

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE

***Callicebus bernhardi* EM UM FRAGMENTO FLORESTAL**

EM RONDÔNIA, BRASIL

Karine Galisteo Diemer Lopes

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429 Fone: (051) 320-3500 - Fax: (051) 339-1564

CEP 90619-900 Porto Alegre – RS, Brasil

2016

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE
Callicebus bernhardi **EM UM FRAGMENTO FLORESTAL**
EM RONDÔNIA, BRASIL

Karine Galisteo Diemer Lopes

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2016

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	iv
AGRADECIMENTOS	v
RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
APRESENTAÇÃO	1
REFERÊNCIAS	4
CAPÍTULO 1	7
RESUMO	8
INTRODUÇÃO	9
MATERIAIS E MÉTODOS	11
RESULTADOS	21
DISCUSSÃO	26
AGRADECIMENTOS	29
REFERÊNCIAS	29
CAPÍTULO 2	35
AMBIENT TEMPERATURE AND HUMIDITY MODULATE THE BEHAVIOURAL THERMOREGULATION OF A SMALL ARBOREAL MAMMAL	36
ABSTRACT	37
1. INTRODUCTION	38
2. METHODS	41
2.1 STUDY SITE	41
2.2 STUDY GROUP	42
2.3 RESEARCH PROTOCOL	42
2.4 DATA ANALYSIS	44
2.5 ETHICS STATEMENT	46
3. RESULTS	46
4. DISCUSSION	47
ACKNOWLEDGMENTS	50
LITERATURE CITED	51
LIST OF FIGURES	56
HIGHLIGHTS	62
SUPPLEMENTARY MATERIAL ONLINE	63

DEDICATÓRIA



Dedico essa dissertação aos zogue-zogues que acompanhei e com os quais muito aprendi, por terem permitido que eu fizesse parte da sua rotina e terem tornado os dias de campo algo extremamente divertido.

AGRADECIMENTOS

A Deus, em todas as suas formas, pelos momentos em que precisei de fé e serenidade para concluir esse trabalho.

Ao meu orientador, por toda a confiança que depositou no meu trabalho, pela paciência e por todos os anos de ensinamentos e amizade.

Aos meus pais, Mauro e Marina, por todo amor e apoio que sempre me deram. Obrigada por terem participado comigo e por terem me amparado em todos os momentos dessa dissertação, desde o momento em que decidi ir para Rondônia, até os momentos finais de estresse com a escrita do trabalho. Agradeço ao meu pai pela ajuda valiosa em campo, e à minha mãe por ter tentado corajosamente.

À minha irmã, Carolina, por ser minha melhor amiga, minha parceira e por ter me divertido com medo de “aranhas ferozes” no dia em que tentou me ajudar em campo.

A toda minha família, vó, vô, tios, tias e primos, por todo o apoio que dão ao meu trabalho, por mais que muitas vezes não entendam “essa vontade de estar no mato”. Obrigada por todo o carinho e compreensão de vocês!

Aos zogue-zogues que acompanhei e com os quais tanto aprendi, por terem me aceitado no grupo e permitido que eu participasse da sua rotina.

À minha amiga Maria Eduarda, por ter me ajudado a encontrar a calma e a tranquilidade nos momentos em que eu estava “surtando” e por me fazer rir, mesmo quando eu estava longe. Por ter acreditado nesse trabalho sempre, mesmo quando eu não achava que ia conseguir.

Às minhas amigas Isabel e Renata, por terem me “roubado” da dissertação e terem feito com que me distraísse quando eu mais precisei. Obrigada por sempre acreditarem no meu trabalho e por me apoiarem em todos os momentos.

Às minhas amigas Vívian, Manuelle, Raylane e Amanda, por sempre estarem do meu lado nos momentos bons ou ruins e por compreenderem minha distância nos últimos meses, mesmo que ainda achem engraçado trabalhar com macacos.

Aos colegas e amigos Gabriela Pacheco Hass, Fabiane Muller, Anamélia de Souza Jesus, Daniel Vilasboas Slomp, Pedro Bencke Ermel da Silva pelos momentos divertidos que tivemos no Laboratório de Primatologia e pelas contribuições para a dissertação.

À Rhaysa Ávila Trindade, pela amizade e pelos momentos de descontração tão importantes ao longo do mestrado, por me apoiar nos momentos difíceis da dissertação e por contribuir para este trabalho.

À Danielle Camaratta, por todas as conversas inspiradoras que tivemos ao longo desses dois anos.

Ao amigo Fabiano Peres Menezes, por todos os cafés e conversas divertidas que me distraíram e me ajudaram a terminar esse trabalho.

Ao amigo Ítalo Mourthé, pelas contribuições a essa dissertação e pela valiosa ajuda com o R.

Ao amigo Óscar M. Chaves, pelas sugestões a esse trabalho e por ter tido a paciência de me levar a campo para me ensinar o método da fenologia.

À Monique Costa de Camargo e Paula Miranda Grison Azevedo pela ajuda na identificação e triagem de invertebrados.

À Erika Patrícia Quintino, por ter me recebido em Rondônia, por toda a amizade, por toda a ajuda em campo no início desse trabalho e por todo o apoio que me deu.

À Salete Bergamin Quintino, por ter aberto as portas da sua casa para mim e para minha família, por ter sido como uma segunda mãe no período em que morei em Rolim de Moura e por toda amizade e carinho durante minha estadia lá.

À Bruna Quintino, por ter sido como uma irmã e por toda a ajuda no trabalho de campo.

Ao Leandro Cordeiro Aredes, por ter me recebido em sua casa e por ter me emprestado a Erika para que ela fosse a campo comigo em 2014.

Ao Marcus Vinícius Quintino, por toda a ajuda que me deu com o Uno Véio.

Às famílias Bergamin, Quintino e Cordeiro, por terem me recebido tão bem, diminuindo a saudade que eu sentia de casa.

À família Pivolio, por ter permitido que eu realizasse a pesquisa na sua propriedade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado, sem a qual esse trabalho não teria sido possível.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de Produtividade em Pesquisa (Proc. nº 303306/2013-0) a Júlio César Bicca-Marques.

Ao auxílio PROEX via PPG-Zoologia pelo pagamento das passagens aéreas até Rondônia.

RESUMO

Os zogue-zogues (*Callicebus*) são conhecidos por sua associação com ambientes florestais secundários e antropizados. Apesar da grande diversidade do gênero, pouco se sabe sobre a ecologia e o comportamento da maioria das espécies. Essa pesquisa relata os resultados do primeiro estudo sobre a ecologia e o comportamento do zogue-zogue-do-Príncipe-Bernhard (*Callicebus bernhardi*). Um grupo de quatro indivíduos (um macho adulto, uma fêmea adulta, um macho jovem e uma fêmea jovem) habitante de um fragmento florestal de 2,3 ha em Rolim de Moura, Rondônia, foi acompanhado durante 13 períodos amostrais de sete dias (total=90 dias) entre março e setembro de 2015. Os períodos de março a maio e setembro corresponderam à época chuvosa e o de junho a agosto, à época seca. O comportamento foi registrado pelo método de varredura instantânea. A disponibilidade de alimentos foi estimada a partir de levantamentos florísticos, fenológicos e de invertebrados realizados a cada duas semanas logo antes da coleta de dados comportamentais. Um total de 20.023 registros foi obtido em 1.010 h de observação. O descanso foi o comportamento mais frequente (45,2%), seguido pela locomoção (28,5%), alimentação (17,4%) e comportamentos sociais (7,5%). A dieta do grupo foi predominante frugívora (78% dos registros de alimentação), complementada com flores (6%), folhas (5,9%), invertebrados (4,5%) e sementes (1%). O padrão de atividades e a composição da dieta variaram ao longo do estudo. O comportamento dos zogue-zogues durante o descanso foi condizente com uma estratégia comportamental de termorregulação. Os animais descansaram principalmente sentados (62%), mas aumentaram o uso de posturas de descanso dissipadoras de calor com o aumento da temperatura ambiente. Além disso, a temperatura ambiente influenciou o microhabitat de descanso, afetando a altura na copa e a exposição dos animais ao sol. Concluimos que *C. bernhardi* habitante de um pequeno fragmento florestal apresenta padrão de atividades e dieta semelhantes a outras espécies do gênero e usa estratégias comportamentais de termorregulação para evitar o superaquecimento corporal semelhantes às observadas em outros primatas sob altas temperaturas ambiente.

Palavras-chave: zogue-zogue, padrão de atividades, dieta, termorregulação comportamental, frugivoria, sazonalidade.

ABSTRACT

Titi monkeys (*Callicebus*) are well-known for their secondary and anthropogenic forest environments. However, there is scanty information on the ecology and behavior of most species. This study reports the results of the first study on the ecology and behavior of the Prince Bernhard's titi monkey (*Callicebus bernhardi*). A group composed of four individuals (an adult male, an adult female, a young male, and a young female) inhabiting a forest fragment of 2.3 ha in Rolim de Moura, Rondônia, Brazil, was followed for thirteen 7-day sampling periods (total=90 days and 1,010 hours of observation) from March to September 2015. The study covered both the rainy (March-May and September) and the dry (June-August) season. The behavior was recorded by the instantaneous scan sampling method, resulting in 20,023 records. Food availability was estimated based on an overall floristic survey together with data from phenologic and invertebrate surveys conducted every two weeks immediately before each behavioral sampling period. Resting was the most frequent behavior (45.2%), followed by moving (28.5%), feeding (17.4%), and social behaviors (7.5%). The diet was predominantly frugivorous (78% of feeding records), supplemented with flowers (6%), leaves (5.9%), invertebrates (4.5%) and seeds (1%). The activity budget and diet composition varied during the study. The behavior of titi monkeys during resting was consistent with a behavioral thermoregulation strategy. Sitting was the primary resting posture (62%), but the titis increased the use of heat dissipating postures with increasing air temperature. Additionally, air temperature influenced microhabitat selection, affecting the animals' height in the canopy and their exposure to sunshine. We conclude that *C. bernhardi* inhabiting a small forest fragment shows an activity budget and diet similar to other titi monkey species and uses behavioral thermoregulation strategies to avoid body overheating similar to those recorded for other primates experiencing high ambient temperature.

Keywords: titi monkeys, activity budget, diet, behavioral thermoregulation, frugivory, seasonality.

APRESENTAÇÃO

A perda, degradação e fragmentação do habitat são consideradas as maiores ameaças à biodiversidade (Saunders et al. 1991; Fahrig 2003). Os primatas, especialmente as espécies arborícolas, são apontados como um dos grupos mais afetados por essas alterações no ambiente (Cowlshaw & Dunbar 2000) e sua permanência em fragmentos depende da sua capacidade em adaptar a dieta e o padrão de atividades aos ambientes modificados (Bicca-Marques 2003).

Na região Neotropical, as espécies de *Callicebus* (popularmente conhecidas como zogue-zogues, guigós ou sauás) são consideradas tolerantes a florestas secundárias, pois são frequentemente encontradas nesses ambientes (van Roosmalen et al. 2002). A ocorrência desses animais em matas secundárias e antropizadas pode estar relacionada com suas áreas de vida geralmente pequenas (normalmente inferiores a 25 ha), a dieta variada e flexível (Bicca-Marques & Heymann 2013; Ferrari et al. 2013) e o fato de normalmente utilizarem os estratos mais baixos da floresta durante seu período ativo (Wright 1989; Youlatos & Pozo-Rivera 1999).

Atualmente são reconhecidas 34 espécies de *Callicebus* (Vermeer e Tello-Alvarado 2015) divididas em cinco grupos (*cupreus*, *donacophilus*, *moloch*, *personatus* e *torquatus*) e distribuídas nas bacias dos rios Amazonas e Orinoco, na região do Chaco, nas florestas secas do Paraguai e Bolívia e na Mata Atlântica (van Roosmalen et al. 2002). Os zogue-zogues pesam entre 1 e 2 kg quando adultos (Hershkovitz 1988; Smith & Jungers 1997), são animais monogâmicos e os grupos geralmente são compostos por um casal de adultos e sua prole.

Apesar desses animais serem estudados desde a década de 1960, a literatura sobre *Callicebus* ainda é escassa (Bicca-Marques & Heymann 2013). Por exemplo, não existem informações básicas sobre a ecologia, o comportamento e a organização social da maioria

das espécies do gênero, dificultando a compreensão sobre como esses animais podem ser afetados pela fragmentação e pela alteração dos habitats. Contudo, os trabalhos realizados em fragmentos florestais e florestas secundárias relataram que o padrão de atividades e a dieta dos grupos é semelhante aos dos animais habitantes de áreas contínuas (*Callicebus personatus*, Kinzey & Becker 1983; *Callicebus coimbrai*, Souza-Alves et al. 2011; *Callicebus oenanthe*, DeLuycker 2012; *Callicebus cupres*, Kulp & Heymann 2015). De fato, o comportamento e a ecologia de *Callicebus* tem se mostrado pouco variáveis entre as espécies do gênero, apesar da sua grande diversidade. O orçamento de atividades diário é geralmente dominado pelo descanso, seguido pela alimentação e locomoção. As interações sociais correspondem geralmente a 10% do período de atividades (Bicca-Marques & Heymann 2013). A dieta de *Callicebus* spp. é principalmente frugívora, sendo complementada com outros itens, tais como folhas, sementes e invertebrados (Norconk 2007). Os zogue-zogues costumam utilizar árvores, cipós, epífitas e parasitas como fontes de alimento. As árvores exploradas em geral são de pequeno porte [altura <20 m e diâmetro da copa <10 m] (Bicca-Marques & Heymann 2013).

A contribuição mensal de cada item alimentar varia entre as espécies do gênero e está relacionada com uma estratégia para driblar a escassez de frutos durante a estação seca (Caselli & Setz 2011; Souza-Alves et al. 2011; Santos et al. 2012). As folhas foram o segundo item mais consumido por *Callicebus brunneus* (Crandlemire-Sacco 1988), *C. personatus* (Kinzey & Becker 1993) e *C. discolor* (Youlatos & Pozo-Rivera 1999), mas esses trabalhos não relataram variações sazonais na dieta. Por outro lado, *Callicebus brunneus* (Wright 1989) e *C. coimbrai* (Souza-Alves et al. 2011) aumentaram o consumo de folhas no período de baixa disponibilidade de frutos, enquanto para *C. lugens* (Palacios et al. 1997) e *C. melanochir* (Heiduck 1997) as sementes foram o principal complemento da dieta. *Callicebus oenanthe* (DeLuycker 2012) aumentou o consumo de invertebrados

e *C. nigrifrons* complementou a dieta com folhas (Caselli & Setz 2011) e sementes (Santos et al. 2012) no período de escassez de frutos.

A espécie *Callicebus bernhardi* foi descrita por van Roosmalen et al. (2002) e não existem trabalhos sobre seu comportamento ou ecologia até o presente momento. van Roosmalen et al. (2002) estimaram que a ocorrência da espécie estava restrita ao interflúvio dos rios Ji-Paraná, Madeira e Aripuanã-Roosevelt. Porém, Monção et al. (2008) e Quintino & Bicca-Marques (2013) expandiram essa distribuição para os municípios de Pimenta Bueno, Cacoal, Alto Alegre dos Parecis e Rolim de Moura a oeste do rio Ji-Paraná no estado de Rondônia. A falta de estudos sobre *C. bernhardi* não permite afirmar se a espécie se comporta como as demais do gênero.

Para preencher essas lacunas, um estudo sobre a ecologia e o comportamento de *C. bernhardi* foi realizado com um grupo de quatro indivíduos habitantes de um fragmento florestal em Rolim de Moura, Rondônia, entre março e setembro de 2015. Os resultados dessa pesquisa são apresentados em dois capítulos redigidos na forma de manuscritos. O primeiro manuscrito, formatado de acordo com as normas da revista *International Journal of Primatology*, descreve o padrão de atividades e a dieta do grupo e sua relação com a variação sazonal na oferta de recursos decorrente das épocas chuvosa e seca na região. Nesse manuscrito, consideramos apenas 12 períodos amostrais (março a agosto de 2015) para padronizar o esforço entre os períodos chuvoso e seco. O segundo manuscrito, redigido segundo as normas da revista *Journal of Thermal Biology*, aborda o uso de estratégias comportamentais de termorregulação.

REFERÊNCIAS

- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In L. K. Marsh (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and conservation* (pp. 283-303). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Bicca-Marques, J. C., & Heymann, E. W. (2013). Ecology and behavior of titi monkeys (genus *Callicebus*). In A. Barnett, L. M. Veiga, S. F. Ferrari, M. Norconk (Eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis, and Uacaris* (pp. 196-207). Cambridge: Cambridge University Press.
- Caselli, C. B., & Setz, E. Z. F. (2011). Feeding ecology and activity pattern of black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*) in a semideciduous tropical forest of Southern Brazil. *Primates*, 52, 351-359.
- Cowlishaw, G., & Dunbar, R. I. M. (2000). *Primate Conservation Biology*. Chicago: Chicago University Press. 498 pp.
- Crandlemire-Sacco, J. (1988). An ecological comparison of two sympatric primates: *Saguinus fuscicollis* and *Callicebus moloch* of Amazonian Peru. *Primates*, 29, 465-475.
- DeLuycker, A. M. (2012). Insect prey foraging strategies in *Callicebus oenanthe* in northern Peru. *American Journal of Primatology*, 74, 450-46.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Ferrari, S. F., Boyle, A. S., Marsh, L. K., et al. (2013). The challenge of living in fragments. In A. Barnett, L. M. Veiga, S. F. Ferrari, & M. Norconk (Eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis, and Uacaris* (pp. 350-358). Cambridge: Cambridge University Press.

- Hershkovitz, P. (1988). Origin, speciation, and distribution of South American titi monkeys, genus *Callicebus* (family Cebidae, Platyrrhini). *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 140, 240-272.
- Heiduck, S. (1997). Food choice in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*): Selectivity or opportunism? *International Journal of Primatology*, 18, 487-502.
- Kinzey, W. G., & Becker, M. (1983). Activity pattern of the masked titi monkey, *Callicebus personatus*. *Primates*, 24, 337-343.
- Kulp, J., & Heymann, E. W. (2015). Ranging, activity budget, and diet composition of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*) in primary forest and forest edge. *Primates*, 56, 273-278.
- Monção, G. R., Selhorst, V., & Soares-Filho, J. A. R. (2008). Expansão da distribuição geográfica de *Callicebus bernhardi* a oeste do rio Ji-Paraná, estado de Rondônia, Brasil. *Neotropical Primates*, 15, 67-68.
- Norconk, M. A. (2007). Sakis, uakaris, and titi monkeys: Behavioral diversity in a radiation of primate seed predators. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. K. Bearder (Eds.) *Primates in Perspective* (pp. 123-138). New York: Oxford University Press.
- Palacios, E., Rodríguez, A., & Defler, T. R. (1997). Diet of a group of *Callicebus torquatus lugens* (Humboldt, 1812) during the annual resource bottleneck in Amazonian Colombia. *International Journal of Primatology*, 18, 503-522.
- Quintino, E. P., & Bicca-Marques, J. C. (2013). Ocurrence of *Callicebus bernhardi* em Rolim de Moura, Rondônia, Brasil. *Neotropical Primates*, 20, 62-63.
- Santos, G. P., Galvão, C., & Young, R. J. (2012). The diet of wild black-fronted titi monkeys *Callicebus nigrifrons* during a bamboo masting year. *Primates*, 53, 265-272.

- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5, 18-32.
- Smith, R. J., & Jungers, W. L. (1997). Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution*, 32, 523-559.
- Souza-Alves, J. P., Fontes, I. P., Chagas, R. R. D., & Ferrari, S. F. (2011). Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology*, 73, 1199-1209.
- van Roosmalen, M. G. M., van Roosmalen, T., & Mittermeier, R. A. (2002). A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotropical Primates*, 10, 1-52.
- Vermeer, J., & Tello-Alvarado, J. C. (2015). The distribution and taxonomy of titi monkeys (*Callicebus*) in Central and Southern Peru, with the description of a new species. *Primate Conservation*, 29, 9-29.
- Wright, P. C. (1989). The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human Evolution*, 18, 635-658.
- Youlatos, D., & Pozo-Rivera, W. (1999). Preliminary observations on the songo songo (dusky titi monkey, *Callicebus moloch*) of northeastern Ecuador. *Neotropical Primates*, 7, 45-46.

1 **Capítulo 1**

2
3 **Orçamento de atividades e dieta de um grupo de**
4 **zogue-zogues (*Callicebus bernhardi*) em um fragmento florestal**

5 Karine Galisteo Diemer Lopes & Júlio César Bicca-Marques

6 Laboratório de Primatologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul,

7 Brasil

8
9
10
11
12 Manuscrito formatado segundo as normas do periódico International Journal of
13 Primatology

14
15
16
17
18
19 Correspondência: Karine Galisteo Diemer Lopes; Faculdade de Biociências,
20 Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga, 6681 Prédio 12 a,
21 Porto Alegre, RS 90619-900, Brasil, karine.galisteo@acad.pucrs.br,

22 (55) (51) 99346.0070.

26 **RESUMO**

27

28 A disponibilidade de alimentos varia ao longo do ano nas florestas tropicais, obrigando
29 os consumidores a adotarem estratégias que permitam a sua sobrevivência durante os
30 períodos de baixa disponibilidade dos recursos preferidos. A fragmentação e a degradação
31 do habitat podem agravar os efeitos dessa sazonalidade ao provocarem alterações na
32 composição florística dos remanescentes. Conseqüentemente, a permanência de animais
33 em pequenos fragmentos depende de sua capacidade de adaptação a essas alterações. Esse
34 trabalho aborda o orçamento de atividades e a composição da dieta de *Callicebus*
35 *bernhardi* habitante de um fragmento florestal de 2,3 ha em Rolim de Moura, Rondônia,
36 Brasil. Um grupo social composto por quatro indivíduos foi acompanhado entre março e
37 agosto de 2015 (=929 h de observação). Os registros comportamentais foram obtidos pelo
38 método da varredura instantânea. A disponibilidade de alimentos de origem vegetal e
39 animal foi estimada pelo acompanhamento fenológico de 304 árvores, arbustos e cipós e
40 com o uso de armadilhas para invertebrados. O orçamento de atividades foi dominado
41 pelo descanso (45,2%), seguido pela locomoção (28,5%), alimentação (17,4%) e
42 comportamentos sociais (7,5%). A dieta foi composta principalmente por frutos (78,0%
43 dos registros de alimentação) e complementada principalmente com flores (6,0%), folhas
44 (5,9%), invertebrados (4,5%) e sementes (1,0%). O orçamento de atividades e a
45 composição da dieta variaram entre as épocas chuvosa e seca em resposta à
46 disponibilidade dos recursos preferidos. O grupo apresentou um orçamento de atividades
47 e composição da dieta similar ao das outras espécies de *Callicebus* estudadas em
48 fragmentos e florestas contínuas.

49

50 **Palavras-chave:** frugivoria, sazonalidade, restrição de habitat, Amazônia

51

52 INTRODUÇÃO

53 Os ambientes tropicais apresentam uma sazonalidade geralmente caracterizada
54 por épocas chuvosas e secas que afetam a disponibilidade de recursos alimentares para os
55 consumidores devido à influência do estresse hídrico na produtividade vegetal (van
56 Schaik e Pfannes 2005). Nas florestas tropicais, por exemplo, a abundância de frutos
57 (Zimmerman et al. 2007) e insetos (Fowler et al. 1993) tende a ser menor nos períodos de
58 seca.

59 Os primatas são bons modelos para estudar as estratégias comportamentais
60 empregadas para solucionar os desafios resultantes dessa oscilação na oferta de alimentos
61 por explorarem recursos que variam em sua disponibilidade espacial e temporal
62 (Hemingway e Bynum 2005). Nesse sentido, muitos primatas aumentam o consumo de
63 “fallback foods” - itens de menor qualidade energética e mais abundantes no ambiente
64 (Marshall et al. 2009) - durante os períodos de baixa disponibilidade de alimentos
65 preferidos. Diversos itens podem atuar como “fallback foods”, como folhas (*Gorilla*
66 *gorilla*: Doran-Sheehy et al. 2009; *Ateles geoffroyi*: Chaves et al. 2011) e líquens
67 (*Rhinopithecus bieti*: Grueter et al. 2009). As alterações sazonais na composição da dieta
68 também podem promover modificações no orçamento de atividades. Por exemplo,
69 enquanto algumas espécies aumentam o tempo dedicado ao descanso quando a dieta é
70 pobre em energia (*Ateles geoffroyi*: Chaves et al. 2011), outras aumentam o tempo de
71 alimentação a fim de compensar a ingestão de recursos menos energéticos (*Rhinopithecus*
72 *bieti*: Grueter et al. 2013).

73 Os efeitos dessa sazonalidade podem ser mais severos para os primatas habitantes
74 de áreas reduzidas e degradadas, pois as alterações na composição florística tendem a
75 causar uma diminuição na oferta de recursos alimentares (Arroyo-Rodríguez e
76 Mandujano 2006). Essa diminuição deve-se ao fato da densidade das árvores de grande

77 porte, as quais fornecem a maior parte dos alimentos para muitos primatas, ser menor em
78 pequenos fragmentos (Chapman et al. 1992). Por outro lado, em matas secundárias e
79 fragmentos florestais a densidade de lianas (Arroyo-Rodríguez e Mandujano 2006) e a
80 abundância de insetos (Fowler et al. 1993) tende a ser maior. Assim, a permanência dos
81 animais em ambientes alterados depende da sua capacidade de lidar com essas mudanças.
82 Adaptações na dieta podem incluir a diversificação dos itens alimentares, como o
83 consumo de espécies exóticas. Em pequenos fragmentos, espécies cultivadas são um
84 importante recurso para os bugios (*Alouatta* spp.), compensando a ausência de espécies
85 nativas nesses ambientes (Bicca-Marques e Calegari-Marques 1994; Chaves e Bicca-
86 Marques 2013, 2017).

87 Na região neotropical, os zogue-zogues (*Callicebus* spp.) são primatas
88 considerados tolerantes a florestas secundárias, fragmentadas e antropizadas, pois são
89 frequentemente encontrados em ambientes desse tipo (van Roosmalen et al. 2002; Bicca-
90 Marques e Heymann 2013). Porém, pouco se conhece sobre a ecologia e o
91 comportamento da maioria das espécies, tanto em florestas contínuas e conservadas
92 quanto em fragmentos florestais.

93 *Callicebus* é o gênero mais diverso dentre os primatas neotropicais, sendo
94 reconhecidas atualmente 34 espécies (Vermeer e Tello-Alvarado 2015; veja proposta de
95 separação dos zogue-zogues em três gêneros: Byrne et al. 2016) distribuídas nas bacias
96 dos rios Amazonas e Orinoco, na região do Chaco, nas florestas secas do Paraguai e
97 Bolívia e na Mata Atlântica (van Roosmalen et al. 2002). Apesar dessa diversidade
98 taxonômica e ampla distribuição por diferentes biomas, os zogue-zogues parecem
99 apresentar uma história natural pouco variável, mesmo em fragmentos florestais e matas
100 secundárias (Souza-Alves et al. 2011; Kulp e Heymann 2015). O orçamento de atividades
101 dos zogue-zogues é dominado pelo descanso. O tempo investido em locomoção e

102 alimentação é similar e os comportamentos sociais são os menos frequentes (Bicca-
103 Marques e Heymann 2013).

104 A dieta dos zogue-zogues é principalmente frugívora e complementada com
105 folhas, sementes e/ou invertebrados (Wright 1989; Palacios et al. 1997; Caselli e Setz
106 2011). Semelhante ao encontrado para outros primatas, a contribuição dos itens
107 alimentares dos zogue-zogues varia ao longo do ano em resposta à sazonalidade na
108 disponibilidade de frutos. Durante períodos de escassez de frutos maduros, *C. lugens*, *C.*
109 *melanochir* e *C. nigrifrons* aumentam o consumo de sementes de frutos imaturos
110 (Heiduck 1997; Palacios et al. 1997; Caselli e Setz 2011; Santos et al. 2012). A última
111 espécie também aumenta o consumo de partes vegetativas (Caselli e Setz 2011). Por outro
112 lado, as folhas são um recurso importante nas épocas de baixa disponibilidade de frutos
113 para *C. brunneus* (Wright 1988) e *C. coimbrai* (Souza-Alves et al. 2011), enquanto *C.*
114 *oenanthe* complementa a dieta principalmente com invertebrados (DeLuycker 2012).

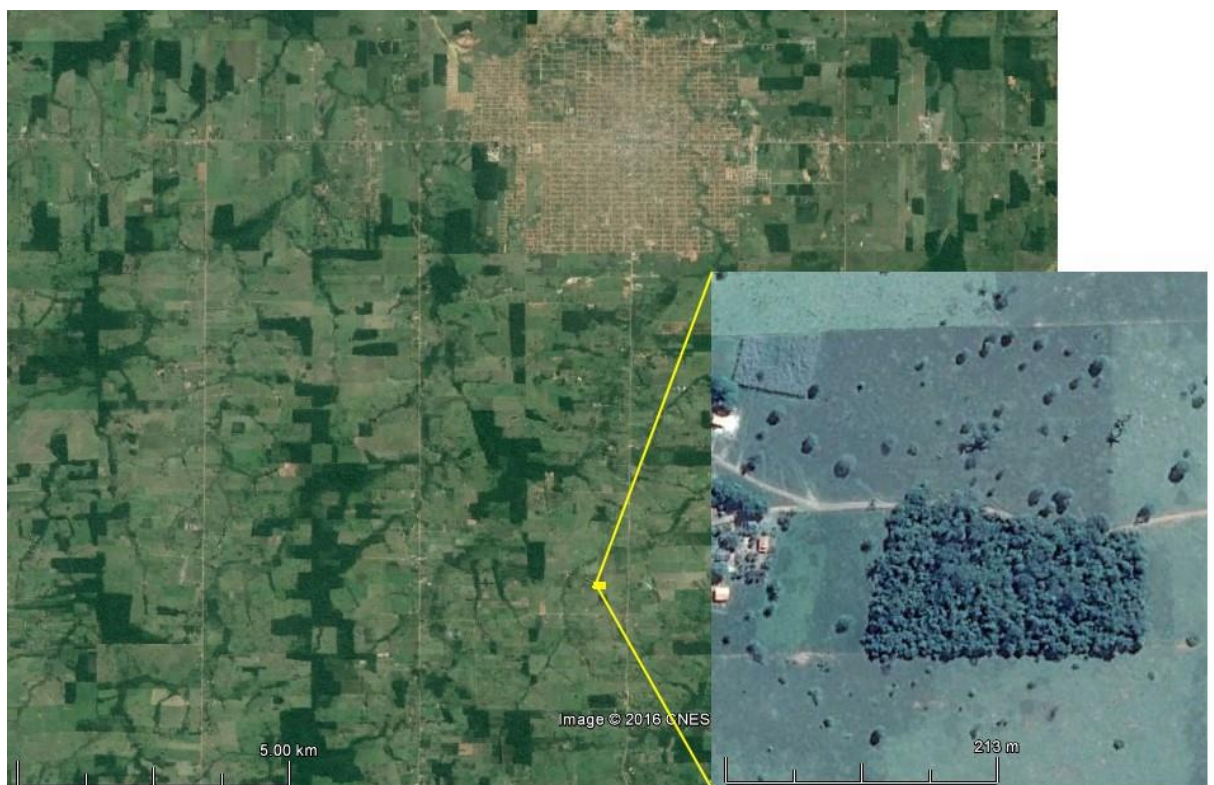
115 A carência de estudos sobre *Callicebus* spp., especialmente sobre as espécies
116 amazônicas habitantes de fragmentos florestais, não permite saber como esses animais
117 podem ser afetados por essas alterações no ambiente. Essa é a situação de *C. bernhardi*,
118 descrita por van Roosmalen, van Roosmalen e Mittermeier em 2002. A presente pesquisa
119 é a primeira a investigar a ecologia e o comportamento de *C. bernhardi*. Especificamente,
120 ela visou descrever o orçamento de atividades e a composição da dieta durante as épocas
121 seca e chuvosa e sua relação com a variação temporal na disponibilidade de recursos
122 alimentares em uma situação de restrição de habitat.

123

124 **MATERIAIS E MÉTODOS**

125 Esse estudo foi realizado em um fragmento de floresta amazônica com 2,3 ha
126 (11°47'59,32"S, 61°47'03,26"O, aproximadamente 275 m a.n.m.) em uma matriz de

127 pastagem no município de Rolim de Moura, Rondônia, Brasil (Fig. 1). A mata mais
128 próxima é um fragmento florestal com 2 ha distante *ca.* 100 m da área de estudo. O clima
129 da região é do tipo Aw (Tropical Chuvoso) de Köppen, com temperaturas médias anuais
130 entre 24°C e 26°C e temperatura média do mês mais frio superior a 18°C. A precipitação
131 total média anual varia de 1.400 mm a 2.600 mm, mas apresenta um período bem definido
132 de seca de junho a agosto quando a precipitação é <50 mm/mês (Rondônia 2012). A área
133 de estudo era habitada por um grupo de bugios-vermelhos-do-Purús (*Alouatta puruensis*)
134 e um grupo de zogue-zogues composto por quatro indivíduos (um macho adulto, uma
135 fêmea adulta, um macho jovem e uma fêmea jovem) em janeiro de 2015.
136



137
138 Figura 1. Imagem de satélite mostrando o fragmento florestal no sítio Nossa Senhora Aparecida,
139 Rolim de Moura, Rondônia, Brasil. Fonte: GoogleEarth®.

140
141 Um levantamento botânico realizado em 2012 e 2013 no fragmento registrou 55
142 espécies de árvores e trepadeiras com $CAP \geq 31$ cm distribuídas em 31 famílias (Tabela 1)

143 (E. P. Quintino, dados não publicados). As famílias mais representativas em número de
144 indivíduos foram Tiliaceae (n=124), Fabaceae (n=68), Rutaceae (n=61), Malpighiaceae
145 (n=51) e Lauraceae (n=50). As espécies mais abundantes foram *Apeiba tibourbou*
146 (Tiliaceae, n=124 indivíduos), *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutaceae, n=61), morfoespécie
147 não identificada 9 (Malpighiaceae, n=51), *Orbignya phalerata* (Arecaceae, n=22), *Inga*
148 sp. 1 (Fabaceae, n=21) e *Luehea speciosa* (Malvaceae, n=21). Para complementar esse
149 levantamento, todas as árvores, arbustos e lianas com CAP \geq 15 cm foram marcadas e
150 medidas no presente estudo a fim de identificar o maior número possível de potenciais
151 fontes alimentares para os zogue-zogues e melhor caracterizar a estrutura da vegetação
152 do fragmento. Foram identificados mais cinco indivíduos de *Z. rhoifolium* e dois da
153 morfoespécie não identificada 9 (Tabela 1). Contudo, a maioria das plantas não pode ser
154 identificada em nível de espécie ou gênero devido à carência de especialistas na
155 identificação de espécies não-madeireiras dessa região da Amazônia. Os cipós foram
156 agrupados como uma única morfoespécie (cipós). O padrão de distribuição de CAP
157 nesses levantamentos é característico de um ambiente dominado por árvores e arbustos
158 de pequeno porte (40,3% com CAP<30 cm; máximo=342 cm; média \pm d.p.=45,5 cm \pm
159 30,1 cm; mediana=34,5 cm; N=1.397 espécimes).

160 Três transectos (ca. 200 m cada) foram estabelecidos no sentido leste-oeste para
161 estimar a disponibilidade de alimento durante cada período amostral. Transectos
162 adjacentes distavam 35 m. Quinze parcelas botânicas (10 m x 20 m) foram distribuídas
163 ao longo dos transectos a intervalos de 40 m (=cinco parcelas por transecto). A fenologia
164 de todos os espécimes vegetais marcados nessas parcelas (N=304 árvores, arbustos e
165 cipós) foi acompanhada pelo método semi-quantitativo de Fournier (1974) um ou dois
166 dias antes do início das observações do grupo de estudo. As fenofases analisadas foram
167 folha nova, folha adulta, fruto imaturo, fruto maduro, botão floral e flor aberta. Nesse

168 Tabela 1. Famílias, gêneros e espécies registradas durante os levantamentos botânicos. N
 169 representa o número de espécimes registrados nos dois levantamentos e LF o número de
 170 indivíduos amostrados no levantamento fenológico.

Família	Espécies	N	LF
Tiliaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	124	33
Fabaceae	<i>Inga</i> sp. 1	21	3
	<i>Stryphnodendrom guianense</i>	11	-
	<i>Plathymenia foliolosa</i>	10	1
	<i>Inga</i> sp. 3	9	1
	<i>Inga</i> sp. 2	7	1
	<i>Amburana acreana</i>	3	
	<i>Copaifera</i> sp.	3	-
	<i>Sclerobium paniculatum</i>	2	-
	<i>Acacia plumosa</i>	1	-
	<i>Martiodendron elatum</i>	1	1
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	66	20
Malpighiaceae	IND 9	53	14
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	20	5
	<i>Nectandra reticulata</i>	18	5
	<i>Endlicheria</i> sp.	6	-
	<i>Nectandra</i> sp.	3	-
	<i>Mezilaurus itauba</i>	2	-
	NI	1	-
Arecaceae	<i>Orbignya phalerata</i>	22	10
	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	5	1
Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i>	21	4
	<i>Theobroma subincanum</i>	1	-
Bombaceae	<i>Chorisia pubiflora</i>	13	3
Boraginaceae	<i>Cordia goeldiana</i>	10	2
Annonaceae	<i>Rollinia mucosa</i>	4	-
	<i>Rollinia exsucca</i>	2	1
	<i>Onychopetalum lucidum</i>	1	-
Caesalpineaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i>	7	2
Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i>	6	-
	NI	1	-
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia</i> sp.	2	-
	<i>Tabebuia</i> sp.	2	1

	<i>Cuspidaria</i> sp.	1	-
	NI	1	-
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	4	1
	<i>Rauvolfia paraensis</i>	1	-
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	5	1
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	4	1
Mimosaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	3	1
	NI	1	-
Anacardiaceae	NI	2	-
Chrysobalanaceae	<i>Couepia grandiflora</i>	2	-
Melastomaceae	<i>Bellucia dichotoma</i>	2	1
Sterculiaceae	<i>Sterculia striata</i>	2	1
Bixaceae	NI	1	-
Bombacaceae	<i>Eriotheca candolleana</i>	1	-
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i>	1	1
Combretaceae	<i>Terminalia argentata</i>	1	-
Lecytidaceae	<i>Eschweilera parviflora</i>	1	1
Palmaceae	<i>Oenocarpus distichus</i>	1	1
Rubiaceae	<i>Uncaria guianensis</i>	1	-
Saliaceae	<i>Casearia gossypiosperma</i>	1	-
Sapindaceae	<i>Diatenopteyx sorbifolia</i>	1	-
Vochysiaceae	<i>Erisma uncinatum</i>	1	-
Não identificadas		916	187
Total		1412	304

171

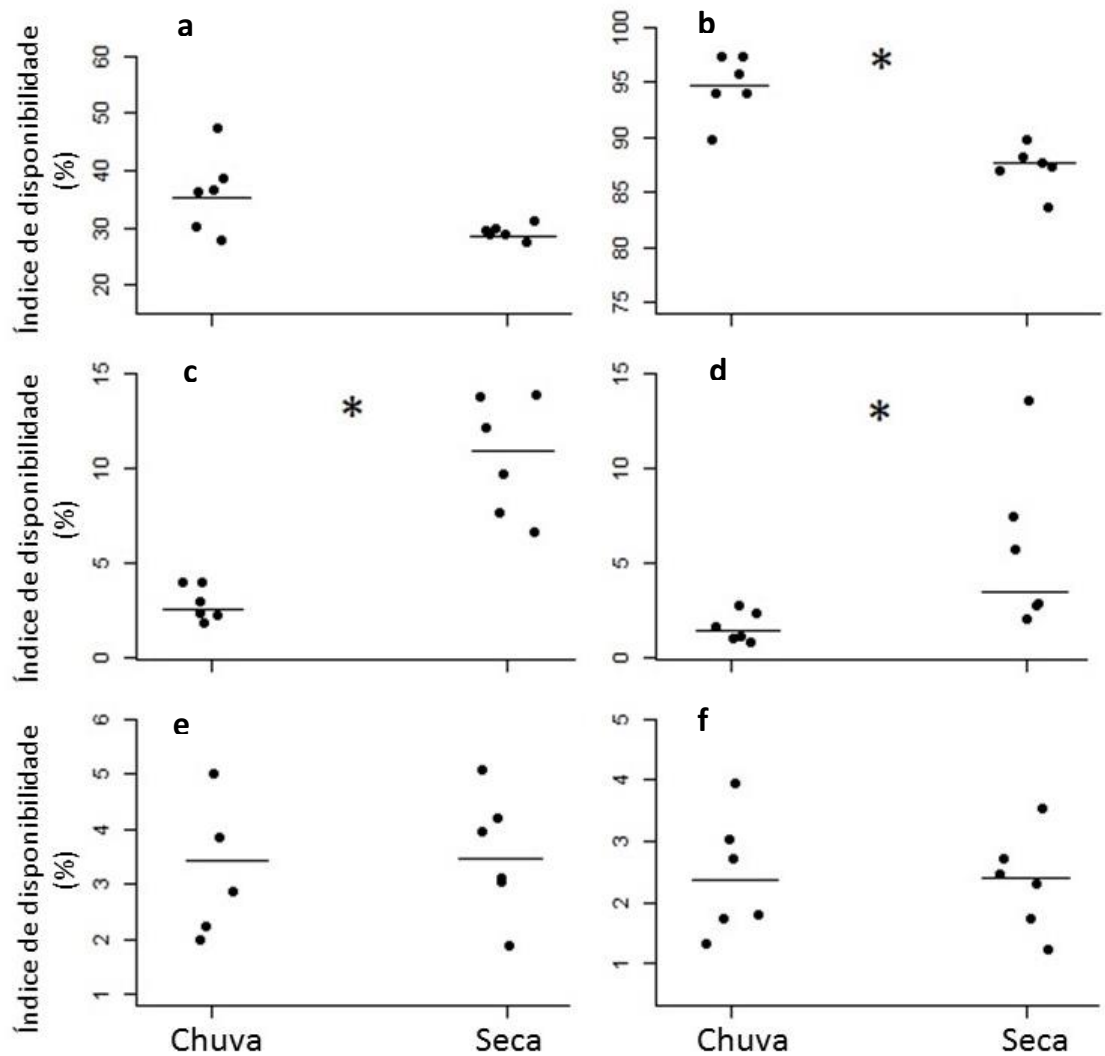
172

173 método cada fenofase recebe um valor de disponibilidade que varia de 0 a 4 (0=ausência
174 da fenofase, 1=1%-25% da copa coberta pela fenofase, 2=26%-50%, 3=51%-75%,
175 4=76%-100%). O índice de disponibilidade (ID) de cada fenofase em cada período
176 amostral foi calculado pela soma dos valores de disponibilidade registrados para cada
177 indivíduo amostrado e a divisão desse produto pelo valor máximo possível (ou seja, o
178 número total de espécimes amostrados multiplicado por quatro: $304 \times 4 = 1.216$). O índice

179 de disponibilidade variou de 27% a 47% para folhas novas, 84% a 97% para folhas
180 adultas, 2% a 14% para frutos imaturos, <1% a 14% para frutos maduros, 1% a 4% para
181 botões florais e 2% a 7% para flores abertas (Fig. 2). A disponibilidade de folhas adultas
182 (Mann-Whitney: $W=36$; $p=0,005$), frutos imaturos ($W=0$; $p=0,002$) e frutos maduros
183 ($W=2$; $p=0,008$) variou entre os períodos chuvoso e seco. A principal tendência foi uma
184 maior disponibilidade de frutos no período seco (Figs. 2c e 2d).

185 A disponibilidade de presas animais (invertebrados) também foi avaliada ao longo
186 dos transectos. Duas armadilhas (copos plásticos com capacidade máxima de 700 mL)
187 foram instaladas em cada parcela fenológica (=30 armadilhas), uma enterrada e a outra
188 posicionada a aproximadamente 5 m de altura. Foi utilizada uma solução de 300 mL de
189 água e 100 mL de álcool 70%. Uma gota de detergente foi adicionada à solução para
190 quebrar sua tensão superficial e fazer os animais afundarem. Uma armadilha de cada
191 parcela fenológica foi iscada com banana e a outra com carne crua a fim de atrair
192 invertebrados com diferentes hábitos alimentares. Apesar do método utilizado tender a
193 capturar com mais frequência certas ordens de invertebrados (como Diptera) (Ferrari
194 1988), a amostragem é suficiente para avaliar a variação na abundância de invertebrados
195 no fragmento de maneira geral.

196 Os invertebrados coletados foram acondicionados em potes plásticos contendo
197 álcool 70% e posteriormente medidos e divididos em três classes de tamanho (pequenos:
198 <5 mm, intermediários: 5 mm-10 mm e grandes: >10 mm) (Ferrari 1988). Espécimes
199 pequenos foram os mais abundantes nas armadilhas (66,5% da amostra total). Como os
200 zogue-zogues raramente (ou nunca) predaram espécimes desse tamanho nesse estudo, os
201 mesmos foram excluídos das análises para evitar distorções nas estimativas de
202 disponibilidade. Não houve diferença significativa no número de espécimes



203

204

205

206 Figura 2. Índice de disponibilidade (%) de (a) folhas novas, (b) folhas adultas, (c) frutos imaturos,

207 (d) frutos maduros, (e) botões florais e (f) flores abertas de 304 árvores, arbustos e lianas

208 monitorados a cada duas semanas de março a agosto de 2015. Observe que a escala do eixo Y

209 difere entre os gráficos. O asterisco indica diferença significativa entre as estações pelo teste não-

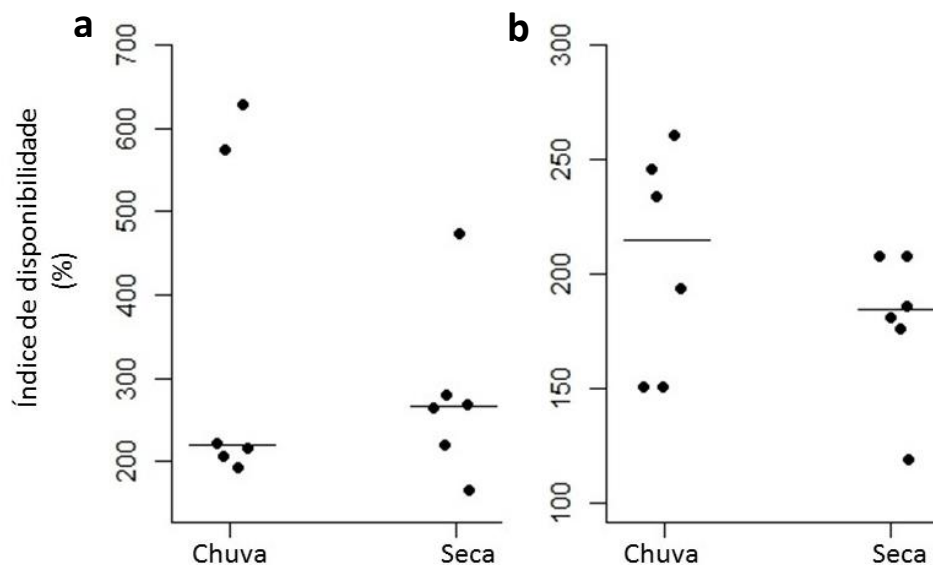
210 paramétrico de Mann-Whitney (ver texto).

211

212

213 intermediários (Mann-Whitney: $W=17$; $p=0,937$) e grandes ($W=24$; $p=0,376$) capturados

214 nos períodos chuvoso e seco (Fig. 3).



215

216

217 Figura 3. Disponibilidade de invertebrados (a) intermediários (5 mm – 10 mm) e (b) grandes (>10
 218 mm) coletados a cada duas semanas de março a agosto de 2015 nos períodos chuvoso e seco.
 219 Observe que a escala do eixo Y difere entre os gráficos.

220

221 O processo de habituação do grupo de estudo à presença da pesquisadora ocorreu
 222 entre janeiro e fevereiro de 2015. Após a habituação, o comportamento dos zogue-zogues
 223 foi observado durante 83 dias no período de 15 de março a 24 de agosto de 2015,
 224 totalizando 929 h de observação. Os dados comportamentais foram coletados pelo método
 225 de varredura instantânea (Altmann 1974) em unidades amostrais de 3 min de duração e
 226 intervalos de 7 min durante 11 períodos amostrais de 7 dias consecutivos e 1 período de
 227 6 dias espaçados por 7 dias sem observação dos animais. Um total de 18.276 registros de
 228 comportamento foi obtido. Os períodos amostrais 1 a 6 (março a maio) corresponderam
 229 ao final do período chuvoso, enquanto os períodos 7 a 12 (junho a agosto) corresponderam
 230 ao período seco.

231 O comportamento foi classificado em alimentação (morder, mastigar ou engolir
 232 qualquer tipo de alimento), forrageio (busca por presa animal, mas sem ingeri-la),

233 descanso (período de inatividade, dormindo ou acordado), locomoção (deslocamento
234 individual ou em grupo, na mesma árvore ou entre árvores), social (interação entre dois
235 ou mais indivíduos), defecação, micção, beber água e exploração do ambiente (incluindo
236 brincadeiras solitárias, geralmente desenvolvidas por imaturos). Durante os eventos de
237 alimentação foi registrado o item alimentar consumido (polpa de fruto, semente,
238 polpa+semente, folha, pecíolo, flor, ramo, invertebrado), o seu estágio de
239 desenvolvimento (folha: broto, nova ou adulta; flor: botão ou aberta; fruto: imaturo ou
240 maduro; invertebrado: adulto ou larva) e, sempre que possível, a espécie ou morfoespécie
241 consumida. Em 403 ocasiões (13% dos registros de alimentação) não foi possível registrar
242 o item alimentar consumido. Esses registros foram utilizados para estimar a contribuição
243 da alimentação no orçamento de atividades, mas excluídos das análises de composição da
244 dieta. Quando o estágio de desenvolvimento dos frutos e folhas não pode ser determinado,
245 os mesmos foram incluídos nas categorias “fruto indeterminado” (n=294 registros) e
246 “folha indeterminada” (n=28). Posteriormente esses registros foram distribuídos nas
247 categorias fruto imaturo ou maduro e folha nova ou adulta, respeitando-se a proporção
248 dos itens identificados dessas categorias que foram ingeridos no respectivo dia. Os
249 registros de consumo de polpa+semente (n=151) foram incluídos na categoria fruto
250 maduro considerando que o consumo de sementes juntamente com a polpa não era
251 intencional.

252 O orçamento de atividades e a contribuição dos itens alimentares e espécies para
253 a dieta dos zogue-zogues foram calculados pelo método da frequência (Lehner 1996).
254 Foram considerados apenas os dias completos de observação (dias em que o grupo foi
255 observado do momento em que deixava a árvore-dormitório no período matutino até o
256 momento em que chegava na árvore-dormitório de pernoite ou dias em que as
257 observações foram suspensas apenas em momentos de chuva intensa) para avaliar se

258 houve variação no orçamento de atividades e na composição da dieta entre os períodos
259 chuvoso e seco. Com isso, 11 dias incompletos (dias em que os animais foram perdidos
260 durante seu período ativo) foram excluídos dessas análises. Dessa forma, evitou-se que
261 possíveis diferenças encontradas nessas variáveis fossem ocasionadas por diferenças no
262 tempo de observação dos animais.

263 A porcentagem diária de registros de descanso e locomoção foi comparada entre
264 os períodos chuvoso e seco pelo teste não-paramétrico de Mann-Whitney. A mesma
265 análise foi realizada em relação ao número de registros diários de alimentação e de
266 consumo de cada item alimentar. As análises relativas ao investimento de tempo em
267 alimentação e à composição da dieta utilizaram o número de registros como variável
268 porque um mesmo valor percentual pode representar quantidades reais distintas se o
269 tamanho das amostras (número de registros) variar entre os períodos amostrais.

270 Para avaliar se a disponibilidade dos itens alimentares no ambiente é uma boa
271 preditora do seu consumo pelos zogue-zogues foram utilizadas regressões lineares
272 considerando o índice fenológico de cada período amostral como variável independente
273 e a média do número de registros de alimentação de cada item alimentar em cada período
274 amostral como variável dependente. No caso dos invertebrados foi considerado o número
275 de indivíduos intermediários (5 mm – 10 mm) e grandes (>10 mm) coletados em cada
276 período amostral como variável independente e a média do número de registros de
277 consumo de invertebrados em cada período amostral como variável dependente.

278 Para avaliar se o consumo dos itens alimentares influenciou a porcentagem de
279 registros dedicada à locomoção foi empregado o teste de Correlação por Postos de
280 Spearman, considerando o número de registros de cada item alimentar e a porcentagem
281 de registros de locomoção em cada dia. Nesses casos foi utilizado o ajuste de taxa de falsa
282 descoberta (False Discovery Rate) (Benjamini e Hochberg 1995) para obter o valor de p

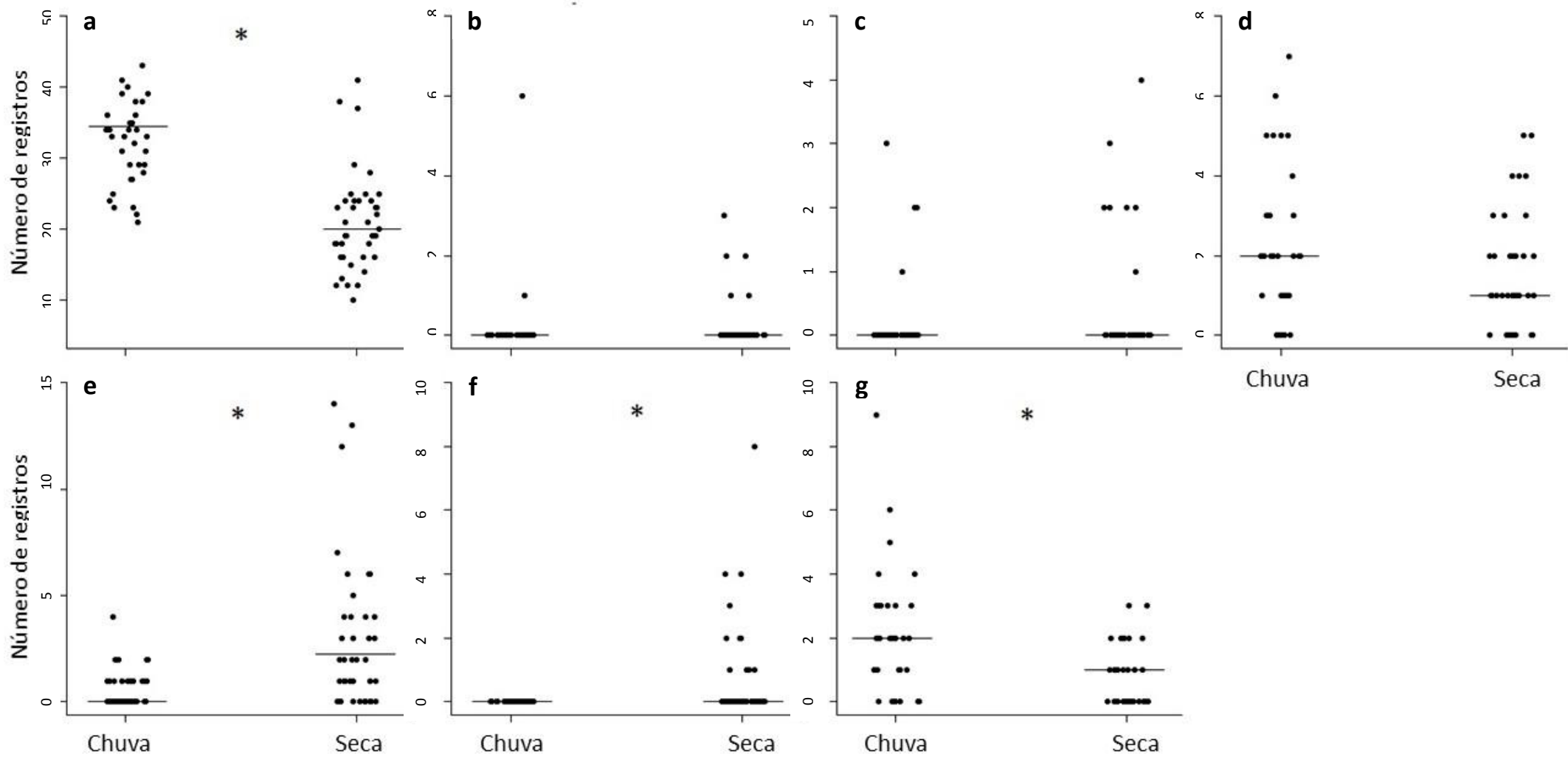
283 ajustado. Todos os testes foram bilaterais, consideraram um nível de significância de 5%,
284 exceto no caso acima, e foram realizados no programa R versão 3.1.1 (R Development
285 Core Team 2014).

286

287 **RESULTADOS**

288 A dieta dos zogue-zogues foi principalmente frugívora (78,5%, n=2.182 registros;
289 77,9% maduros, n=2.166, e 0,6% imaturos, n=16). O segundo item mais consumido
290 foram as folhas (6,2%, n=173; 5,2% novas, n=147, e 1,0% adultas, n=26), seguido por
291 flores (6,0%, n=163) e invertebrados (4,5%, n=127). As sementes contribuíram com
292 apenas 1,0% da dieta (n=30 registros) e outros itens alimentares corresponderam a 3,7%
293 dos registros (n=103; 2,1% ramos, n=60; 0,6% broto, n=18; 0,3% terra de cupinzeiro,
294 n=10; 0,3% casca, n=8; 0,1% pecíolo, n=4; 0,1% botão floral, n=3).

295 Frutos maduros (W=1134,5; $p < 0,0001$; Fig. 4a) e invertebrados (W=931,5;
296 $p < 0,001$; Fig. 4g) foram mais consumidos no período chuvoso, enquanto flores foram
297 mais consumidas no período seco (W=340; $p < 0,001$; Fig. 4e) e sementes de frutos secos
298 apenas consumidas nesse período (W=462; $p = 0,001$; Fig. 4f). Por outro lado, o consumo
299 de frutos imaturos (W=601; $p = 0,36$; Fig. 4b), folhas adultas (W=589, $p = 0,35$; Fig. 4c) e
300 folhas novas (W=738; $p = 0,28$; Fig. 4d) não variou entre os períodos. Apesar das
301 diferenças entre os períodos, a disponibilidade não foi uma boa preditora do consumo dos
302 itens alimentares de origem vegetal (folha nova: $r^2 = 0,0655$, g.l.=11, $p = 0,4218$; folha
303 adulta: $r^2 = 0,0014$, g.l.=11, $p = 0,9067$; flor: $r^2 = 0,0006$, g.l.=11, $p = 0,9385$; fruto imaturo:
304 $r^2 = 0,0086$, g.l.=11, $p = 0,7732$; fruto maduro: $r^2 = 0,0315$, g.l.=11, $p = 0,581$) e dos
305 invertebrados intermediários ($r^2 = 0,239$, g.l.=11, $p = 0,106$). Apenas a disponibilidade de
306 invertebrados grandes (>10 mm) foi uma boa preditora de sua contribuição para a dieta
307 dos zogue-zogues ($r^2 = 0,395$, g.l.=11, $p = 0,0283$).



308

309

310

Figura 4. Contribuição (nº de registros) dos itens alimentares (a) fruto maduro, (b) fruto imaturo, (c) folha adulta (d) folha nova, (e) flor, (f) semente e (g) invertebrados nos períodos chuvoso e seco. O asterisco indica diferença significativa entre os períodos chuvoso e seco. Observe que a escala do eixo Y difere entre os gráficos

311 Os zogue-zogues consumiram principalmente invertebrados expostos no
312 ambiente (78% dos registros, n=100) e seu consumo foi oportunístico, já que os animais
313 não pareciam buscar ativamente por presas animais. Os invertebrados consumidos pelo
314 grupo puderam ser identificados em apenas 9% dos eventos (n=11 registros). Esses
315 invertebrados pertenciam às ordens de insetos Phasmatodea (4 registros), Orthoptera (3)
316 e Lepidoptera (1). Três eventos de consumo de larvas foram registrados, mas não foi
317 possível determinar a ordem à qual pertenciam. Os zogue-zogues consumiram estruturas
318 reprodutivas ou vegetativas de, pelo menos, 21 espécies vegetais (Tabela 2). Em 14,4%
319 das ocasiões (n=401 registros) não foi possível identificar a espécie ou morfoespécie
320 consumida pelos zogue-zogues. Onze espécies foram identificadas e contribuíram com
321 47,2% dos registros de alimentação (n=1.314 registros). As espécies identificadas mais
322 consumidas foram *Nectandra* sp. (28,3%, n=787), *Orbignya pharelata* (6,8%, n=189),
323 *Zanthoxylum rhoifolium* (4,7%, n=130) e *Inga* sp.1 (2,7%, n=74). A exploração de cipós
324 (9,2% da dieta, n=257) ocorreu principalmente durante o período seco (períodos
325 amostrais 7 a 12), quando foram a principal fonte de flores.

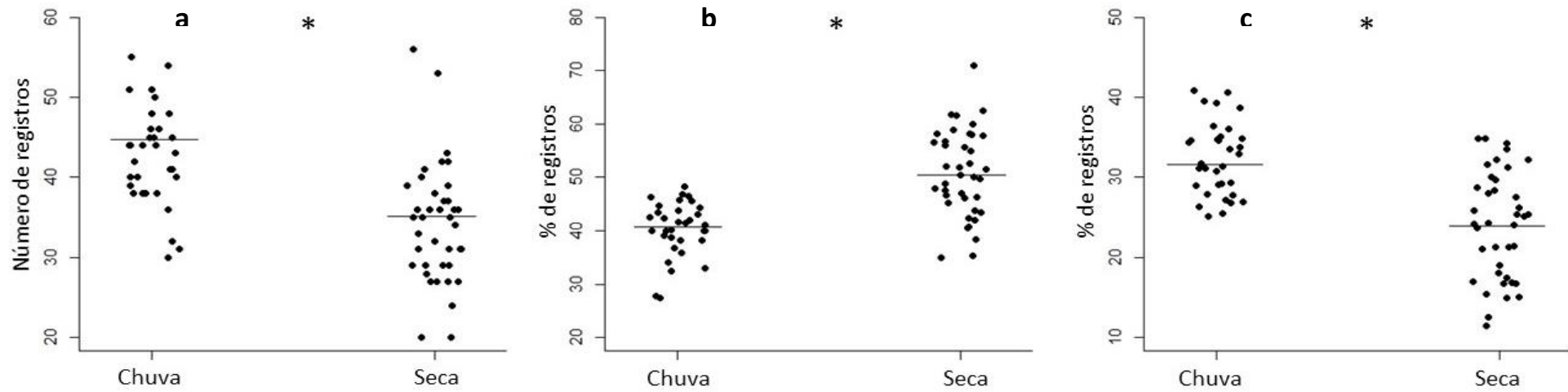
326 O orçamento de atividades do grupo foi dominado pelo descanso (45,2%, n=8.269
327 registros), seguido pela locomoção (28,5%, n=5.218), alimentação (17,4%, n=3.181) e
328 comportamentos sociais (7,5%, n=1.378). Os outros comportamentos corresponderam a
329 1,2% dos registros (forrageio=0,8%, n=151; defecação/micção=0,4%, n=77; exploração
330 do ambiente <<<0,1%, n=2). Os zogue-zogues se alimentaram (W=1085; p<0,0001, Fig.
331 5a) e locomoveram (W=1076; p<0,0001, Fig. 5c) mais durante o período chuvoso e
332 descansaram mais durante o período seco (W=177,5; p<0,0001, Fig. 5b).

333 A porcentagem de registros de locomoção apresentou uma correlação significativa
334 positiva com o consumo de frutos maduros ($\rho=0,2628$, $p=0,0386$) e invertebrados

335 Tabela 2. Contribuição das espécies vegetais para a dieta de *Callicebus bernhardi* em cada período amostral e total e respectivos itens alimentares
 336 consumidos (N=2.778 registros de alimentação).

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total	Itens
<i>Nectandra</i> sp.	18,8	34,9	63,3	73,7	74,7	50,2	3,8	28,3	FRM, FRV
IND 1	5,3	40,4	57,1	43,1	15,6	10,9	FRM
Cipós	0,4	4,1	1,7	2,3	6,9	5,6	31,9	33,9	12,8	7,9	10,2	9	9,2	FON, FOA, RAM, FLA, SEM, FRM, CAS
<i>Orbignya phalerata</i>	25	38,6	15	6,8	FRM
IND 3	16,7	26,3	22,9	6,3	.	.	4,8	FRM, FRV
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	35	11,2	7,9	4,7	FON, FRM
<i>Inga</i> sp. 1	0,8	0,5	1,8	1,1	1,6	6	21,7	2,7	FRM, FRV
IND 5	3,5	24,1	0,5	2,5	FRM
IND 2	0,4	18,1	5,3	2,7	.	0,6	6,6	2,5	FRM
<i>Bellucia dichotoma</i>	2,9	.	3,3	5,2	2,1	4,8	5,7	0,6	1,6	1,6	.	0,8	2,3	FLA, FRM
IND 4	.	.	.	3,3	2,8	2,8	1,9	0,9	FRM
<i>Luehea speciosa</i>	0,4	1,6	1	1,2	1,1	.	.	5,7	0,9	FRM
IND 7	3,3	7	1,1	0,5	.	.	0,8	FRM
<i>Cordia goeldiana</i>	3,8	5,7	0,8	FRM
IND 9	0,4	2,1	3,7	3	.	0,6	SEM
IND 6	2,4	3,2	0,5	FRM
IND 8	3,2	1,2	2	0,5	FRM
<i>Inga</i> sp. 3	1	2,9	1,1	0,5	.	.	0,4	BRO, FON, FRM
<i>Inga</i> sp. 2	2,1	.	0,6	0,4	0,2	FRM, FRV
<i>Ocotea</i> sp.	1,3	0,4	0,1	FLA, FRM
<i>Passiflora</i> sp.	.	.	.	0,5	0,3	0,7	FRM, SEM

337 FON=folha nova, FOA=folha adulta, RAM=ramo, PEC=pecíolo, CAS=casca, BRO=broto, FLA=flor aberta, FLB=flor botão, SEM=semente, FRM=fruto
 338 maduro, FRV=fruto imaturo.



339

340 Figura 5. Variação (a) no número de registros de alimentação e (b) na porcentagem dos registros de descanso e (c) locomoção pelos zogue-zogues entre os
 341 períodos chuvoso e seco. O asterisco indica diferença significativa entre os períodos. Observe que a escala do eixo Y difere entre os gráficos.

342

343

344

345 (rho=0,3286, p=0,0169) e negativa com o consumo de frutos imaturos (rho=-0,2815,
346 p=0,0386) e, especialmente, sementes (rho=-0,4336, p<0,001). Por outro lado, não houve
347 correlação significativa entre a porcentagem de registros de locomoção e o consumo de
348 folhas adultas (rho=0,0024, p=0,9837), folhas novas (rho=0,2260, p=0,07863) e flores
349 (rho=0,1633, p=0,1988).

350

351 **DISCUSSÃO**

352 O grupo de estudo apresentou dieta predominantemente frugívora e orçamento de
353 atividades dominado pelo descanso, semelhante a outras espécies do gênero (Bicca-
354 Marques e Heymann 2013). *Nectandra* sp., *Orbignya phareolata* e *Zanthoxylum*
355 *rhoifolium* foram as principais fontes de frutos maduros para a dieta do grupo no período
356 chuvoso. No período seco, na ausência de frutos dessas espécies que representam apenas
357 uma pequena parcela das árvores e arbustos da área de estudo, os zogue-zogues
358 diversificaram a dieta, aumentando o consumo de flores, sementes de frutos secos e
359 invertebrados. Essa diversificação em períodos de menor disponibilidade de itens
360 alimentares preferidos também foi observada em outras espécies de zogue-zogues
361 (Heiduck 1997; Palacios et al. 1997; Souza-Alves et al. 2011; Nagy-Reis e Setz 2016).

362 As flores podem ser fontes de carboidratos e água (Garber 1987), sendo um
363 importante recurso no período de escassez de frutos. Os cipós foram a principal fonte de
364 flores para *C. bernhardi*, confirmando a importância desse hábito vegetal na dieta desses
365 primatas (Souza-Alves et al. 2011; Bicca-Marques e Heymann 2013; Nagy-Reis e Setz
366 2016). À semelhança do observado em bugios (*Alouatta* spp., Chaves e Bicca-Marques
367 2013), o consumo elevado de lianas pode facilitar a permanência de *Callicebus* spp. em
368 pequenos fragmentos. O consumo de sementes no período seco concorda com o padrão

369 registrado em espécies congêneras (Heiduck 1997; Palacios et al. 1997; Caselli e Setz
370 2011; Souza-Alves et al. 2011; Nagy-Reis e Setz 2016).

371 Por outro lado, *C. bernhardi* consumiu invertebrados preferencialmente no
372 período chuvoso (quando eles tendem a ser mais abundantes, Fowler et al. 1993), ao
373 contrário do observado em *C. coimbrai* (Souza-Alves et al. 2011) e *C. oenanthe*
374 (DeLuycker 2012). A relação entre a disponibilidade e o consumo de invertebrados
375 grandes sugere que eles representam uma importante fonte de proteína (veja Garber 1987)
376 para os zogue-zogues durante os períodos de maior frugivoria.

377 A ausência de uma relação significativa entre o consumo e a disponibilidade de
378 frutos pode decorrer do fato de que *Apeiba tibourbou* e não identificada IND 9, duas
379 espécies abundantes na área e nas parcelas fenológicas, produzem frutos secos no período
380 seco. Enquanto IND 9 forneceu sementes para os zogue-zogues, os grandes frutos (ca. 9
381 cm de diâmetro) de *A. tibourbou*, cuja casca possui espinhos moles, não foram
382 consumidos (o grupo de bugios da área de estudo também não foi observado os
383 consumindo; Quintino 2014). Além disso, as fontes mais importantes de frutos para os
384 zogue-zogues durante os períodos chuvoso (*Nectandra* sp.) e seco (IND 1) não estavam
385 presentes nas parcelas do levantamento fenológico. Por sua vez, a ausência de relação
386 entre o consumo e a disponibilidade de flores deve ser explicada, pelo menos
387 parcialmente, pelo fato de a fenologia dos cipós consumidos não ter sido monitorada.

388 A composição da dieta parece ter influenciado o orçamento de atividades. O
389 aumento da locomoção em períodos de maior consumo de frutos maduros é compatível
390 com uma estratégia de maximização do ganho líquido de energia (Pyke et al. 1977). Isso
391 pode estar relacionado ao fato de a principal espécie fornecedora de frutos para os zogue-
392 zogues ocorrer em baixa densidade no fragmento, fazendo com que os animais precisem
393 retornar periodicamente ao mesmo local para obtê-los. O consumo de folhas não

394 apresentou qualquer correlação com o tempo de locomoção possivelmente porque esse
395 alimento apresente uma distribuição mais homogênea no fragmento. Por outro lado,
396 houve uma correlação negativa entre o consumo de frutos imaturos e sementes e o tempo
397 dedicado à locomoção. Esses alimentos são menos energéticos, pois frutos imaturos
398 possuem menor quantidade de açúcares e mais compostos secundários que frutos
399 maduros (Garber 1987), enquanto as sementes podem ser mais difíceis de processar
400 (Kinzey e Norconk 1993). A inclusão desses alimentos na dieta pode ter ocasionado uma
401 redução nos gastos energéticos, como a diminuição do tempo investido em locomoção.
402 *Callicebus nigrifrons* também reduziu o gasto de energia quando se alimentou de recursos
403 menos energéticos (Nagy-Reis e Setz 2016), diminuindo o tempo dedicado à locomoção
404 e percorrendo distâncias menores. No entanto, a variação sazonal no orçamento de
405 atividades pode ter uma relação com a temperatura ambiente, pois os primatas podem
406 aumentar o tempo dedicado à alimentação nas épocas mais frias (*C. nigrifrons*, Caselli e
407 Setz 2011) ou descansar mais e diminuir o tempo dedicado à alimentação nas épocas mais
408 quentes (*Ateles geoffroyi*, Chaves et al. 2011).

409 Concluimos que *C. bernhardi* responde às oscilações sazonais na disponibilidade
410 de recursos preferidos diversificando a dieta e alterando o orçamento de atividades,
411 semelhante ao relatado para outras espécies do gênero. Contudo, mesmo que os zogue-
412 zogues sejam capazes de resistir à restrição de habitat em nível individual (à semelhança
413 do descrito por Bicca-Marques 2003 para *Alouatta* spp.), essa habilidade não assegura a
414 viabilidade em longo prazo de pequenas populações isoladas em paisagens fragmentadas,
415 como a do presente estudo, e suas respectivas metapopulações. As chances de
416 endocruzamento e os riscos de parasitoses aumentam para grupos vivendo em pequenos
417 fragmentos (Bicca-Marques 2003). O pequeno tamanho corporal e o sistema social
418 monogâmico característicos de *Callicebus* spp. (Hershkovitz 1988) podem dificultar a

419 dispersão entre os fragmentos e o sucesso reprodutivo dos animais que emigram dos seus
420 grupos natais. Portanto, mesmo que os indivíduos do grupo de estudo permaneçam em
421 um pequeno fragmento florestal sem apresentar alterações significativas no padrão
422 comportamental característico de *Callicebus* spp., estudos de longo prazo e com grupos
423 vivendo em fragmentos de diferentes tamanhos são necessários para melhor compreender
424 os efeitos das pressões antrópicas sobre as populações de *C. bernhardi* e como esses
425 animais respondem a tais perturbações.

426

427 **AGRADECIMENTOS**

428 À família Pivolio, proprietária do Sítio Nossa Senhora Aparecida, pela permissão
429 de realização da pesquisa. À Selete Bergamin Quintino pelo apoio logístico em Rolim de
430 Moura. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela
431 concessão de bolsa de pós-graduação (Mestrado) a KGDL e ao Conselho Nacional de
432 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de
433 Produtividade em Pesquisa a JCBM (Proc. nº 303306/2013-0).

434

435 **REFERÊNCIAS**

436 Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49,
437 227-267.

438 Arroyo-Rodríguez, V., & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat
439 quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27, 1079-1096.

440 Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical
441 and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society*, 57,
442 289-300.

443 Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation?
444 In L. K. Marsh (Ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation* (pp. 283-303).
445 New York: Kluwer Academic/Plenum Press.

446 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1994). Exotic plant species can serve as
447 staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica*, *63*, 209-211.

448 Bicca-Marques, J. C., & Heymann, E. W. (2013). Ecology and behavior of titi monkeys
449 (genus *Callicebus*). In A. Barnett, L. M. Veiga, S. F. Ferrari, M. Norconk (Eds.),
450 *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis, and Uacaris* (pp 196-207).
451 Cambridge: Cambridge University Press.

452 Byrne, H., Rylands, A. B., Carneiro, J. C., Alfaro, J. W. L., Bertuol, F., Silva, M. N. F.,
453 Messias, M., Groves, C. P., Mittermeier, R. A., Farias, I., Hrbek, T., Schneider, H.,
454 Sampaio, I., & Boubli, J. P. (2016). Phylogenetic relationships of the new world titi
455 monkeys (*Callicebus*): first appraisal of taxonomy based on molecular evidence.
456 *Frontiers in Zoology*, *13*, 1-26.

457 Boletim climático de Rondônia 2010. 2012. Porto Velho. Governo do Estado de
458 Rondônia.

459 Caselli, C. B., & Setz, E. Z. F. (2011). Feeding ecology and activity pattern of black-
460 fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*) in a semideciduous tropical forest of
461 southern Brazil. *Primates*, *52*, 351-359.

462 Chapman, C. A., Chapman, L. J., Wrangham, R., Hunt, K., Gebo, D., & Gardner, L.
463 (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, *24*, 527-531.

464 Chaves, O. M., Stoner, K. E., & Arroyo-Rodríguez, V. (2011). Seasonal differences in
465 activity patterns of Geoffroy's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in a
466 continuous and fragmented forests in southern Mexico. *International Journal of*
467 *Primatology*, *32*, 960-973.

468 Chaves, O. M., & Bicca-Marques, J. C. (2013). Dietary flexibility of the brown howler
469 monkey throughout its geographic distribution. *American Journal of Primatology*, *75*,
470 16-29.

471 Chaves, O. M., & Bicca-Marques, J. C. (2017). Crop feeding by brown howler (*Alouatta*
472 *guariba clamitans*) in forest fragments: the conservation value of cultivated species.
473 *International Journal of Primatology*, *38*, 263-281.

474 DeLuycker, A. M. (2012). Insect prey foraging strategies in *Callicebus oenanthe* in
475 northern Peru. *American Journal of Primatology*, *74*, 450-46.

476 Doran-Sheehy, D., Mongo, P., Lodwick, J., & Conklin-Brittain, N. L. (2009). Male and
477 female western gorilla diet: preferred foods, use of fallback resources, and implications
478 for ape versus old world monkey foraging strategies. *American Journal of Physical*
479 *Anthropology*, *140*, 727–738.

480 Ferrari, F. S. (1988). *The behaviour and ecology of the buffy-headed marmoset (Callithrix*
481 *flaviceps)*, Ph.D. thesis, University College London.

482 Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características
483 fenológicas en árboles. *Turrialba*, *24*, 422-423.

484 Fowler, H. G., Silva, C. A., & Venticinque, E. (1993). Size, taxonomy and biomass
485 distributions of flying insects in Central Amazonia: Forest edge vs. understory. *Revista*
486 *de Biologia Tropical*, *41*, 755-760.

487 Garber, P. A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Annual Review of*
488 *Anthropology*, *16*, 339-364.

489 Grueter, C. C., Li, D., Ren, B., Wei, F., Xiang, Z., & van Schaik, C. P. (2009). Fallback
490 foods of temperate-living primates: A case study on snub-nosed monkeys. *American*
491 *Journal of Physical Anthropology*, *140*, 700-715.

492 Grueter, C. C., Li, D., Ren, B., & Li, M. (2013). Overwintering strategy of Yunnan snub-
493 nosed monkeys: Adjustments in activity scheduling and foraging patterns. *Primates*,
494 54, 125-135.

495 Heiduck, S. (1997). Food choice in masked titi monkeys (*Callicebus personatus*
496 *melanochir*): Selectivity or opportunism? *International Journal of Primatology*, 18,
497 487-502.

498 Hemingway, C. A. & Bynum, N. (2005). The influence of seasonality on primate diet and
499 ranging. In D. K. Brockman, & C. P. van schaik (Eds.), *Seasonality in Primates*.
500 *Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates* (pp 57-104).
501 Cambridge: Cambridge University Press.

502 Hershkovitz, P. (1988). Origin, speciation, and distribution of South American titi
503 monkeys, genus *Callicebus* (family Cebidae, Platyrrhini). *Proceedings of The*
504 *Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 140, 240-272.

505 Kinzey, W. G., & Norconk, M. A. (1993). Physical and chemical properties of fruit and
506 seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International*
507 *Journal of Primatology*, 14, 207–227.

508 Kulp, J., & Heymann, E. W. (2015). Ranging, activity budget, and diet composition of
509 red titi monkeys (*Callicebus cupreus*) in primary forest and forest edge. *Primates*, 56,
510 273-278.

511 Lehner, P. N. (1996). Handbook of ethological methods. 2. ed. Cambridge: Cambridge
512 University Press.

513 Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009).
514 Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and
515 evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 603–614.

516 Nagy-Reis, M. B., & Setz, E. Z. (2016). Foraging strategies of black-fronted titi monkeys
517 (*Callicebus nigrifrons*) in relation to food availability in a seasonal tropical forest.
518 *Primates*, DOI: 10.1007/s10329-016-0556-9.

519 Palacios, E., Rodríguez, A., & Defler, T. R. (1997). Diet of a group of *Callicebus*
520 *torquatus lugens* (Humboldt, 1812) during the annual resource bottleneck in
521 Amazonian Colombia. *International Journal of Primatology*, 18, 503-522.

522 Pyke, G. H., Pulliam, H. R., Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review
523 of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52, 137–154

524 Quintino, E. P. (2014). Ecologia e comportamento do bugio vermelho (*Alouatta*
525 *puruensis*) em um fragmento florestal em Rolim de Moura, Rondônia. Dissertação
526 (Mestrado em Zoologia). Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Pontifícia
527 Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

528 R Core Team (2014). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R
529 Foundation or Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http://www.R-](http://www.R-project.org/)
530 [project.org/](http://www.R-project.org/).

531 Santos, G. P., Galvão, C., & Young, R. J. (2012). The diet of wild black-fronted titi
532 monkeys *Callicebus nigrifrons* during a bamboo masting year. *Primates*, 53, 265-272.

533 Souza-Alves, J. P., Fontes, I. P., Chagas, R. R. D., & Ferrari, S. F. (2011). Seasonal
534 versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the
535 northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology*, 73, 1199-1209.

536 van Roosmalen, M. G. M., van Roosmalen, T., & Mittermeier, R. A. (2002). A taxonomic
537 review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of
538 two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian
539 Amazonia. *Neotropical Primates*, 10, 1-52.

540 van Schaik, C. P., & Pfannes, K. R. (2005). Tropical climates and phenology: a primate
541 perspective. In D. K. Brockman, C. P. Van schaik (Eds.), *Seasonality in Primates.*
542 *Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates* (pp 23-54).
543 Cambridge: Cambridge University Press.

544 Vermeer, J., & Tello-Alvarado, J. C. (2015). The distribution and taxonomy of titi
545 monkeys (*Callicebus*) in Central and Southern Peru, with the description of a new
546 species. *Primate Conservation*, 29, 9-29.

547 Wright, P. C. (1989). The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human*
548 *Evolution*, 18, 635-658.

549 Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderon, O., Pagan, M. A., & Paton, S. (2007).
550 Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal Neotropical forests: The
551 role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 231-251.

552

553

554

555

556

557

558

559

560

561

562

563

564

565 **Capítulo 2**

566

567 **Ambient temperature and humidity modulate the behavioural thermoregulation**

568 Karine Galisteo Diemer Lopes & Júlio César Bicca-Marques

569 Laboratório de Primatologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul,

570 Brasil

571

572

573

574

575 Manuscrito em revisão na revista Journal of Thermal Biology

576

577

578

579

580

581 Correspondência: Karine Galisteo Diemer Lopes; Faculdade de Biociências,

582 Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga, 6681 Prédio 12 a,

583 Porto Alegre, RS 90619-900, Brasil, karine.galisteo@acad.pucrs.br,

584 (55) (51) 99346.0070.

585

586

587

588

589 **Ambient temperature and humidity modulate the behavioural thermoregulation**
590 **of a small arboreal mammal**

591 Karine G. D. Lopes and Júlio César Bicca-Marques (corresponding author)

592 Faculdade de Biociências

593 Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

594

595

596

597

598

599 Send correspondence to:

600 Júlio César Bicca-Marques

601 Laboratório de Primatologia

602 Faculdade de Biociências

603 Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

604 Av. Ipiranga, 6681 Prédio 12A

605 Porto Alegre, RS 90619-900

606 BRAZIL

607 jcbicca@pucrs.br

608

609 **ABSTRACT**

610 Maintaining a constant body temperature is critical to the proper functioning of
611 metabolic reactions. Behavioural thermoregulation strategies may minimize the cost of
612 energetic balance when an animal is outside its thermoneutral zone. We investigated
613 whether ambient temperature and relative air humidity influence the use of behavioural
614 strategies by a group of Prince Bernhard's titi monkeys (*Callicebus bernhardi*) living in a
615 forest fragment. We monitored a social group composed of four individuals (an adult
616 couple and two juveniles) for 1,010 h from March to September 2015. We used the
617 instantaneous scan sampling method to record the body posture, the microhabitat, and
618 the occurrence of huddling with group mate(s) when animals were resting. We recorded
619 ambient temperature and relative humidity in the shade every 10 min with a data logger
620 hanging at a height of approximately 5 m. Daytime temperature ranged from 18.5°C to
621 38.5°C and relative humidity ranged from 21% to 97%. Titi monkeys avoided sunny
622 places at higher temperatures, especially above 31°C. Minimum night temperature did
623 not influence the choice of resting microhabitats during the first hour after sunrise.
624 Sitting was the major resting posture during the day (62%). Titi monkeys increased the
625 use of heat-dissipating postures at ambient temperatures >27°C. In addition, an increase
626 in relative humidity increased the use of these postures, but only at a narrow
627 temperature range (26°C-27°C). On the other hand, the ambient temperature did not
628 influence the occurrence of huddling. We conclude that microhabitat choice and
629 postural behaviour are important for titi monkeys to prevent overheating and suggest
630 that these behavioural adjustments might also be critical for other tropical arboreal
631 mammals.

632

633 **Keywords:** *Callicebus bernhardi*, *Plecturocebus bernhardi*, postural behaviour,
634 microhabitat selection, resting, huddling, thermoneutral zone.

635 **1. INTRODUCTION**

636 Maintaining a constant body temperature is critical for the proper functioning of
637 metabolic reactions (Angiletta et al. 2010). Therefore, when an animal is outside its
638 thermoneutral zone (that is, the environmental temperature range within which it does
639 not need to increase its metabolic rate to keep the body temperature stable, Paterson
640 1981), behavioural thermoregulation strategies may help offset the energetic costs of
641 the physiological temperature regulation via sweating, shivering, and vasoconstriction
642 or vasodilation (Hey 1975, Terrien et al. 2011). Behavioural thermoregulation controls
643 heat loss and heat gain by both ectothermic and endothermic animals by changing their
644 heat exchange with the air via radiation, convection, and conduction (Paterson 1981).
645 Ambient temperature, relative air humidity, solar radiation and wind speed influence
646 heat exchange with the environment (Hill et al. 2004).

647 Behavioural thermoregulation may involve the choice of microhabitats suitable for
648 resting, huddling with conspecifics, and/or the use of body postures that promote the
649 conservation or dissipation of heat. Resting in sunny places during periods of low
650 temperature is a passive way of warming the body through exposure to solar radiation.
651 Mammals (Bicca-Marques & Calegario-Marques 1998; Warnecke et al. 2010; Gestich et
652 al. 2014) and birds (Kortner & Geiser 1999) adopt this strategy. Small mammals also
653 sunbath to reduce energy costs arising from the reheating of the body after torpor
654 (Warnecke & Geiser 2010; Thompson et al. 2015). On the other hand, the search for
655 cooler and shady places under high temperatures prevents overheating (Bicca-Marques
656 & Calegario-Marques 1998; Terrien et al. 2011). The choice of resting places by tropical
657 forest animals may also be related to the vertical stratum occupied, since tree canopy
658 coverage causes a gradient of solar radiation exposure (Takemoto 2004). The differential

659 uses of the highest strata of vegetation at lower temperatures and of lower places closer
660 to the ground in periods of high temperature (Takemoto 2004, 2011; Gestich et al. 2014)
661 are compatible with the manipulation of the exposure to solar radiation.

662 In addition to microhabitat selection, animals can change their heat dissipation rate by
663 the use of body postures that alter the surface-to-volume ratio in contact with the
664 environment. Body postures that keep the limbs close to the torso decrease the heat
665 exchange between the animal and the air, while more stretched postures increase heat
666 exchange by conduction and convection (Paterson 1981; Terrien et al. 2011). Howler
667 monkeys (*Alouatta palliata*: Paterson 1981; *Alouatta caraya*: Bicca-Marques & Calegari-
668 Marques 1998; *Alouatta guariba clamitans*: Bicca-Marques & Azevedo 2004) and
669 baboons (*Papio cynocephalus*: Stelzner & Hausfater 1986) use these postural changes.

670 Another way to reduce energy costs under low temperatures via reduction of the
671 surface of heat exchange with the air involves decreasing the distance from other group
672 mates (Gilbert et al. 2010). Penguins (Simeone et al. 2004), primates (Bicca-Marques &
673 Calegari-Marques 1998), small rodents (Kauffman et al. 2003; Scantlebury et al. 2006),
674 and bats (Boyles et al. 2008) huddle to conserve heat.

675 Unlike the well-documented influence of ambient temperature on the occurrence of
676 these behaviours (Terrien et al. 2011), little is known about the role that relative air
677 humidity plays in behavioural thermoregulation. Relative humidity influences water
678 evaporation and transpiration (Berglung 1998), compromising heat loss via sweating in
679 hot and humid environments (Manzar et al. 2012). Therefore, it is expected to influence
680 microhabitat choice and postural behaviour. In fact, high air humidity promotes sun
681 avoidance in baboons (Pochron 2000).

682 The only study on behavioural thermoregulation of titi monkeys carried out so far
683 focused on *Callicebus nigrifrons* in the southern edge of the distribution of the genus
684 (Gestich et al. 2014). The study group selected sunny microhabitats and higher strata in
685 the canopy at low temperatures and the number of individuals resting in sunny places
686 early in the morning showed an inverse relationship with the minimum temperature of
687 the previous night. The minimum night temperature was always below 20°C, the lower
688 limit of the thermoneutral zone for tropical mammals (Scholander et al. 1950). However,
689 ambient temperature did not influence huddling behaviour (probably because of its role
690 in social bonding) and the predominant use of heat-conserving resting postures (sitting
691 and curled). Therefore, the major thermoregulatory challenge of the *C. nigrifrons* study
692 subjects was to conserve heat under the low ambient temperatures of their habitat
693 (Gestich et al. 2014).

694 Complementary to this study on *C. nigrifrons*, our research investigated whether Prince
695 Bernhard's titi monkeys (*Callicebus bernhardi*) living in a small Amazonian forest
696 fragment characterised by high ambient temperatures (>30°C) adopt behavioural
697 thermoregulation strategies to cope with the challenges of much hotter environments.
698 Animals that inhabit small forest fragments may experience even more extreme
699 temperatures compared to those in continuous forested areas due to an increase in the
700 incidence of solar radiation (Murcia 1995). Additionally, as far as we know, we
701 conducted the first assessment of the influence of relative air humidity on resting
702 postural behaviour. Specifically, we tested the following predictions related to resting
703 behaviour:

704 P1: The selection of sunny places decreases with increasing ambient temperature.

705 P2: The selection of sunny microhabitats in the first hour after sunrise presents an
706 inverse relationship to the minimum temperature of the previous night.

707 P3: Heat-dissipating postures increase with increasing ambient temperature.

708 P4: Relative air humidity influences postural behaviour.

709 P5: Ambient temperature does not influence the proportion of individuals huddling.

710

711 **2. METHODS**

712 **2.1 Study site**

713 This research was conducted in a 2.3-ha forest fragment at Sítio Nossa Senhora
714 Aparecida (11°47'59.32"S, 61°47'03.26"W, ca. 275 m a.s.l.), Rolim de Moura, state of
715 Rondônia, Brazil. The region has a tropical wet climate (Aw in Köppen's climate
716 classification) with mean annual temperatures between 24°C and 26°C, and annual
717 minimum and maximum temperatures between 18°C and 21°C, and 28°C and 33°C,
718 respectively. The mean total annual rainfall varies between 1,400 mm and 2,600 mm
719 with a well-defined dry period (<50 mm/month) from June to August (Silva 2012b). This
720 study was carried out in a typical year according to the mean minimum and maximum
721 temperatures of the last 10 years (Fig. 1). Historical temperatures were gathered from
722 the Climatological Bulletins of Rondônia (Silva 2007a, b, 2010a, b, 2012a, b) and the
723 Brazilian National Institute of Meteorology's website (www.inmet.gov.br).

724

725 **2.2 Study group**

726 The study group was the only group of titi monkeys living in the study site. The group
727 was composed of four individuals: one adult male, one adult female, one juvenile male,
728 and one juvenile female. The sex and age classification of the individuals was based on
729 body size, genitalia and urination angle (Wright 2013).

730

731 **2.3 Research protocol**

732 We followed the group from March to September 2015, totalling 1,010 h of data
733 collection distributed over 90 days of observation (12 seven-day periods + 1 six-day
734 period). These sampling periods were separated by a 7-day period without observations.
735 We recorded the behaviour using the instantaneous scan sampling method (Altmann
736 1974) with 3-min sample units separated by a 7-min interval. We obtained 20,023
737 behaviour records. To evaluate the use of thermoregulation strategies, we only analysed
738 the records in which titi monkeys were resting (N=9,281 or 46.4% of the activity budget)
739 because some specific demands of the other behaviours may influence the patterns of
740 microhabitat selection, body posture, and huddling. During foraging for fruits, for
741 example, the pattern of resource distribution in the canopy influences the choice of
742 microhabitats and the feeding posture, while an increase in interindividual distance may
743 reflect a strategy to reduce competition.

744 When the monkeys were resting, we recorded the microhabitat used, the body posture,
745 and the occurrence of huddling. We assessed the selection of the microhabitat for
746 resting in relation to the site's exposure to sunlight, classifying it as sunny or shady. This
747 analysis was not considered when it was cloudy (38.6% of the sample units in which

748 resting was recorded), since during these periods the animals did not have the option to
749 rest in the sun.

750 The resting posture was classified considering the surface-volume ratio of the body,
751 following a gradient of increasing heat dissipation (Paterson 1981): (1) curled, when the
752 individual is sitting bent over its own body and with the limbs flexed; (2) sitting, similar
753 to the curled position, but the individual is not bent and the limbs are not flexed; (3)
754 lying, when the individual is in a horizontal position, the torso is stretched, and the limbs
755 are flexed close to the body; (4) stretched, similar to the lying posture, but two limbs are
756 extended; and (5) spread, similar to the stretched position, but with all four limbs
757 extended. This classification has been successfully used in research with titi (Gestich et
758 al. 2014) and howler (Bicca-Marques & Calegario-Marques 1998; Bicca-Marques &
759 Azevedo 2004) monkeys. Regarding huddling behaviour, we recorded whether
760 individuals were huddled (i.e. bodies of two or more individuals in contact) or not
761 huddled (with no body contact).

762 We used a Log 110 RH/Temp (INCOTERM®) Data Logger (accuracy of 0.5°C for ambient
763 temperature and 5% for relative humidity) located at a height of about 5 m in the canopy
764 of a tree, which corresponds to the height generally used by animals according to a pilot
765 study. We placed the equipment in the shade in the centre of the fragment and set it up
766 to record ambient temperature (T) and relative humidity (RH) at 10-min intervals.
767 Despite the fact that smaller fragments present a temperature variation of ca. 1°C
768 between the edge and the interior (Kapos 1989), we considered that this difference is
769 too small to significantly influence the pattern of resting behaviour of our study subjects.
770 Additionally, there is only a subtle temperature variation in different heights of the

771 forest (Thompson et al. 2016). Therefore, we believe that the use of only one data logger
772 was sufficient for successfully recording the ambient temperature variation faced by the
773 titi monkeys. The data logger was placed inside a vented plastic box to protect it from
774 sunlight and rainfall. The temperature (T) ranged from 18.5°C to 38.5°C during the 1,010
775 h of monitoring of the titi monkeys, whereas the minimum recorded T during the night
776 ranged from 19.3°C to 24.7°C. The relative humidity (RH) ranged from 21% to 97% during
777 the study period and showed a strong negative correlation with T (Spearman correlation
778 $\rho=-0.73$, $p<0.0001$; see figure A1 on Supplementary Material Online).

779

780 **2.4 Data analysis**

781 We grouped T records into 1°C classes when analysing the use of behavioural
782 thermoregulation strategies (see the only exception below). For the analysis of
783 microhabitat choice, we calculated the proportion of individuals resting in a sunny
784 location in each scan sample unit. Then, we calculated the mean of these values for each
785 1°C class. The analysis of microhabitat choice in the early morning took into account the
786 proportion of individuals resting in sunny locations in each sample unit. As above, we
787 calculated the mean value in each 0.5°C-T class for this analysis because of the small
788 range of temperature recorded at night (19°C-24°C).

789 For the analysis of the use of resting postures, we attributed values from 1 (curled, more
790 heat-conserving) to 5 (spread, more heat-dissipating) for the postures and calculated
791 the mean posture for each sample unit. Subsequently, we calculated the mean posture
792 for each T class as in a previous study (Bicca-Marques and Calegario-Marques 1998). To
793 evaluate the independent effect of RH on postural behaviour we considered the RH

794 variation within each 1°C-T class. We used this strategy to separate the potential effects
795 of RH from those caused by differences in T, since these variables showed a strong
796 negative correlation (see above). We performed this analysis by grouping RH values into
797 1% classes for each T that presented a RH variation of at least 10%. T classes from 21°C
798 to 37°C met this criterion. We also evaluated the combined influence of T and RH on
799 postural behaviour using the heat index (HI), an index that estimates the perceived
800 temperature (Mather 1974 apud Hill et al. 2004). HI is not calculated for T<24°C because
801 the effect of RH on perceived temperature is negligible below this threshold. HI ranged
802 from 18.5°C to 52°C. We limited our analysis to the HI range of 19°C to 41°C because of
803 small sample size outside it (<6 scan samples in the 1°C-T classes of 18°C, 42°C and 52°C).
804 We found the same pattern ($F_{2,20}=185.3$, $R^2=0.95$, $p<0.0001$; see figure A2 on
805 Supplementary Material Online) as that for T (see Results), so we do not explore it
806 further. A simulation of the effect of 10% RH classes (10%-90%) on HI in the temperature
807 range of 24°C to 38°C indicates that HI might be more critical for species living in hotter
808 and more humid environments than our study site as the influence of higher relative air
809 humidity levels shows a steeper increase with increasing ambient temperature (see
810 figure A3 on Supplementary Material Online). Finally, we evaluated huddling by
811 calculating the proportion of individuals huddled in each sample unit (Gestich et al.
812 2014), and then calculating the mean for each T class.

813 We used linear regression to test our predictions considering T (ambient temperature),
814 T of the previous night or RH (relative air humidity) as independent variables and the
815 means of the proportions of individuals resting in sunny locations and huddling, and the
816 mean resting posture in each T class as dependent variables. We performed a
817 segmented regression (*piecewise regression*) in the SiZer package of R software (R

818 Development Core Team 2014) to assess whether T influences postural behaviour and
819 to determine the T that triggers the use of heat-dissipating postures.

820 We used one-tailed tests to evaluate the directional predictions 1 to 3 and two-tailed
821 tests to evaluate predictions 4 and 5. We considered a significance level of 5% ($p \leq 0.05$).
822 We performed all analyses with the R statistical package, version 3.1.1 (R Development
823 Core Team 2014).

824

825 **2.5 Ethics statement**

826 This study complied with Brazilian environmental laws. The Scientific Committee of the
827 School of Biosciences of the Pontifical Catholic University of Rio Grande do Sul approved
828 the project (#5936).

829

830 **3. RESULTS**

831 Titi monkeys rested in shady places in 96.3% of the records ($n=5,493$ records) and only
832 3.7% in sunny places ($n=209$). Still, T was a good predictor of microhabitat selection. The
833 use of sunny places for resting decreased at higher temperatures (Fig. 2), supporting
834 prediction 1. However, contrary to prediction 2, the minimum T of the previous night
835 did not predict the proportion of individuals resting in sunny places in the first hour after
836 sunrise (Fig. 3).

837 Titi monkeys used all resting body postures. Sitting was the most common posture
838 (62.0% of the records, $n=5,761$), followed by curled (12.7%, $n=1,183$), spread (10.3%,
839 $n=960$), stretched (8.2%, $n=758$), and lying (6.7%, $n=619$). As predicted (prediction 3),
840 titi monkeys increased the use of heat-dissipating postures with increasing T, but this

841 response was only observed for 27°C and above (Fig. 4). RH also influenced the postural
842 behaviour of titi monkeys, as expected in prediction 4. An RH increase at the
843 temperatures of 26°C (Fig. 5a) and 27°C (Fig. 5b) caused an increase in the use of heat-
844 dissipating postures. In both temperature classes this effect is clearer when RH is >60%.
845 Removing the data when RH<60% from the analysis resulted in a stronger relationship
846 at 27°C ($R^2=0.29$, $p=0.002$), but a weaker relationship at 26°C ($R^2=0.14$, $p=0.03$).
847 However, variations in RH did not influence the use of resting postures at lower (21°C-
848 25°C) and higher (28°C-37°C) T.

849 Finally, huddling accounted for 20% of records, 71% of which occurred in the early
850 morning or late afternoon when the group was resting in the sleeping tree. The
851 proportion of individuals huddling did not show a significant relation with T ($F_{1,19}=2.30$,
852 $R^2=0.11$, $p=0.14$), supporting prediction 5.

853

854 **4. DISCUSSION**

855 The study group responded to an increase in ambient temperature by resting in places
856 with reduced heat gain from sunlight and by increasing the use of heat-dissipating
857 postures. Relative humidity had a positive relationship with the use of heat-dissipating
858 postures, but its influence was restricted to temperatures near the likely upper limit of
859 titi monkey thermoneutral zone (i.e., ca. 27°C). On the other hand, the minimum night
860 temperature did not influence microhabitat selection in the first hour after sunrise and
861 ambient temperature did not influence huddling.

862 Alike *C. nigrifrons* we observed a lack of influence of ambient temperature on postural
863 behaviour within the thermoneutral zone. However, complementary to the study of *C.*

864 *nigrifrons* in southeastern Brazil, ambient temperature influenced the resting postures
865 used by *C. bernhardi* at higher temperatures, as well as the avoidance of sunny places
866 for resting under these circumstances. As expected for a mammal living in a tropical
867 region, heat-dissipating postures increased with increasing temperature. However, this
868 strategy was evident only from 27°C and above, a temperature range in which energy
869 expenditure to avoid hyperthermia may be high, forcing the animals to adopt
870 behavioural strategies favouring heat loss to the environment. It is likely that below 27°C
871 the need of heat-dissipating strategies is lower because the animals are within their
872 thermoneutral zone. The release of this thermal selection pressure may explain the
873 predominance of the sitting posture. However, the group also adopted more heat-
874 dissipating postures with increasing relative air humidity under ambient temperatures
875 of 26°C and 27°C. Therefore, it is possible that the influence of humidity on the loss of
876 heat by water evaporation (Manzar et al. 2012) is critical for the thermoregulatory
877 behaviour of small arboreal mammals only near the upper limit of their thermoneutral
878 zone. Above this threshold, temperature alone plays a major role in explaining the
879 choice of resting postures.

880 The lack of significant relationship between the minimum night temperature and the
881 use of sunny resting places early in the morning might be explained by the thermal
882 environment during the night at our study site. We recorded night temperatures above
883 the lower limit of the thermoneutral zone described for tropical mammals (20°C;
884 Scholander et al. 1950), or at most <1°C below it (19.3°C-24.7°C). This thermal variation
885 appears to have been insufficient to cause changes in the titi monkeys' behaviour in the
886 morning. On the other hand, the southern *C. nigrifrons* titi monkeys rested in sunny
887 areas early in the morning after cold nights when experiencing temperatures below the

888 lower limit of the thermoneutral zone, probably as a strategy that helps them to warm
889 the body passively (Gestich et al. 2014).

890 Finally, ambient temperature did not influence huddling. Similar to *C. nigrifrons* (Gestich
891 et al. 2014), *C. bernhardi* rested huddled mainly on sleeping trees. Individuals of the *C.*
892 *nigrifrons* study group did not increase the frequency of huddling even when exposed
893 to low temperatures, leading the authors to suggest that social needs appear to play a
894 major influence on the occurrence of this behaviour. Similar to other titi monkeys (Bicca-
895 Marques & Heymann 2013), all members of our study group usually slept with their tails
896 entwined (K.G.D. Lopes unpublished data), a habit related to social cohesion that
897 requires the animals to be in body contact. Furthermore, huddling increases stability
898 during sleep (Anderson & McGrew 1984; Ramakrishnan & Coss 2001).

899 In sum, ambient temperature influenced the resting behaviour of titi monkeys in
900 accordance with a thermoregulatory strategy. Titis increased the use of heat-dissipating
901 body postures at temperatures above the thermoneutral zone, whose upper limit seems
902 to fall near to 27°C. Relative air humidity also influenced the postural behaviour of the
903 group, showing that this environmental variable must be taken into account in studies
904 of thermoregulation, especially in hot environments with high humidity levels. The study
905 subjects also preferred to rest in the shade, avoiding microhabitats exposed to sunlight
906 at higher temperatures. The possibility that small forest fragments, such as the study
907 area, present a warmer and drier environment than areas of continuous forest (Kapos
908 1989; Murcia 1995) points to the need for studies to assess how differences between
909 these two environments influence the thermoregulatory behaviour of titi monkeys and
910 other arboreal tropical mammals. These environmental differences may influence the

911 thermoregulation, health and fitness of all mammals that resist in forest remnants. The
912 challenges of coping with a warmer thermal environment is likely to be more critical to
913 species larger than titi monkeys because their lower ratios of body surface to volume
914 hinders heat loss via conduction and convection. The more folivorous howler monkeys
915 (*Alouatta* spp.) and sloths (*Bradypus* spp. or *Choloepus* spp.) are good examples of these
916 species. Finally, the differences between our study with *C. bernhardi* in the Amazon and
917 the study of *C. nigrifrons* in the Atlantic Forest highlight the importance of investigating
918 the ecology and behaviour of taxa under varying environmental conditions to uncover
919 the extent of their adaptive responses.

920

921 **ACKNOWLEDGMENTS**

922 We thank the Pivolio family for the permit to conduct this research at the study site
923 (Sítio Nossa Senhora Aparecida), and Salete Bergamin Quintino for logistical support in
924 Rolim de Moura. We also thank Christini B. Caselli, Eleonore Z. F. Setz and Adrian A.
925 Barnett for critically reviewing an earlier version of this manuscript, Óscar M. Chaves
926 and Gabriela P. Hass for statistical help, Paula M. G. Azevedo for helping in data handling,
927 and the editor Christopher Gordon and two anonymous reviewers for constructive
928 comments.

929 Funding: Brazilian Higher Education Authority (CAPES) for financial support and a M.Sc.
930 studentship to KGDL and the Brazilian National Research Council (CNPq) for a research
931 fellowship to JCBM (PQ 1C, Proc. # 303306/2013-0).

932

933 **LITERATURE CITED**

- 934 Altmann, J. 1974: Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour **40**,
935 227-267.
- 936 Anderson, J. R. & McGrew, W. C. 1984: Guinea baboons (*Papio papio*) at a sleeping site.
937 Am. J. Primatol. **6**, 1-14.
- 938 Angilletta, M. J., Huey, R. B. & Frazier, M. R. 2010: Thermodynamic effects on organismal
939 performance: is hotter better? Physiol. Biochem. Zool. **83**, 197-206.
- 940 Berglund, L. G. 1998: Comfort and humidity. ASHRAE J. **40**, 35.
- 941 Bicca-Marques, J. C. & Azevedo, R. B. 2004: The 'thermoregulation hypothesis' does not
942 explain the evolution of sexual dichromatism in the brown howler monkey
943 (*Alouatta guariba damitans*). Folia Primatol. **75**, 236-236.
- 944 Bicca-Marques, J. C. & Calegari-Marques, C. 1998: Behavioral thermoregulation in a
945 sexually and developmentally dichromatic Neotropical primate, the black-and-gold
946 howling monkey (*Alouatta caraya*). Am. J. Phys. Anthropol. **106**, 533-546.
- 947 Bicca-Marques, J. C. & Heymann, E. W. 2013: Ecology and behavior of titi monkeys
948 (genus *Callicebus*). In: Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis, and
949 Uacaris. (Barnett, A., Veiga, L. M., Ferrari, S. F. & Norconk, M., eds) Cambridge:
950 Cambridge University Press, pp. 196-207.
- 951 Boyles, J. G., Storm, J. J. & Brack Jr., V. 2008: Thermal benefits of clustering during
952 hibernation: a field test of competing hypothesis on *Myotis sodalis*. Funct. Ecol. **22**,
953 632-636.
- 954 Gestich, C. C., Caselli, C. B. & Setz, E. Z. F. 2014: Behavioral thermoregulation in a small
955 neotropical primate. Ethology **120**, 1-9.

956 Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J. M., Giroud, S., Blanc, S. & Ancel, A.
957 2010: One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms.
958 Bio. Rev. **85**, 545-569.

959 Hey, E. 1975: Thermal neutrality. Brit. Med. Bull. **31**, 69-74.

960 Hill, R. A., Weingrill, T., Barret, L. & Henzi, S. P. 2004: Indices of environmental
961 temperatures for primates in open habitats. Primates **45**, 7-13.

962 Kapos, V. 1989: Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian
963 Amazon. J. Trop. Ecol. **5**, 173-185.

964 Kauffman, A. S., Paul, M. J., Butler, M. P. & Zucker, I. 2003: Huddling, locomotor and
965 nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. Physiology and
966 Behavior **79**, 247-256.

967 Kortner, G. & Geiser, F. 1999: Roosting behaviour of the tawny frogmouth (*Podargus*
968 *strigoides*). J. Zool. **248**, 501-507.

969 Manzar, M. D., Sethi, M. & Hussain, M. E. 2012: Humidity and sleep: a review on thermal
970 aspect. Biol. Rhythm Res. **43**, 439-457.

971 Murcia, C. 1995: Edge effects in fragmented forests: implications for conservation.
972 Trends in Ecology & Evolution **10**:58-62.

973 Paterson, J. D. 1981: Postural-positional thermoregulatory behaviour and ecological
974 factors in primates. Can. Rev. Phys. Anthropol. **3**, 3-11.

975 Pochron, S. T. 2000: Sun avoidance in the yellow baboons (*Papio cynocephalus*
976 *cynocephalus*) of Ruaha National Park, Tanzania. Variations with season, behavior
977 and weather. Int. J. Biometeorol. **44**, 141-147.

978 R Development Core Team. 2014: R: A Language and Environment for Statistical
979 Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL
980 <http://www.R-project.org/>.

981 Ramakrishnan, U. & Coss, R. G. 2001: Strategies used by bonnet macaques (*Macaca*
982 *radiata*) to reduce predation risk while sleeping. *Primates* **42**, 193-206.

983 Scantlebury, M., Bennett, N. C., Speakman, J. R., Pillay, N. & Schradin, C. 2006: Huddling
984 in groups leads to daily energy savings in free-living African four-striped grass mice,
985 *Rhabdomys pumilio*. *Funct. Ecol.* **20**, 166-173

986 Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V., Johnson, F. & Irving, L. 1950: Heat regulation in
987 some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* **99**, 237-258.

988 Silva, M. J. G. 2007a: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2005. Secretaria de Estado
989 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 40 pp.

990 Silva, M. J. G. 2007b: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2006. Secretaria de Estado
991 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 40 pp.

992 Silva, M. J. G. 2010a: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2007. Secretaria de Estado
993 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 40 pp.

994 Silva, M. J. G. 2010b: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2008. Secretaria de Estado
995 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 36 pp.

996 Silva, M. J. G. 2012a: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2009. Secretaria de Estado
997 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 29 pp.

998 Silva, M. J. G. 2012b: Boletim climatológico de Rondônia, ano 2010. Secretaria de Estado
999 do Desenvolvimento Ambiental, Porto Velho, Rondônia. 34 pp.

- 1000 Simeone, A., Luna-Jorquera, G. & Wilson, R. P. 2004: Seasonal variations in the
1001 behavioural thermoregulation of roosting Humboldt penguins (*Spheniscus*
1002 *humboldti*) in north-central Chile. *J. Ornithol.* **145**, 35-40.
- 1003 Stelzner, J. K. & Hausfater, G. 1986: Posture, microclimate, and thermoregulation in
1004 yellow baboons. *Primates* **27**, 449-463.
- 1005 Takemoto, H. 2004: Seasonal change in terrestriality of chimpanzees in relation to
1006 microclimate in the tropical forest. *Am. J. Phys. Anthropol.* **124**, 81-92.
- 1007 Takemoto, H. 2011: Microclimate and moving pattern. In: *The chimpanzees of Bossou*
1008 *and Nimba* (Matsuzawa, T., Humle, T., Sugiyama, Y., eds) Springer, New York, pp.
1009 335-338.
- 1010 Terrien, J., Perret, M. & Aujard, F. 2011: Behavioral thermoregulation in mammals: a
1011 review. *Front. Biosci.* **16**, 1428-1444.
- 1012 Thompson, C. L., Williams, S. H., Glander, K. E., Vinyard, C. J. 2016: Measuring
1013 microhabitat temperature in arboreal primates: a comparison of on-animal and
1014 stationary approaches. *Int. J. Primatol.* **37**, 495-517.
- 1015 Thompson, M. L., Mzilikazi, N., Bennett, N. C. & McKechnie, A. E. 2015: Solar radiation
1016 during rewarming from torpor in elephant shrews: supplementation or substitution
1017 of endogenous heat production? *PLoS One* **10**, e0120442.
- 1018 Warnecke, L. & Geiser, F. 2010: The energetics of basking behaviour and torpor in a small
1019 marsupial exposed to simulated natural conditions. *J. Comp. Physiol. B* **180**, 437–
1020 445.
- 1021 Warnecke, L., Schleucher, E. & Geiser, F. 2010: Basking behaviour in relation to energy
1022 use and food availability in one of the smallest marsupials. *Physiol. Behav.* **101**, 389–
1023 393.

1024 Wright, P. C. 2013: *Callicebus* in Manu National Park: territory, resources, scent marking
1025 and vocalizations. In: Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis, and
1026 Uacaris (Barnett, A., Veiga, L. M., Ferrari, S. F. & Norconk, M., eds) Cambridge:
1027 Cambridge University Press, pp. 232-239.
1028

1029 **LIST OF FIGURES**

1030

1031 Figure 1. Mean minimum (white squares) and maximum (white circles) temperatures
1032 from 2005 to 2014 and mean minimum and maximum temperatures during the year of
1033 the study (2015, black circles). The bars represent the standard deviation. Source:
1034 Rondônia Climatological Reports and the Brazilian National Institute of Meteorology
1035 website.

1036

1037 Figure 2. Relationship between the temperature in the shade during the day and the
1038 proportion of individuals resting in sunny locations.

1039

1040 Figure 3. Relationship between the minimum temperature at night and the proportion
1041 of individuals resting in sunny locations in the first hour after sunrise.

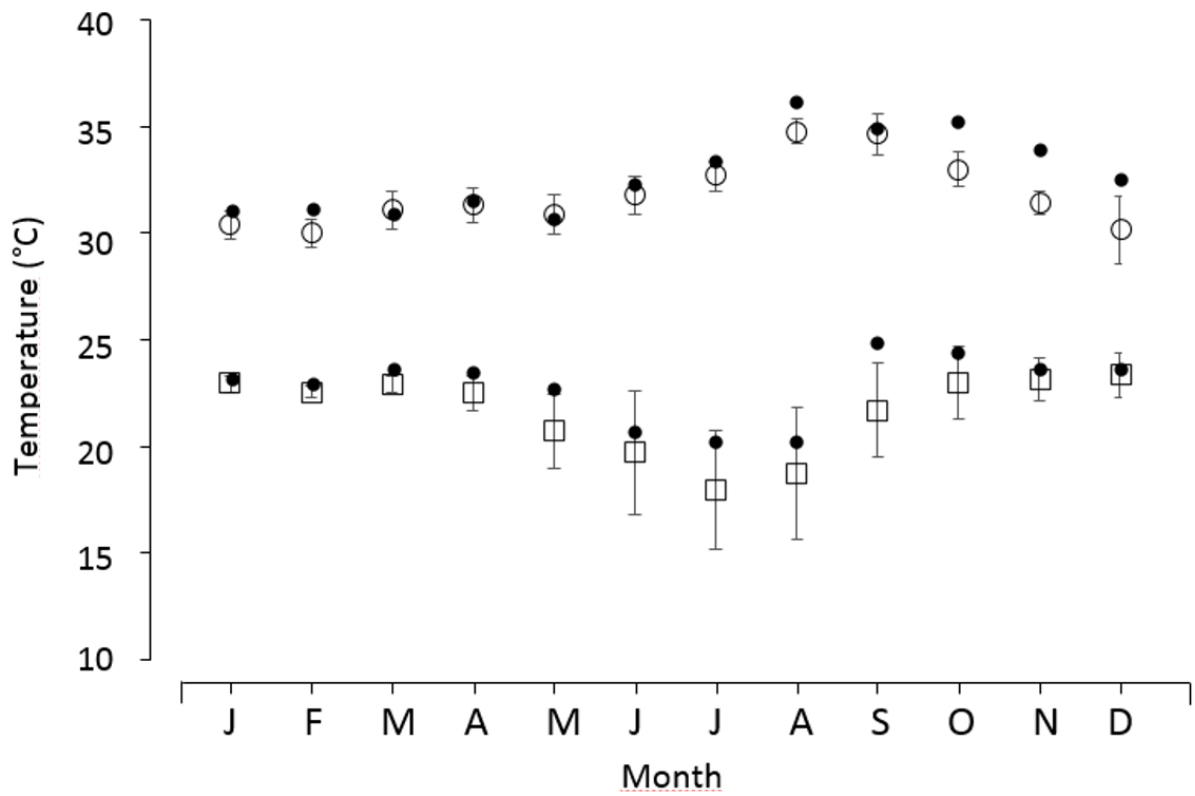
1042

1043 Figure 4. Relationship between mean resting posture of titi monkeys and ambient
1044 temperature in the shade during the day.

1045

1046 Figure 5. Relationship between the relative air humidity and the mean resting posture
1047 of titi monkeys during the day at temperatures of (a) 26°C and (b) 27°C.

1048



1049

1050

1051

1052

1053

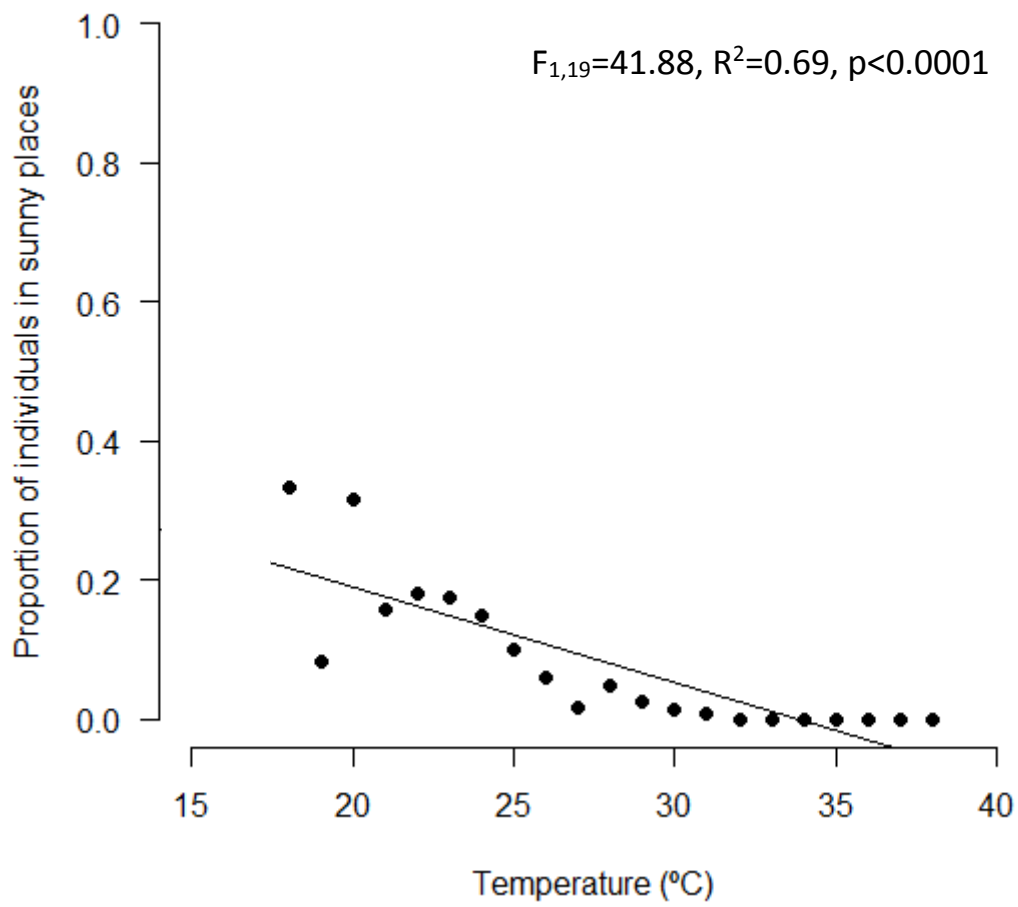
1054

1055

1056

1057

1058 Figure 1. Lopes & Bicca-Marques



1059

1060

1061

1062

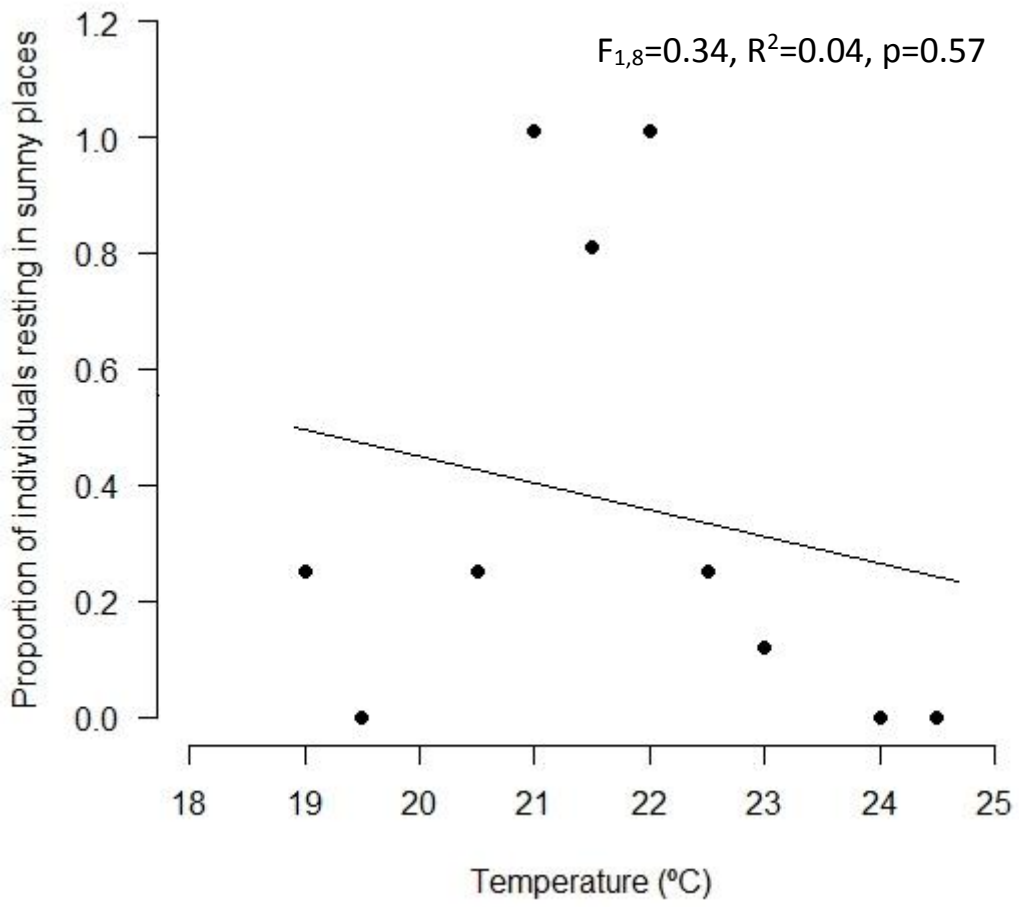
1063

1064

1065

1066 Figure 2. Lopes & Bicca-Marques

1067



1068

1069

1070

1071

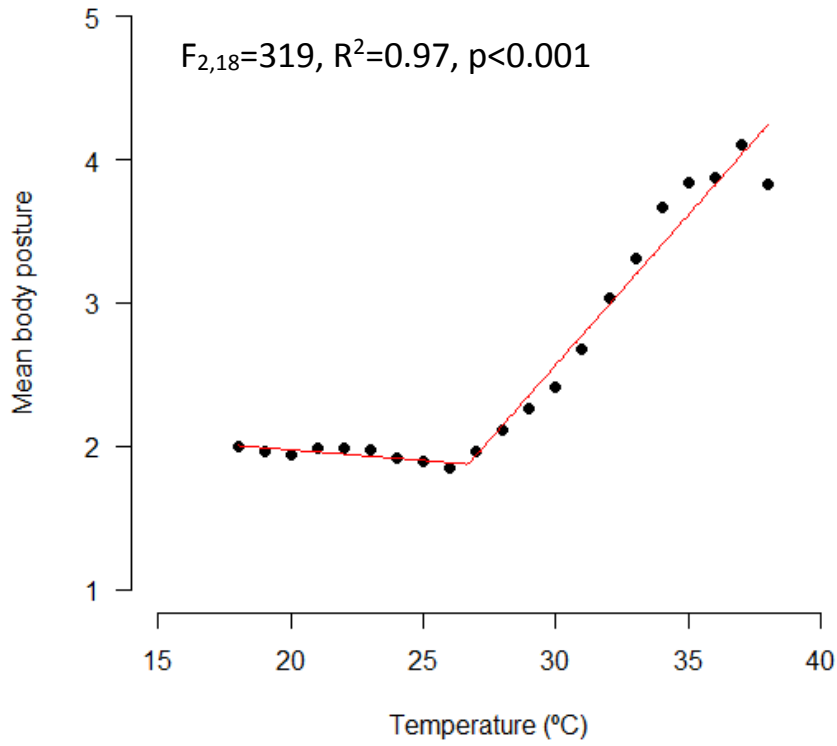
1072

1073

1074 Figure 3. Lopes & Bicca-Marques

1075

1076



1085

1086

1087

1088

1089

1090

1091

1092

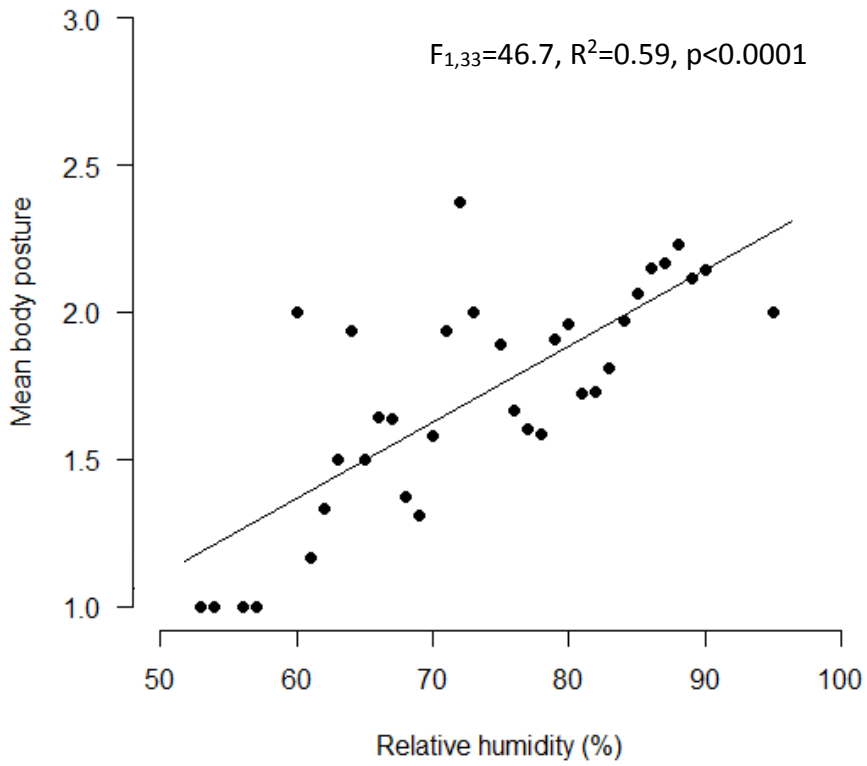
1093

1094

1095

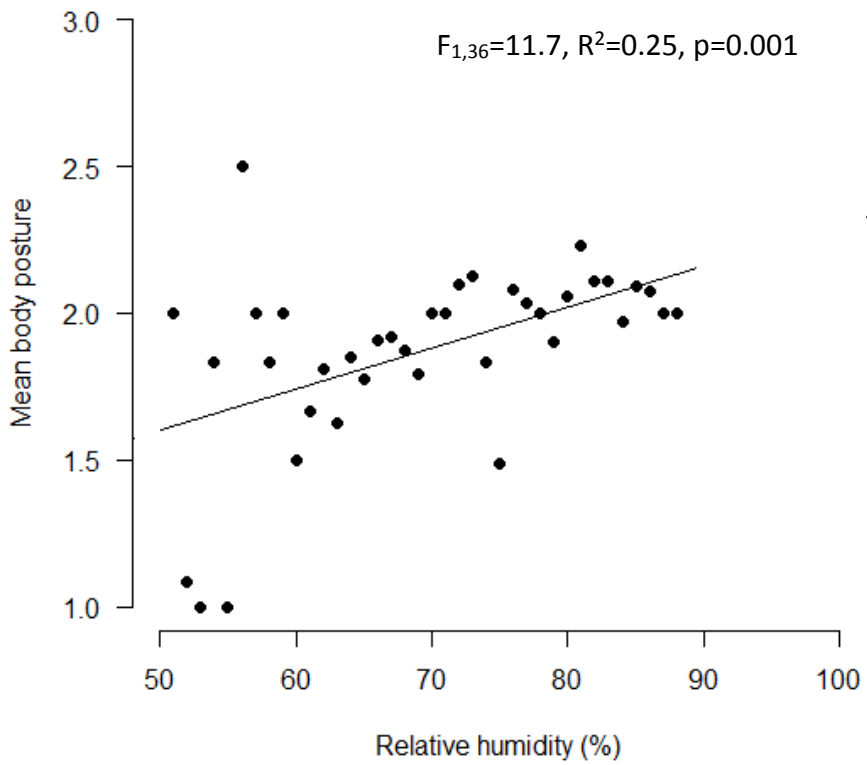
1096 Figure 4. Lopes & Bicca-Marques

1097 a)



1098

1099 b)



1100

1101 Figure 5. Lopes & Bicca-Marques

1102 **HIGHLIGHTS**

1103

1104 **Ambient temperature and humidity modulate the behavioural thermoregulation**
1105 **of a small arboreal mammal**

1106

1107 Karine Galisteo Diemer Lopes & Júlio César Bicca-Marques

1108

- 1109 • Ambient temperature affects the selection of resting microhabitats
- 1110 • Minimum night temperature did not influence the resting behaviour in early morning
- 1111 • Ambient temperature influences the postural behaviour above the thermoneutral zone
- 1112 • Ambient temperature does not change huddling behaviour
- 1113 • Air humidity affects postural behaviour near the upper limit of the thermoneutral zone

1114

1115

1116

1117

1118

1119

1120

1121

1122

1123

1124

1125 SUPPLEMENTARY MATERIAL ONLINE

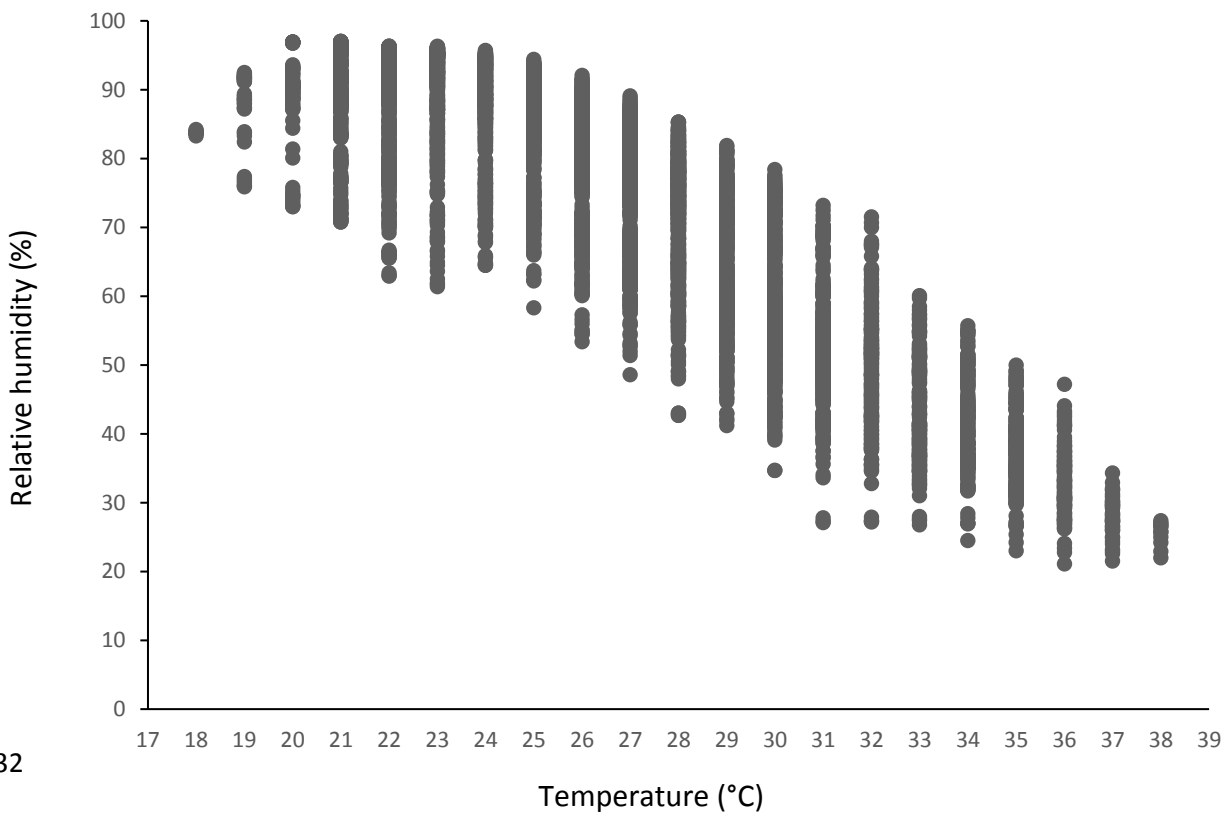
1126

1127 **Ambient temperature and humidity modulate the behavioural thermoregulation**
1128 **of a small arboreal mammal**

1129 Karine G. D. Lopes and Júlio César Bicca-Marques (corresponding author)

1130

1131



1132

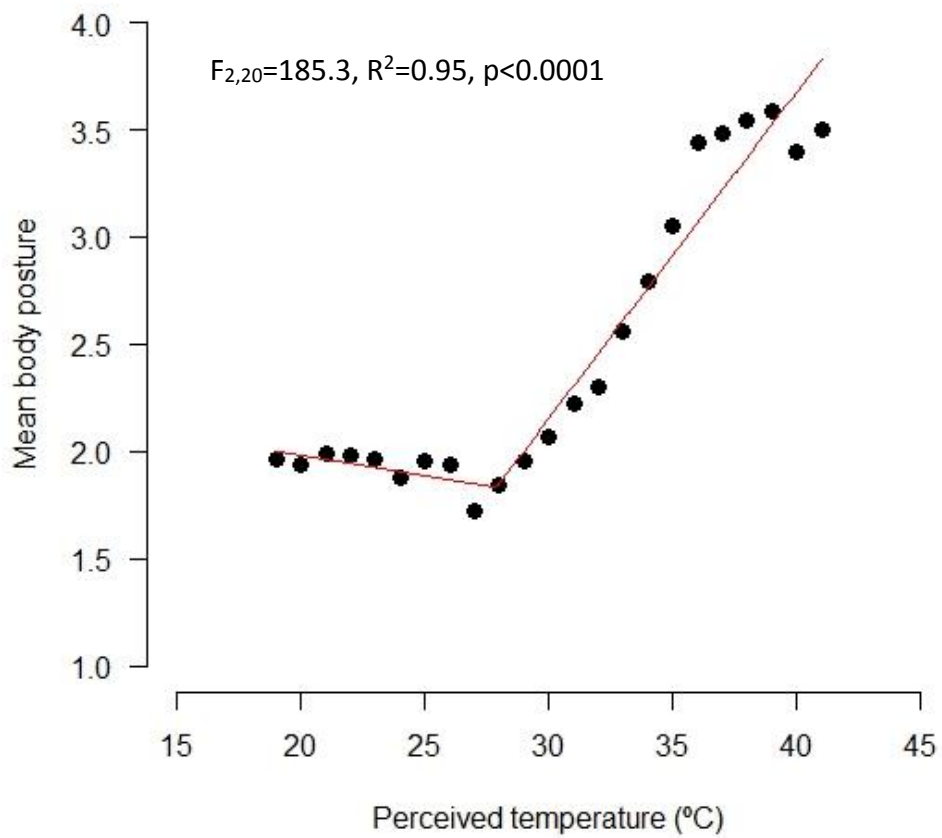
1133

1134 Figure A1. Relationship between mean resting posture of titi monkeys and the heat
1135 index (perceived temperature) during the day.

1136

1137

1138



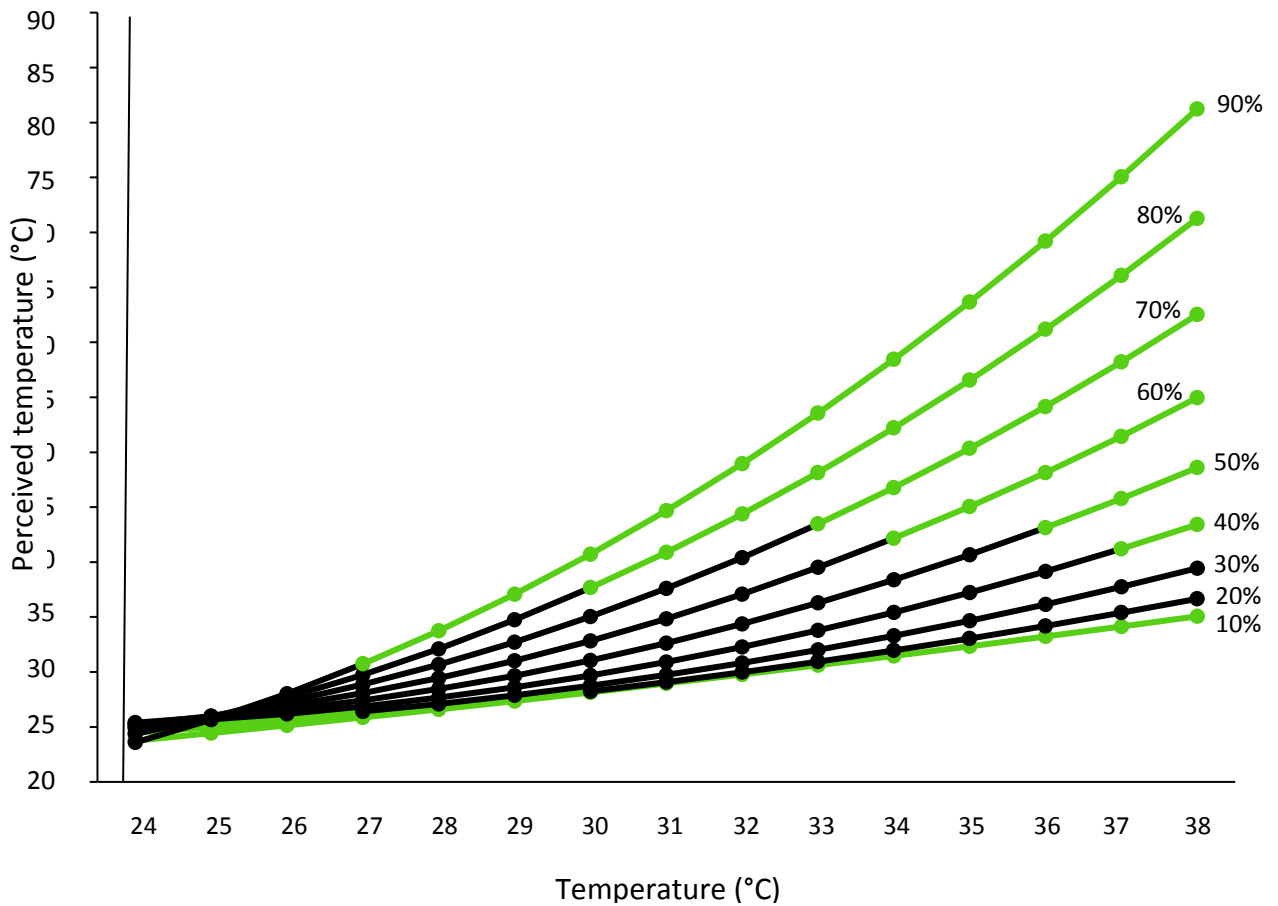
1150

1151 Figure A2. Relationship between mean resting posture of titi monkeys and the heat

1152 index (perceived temperature) during the day.

1153

1154



1155

1156

1157

1158 Figure A3. Effect of relative air humidity (10%-90%) on perceived temperature (°C) for
1159 each 1°C-class of recorded temperature (°C) during the study. Black lines and markers
1160 indicates the combinations of ambient temperature and relative air humidity recorded
1161 during the study, whereas green lines and markers show combinations not recorded.