$, $gl = 32$, $P < 0.01$) e com precipitação total (Pearson's: $r = -0.37$, $gl = 32$, $P < 0.05$).

Foi construído um conjunto de 14 modelos candidatos para cada variável resposta (DPD-média; TAV-MPC; TAV-KF95; TAN-KF50) usando as mesmas variáveis preditoras (TSG; PRT; FRM; SEI; FLO) em escala mensal. A seleção de modelo foi feita com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Foi classificado como o melhor modelo aquele que teve o menor valor de AICc [Burnham & Anderson, 2002]. Os modelos que tiveram uma diferença de AICc ($\Delta AICc$) menor que dois também foram considerados igualmente plausíveis para explicar o resultado observado [Burnham & Anderson, 2002]. Os dois métodos estimadores do TAV (MPC; KF95) calcularam tamanhos similares para a área de vida mensal (Pearson's: $r = 0.86$, $gl = 32$, $P < 0.001$). Por isso, optou-se por usar o conjunto de modelos do TAV (MPC) porque apresentou os menores valores de AICc. Da mesma forma, o TAN (KF50) mensal

foi fortemente correlacionada ao TAV (MPC) mensal (Pearson's: $r=0.82$, $gl=32$, $P<0.001$). Assim, optou-se também por não usar o conjunto de modelos do TAN (KF50) porque apresentou os piores ajustes.

A Análise de Variância One-Way foi usada para verificar diferenças mensais nas variáveis espaciais e preditoras. Enquanto, o Teste *t*-Student foi usado para avaliar as variações sazonais. No entanto, as variáveis TSG e FLO mensais não cumpriram os pressupostos paramétricos mesmo após transformações, por isso foi usado o teste não-paramétrico Kruskal-Wallis. Todas as análises consideram o nível de significância de $P<0,05$.

RESULTADOS

Uso do Espaço Anual

O grupo focal percorreu uma distância diária média anual de 3.6 km. A distância mínima foi de 2.0 km e a máxima de 5.9 km (Tab. 2). Não houve variação significativa nas DPD médias mensais entre os três anos de estudo (ANOVA: $F_{(2, 30)}=0.978$, $P=0.388$). O tamanho da área de vida anual variou consideravelmente entre os métodos, mas foi mais consistente entre os anos (Tab. 2; Fig. 5). O MPC gerou as maiores áreas anuais (881 - 954 ha) enquanto o Grid teve as menores estimativas (516 - 604 ha). O TAV (KF95) foi o que apresentou a maior variação entre os três anos (650 - 849 ha). O TAN (KF50) anual também variou relativamente (158 - 258 ha). No entanto, não foi detectada diferença no tamanho das áreas usadas mensalmente entre os três anos de estudo em todos os métodos estimadores [ANOVA: $F_{(2, 31)}=0.158$, $P=0.854$ (TAV-MPC); $F_{(2, 31)}=0.294$, $P=0.748$ (TAV-KF95); $F_{(2, 31)}=0.205$, $P=0.816$ (TAN-KF50)].

Tab. 2. Resultados do uso do espaço anual de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014.

Ano	2012	2013	2014
Tamanho do Grupo (méd) ¹	24.1 (30.1-17.2)	24.7 (30.8-16.1)	20.3 (31.3-11.4)
Nº Dias de Coleta ≥8h	43	56	56
Nº Dias Completos	24	35	32
Nº Localizações (total)	2916	3776	3695
Nº Localizações (DC) ²	1634	2472	2252
DPD méd±dp (km)	3.73±0.75	3.74±0.60	3.42±0.71
DPD mín-máx (km)	2.32-5.51	2.69-5.94	2.02-5.29
TAV anual (ha) - MPC100%	953.75	923.29	880.94
TAV anual (ha) - Grid 1ha	588.00	604.00	516.00
TAV anual (ha) - KF95%	848.94	686.78	650.13
TAN anual (ha) - KF50%	257.66	194.74	157.97
TAV mensa ³ (ha) - MPC100%	270.5±131.8	266.3±95.4	245.5±96.0
	81.2-534.73	144.3-491.6	87.7-436.2
TAV mensa ³ (ha) - KF95%	336.0±217.2	272.4±137.0	248.3±138.6
	73.9-803.41	116.2-516.9	110.0-634.6
TAN mensa ³ (ha) - KF50%	91.7±66.0	75.3±46.5	65.1±33.3
	14.8-249.7	29.0-158.4	28.2-140.9

¹média (média máx-média mín); ²nº de localizações apenas dos dias completos (DC); ³méd±dp (mín-máx)

DPD=Distância do Percurso Diário; TAV=Tamanho da Área de Vida; TAN=Tamanho da Área Nuclear

MPC=Mínimo Polígono Convexo; Grid=Sistema de Quadriculas; KF=Kernel Fixo

O grupo focal também não modificou mensalmente o tamanho médio dos subgrupos (ANOVA: $F_{(2, 31)}=2.075$, $P=0.14$) e nem a porcentagem dos itens consumidos [ANOVA: $F_{(2, 31)}=0.024$, $P=0.977$ (frutos maduros); $F_{(2, 31)}=0.083$, $P=0.920$ (sementes imaturas); $F_{(2, 31)}=1.275$, $P=0.294$ (flores)] entre os anos estudados. Ao mesmo tempo, não ocorreu variação significativa na precipitação total mensal (ANOVA: $F_{(2, 33)}=0.059$, $P=0.943$) entre os três anos.

O padrão de uso da área anual apresentou uma configuração similar entre os anos de estudo (Fig. 5). O grupo focal usou a área de forma mais alongada, no sentido noroeste-sudeste, no entorno do topo desmatado do platô Bacaba. Além disso, as áreas mais usadas

(áreas nucleares) se localizaram na encosta deste platô em todos os anos e entorno dos cursos d'águas (Fig. 5).

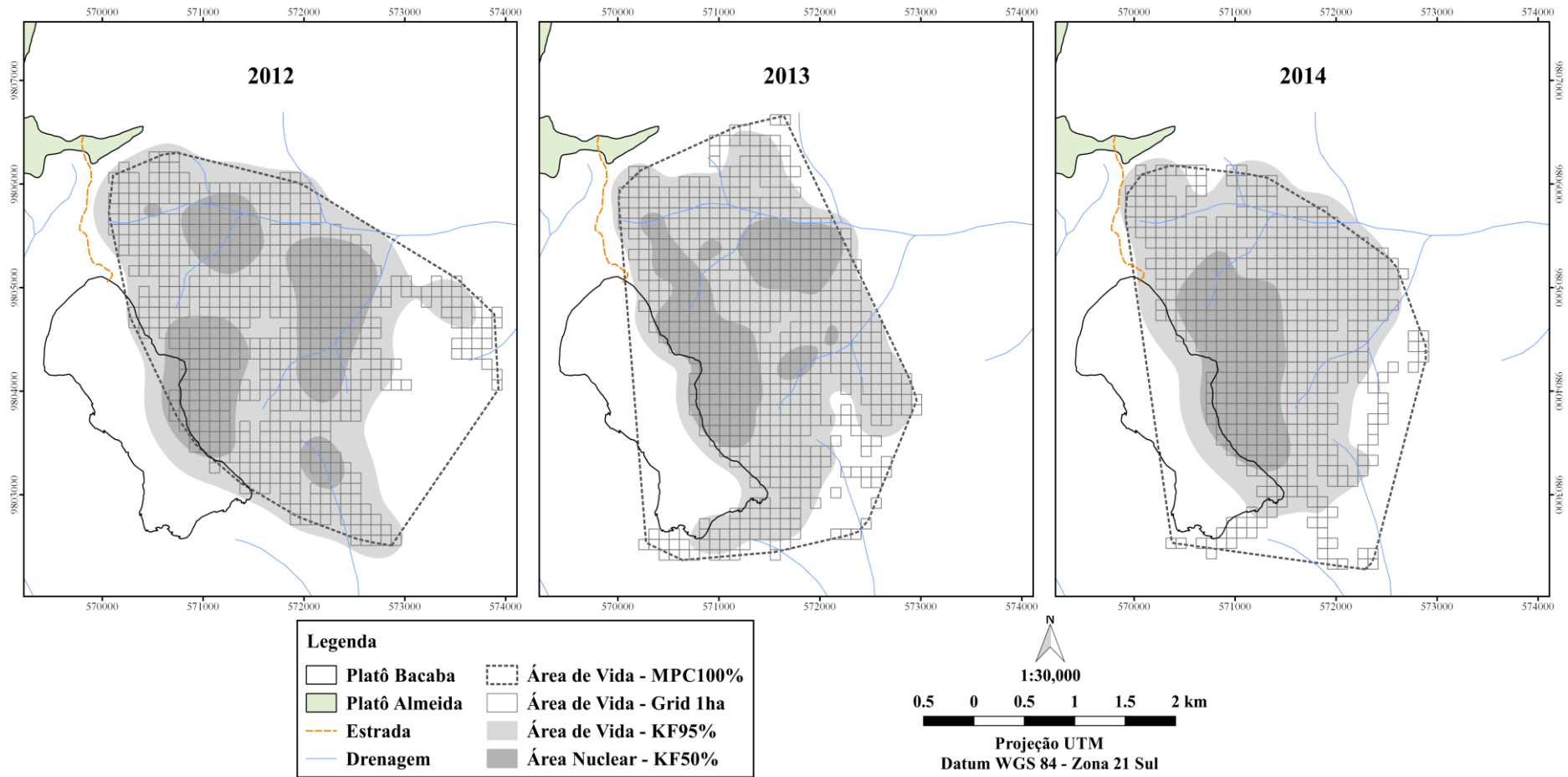


Fig. 5. Mapa das áreas de vida e áreas nucleares anuais de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro-2012 e dezembro-2014, calculadas pelos métodos Mínimo Polígono Convexo (MPC), Sistema de Quadrículas (Grid) e Kernel Fixo (KF).

Uso do Espaço Sazonal

O grupo focal percorreu uma distância diária média maior significativamente na estação chuvosa (4.2 km) que na seca (3.2 km) (Teste *t*-Student: $t=3.240$, $gl=4$, $P<0.05$; Tab. 3). A média do tamanho das áreas exploradas também foi ligeiramente maior no período chuvoso (TAV-MPC: 700.8 ha; TAV-KF95: 689.8 ha; TAN-KF50: 195.3 ha) que no seco (TAV-MPC: 674.2 ha; TAV-KF95: 634.3 ha; TAN-KF50: 173.4 ha) (Tab. 3; Fig. 6). Entretanto, não se observou diferença significativa entre as estações [Teste *t*-Student: $t=0.761$, $gl=4$, $P=0.504$ (TAV-MPC); $t=0.704$, $gl=4$, $P=0.521$ (TAV-KF95); $t=0.904$, $gl=4$, $P=0.418$ (TAN-KF50)].

Tab. 3. Resultados do uso do espaço sazonal de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro de 2012 e dezembro de 2014.

Ano	2012		2013		2014	
Estação	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca
Tamanho do Grupo (méd) ¹	24.3 30.0-14.0	20.9 25.0-11.0	26.6 30.0-24.5	21.9 34.5-7.0	24 32.5-13.5	18.2 30.0-12.0
Nº Dias de Coleta $\geq 8h$	11	27	26	31	27	33
Nº Dias Completos	9	11	16	20	15	20
Nº Localizações (total)	798	1768	1768	2069	1846	2138
Nº Localizações (DC) ²	641	720	1137	1391	1090	1379
DPD méd±dp (km)	4.62±0.46	3.33±0.41	3.84±0.71	3.51±0.55	4.12±0.32	2.89±0.33
DPD mín-máx (km)	3.81-5.51	2.32-4.42	2.60-5.94	2.69-4.88	3.13-5.19	2.02-3.72
TAV (ha) - MPC100%	763.87	702.73	670.09	656.28	668.37	663.55
TAV (ha) - KF95%	795.48	747.87	660.77	576.01	613.14	579.16
TAN (ha) - KF50%	224.83	209.15	192.25	156.64	168.69	154.44

¹média (média máx-média mín); ²nº de localizações apenas nos dias completos (DC)

DPD=Distância do Percurso Diário; TAV=Tamanho da Área de Vida; TAN=Tamanho da Área Nuclear

MPC=Mínimo Polígono Convexo; KF=Kernel Fixo

O tamanho médio dos subgrupos também não apresentou variação sazonal significativa [Teste *t*-Student: $t=2.075$, $gl=4$, $P=0.107$; chuvosa (25.1±dp2.3); seca (21.2±dp2.3)]. Assim como, não houve mudança sazonal no consumo de frutos maduros [Teste *t*-Student: $t=-0.606$, $gl=4$, $P=0.577$; chuvosa (16.7±dp3.8); seca (20.0±dp8.7)] e

nem de sementes imaturas [Teste *t*-Student: $t=-0.281$, $gl=4$, $P=0.792$; chuvosa ($56.0 \pm dp7.9$); seca ($54.2 \pm dp7.6$)]. No entanto, foi observada uma mudança sazonal no consumo de flores (Teste *t*-Student: $t=-3.918$, $gl=4$, $P<0.05$), que foi maior na seca ($6.6 \pm dp2.5$) que na chuvosa ($0.6 \pm dp1.0$).

Não foi observado um padrão sazonal claro no uso da área pelo grupo focal. Nas estações chuvosas, o grupo explorou mais o lado noroeste da sua área de vida, onde se concentram mais cursos d'água, enquanto nos períodos secos teve uma tendência a usar mais a parte sudeste da área (Fig. 6). No entanto, houve uma sobreposição extensa (mais de 70%) das áreas entre as estações chuvosas e secas.

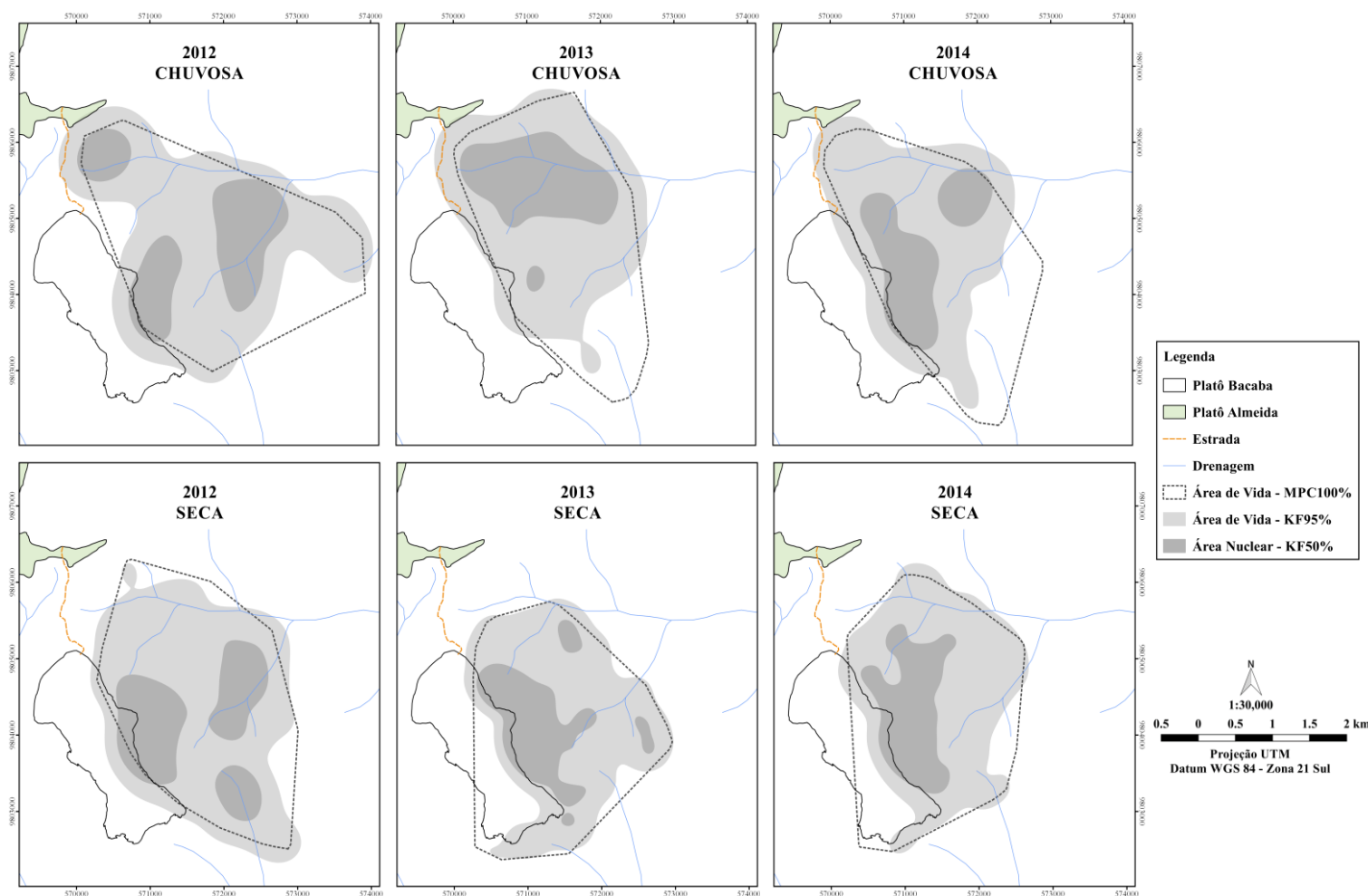


Fig. 6. Mapa das áreas de vida e áreas nucleares sazonais de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera entre janeiro-2012 e dezembro-2014, calculadas pelos métodos Mínimo Polígono Convexo (MPC) e Kernel Fixo (KF).

Uso do Espaço Mensal

A distância média do percurso diário variou significativamente entre os meses (ANOVA: $F_{(11, 21)}=2.469$, $P<0.05$) (Fig. 7). Entretanto, o grupo focal não apresentou variação mensal no tamanho da área de vida (TAV-MPC) (ANOVA: $F_{(11, 22)}=1.007$, $P=0.472$) (Fig. 7). Da mesma maneira, não foi encontrada diferença mensal no tamanho médio dos subgrupos (Kruskal-Wallis: $H_{(11, N=34)}=11.508$, $P=0.402$). O consumo de frutos maduros (ANOVA: $F_{(11, 22)}=1.972$, $P=0.084$) e de flores (Kruskal-Wallis: $H_{(11, N=34)}=17.670$, $P=0.090$) também não mostrou variação mensal significativa. Contudo, o consumo de sementes imaturas apresentou diferença entre os meses (ANOVA: $F_{(11, 22)}=3.03$, $P<0.05$), com a maior porcentagem nos meses de dezembro ($85.1\pm dp10.2$) e menor nos meses de junho ($18.9\pm dp14.4$).

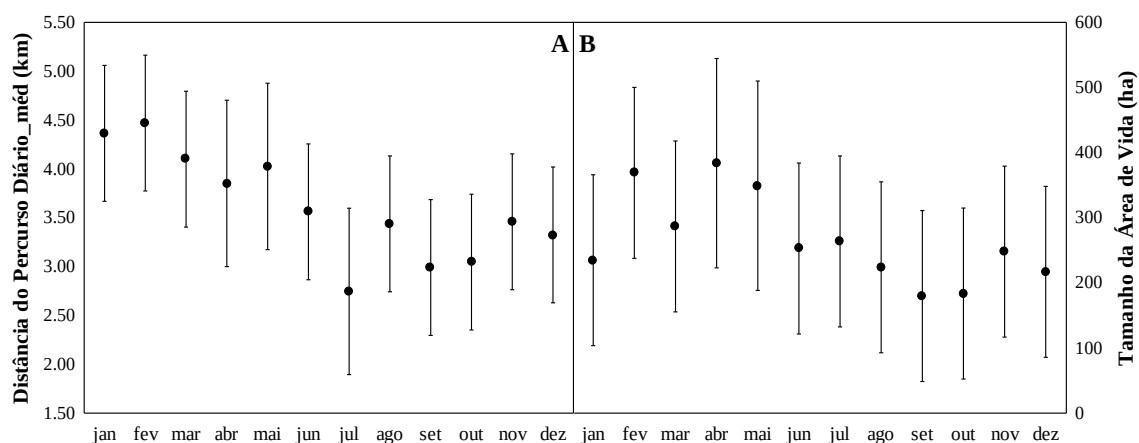


Fig. 7. Média da variação mensal da distância do percurso diário (A) e do tamanho da área de vida (TAV-MPC) (B) de um grupo de *Chiropotes sagulatus* na Flona Saracá-Taquera ao longo de três anos (Jan-2012 a Dez-2014). A DPD média mensal foi correlacionada positivamente com o TAV-MPC mensal (Pearson's: $r=0.51$, $gl=31$, $P<0.01$). Barra=Intervalo de Confiança (95%)

De acordo com os modelos lineares, o tamanho dos subgrupos não teve nenhum efeito sobre a distância do percurso diário mensal ($r=0.25$; $rank=10$; Tab. 4) nem sobre o

tamanho da área de vida mensal ($r=0.10$; $rank=11$; Tab. 4). Todos os modelos com a variável TSG ficaram entre os pesos (ω_i) mais baixos na seleção de modelos nos dois conjuntos preditores (Tab. 4).

O grupo focal percorreu significativamente maiores distâncias nos meses mais chuvosos ($r=0.52$; $rank=3$; Tab. 4). A precipitação total mensal explicou 25% (R^2 ajustado) da variação na distância do percurso diário. O tamanho da área de vida também aumentou com a precipitação total mensal ($r=0.30$; $rank=4$; Tab. 4). No entanto, o efeito da chuva foi mais sutil na área de vida. A PRT sozinha explicou apenas 6% da variação no tamanho da área, mas junto com a porcentagem de frutos maduros consumidos explicou 9% ($rank=5$; Tab. 4).

O consumo de sementes imaturas não influenciou o percurso diário mensal do grupo ($r=-0.15$; $rank=12$; Tab. 4), nem o tamanho da sua área de vida ($r=-0.21$; $rank=9$; Tab. 4). Já o consumo de frutos maduros demonstrou uma tendência de aumentar o tamanho da área de vida ($r=0.25$; $rank=6$; Tab. 4), mas não teve nenhum efeito sobre o percurso diário ($r=0.10$; $rank=13$; Tab. 4).

A seleção de modelos revelou que a porcentagem de flores na dieta do grupo foi a variável preditora mais influente na distância percorrida ($r=-0.53$; $rank=1$; Tab. 4) e na área de vida ($r=-0.35$; $rank=2$; Tab. 4). O consumo de flores explicou até 29%, junto com o consumo de sementes imaturas, a variação mensal do percurso diário ($rank=2$; Tab. 4). No tamanho da área de vida, o consumo de flores, junto com o consumo de frutos maduros, explicou 14% da variação mensal ($rank=1$; Tab. 4). Desta forma, das cinco variáveis preditoras testadas, o consumo de flores e a precipitação foram as determinantes na variação mensal na distância do percurso diário e no tamanho da área de vida do grupo focal.

Tab. 4. Conjunto de modelos candidatos para explicar a variação mensal na distância do percurso diário (média) e no tamanho da área de vida (MPC) do grupo. Apresentando os coeficientes de regressão e os resultados da seleção de modelos, com os melhores modelos ($\Delta AICc < 2.00$) destacados para cada conjunto.

Modelos Candidatos	R ² ajust.	P	k	LogLik	AICc	$\Delta AICc$	oi	rank
Distância do Percurso Diário_méd (km) N=33								
5. FLO	0.26	<0.01	3	13.56	-20.30	0.00	0.25	1
12. SEI+FLO	0.29	<0.01	4	14.67	-19.90	0.38	0.21	2
2. PRT	0.25	<0.01	3	13.29	-19.70	0.54	0.19	3
11. SEI+PRT	0.25	<0.01	4	13.72	-18.00	2.27	0.08	4
10. FRM+FLO	0.24	<0.01	4	13.67	-17.90	2.37	0.08	5
6. TSG+PRT	0.24	<0.01	4	13.57	-17.70	2.57	0.07	6
9. FRM+PRT	0.23	<0.01	4	13.39	-17.30	2.94	0.06	7
14. TSG+SEI+PRT	0.25	<0.05	5	14.30	-16.40	3.91	0.04	8
13. TSG+FRM+PRT	0.22	<0.01	5	13.67	-15.10	5.17	0.02	9
1. TSG	0.03	0.163	3	9.03	-11.20	9.05	0.00	10
8. TSG+SEI	0.05	0.168	4	9.94	-10.50	9.83	0.00	11
4. SEI	-0.01	0.399	3	8.37	-9.90	10.38	0.00	12
3. FRM	-0.02	0.570	3	8.15	-9.50	10.81	0.00	13
7. TSG+FRM	0.01	0.331	4	9.20	-9.00	11.32	0.00	14
Tamanho da Área de Vida (ha) N=34								
10. FRM+FLO	0.14	<0.05	4	-17.27	43.90	0.00	0.21	1
5. FLO	0.10	<0.05	3	-18.59	44.00	0.07	0.20	2
12. SEI+FLO	0.11	0.059	4	-17.72	44.80	0.89	0.13	3
2. PRT	0.06	0.089	3	-19.27	45.30	1.41	0.10	4
9. FRM+PRT	0.09	0.083	4	-18.10	45.60	1.66	0.09	5
3. FRM	0.03	0.154	3	-19.73	46.30	2.34	0.07	6
11. SEI+PRT	0.05	0.161	4	-18.82	47.00	3.10	0.04	7
6. TSG+PRT	0.04	0.210	4	-19.11	47.60	3.68	0.03	8
4. SEI	-0.01	0.389	3	-20.43	47.70	3.73	0.03	9
13. TSG+FRM+PRT	0.07	0.160	5	-17.94	48.00	4.11	0.03	10
1. TSG	-0.03	0.979	3	-20.83	48.50	4.53	0.02	11
7. TSG+FRM	0.00	0.368	4	-19.73	48.80	4.92	0.02	12
14. TSG+SEI+PRT	0.03	0.298	5	-18.77	49.70	5.77	0.01	13
8. TSG+SEI	-0.04	0.679	4	-20.40	50.20	6.26	0.01	14

R²ajust=coeficiente de determinação ajustado; k=n° de parâmetros; LogLik=máxima log-verossimilhança;

AICc=Critério de Informação de Akaike; $\Delta AICc$ =diferença no AICc comparado ao melhor modelo; oi=peso do Akaike

TSG=Tamanho dos Subgrupos (méd); PRT=Precipitação Total (mm); FRM=Consumo de Frutos Maduros (%);

SEI=Consumo de Sementes Imaturas (%); FLO=Consumo de Flores (%)

DISCUSSÃO

Fatores determinantes do uso do espaço por *Chiropotes sagulatus*

Os resultados do presente estudo não dão suporte ao modelo de restrições ecológicas [Chapman & Chapman, 2000]. Os cuxiús da Flona Sacará-Taquera não aumentaram seu percurso diário quando estavam em maiores subgrupos. Como foi observado em um grande grupo de cuxiús em floresta contínua na Guiana [Shaffer, 2013a]. Contrariamente ao esperado, o tamanho dos subgrupos também não afetou o tamanho da área de vida do grupo focal. Este achado difere de estudos anteriores que mostraram que a área de vida dos cuxiús aumentou em função do tamanho do grupo [Shaffer, 2013a; Veiga, 2006].

Tem sido proposto a que a relação entre o tamanho do grupo e a distância percorrida é afetada pela distribuição dos alimentos [Isbell, 1991; Isbell, 2012]. Recursos com distribuição mais uniforme, como as folhas por exemplo, permitem ao grupo se espalhar durante o forrageamento, minimizando assim os custos energéticos de se deslocar por maiores distâncias [Isbell, 1991]. Vários estudos têm demonstrado que o tamanho do grupo não é um forte preditor da distância do percurso diário em primatas folívoros [Dias & Strier, 2003: *Brachyteles hypoxanthus*; Fan et al., 2015: *Trachypithecus crepusculus*; Fashing, 2001: *Colobus guereza*; Isbell, 2012: *Procolobus rufomitratatus tephrosceles*]. A dieta altamente granívora dos cuxiús, pode ter permitido ao grupo focal se dispersar entre as árvores de alimentação, visto que as fontes de sementes imaturas são mais uniformemente distribuídas que as de frutos maduros [Ayres, 1981; Norconk, 1996; Palminteri et al., 2012]. Desta forma, um aumento no tamanho dos subgrupos não levaria ao aumento do deslocamento diário e/ou da área explorada, como proposto pelo modelo de restrições ecológicas [Chapman & Chapman, 2000].

Os achados deste estudo sustentam a hipótese que a sazonalidade nas chuvas, e consequentemente na disponibilidade de frutos, determinou o padrão de uso do espaço pelos cuxiús. O grupo focal percorreu maiores distâncias diárias e usou maiores áreas nos meses mais chuvosos, corroborando com outros estudos dos cuxiús [Frazão, 1992; Veiga, 2006]. Além disso, o grupo reduziu seu deslocamento diário e a área usada quando consumiu mais flores. As flores têm sido consideradas recursos complementares na dieta dos cuxiús em períodos de escassez de frutos [Shaffer, 2013b; Veiga & Ferrari, 2013].

No período chuvoso da região amazônica, há maior abundância de frutos maduros e menor de frutos imaturos [Boyle et. al., 2012; Norconk, 1996; Peres, 1994]. Alguns estudos já mostraram que a disponibilidade de frutos afetou a distância percorrida pelos cuxiús [Ayres, 1981; Pinto, 2008; Peetz, 2001; Veiga, 2006]. No presente estudo, não foi possível confirmar esta relação pela falta de dados fenológicos do sítio. Mas, a relação registrada entre a precipitação e as variáveis espaciais, indica que os cuxiús aumentaram o deslocamento e a área explorada em função da disponibilidade de frutos maduros ou imaturos. No entanto, o consumo de frutos maduros e de sementes imaturas não alterou o percurso diário e a área de vida do grupo. Portanto, é mais provável que o grupo percorreu maiores distâncias e explorou maiores áreas nos períodos chuvosos, por causa da menor disponibilidade dos frutos imaturos que devido às manchas mais agrupadas dos frutos maduros, como havia sido suposto. Como foi observado nos cuxiús da Flona Tapajós, que aumentaram seu deslocamento quando a disponibilidade de sementes imaturas reduziu [Pinto, 2008]. Esta hipótese é apoiada pelo fato do grupo focal não ter exibido variação sazonal no consumo de sementes imaturas. Os cuxiús consumiram uma alta porcentagem de sementes imaturas na maior parte do estudo, sugerindo que o grupo ajustou o padrão do uso do espaço em função da sazonalidade, para manter o alto consumo do seu recurso preferido ao longo do ano. Diante disso, este estudo corrobora

com outros autores [Peetz, 2001; Pinto, 2008; Veiga & Ferrari, 2013] que os cuxiús investem em uma estratégia de forrageamento de maximização de energia [Schoener, 1971], aumentando o deslocamento para obter uma maior quantidade de recursos no período de escassez de seu item preferido.

O presente estudo não encontrou nenhuma evidência de que a granivoria tenha afetada o uso do espaço pelos cuxiús. De acordo com a hipótese da diversificação da dieta, a necessidade de utilizar espécies diferentes para balancear a ingestão de compostos secundários das sementes requer a exploração de grandes áreas [Shaffer, 2013a]. No entanto, o grupo estudado mostrou uma tendência de reduzir a distância percorrida e o tamanho da área de vida quando consumiu mais sementes. Ao contrário do que foi encontrado nos cuxiús da Venezuela [Peetz, 2001] e da Guiana [Shaffer, 2013a], que aumentaram suas áreas exploradas com a maior proporção de sementes na dieta. Além disso, o consumo de frutos maduros não teve nenhuma influência sobre a distância percorrida, como havia sido predito. Apesar da deficiência de dados sobre o número de espécies utilizadas na dieta do grupo, a falta de relação significativa entre o consumo de sementes e de frutos maduros e as variáveis espaciais, demonstram que a diversificação da dieta granívora não foi um fator determinante no uso do espaço pelos cuxiús.

Em conclusão, os resultados sugerem que a variação sazonal na disponibilidade de frutos imaturos foi o preditor mais determinante no uso do espaço pelos cuxiús da Flona Saracá-Taquera. No entanto, as relações encontradas neste estudo foram fracas, sugerindo que outras variáveis não testadas, como composição do grupo, presença de grupos coespecíficos vizinhos, riscos de predação, entre outras, podem também ter afetado o uso do espaço pelo grupo de estudo. É provável que, o padrão de uso do espaço pelos cuxiús seja determinado por uma combinação de fatores sociais e ecológicos que

atuam em diferentes níveis, como tem sido observado em vários outros primatas [Campos et al., 2014; Di Bitetti, 2001; Raño et al., 2016].

REFERÊNCIAS

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227-266.
- Ayres, J. M. (1981). *Observações sobre a ecologia e o comportamento dos cuxiús (Chiropotes albinasus e Chiropotes satanas, Cebidae: Primates)*. (Dissertação de Mestrado), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Ayres, J. M. (1986). *Uakaris and Amazonian flooded forest*. (PhD Thesis), University of Cambridge, Cambridge.
- Boyle, S. A., Lourenço, W. C., Da Silva, L. R., & Smith, A. T. (2009). Travel and spatial patterns change when *Chiropotes satanas chiropotes* inhabit forest fragments. *International Journal of Primatology*, 30(4), 515-531.
- Boyle, S. A., Zartman, C. E., Spironello, W. R., & Smith, A. T. (2012). Implications of habitat fragmentation on the diet of bearded saki monkeys in central Amazonian forest. *Journal of mammalogy*, 93(4), 959-976.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* (2 ed.). New York: Springer-Verlag New York.
- Campos, F. A., Bergstrom, M. L., Childers, A., Hogan, J. D., Jack, K. M., Melin, A. D., . . . Sargeant, E. (2014). Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a neotropical primate, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 91, 93-109.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Determinants of group size in primates: the

- importance of travel costs. In S. Boinski & P. A. Garber (Eds.), *On the move: How and why animals travel in groups* (pp. 24-42). Chicago: The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183(1), 1-39.
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigritus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(1), 33-45.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 209-221.
- ESRI. (2014). ArcGIS Desktop: Release 10 (Version 10.2.2). Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fan, P. 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.
- Fashing, P. J. (2001). Activity and ranging patterns of guerezas in the Kakamega Forest: intergroup variation and implications for intragroup feeding competition. *International Journal of Primatology*, 22(4), 549-577.
- Frazão, E. R. (1992). *Dieta e estrategia de forragear de Chiropotes satanas chiropotes (Cebidae: Primates) na Amazônia Central Brasileira*. (Dissertação de Mestrado), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Glander, K. E. (1982). The impact of plant secondary compounds on primate feeding

- behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 25(S3), 1-18.
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815.
- Gregory, T. (2011). *Socioecology of the Guianan bearded saki, Chiropotes sagulatus*. (PhD Thesis), Kent State University, Kent.
- Gregory, T., & Norconk, M. A. (2013). Comparative socioecology of sympatric, free-ranging white-faced and bearded saki monkeys in Suriname: preliminary data. In L. M. Veiga, Barnett, A.A., Ferrari, S.F., Norconk, M.A. (Ed.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (pp. 285-294). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hemingway, C. A., & Bynum, N. (2005). The influence of seasonality on primate diet and ranging. In D. K. Brockman & C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 57 - 104). New York: Cambridge University Press.
- Hoffman, T. S., & O'Riain, M. J. (2012). Troop Size and Human-Modified Habitat Affect the Ranging Patterns of a Chacma Baboon Population in the Cape Peninsula, South Africa. *American Journal of Primatology*, 74(9), 853-863.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155.
- Isbell, L. A. (2012). Re-evaluating the ecological constraints model with red colobus monkeys (*Procolobus rufomitratu tephrosceles*). *Behaviour*, 149(5), 493-529.
- Janson, C. H., & Goldsmith, M. L. (1995). Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6(3), 326-336.
- Kay, R. F., Meldrum, D. J., & Takai, M. (2013). Pitheciidae and other platyrrhine seed predators. In L. M. Veiga, Barnett, A.A., Ferrari, S.F., Norconk, M.A. (Ed.),

- Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (pp. 3-12). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kie, J. G. (2013). A rule-based ad hoc method for selecting a bandwidth in kernel home-range analyses. *Animal Biotelemetry*, 1(1), 13.
- Kinzey, W. G. (1992). Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), 499-514.
- Kinzey, W. G., & Norconk, M. A. (1990). Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 81(1), 5-15.
- Kinzey, W. G., & Norconk, M. A. (1993). Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology*, 14(2), 207-227.
- Mohr, C. O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *The American Midland Naturalist*, 37(1), 223-249.
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A review of plant phenology in South and Central America. In M. D. Schwartz (Ed.), *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 91-113). Netherlands: Springer.
- Moura, V. S. (2016). *Variação sazonal e longitudinal na ecologia alimentar de Chiropotes sagulatus Trail, 1821 na Amazônia brasileira*. (Dissertação de Mestrado), Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- Nagy-Reis, M. B., & Setz, E. Z. (2016). Foraging strategies of black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*) in relation to food availability in a seasonal tropical forest. *Primates*, 58(1), 149-158.
- Norconk, M. A. (1996). Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. In M. A. Norconk, A. L. Rosenberger, & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of*

- Neotropical Primates* (pp. 403-423). New York: Springer.
- Norconk, M. A. (2011). Sakis, uakaris, and titi monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 291-309.
- Norconk, M. A., & Conklin-Brittain, N. L. (2004). Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis. *International Journal of Primatology*, 25(1), 1-26.
- Norconk, M. A., Grafton, B. W., & Conklin-Brittain, N. L. (1998). Seed dispersal by neotropical seed predators. *American Journal of Primatology*, 45(1), 103-126.
- Norconk, M. A., & Veres, M. (2011). Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *The Anatomical Record*, 294(12), 2092-2111.
- Palminteri, S., Powell, G. V., & Peres, C. A. (2012). Advantages of granivory in seasonal environments: feeding ecology of an arboreal seed predator in Amazonian forests. *Oikos*, 121(11), 1896-1904.
- Palminteri, S., Powell, G. V., & Peres, C. A. (2016). Determinants of spatial behavior of a tropical forest seed predator: the roles of optimal foraging, dietary diversification, and home range defense. *American Journal of Primatology*, 78, 523-533.
- Peetz, A. (2001). Ecology and social organization of the bearded saki *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela. *Ecotropical Monographs*, 1.
- Peres, C. A. (1994). Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 98-112.
- Pinto, L. P. (2008). *Ecologia alimentar do cuxiú-de-nariz-vermelho Chiropotes albinasus (Primates: Pitheciidae) na Floresta Nacional do Tapajós, Pará*. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- R Core Team, D. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing

- (Version R 3.3.2). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Raño, M., Kowalewski, M. M., Cerezo, A. M., & Garber, P. A. (2016). Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *American Journal of Primatology*, 78(8), 825-837. doi:10.1002/ajp.22548
- Rodgers, A. R., J.G. Kie, D. Wright, H.L. Beyer, A.P. Carr. (2015). HRT: Home Range Tools for ArcGIS (Version 2.0). Thunder Bay, Ontario, Canada: Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, Centre for Northern Forest Ecosystem Research.
- Santhosh, K., Kumara, H. N., Velankar, A. D., & Sinha, A. (2015). Ranging behavior and resource use by Lion-Tailed Macaques (*Macaca silenus*) in selectively logged forests. *International Journal of Primatology*, 36(2), 288-310.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of ecology and Systematics*, 2(1), 369-404.
- Shaffer, C. A. (2013)a. Ecological correlates of ranging behavior in bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in a continuous forest in Guyana. *International Journal of Primatology*, 34(3), 515-532.
- Shaffer, C. A. (2013)b. Feeding ecology of northern bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in Guyana. *American Journal of Primatology*, 75(6), 568-580.
- Singleton, I., & van Schaik, C. P. (2001). Orangutan home range size and its determinants in a Sumatran swamp forest. *International Journal of Primatology*, 22(6), 877-911.
- STCP. (2001). *Plano de Manejo da Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Estado do Pará, Brasil*. Curitiba: STCP Engenharia de Projetos/MRN Retrieved from

<http://www.icmbio.gov.br>.

- Stevenson, P. R. (2006). Activity and ranging patterns of colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates*, 47(3), 239-247.
- Stickel, L. F. (1954). A Comparison of Certain Methods of Measuring Ranges of Small Mammals. *Journal of mammalogy*, 35(1), 1-15.
- 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*, 353-377.
- Veiga, L. M. (2006). *Ecologia e comportamento do cuxiú-preto (Chiropotes satanas) na paisagem fragmentada da Amazônia Oriental*. (Tese de Doutorado), Universidade Federal do Pará, Belém.
- Veiga, L. M., & Ferrari, S. F. (2013). Ecology and behavior of bearded sakis (genus *Chiropotes*). In L. M. Veiga, Barnett, A.A., Ferrari, S.F., Norconk, M.A. (Ed.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (pp. 240-249). Cambridge: Cambridge University Press.
- Wallace, R. B. (2006). Seasonal variations in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a southern Amazonian tropical forest. *American Journal of Primatology*, 68(4), 313-332.
- White, E. C., Dikangadissi, J.-T., Dimoto, E., Karesh, W. B., Kock, M. D., Abiaga, N. O., . . . Abernethy, K. A. (2010). Home-range use by a large horde of wild *Mandrillus sphinx*. *International Journal of Primatology*, 31(4), 627-645.
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, 70(1), 164-168.