

ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
ZOOLOGIA

THIAGO CAVALCANTE

**INFLUÊNCIA DA DISPONIBILIDADE E CONSUMO DE FRUTOS NO COMPORTAMENTO  
AGONÍSTICO E ESPAÇAMENTO INTERINDIVIDUAL DE MACACOS BARRIGUDOS  
(*Lagothrix cana*)**

Porto Alegre  
2018

PÓS-GRADUAÇÃO - STRICTO SENSU



Pontifícia Universidade Católica  
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

ESCOLA DE CIÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**INFLUÊNCIA DA DISPONIBILIDADE E CONSUMO DE FRUTOS  
NO COMPORTAMENTO AGONÍSTICO E ESPAÇAMENTO INTERINDIVIDUAL  
DE MACACOS-BARRIGUDOS (*Lagothrix cana*)**

Autor: Thiago Cavalcante Ferreira

Orientador: Júlio César Bicca-Marques

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

ABRIL DE 2018

THIAGO CAVALCANTE FERREIRA

**INFLUÊNCIA DA DISPONIBILIDADE E CONSUMO DE FRUTOS  
NO COMPORTAMENTO AGONÍSTICO E ESPAÇAMENTO INTERINDIVIDUAL  
DE MACACOS-BARRIGUDOS (*Lagothrix cana*)**

Dissertação apresentada como requisito para obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-graduação em Zoologia da Escola de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

Orientador: Júlio César Bicca-Marques

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

ABRIL DE 2018

## SUMÁRIO

DEDICATÓRIA .....	i
AGRADECIMENTOS.....	ii
EPÍGRAFE .....	v
RESUMO .....	vi
ABSTRACT .....	vii
Capítulo 1 .....	1
Agradecimentos .....	2
Resumo.....	3
Palavras-chave.....	3
Introdução.....	4
Métodos .....	9
Resultados .....	14
Discussão .....	17
Referências.....	21
Material suplementar .....	29

DEDICATÓRIA

*Dedicado ao  
Seu Valdomiro,  
meu avô.*

## AGRADECIMENTOS

A toda minha família, meus irmãos, Bruno Cavalcante, Juliana e Jéssica Valéria, em especial minha mãe, Iêda Valéria pelo apoio incondicional ao longo de toda minha carreira profissional.

Ao doutor Bicca-Marques pelas minuciosas revisões e conselhos imprescindíveis, pela confiança que dedicou ao meu trabalho e pelo futebol sagrado de quarta-feira.

À Anamélia de Souza Jesus pela ajuda constante em todos os âmbitos dessa dissertação, inclusive na instalação dos transectos para fenologia e do acompanhamento e suporte durante toda minha trajetória desde quando decidi trabalhar com os macacos-barrigudos.

Ao amigo Ítalo Mourthé pelas dicas, conselhos, pela paciência interminável desde a criação da pergunta para essa pesquisa, ajuda com os gráficos de regressão e pelas inúmeras discussões ecológicas regadas a Serra Malte.

À Dona Doriângela e Seu Nésio por terem me acolhido em sua casa durante toda a minha pesquisa de campo.

Aos amigos Odair Diogo e Tatiane Costa por todo o apoio durante minha permanência em Cacoal.

Ao amigo Almério Câmara Gusmão por ter me apresentado uma das áreas de pesquisa.

À Gemma Galgany pelo apoio incondicional, confiança e interesse na minha pesquisa.

Ao Seu Lourival e esposa pela autorização para trabalhar em suas terras e pelas doações de ovos caipiras.

Aos donos das propriedades que faziam parte da área de vida dos barrigudos: Seu Carlão e esposa, Seu João e família, Dr. Laécio, Família Boni, e todos os moradores e pequenos produtores do entorno das áreas de estudo.

À Dra. Karen Strier pela oportunidade de trabalhar e ganhar experiência de campo e intelectual com os primos da mata atlântica dos macacos-barrigudos.

Ao Seu Pedro e Ana pelo apoio durante minha estadia em Porto Alegre.

À professora Michele por ter conseguido o conservante para a coleta de amostras para estudo de parasitos.

Ao amigo Oscar M. Chaves pela ajuda com os gráficos de regressão e pela ajuda com o método de coleta de dados de fenologia.

Ao amigo Jonas da Rosa Gonçalves pela ajuda com a figura da localização das áreas de estudo.

Ao amigo Carlos Tuyama e família por me apresentar um pouco mais das belezas de Rondônia.

Ao professor Adrian Barnett pelas dicas em relação à fenologia.

Ao Dr. Paul A. Garber pelos comentários incisivos e importantes sobre a teoria da minha pesquisa.

Ao amigo Alexandre, vulgo “Cobra”, pelo auxílio de campo na área da linha sete.

A todo o pessoal do Laboratório de Primatologia da PUCRS pelas interessantes reuniões e auxílios em geral.

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 PPG-Zoologia pelo pagamento de ida e volta para Rondônia e pela ajuda de custo com a alimentação, através do auxílio PROEX.



## EPÍGRAFE



“Deve-se escrever da mesma maneira com que as lavadeiras lá de Alagoas fazem em seu ofício. Elas começam com uma primeira lavada, molham a roupa suja na beira da lagoa ou do riacho, torcem o pano, molham-no novamente, voltam a torcer. Colocam o anil, ensaboam e torcem uma, duas vezes. Depois enxáguam, dão mais uma molhada, agora jogando água com a mão. Batem o pano na laje ou na pedra limpa, e dão mais uma torcida e mais outra, torcem até não pingar do pano uma só gota. Somente depois de feito tudo isso é que elas dependuram a roupa lavada na corda ou no varal, para secar. Pois quem se mete a escrever devia fazer a mesma coisa. A palavra não foi feita para enfeitar, brilhar como ouro falso; a palavra foi feita para dizer.”

Graciliano Ramos, 1962

## RESUMO

Animais que vivem em grupo, como a maioria dos primatas, são beneficiados por uma redução no risco de predação e um aumento na possibilidade de defesa cooperativa dos recursos. Porém, a vida em sociedade aumenta a competição intragrupo por alimento, a qual pode modular as interações agonísticas e o espaçamento interindividual. Avaliamos a influência da disponibilidade de frutos e seu consumo (grau de frugivoria) no comportamento agonístico e espaçamento interindividual de duas populações de macacos-barrigudos em fragmentos florestais na Amazônia brasileira. Registramos 165 interações agonísticas intragrupo no contexto de alimentação via método de “todas as ocorrências” e 3549 registros de espaçamento via método de “varredura instantânea”. O consumo de frutos apresentou uma relação direta com o comportamento agonístico e o espaçamento interindividual, enquanto a disponibilidade de frutos foi um bom preditor apenas do espaçamento. A exploração pelos barrigudos de locais de alimentação com árvores com diâmetro à altura do peito quase quatro vezes maior do que as árvores monitoradas para a análise da disponibilidade de frutos pode explicar a ausência de relação com o agonismo. A proporção do tempo (50%) na qual os barrigudos estiveram sem vizinhos próximos (<5 m) é compatível com uma estratégia de redução da competição intragrupo por frutos via manutenção do distanciamento interindividual. Em suma, apresentamos as primeiras evidências de competição agressiva intragrupo para *Lagothrix cana* e demonstramos a importância da disponibilidade e consumo de frutos em moldar alguns aspectos do sistema social dos barrigudos.

**Palavras-chave:** Competição agressiva intragrupo; Socioecologia; Comportamento alimentar; Padrões de espaçamento; Grau de frugivoria; Fenologia.

## ABSTRACT

Group living animals, like most primates, benefit from a reduction in predation risk and an improvement in their potential to compete for food with other groups. However, gregariousness also increases intragroup food competition that can modulate within-group agonism and interindividual spatial patterns. We evaluated the influence of fruit availability and consumption (degree of frugivory) on the agonistic behavior and interindividual distance in two populations of Gray woolly monkeys living in forest fragments in southwestern Brazilian Amazonia. We recorded 165 intragroup agonistic interactions in a feeding context via the “all occurrences” method and 3,549 records of spacing via scan sampling. Fruit consumption presented a direct relationship with agonistic and spacing behavior, whereas our estimate of fruit availability was a good predictor only for spacing. Woolly monkey selection of food patches composed of trees with diameter at breast height almost fourfold than that of the trees found in the phenology plots might explain the lack of relationship between fruit availability and agonism. The proportion of time (50%) that woolly monkeys had no nearby (<5 m) neighbors is compatible with a strategy of reducing intragroup fruit competition by managing interindividual distances. In sum, we presented the first evidence of aggressive intragroup feeding competition in *Lagothrix cana* and demonstrate the influence of fruit availability and consumption on some aspects of the social system of woolly monkeys.

**Keywords:** Aggressive intragroup feeding competition; Socioecology; Feeding behavior; Spacing patterns; Degree of frugivory; Phenology.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24

**Capítulo 1**  
**Influência da disponibilidade e consumo de frutos no**  
**comportamento agonístico**  
**e espaçamento interindividual de macacos-barrigudos (*Lagothrix cana*)**

Thiago Cavalcante & Júlio César Bicca-Marques  
Laboratório de Primatologia,  
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil

Manuscrito formatado segundo as normas do periódico International Journal of Primatology.

Correspondência: Thiago Cavalcante, Escola de Ciências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Avenida Ipiranga, 6681 Prédio 12A, Porto Alegre, RS 90619-900, Brasil, [thiagocav.ferreira@gmail.com](mailto:thiagocav.ferreira@gmail.com), (55) (82) 98822.4704.

25 **Agradecimentos**

26

27 Agradecemos aos proprietários de terra que permitiram a coleta de dados em suas  
28 propriedades. À Anamélia de Souza Jesus pela ajuda durante o desenvolvimento da  
29 pesquisa e pela confecção do mapa das áreas de estudo em colaboração com Jonas  
30 da Rosa Gonçalves. Ao Ítalo Mourthé pelo acompanhamento da pesquisa com  
31 importantes dicas desde a elaboração das hipóteses, pela revisão do manuscrito e  
32 pela ajuda com os gráficos de regressão. Ao Óscar M. Chaves pela ajuda com o  
33 gráfico de fenologia. À Karen B. Strier e Pablo Stevenson por comentários  
34 imprescindíveis referentes à teoria e métodos da pesquisa. À Coordenação de  
35 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de  
36 pós-graduação (Mestrado) a TC, pela verba PROEX via PPG-Zoologia da Pontifícia  
37 Universidade Católica do Rio Grande do Sul e ao Conselho Nacional de  
38 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de Produtividade em  
39 Pesquisa (nº 303306/2013-0) concedida a JCBM.

40

41 Informações suplementares das análises de auto-correlação temporal (Apêndice S1)  
42 estão disponíveis na seção de Material Suplementar.

43 **Resumo**

44

45 Animais que vivem em grupo, como a maioria dos primatas, são beneficiados  
46 por uma redução no risco de predação e um aumento na possibilidade de defesa  
47 cooperativa dos recursos. Porém, a vida em sociedade aumenta a competição  
48 intragrupo por alimento, a qual pode modular as interações agonísticas e o  
49 espaçamento interindividual. Avaliamos a influência da disponibilidade de frutos e seu  
50 consumo (grau de frugivoria) no comportamento agonístico e espaçamento  
51 interindividual de duas populações de macacos-barrigudos em fragmentos florestais  
52 na Amazônia brasileira. Registramos 165 interações agonísticas intragrupo no  
53 contexto de alimentação via método de “todas as ocorrências” e 3549 registros de  
54 espaçamento via método de “varredura instantânea”. O consumo de frutos apresentou  
55 uma relação direta com o comportamento agonístico e o espaçamento interindividual,  
56 enquanto a disponibilidade de frutos foi um bom preditor apenas do espaçamento. A  
57 exploração pelos barrigudos de locais de alimentação com árvores com diâmetro à  
58 altura do peito quase quatro vezes maior do que as árvores monitoradas para a  
59 análise da disponibilidade de frutos pode explicar a ausência de relação com o  
60 agonismo. A proporção do tempo (50%) na qual os barrigudos estiveram sem vizinhos  
61 próximos (<5 m) é compatível com uma estratégia de redução da competição  
62 intragrupo por frutos via manutenção do distanciamento interindividual. Em suma,  
63 apresentamos as primeiras evidências de competição agressiva intragrupo para  
64 *Lagothrix cana* e demonstramos a importância da disponibilidade e consumo de frutos  
65 em moldar alguns aspectos do sistema social dos barrigudos.

66

67 **Palavras-chave:** Competição agressiva intragrupo; Socioecologia; Comportamento  
68 alimentar; Padrões de espaçamento; Grau de frugivoria; Fenologia.

## 69 **Introdução**

70

71 Animais que vivem em grupo, como a maioria dos primatas, são beneficiados por uma  
72 redução no risco de predação e um aumento na possibilidade de defesa cooperativa  
73 dos recursos (Majolo *et al.* 2008). Em contrapartida, eles precisam compartilhar os  
74 recursos e se adaptar às mudanças na sua distribuição e abundância para suprir as  
75 necessidades básicas e garantir a sobrevivência de todos os membros do grupo  
76 (Alexander 1974; Majolo *et al.* 2008; Snaith e Chapman 2007; Wrangham 1980).  
77 Baseado nos custos e benefícios associados com a vida em grupo, a predação e a  
78 competição por alimento são importantes pressões seletivas que moldam a evolução  
79 dos sistemas sociais em primatas (Alexander 1974; Wrangham 1980).

80 A competição intraespecífica por recursos alimentares pode ser dividida em  
81 quatro tipos (Janson e van Schaik 1988): (i) intragrupo agressiva, (ii) intragrupo  
82 indireta, (iii) intergrupo agressiva e (iv) intergrupo indireta. A competição agressiva  
83 ocorre quando os competidores se encontram no recurso e a agressão reduz a  
84 ingestão de alimentos por alguns indivíduos (intragrupo) ou grupos (intergrupo). Já a  
85 competição indireta (ou por interferência) resulta na remoção de recursos limitados por  
86 alguns indivíduos (intragrupo) ou grupos (intergrupo) antes da chegada dos outros ao  
87 recurso. As três primeiras afetam os custos e benefícios da vida social, enquanto a  
88 competição intergrupo indireta não (Janson e van Schaik 1988).

89 Os padrões de interação agonística no contexto da alimentação são bons  
90 indicadores da competição agressiva por alimento, a qual tem uma influência direta no  
91 ganho energético e nutricional do animal (Pereira 1988; Su e Birky 2007). Por  
92 exemplo, indivíduos juvenis de babuínos da savana, *Papio cynocephalus*, aumentam o  
93 acesso a uma nutrição de qualidade através da agressão (Pereira 1988). As maiores  
94 taxas de agonismo em grupos de macacos de Taiwan, *Macaca cyclopis*, resultam na  
95 saída do animal agredido do local de alimentação, limitando assim, suas  
96 oportunidades alimentares (Su e Birky 2007).

97 Fatores ecológicos podem influenciar o modo como os indivíduos se  
98 posicionam no ambiente em relação aos outros membros do grupo. A distância entre  
99 macacos-vervet (*Cercopithecus aethiops sabaesus*), por exemplo, é menor quando o  
100 alimento é abundante e espacialmente agrupado e maior quando ele é raro e disperso  
101 (Fairbanks e Bird 1978). Enquanto uma redução no espaçamento interindividual pode  
102 diminuir a vulnerabilidade a predadores (Boinski *et al.* 2000), ela pode aumentar a  
103 probabilidade de ocorrência de interações agonísticas (Bernstein 2007).

104 Assim como as espécies onívoras mencionadas acima, o comportamento de  
105 espécies frugívoras e folívoro-frugívoras também é influenciado pela disponibilidade e  
106 distribuição dos recursos alimentares (Snaith e Chapman 2007). As variações  
107 comportamentais moduladas por essas variáveis incluem alterações na proporção de  
108 consumo dos itens alimentares (Peres 1994a; Stevenson *et al.* 2000; Tutin *et al.* 1997),  
109 tamanho da área de vida, comprimento do percurso diário e tamanho do grupo (Isbell  
110 1991) e organização social (Chapman *et al.* 1995; Norconk e Kinzey 1994; Symington  
111 1990). Dentre as variações na organização social, a fissão-fusão (separação  
112 temporária do grupo em subgrupos que podem ter composição de indivíduos variável  
113 ao longo do tempo) observada em algumas espécies (e.g., *Ateles chamek* e *A.*  
114 *geoffroyi*, *Chiropotes satanas* e *Pan troglodytes*) é uma estratégia que pode diminuir a  
115 competição intragrupo e aumentar a probabilidade de encontrar recursos dispersos  
116 (Chapman *et al.* 1995; Coles *et al.* 2012; Norconk e Kinzey 1994; Symington 1990).

117 Além desses comportamentos influenciados por características ambientais  
118 (e.g., distribuição e disponibilidade de recursos alimentares), alguns autores propõem  
119 a utilização de variáveis que levem em consideração a perspectiva e a biologia da  
120 espécie estudada para avaliar a influência dos recursos no comportamento animal  
121 (Pruetz e Isbell 2000; Saito 1996; Vogel e Janson 2007). Dessa forma, é possível  
122 considerar como os próprios animais percebem determinado recurso (Isbell *et al.*  
123 1998; Vogel e Janson 2007). Por exemplo, além da disponibilidade de frutos, a  
124 duração dos eventos de alimentação e o número de fêmeas adultas se alimentando



125 são bons preditores da frequência de agonismo em macacos-prego-de-cara-branca,  
126 *Cebus capucinus* (Vogel e Janson 2007).

127 Os primatas neotropicais apresentam uma grande diversidade no consumo de  
128 itens vegetais, incluindo variados níveis de frugivoria (Hawes e Peres 2014), o que os  
129 qualifica como bons modelos para o estudo da influência da disponibilidade de  
130 alimento e do grau de frugivoria no comportamento social (e.g., Chapman *et al.* 1995;  
131 Masi *et al.* 2009; Pavelka e Knopff 2004; Stevenson *et al.* 2000). Dentre eles estão os  
132 barrigudos (*Lagothrix* spp.), cuja dieta predominantemente frugívora é complementada  
133 com folhas e outras estruturas vegetativas, flores, artrópodes e pequenos vertebrados  
134 (Di Fiore e Campbell 2007; Gonzalez *et al.* 2016; Peres 1994a; Stevenson *et al.* 1994).  
135 Essa complementação decorre da necessidade de compensar os períodos com baixa  
136 disponibilidade de seus recursos preferidos para manter um balanço nutricional  
137 adequado (Gonzalez *et al.* 2016; Peres 1994a; Stevenson *et al.* 1994).

138 A organização social dos barrigudos apresenta uma grande variação  
139 interpopulacional. É possível encontrá-los formando desde grupos pequenos e coesos  
140 a grupos grandes e dispersos (10-50 indivíduos, Di Fiore e Campbell 2007; Shanee  
141 2014a; Stevenson 2006; Zárata e Stevenson 2014). As áreas de vida variam de ca.  
142 100 ha a ca. 1000 ha, onde percorrem uma distância de 1000 m a 5000 m por dia (Di  
143 Fiore e Campbell 2007; Shanee 2014a; Zárata e Stevenson 2014). Essa variabilidade  
144 tem sido relacionada à sazonalidade na disponibilidade de frutos (Peres 1996;  
145 Stevenson e Castellanos 2000) e variações na densidade populacional, qualidade do  
146 habitat e fertilidade do solo (Defler 1996; Di Fiore e Rodman 2001; Stevenson 2006;  
147 Stevenson e Castellanos 2000).

148 As interações sociais agonísticas dos barrigudos no contexto de alimentação  
149 são mais frequentes do que em outros contextos (Di Fiore e Fleischer 2005;  
150 Stevenson *et al.* 1994). O número de interações agonísticas durante o consumo de  
151 frutos e o número total dessas interações em grupos de *Lagothrix lagotricha* são  
152 maiores nos períodos de maior disponibilidade desse recurso (Stevenson *et al.* 1994).

153 Essa competição por alimento é um dos fatores mais importantes para o espaçamento  
154 interindividual em *L. lagotricha* (Stevenson 1998). Nessa espécie, as agressões  
155 apresentam uma relação positiva com a quantidade de indivíduos compartilhando uma  
156 árvore frutífera e a proximidade é maior durante o consumo de frutos do que de outros  
157 itens alimentares, como insetos e folhas (Stevenson *et al.* 1998). A alta incidência de  
158 comportamentos agonísticos intragrupo no contexto alimentar (Di Fiore e Fleischer  
159 2005; Stevenson *et al.* 1994) e a variabilidade ecológica e social que influenciam o  
160 espaçamento interindividual (Shanee 2014b; Stevenson 1998; Zárata e Stevenson  
161 2014) em diferentes populações fazem dos barrigudos bons modelos para estudar o  
162 comportamento social relacionado ao forrageio. Dessa forma, é possível esperar que  
163 variações na disponibilidade e no consumo de frutos afetem o comportamento social  
164 intragrupo dos barrigudos.

165 Nosso objetivo neste trabalho foi investigar a influência da disponibilidade de  
166 frutos e do grau de frugivoria no comportamento agonístico e espaçamento  
167 interindividual dos barrigudos. Especificamente, testamos se (i) a disponibilidade de  
168 frutos no ambiente e (ii) o consumo de frutos pelos barrigudos influenciam a taxa de  
169 comportamentos agonísticos e o espaçamento interindividual. Nossas hipóteses são:

170 H1: a disponibilidade de frutos afeta a taxa de comportamentos agonísticos em  
171 contexto de alimentação. Nós predizemos que um aumento da disponibilidade de  
172 frutos provoca um aumento na taxa de comportamentos agonísticos (e.g.,  
173 *Lagothrix lagotricha*, Stevenson *et al.* 1994). Alternativamente, um aumento na  
174 disponibilidade de frutos pode levar a menores taxas de agressão se o mesmo  
175 resultar em uma quantidade de alimento suficiente para suprir as necessidades de  
176 todos ou da maioria dos membros do grupo. Nesse caso, as maiores taxas de  
177 agressão ocorrerão quando esse recurso for escasso.

178 H2: a disponibilidade de frutos afeta o espaçamento interindividual dos barrigudos.  
179 Espera-se que os indivíduos permaneçam mais próximos (menor espaçamento  
180 interindividual) nos períodos de maior disponibilidade de frutos como observado

181 para *Lagothrix cana* (Peres 1996). Alternativamente, uma maior coesão (menor  
182 espaçamento interindividual) durante o período de escassez de frutos poderia ser  
183 vantajoso na defesa dos recursos contra grupos vizinhos (Wrangham 1980).

184 H3: o grau de frugivoria (contribuição dos frutos para a dieta) é um bom preditor da  
185 taxa de comportamentos agonísticos em contextos de alimentação. Espera-se que  
186 o consumo de frutos apresente uma relação direta com a taxa de agonismo, o que  
187 indicaria a ocorrência de competição agressiva intragrupo por um alimento cuja  
188 qualidade nutricional e possibilidade de monopolização justificariam a sua  
189 contestação (e.g., *Gorilla beringei*, Robbins 2008; *Lagothrix lagotricha*, Stevenson  
190 *et al.* 1994; *Cebus capucinus*, Vogel e Janson 2007). Por outro lado, uma relação  
191 inversa pode ser esperada se os maiores consumos ocorrerem em situações com  
192 uma abundância de frutos no ambiente suficiente para saciar todos ou a maioria  
193 dos membros do grupo.

194 H4: o grau de frugivoria é um bom preditor do espaçamento interindividual dos  
195 barrigudos. Espera-se uma relação inversa entre o grau de frugivoria e o  
196 espaçamento à luz da maior coesão dos indivíduos em períodos de maior  
197 consumo de frutos, pois os mesmos tendem a apresentar um padrão de  
198 distribuição espacial agrupado no ambiente (Peres 1996; Stevenson *et al.* 1998,  
199 2015). Entretanto, pode-se esperar uma relação direta se os períodos com maior  
200 frugivoria ocorrerem em períodos nos quais os frutos explorados estejam mais  
201 dispersos no ambiente.

202

203 **Métodos**

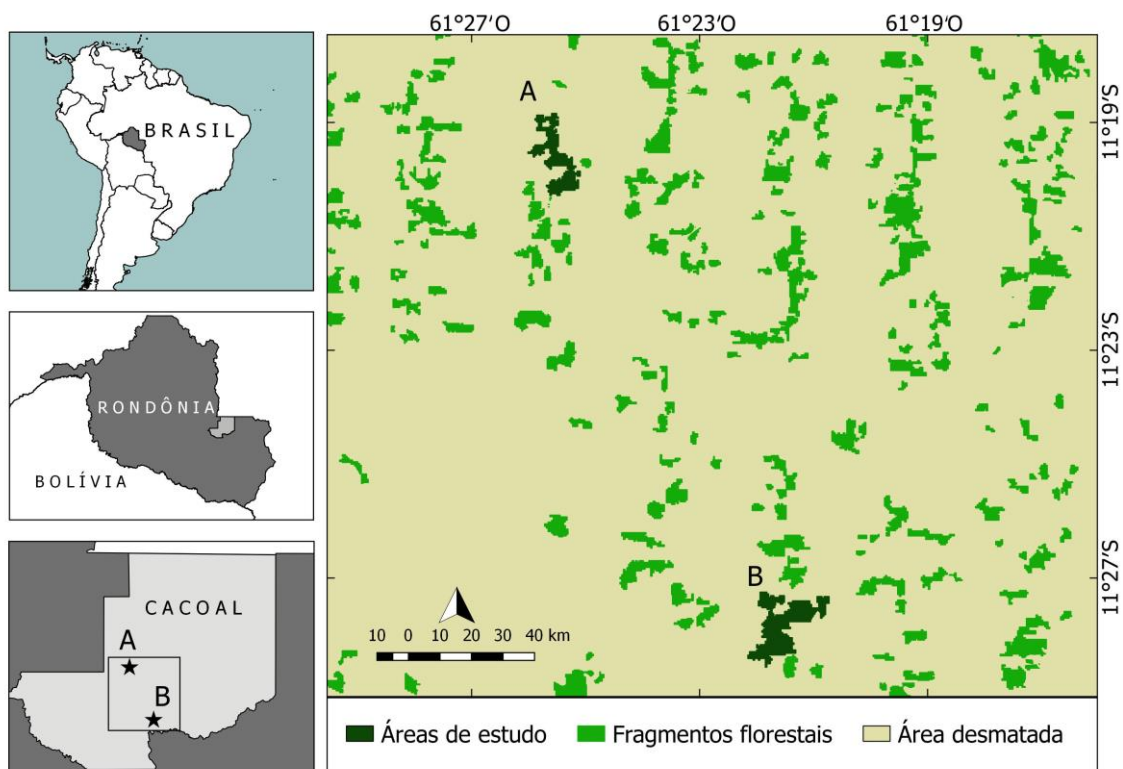
204

205 **Áreas e grupos de estudo**

206

207 Realizamos a pesquisa em dois fragmentos de Floresta Amazônica (A: 11°19'12,46''S,  
208 61°25'33,84''O, ca. 120 ha; B: 11°28'24,35''S, 61°21'21,10''O, ca. 400 ha; ambos ca.  
209 186 m a.n.m.) no município de Cacoal em Rondônia, Brasil (Fig. 1). O clima da região  
210 é do tipo Aw (Tropical Chuvoso) de Köppen com temperatura média anual de 25,6°C,  
211 máxima média mensal de 35,2°C em setembro e mínima média mensal de 21,1°C em  
212 julho (período 1998-2010). A umidade relativa do ar média é de 75%, variando de 60%  
213 em agosto a 89% em fevereiro. A precipitação anual média é de 1760 mm com média  
214 mensal na estação chuvosa (outubro a março) de 251 mm e média mensal na estação  
215 seca (abril a setembro) de 39 mm (dados climáticos disponíveis no Boletim  
216 Climatológico de Rondônia – 2010; SEDAM 2012).

217



218

219 Fig. 1. Localização das áreas de estudo em Rondônia, Brasil.

220 A assembleia de primatas das florestas da região é composta por 9 a 11  
221 espécies (Ferrari *et al.* 1996; Gusmão *et al.* 2014). Em ambas as áreas de estudo são  
222 encontradas 10 espécies: *Lagothrix cana*, *Ateles chamek*, *Alouatta puruensis*, *Sapajus*  
223 *apella*, *Saimiri ustus*, *Plecturocebus bernhardi*, *Chiropotes albinasus*, *Pithecia*  
224 *mittermeieri*, *Mico nigriceps* e *Aotus nigriceps*.

225 Os subgrupos de *Lagothrix cana* monitorados variaram de 1 a 20+ indivíduos e  
226 eram constituídos frequentemente por três a cinco indivíduos machos adultos e cinco  
227 ou mais fêmeas e imaturos. Essa estimativa pode estar subestimada devido à grande  
228 dispersão dos indivíduos (Peres 1996). Não foi possível determinar a composição e  
229 tamanho dos grupos de barrigudos de cada área de estudo, pois os membros dos  
230 grupos de estudo não puderam ser identificados individualmente. Todos os subgrupos  
231 monitorados foram observados do amanhecer ao pôr-do-sol.

232

### 233 **Registros do comportamento**

234

235 Realizamos a coleta de dados de março a outubro de 2017. Dividimos a coleta total  
236 em 10 períodos amostrais por área. Esses períodos duravam no máximo 10 dias e  
237 consistiam de três dias de monitoramento comportamental seguidos pela coleta de  
238 dados de fenologia. Monitoramos as áreas de forma alternada. Obtivemos um total de  
239 20 períodos amostrais, totalizando 617 h de monitoramento (A=313 h; B=304 h).  
240 Utilizamos o método de varredura instantânea (Altmann 1974) com unidades  
241 amostrais de 5 min a cada intervalo de 30 min, totalizando 3549 registros de  
242 comportamento.

243 Em cada registro incluímos informação sobre a atividade (descanso,  
244 alimentação, locomoção, interações sociais, beber água, marcação de cheiro,  
245 exploração do ambiente e amamentação [os quatro últimos agrupados na categoria  
246 “outros” para análise]) e a distância para o vizinho mais próximo. Quando possível,  
247 especificamos o item alimentar ingerido: fruto maduro ou imaturo, folha adulta ou nova,

248 presa (vertebrado ou invertebrado), botão floral, broto e outros. O grau de frugivoria  
249 consistiu na média da contribuição dos frutos para a dieta em termos de porcentagem  
250 dos registros de alimentação diária em cada período amostral. Registramos 1128  
251 eventos de alimentação, dos quais não foi possível identificar o item consumido em  
252 10% dos casos (N=111 registros). O consumo de frutos foi registrado em 658 dos  
253 1017 eventos restantes (=65% de frugivoria).

254 Avaliamos o espaçamento interindividual classificando a distância para o  
255 vizinho mais próximo em R5, quando havia pelo menos um indivíduo em um raio de  
256 até 5 m do indivíduo e  $R > 5$ , quando o indivíduo não tinha vizinhos num raio  $\leq 5$  m  
257 (Stevenson 1998). Calculamos um índice de proximidade para cada período amostral,  
258 o qual consistiu na divisão do número de registros de indivíduos a  $\leq 5$  m de distância  
259 dividido pelo total de registros de espaçamento (Stevenson 1998). Esse índice de  
260 proximidade varia de 0, quando todos os indivíduos estiverem a  $> 5$  m do vizinho mais  
261 próximo, a 1, quando todos os indivíduos tiverem, pelo menos, um indivíduo a  $\leq 5$  m  
262 de distância. Não foi possível determinar com segurança o espaçamento  
263 interindividual em 13% (N=458) dos 3549 registros de comportamento. Os indivíduos  
264 estiveram em R5 em 50% dos registros.

265 Registramos os eventos de comportamento agonístico pelo método de “todas  
266 as ocorrências” (Altmann 1974). Esses eventos consistiram em suplantar, perseguir,  
267 agarrar, morder e outros contatos físicos agressivos (Ramirez 1988). Os eventos de  
268 suplantação podem ter sido subestimados devido à sua natureza sutil e pela limitação  
269 da visibilidade em florestas tropicais. Também registramos e categorizamos os  
270 contextos das interações como alimentar e não-alimentar. Calculamos a taxa de  
271 agonismo dividindo o número de interações agonísticas registradas no contexto de  
272 alimentação em cada período por seu respectivo esforço amostral em horas.

273

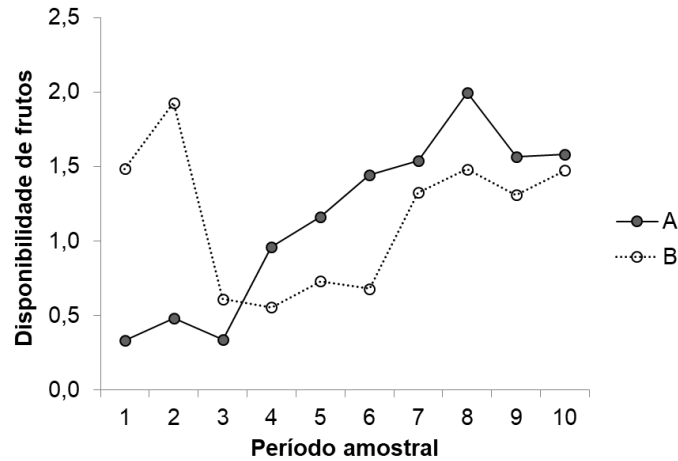
## 274 **Disponibilidade de frutos**

275

276 Estabelecemos 12 transectos de 250 m x 10 m para monitoramento fenológico de  
277 árvores das áreas de estudo (Gentry 1982; Magnusson *et al.* 2005): cinco no  
278 fragmento A e sete no fragmento B (área total amostrada=1,25 ha e 1,75 ha,  
279 respectivamente). Todas as árvores (A=492, B=781) com DAP $\geq$ 10 cm (Di Fiore 2003;  
280 Peres 1994) dentro desses transectos foram marcadas e medidas (A: média 21  $\pm$  DP  
281 13 cm; B: média 25  $\pm$  DP 26 cm), 300 das quais foram sorteadas para o  
282 monitoramento fenológico em cada fragmento. Algumas árvores morreram durante o  
283 estudo (A=12, B=13), causando uma variação no tamanho da amostra dos períodos.

284 A presença de frutos na copa de cada árvore foi avaliada com o auxílio de  
285 binóculos 10 x 42. A disponibilidade de frutos em cada período amostral foi estimada  
286 utilizando o método semi-quantitativo de Fournier (1974), o qual classifica a copa das  
287 árvores em escores que variam de 0 (ausência da fenofase) a 4 (76%-100% da copa  
288 contendo frutos). Multiplicamos o escore individual pelo DAP de cada indivíduo  
289 produzindo fruto para levar em consideração o tamanho da árvore (medido pelo DAP),  
290 o qual está relacionado à biomassa e à sua capacidade reprodutiva (Chapman 1992;  
291 Di Fiore 2003; Peres 1996; Stevenson *et al.* 1998). Calculamos um índice de  
292 disponibilidade de fruto para cada período, o qual consistiu na média dos escores  
293 individuais multiplicado pelo respectivo DAP, dividido pelo número total de árvores  
294 monitoradas multiplicado pelo escore máximo, 4 (Agostini *et al.* 2010; Chaves e Bicca-  
295 Marques 2016). Esse índice variou de 0,334 no 1º período amostral da área A a 1,999  
296 no 7º período da mesma área (Fig. 2). Sempre que possível, medimos o DAP das  
297 árvores utilizadas como fonte para consumo de frutos pelos barrigudos e as árvores  
298 onde ocorreram as interações agonísticas. Comparamos essa distribuição de DAPs  
299 com aquela das árvores monitoradas nos transectos fenológicos a fim de avaliar a  
300 representatividade da amostra fenológica aleatória do conjunto de árvores

301 selecionadas pelos barrigudos. A identificação taxonômica das árvores não foi  
302 realizada.  
303



304  
305 Fig. 2. Variação temporal do índice de disponibilidade de frutos nas áreas A e B ao  
306 longo do estudo.

307

### 308 Procedimentos estatísticos

309

310 Devido à ausência de diferença significativa entre os grupos de estudo na taxa de  
311 interações agonísticas (teste de Wilcoxon:  $W=45$ ,  $P=0,739$ ), grau de frugivoria ( $W=31$ ,  
312  $P=0,161$ ), índice de proximidade ( $W=63$ ,  $P=0,344$ ) e índice de disponibilidade de frutos  
313 ( $W=51$ ,  $P=0,970$ ), os dados foram analisados em conjunto a fim de aumentar o  
314 tamanho das amostras e o poder da análise estatística. Fizemos uma análise prévia  
315 para testar a influência da disponibilidade de frutos no grau de frugivoria (e.g.,  
316 Sengupta e Radhakrishna 2016) e não encontramos relação significativa ( $F=2,317$ ;  
317  $gl=18$ ;  $r^2=0,065$ ;  $P=0,145$ ). Portanto, a avaliação da potencial influência de ambas  
318 variáveis independentes nas duas variáveis dependentes desse estudo, como  
319 discriminado em nossas hipóteses, é justificada.

320 Realizamos testes de regressão linear para avaliar se as variáveis  
321 independentes disponibilidade de frutos e grau de frugivoria são boas preditoras das



322 variáveis dependentes taxa de comportamentos agonísticos e índice de proximidade.  
323 Devido aos dados consistirem de séries temporais em duas localidades, utilizamos a  
324 função de auto-correlação (ACF) para verificar a presença de dependência temporal  
325 entre as observações (Zuur *et al.* 2010). Não encontramos correlação temporal  
326 significativa (Apêndice S1), o que condiz com a premissa de independência entre as  
327 unidades amostrais.

328 O orçamento diário de atividades e a composição da dieta foram calculados  
329 pelo método da proporção para reduzir a chance de superestimar os comportamentos  
330 mais conspícuos e subestimar os menos conspícuos devido à variação no número de  
331 indivíduos por unidade amostral de varredura (Clutton-Brock 1977). Por fim, utilizamos  
332 o teste não-paramétrico de Wilcoxon para comparar a distribuição do DAP das árvores  
333 presentes nos transectos do monitoramento fenológico com as árvores utilizadas como  
334 fonte de frutos pelos barrigudos e com as árvores onde ocorreram as interações  
335 agonísticas. O nível de significância para todos os testes foi estabelecido em 0,05  
336 (bicaudal). Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.4.3 (R Core  
337 Team 2016).

338

## 339 **Resultados**

340

341 Os barrigudos estavam se locomovendo em 37% (n=1262) dos registros,  
342 descansando em 26% (n=944), se alimentando em 32% (n=1140) e interagindo  
343 socialmente em 4% (n=158). Os outros comportamentos representaram apenas 1%  
344 (n=45) do total de registros. Dentre os comportamentos sociais, as interações  
345 agonísticas representaram 17% (n=45) dos registros de varredura.

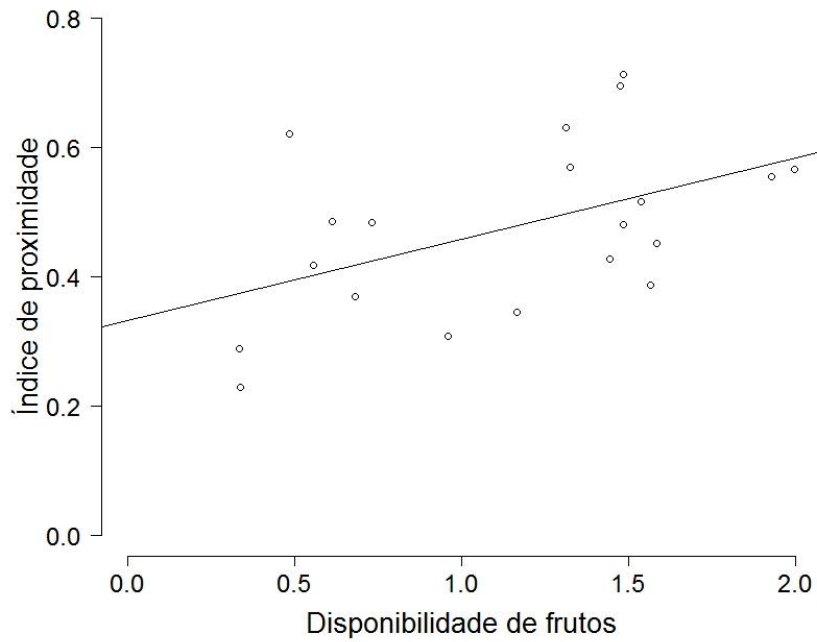
346 Também registramos outras 227 interações agonísticas pelo método de “todas  
347 as ocorrências”. Não foi possível determinar o contexto dessas interações em 15% dos  
348 casos (N=34). A alimentação representou o principal contexto (85%, n=165) das  
349 interações agonísticas com contexto identificado (N=193). Dessas, apenas 5% (n=8)

350 consistiu de eventos de suplantação, enquanto perseguir, agarrar, morder e outros  
351 contatos físicos agressivos somaram os restantes 95% (n=157). A taxa de interações  
352 agonísticas por período nas duas populações variou de 0,032 até 0,629 eventos por  
353 hora de observação (média=0,253 ± DP 0,155, mediana=0,219).

354 A dieta foi composta predominantemente por frutos 65% (n=658), seguidos por  
355 folhas 11% (n=115), flores 8% (n=81), outros itens vegetativos 9% (n=92) e presas 7%  
356 (n=71). As árvores utilizadas como fonte de frutos pelos grupos de estudo tinham um  
357 DAP médio (média=83 ± DP 88 cm, mediana=59 cm, mínimo=13 cm, máximo=569 cm;  
358 N=74) quase quatro vezes maior do que as sorteadas para o monitoramento  
359 fenológico (média=23 ± DP 20 cm, mediana=17 cm, mínimo=10 cm, máximo=323 cm;  
360 teste de Wilcoxon: W=4538,5, P<0,001). Consequentemente, as interações  
361 agonísticas também foram mais comuns em árvores com DAP médio (média=13 ± DP  
362 117 cm, mediana=65 cm, mínimo=22 cm, máximo=569 cm; N=34) cinco vezes maior  
363 que a amostra de árvores aleatória da fenologia (teste de Wilcoxon: W=1221,  
364 P<0,001).

365 O índice de disponibilidade de frutos não foi um bom preditor da taxa de  
366 interações agonísticas (F=0,917; gl=18; r<sup>2</sup>=0,048; P=0,351), permitindo rejeitar a  
367 hipótese 1. Contudo, quanto maior a disponibilidade de frutos, maior a proximidade  
368 entre os barrigudos (F=5,635; gl=18; r<sup>2</sup>=0,238; P=0,029; Fig. 3), dando suporte à  
369 hipótese 2.

370 Por outro lado, tanto a taxa de interações agonísticas (F=6,998; gl=18;  
371 r<sup>2</sup>=0,280; P=0,016; Fig. 4) quanto o espaçamento interindividual (F=7,252; gl=18;  
372 r<sup>2</sup>=0,287; P=0,014; Fig. 5) variaram diretamente em função do grau de frugivoria,  
373 dando suporte às hipóteses 3 e 4.

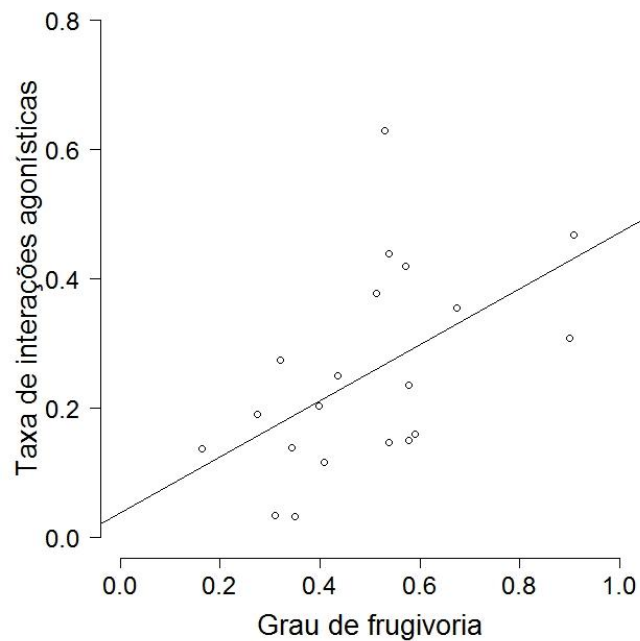


374

375

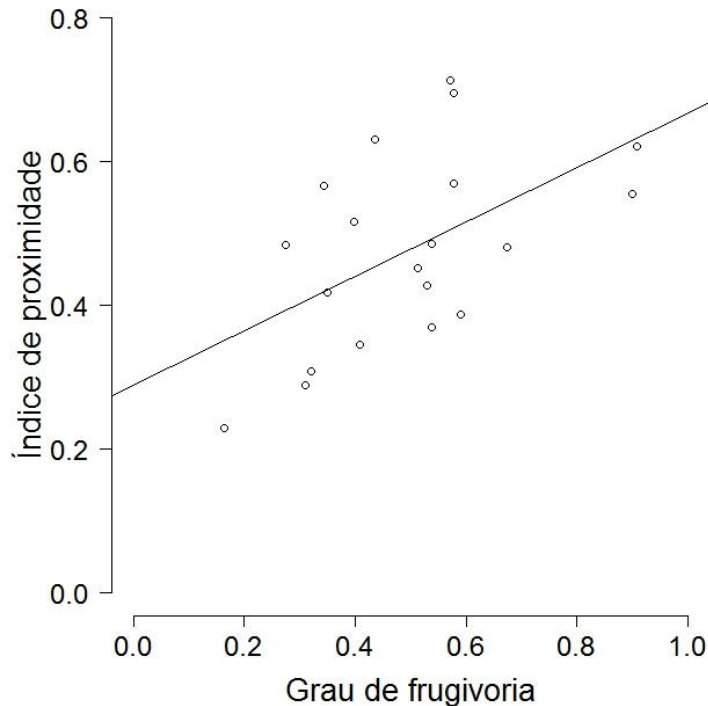
376 Fig. 3. A disponibilidade de frutos (medida pelo índice fenológico) influencia  
 377 diretamente o índice de proximidade (i.e., espaçamento interindividual) dos barrigudos.

378



379

380 Fig. 4. O grau de frugivoria (% consumo de frutos) dos barrigudos influencia a taxa de  
 381 interações agonísticas no contexto de alimentação.



382

383 Fig. 5. O grau de frugivoria (% consumo de frutos) influencia o índice de proximidade  
 384 (espaçamento interindividual) dos barrigudos.

385

### 386 **Discussão**

387

388 Não encontramos suporte para a hipótese de que a disponibilidade de frutos influencia  
 389 o comportamento agonístico dos barrigudos, mas quanto maior a disponibilidade  
 390 desse recurso maior a proximidade entre os indivíduos do grupo. O consumo de frutos,  
 391 por sua vez, foi um bom preditor desses dois aspectos do comportamento social de  
 392 *Lagothrix cana*.

393

394

395

396

397

398

A ausência de relação entre a disponibilidade de frutos e o comportamento social durante o forrageio já foi encontrado em outros atelídeos (e.g., *Ateles geoffroyi*, Busia *et al.* 2016; *Lagothrix poeppigii*, Di Fiore 2003). No presente estudo, os barrigudos consumiram frutos de árvores com DAP médio quase quatro vezes maior do que o DAP médio das árvores sorteadas para o monitoramento fenológico. Esse mesmo padrão de seletividade no tamanho das árvores já foi observado em outra

399 população de *Lagothrix cana* (Peres 1996) e em um parente próximo dos barrigudos, o  
400 muriqui do norte (*Brachyteles hypoxanthus*, Strier 1989). Como o DAP é um ótimo  
401 preditor da biomassa das árvores e de sua capacidade de produzir frutos (Chapman  
402 1992), conclui-se que a amostra de árvores sorteadas para o monitoramento  
403 fenológico não representou adequadamente o conjunto de árvores exploradas pelos  
404 barrigudos para o consumo de frutos. A impossibilidade de identificar grande parte das  
405 espécies das árvores inviabilizou uma análise refinada da disponibilidade de frutos  
406 apenas das espécies exploradas como fontes de frutos durante o estudo.

407 Contudo, mesmo estudos que identificaram as fontes de alimento e que  
408 consideraram apenas as espécies que contribuíram com pelo menos 1% da dieta (Di  
409 Fiore 2003), não encontraram evidências da influência da disponibilidade desses  
410 recursos na ecologia alimentar. De qualquer forma, a identificação e o monitoramento  
411 fenológico das espécies que servem como recursos-chave (contribuindo  $\geq 20\%$  da  
412 dieta), como realizado para *Ateles geoffroyi* (Pinacho-Guendulain e Ramos-Fernández  
413 2017), permitiriam obter uma relação mais fiel entre a disponibilidade dos recursos  
414 alimentares e o comportamento social dos barrigudos. Isto é particularmente  
415 importante em relação às interações agonísticas, as quais foram mais frequentes em  
416 árvores de maior porte.

417 Os frutos, principal alimento dos barrigudos (Gonzalez *et al.* 2016; Peres  
418 1994a), são recursos limitados que tendem a estar irregularmente distribuídos no  
419 ambiente (Isbell 1991; Isbell *et al.* 1998; Wrangham 1980). Sua alta qualidade  
420 nutricional e possibilidade de monopolização (Isbell 1991) podem explicar a relação  
421 entre o índice de agressão e o grau de frugivoria. Esse padrão também foi observado  
422 em outros primatas (e.g., *Gorilla beringei*, Robbins 2008; *Cebus capucinus*, Vogel e  
423 Janson 2007), incluindo espécies congêneres dos barrigudos alvo do presente estudo  
424 (*Lagothrix lagotricha*, Stevenson *et al.* 1994). A variação na taxa de agressão em  
425 função da contribuição dos frutos para a dieta é compatível com a ocorrência de

426 competição agressiva intragrupo por alimento, o que também já foi reportado para  
427 outras populações de barrigudos (Stevenson e Castellanos 2000; Stevenson 2006).

428 A competição agressiva intragrupo por alimento faz parte dos custos da vida  
429 social da maioria dos primatas (Janson e van Schaik 1988). Embora ela ocorra em  
430 diversas espécies, vantagens como a proteção contra predação (van Schaik 1983)  
431 ainda favorecem a vida em grupo. No caso das populações estudadas, uma das  
432 vantagens poderia estar relacionada à defesa de recursos contra outras espécies. Um  
433 estudo preliminar conduzido em uma área próxima das áreas de estudo ao norte de  
434 Cacoal comprovou a sobreposição de importantes recursos entre os atelídeos do  
435 sudoeste da Amazônia (Iwanaga e Ferrari 2001). Em especial, as espécies *Lagothrix*  
436 *cana* e *Ateles chamek* demonstraram uma forte preferência por frutos de Moraceae.  
437 Além disso, vários primatas das áreas de estudo apresentaram sobreposição de áreas  
438 de vida, o uso das mesmas árvores e interações agonísticas interespecíficas (T.  
439 Cavalcante obs. pes.).

440 O baixo poder explicativo da variável grau de frugivoria no comportamento  
441 agonístico pode estar relacionado à influência de outros fatores, tais como o tamanho  
442 e a produtividade do sítio de alimentação e o número de indivíduos que o  
443 compartilharam (Stevenson *et al.* 1998, 2000). Portanto, a inclusão de outras variáveis  
444 poderia melhorar o modelo (e.g., Vogel e Janson 2007). Além disso, a utilização de  
445 medidas mais precisas de uso dos recursos como o tempo de alimentação desde a  
446 chegada do primeiro indivíduo à árvore de alimentação até a saída do último (Strier  
447 1989; Vogel e Janson 2007) ou, ainda melhor, a estimativa da biomassa ingerida,  
448 aumentariam o poder das análises. Da mesma forma, aspectos relacionados às  
449 consequências da competição por alimento em termos de ganho energético e sucesso  
450 reprodutivo individual ainda precisam ser investigados (Koenig 2002).

451 As oportunidades de interações agonísticas podem aumentar quando o  
452 espaçamento interindividual é reduzido (Bernstein 2007). Os barrigudos do presente  
453 estudo estiveram em maior proximidade quando consumiram mais frutos. Esse padrão

454 é compatível com a influência da natureza agrupada e limitada dos frutos na  
455 organização social dos grupos de primatas (Isbell 1991; Snaith e Chapman 2007). Em  
456 contrapartida, os barrigudos estiveram sem vizinhos em 50% dos registros, condizente  
457 com uma estratégia de redução da competição intragrupo por alimento por meio do  
458 distanciamento interindividual (Zárate e Stevenson 2014). Isso é reforçado pelo fato de  
459 que os barrigudos de um subgrupo mantinham contato por meio de frequentes  
460 vocalizações à semelhança do relatado para a mesma espécie em uma população da  
461 Amazônia central (Peres 1996). Esse contato vocal é sugerido como uma estratégia  
462 para manter a coesão entre os indivíduos quando os mesmos não se encontram em  
463 contato visual (Arnedo *et al.* 2010; Peres 1996).

464 O espaçamento interindividual também pode ser influenciado pela pressão de  
465 predação. A proximidade intragrupo pode, por exemplo, aumentar a probabilidade de  
466 detecção de predadores (Boinski *et al.* 2000). Embora não tenhamos testado a  
467 influência do risco de predação no espaçamento de *Lagothrix cana*, acreditamos que a  
468 pressão de predação nas áreas de estudo seja mais fraca do que a pressão de  
469 competição por recursos no espaçamento interindividual. A espécie em questão é uma  
470 das maiores dentre os primatas neotropicais, com os machos adultos podendo pesar  
471 cerca de 10 kg (Peres 1994b). Nenhuma tentativa de predação foi registrada durante  
472 as 617 h de acompanhamento dos barrigudos e nenhum sinal foi observado durante o  
473 período de monitoramento fenológico, apesar da ocorrência de, pelo menos, três  
474 potenciais grandes predadores (*Panthera onca*, *Boa constrictor* e *Harpya harpya*, T.  
475 Cavalcante, obs. pes.) nas áreas de estudo. O único registro na literatura de predação  
476 de um barrigudo (*Lagothrix lagotricha*) se refere a um indivíduo de classe sexo-etária  
477 indeterminada capturado por uma águia marrom (*Oroaetus isidori*, Lehman 1959 *apud*  
478 Ferrari 2009). Contudo, não podemos descartar a possibilidade de que os barrigudos,  
479 mesmo adultos, sejam vulneráveis à predação (e.g., Matsuda e Izawa 2008; Quintino e  
480 Bicca-Marques 2013). Nesse sentido, os barrigudos das áreas estudadas parecem

481 lidar com uma possível pressão da predação de outra forma que não a coesão de  
482 grupo (e.g., chamadas de alarme e comportamento críptico, Papworth *et al.* 2013).

483 Em suma, apresentamos nesse trabalho as primeiras evidências de  
484 competição agressiva intragrupo por alimento para *Lagothrix cana*. Demonstramos  
485 também a importância da disponibilidade e consumo de frutos em moldar o  
486 espaçamento interindividual e o comportamento agonístico dos barrigudos. Diversos  
487 aspectos do comportamento e da ecologia dessa espécie permanecem desconhecidos  
488 para a ciência. Quais as relações do consumo das espécies de recursos-chave na  
489 dieta dos barrigudos com o comportamento social e de forrageio? O grau de  
490 competição por alimento é maior em populações vivendo em fragmentos florestais do  
491 que naquelas vivendo em florestas contínuas? Além do espaçamento interindividual, o  
492 consumo de recursos alternativos pode amenizar a competição e influenciar a coesão  
493 de grupo? Essas perguntas nos ajudariam a entender melhor a influência da  
494 disponibilidade e competição por alimento no comportamento social dos barrigudos.

495

## 496 **Referências**

497

498 Agostini, I., Holzmann, I., & Di Bitetti, M. S. (2010). Are howler monkey species  
499 ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba*  
500 *clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology*, 72, 173-186.

501 Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology*  
502 *and Systematics*, 5, 325-383.

503 Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49,  
504 227-267.

505 Arnedo, L. F., Mendes, F. D., & Strier, K. B. (2010). Sex differences in vocal patterns in  
506 the northern miqui ( *Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*,  
507 72, 122-128.



508 Bernstein, I. (2007). Social mechanisms in the control of primate aggression. In C.  
509 J.Campbell, A. Fuentes, K. C. Mackinnon, M. Panger & S. K. Bearder (Eds.),  
510 *Primates in perspective* (pp. 562-571). New York: Oxford University Press.

511 Boinski, S., Treves, A., & Chapman, C. A. (2000). A critical evaluation of the influence  
512 of predators on primates: effects on group travel. In S. Boinski & P. Garber (Eds.),  
513 *On the move: how and why animals travel in groups* (pp. 43-72). Chicago:  
514 University of Chicago Press.

515 Busia, L., Schaffner, C. M., Rothman, J. M., & Aureli, F. (2016). Do fruit nutrients affect  
516 subgrouping patterns in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*)? *International*  
517 *Journal of Primatology*, 37, 738-751.

518 Chapman, C. A. (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, 24,  
519 527-531.

520 Chapman, C. A., Wrangham, R., & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on  
521 group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral*  
522 *Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.

523 Chaves, Ó. M., & Bicca-Marques, J. C. (2016). Feeding strategies of brown howler  
524 monkeys in response to variations in food availability. *PLoS ONE*, 11, e0145819.

525 Clutton-Brock, T. (1977). Appendix I: methodology and measurement. In T. H. Clutton-  
526 Brock (Ed.), *Primate Ecology: studies of foraging and ranging behaviour in lemurs,*  
527 *monkeys, and apes* (pp. 585-590). London: Academic Press.

528 Coles, R. C., Lee, P. C., & Talebi, M. (2012). Fission–fusion dynamics in southern  
529 muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in continuous brazilian atlantic forest.  
530 *International Journal of Primatology*, 33, 93-114.

531 Defler, T. R. (1996). Aspects of the ranging pattern in a group of wild woolly monkeys  
532 (*Lagothrix lagothricha*). *American Journal of Primatology*, 38, 289-302.

533 Di Fiore, A. (2003). Ranging behavior and foraging ecology of lowland woolly monkeys  
534 (*Lagothrix lagothricha poeppigii*) in Yasuni National Park, Ecuador. *American*  
535 *Journal of Primatology*, 59, 47-66.

- 536 Di Fiore, A., & Campbell, C. J. (2007). The Atelines: variation in ecology, behavior and  
537 social organization. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger &  
538 S. K. Bearder (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 155-185). New York: Oxford  
539 University Press.
- 540 Di Fiore, A., & Fleischer, R. C. (2005). Social behavior, reproductive strategies, and  
541 population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. *International Journal of*  
542 *Primateology*, 26, 1137-1173.
- 543 Di Fiore, A., & Rodman, P. S. (2001). Time allocation patterns of lowland woolly  
544 monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical terra firma forest.  
545 *International Journal of Primatology*, 22, 449-480.
- 546 Fairbanks, L. A., & Bird, J. (1978). Ecological correlates of interindividual distance in  
547 the St. Kitts vervet (*Cercopithecus aethiops sabaesus*). *Primates*, 19, 605-614.
- 548 Ferrari, S. F., Iwanaga, S., & Silva, J. L. (1996). Platyrrhines in Pimenta Bueno,  
549 Rondônia, Brazil. *Neotropical Primates*, 4, 151-153.
- 550 Ferrari, S. F. (2009). Predation risk and antipredator strategies. In P. Garber, A.  
551 Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann & K. B. Strier (Eds.), *South*  
552 *American Primates: comparative perspectives in the study of behaviour, ecology*  
553 *and conservation*. (pp. 251-278). New York: Springer.
- 554 Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características  
555 fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24, 422-423.
- 556 Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary*  
557 *Biology*, 15, 1-85.
- 558 Gonzalez, M., Clavijo, L., Betancur, J., & Stevenson, P. R. (2016). Fruits eaten by  
559 woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at local and regional scales. *Primates*, 57,  
560 241-251.
- 561 Gusmão, A. C., Crispim, M. A., Ferronato, M. L., & Junior, J. S. S. (2014). Primatas da  
562 Reserva Particular do Patrimônio Natural Água Boa, Cacoal, Rondônia, Brasil.  
563 *Neotropical Primates*, 21, 207-209.

564 Hawes, J. E., & Peres, C. A. (2014). Ecological correlates of trophic status and  
565 frugivory in neotropical primates. *Oikos*, 123, 365-377.

566 Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression  
567 and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2, 143-155.

568 Isbell, L. A., Pruetz, J. D., & Young, T. P. (1998). Movements of vervets (*Cercopithecus*  
569 *aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource  
570 size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 123-133.

571 Iwanaga, S., & Ferrari, S. F. (2001). Party size and diet of syntopic atelids (*Ateles*  
572 *chamek* and *Lagothrix cana*) in southwestern Brazilian Amazonia. *Folia*  
573 *Primatologica*, 72, 217-227.

574 Janson, C. H., & van Schaik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primate food  
575 competition: methods. *Behaviour*, 105, 165-186.

576 Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among  
577 female primates. *International Journal of Primatology*, 23, 759-783.

578 Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F. R., Castilho, C. V., et  
579 al. (2005). RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in  
580 long-term ecological research sites. *Biota neotropica*, 5, 19-24.

581 Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A., & Schino, G. (2008). Costs and benefits of group living  
582 in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*,  
583 76, 1235-1247.

584 Masi, S., Cipolletta, C., & Robbins, M. M. (2009). Western lowland gorillas (*Gorilla*  
585 *gorilla gorilla*) change their activity patterns in response to frugivory. *American*  
586 *Journal of Primatology*, 71, 91-100.

587 Matsuda, I., & Izawa, K. (2008). Predation of wild spider monkeys at La Macarena,  
588 Colombia. *Primates*, 49, 65-68.

589 Norconk, M. A., & Kinzey, W. G. (1994). Challenge of neotropical frugivory: travel  
590 patterns of spider monkeys and bearded sakis. *American Journal of Primatology*,  
591 34, 171-183.

- 592 Papworth, S., Milner-Gulland, E., & Slocombe, K. (2013). Hunted woolly monkeys  
593 (*Lagothrix poeppigii*) show threat-sensitive responses to human presence. *PLoS*  
594 *ONE*, 8, e62000.
- 595 Pavelka, M. S., & Knopff, K. H. (2004). Diet and activity in black howler monkeys  
596 (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity  
597 level? *Primates*, 45, 105-111.
- 598 Pereira, M. E. (1988). Agonistic interactions of juvenile savanna baboons. *Ethology*, 79,  
599 195-217.
- 600 Peres, C. A. (1994a). Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix*  
601 *lagotricha cana*) in central Amazonia: comparisons with other atelines.  
602 *International Journal of Primatology*, 15, 333-370.
- 603 Peres, C. A. (1994b). Which are the largest New World monkeys? *Journal of Human*  
604 *Evolution*, 26, 245-249.
- 605 Peres, C. A. (1996). Use of space, spatial group structure, and foraging group size of  
606 gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) at Urucu, Brazil. In M. A.  
607 Norconk, A. L. Rosenberger & P. A. Garber (Eds.), *Adaptative Radiation of*  
608 *Neotropical Primates* (pp. 467-488). New York: Plenum Press.
- 609 Pinacho-Guendulain, B., & Ramos-Fernández, G. (2017). Influence of fruit availability  
610 on the fission–fusion dynamics of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International*  
611 *Journal of Primatology*, 38, 466-484.
- 612 Pruett, J. D., & Isbell, L. A. (2000). Correlations of food distribution and patch size with  
613 agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas  
614 monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioral Ecology and*  
615 *Sociobiology*, 49, 38-47.
- 616 Quintino, E. P., & Bicca-Marques, J. C. (2013). Predation of *Alouatta puruensis* by *Boa*  
617 *constrictor*. *Primates*, 54, 325-330.

618 R Core, T. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R  
619 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.  
620 Acessado 10 Novembro 2017.

621 Ramirez, M. (1988). The woolly monkeys, genus *Lagothrix*. In R. A. Mittermeier, A. B.  
622 Rylands, A. F. Coimbra-Filho & G. A. B. da Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior*  
623 *of Neotropical Primates* (pp. 539-575). Washington, DC: World Wildlife Fund.

624 Robbins, M. M. (2008). Feeding competition and agonistic relationships among Bwindi  
625 *Gorilla beringei*. *International Journal of Primatology*, 29, 999-1018.

626 Saito, C. (1996). Dominance and feeding success in female Japanese macaques,  
627 *Macaca fuscata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal*  
628 *Behaviour*, 51, 967-980.

629 SEDAM. (2012). Secretaria de Estado do Desenvolvimento Ambiental. *Boletim*  
630 *climatológico de Rondônia – 2010*. 12, 1-34.

631 Sengupta, A., & Radhakrishna, S. (2016). Influence of fruit availability on fruit  
632 consumption in a generalist primate, the Rhesus Macaque *Macaca mulatta*.  
633 *International Journal of Primatology*, 37, 703-717.

634 Shanee, S. (2014a). Ranging behaviour, daily path lengths, diet and habitat use of  
635 yellow-tailed woolly monkeys (*Lagothrix flavicauda*) at La Esperanza, Peru. In T.  
636 R. Defler & P. R. Stevenson (Eds.), *The Woolly Monkey: behavior, ecology,*  
637 *systematics, and captive research* (pp. 167-185). New York: Springer.

638 Shanee, S. (2014b). Yellow-tailed woolly monkey (*Lagothrix flavicauda*) proximal  
639 spacing and forest strata use in La Esperanza, Peru. *Primates*, 55, 515-523.

640 Snaith, T. V., & Chapman, C. A. (2007). Primate group size and interpreting  
641 socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary*  
642 *Anthropology*, 16, 94-106.

643 Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1998). Effects of fruit patch  
644 availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species

645 at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, 19, 313-  
646 324.

647 Stevenson, P. R. (1998). Proximal spacing between individuals in a group of woolly  
648 monkeys (*Lagothrix lagotricha*) in Tinigua National Park, Colombia. *International*  
649 *Journal of Primatology*, 19, 299-311.

650 Stevenson, P. R. (2006). Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in  
651 north-western Amazonia. *Primates*, 47, 239-247.

652 Stevenson, P. R., & Castellanos, M. C. (2000). Feeding rates and daily path range of  
653 the Colombian woolly monkeys as evidence for between- and within-group  
654 competition. *Folia Primatologica*, 71, 399-408.

655 Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1994). Ecological strategies of  
656 woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia.  
657 *American Journal of Primatology*, 32, 123-140.

658 Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1998). Effects of fruit patch  
659 availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species  
660 at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, 19, 313-  
661 324.

662 Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (2000). Influence of fruit  
663 availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua  
664 National Park, Colombia. *Biotropica*, 32, 533-544.

665 Stevenson, P. R., Zárate, D. A., Ramírez, M. A., & Henao-Díaz, L. F. (2015). Social  
666 interactions and proximal spacing in woolly monkeys: lonely females looking for  
667 male friends. In T. Furuichi, F. Aureli & J. Yamagiwa (Eds.), *Dispersing Primate*  
668 *Females* (pp. 45-71). New York: Springer.

669 Strier, K. B. (1989). Effects of patch size on feeding associations in muriquis  
670 (*Brachyteles arachnoides*). *Folia primatologica*, 52, 70-77.

671 Su, H. H., & Birky, W. A. (2007). Within-group female–female agonistic interactions in  
672 taiwanese macaques (*Macaca cyclopis*). *American Journal of Primatology*, 69,  
673 199-211.

674 Symington, M. M. (1990). Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*.  
675 *International Journal of Primatology*, 11, 47-61.

676 Tutin, C. E. G., Ham, R. M., White, L. J. T., & Harrison, M. J. S. (1997). The primate  
677 community of the Lopé Reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and  
678 effects on biomass. *American Journal of Primatology*, 42, 1-24.

679 van Schaik, C. P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87, 120-143.

680 Vogel, E., & Janson, C. (2007). Predicting the frequency of food-related agonism in  
681 white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), using a novel focal-tree  
682 method. *American Journal of Primatology*, 69, 533-550.

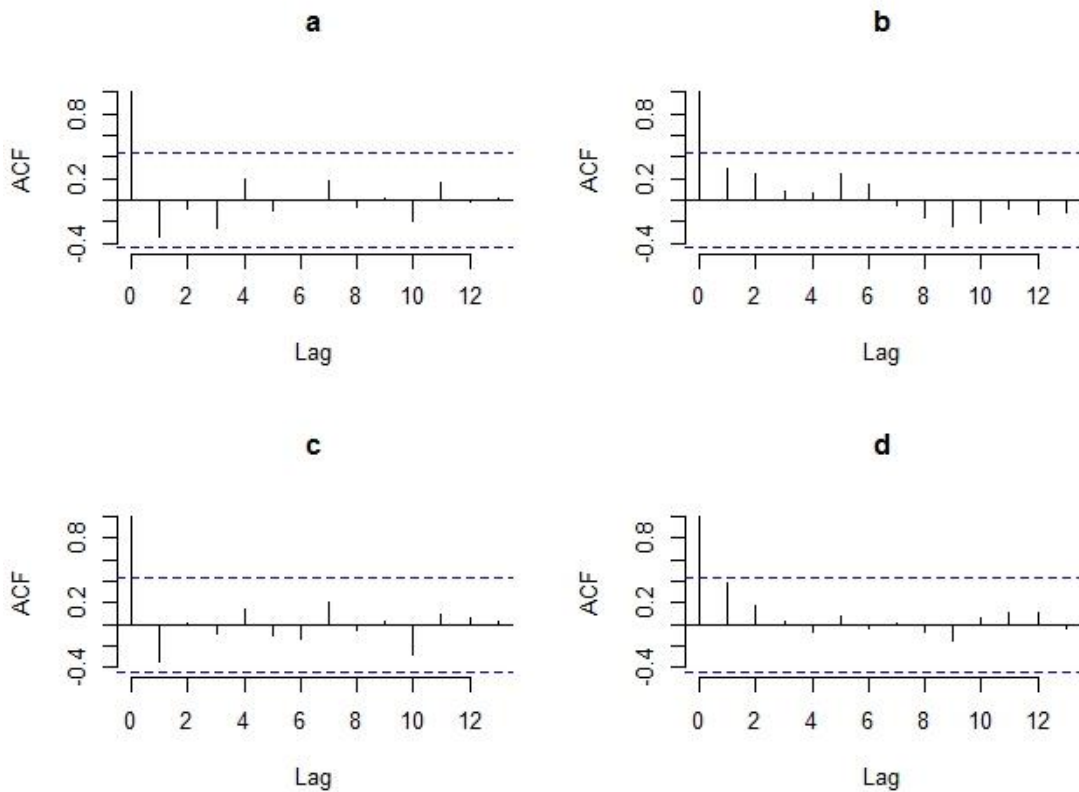
683 Wrangham, R. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups.  
684 *Behaviour*, 75, 262-300.

685 Zárate, D. A., & Stevenson, P. R. (2014). Behavioral ecology and interindividual  
686 distance of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) in a rainforest fragment in  
687 Colombia. In T. R. Defler & P. R. Stevenson (Eds.), *The Woolly Monkey: behavior,*  
688 *ecology, systematics, and captive research* (pp. 227-245). New York: Springer.

689 Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid  
690 common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3-14.

691 **Material suplementar**

692



693

694 Apêndice S1. Correlações não significativas dos resultados da função de auto-  
695 correlação temporal (ACF) entre: (a) taxa de agonismo e índice fenológico; (b) índice  
696 de proximidade e índice fenológico; (c) taxa de agonismo e grau de frugivoria; (d)  
697 índice de proximidade e grau de frugivoria. As linhas pontilhadas nos painéis são  
698 intervalos de confiança *c.* 95%. Por definição, a auto-correlação é igual a 1 quando o  
699 intervalo de tempo (*time lag*) for 0.

700





Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Pró-Reitoria de Graduação  
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar  
Porto Alegre - RS - Brasil  
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564  
E-mail: [prograd@pucrs.br](mailto:prograd@pucrs.br)  
Site: [www.pucrs.br](http://www.pucrs.br)