

FERNANDA PEDREIRA TABACOW

**DIFERENÇAS ENTRE SEXOS NO USO DO ESPAÇO VERTICAL POR
MURIQUI-DO-NORTE, *Brachyteles hypoxanthus* - Kuhl, 1820
(PRIMATES, ATELIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2011**

FERNANDA PEDREIRA TABACOW

**DIFERENÇAS ENTRE SEXOS NO USO DO ESPAÇO VERTICAL POR
MURIQUI-DO-NORTE, *Brachyteles hypoxanthus* - Kuhl, 1820
(PRIMATES, ATELIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 16 de março de 2011.

Prof^ª. Karen Barbara Strier
(Co-Orientadora)

Prof. Sérgio Lucena Mendes

Prof^ª. Gisele Mendes Lessa Del Giudice
(Orientadora)

“Nossa maior fraqueza está em desistir. O caminho mais certo de vencer é tentar mais uma vez.”

Thomas Edison

AGRADECIMENTOS

À **Dra. Karen Barbara Strier**, por ter me dado todo o apoio para a realização deste trabalho e por tudo que me ensinou pacientemente durante quase seis anos de orientação. Sou grata não só por suas orientações em termos acadêmicos e profissionais, mas pelo seu aconselhamento nas minhas decisões pessoais. Mesmo que a palavra "obrigada" signifique tanto, não expressará por inteiro o quanto seu gesto atencioso e dedicado foi importante para mim em todas as etapas deste processo.

À **Dra. Gisele Lessa**, por ter acreditado em mim e ter me acolhido com carinho. Pelas suas orientações, prontidão e o apoio incondicional. Suas contribuições para realização deste trabalho foram ímpares. Meu sincero muito obrigada por tudo!!!!

Agradeço ao **Sérgio Lucena Mendes** em todas as suas faces: amigo, chefinho, professor e orientador. Obrigada por suas contribuições em termos profissionais e pessoais.

A toda minha família pelo amor e afeto que sempre me deram. Em especial à minha mãe **Sonia** e minha avó **Mathilde** que me deram todas as lições de dignidade e coragem pra seguir em frente com sabedoria. Às minhas irmãs **Gabriela** e **Mariana** pelo amor, carinho e amizade. Ao meu querido pai **Jasé Tabacow** pelos preciosos ensinamentos, pelas longas conversas de pai e amigo e por todas as contribuições generosas ao longo de toda a minha vida, incluindo neste trabalho. À minha madrasta **Cintia** por ter me acolhido como sua filha e ter me dado igualmente todo amor e apoio necessário para seguir em frente

Ao amigo **Fabiano Rodrigues de Melo** pelo amor e amizade verdadeira. Obrigada por sempre me apoiar nas coisas que eu quero fazer, pelas orientações, aconselhamentos e pelas revisões no manuscrito.

À amiga querida **Carla Possamai** pela presença em todos os momentos deste processo e por ela ter me acalmado nos momentos de intenso desespero com as palavras certas. Obrigada por suas contribuições com o manuscrito, pela paciência, pelos momentos incríveis e inúmeras conversas que tivemos, onde aprendi muito sobre o comportamento dos primatas humanos e não humanos.

Ao meu amigo querido **Marcello Nery** pela amizade e confiança. Sou grata por toda a sua atenção, carinho, aconselhamentos e pelas revisões no manuscrito. Também agradeço pela parceria e por ter me dado força e apoio, especialmente nos momentos mais difíceis.

Aos meus irmãozinhos **Leandro Santana Moreira** e **Kyvinha**. Obrigada por toda amizade, apoio de sempre e pelas suas contribuições com o manuscrito. Aos outros amigos da República “Maluca”, **Henrique (HCC)**, pelas inúmeras contribuições com o manuscrito, pela paciência sem fim. Em especial ao meu amigo **Dedé** pelo apoio no mestrado e o carinho. Agradeço também à **Ingrid** pelas conversas e a solidariedade.

Ao meu amigão de longo prazo **Rogério Ribeiro dos Santos** por todo seu companheirismo, amizade e por ele ter me ensinado muito sobre os primatas e os trabalhos de campo. Obrigada pelos momentos incríveis e por você ter me apresentando grande parte das coisas maravilhosas que eu admiro hoje!!!!

Aos meus amigos especiais de Carangola **Áquila** e **Iris**, que sempre torceram por mim e me ajudaram em muitas etapas importantes, e à **Viviane, Thiago, Braz, Tinti e Cristiano**.

Aos amigos **Aninha**, pelas conversas e os passeios de barco, **Renatinha, Giancarlo, Larissa e Jhonny, Mário, Wagner, Andréia, Rodolfo, Maria Clara, Raissa, Marina e Vitinho** e aos professores queridos **Renato Neves Feio, Rômulo Ribon, Jorge Dergam** do Museu de Zoologia João Moojen da UFV, pelos ensinamentos e momentos de descontração durante o mestrado. Ao assistente administrativo do Programa de Biologia Animal, **Adnilson Antonio Brasileiro** por ter me ajudado nos tramites burocráticos do mestrado sempre com boa vontade.

Aos amigos **Letícia** e **Renato Totti** pelas boas conversas e as tardes maravilhosas no sítio.

Ao **Ricardo Solar**, mais conhecido como meu amigo **Bob**, por ter me ajudado nas análises estatísticas e pelo apoio nas disciplinas que cursamos juntos. Agradeço também o Prof. **José Henrique Schoereder** pelas aulas maravilhosas de “eco pop” e pelo apoio com o delineamento do trabalho.

Ao **Lucio Bedê** e **Luiz Paulo Pinto** pelo apoio à pesquisa e pela carta de recomendação.

À **Sociedade para Preservação do Muriqui**, pelo apoio logístico nos trabalhos de campo e por disponibilizar todos seus funcionários que sempre me ajudaram com a pesquisa. **Vera Lucia**, a Verinha, por ter cuidado de mim e das minhas coisas com carinho. Aos meus amigos **Jairo Vieira Gomes** e **Roberto Pereira**, pelo carinho e atenção e por terem sempre me ajudado nas coletas de dados e por me ensinarem tanto sobre os muriquis e a mata. **Antônio Miguel Bragança (Antônio de Deus!!!)**, pelo apoio, a amizade e a segurança em todos os momentos. Agradeço também à **Dona Eva, Sr Paulino (in memoriam), Carlinhos, Claudinho, Maria José, Ricardo, Rogério,**

Fernandinha, Dona Neusina, Zé Pequeno e filhos, Chico, Custodio, Verônica, Mônica e Fabiana.

Aos estagiários muricólogos do projeto muriqui que se tornaram meus amigos e que muito me ensinaram. À **Tati Cardoso** por ser uma ótima companheira de quartinho mofado e pelos momentos divertidos e as conversas de apoio. Ao meu amigo **Breno** pelas sugestões e os dias maravilhosos na mata com os muriquis. **Marlon e Zito** por sempre torcerem por mim. E ao meu velho amigo gauchinho, **Daniel Slomp** pelas sugestões no manuscrito.

À amiga **Regiane Romanini** pelas dicas e pitacos, especialmente nesta fase final do trabalho.

Aos amigos de Vitória/ES, **Jamarinho, Lucélia, João, Célia, Luiza, Carol, Tati Rabelo e Rodrigo** pela amizade verdadeira e por terem me acolhido e me ajudando nas etapas iniciais deste processo.

Ao amigo **Sérgio Rodrigues** companheirismo e por sempre estar disposto a me ajudar com meus objetivos e me socorrer quando eu preciso.

Aos meus amigos conterrâneos de toda a vida **Dida Camero, Bella** (querida e idolatrada por todos nós!), **Renatinha e Biazinha** que igualmente me dão amor e torceram por mim.

A todos os **muriquis** de A – Z que me aceitaram e me ensinaram muito daquilo que o ser humano não pôde ensinar!

A presente dissertação foi elaborada dentro do Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa com auxílio de bolsa concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais- FAPEMIG.

A pesquisa relatada nesta dissertação foi realizada com auxílio de bolsa concedida a partir de financiamentos cedidos à Dra. K. B. Strier pela Liz Claiborne e Art Ortenberg Foundation e Graduate School of the University of Wisconsin-Madison. Dr. Sérgio Lucena Mendes e Conservação Internacional do Brasil (CI-Brasil) forneceram suportes adicionais.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. METODOLOGIA.....	5
2.1. Área de estudo.....	5
2.2. Grupo de estudo.....	6
2.3. Coleta de dados.....	7
2.4. Análise de dados.....	8
3. RESULTADOS.....	9
3.1. Atividades.....	12
3.2. Dieta.....	15
4. DISCUSSÃO.....	16
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	20

RESUMO

TABACOW, Fernanda Pedreira, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2011. **Diferenças entre sexos no uso do espaço vertical por muriqui-do-norte *Brachyteles hypoxanthus* - Kuhl, 1820 (Primates, Atelidae)**. Orientadora: Gisele Mendes Lessa Del Giudice. Coorientadores: Karen Barbara Strier e Renato Neves Feio.

O uso do espaço vertical por primatas está relacionado a variáveis que afetam a sobrevivência e a reprodução, tais como obter alimento e escapar de predadores. Diferenças entre sexos no uso do espaço vertical são esperadas quando machos e fêmeas apresentam diferenças na dieta e comportamento de forrageio. Estas podem ser resultantes do dimorfismo sexual no tamanho corporal, que afeta o tipo e a quantidade de alimento necessário, os substratos nos quais o alimento pode ser acessado e a vulnerabilidade aos predadores durante a alimentação e o forrageio. Adicionalmente, a gestação e a lactação podem aumentar os custos energéticos e as exigências nutricionais das fêmeas, afetando sua dieta e, conseqüentemente, levando a diferenças entre sexos no uso do espaço vertical. Finalmente, evitar a concorrência por alimento pode afetar a distribuição espacial dos membros do grupo. Foram comparados dados comportamentais de uso do espaço vertical de machos e fêmeas adultos de um primata sexualmente monomórfico, o muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus* Kuhl, 1820) e discutidas as implicações energéticas e ecológicas de suas diferenças. O estudo foi realizado durante o período de agosto de 2006 a julho de 2007, na RPPN Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brasil. Dados sistemáticos sobre as atividades individuais e uso dos estratos foram coletados com relação a todos os machos (n = 22) e fêmeas (n = 28) adultos de um grupo bem habituado (grupo Matão). Com base em 11.738 registros de comportamento coletados durante 2.417 amostras de *scans*, foram observadas diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) entre sexos no uso do espaço vertical. Especificamente, os machos passaram proporcionalmente mais tempo do que as fêmeas nos estratos inferiores durante a atividade social, o descanso, a locomoção, a alimentação e quando consumiram folhas novas, mas não com relação a outros itens. Nossos resultados sugerem que estas diferenças na utilização do espaço vertical podem ser um reflexo das diferenças energéticas dos sexos e que as pressões ecológicas podem estar relacionadas com a redução da competição direta.

ABSTRACT

TABACOW, Fernanda Pedreira, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, in March 2011. **Sex differences in the use of vertical space by the northern muriqui, *Brachyteles hypoxanthus* - Kuhl, 1820 (Primates, Atelidae).** Advisor: Gisele Mendes Lessa Del Giudice. Co-Advisors: Karen Barbara Strier and Renato Neves Feio.

The use of vertical space by primates is related to variables that affect survival and reproduction, such as access to food and avoidance of predators. Sex differences in the use of vertical space are expected whenever males and females differ in their diets and foraging behavior. This can be the result of sexual dimorphism in body size, which affects the type and amount of food needed, the substrates from which food can be accessed, and vulnerability to predators while feeding and foraging. In addition, gestation and lactation can increase the energetic and nutritional requirements of females, affecting their diets and consequently leading to sex differences in vertical space use. Finally, avoidance of feeding competition can affect the spatial distribution of group members. We compared behavioral data on the use of vertical space by adult males and females in a sexually monomorphic primate, the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus* Kuhl, 1820) and discuss the energetic and ecological implications of these differences. The study was conducted from August 2006-July 2007 at the RPPN Feliciano Miguel Abdala, in Minas Gerais, Brazil. Systematic data on individual activities and substrate use were collected on all 22 adult males and 28 adult females in a well-habituated group (Matão group). Based on 11,738 behavioral records collected during 2,417 scan samples, we found statistically significant ($p < 0.05$) sex differences in the use of vertical space. Specifically, males spent proportionately more time than females in the lower strata when socializing, resting, traveling, and feeding, and when feeding on new leaves but not on other items. Our results suggest that these differences in the use of vertical space may reflect sex differences in energetics and in ecological pressures that may be related to the reduction of direct competition.

1. INTRODUÇÃO

O uso do espaço vertical por primatas está relacionado a variáveis que afetam a sobrevivência e a reprodução, tais como distribuição e disponibilidade de recursos (Grassi, 2002; Campbell *et al.*, 2005; Houle *et al.*, 2007; Li, 2007; Xiang *et al.*, 2009), pressão do predador (Grassi, 2002; Enstam e Isbell, 2004; Campbell *et al.*, 2005; Li, 2007; Xiang *et al.*, 2009), presença de espécies simpátricas que competem por alimento (Almeida-Silva *et al.*, 2005; Campbell *et al.*, 2005) estrutura do habitat (Remis, 1999; Enstam e Isbell, 2004; Campbell *et al.*, 2005; Li, 2007), tamanho do corpo (Fragaszy, 1990; Rose, 1994; Remis, 1999) e custos energéticos para a reprodução (Vasey, 2002).

Diferenças entre sexos no uso do espaço vertical podem ser esperadas quando machos e fêmeas apresentam diferenças na dieta e comportamento de forrageio (Fragaszy, 1990; Rose, 1994; Ren *et al.*, 2001; Grassi, 2002). Estas podem ser resultantes do dimorfismo sexual no tamanho corporal, que envolve pressões seletivas e exigências ecológicas distintas. Em táxons como *Gorilla gorilla gorilla* (Remis, 1999), *Cebus capucinus* (Rose, 1994), *Cebus olivaceus* (Fragaszy, 1990), *Cercocebus atys* (McGraw e Bshary, 2002), *Rhinopithecus roxellana* (Ren *et al.*, 2001, Zhang *et al.*, 2006, Li, 2007) e *Rhinopithecus bieti* (Xiang *et al.*, 2009) os machos frequentemente utilizam mais os estratos baixos ou o chão do que as fêmeas. Isto ocorre, provavelmente porque seu maior tamanho corporal restringe sua capacidade de explorar substratos mais altos para a alimentação e porque os machos podem ser menos vulneráveis aos predadores do que as fêmeas, podendo obter benefícios maiores na utilização dos substratos mais baixos para o forrageio (Fragaszy, 1990). Nestas condições, as variações no tipo de dieta podem surgir como uma consequência da partição do nicho vertical, provocada pelas divergências morfológicas entre sexos. Por exemplo, ao contrário dos machos, as fêmeas de gorilas são menores e têm a flexibilidade de explorar árvores de diferentes formas e disponibilidade de frutos variados e isto tem implicações na dieta porque as fêmeas podem consumir relativamente mais frutos que os machos, principalmente em temporadas de escassez deste recurso (Remis, 1999).

Por outro lado, as diferenças na dieta podem causar a separação vertical, porque os itens preferidos de cada um se encontram distribuídos em estratos diferentes (Rose, 1994). Todavia, as fêmeas frequentemente têm uma dieta mais variada do que os machos, sejam elas menores ou do mesmo tamanho (*e.g.*, *Saimiri sciureus*: Boinski, 1988; *Cebus olivaceus*: Fragaszy, 1990; *Callithrix* spp.: Rylands, 1996), que refletem necessidades energéticas e nutricionais específicas para a reprodução. A gestação e a

lactação aumentam o custo energético das fêmeas e suas exigências nutricionais (Portman, 1970; Altmann, 1980) de tal maneira que as fêmeas adotam estratégias comportamentais diferenciadas dos machos para garantir a obtenção de uma dieta ótima em energia para a reprodução (Altmann, 1980; Hoffman *et al.*, 2008). Neste contexto, a maior demanda energética das fêmeas reprodutivas seria um segundo fator que conduziria à partição de nicho vertical dos sexos em primatas (*Hapalemur griseus*: Grassi, 2002; *Varecia variegata rubra*: Vasey, 2002).

Outro fator que contribui para as diferenças sexuais do comportamento nos estratos é a competição por alimento. Se por motivos ecológicos ou demográficos ocorrer um aumento potencial da competição intraespecífica por recursos, a separação dos membros do grupo no espaço pode ser um importante fator na limitação dos custos com o forrageio, sobretudo favorecendo a coexistência dos indivíduos (Clutton-Brock, 1977). Nestas condições, a seleção natural deve operar a favor da dispersão dos indivíduos, ou da formação de um sistema social que é flexível e pode dividir-se em unidades menores de forrageio que exploram o ambiente de forma independente, conforme observado em primatas dos gêneros *Pan*, *Ateles* e *Brachyteles* (Symington, 1990; Chapman *et al.*, 1995; Dias e Strier, 2003). Assim como a formação de subgrupos é uma resposta a escassez de alimento (Garber, 1987), alguns estudos têm sugerido que o uso diferencial dos estratos florestais para a alimentação é mais um método pelo qual as espécies podem reduzir a competição intersexual por recursos e maximizar os ganhos com forrageio (*e.g.*, *Cebus olivaceus*: O'Brien, 1991; *Cebus capucinus*: Rose, 1994; *Hapalemur griseus*: Grassi, 2002).

Entender as variações intraespecíficas no uso do espaço vertical é importante para compreensão de mecanismos comportamentais que permitem compensar as diferenças de sexo específicas em primatas. No entanto, a avaliação de fatores que interferem nos padrões de espécies sexualmente dimórficas, muitas vezes pode ser de difícil interpretação em razão das dificuldades de se distinguir variáveis associadas ao maior tamanho corporal dos machos e a maior necessidade de energia das fêmeas para sustentar a gravidez e lactação (Rose, 1994). Aliado a isso, a hierarquia estabelecida em grupos sociais afeta o uso do espaço quando os machos podem vencer conflitos sociais com as fêmeas e ter prioridades de acesso às fontes de alimento (*e.g.*, gênero *Cebus*: Rose, 1994), ou quando as fêmeas podem assumir o controle social sobre os machos e deslocá-los dos estratos onde o alimento preferido se encontra disponível (*e.g.*, *Hapalemur griseus*: Grassi, 2002).

Assim como *Hapalemur griseus*, os muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus* Kuhl, 1820) são primatas sexualmente monomórficos (Rosenberger e Strier, 1989; Lemos de Sá e Glander, 1993). Diferentemente de outras espécies que vivem em grupos sociais com hierarquia de dominância, os muriquis-do-norte apresentam grande tolerância entre os sexos, e frequentemente forrageiam, se locomovem e descansam em proximidade, sem que sejam observados sinais de agressão (Strier, 1992a). A espécie é tipicamente arborícola e vive em grupos sociais mistos de vários machos e fêmeas (Strier, 1986; Strier, 1992a). O padrão das atividades não varia entre os sexos (Strier, 1986; Strier, 1987), porém, foi observado recentemente que os machos dedicam significativamente mais tempo da locomoção no chão do que as fêmeas (Tabacow *et al.*, 2009). No presente trabalho, estendemos estas comparações para avaliar o uso do espaço vertical por machos e fêmeas adultos do mesmo grupo de muriqui-do-norte e discutimos as implicações energéticas e ecológicas dos sexos envolvidas no uso dos estratos florestais.

Visto que o dimorfismo sexual e a hierarquia social não podem explicar a separação dos sexos no espaço vertical em muriquis-do-norte, as hipóteses mais plausíveis estariam então associadas com diferenças entre sexos devidas ao maior custo energético das fêmeas para a reprodução (Strier, 1987; Strier, 1991; Guedes *et al.*, 2008) e com estratégias para mitigar os custos da concorrência por alimento (Strier, 1989). Como as fêmeas têm maior necessidade de energia do que os machos, elas devem economizar energia com o deslocamento vertical, empregando maior proporção de tempo da alimentação e do descanso nos estratos mais altos, onde possivelmente há maior disponibilidade de recursos (Couto-Santos, 2007). Adicionalmente, como os machos tendem a utilizar mais o chão do que as fêmeas (Tabacow *et al.*, 2009), nossa predição foi que a separação no espaço vertical ocorresse com os machos tendendo a utilizar mais os estratos baixos do que as fêmeas.

Em alguns primatas tais como babuínos, a lactação combinada com o transporte do filhote implica em maior custo de energia para as fêmeas, do que em comparação com a fase da gestação (Altmann, 1980). Embora, em muriqui-do-norte o comportamento e dieta das fêmeas com filhote sejam similares ao das fêmeas sem filhotes, é provável que o transporte do filhote seja mais custoso para as fêmeas devido ao seu modo de locomoção suspensória (Guedes *et al.*, 2008). Por isso, podemos esperar que as fêmeas com filhote diferenciem as atividades durante o uso dos estratos com relação aos machos e com relação às fêmeas sem filhote.

A dieta do muriqui-do-norte é baseada no consumo de folhas, frutos e flores, sendo similar entre os sexos (Strier, 1991; Tabacow *et al.*, 2009). O padrão de associação de machos e fêmeas é altamente influenciado pelo tamanho das manchas de alimento, no qual os machos tinham a tendência de forragearem em grupos mais coesos, enquanto que as fêmeas gastam mais tempo sozinhas nas fontes de alimento (Strier, 1989) e podem diminuir seus custos com o forrageio evitando a proximidade com outros membros do grupo durante a alimentação (Strier, 1990). Machos e fêmeas podem ainda se subdividir em grupos menores de forrageio e evitar a competição quando o alimento se encontra disponível em pequenas manchas esparsas (Strier, 1989) e assim economizar energia mantendo seus deslocamentos diários constantes, ao invés de aumentar as distâncias percorridas em busca de outras fontes de alimento (Dias e Strier, 2003).

Houle *et al.*, (2007) demonstraram que as maiores densidades de frutos previsivelmente estão localizadas nas zonas mais altas das copas, pois as copas de níveis mais baixos recebem menos luz solar, portanto, menos favoráveis ao crescimento da planta. Dessa maneira, as manchas de alimento podem também variar em tamanho e distribuição num plano vertical e, do mesmo modo, afetar as relações sociais e a organização espacial dos indivíduos devido à competição por alimento (Houle *et al.*, 2010). Portanto, nosso suposto é que machos e fêmeas diferenciam a dieta no espaço vertical em função de estratégias de forrageio que reduzem a competição por alimento.

2. METODOLOGIA

2.1. Área de estudo

O estudo foi desenvolvido de agosto de 2006 a julho de 2007, na área da Reserva Particular do Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala - RPPN/FMA (anteriormente conhecida como Estação Biológica de Caratinga), localizada nas coordenadas 19°50'S e 41°50'W, município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. Em seus 957 ha de Floresta Atlântica predomina um relevo montanhoso, com pontos elevados que variam de 318 a 682 metros de altitude (Strier *et al.*, 2006). A vegetação é classificada como floresta semidecidual baixo montana (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), sendo composta em sua maior parte por vegetação secundária em diferentes estágios de sucessão, apresentando manchas de mata primária que, na maioria das vezes se encontram concentradas nas regiões dos vales pouco perturbados no passado (Strier e Boubli 2006, Couto-Santos, 2007). O clima é sazonal, sendo marcado pela alta pluviosidade registrada no período que inclui os meses de novembro até abril, seguido de uma estação seca que abrange maio a outubro (Strier *et al.*, 2001). Durante o período de estudo a média das temperaturas máximas registrada foi de 27,8°C em janeiro, e a média das mínimas foi de 11,0°C em julho de 2007. A pluviosidade total foi de 1.741 mm, ultrapassando os índices de precipitação média anual que são de 1.252 ± 426 mm para esta área de estudo (Strier *et al.*, 2001) (ver Figura 01).

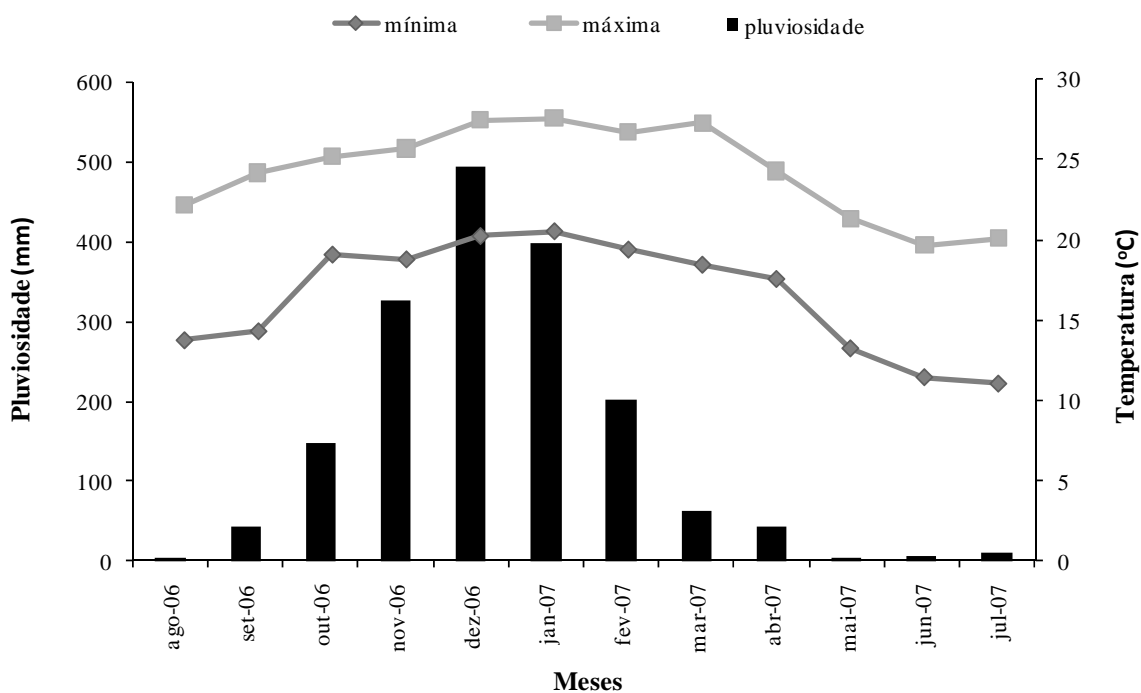


Figura 01. Distribuição da pluviosidade e médias das temperaturas mínimas e máximas mensais, no período de agosto de 2006 a julho de 2007 na RPPN/FMA.

2.2. Grupo de estudo

O grupo de estudo, denominado grupo do Matão, constitui um dos quatro grupos de *B. hypoxanthus* que atualmente habitam a área da RPPN/FMA (Strier *et al.*, 2006). Esse grupo vem sendo monitorado desde 1982, de maneira que sua história, assim como a história individual de cada um de seus membros, é bem documentada (Strier, 2010). Todos os seus integrantes apresentam alto grau de habituação à presença humana, e podem ser identificados individualmente por meio de suas marcas naturais, tais como pigmentação facial, coloração da pelagem, tamanho e formato das orelhas, entre outras características distinguíveis (Strier, 1999).

Devido aos nascimentos, mortes e migrações, o tamanho do grupo variou de 81 indivíduos, no início da coleta de dados em agosto de 2006, para 86 no término da coleta em julho de 2007, sendo as amostras comportamentais coletadas com relação aos machos ($n = 22$) e fêmeas ($n = 28$) adultos presentes no grupo (Tabela 01). De acordo com trabalhos anteriores (Dias e Strier, 2003), consideramos adultos os indivíduos sexualmente maduros, que durante o período de estudo foram aqueles com sete anos de

idade ou mais. No caso dos machos, a maturidade sexual é caracterizada pela ocorrência de cópula que culmina com a ejaculação (Possamai *et al.*, 2005). Já nas fêmeas, a maturidade é dada após a primeira cópula das subadultas (Strier e Ziegler, 2000).

Tabela 01. Número de sessões de *scan* e de registros do comportamento observado em machos e fêmeas.

Meses	N de scans	N registros machos	N registros fêmeas	N total de registros
Agosto	269	748	503	1251
Setembro	90	274	126	400
Outubro	303	846	798	1644
Novembro	288	798	922	1720
Dezembro	135	266	350	616
Janeiro	92	249	257	506
Fevereiro	151	365	316	681
Março	284	742	517	1259
Abril	196	567	374	941
Maiο	249	644	555	1199
Junho	199	450	416	866
Julho	161	236	419	655
Total	2.417	6.185	5.553	11.738
Média mensal ± Dp	201,46 ± 73,3	515,41 ± 235,52	462,75 ± 221,22	978,16 ± 435,97

2.3. Coleta de dados

O método de coleta aplicado foi o de *Scan Sampling* (Altmann, 1974) em intervalos de 15 minutos com todos os indivíduos visíveis amostrados. As observações ocorreram entre as 6h e 18h, sendo que para cada observação foram registradas a data e o horário do início de cada *scan*, a identidade de cada indivíduo amostrado, o comportamento e seu posicionamento nos estratos verticais. As categorias comportamentais foram definidas segundo Strier (1987): descanso, locomoção, alimentação, socialização e outras atividades (*e.g.*, beber água, interação com outras espécies). Durante a ingestão dos alimentos foram registrados os tipos de itens

alimentares consumidos, classificados em: frutos, folhas novas, folhas maduras, e outros itens, que incluíram flores, cascas de árvores e broto de bambu, bem como aqueles que não puderam ser identificados (Strier, 1991). Os estratos florestais foram divididos em quatro níveis verticais com base na altura em relação ao solo: estrato I (solo até 3 metros de altura); estrato II (acima de 3 metros até 6 metros); estrato III (acima de 6 metros até 15 metros) e; estrato IV (acima de 15 metros). Esta divisão foi estabelecida com o propósito de compartimentar o espaço vertical da floresta de acordo com a fisionomia da área de estudo, que se apresenta como um ambiente misto com uma significativa variação na estrutura da vegetação, sendo o sub-bosque denso e composto por espécies com altura máxima de 3 metros e o dossel parcialmente contínuo, com altura que varia entre 15 e 25 metros (Couto-Santos, 2007).

2.4. Análises de Dados

Os dados de frequência de cada animal amostrado foram tabulados por sexo, bem como por sua correspondente atividade e posição vertical em cada estrato. Para verificar se os custos adicionais do transporte do filhote (Strier, 1991; Guedes *et al.*, 2008) influencia no comportamento nos estratos, as fêmeas foram divididas em duas categorias dependendo se estavam com ou sem filhote. Foram classificadas “fêmeas com filhote” aquelas que durante o período amostral tinham filhotes dependentes do cuidado maternal, que eram os infantes que tinham entre 0 e 2,5 anos de idade; e “fêmeas sem filhote” aquelas que não tinham filhotes dependentes durante o período amostral.

Para examinar as variações no uso dos estratos foram calculadas as proporções mensais e a média das proporções a partir da frequência de cada comportamento, dividido pelo número total de registros de cada categoria de atividade observada para os machos e as classes de fêmeas. Para ter um controle sob a influência da sazonalidade, foram realizadas comparações entre as médias mensais de cada categoria de sexo, por estrato. As variantes do comportamento alimentar foram avaliadas de forma similar, considerando as proporções mensais de tempo dedicado ao consumo de diferentes tipos de alimentos tais como, folha madura, folha nova e frutos.

Todas as análises foram feitas de acordo com Siegel e Castellan Jr, (2006), e por meio do teste não-paramétrico de Wilcoxon (Z), considerando $p < 0,05$ para indicar o nível de significância dos testes realizados.

3. RESULTADOS

Ao longo dos meses de estudo, machos e fêmeas passaram em média, respectivamente, 6,0 % e 2,5% no estrato I; 40,0 % e 34,5% no estrato II; 43,9% e 52,0% no estrato III; e 10,1% e 10,9% estrato IV. As percentagens mensais dos machos nos estratos variaram de 3% a 10% no estrato I; 22% a 54% no estrato II; 29% a 64% no estrato III e; 0% a 29% no estrato IV, enquanto que, das fêmeas variou de 0% a 6% no estrato I; 18% a 54% no estrato II; 34% a 62% no estrato III; e 1% a 32% no estrato IV (Figura 02).

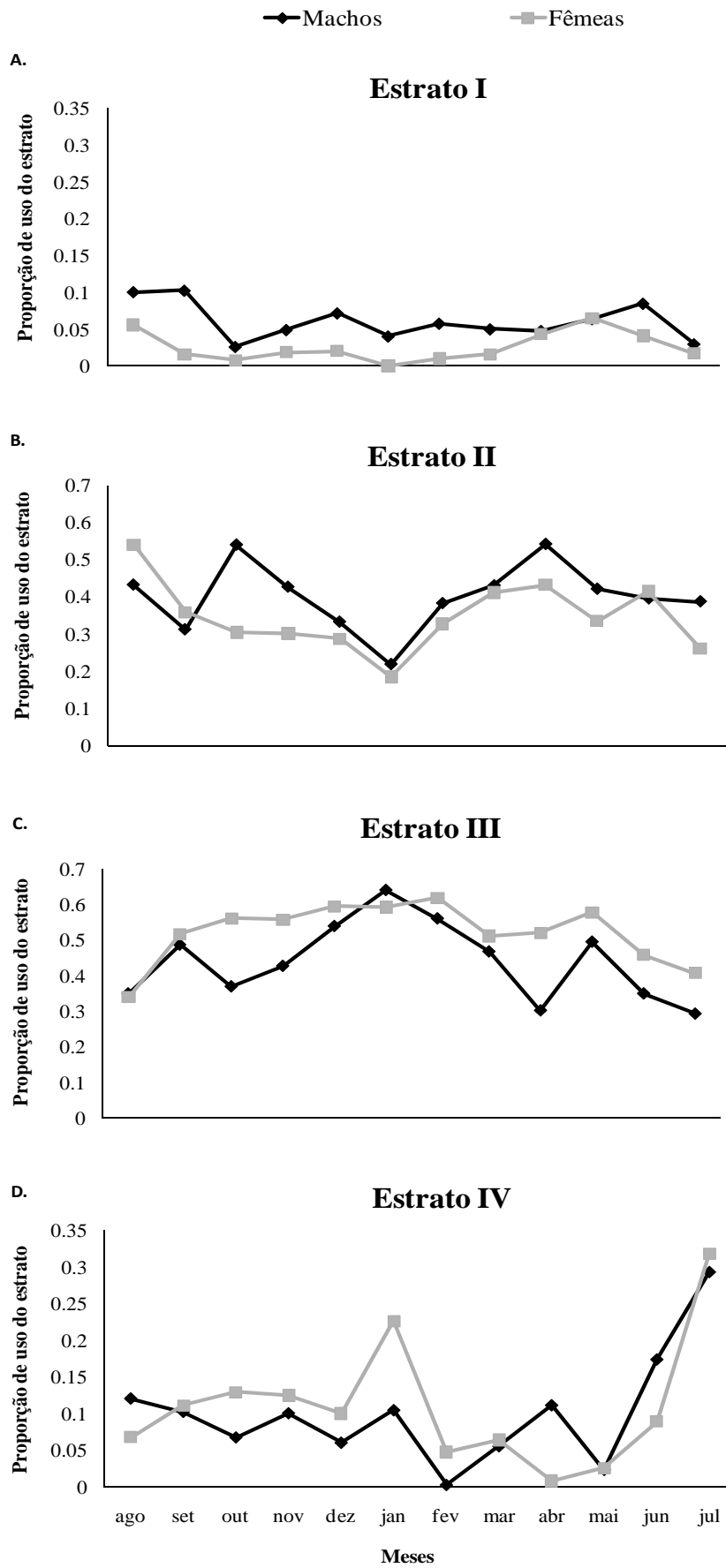


Figura 02. Proporções mensais de machos e fêmeas nos quatro estratos florestais.

Embora as proporções anuais de machos e fêmeas tenham sido similares no uso do estrato II ($40,0 \pm 8,9$ vs. $34,6 \pm 9,2$; $z = 1,88$; $n = 12$; $p > 0,06$) e do estrato IV ($10,1 \pm 7,5$ vs. $10,9 \pm 8,6$; $z = 0,78$; $n = 12$; $p > 0,43$), os machos passaram mais tempo no estrato I, do que as fêmeas ($6,0 \pm 2,5$ vs. $2,5 \pm 2,0$; $z = 2,98$; $n = 12$; $p < 0,003$), enquanto as fêmeas passaram mais tempo no estrato III do que os machos ($52,0 \pm 8,3$ vs. $43,9 \pm 10,9$; $z = 2,66$; $n = 12$; $p < 0,007$). Do mesmo modo, resultados similares a estes foram observados nas comparações entre machos e fêmeas com filhote: estrato I ($z = 2,09$; $n = 12$; $p < 0,003$), estrato III ($z = 2,66$; $n = 12$; $p < 0,007$) e machos e fêmeas sem filhote estrato I ($z = 2,98$; $n = 12$; $p < 0,003$), estrato III ($z = 2,19$; $n = 12$; $p < 0,03$). Entretanto, não houve diferenças significativas nas comparações entre as respectivas subclasses de fêmeas (Tabela 02).

Tabela 02. Média \pm desvio padrão das proporções mensais de uso dos estratos florestais pelas subclasses fêmeas com filhote e fêmeas sem filhote

Subclasse de fêmeas	Estratos Florestais			
	I	II	III	IV
Fêmeas com filhote	$2,6 \pm 2,5$	$33,7 \pm 9,4$	$52,7 \pm 9,2$	$10,9 \pm 8,6$
Fêmeas sem filhote	$2,6 \pm 18,6$	$35,8 \pm 10,7$	$51,1 \pm 9,9$	$10,4 \pm 9,8$
Z	0,71	1,01	1,09	0
n	12	12	12	12
p	0,47	0,30	0,27	1,00

* Z = valor do teste de Wilcoxon, n = 12 meses, p = nível de significância do teste estatístico.

3.1 Atividades

A maior parte dos registros do comportamento social (54%), da locomoção (53%), da alimentação (51%) e do descanso (72%) das fêmeas ocorreu entre os estratos III e IV (> 6 metros de altura). Por outro lado, apenas com relação aos registros do descanso (57%), os machos demonstraram uma preferência pela utilização destes estratos

mais altos, sendo a maioria dos registros da atividade social (52%), locomoção (52%) e alimentação (57%) dos machos ocorrendo entre os estratos I e II (0-6 metros de altura).

As médias das proporções mensais das quatro categorias de atividades avaliadas variaram significativamente entre os sexos nos estratos. Os machos passaram mais tempo do que as fêmeas socializando, locomovendo-se e alimentando-se no estrato I. Adicionalmente, passaram mais tempo que elas descansando no estrato II. Já as fêmeas alimentaram-se e descansaram mais tempo do que os machos no estrato III (Figura 02).

A condição reprodutiva das fêmeas parece influenciar as diferenças encontradas, pois, quando comparadas às atividades dos machos com cada subclasse de fêmeas, a diferença no tempo socializando no estrato I se manteve apenas com relação às fêmeas sem filhote. Por outro lado, as diferenças entre sexos na proporção de tempo descansando no estrato II e se alimentando no estrato III só foram significativas com relação à subclasse das fêmeas com filhote. No entanto, não foram encontradas diferenças significativas nas proporções de tempo gasto nas principais atividades, quando nas comparações entre as respectivas subclasses de fêmeas (Figura 02).

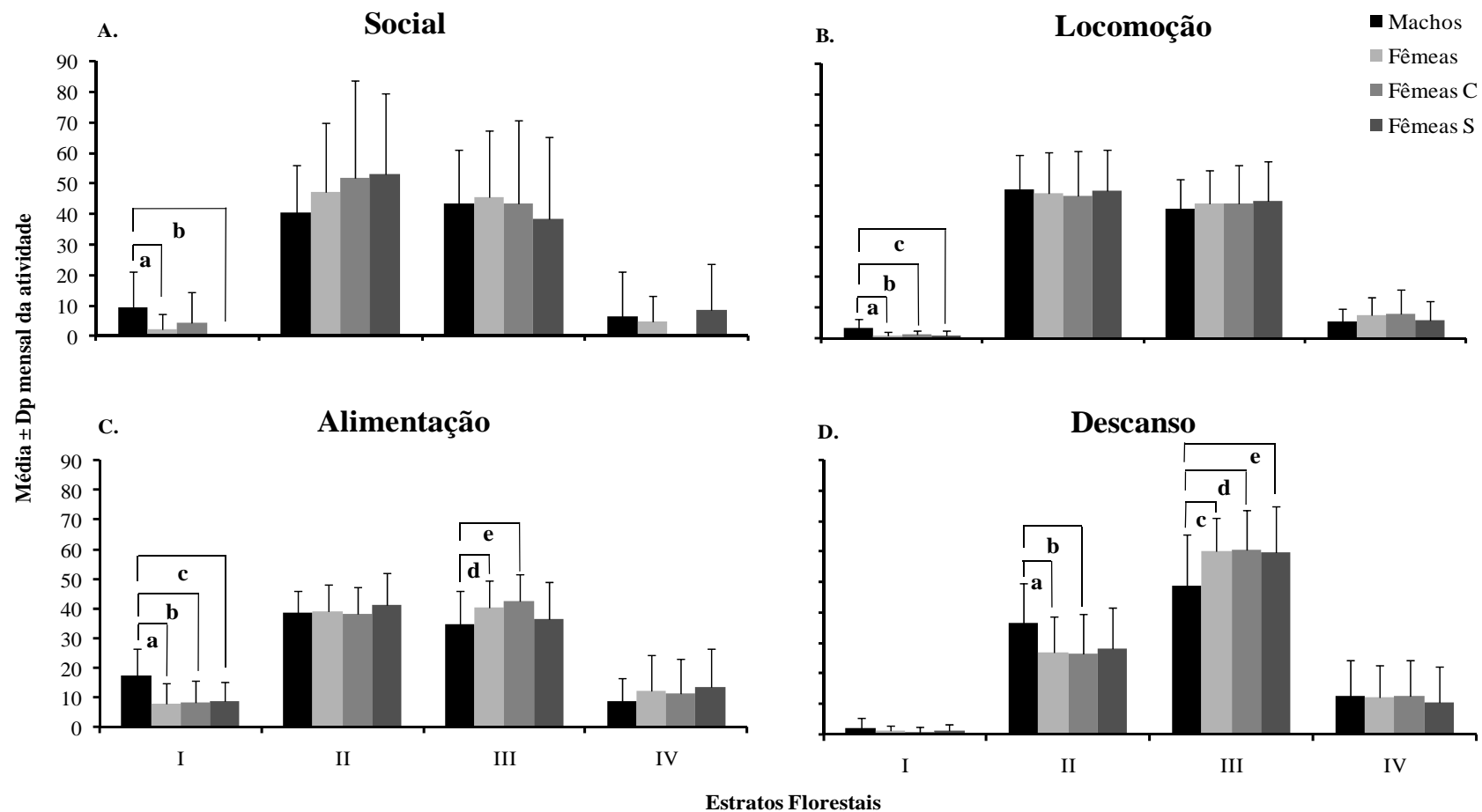


Figura 02. Média \pm desvio padrão das proporções mensais de tempo dedicado às diferentes atividades nos estratos florestais, pelas classes de machos e de fêmeas adultos e subclasses de fêmeas: Fêmeas C = fêmeas com filhote; Fêmeas S = fêmeas sem filhote. (A) comportamento social: ^a indica ($z = 2,02$; $n = 12$; $p < 0,05$), ^b indica ($z = 2,02$; $n = 12$; $p < 0,05$). (B) locomoção: ^a indica ($z = 2,84$; $n = 12$; $p < 0,004$), ^b indica ($z = 2,93$; $n = 12$; $p < 0,003$) e ^c indica ($z = 2,31$; $n = 12$; $p < 0,02$). (C) alimentação: ^a indica ($z = 3,05$; $n = 12$; $p < 0,002$), ^b indica ($z = 2,90$; $n = 12$; $p < 0,004$), ^c indica ($z = 3,05$; $n = 12$; $p < 0,002$), ^d indica ($z = 2,03$; $n = 12$; $p < 0,04$) e ^e indica ($z = 2,43$; $n = 12$; $p < 0,02$). (D) descanso: ^a indica ($z = 2,27$; $n = 12$; $p < 0,03$), ^b indica ($z = 2,11$; $n = 12$; $p < 0,04$), ^c indica ($z = 2,51$; $n = 12$; $p < 0,01$), ^d indica ($z = 2,27$; $n = 12$; $p < 0,02$) e ^e indica ($z = 2,03$; $n = 12$; $p < 0,04$).

3.2. Dieta

Embora a dieta anual seja similar entre os sexos (ver Tabacow *et al.*, 2009), a proporção de tempo da alimentação das fêmeas dedicado ao consumo de folha nova no estrato I foi significativamente menor em relação as machos (Tabela 03).

Tabela 03. Média \pm desvio padrão das proporções mensais de tempo da alimentação de machos e fêmeas dedicado ao consumo dos principais itens da dieta (folha madura, folha nova e fruto) nos estratos.

Dieta	Classes de sexo	Estratos Florestais			
		I	II	III	IV
Folhas maduras	Machos	18,4 \pm 7,7	60,0 \pm 10,9	18,6 \pm 8,5	2,4 \pm 5,2
	Fêmeas	11,5 \pm 10,9	53,9 \pm 15,9	25,0 \pm 10,4	9,6 \pm 17,5
Folhas novas	Machos	13,3 \pm 12,8 ^a	33,0 \pm 23,3	44,4 \pm 29,3	9,3 \pm 10,9
	Fêmeas	1,7 \pm 2,9	38,2 \pm 27,4	46,1 \pm 24,4	14,0 \pm 13,8
Frutos	Machos	24,7 \pm 32,6	40,1 \pm 17,9	22,7 \pm 8,8	12,5 \pm 10,9
	Fêmeas	15,8 \pm 25,8	29,8 \pm 14,3	39,7 \pm 14,3	14,7 \pm 18,2

^a Diferença significativa nas comparações da dieta entre as classes de machos vs. fêmeas ($z = 2,24$; $n = 12$; $P < 0,03$). Estes mesmos resultados foram mantidos quando comparada a dieta dos machos vs. subclasses de fêmeas (*e.g.*, comendo folha nova estrato I: machos vs. fêmeas com filhote: $z = 2,19$; $n = 12$; $p < 0,03$; machos vs. fêmeas sem filhote: $z = 2,24$; $n = 12$; $p < 0,03$).

A dieta anual das fêmeas com filhote foi similar a das fêmeas sem filhote com relação ao consumo de folhas maduras (26,6 \pm 14,2 vs. 28,0 \pm 16,7: $z = 0,31$; $n = 12$; $p > 0,75$), folhas novas (18,8 \pm 21,1 vs. 22,5 \pm 20,8: $z = 1,51$; $n = 12$; $p > 0,13$) e frutos (33,7 \pm 17,8 vs. 30,1 \pm 20,8: $z = 0,86$, $n = 12$, $p > 0,38$). No entanto, as fêmeas com filhote passaram significativamente mais tempo consumindo frutos no estrato III, do que as fêmeas sem filhote (43,8 \pm 18,2 vs. 27,3 \pm 20,2: $z = 2,66$; $n = 12$; $p < 0,007$).

4. DISCUSSÃO

Diferenças sexuais no uso do espaço vertical têm sido descritas com frequência em primatas (Rose, 1994; Remis, 1999; Vasey, 2002; Grassi, 2002; Li 2007), podendo ocorrer devido a diversos fatores. A altura dos substratos utilizados por machos com relação às fêmeas pode variar de uma espécie para outra, com machos se alimentando em níveis mais baixos, como *Cebus capucinus* (Rose, 1994), ou mais altos do que as fêmeas (e.g., *Hapalemur griseus*: Grassi, 2002 *Varecia variegata rubra*: Vasey, 2002). Na RPPN-FMA os machos de muriqui-do-norte permanecem nos estratos inferiores por mais tempo que as fêmeas. As diferenças entre sexos nas exigências de energia, provavelmente estão associadas às diferenças nos níveis de atividades observadas no uso dos estratos. Considerando que o deslocamento é assumido como uma atividade altamente custosa e que a locomoção vertical requer mais energia que o deslocamento horizontal, principalmente para os primatas de grande porte (Hanna e Schmitt, 2011), uma forma de poupar energia com o forrageio seria conservar-se por mais tempo alimentando-se e descansando nos estratos mais altos onde, supostamente, há maior disponibilidade de recursos (Couto-Santos, 2007). Assim, sem aumentar verticalmente o forrageio, as fêmeas podem otimizar a energia e compensar os gastos requeridos para a gravidez, lactação e transporte dos filhotes.

Com base nas categorias comportamentais empregadas neste estudo, diferenças no uso dos estratos para alimentação indicam que a partição de nicho entre sexos provavelmente deve ocorrer para evitar a competição e minimizar os gastos de energia com o forrageio. Muito embora as diferenças na atividade de locomoção no estrato mais baixo indiquem que os machos podem gastar mais energia aí com o forrageamento, ao utilizar diferentes estratos para alimentação, principalmente para o consumo de itens alimentares específicos como folhas novas, machos e fêmeas podem obter maiores benefícios, sem a necessidade de disputar as mesmas fontes de alimento. Rose (1994) observou segregação similar dos sexos no espaço vertical durante o forrageamento que reduz a concorrência por alimento entre os sexos em *Cebus capucinus*, mas, considera que as diferenças de comportamento encontradas podem ser também uma consequência das divergências no peso corporal. De acordo com Lemos de Sá e Glander (1993), um macho adulto de muriqui-do-norte pesa em média entre 9-10 kg e uma fêmea adulta entre 8-9 kg. Nestas condições, portanto, é pouco provável que nossos resultados sejam confundidos com diferenças sexuais de tamanho e peso corporal.

Em primatas, a competição por recursos e a necessidade de cooperação são fatores importantes que afetam os padrões de interação social e, portanto, a qualidade das relações sociais (Slater *et al.*, 2009). As diferenças no comportamento social observadas neste estudo sugerem que as divergências nos níveis de organização espacial de machos e fêmeas certamente incluem fatores sociais específicos. Os machos tipicamente são mais sociáveis, passando mais tempo do orçamento anual das atividades dedicado à socialização, do que as fêmeas ($3,5 \pm 7,0$ vs. $0,6 \pm 1,3$; Tabacow *et al.*, 2009) e isso poderia explicar as variações observadas. Curiosamente, as fêmeas sem filhotes nunca foram observadas em atividades sociais no estrato mais baixo, sendo 100% das observações ($n = 3$) envolvendo abraços de fêmeas com filhote associadas aos machos adultos. Considerando que o abraço é um comportamento social importante para manter a coesão grupal em muriqui-do-norte, é razoável admitir que as fêmeas com filhotes possam investir na incorporação de interações sociais que facilitem desenvolvimento da sociabilidade dos filhotes, conforme já observado em outros trabalhos (Strier, 2007).

A presença do filhote parece afetar o comportamento das fêmeas no uso dos estratos. Os resultados mostraram que as diferenças nas atividades de alimentação e descanso nos dois estratos intermediários (II e III) estiveram mais associadas às fêmeas que tinham filhotes dependentes de cuidado maternal. Além de ter maior disponibilidade de alimentos nutritivos, como frutos, os substratos mais altos apresentam ramificações menos espessas que podem servir de melhor apoio para os filhotes se fixarem nos períodos em eles interrompem o contato físico com a mãe. Dessa maneira, é provável que as fêmeas utilizem estratos diferenciados, que favoreçam o desenvolvimento da habilidade motora do filhote e ao mesmo tempo ofereçam mais acesso aos alimentos nutritivos que podem ser importantes, principalmente na fase do desmame. Entretanto, diferenças de requerimento energético provavelmente estão associadas aos diferentes modos de uso dos estratos observados em fêmeas. As fêmeas com filhotes passaram 17% a mais do tempo da alimentação de frutos no estrato III do que as fêmeas sem filhotes. Na maioria das espécies de primatas as fêmeas com maiores requerimentos energéticos (transportando filhotes e lactantes) tendem a gastar mais tempo na alimentação e se alimentarem em maiores proporções de itens mais energéticos, do que fêmeas que não necessitam de tanta energia (Altmann, 1984). Dessa maneira, é provável que as fêmeas com filhote gastem mais tempo nas fontes de frutos do que as outras fêmeas, como que para compensar os elevados custos energéticos

exigidos para o aleitamento combinado com o transporte do filhote. Guedes *et al.*, (2008) não encontraram diferenças no padrão de atividades das fêmeas em diferentes estágios reprodutivos, mas sugerem que o transporte do filhote pode ser energeticamente mais caro para as fêmeas de muriquis-do-norte devido ao tipo de locomoção suspensória. Por outro lado, é provável também, que as diferenças observadas entre as subclasses de fêmeas estejam relacionadas com estratégias de forrageio diferenciadas que minimizam a competição, especialmente durante o consumo de itens de alto valor energético, como frutos.

A quantidade, qualidade e a distribuição vertical das fontes de alimentos são importantes para interpretação das diferenças entre sexo no uso do espaço vertical. Grassi (2002) observou que os itens preferidos da dieta de *Haplalemur griseus* estão distribuídos uniformemente por toda a floresta e que ao focar sua alimentação em itens que ocorrem em grande abundância, os indivíduos podem minimizar o gasto de energia com disputas e agressões entre os membros do grupo. Igualmente a estes prossímios de Madagascar, a maior dependência de alimentos que estão distribuídos uniformemente, como as folhas maduras, podem liberar *Brachyteles hypoxanthus* de semelhantes confrontos impostos pela concorrência (Strier 1992b).

Por outro lado, os itens mais nutritivos (*e.g.*, frutos) estão distribuídos de forma mais heterogênea (Strier, 1991), sendo provável que a maior disponibilidade destes itens se encontre entre as copas mais altas das árvores (Houle *et al.*, 2007; Couto-Santos, 2007) e isso poderia conduzir à adaptação dos indivíduos para alimentação em locais ótimos e com menor risco de predação. Assim, além das variações na disponibilidade de recursos, a localização do potencial de ataque dos predadores poderia influenciar as diferenças entre sexos no uso dos estratos (Fragaszy, 1990; Rose, 1994; Grassi, 2002). Segundo Grassi (2002), os machos de *Hapalemur griseus* desempenham papel importante na detecção de predadores de dossel, como aves de rapina, de maneira que o comportamento antipredador dos sexos pode ser um importante preditivo da ocupação de alturas diferenciadas durante o forrageio. Em nossa área de estudo, predadores terrestres podem representar mais ameaça à fauna de primatas do que os predadores de dossel (Printes *et al.*, 1996; Bianchi e Mendes, 2007). Tipicamente, os riscos de predação são mais reduzidos para os machos em espécies que apresentam dimorfismo corporal (Fragaszy, 1990). Entretanto, suposições com base em divergências morfológicas claramente não se aplicam em primatas monomórficos, como o muriqui-do-norte. É aceitável, entretanto, que a predação desempenhe um papel

importante nos padrões comportamentais desta espécie, onde os machos supostamente são mais destemidos com relação ao perigo de predação do que as fêmeas (Tabacow, *et al.*, 2009). Aliado a isso, as baixas taxas de mortalidade observadas nos últimos anos (Strier *et al.*, 2006) sugerem que os eventos de predação são raros para o grupo de estudo (Tabacow *et al.*, 2009). Dessa maneira, sem tanta pressão de predadores, os machos podem adaptar sua alimentação para locais mais baixos e evitar a concorrência por alimentos que estão distribuídos mais irregularmente, como as folhas novas.

Além de razões ecológicas, fatores demográficos devem ser levados em consideração. O grupo de estudo quase quadruplicou em tamanho num período de 25 anos (Strier *et al.*, 2006), mas sem o correspondente aumento do habitat. Isto pode não só ter afetado sua estrutura social, pois o mesmo se apresentava como um grupo coeso e hoje se subdivide em grupos menores e mais fluidos (Strier *et al.*, 1993; Dias e Strier, 2003), mas também pode ter levado à expansão do nicho verticalmente para inclusão do uso do chão, principalmente por iniciativa dos machos (Tabacow *et al.*, 2009). Neste contexto, é possível que a expansão do nicho tenha ocorrido juntamente com a segregação dos sexos nos estratos verticais. Como os machos precisam passar pelo estrato mais baixo para chegar ao chão e depois de novo para subir, o maior uso do chão poderia ter provocado um aumento do uso do estrato mais baixo e, portanto, influenciado nas diferenças observadas entre sexos. No entanto, em apenas uma pequena porcentagem dos registros no estrato mais baixo de machos (5%) e de fêmeas (2%), os mesmos indivíduos amostrados foram seguidamente observados utilizando o chão. Dessa maneira, parece que há poucos indícios de que as diferenças entre sexo no uso do estrato mais baixo estejam associadas ao uso mais intenso do chão pelos machos.

Considerando que os muriquis-do-norte adotam estratégias de maximização de entrada de energia, como outros atelíneos (Strier 1992b), o aumento do tamanho do grupo pode ter imposto maior competição intragrupo, de maneira que as diferenças no uso do espaço vertical, incluindo o uso do chão, podem estar relacionadas com a forma como machos e fêmeas respondem às pressões impostas pelo aumento demográfico, principalmente durante a alimentação. Contudo, nossos resultados em conjunto sugerem que o comportamento dos machos em relação às fêmeas no espaço vertical deve refletir suas divergências ecológicas e energéticas, de modo que os indivíduos podem adaptar-se a estratos florestais específicos para reduzir a competição direta.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Silva B, Cunha AA, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB (2005). Population density and vertical stratification of four primate species at the Estação Biológica de Caratinga/RPPN/FMA, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Primates* 13 (Supplement): 25-29.
- Altmann J (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altmann J (1980). *Baboon Mothers and Infants*. Cambridge, Harvard University Press.
- Bianchi RC, Mendes SL (2007). Ocelot (*Leopardus pardalis*) Predation on Primates in Caratinga Biological Station, Southeast Brazil. *American Journal of Primatology* 69 (10):1173–1178.
- Boinski S (1988). Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 177–186.
- Campbell CJ, Aurelli F, Chapman CA, Ramos-Fernandez G, Matthews K, Russo SE, Suarez S, Vick L (2005). Terrestrial behavior of *Ateles* spp. *International Journal of Primatology* 26: 1039–1051.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 59–70.
- Clutton-Brock TH (1977). Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behavior in primates. In *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes* (Clutton-Brock TH, ed.), pp 539-556. London, Academic Press.

- Couto-Santos FR (2007). *Fenologia de espécies arbóreas do dossel e sub-dossel em um fragmento de mata atlântica semi-decídua em Caratinga, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Dias LG, Strier KB (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology* 24 (2): 209-221.
- Enstam KL, Isbell LA (2004). Microhabitat preference and vertical use of space by patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in relation to predation risk and habitat structure. *Folia Primatologica* 75: 70-84.
- Fragaszy DM (1990). Age and sex differences in the organization of behavior in wedge-capped capuchins, (*Cebus olivaceus*). *Behavioral Ecology* 1: 81-94.
- Garber PA (1987). Foraging Strategies Living Primates Among. *Annual Review of Anthropology* 16: 339-64.
- Grassi C (2002). Sex differences in feeding, height use, and space use in *Hapalemur griseus*. *International Journal of Primatology* 23 (3): 677-693.
- Guedes D, Young RJ, Strier KB (2008). Energetic costs of reproduction in female northern muriquis, *Brachyteles hypoxanthus* (Platyrrhini: Atelidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 25 (4): 587-593.
- Hanna JB, Schmitt D (2011). Locomotor energetics in primates: Gait mechanics and their relationship to the energetics of vertical and horizontal locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 145 (1): 43–54.
- Hoffman CL, Ruiz-Lambides AV, Davila E, Maldonado E, Gerald, MS, Maestripiéri D (2008). Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1711–1718.

- Houle A, Chapman CA, Vickery WL (2007). Intratree variation in fruit production and implications for primate foraging. *International Journal of Primatology* 28: 1197-1217.
- Houle A, Chapman CA, Vickery WL (2010). Intratree vertical variation in fruit abundance and the nature of contest competition in frugivores. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 429-441.
- Lemos de Sá RM, Glander KE (1993). Capture techniques and morphometrics for the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*, E. Geoffroy 1806). *American Journal of Primatology* 29: 145-152.
- Li Y (2007). Terrestriality and tree stratum use in a group of sichuan snub-nosed monkeys. *Primates* 48: 197-207.
- McGraw WS, Bshary R (2002). Association of terrestrial mangabeys (*Cercocebus atys*) with arboreal monkeys: Experimental evidence for the effects of reduced ground predator pressure on habitat use. *International Journal of Primatology* 23: 311-325.
- O'Brien T (1991). Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour* 41: 55-567.
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Printes RC, Guimarães CC, Strier KB (1996). Possible predation on two infant muriquis, *Brachyteles arachnoides*, at the Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. *Neotropical Primates* 4: 85-86.
- Portman O (1970). Nutritional requirements of non-human primates. In: *Feeding and Nutrition of Non-human Primates* (Harris R, ed.), pp 87–116. Academic Press, New York.

- Possamai CB, Young RJ, Oliveira RCR, Mendes SL, Strier KB (2005). Age-related variation in copulations of male northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Folia Primatologica* 76: 33-36.
- Remis MJ (1999). Tree structure and sex differences in arboreality among western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic. *Primates* 40: 383-396.
- Ren B, Zhang S, Wang L, Liang B, Li B (2001). Vertical distribution of different age-sex classes in a foraging group of sichuan golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Folia Primatologica* 72: 96-99.
- Rose LM (1994). Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology* 15: 63-82.
- Rosenberger AL, Strier KB (1989). Adaptive radiation of the ateline primates. *Journal of Human Evolution* 18: 717-750.
- Rylands AB (1996). Habitat and evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology* 38: 5-18.
- Siegel S, Castellan JNJ (2006). *Estatística não paramétrica para ciências do comportamento*. 2 ed. Artmed, Porto Alegre.
- Slater KY, Schaffner CM, Aureli F (2009). Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology* 71(1): 21-29.
- Strier KB (1986). The behavior and ecology of the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy, 1806). PhD thesis, Cambridge University of Harvard.

- Strier KB (1987). Activity budgets of woolly spider monkeys, or miquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology* 13: 385-395.
- Strier KB (1989). Effects of patch size on feeding associations in miquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folia Primatologica* 52: 70-77.
- Strier KB (1990). New world primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or miqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 11: 7-19.
- Strier KB (1991). Diet in one group of woolly spider monkeys, or miquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology* 23: 113-126.
- Strier KB (1992a). Causes and consequences of nonaggression in the woolly spider monkey, or miqui (*Brachyteles arachnoides*). *Aggression and peacefulness in humans and other primates* (Silvenberg J, Gray P, eds.), pp 100-116. Oxford University Press, New York.
- Strier KB (1992b). Atelinae Adaptations: Behavioral Strategies and Ecological Constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4): 515-524.
- Strier KB (1999). Predicting primate responses to "stochastic" demographic events. *Primates* 40: 131-142.
- Strier KB (2007). *Faces na Floresta*. Rio de Janeiro: Preserve Miqui. 190 pp.
- Strier KB (2010). Long-term field studies: positive impacts and unintended consequences. *American Journal of Primatology* 72: 772-778.
- Strier KB, Ziegler TE (2000). Lack of pubertal influences on female dispersal in miqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Animal Behaviour* 59: 849-860

- Strier KB, Boubli JP (2006). A History of long-term research and conservation of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/RPPN-FMA. *Primate Conservation* 20: 53-63.
- Strier KB, Mendes FDC, Rimoli J, Rimoli A (1993). Demography and social structure of one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 14: 513-526.
- Strier KB, Mendes, SL, Santos, RR (2001). Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology* 55: 87-100.
- Strier KB, Boubli JP, Possamai CB, Mendes SL (2006). Population demography of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at Estação Biológica de Caratinga Reserve Particular do Patrimônio Natural-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 180-237.
- Symington MM (1990). Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology* 11: 47-61.
- Tabacow FP, Mendes SL, Strier KB (2009). Spread of a terrestrial tradition in an arboreal primate. *American Anthropologist* 111: 238-249.
- Vasey N (2002). Niche separation in *Varecia variegata rubra* and *Eulemur fulvus albifrons*: II. intraspecific patterns. *American Journal of Physical Anthropology* 118: 169-183.
- Xiang Z, Huo Z, Xiao R, Quan R, Grueter CC (2009). Terrestrial behavior and use of forest strata in a group of black-and-white snub-nosed monkeys *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet. *Current zoology* 55: 180-187.
- Zhang P., Li B., Watanabe, K. (2006). Use of forest strata by sichuan snub-nosed monkeys *Rhinopithecus roxellana* in spring and winter in qinling mountains, China *Acta Zoologica Sinica* 52(3): 429-436.