

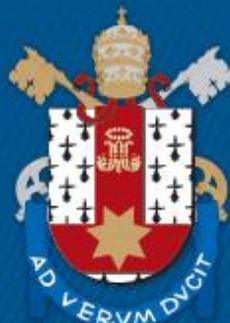
ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE  
MESTRADO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

FLÁVIA MARTINS LISBOA

**SIMILARIDADE DAS DIETAS DE BUGIOS (*Alouatta spp.*):**  
PROPOSTA DE MÉTODO DE ANÁLISE  
E CONSISTÊNCIA INTERGRUPO

Porto Alegre  
2019

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  
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

**SIMILARIDADE DAS DIETAS DE BUGIOS (*Alouatta spp.*):**

**PROPOSTA DE MÉTODO DE ANÁLISE**

**E CONSISTÊNCIA INTERGRUPO**

**Flávia Martins Lisboa**

**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**

**2019**

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL**

**ESCOLA DE CIÊNCIAS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

**SIMILARIDADE DAS DIETAS DE BUGIOS (*Alouatta spp.*):**

**PROPOSTA DE MÉTODO DE ANÁLISE**

**E CONSISTÊNCIA INTERGRUPO**

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do grau de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação de Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

**Flávia Martins Lisboa**

**Orientador: Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**PORTO ALEGRE – RS – BRASIL**

**2019**

Dedico esta dissertação a minha avó e mãe,  
minha calma em meio a tempestade,  
o meu porto seguro.

A elas, todo o meu amor e carinho.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço primeiramente a minha família, especialmente minha mãe e avó, pelo amor incondicional e suporte que me dão desde sempre. Sem dúvida alguma eu não teria chegado na metade do caminho se não fosse por elas. Agradeço por serem meu porto seguro e meu refúgio. Saber que posso sempre contar com vocês me dá forças para ir mais longe.

Agradeço também aos meus tios José Roberto (tio Beto) e Lucimar, pois sem a ajuda deles esse período com certeza teria sido bem mais difícil.

Ao meu orientador Júlio César Bicca-Marques pela sua infinita paciência, suporte, amizade e críticas. Muito obrigada pelos ensinamentos e pela oportunidade, experiência marcante que me fez crescer muito como pessoa e profissional.

Agradeço aos pesquisadores e alunos que disponibilizaram seus dados para que o trabalho pudesse ser realizado: Anamélia de Souza Jesus, Carina Barboza Muhle, Cláudia Calegari-Marques, Flávia Koch, Guilherme Brambatti Guzzo, Helissandra Mattjie Prates, Júlio César Bicca-Marques e Óscar M. Chaves.

Ao professor Pedro Maria de Abreu Ferreira e ao pesquisador Óscar M. Chaves pela ajuda estatística.

Aos amigos que fiz na PUC e no laboratório, que foram sempre muito boas companhias e ouvintes, sendo uma das melhores partes de todo esse processo. Obrigada

por ouvirem minhas lamentações, por ouvirem minhas histórias de 399 horas (mesmo quando tínhamos que trabalhar hehe) e por me fazerem sentir bem-vinda.

Agradeço aos meus amigos de Brasília, que mesmo longe, se fizeram presentes e me deram apoio nessa jornada.

Ao Victor por enxugar minhas lágrimas (que não foram poucas), me proporcionar tranquilidade para estudar, ser meu companheiro e ter concordado em aumentar nossa família com a nossa linda “Marriguinha”.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico/CNPq pelo apoio financeiro, sem o qual essa pesquisa não teria sido desenvolvida.

Por fim, quero agradecer a minha gatinha Marie pela companhia nos dias e noites de estudo, que eram sempre regados a muitos carinhos, mordidas e bagunças. Agradeço também por me fazer feliz todos os dias, só por ser quem é: a gata mais louca e linda que eu já vi.

## RESUMO

Diferenças metabólicas decorrentes do tamanho corporal, sexo e idade são responsáveis por demandas energéticas e nutricionais distintas, podendo resultar em dietas com características particulares dentre outras diferenças interindividuais. Dessa forma, estudos comparativos do comportamento alimentar dos indivíduos de um grupo social são importantes para entender as estratégias que eles utilizam para suprir suas necessidades e compartilhar os mesmos recursos. Neste trabalho, desenvolvo um método para avaliar a similaridade das dietas das classes sexo-etárias dos membros de 12 grupos sociais de bugios de vida livre (oito grupos de bugios-ruivos *Alouatta guariba clamitans* e quatro grupos de bugios-pretos *A. caraya*) habitantes de fragmentos florestais no estado do Rio Grande do Sul. Analiso a dieta em três níveis: (1º) item alimentar (e.g., folha, fruto, flor etc.), (2º) item e espécie (e.g., folha da espécie X, fruto da espécie Y, flor da espécie Z etc.) e (3º) item, maturidade e espécie (e.g., folha nova da espécie X, fruto verde da espécie Y, flor aberta da espécie Y etc.). Avalio também se variações na disponibilidade quali-quantitativa de alimentos em decorrência da sazonalidade ambiental e do tamanho da parcela de habitat (fragmento florestal) influenciam as similaridades das dietas. As similaridades encontradas entre as classes sexo-etárias foram consistentes nos três níveis de análise, o que permite sugerir que informações sobre os itens consumidos são suficientes para detectar o padrão geral de similaridade das dietas. A classe fêmea adulta foi a mais semelhante às demais, enquanto as classes macho adulto e macho subadulto foram as mais distintas. A pequena diferença nas dietas de fêmeas e machos adultos foi explicada principalmente por um maior consumo de folhas pelos machos e de frutos pelas fêmeas. A maior importância do item casca na distinção das dietas das classes imaturas pode estar relacionada à necessidade de cálcio dos indivíduos em desenvolvimento. Os padrões de similaridade da dieta não foram influenciados pela

sazonalidade ambiental e pelo tamanho dos fragmentos. Em suma, os bugios de um grupo exploram os recursos de forma semelhante, o que pode estar relacionado à coesão social, ao consumo de uma dieta-padrão que satisfaz as necessidades nutricionais e energéticas de todos os seus membros e/ou à capacidade de metabolizar os mesmos alimentos de forma distinta com o auxílio de microbiotas intestinais particulares.

**Palavras-chave:** Comportamento alimentar, classes sexo-etárias, sazonalidade ambiental, tamanho do fragmento, similaridade intragrupo

## ABSTRACT

Metabolic differences resulting from body size, sex and age are responsible for distinct energy and nutritional demands and may result, among other interindividual differences, in diets with distinct characteristics. Therefore, comparative studies of the feeding behavior of individuals in a social group are important to understand the strategies used to fulfill their requirements while sharing the same resources. In this study, I develop a method to evaluate the diet similarity of sex-age classes of 12 free-ranging howler monkey groups inhabiting forest fragments in the state of Rio Grande do Sul (eight groups of *Alouatta guariba clamitans* and four of *A. caraya*). I analyze the diet at three levels: (1°) food item (e.g. leaf, fruit, flower etc.), (2°) item and species (e.g. leaf of species X, fruit of species Y, flower of species Z etc.) and (3°) item, maturity and species (e.g. young leaf of species X, green fruit of species Y etc.). I also evaluate whether variations in qualitative and quantitative resource availability resulting from environmental seasonality and habitat size (forest fragment size) influence dietary similarities. The similarities between sex-age classes were consistent in the three levels of analysis, which suggests that information at the level of food item is sufficient to identify the general pattern of similarity of the diets of the sex-age classes. The adult female class exploited the diet most similar to the other classes, while the adult male and subadult male classes exploited the most divergent diets. The small difference in the diets of adult females and males was caused mostly by a higher ingestion of leaves by males and of fruits by females. The importance of bark in the distinction of the diets of immatures is probably related to the role of calcium during growth. Environmental seasonality and fragment size did not influence diet similarity. In summary, the members of a howler monkey group exploit resources in similar way, which may be a consequence of their social cohesion, the exploitation of a standard diet that meets the nutritional and energy demands of all

independent individuals and/or their ability to metabolize the same food differently due to distinct gut microbiota.

**Keywords:** Feeding behavior, age-sex classes, environmental seasonality, fragment size, intragroup similarity

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fluxograma do método de análise proposto para comparar a similaridade da dieta das classes sexo-etárias de bugios (*Alouatta* spp.). Ponto inicial destacado em verde. ....37
- Figura 2.** Similaridade absoluta da dieta dos pares de classes sexo-etárias de bugios no (a) primeiro nível (item alimentar), (b) segundo nível (item e espécie vegetal) e (c) terceiro nível (item, maturidade e espécie). Os pontos indicam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%. A disposição dos pares segue a ordem crescente de similaridade das médias do terceiro nível. Classes sexo-etárias: MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulto) e FJV (fêmea jovem). ....38
- Figura 3.** Diferença relativa dos pares de classes sexo-etárias de bugios nos níveis (a) 1º, (b) 2º e (c) 3º. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%. A disposição dos pares segue a ordem crescente das médias do terceiro nível. A similaridade dos pares de classes cuja barra de erro não trespassou o eixo central foi considerada significativa. Classes sexo-etárias: MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulto) e FJV (fêmea jovem). ....39
- Figura 4.** Variação da similaridade das dietas (em porcentagem) das classes sexo-etárias de bugios ao longo dos meses. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%. ....40

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Descrição da base de dados utilizada para comparar a similaridade da dieta das classes sexo-etárias de bugios (*Alouatta* spp.). ..... 28
- Tabela 2.** Pares de classe considerados significativos em cada nível de análise. Classes sexo-etárias representadas como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulta) e FJV (fêmea jovem). Os valores indicam a média e o erro padrão (em porcentagem) da similaridade ou dissimilaridade do par..... 30
- Tabela 3.** Frequência em que os itens foram responsáveis pelas diferenças entre as classes dentre os grupos nos quais estiveram presentes. Foram excluídos os pares que não apareceram em pelo menos 50% dos grupos. Os itens estão representados como FO (folha), FR (fruto), FL (flor), CAS (casca) e R (ramo) e as classes sexo-etárias como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem) e FAD (fêmea adulta). Itens mais importantes entre cada par salientados em negrito. .... 31
- Tabela 4.** Melhor modelo linear generalizado misto preditor da similaridade absoluta das dietas das classes sexo-etárias de bugios, incluindo os valores esperados e de significância das variáveis que o compõem. .... 32
- Tabela 5.** Modelos lineares generalizados mistos preditores da diferença relativa das dietas das classes sexo-etárias de bugios, incluindo os valores de significância das variáveis em relação ao modelo médio. .... 34
- Tabela S1.** Composição dos 12 grupos de estudo, com classes sexo-etárias representadas como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulta), FJV (fêmea jovem) e INF (infantes). ..... 41

**Tabela S2.** Tamanho das amostras de cada grupo de estudo com relação aos três níveis de análise. As porcentagens de dados incompletos (excluídos das análises) são mostradas entre parênteses..... 42

**Tabela S3.** Principais itens responsáveis pelas diferenças entre os pares de classe com respectivos percentuais de contribuição. Os itens estão representados como FO (folha), FR (fruto), FL (flor), CAS (casca) e R (ramo) e as classes como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulto) e FJV (fêmea jovem). Grifos em verde são os itens com maior contribuição dentro do par..... 43

## SUMÁRIO

<b>APRESENTAÇÃO .....</b>	<b>XIV</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>XVI</b>
<b>SIMILARIDADE DAS DIETAS DE BUGIOS (<i>Alouatta</i> spp.): PROPOSTA DE MÉTODO DE ANÁLISE E CONSISTÊNCIA INTERGRUPO .....</b>	<b>1</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>2</b>
<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>3</b>
<b>MÉTODOS.....</b>	<b>7</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>12</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>14</b>
<b>AGRADECIMENTOS .....</b>	<b>18</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>18</b>
<b>TÍTULOS DAS FIGURAS .....</b>	<b>36</b>
<b>INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR.....</b>	<b>41</b>

## APRESENTAÇÃO

Estudos sobre a dieta são importantes na compreensão da biologia e comportamento dos animais, informando as estratégias alimentares utilizadas para suprir as necessidades energéticas e nutricionais. Essas demandas costumam variar com a idade, tamanho, sexo e estado reprodutivo dos indivíduos, esperando-se que fêmeas e imaturos apresentem gastos extras com reprodução e crescimento (Clutton-Brock, 1977). Quando não supridas, a má nutrição pode impactar negativamente a reprodução, o desenvolvimento e o fitness dos indivíduos (Kerr, 1972; Schneider, 2004). As estratégias de exploração dos recursos alimentares podem variar de acordo com as circunstâncias do ambiente, se fazendo necessário avaliar a relação entre os indivíduos que compartilham os mesmos recursos (Davies et al., 2014, Forsman & Wennersten, 2016). Variações na disponibilidade de alimentos podem decorrer da sazonalidade ambiental e da fragmentação do habitat, sendo importante medir seus efeitos em nível individual.

Os bugios (*Alouatta* spp.) são bons modelos para estudar a influência da classe sexo-etária na composição da dieta dos indivíduos e como a sazonalidade ambiental e a área de habitat influenciam a exploração dos recursos. Os bugios se alimentam de uma dieta folívoro-frugívora (Crockett & Eisenberg, 1987) de forma coesa em grupos sociais que podem conter indivíduos de todas as classes etárias de ambos os sexos. Apesar das potenciais diferenças nas necessidades energéticas e nutricionais dos indivíduos, a contribuição de folhas, frutos e flores para a dieta das classes sexo-etárias parece ser muito semelhante (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994a; Koch & Bicca-Marques, 2007; Pavelka & Knopff, 2004; Prates & Bicca-Marques, 2008). Como esses autores consideraram a dieta apenas em nível de item alimentar, faz-se necessário comparar a dieta das classes levando em consideração a maturidade e a espécie dos mesmos.

Nesta dissertação procuro preencher essas lacunas com o estudo das dietas das classes sexo-etárias de 12 grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans* e *A. caraya*) em três níveis de complexidade: (1º) item, (2º) item e espécie e (3º) item, maturidade e espécie. Também investigo se o tamanho do fragmento florestal e a sazonalidade ambiental influenciam a similaridade das dietas das classes. A dissertação foi redigida em português na forma de artigo seguindo as normas da revista *American Journal of Primatology*.

## REFERÊNCIAS

- Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1994a). Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: An age-sex analysis. *Folia Primatologica*, 63, 216-220. DOI: 10.1159/000156823
- Clutton-Brock, T. H. (1977). Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behavior in primates. In T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Primate ecology: Studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes* (pp. 539-556). London: Academic Press.
- Crockett, C. M., & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: Variation in group size and demography. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp 54-68). Chicago: The University of Chicago Press.
- Davies, N., Gramotnev, G., Seabrook, L., McAlpine, C., Baxter, G., Lunney, D., & Bradley, A. (2014). Climate-driven changes in diet composition and physiological stress in an arboreal folivore at the semi-arid edge of its distribution. *Biological Conservation*, 172, 80-88. DOI: 10.1016/j.biocon.2014.02.004
- Forsman, A., & Wennersten, L. (2016). Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: Evidence from experimental and comparative studies. *Ecography*, 39(7), 630-648. DOI: 10.1111/ecog.01357
- Kerr, G. R. (1972). Nutritional requirements of subhuman primates. *Physiological Reviews*, 52(2), 415-467. DOI: 10.1152/physrev.1972.52.2.415
- Koch, F., & Bicca-Marques, J. C. (2007). Padrão de atividades e dieta de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: Uma análise sexo-etária. In J. C. Bicca-Marques (Ed.), *A primatologia no Brasil* (pp 353-361). Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia.

- Pavelka, M. S. M., & Knopff, K. H. (2004). Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates*, 45(2), 105-111. DOI: 10.1007/s10329-003-0072-6
- Prates, H. M., & Bicca-Marques, J. C. (2008). Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology*, 29, 703-715. DOI: 10.1007/s10764-008-9257-6
- Schneider, J. E. (2004). Energy balance and reproduction. *Physiology & Behavior*, 81(2), 289-317. DOI: 10.1016/j.physbeh.2004.02.007

1                                   **Similaridade das dietas de bugios (*Alouatta* spp.):**  
2                                   **proposta de método de análise e consistência intergrupo**

3

4                                   Flavia Martins Lisboa<sup>1</sup>, Óscar M. Chaves<sup>1,2</sup>, Anamélia de Souza Jesus<sup>3</sup>,  
5                                   Carina Barboza Muhle, Cláudia Calegari-Marques<sup>4</sup>, Guilherme Brambatti Guzzo<sup>5</sup>,  
6                                   Flávia Koch<sup>6</sup> e Júlio César Bicca-Marques<sup>1</sup>

7

8                                   <sup>1</sup> Escola de Ciências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil

9

<sup>2</sup> Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Costa Rica

10

<sup>3</sup> Universidade Federal Rural da Amazônia, Brasil

11

<sup>4</sup> Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil

12

<sup>5</sup> Universidade de Caxias do Sul, Brasil

13

<sup>6</sup> University of Lethbridge, Canadá

14

15   **Título resumido:** Similaridade da dieta de *Alouatta* spp.

16

17   Autor correspondente:

18   Júlio César Bicca-Marques

19   Laboratório de Primatologia

20   Escola de Ciências

21   Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

22   Av. Ipiranga 6681, Prédio 12C

23   Porto Alegre, RS 90619–900, Brasil.

24   Telefone: (51) 3353–4742

25   Email: [jbicca@puers.br](mailto:jbicca@puers.br)

26 **Resumo**

27 Diferenças metabólicas decorrentes do tamanho corporal, sexo e idade são responsáveis por  
28 demandas energéticas e nutricionais distintas, podendo resultar em dietas com características  
29 particulares dentre outras diferenças interindividuais. Estudos comparativos do comportamento  
30 alimentar dos indivíduos de espécies sociais são importantes para entender as estratégias que  
31 eles utilizam para suprir suas necessidades e compartilhar os recursos. Neste trabalho,  
32 propomos um método para avaliar a similaridade das dietas das classes sexo-etárias dos  
33 membros de 12 grupos sociais de bugios de vida livre (oito de *Alouatta guariba clamitans* e  
34 quatro de *A. caraya*) habitantes de fragmentos florestais no Rio Grande do Sul. Analisamos a  
35 dieta em nível de (1) item alimentar, (2) item e espécie e (3) item, maturidade e espécie.  
36 Também avaliamos se variações na disponibilidade quali-quantitativa de alimentos decorrentes  
37 da sazonalidade ambiental e do tamanho do fragmento florestal influenciam as similaridades  
38 das dietas. As similaridades encontradas entre as classes foram consistentes nos três níveis,  
39 permitindo sugerir que informações sobre os itens consumidos são suficientes para detectar o  
40 padrão geral de similaridade das dietas das classes sexo-etárias. A classe fêmea adulta foi a  
41 mais semelhante às demais, enquanto macho adulto e macho subadulto foram as mais distintas.  
42 A pequena diferença nas dietas de fêmeas e machos adultos foi explicada principalmente por  
43 um maior consumo de folhas pelos machos e de frutos pelas fêmeas. A maior importância do  
44 item casca na distinção das dietas das classes imaturas pode estar relacionada à necessidade de  
45 cálcio dos indivíduos em desenvolvimento. Os padrões de similaridade da dieta não foram  
46 influenciados pela sazonalidade ambiental e pelo tamanho dos fragmentos. Em suma, os bugios  
47 de um grupo exploram os recursos de forma semelhante, o que pode estar relacionado à coesão  
48 social e/ou ao consumo de uma dieta-padrão que satisfaz as necessidades de todos os seus  
49 membros.

50 **Palavras-chave:** Comportamento alimentar, sexo, idade, sazonalidade ambiental, área de  
51 habitat

## 52 **Introdução**

53 A composição da dieta é uma importante dimensão do comportamento animal,  
54 informando sobre as estratégias utilizadas pelos indivíduos para obterem a energia e os  
55 nutrientes necessários para a sua sobrevivência. Espécies distintas costumam possuir  
56 necessidades metabólicas diferentes, mas indivíduos de uma mesma população também podem  
57 diferir nesse aspecto (Strier, 1987). Características inerentes ao indivíduo, como tamanho  
58 corporal e metabolismo, são as responsáveis pela variação intraespecífica. Animais maiores  
59 costumam precisar de mais energia em termos absolutos, mas de uma menor quantidade por  
60 unidade de massa corporal. Consequentemente, eles podem consumir maiores proporções de  
61 alimentos energeticamente mais pobres do que seus coespecíficos de menor tamanho (Kleiber,  
62 1961; McNab, 1980; Müller et al., 2013). Sendo assim, o comportamento alimentar pode ser  
63 afetado pelo sexo, idade e estado reprodutivo dos indivíduos, com fêmeas e imaturos  
64 apresentando gastos extras com reprodução e crescimento, respectivamente (Clutton-Brock,  
65 1977; Rothman, Dierenfeld, Hintz & Pell, 2008).

66 As diferenças no comportamento alimentar são expressas pela seleção dos recursos  
67 explorados (e.g., origem animal ou vegetal, tamanho da presa ou fruto, espécie e maturidade  
68 dentre muitas outras características). No caso dos consumidores primários, a seleção dos  
69 componentes da dieta ocorre em termos de espécie, item alimentar (e.g., folhas, flores e frutos)  
70 e sua maturidade (e.g., folhas jovens ou adultas, frutos imaturos ou maduros), aspectos que  
71 determinam a sua composição química e consequente atratividade para os consumidores.  
72 Limitações físicas e fisiológicas decorrentes de diferenças no tamanho corporal do consumidor  
73 podem influenciar a seleção ou o acesso a distintas fontes de alimento. Juvenis de lagartos  
74 herbívoros, por exemplo, tendem a ser carnívoros até alcançarem certo peso e tamanho corporal  
75 (Pough, 1973). O forrageio também pode ser influenciado pelo sexo, como é o caso de fêmeas  
76 de elefantes (*Loxodonta africana*) que apresentam alta seletividade alimentar pelas estruturas

77 vegetais mais nutritivas quando comparadas aos machos (Stokke, 1999; Stokke & du Toit,  
78 2000).

79         Devido a variações na composição nutricional, os mesmos itens alimentares podem ser  
80 consumidos em proporções distintas por indivíduos com necessidades metabólicas diferentes  
81 dentro de um mesmo grupo. Como exemplo, itens alimentares de maior qualidade (e.g., folhas  
82 jovens, brotos, frutos e sementes) e mais ricos em minerais (e.g., madeira viva e em  
83 decomposição) podem ser mais frequentemente consumidos por jovens (macaco *Rhinopithecus*  
84 *roxellana*, Liu, Li, Jiang, Wang, & Li, 2016; gorila *Gorilla beringei*, Rothman et al., 2008) e  
85 fêmeas adultas (macaco-aranha *Ateles geoffroyi*, Chaves, Stoner, & Arroyo-Rodríguez, 2012;  
86 gorila *Gorilla beringei*, Rothman et al., 2008) quando comparados a machos adultos. Porém, é  
87 possível que as necessidades energéticas e nutricionais dos indivíduos de diferentes classes  
88 sexo-etárias de um grupo social sejam supridas por uma dieta semelhante processada de forma  
89 distinta por suas respectivas microbiotas intestinais (Amato et al., 2014).

90         Em épocas de escassez de alimento, a competição intraespecífica também pode provocar  
91 diferenças na similaridade da dieta dos indivíduos de um grupo social (Araújo, Bolnick, &  
92 Layman, 2011; Bolnick et al., 2003; Kobler, Klefoth, Mehner, & Arlinghaus, 2009; Svanbäck  
93 & Bolnick, 2007). Lontras (*Enhydra lutris nereis*) que vivem em ambientes com menor  
94 densidade de presas exploram dietas mais especializadas e apresentam menor sobreposição de  
95 nichos alimentares do que indivíduos de ambientes com maior abundância de recursos (Tinker,  
96 Bentall, & Estes, 2008). Padrão semelhante foi encontrado em duas espécies de ungulados do  
97 deserto (*Oryx gazela gazela* e *Antidorcas marsupialis*) em estudo envolvendo análises de  
98 isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Os nichos tróficos dos coespecíficos desses  
99 herbívoros apresentaram sobreposição parcial (aproximadamente 20% em ambas espécies)  
100 possivelmente para reduzir a competição intraespecífica e facilitar a sobrevivência no ambiente  
101 desértico (Lehmann, 2015). Essa capacidade de se adaptar às condições ambientais está

102 relacionada à plasticidade fenotípica dos indivíduos, que tem a flexibilidade comportamental  
103 como um de seus componentes (Jones, 2005). Tal capacidade é essencial para que organismos  
104 sobrevivam aos distúrbios ambientais, especialmente aqueles causados por atividades humanas  
105 (Hendry, Farrugia, & Kinnison, 2008), como é o caso da redução e fragmentação do habitat.

106       Modificações da estrutura e composição florística, incluindo a perda de biomassa e a  
107 alta taxa de mortalidade de árvores, são consequências da fragmentação das florestas (Arroyo-  
108 Rodríguez & Mandujano, 2006) que podem afetar negativamente as espécies animais de hábito  
109 eminentemente arborícola, como muitos primatas. Entretanto, a disponibilidade de alimento  
110 para um determinado indivíduo ou grupo social também depende da dimensão da sua área de  
111 vida (Arroyo-Rodríguez & Dias, 2010). Contudo, espécies vegetais cultivadas que servem  
112 como fontes complementares de alimento podem ter um papel compensatório muito importante  
113 na sobrevivência dos primatas em ambientes perturbados pela ação humana, especialmente  
114 naqueles de dimensão inferior à área de vida observada em parcelas de habitat mais extensas  
115 (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994c; Chaves & Bicca-Marques, 2013, 2016). Além  
116 dos distúrbios antropogênicos, os consumidores também podem ter que lidar com a variação da  
117 disponibilidade de alimentos decorrente da sazonalidade ambiental (Hemingway & Bynum,  
118 2005). Dessa forma, espécies com maior flexibilidade na composição da dieta podem ter  
119 maiores chances de sobrevivência em paisagens caracterizadas pela restrição de habitat e  
120 sazonalidade ambiental do que espécies com menor flexibilidade na escolha do alimento.

121       Os bugios (*Alouatta* spp.) são primatas neotropicais folívoro-frugívoros (Crockett &  
122 Eisenberg, 1987) cuja flexibilidade da composição da dieta tem sido relacionada à sua  
123 capacidade de habitar desde habitats florestais bem conservados até pequenos fragmentos  
124 florestais alterados pelo homem (Bicca-Marques, 2003; Chaves & Bicca-Marques, 2013). O  
125 limite sul da distribuição do gênero no sul do Brasil e noroeste da Argentina é caracterizado por  
126 um clima subtropical, florestas semidecíduais e variações sazonais marcantes (Cortés-Ortiz et

127 al., 2003; Printes, Liesenfeld, & Jerusalinsky, 2001) que provocam variações temporais na  
128 disponibilidade de recursos para os bugios (Chaves & Bicca-Marques, 2016).

129 Os membros de um grupo social de bugios se alimentam de forma coesa e o consumo  
130 dos principais itens alimentares (folhas, frutos e flores) não varia com o sexo ou a idade dos  
131 indivíduos (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994a; Koch & Bicca-Marques, 2007;  
132 Pavelka & Knopff, 2004; Prates & Bicca-Marques, 2008). Entretanto, suas dietas podem variar  
133 com relação às espécies vegetais fontes desses itens, bem como com relação aos seus estágios  
134 de desenvolvimento. Dadas diferenças na composição química e nutricional de plantas de  
135 espécies distintas (Chapman, Chapman, Rode, Hauck, & McDowell, 2003) e de itens em  
136 diferentes estágios de desenvolvimento (Garber, 1987), análises que também considerem a  
137 espécie (Koch & Bicca-Marques, 2007; Pavelka & Knopff, 2004) e o grau de maturidade dos  
138 itens consumidos são necessárias para uma melhor comparação da similaridade da dieta das  
139 classes sexo-etárias.

140 Nesse estudo, usamos os bugios (*Alouatta* spp.) como modelos para testar um novo  
141 método de comparação da similaridade da dieta de classes sexo-etárias (ou indivíduos) em três  
142 níveis de complexidade: (1º) item vegetal, (2º) item e espécie vegetal e (3º) item, maturidade e  
143 espécie. O método que propomos considera a similaridade absoluta da dieta entre os pares de  
144 classes sexo-etárias de um dado grupo social ao longo do tempo e sua diferença com relação à  
145 similaridade média observada entre todas as combinações de classes do respectivo grupo.  
146 Especificamente, avaliamos a porcentagem de semelhança entre as dietas das classes sexo-  
147 etárias nos três níveis para (i) verificar se a similaridade diminui conforme esperado em  
148 decorrência do aumento na complexidade da informação, (ii) conferir se o consumo dos itens  
149 alimentares não varia entre as classes conforme relatado anteriormente e (iii) avaliar se o padrão  
150 de similaridade observado entre os pares de classes se mantém constante entre os níveis, o que  
151 eliminaria a necessidade de coleta de dados com maior detalhamento em pesquisas visando a

152 identificação desses padrões. Além disso, buscamos (iv) identificar os itens responsáveis pelas  
153 diferenças (mesmo que sutis) nas dietas dos pares de classes, (v) determinar se o nível de  
154 análise, o tamanho do fragmento florestal, a área de vida, a densidade populacional, o sexo, a  
155 idade ou a classe sexo-etária prediz(em) a similaridade das dietas e (vi) investigar se as  
156 prováveis variações na disponibilidade de alimento decorrentes da sazonalidade ambiental ao  
157 longo do ano influenciam a similaridade das dietas das classes sexo-etárias. Vale salientar que  
158 a pesquisa não visa avaliar a composição das dietas em si e nem identificar os recursos  
159 utilizados de forma distinta pelas classes sexo-etárias além do nível de item.

160

## 161 **Métodos**

162         Desenvolvemos essa pesquisa utilizando a base de dados do Laboratório de  
163 Primatologia da PUCRS. Analisamos a dieta de oito grupos sociais de bugio-ruivo (*Alouatta*  
164 *guariba clamitans*) e quatro grupos de bugio-preto (*Alouatta caraya*) de vida livre. Todos os  
165 grupos foram monitorados próximo ao limite sul da distribuição geográfica de *Alouatta* no  
166 estado do Rio Grande do Sul durante 4 a 15 dias por mês (Tabela 1) utilizando o método de  
167 varredura instantânea (Altmann, 1974).

168         Os membros dos grupos foram classificados nas classes sexo-etárias macho adulto  
169 (MAD), subadulto (MSB), jovem (MJV) e infante (MIN) e fêmea adulta (FAD), subadulta  
170 (FSB), jovem (FJV) e infante (FIN) conforme critérios estabelecidos na literatura (*A. caraya*:  
171 Rumiz, 1990; *A. guariba clamitans*: Mendes, 1989). Os infantes não foram incluídos neste  
172 estudo porque ainda dependem do leite materno (Miranda, Aguiar, Ludwig, Moro-Rios, &  
173 Passos, 2005). O tamanho dos grupos variou de 5 a 17 indivíduos, os quais incluíam três a seis  
174 classes sexo-etárias, excluindo os infantes. Todos os grupos continham pelo menos um casal de  
175 adultos, enquanto a representatividade das demais classes foi variável (Tabela S1). A decisão  
176 de utilizar classes em vez de dados individuais se deu em razão da dificuldade de identificar os

177 indivíduos de uma determinada classe em todas as unidades amostrais. Essa situação é  
178 particularmente comum no caso dos bugios-ruivos, cuja identificação individual é mais difícil  
179 do que entre os bugios-pretos.

180 O registro dos eventos de alimentação incluiu o item consumido, seu estágio de  
181 desenvolvimento ou maturidade e a espécie vegetal. Conseqüentemente, analisamos a  
182 composição da dieta em três níveis de complexidade: (1º) item, (2º) item e espécie e (3º) item,  
183 maturidade e espécie. Não analisamos o nível considerando apenas item e maturidade, o qual  
184 está contemplado no nível de maior detalhamento. O primeiro nível levou em consideração  
185 apenas a estrutura vegetativa ou reprodutiva consumida: folha (incluindo pecíolo), flor  
186 (incluindo pedúnculo floral), fruto (incluindo semente), casca e ramo. O segundo nível  
187 considerou, além da estrutura, a espécie vegetal da qual foi retirada: folha da espécie X, fruto  
188 da espécie Y, flor da espécie Z e assim por diante. O terceiro nível adicionou informação sobre  
189 a maturidade ou partes dos itens: folha adulta, nova, broto e pecíolo; fruto maduro, imaturo e  
190 semente; flor botão, aberta e pedúnculo floral. A categorização foi adaptada para os grupos OC  
191 (Chaves & Bicca-Marques, 2016) porque o pesquisador agrupou folhas novas com brotos e  
192 flores com botões florais. Itens alimentares que não puderam ser identificados quanto à espécie  
193 ou maturidade foram descartados das análises dos respectivos níveis. Alimentos não vegetais  
194 raramente consumidos, como barro, ovos e líquens, entraram nos três níveis de análise apesar  
195 da inexistência de identificação taxonômica e da determinação da maturidade. A proporção de  
196 dados incompletos para o segundo e o terceiro níveis variou de 0% a 14,1% e de 0,1% a 22,2%  
197 (Tabela S2).

198 Calculamos a média mensal de registros de alimentação de cada classe sexo-etária  
199 considerando o número de indivíduos de cada classe no período (Figura 1). A fim de assegurar  
200 a comparabilidade quanto ao tamanho das amostras, as classes que apresentaram média menor  
201 do que 25% da maior média mensal foram excluídas da análise do respectivo mês. Por exemplo:

202 em determinado mês um grupo composto por duas fêmeas adultas, um macho adulto, um macho  
203 subadulto e dois machos jovens apresentou 70, 24, 33 e 14 registros por classe, respectivamente.  
204 Calculando as médias das classes de acordo com o número de indivíduos que as compõem,  
205 temos 35 registros por fêmea adulta, 24 por macho adulto, 33 por macho subadulto e 7 por  
206 macho jovem. Dessa forma, a classe macho jovem foi excluída da análise do mês, uma vez que  
207 seus 7 registros individuais correspondem a 20% da maior média (35). Após essa triagem,  
208 calculamos a contribuição mensal (%) de cada item alimentar para a dieta de cada classe  
209 utilizando o método da frequência (Oates, 1977). Analisamos a dieta mensalmente devido à  
210 possível alteração na composição dos grupos durante o estudo, decorrente de óbitos, emigrações  
211 e mudanças de classe etária. A desconsideração de tais eventos poderia resultar em comparações  
212 de classes que não coexistiram em algum período, sugerindo uma comparação de dietas  
213 provenientes de distintas disponibilidades de alimentos.

214 Utilizamos, então, o teste multivariado SIMPER (medida de similaridade Bray-Curtis)  
215 no software PAST 2.15 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001) para avaliar a semelhança mensal da  
216 dieta de todas as classes presentes no grupo em conjunto (a partir daqui similaridade geral) bem  
217 como a similaridade entre cada par de classes sexo-etárias (máximo de 15 combinações por  
218 grupo de estudo). Considerando todos os meses de coleta de dados e todos os grupos de estudo,  
219 o tamanho amostral de cada par de classes na base de dados variou de 11 (fêmea subadulto -  
220 fêmea jovem) a 137 (fêmea adulta - macho adulto).

221 Calculamos a média de similaridade dos pares de classes juntando todos os grupos, para  
222 indicar a amplitude das semelhanças dos pares (a partir daqui similaridade absoluta) nos três  
223 níveis de análise. Posteriormente calculamos a diferença entre a similaridade de cada par de  
224 classes com relação à similaridade geral do respectivo grupo de estudo para avaliar se os pares  
225 apresentavam uma dieta mais semelhante (diferença positiva) ou mais distinta (diferença  
226 negativa) que o esperado (similaridade geral). Com os resultados das diferenças de todos os

227 meses de todos os grupos de estudo, calculamos a média das similaridades (daqui em diante  
228 chamada de diferença relativa) e organizamos os pares em ordem crescente ordenando os dados  
229 dos níveis de menor complexidade segundo a ordem do terceiro nível (item, maturidade e  
230 espécie) para facilitar a comparação visual dos padrões encontrados nos três níveis de análise.  
231 Devido à variação dos tamanhos amostrais dos pares, calculamos o erro padrão no intervalo de  
232 confiança de 95%, utilizando-o como critério para avaliar o comportamento dos pares. Os pares  
233 cujas barras de erro não ultrapassaram o eixo zero no gráfico das diferenças relativas foram  
234 considerados significativos de forma análoga à análise do tamanho do efeito (Nakagawa &  
235 Cuthill, 2007).

236 Ordenamos os pares de cada nível de análise em ordem crescente de similaridade  
237 absoluta e diferença relativa, conferindo postos de 1 (maior valor) a 15 (menor valor).  
238 Calculamos o coeficiente de correlação de Spearman entre os postos de cada par de classes  
239 entre cada par de análise (1º nível vs. 2º; 1º vs. 3º; 2º vs. 3º) no software PAST 2.15 (Hammer  
240 et al., 2001) para verificar a correlação entre o ordenamento dos três níveis.

241 Calculamos a porcentagem de consumo de cada item alimentar por cada classe sexo-  
242 etária de cada grupo de estudo considerando todo o período de observação em conjunto para  
243 identificar os itens responsáveis pela diferença entre os pares de classes. Realizamos essa  
244 análise apenas no primeiro nível porque os habitats dos grupos de estudo apresentavam  
245 composição florística diferente. Utilizamos o teste multivariado SIMPER (medida de  
246 similaridade Bray-Curtis) no software PAST 2.15 (Hammer et al., 2001) para obter a  
247 porcentagem de contribuição de cada item nas diferenças observadas entre as dietas das classes.  
248 Enfocamos no padrão dos pares presentes em pelo menos 6 grupos.

249 Usamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM; Zuur, Ieno, Walker, Saveliev,  
250 & Smith, 2009) com a função ‘lmer’ do pacote R lme4 (Bates, Maechler, Bolker, & Walker,  
251 2015) para avaliar a influência do nível de análise, tamanho do fragmento florestal, área de

252 vida, densidade populacional, sexo, idade e classe sexo-etária (interação sexo e idade) na  
253 similaridade absoluta e diferença relativa das dietas das classes. Transformamos as variáveis  
254 categóricas sexo e idade de cada par de classes em variáveis numéricas, atribuindo 0 (zero) aos  
255 pares do mesmo sexo (fêmea-fêmea e macho-macho) e 1 (um) aos pares de sexos diferentes  
256 (fêmea-macho), e 0 (zero) aos pares de mesma faixa etária (fêmea adulta-macho adulto, fêmea  
257 subadulta-macho subadulto e fêmea jovem-macho jovem), 1 (um) aos pares com diferença de  
258 um nível de faixa etária (adulto-subadulto e subadulto-jovem) e 2 (dois) aos pares adulto-jovem.  
259 Essas variáveis foram definidas como efeitos fixos, enquanto a identidade dos grupos de estudo  
260 foi definida como efeito aleatório. Antes da análise, testamos a normalidade das variáveis  
261 dependentes similaridade absoluta e diferença relativa, sendo necessária a transformação  
262 Arcseno da similaridade absoluta para melhorar o ajuste. Evitamos a multicolinearidade entre  
263 as variáveis utilizando a função ‘VIF’ do pacote R car para selecionar apenas as variáveis com  
264 Fator de Inflação de Variância  $VIF < 3$  (Zuur et al., 2009). Dessa forma, excluímos a área de  
265 vida das análises.

266 Utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para selecionar os modelos que  
267 melhor predizem os efeitos das variáveis preditoras na similaridade absoluta e diferença  
268 relativa. Especificamente, utilizamos  $AIC_c$ , como recomendado para amostras pequenas  
269 (Hurvich & Tsai, 1989). Segundo esse critério, o modelo com maior apoio empírico é aquele  
270 com a menor diferença do  $AIC_c$  (i.e.  $\Delta AIC_c$ ). Entretanto, no caso da diferença relativa, foi  
271 necessário usar o enfoque ‘full-model averaging’ para determinar quais parâmetros explicavam  
272 melhor essa variável, já que todos os modelos com  $\Delta AIC_c < 2$  são considerados igualmente  
273 parcimoniosos (Grueber, Nakagawa, Laws, & Jamieson, 2011). Não necessitamos adotar esse  
274 procedimento no caso da similaridade absoluta porque obtivemos apenas um modelo com  
275  $\Delta AIC_c < 2$ . Utilizamos a função ‘dredge’ do pacote R MuMIn para criar um conjunto de modelos  
276 a partir do modelo global (i.e. o modelo contendo todas as variáveis preditoras estudadas) e a

277 função ‘model.avg’ do mesmo pacote para determinar o modelo médio. Utilizamos a função  
278 ‘r.squaredGLMM’ do pacote MuMIn para estimar um pseudo  $R^2$  para os modelos com  
279  $\Delta AICc < 2$ . Todas as análises foram realizadas no software R.5.1 (R Core Team, 2018)  
280 considerando um p crítico = 0,05.

281 Utilizamos os valores de similaridade geral dos grupos de estudo para a análise da  
282 influência da sazonalidade ambiental. Rodamos um teste de Kruskal-Wallis de um fator com  
283 correção de Bonferroni (p crítico =  $0,05/66 = 0,0007$ ) devido às múltiplas comparações entre  
284 as mesmas classes para avaliar se a similaridade em nível de grupo varia ao longo do período  
285 de observação (meses ou estações).

286

## 287 **Resultados**

288 As médias  $\pm$  erro padrão (no intervalo de confiança de 95%) de similaridade absoluta  
289 oscilaram de  $87 \pm 3\%$  (fêmea subadulta - macho subadulto) a  $92 \pm 1\%$  (fêmea jovem - macho  
290 jovem) no primeiro nível (item; Figura 2a), de  $71 \pm 3\%$  (fêmea subadulta - macho jovem) a  $78$   
291  $\pm 3\%$  (fêmea adulta - fêmea subadulta) no segundo nível (item e espécie; Figura 2b) e de  $62 \pm$   
292  $4\%$  (macho adulto - fêmea jovem) a  $75 \pm 3\%$  (fêmea adulta - fêmea subadulta) no terceiro nível  
293 (item, maturidade e espécie; Figura 2c). Na análise das diferenças entre as classes com relação  
294 à similaridade geral (diferença relativa), o primeiro nível apresentou médias  $\pm$  erro padrão 95%  
295 oscilando de  $-2,6 \pm 2,1\%$  (fêmea subadulta - macho subadulto) a  $3,0 \pm 3,1\%$  (fêmea subadulta  
296 - fêmea jovem; Figura 3a), o segundo nível de  $-3,2 \pm 2\%$  (macho adulto - fêmea jovem) a  $3,1 \pm$   
297  $1,1\%$  (fêmea adulta - macho jovem Figura 3b) e o terceiro de  $-6,5 \pm 2,1\%$  (macho adulto - fêmea  
298 jovem) a  $4,9 \pm 2,1\%$  (fêmea adulta - fêmea subadulta; Figura 3c). Dentre as classes mais  
299 similares que o grupo, fêmea adulta - macho adulto e fêmea adulta - macho jovem foram  
300 consistentes nos três níveis de análise. Os pares fêmea adulta - fêmea subadulta e fêmea adulta  
301 - fêmea jovem também foram mais similares nos dois últimos níveis (Figura 3; Tabela 2). Os

302 pares mais diferentes do que a média geral nos três níveis de análise foram macho adulto -  
303 fêmea jovem e macho adulto - macho subadulto. O par fêmea subadulta - macho subadulto  
304 diferiu apenas no primeiro nível, enquanto os pares macho subadulto - macho jovem e fêmea  
305 adulta - macho subadulto foram mais diferentes nos dois últimos níveis. O par macho adulto -  
306 macho jovem teve similaridade menor que o grupo apenas no terceiro nível (Figura 3; Tabela  
307 2).

308 Os ordenamentos dos pares de classes nos três níveis apresentaram correlação  
309 significativa, tanto na análise da similaridade absoluta (1° vs. 2°,  $r_s=0,65$ ,  $p=0,008$ ; 1° vs. 3°,  
310  $r_s=0,66$ ,  $p=0,007$ ; 2° vs. 3°,  $r_s=0,82$ ,  $p=0,0001$ ) quanto na análise da diferença relativa (1° vs.  
311 2°,  $r_s=0,72$ ,  $p=0,002$ ; 1° vs. 3°,  $r_s=0,76$ ,  $p=0,001$ ; 2° vs. 3°,  $r_s=0,90$ ,  $p<0,0001$ ).

312 Com relação aos itens responsáveis pelas diferenças entre as classes, os machos adultos  
313 distinguiram-se principalmente pelo maior consumo de folhas, enquanto as fêmeas adultas  
314 apresentaram um maior consumo de frutos que os machos. Folhas e frutos também foram  
315 responsáveis por algumas diferenças envolvendo subadultos e jovens, os quais também  
316 apresentaram diferenças no consumo de ramos e, especialmente, cascas (Tabela 3 e Tabela S3).

317 O modelo que melhor explicou a similaridade absoluta foi o global, o qual inclui o nível  
318 de análise, o tamanho do fragmento, a densidade populacional, o sexo, a idade e a classe sexo-  
319 etária (AIC= 2457,  $\chi^2=88$ , d.f.=9,  $p<0,0001$ ; Tabela 4). O segundo ( $\beta=-32,6$ ,  $t=-10,028$ ,  
320  $p<0,0001$ ) e o terceiro ( $\beta=-15,6$ ,  $t=-4,8$ ,  $p<0,0001$ ) níveis de análise resultaram em uma redução  
321 significativa da similaridade absoluta com relação ao primeiro nível (Tabela 4).

322 Encontramos seis modelos explicativos da diferença relativa (ou seja, com  $\Delta AIC_c < 2$ ).  
323 O modelo médio (*averaged model*) diferiu significativamente do modelo nulo (teste de razão  
324 de verossimilhança: AIC=1488,  $\chi^2=29,2$ , d.f.=9,  $p<0,0001$ ) devido exclusivamente à  
325 composição da dieta dos subadultos (idade1:  $\beta=-2,42$ ,  $z=3,56$ ,  $p<0,0001$ ; Tabela 5).

326 A similaridade das dietas não variou com os meses em nenhum dos níveis de análise.  
327 As similaridades mensais gerais no primeiro nível oscilaram de 71% (agosto - grupo FK) a  
328 100% (junho - grupo GBG), com dezembro apresentando a menor média  $\pm$  erro padrão 95%  
329 ( $87 \pm 3\%$ ) e junho, a maior ( $94 \pm 2\%$ ; Figura 4). As diferenças entre os meses (K-W:  $H=25,36$ ,  
330  $d.f.=11$ ,  $p=0,008$ ) não são consideradas significativas após a correção de Bonferroni. No  
331 segundo nível de análise, as similaridades gerais variaram de 40% (agosto - grupo FK) a 92%  
332 (junho - grupo CBM), com agosto apresentando a menor média  $\pm$  erro padrão 95% ( $67 \pm 8\%$ )  
333 e abril, a maior ( $79 \pm 4\%$ ; Figura 4). O terceiro nível apresentou resultados semelhantes, com  
334 as similaridades oscilando de 40% (agosto - grupo FK) a 90% (junho - grupo CBM), com menor  
335 média  $\pm$  erro padrão 95% em agosto ( $66 \pm 8\%$ ) e a maior em abril ( $75 \pm 4\%$ ; Figura 4). Não  
336 foram encontradas diferenças significativas entre os meses nos dois últimos níveis de análise  
337 (2°:  $H=11,63$ ,  $d.f.=11$ ,  $p=0,4$ ; 3°:  $H=7,03$ ,  $d.f.=11$ ,  $p=0,8$ ).

338

### 339 **Discussão**

340 Neste estudo avaliamos a similaridade da dieta das classes sexo-etárias de bugios de 12  
341 grupos sociais habitantes de fragmentos florestais no Rio Grande do Sul em três níveis de  
342 complexidade: (1°) item alimentar, (2°) item e espécie vegetal e (3°) item, maturidade do item  
343 e espécie. Encontramos uma similaridade absoluta média entre as classes variando de 62% a  
344 92% nos três níveis, a qual, conforme esperado, diminuiu com o aumento da complexidade da  
345 informação. Apesar dessa redução, os ordenamentos dos pares de classes nas análises dos três  
346 níveis apresentaram um padrão consistente, o que nos permite propor que uma avaliação  
347 simples em nível de item alimentar é suficiente para a detecção do padrão geral de similaridade  
348 da composição da dieta das classes sexo-etárias. Entretanto, é importante ressaltar que as  
349 diferenças relativas são pequenas ( $<7\%$ ), reforçando a ideia de que os grupos de bugios  
350 exploram de forma coesa as mesmas fontes de alimento (Bicca-Marques & Calegari-Marques,

351 1994a; Koch & Bicca-Marques, 2007; Pavelka & Knopff, 2004; Prates & Bicca-Marques,  
352 2008).

353 A classe fêmea adulta foi a que apresentou dieta mais semelhante àquela das outras  
354 classes sexo-etárias, enquanto macho adulto e macho subadulto se destacaram pela menor  
355 similaridade com as demais classes. Apesar da alta similaridade entre as dietas dos adultos, essa  
356 diferença no posicionamento de fêmeas e machos no gradiente de similaridade com as outras  
357 classes é compatível com o alto aninhamento intragrupo da dieta dos bugios. Enquanto os  
358 adultos (especialmente as fêmeas) são mais generalistas e responsáveis pelo padrão aninhado  
359 da rede, os imaturos são mais seletivos e se alimentam de subconjuntos dos recursos  
360 consumidos pelos adultos (Benitez-Malvido et al., 2016). Consequentemente, a dieta dos  
361 machos adultos parece sobrepor a dieta das fêmeas adultas em uma parte do nicho trófico das  
362 mesmas que é menos explorado pelos subadultos e jovens. Ou seja, as interações entre os bugios  
363 e as suas fontes de alimento não ocorrem de forma aleatória ou independente  
364 (compartimentalizada), mas de forma aninhada, com as classes com dietas menos variadas  
365 consumindo plantas que constituem subconjuntos das espécies consumidas pelas classes com  
366 dietas mais diversas (Bascompte & Jordano, 2007).

367 Embora o aninhamento das dietas explique o padrão de similaridade que encontramos  
368 entre as classes, ele não explica a sua causa próxima. Nesse sentido, é provável que a  
369 similaridade esteja diretamente relacionada à coesão social e ao maior tempo dispendido em  
370 maior proximidade espacial pelos indivíduos de algumas classes. O papel da diferença de um  
371 nível na faixa etária dos indivíduos na predição da similaridade decorre do padrão observado  
372 para os subadultos, especialmente os machos, os quais apresentam uma similaridade mais baixa  
373 com as outras classes, como mencionado anteriormente. Bugios de ambos os sexos podem  
374 dispersar de seus grupos natais ao se aproximarem da maturidade sexual (Azkarate, Dunn,  
375 Balcells & Baró 2017; Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1996; Crockett, 1984).

376 Independente do fato de a dispersão ser voluntária ou forçada, normalmente pelo(s) adulto(s)  
377 do mesmo sexo do grupo (Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1996; Glander, 1992), os  
378 indivíduos dispersantes tendem a reduzir a sua proximidade do resto do grupo, o que aumenta  
379 as chances de explorarem recursos diferentes daqueles consumidos pelos demais indivíduos.  
380 Machos adultos de grupos expostos a encontros com grupos vizinhos e/ou a invasões por  
381 machos adultos externos toleram melhor potenciais competidores internos (compare a  
382 composição dos três grupos OCL com a da maioria dos outros grupos de estudo; Tabela S1) e  
383 possivelmente com alto grau de parentesco, comportamento que tem sido interpretado como  
384 uma estratégia para melhorar a defesa do grupo contra invasores (Garber & Kowalewski, 2011).  
385 Entretanto, a maioria dos nossos grupos de estudo vivia sozinha em um pequeno fragmento  
386 florestal, o que reduzia o risco dessas ameaças externas ao *fitness* de machos (especialmente o  
387 macho alfa) e fêmeas adultos. Nesses casos, o custo da competição reprodutiva interna  
388 (Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1993) ultrapassa os benefícios de proteção do grupo  
389 contra invasores. A existência de poucos indivíduos subadultos nos grupos de estudo é  
390 condizente com a hipótese da dispersão dos indivíduos ao aproximarem-se da maturidade  
391 sexual, como observado no caso das fêmeas de um dos nossos grupos de bugios-pretos  
392 (Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1996). Nesse contexto, a similaridade da dieta de fêmeas  
393 adultas e subadultas parece inesperada. Contudo, o número de posições reprodutivas em um  
394 grupo de bugios é maior para fêmeas do que para machos (Calegari-Marques & Bicca-  
395 Marques, 1996; Rumiz, 1990; Thorington Jr, Ruiz, & Eisenberg, 1984), o que aumenta a  
396 possibilidade de permanência das fêmeas no grupo natal. Além disso, o fato de as fêmeas,  
397 especialmente subadultas, serem as principais responsáveis pelos eventos de cuidado  
398 alomaternal (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1993a; Neville, 1972), indica que elas  
399 mantêm uma maior proximidade das mães dos filhotes, o que resultaria na exploração de  
400 recursos semelhantes conforme mencionado acima. Estudos que relatam maior proximidade e

401 tempo passado junto entre díades de fêmeas do que de machos (Milton et al., 2016; Van Belle,  
402 Estrada, & Di Fiore, 2014) dão suporte à nossa hipótese.

403 A constatação de que os bugios ingerem mais energia do que a necessária (e esperada)  
404 mesmo em situações de menor disponibilidade de alimento (Martínez-Mota, Righini, & Palme,  
405 2016) é compatível com a ausência de influência da sazonalidade ambiental, do tamanho do  
406 fragmento e da densidade populacional e com o papel modulador desempenhado pela coesão  
407 do grupo na similaridade da dieta de seus componentes. A ausência de influência do tamanho  
408 do fragmento pode estar relacionada ao fato de a maioria dos bugios habitantes dos pequenos  
409 fragmentos florestais de nosso estudo terem acesso a frutos de espécies cultivadas (Bicca-  
410 Marques & Calegari-Marques, 1994c; Prates & Bicca-Marques, 2011; Chaves & Bicca-  
411 Marques, 2013, 2016), tais como *Psidium guajava*, *Citrus reticulata*, *Diospyros kaki*, e  
412 *Eriobotrya japonica* (Chaves & Bicca-Marques, 2017), o que também deve ter contribuído para  
413 a inexistência de eventos de competição alimentar direta intragrupo e de diferenças nos perfis  
414 de estresse dos adultos habitantes de fragmentos grandes e pequenos (Chaves, Fernandes,  
415 Oliveira, & Bicca-Marques, 2019).

416 Por fim, a alta similaridade da dieta das classes sexo-etárias também pode indicar uma  
417 semelhança nas suas necessidades energéticas e nutricionais, ao contrário do esperado pelas  
418 prováveis demandas extras de fêmeas adultas e imaturos com reprodução e crescimento,  
419 respectivamente (Clutton-Brock, 1977). Contudo, os frutos (itens mais ricos em energia: Ma,  
420 Liao, & Fan, 2017; Silver, Ostro, Yeager, & Dierenfeld, 2000) apresentaram uma maior  
421 importância na dieta de jovens, subadultos e fêmeas adultas do que na dieta dos machos adultos.  
422 A identificação das cascas, estrutura vegetal rica em cálcio (Fashing, Dierenfeld, & Mowry,  
423 2007; Rode, Chapman, Chapman, & McDowell, 2003; Stephens, Salas, & Dierenfeld, 2006),  
424 como item alimentar que distingue a dieta de jovens e subadultos da dieta dos adultos em alguns  
425 grupos é compatível com o papel essencial desse micronutriente no crescimento e

426 desenvolvimento de imaturos (Bueno, & Czepielewski, 2008). Em suma, é possível que as  
427 diferenças na composição das dietas das classes sexo-etárias sejam suficientes para suprir suas  
428 necessidades nutricionais e energéticas classe-específicas e/ou que suas microbiotas  
429 particulares (Amato et al., 2014) permitam aos indivíduos metabolizar a mesma base alimentar  
430 de forma distinta.

431

### 432 **Agradecimentos**

433 Agradecemos a Pedro Maria de Abreu Ferreira por discussões sobre as análises dos dados, ao  
434 Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico/CNPq e à Coordenação de  
435 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento  
436 001 pelo apoio financeiro.

437

### 438 **Referências**

- 439 Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-  
440 265.
- 441 Amato, K. R., Leigh, S. R., Kent, A., Mackie, R. I., Yeoman, C. J., Stumpf, R. M., ... Garber,  
442 P. A. (2014). The role of gut microbes in satisfying the nutritional demands of adult and  
443 juvenile wild, black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Physical*  
444 *Anthropology*, 155(4), 652-664. DOI: 10.1002/ajpa.22621
- 445 Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual  
446 specialization. *Ecology Letters*, 14(9), 948-958. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x
- 447 Arroyo-Rodríguez, V., & Dias, P. A. D. (2010). Effects of habitat fragmentation and  
448 disturbance on howler monkeys: A review. *American Journal of Primatology*, 72(1), 1-16.  
449 DOI: 10.1002/ajp.20753

450 Arroyo-Rodríguez, V., & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality  
451 for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27(4), 1079-1096. DOI:  
452 10.1007/s10764-006-9061-0

453 Azkarate, J. C., Dunn, J. C., Balcells, C. D., & Baró, J. V. (2017). A demographic history of a  
454 population of howler monkeys (*Alouatta palliata*) living in a fragmented landscape in  
455 Mexico. *PeerJ*, 5, e3547. DOI: 10.7717/peerj.3547

456 Bascompte, J., Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of  
457 biodiversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-93. DOI:  
458 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818

459 Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models  
460 using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01

461 Benitez-Malvido, J., Martínez-Falcón, A. P., Dattilo, W., González-DiPierro, A. M., Estrada,  
462 R. L., & Traveset, A. (2016). The role of sex and age in the architecture of intrapopulation  
463 howler monkey-plant networks in continuous and fragmented rain forests. *PeerJ*, 4, e1809.  
464 DOI: 10.7717/peerj.1809

465 Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In L.  
466 K. Marsh (Ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation* (pp. 283-303). New  
467 York: Springer. DOI: 10.1007/978-1-4757-3770-7\_18

468 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1993a). Allomaternal care in the black howler  
469 monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatologica*, 61(2), 104-109. DOI:  
470 10.1159/000156736

471 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1993b). Feeding postures in the black howler  
472 monkey, *Alouatta caraya*. *Folia Primatologica*, 60(3), 169-172. DOI: 10.1159/000156686

473 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1994a). Activity budget and diet of *Alouatta*  
474 *caraya*: An age-sex analysis. *Folia Primatologica*, 63, 216-220. DOI: 10.1159/000156823

475 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1994b). Feeding behavior of the black howler  
476 monkey (*Alouatta caraya*) in a seminatural forest. *Acta Biologica Leopoldensia*, 16(2), 69-  
477 84.

478 Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1994c). Exotic plant species can serve as staple  
479 food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica*, 63(4), 209-211. DOI:  
480 10.1159/000156821

481 Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Husley, C. D., & Forister,  
482 M. L. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual  
483 specialization. *The American Naturalist*, 161(1): 1-28. DOI: 10.1086/343878

484 Bueno, A. L., & Czepielewski, M. A. (2008). A importância do consumo dietético de cálcio e  
485 vitamina D no crescimento. *Jornal de Pediatria*, 84(5), 386-394. DOI: 10.2223/JPED.1816

486 Calegari-Marques, C., & Bicca-Marques, J. C. (1993). Reprodução de *Alouatta caraya*  
487 Humboldt, 1812 (Primates, Cebidae). In M. E. Yamamoto & M. B. C. Sousa (Eds.), *A*  
488 *Primatologia do Brasil* (pp. 51-66). Natal: Editora Universitária – UFRN.

489 Calegari-Marques, C., & Bicca-Marques, J. C. (1996). Emigration in a black howling monkey  
490 group. *International Journal of Primatology*, 17 (2), 229-237. DOI: 10.1007/BF02735450

491 Chapman, C. A., Chapman, L. J., Rode, K. D., Hauck, E. M., & McDowell, L. R. (2003).  
492 Variation in the nutritional value of primate foods: Among trees, time periods, and areas.  
493 *International Journal of Primatology*, 24(2), 317-333. DOI: 10.1023/A:1023049200150

494 Chaves, Ó. M., & Bicca-Marques, J. C. (2013). Dietary flexibility of the brown howler monkey  
495 throughout its geographic distribution. *American Journal of Primatology*, 75(1), 16-29.  
496 DOI: 10.1002/ajp.22075

497 Chaves, Ó. M., & Bicca-Marques, J. C. (2016). Feeding strategies of brown howler monkeys  
498 in response to variations in food availability. *PLoS ONE*, 11(2), e0145819. DOI:  
499 10.1371/journal.pone.0145819

- 500 Chaves, Ó. M., & Bicca-Marques, J. C. (2017). Crop feeding by brown howlers (*Alouatta*  
501 *guariba clamitans*) in forest fragments: The conservation value of cultivated species.  
502 *International Journal of Primatology*, 38(2), 263-281. DOI: 10.1007/s10764-016-9927-8
- 503 Chaves, Ó. M., Bicca-Marques, J. C., & Chapman, C. A. (2018). Quantity and quality of seed  
504 dispersal by a large arboreal frugivore in small and large Atlantic forest fragments. *PLoS*  
505 *ONE*, 13(3), e0193660. DOI: 10.1371/journal.pone.0193660
- 506 Chaves, Ó. M., Fernandes, F. A., Oliveira, G. T., & Bicca-Marques, J. C. (2019). Assessing the  
507 influence of biotic, abiotic, and social factors on the physiological stress of a large  
508 Neotropical primate in Atlantic Forest fragments. *Science of the Total Environment*, 690,  
509 705-716. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.07.033
- 510 Chaves, Ó. M., Stoner, K. E., & Arroyo-Rodríguez, V. (2012). Differences in diet between  
511 spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico.  
512 *Biotropica*, 44(1), 105-113. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2011.00766.x
- 513 Clutton-Brock, T. H. (1977). Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging  
514 behavior in primates. In T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Primate ecology: Studies of feeding*  
515 *and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes* (pp. 539-556). London: Academic  
516 Press.
- 517 Cortés-Ortiz, L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I., & Ruiz-García,  
518 M. (2003). Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus,  
519 *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), 64-81. DOI: 10.1016/S1055-  
520 7903(02)00308-1
- 521 Crockett, C. M. (1984). Emigration by female red howler monkeys and the case for female  
522 competition. In M. F. Small (Ed.), *Female primates: Studies by women primatologists* (pp  
523 159-173). New York: Alan R. Liss, Inc.

- 524 Crockett, C. M., & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: Variation in group size and demography.  
525 In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.),  
526 *Primate Societies* (pp 54-68). Chicago: The University of Chicago Press.
- 527 Fashing, P. J., Dierenfeld, E. S., & Mowry, C. B. (2007). Influence of plant and soil Chemistry  
528 on food selection, ranging patterns, and biomass of *Colobus guereza* in Kakamega Forest,  
529 Kenya. *International Journal of Primatology*, 28(3), 673-703. DOI: 10.1007/s10764-006-  
530 9096-2
- 531 Garber, P. A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Annual Review of*  
532 *Anthropology*, 16, 339-364. DOI: 10.1146/annurev.an.16.100187.002011
- 533 Garber, P. A., & Kowalewski, M. K. (2011). Collective action and male affiliation in howler  
534 monkeys (*Alouatta caraya*). In R. W. Sussman, & C. R. Cloninger (Eds.), *Origins of*  
535 *altruism and cooperation* (pp 145-165). New York: Springer. DOI: 10.1007/978-1-4419-  
536 9520-9\_8
- 537 Glander, K. E. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys.  
538 *International Journal of Primatology*, 13(4), 415-436. DOI: 10.1007/BF02547826
- 539 Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in  
540 ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24,  
541 699-711. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- 542 Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software  
543 package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- 544 Hemingway, C. A., & Bynum, N. (2005). The influence of seasonality on primate diet and  
545 ranging. In D. K. Brockman, & C. P. van Schaick (Eds.), *Seasonality in primates: Studies*  
546 *of living and extinct human and nonhuman primates* (pp 57-104). Cambridge: Cambridge  
547 University Press.

- 548 Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T. (2008). Human influences on rates of  
549 phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, 17(1), 20-29. DOI:  
550 10.1111/j.1365-294X.2007.03428.x
- 551 Hurvich, C. M., & Tsai, C. L. (1989). Regression and time series model selection in small  
552 samples. *Biometrika*, 76(2), 297-307. DOI: 10.1093/biomet/76.2.297
- 553 Jones, C. B. (2005). *Behavioral flexibility in primates: Causes and consequences*. New York:  
554 Springer.
- 555 Kleiber, M. (1961). *The fire of life: An introduction to animal energetics*. New York: John  
556 Wiley and Sons.
- 557 Kobler, A., Klefoth, T., Mehner, T., & Arlinghaus, R. (2009). Coexistence of behavioural types  
558 in an aquatic top predator: A response to resource limitation? *Oecologia*, 161(4), 837-847.  
559 DOI: 10.1007/s00442-009-1415-9
- 560 Koch, F., & Bicca-Marques, J. C. (2007). Padrão de atividades e dieta de *Alouatta guariba*  
561 *clamitans* Cabrera, 1940: Uma análise sexo-etária. In J. C. Bicca-Marques (Ed.), *A*  
562 *primatologia no Brasil* (pp 353-361). Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- 563 Lehmann, D. (2015). Dietary and spatial strategies of gemsbok (*Oryx g. gazela*) and springbok  
564 (*Antidorcas marsupialis*) in response to drought in the desert environment of the Kunene  
565 region, Namibia. Freie Universität Berlin (unpublished doctoral dissertation).
- 566 Liu, X., Li, F., Jiang, J., Wang, X., & Li, Y. (2016). Age-sex analysis for the diet of Sichuan  
567 snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia National Nature Reserve,  
568 China. *Primates*, 57(4), 479-487. DOI: 10.1007/s10329-016-0535-1
- 569 Ma, C., Liao, J., & Fan, P. (2017). Food selection in relation to nutritional chemistry of Cao Vit  
570 gibbons in Jingxi, China. *Primates*, 58(1), 63-74. DOI: 10.1007/s10329-016-0577-4

- 571 Martínez-Mota, R., Righini, N., & Palme, R. (2016). Fluctuations in daily energy intake do not  
572 cause physiological stress in a Neotropical primate living in a seasonal forest. *Oecologia*,  
573 182(4), 973-984. DOI: 10.1007/s00442-016-3739-6
- 574 McNab, B. K. (1980). Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *The*  
575 *American Naturalist*, 116 (1), 106-124. DOI: 10.1086/283614
- 576 Mendes, S. L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates-Cebidae) na Estação  
577 Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*, 6, 71-104.
- 578 Milton, K., Nolin, D. A., Ellis, K., Lozier, J., Sandel, B., & Lacey, E. A. (2016). Genetic, spatial,  
579 and social relationships among adults in a group of howler monkeys (*Alouatta palliata*)  
580 from Barro Colorado Island, Panama. *Primates*, 57(2), 253-265. DOI: 10.1007/s10329-  
581 016-0523-5
- 582 Miranda, J. M. D., Aguiar, L. M., Ludwig, G., Moro-Rios, R. F., & Passos, F. C. (2005). The  
583 first seven months of an infant of *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae):  
584 Interactions and the development of behavioral patterns. *Revista Brasileira de Zoologia*,  
585 22(4), 1191-1195. DOI: 10.1590/S0101-81752005000400054
- 586 Müller, D. W. H., Codron, D., Meloro, C., Munn, A., Schwarm, A., Hummel, J., & Clauss, M.  
587 (2013). Assessing the Jarman-Bell Principle: Scaling of intake, digestibility, retention time  
588 and gut fill with body mass in mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and*  
589 *Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 164(1), 129-140. DOI:  
590 10.1016/j.cbpa.2012.09.018
- 591 Nakagawa, S., & Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical  
592 significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591-605. DOI:  
593 10.1111/j.1469-185X.2007.00027.x
- 594 Neville, M. K. (1972). Social relations within troops of red howler monkeys (*Alouatta*  
595 *seniculus*). *Folia Primatologica*, 18(1), 47-77. DOI: 10.1159/000155470

- 596 Oates, J. F. (1977). The guereza and its food. In T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Primate ecology*  
597 (pp 276-321). London: Academic Press.
- 598 Pavelka, M. S. M., & Knopff, K. H. (2004). Diet and activity in black howler monkeys  
599 (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level?  
600 *Primates*, 45(2), 105-111. DOI: 10.1007/s10329-003-0072-6
- 601 Pough, F. H. (1973). Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54(4), 837-844. DOI:  
602 10.2307/1935678
- 603 Prates, H. M., & Bicca-Marques, J. C. (2008). Age-sex analysis of activity budget, diet, and  
604 positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of*  
605 *Primatology*, 29, 703-715. DOI: 10.1007/s10764-008-9257-6
- 606 Prates, H. M., & Bicca-Marques, J. C. (2011). Vivendo no limite? Dieta de um grupo de bugios-  
607 pretos (*Alouatta caraya*) habitante de um pomar. In F. R. de Meb, I. Mourthé (Eds.), *A*  
608 *primatologia no Brasil, volume 11* (pp 77-91). Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de  
609 Primatologia.
- 610 Printes, R. C., Liesenfeld, M. V. A., & Jerusalinsky, L. (2001). *Alouatta guariba clamitans*  
611 Cabrera, 1940: A new southern limit for the species and for Neotropical primates.  
612 *Neotropical Primates*, 9(3), 118-121.
- 613 Pusey, A. E., & Packer, C. (1987). Dispersal and philopatry. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R.  
614 M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp 250- 266).  
615 Chicago: The University of Chicago Press.
- 616 R Core Team (2018). R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation  
617 for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- 618 Rode, K. D., Chapman, C. A., Chapman, L. J., & McDowell, L. R. (2003). Mineral Resource  
619 Availability and Consumption by Colobus in Kibale National Park, Uganda. *International*  
620 *Journal of Primatology*, 24(3), 541-573

621 Rothman, J. M., Dierenfeld, E. S., Hintz, H. F., & Pell, A. N. (2008). Nutritional quality of  
622 gorilla diets: Consequences of age, sex, and season. *Oecologia*, 155, 111-122. DOI:  
623 10.1007/s00442-007-0901-1

624 Rumiz, D. I. (1990). *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern  
625 Argentina. *American Journal of Primatology*, 21(4), 279-294. DOI:  
626 10.1002/ajp.1350210404

627 Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P., & Dierenfeld, E. S. (2000). Phytochemical and  
628 mineral components of foods consumed by black howler monkeys (*Alouatta pigra*) at two  
629 sites in Belize. *Zoo Biology*, 19(2), 95-109. DOI: 10.1002/1098-2361(2000)19:2<95::AID-  
630 ZOO1>3.0.CO;2-D

631 Stephens, S. A., Salas, L. A., & Dierenfeld, E. S. (2006). Bark Consumption by the Painted  
632 Ringtail (*Pseudochirulus forbesi larvatus*) in Papua New Guinea. *Biotropica*, 38(5), 617-  
633 624. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2006.00197.x

634 Stokke, S. (1999). Sex differences in feeding-patch choice in a megaherbivore: Elephants in  
635 Chobe National Park, Botswana. *Canadian Journal of Zoology*, 77(11), 1723-1732. DOI:  
636 10.1139/z99-145

637 Stokke, S., & du Toit, J. T. (2000). Sex and size related differences in the dry season feeding  
638 patterns of elephants in Chobe National Park, Botswana. *Ecography*, 23(1), 70-80. DOI:  
639 10.1111/j.1600-0587.2000.tb00262.x

640 Strier, K. B. (1987). Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles*  
641 *arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 13(4), 385-395. DOI:  
642 10.1002/ajp.1350130404

643 Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use  
644 diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
645 *Sciences*, 274(1611), 839-844. DOI: 10.1098/rspb.2006.0198

- 646 Thorington Jr, R. W., Ruiz, J. C., & Eisenberg, J. F. (1984). A study of a black howling monkey  
647 (*Alouatta caraya*) population in northern Argentina. *American Journal of Primatology*,  
648 6(4), 357-366. DOI: 10.1002/ajp.1350060405
- 649 Tinker, M. T., Bentall, G., & Estes, J. A. (2008). Food limitation leads to behavioral  
650 diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National*  
651 *Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 560-565. DOI:  
652 10.1073/pnas.0709263105
- 653 Van Belle, S., Estrada, A. E., & Di Fiore, A. (2014). Kin-biased spatial associations and social  
654 interactions in male and female black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behaviour*, 151,  
655 2029-2057. DOI: 0.1163/1568539X-00003229
- 656 Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models*  
657 *and extensions in ecology with R*. New York: Springer Science and Business Media.

Tabela 1. Descrição da base de dados utilizada para comparar a similaridade da dieta das classes sexo-etárias de bugios (*Alouatta* spp.).

Área do fragmento (ha)	Área de vida (ha)	Tamanho médio do grupo	Densidade (ind/ha)	Local	Período	Dias de coleta/ mês	Esforço amostral (h)	Pesquisador	Publicações que utilizaram a mesma base de dados
<i>Alouatta caraya</i>									
0,7	0,7	13	18,6	Alegrete	Ago/2005 - Jul/2006	5	699	Helissandra Mattjie Prates (HMP)	(Prates & Bicca-Marques, 2008, 2011)
1,3 <sup>§</sup>	1,3	5	3,8	Tupanciretã	Set/2006 - Ago/2007	5	830	Carina Barboza Muhle (CBM)	-
2,0	2,0	10	5,0	Alegrete	Fev/2012 - Jul/2012	15	1200	Anamélia de Souza Jesus (ASJ)	-
2,0	2,0	16	8,0	Alegrete	Ago/1989 – Jul/1990	5	745	Júlio César Bicca-Marques/ Cláudia Calegare-Marques (JCBM/CCM)	(Bicca-Marques & Calegare-Marques, 1993b, 1994a, b)
<i>Alouatta guariba clamitans</i>									
1,6	2,9	6	2,1	Porto Alegre	Jun/2011 - Jun/2014	4 - 5	492	Óscar Chaves (S1) (OCS1)	(Chaves & Bicca-Marques, 2016, 2017; Chaves, Bicca-Marques & Chapman, 2018)
2,2	2,2	6	2,7	Ipê	Nov/2007 - Out/2008	5	636	Guilherme Brambatti Guzzo (GBG)	-
2,9	2,2	9	4,1	Porto Alegre	Jun/2011 - Jun/2014	4 – 5	539	Óscar Chaves (S3) (OCS3)	(Chaves & Bicca-Marques 2016, 2017; Chaves et al.,

									2018)
5,0	5,0	7	1,4	Barra do Ribeiro	Nov/2006 - Out/2007	5	560	Flávia Koch (FK)	(Koch & Bicca-Marques 2007)
9,5	5,9	10	1,7	Porto Alegre	Jun/2011 - Jun/2014	4 – 5	438	Óscar Chaves (S2) (OCS2)	(Chaves & Bicca-Marques 2016, 2017; Chaves et al., 2018)
93	7,5	10	1,3	Viamão	Jun/2011 - Jun/2014	4 – 5	460	Óscar Chaves (L1) (OCL1)	(Chaves & Bicca-Marques 2016, 2017; Chaves et al., 2018)
106	8,5	9	1,1	Viamão	Jun/2011 - Jun/2014	4 – 5	536	Óscar Chaves (L2) (OCL2)	(Chaves & Bicca-Marques 2016, 2017; Chaves et al., 2018)
108	11,3	9	0,8	Porto Alegre	Jun/2011 - Jun/2014	4 – 5	536	Óscar Chaves (L3) (OCL3)	(Chaves & Bicca-Marques 2016, 2017; Chaves et al., 2018)

---

§Valor referente a duas áreas isoladas

Tabela 2. Pares de classe considerados significativos em cada nível de análise. Classes sexo-etárias representadas como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulta) e FJV (fêmea jovem). Os valores indicam a média e o erro padrão (em porcentagem) da similaridade ou dissimilaridade do par.

<b>Pares de classe</b>	<b>1º nível</b>	<b>2º nível</b>	<b>3º nível</b>
Mais similares			
FAD – MAD	1,4 ± 0,9	2,7 ± 1	3,2 ± 1,1
FAD – MJV	1,1 ± 0,8	3,1 ± 1,1	4 ± 1,2
FAD – FSB		2,8 ± 2,5	4,9 ± 2,1
FAD – FJV		2 ± 1,8	2,9 ± 2,2
Menos similares			
FSB – MSB	-2,6 ± 2,2		
MAD – FJV	-2,1 ± 1,6	-3,2 ± 1,9	-6,5 ± 2
MAD – MSB	-1,4 ± 1,2	-2,4 ± 1,3	-2,7 ± 1,5
MSB – MJV		-2,6 ± 1,6	-2,6 ± 1,8
FAD – MSB		-1,4 ± 1,3	-1,4 ± 1,4
MAD – MJV			-1,8 ± 1,3

Tabela 3. Frequência em que os itens foram responsáveis pelas diferenças entre as classes dentre os grupos nos quais estiveram presentes. Foram excluídos os pares que não apareceram em pelo menos 50% dos grupos. Os itens estão representados como FO (folha), FR (fruto), FL (flor), CAS (casca) e R (ramo) e as classes sexo-etárias como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem) e FAD (fêmea adulta). Itens mais importantes entre cada par salientados em negrito.

Itens	Pares de classes											
	FAD	MAD	FAD	MJV	MAD	MJV	MAD	MSB	FAD	MSB	MSB	MJV
<b>FO</b>	0	<b>8 (67%)</b>	4 (36%)	<b>5 (45%)</b>	<b>8 (73%)</b>	3 (27%)	<b>6 (60%)</b>	1 (10%)	2 (20%)	2 (20%)	<b>4 (44%)</b>	3 (33%)
<b>FR</b>	<b>9 (75%)</b>	2 (17%)	<b>6 (55%)</b>	<b>5 (45%)</b>	2 (18%)	<b>5 (45%)</b>	2 (20%)	<b>4 (40%)</b>	<b>4 (40%)</b>	<b>4 (40%)</b>	3 (33%)	<b>4 (44%)</b>
<b>FL</b>	3 (25%)	2 (17%)	1 (9%)	1 (9%)	1 (9%)	2 (18%)	2 (20%)	3 (30%)	<b>4 (40%)</b>	2 (20%)	0	1 (11%)
<b>CAS</b>	0	0	0	0	0	1 (9%)	0	2 (20%)	0	1 (10%)	1 (11%)	1 (11%)
<b>R</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (10%)	1 (11%)	0
<b>Nº grupos</b>	12		11		11		10		10		9	

Tabela 4. Melhor modelo linear generalizado misto preditor da similaridade absoluta das dietas das classes sexo-etárias de bugios, incluindo os valores esperados e de significância das variáveis que o compõem.

Variáveis predictoras	Parâmetros <sup>§</sup>			
	AICc	$\Delta$ AICc	$w_i$	$R_c^2$
<i>Melhor modelo: global</i>				
1) Idade+sexo+nível+densidade+fragmento+idade*sexo	2457,0	0,00	0,75	0,42

Variáveis predictoras <sup>†</sup>	Parâmetros		
	$\beta$	EP	t
Intercepto	77,18	8,85	8,72
Fragmento	0,01	0,10	0,14
Densidade	-0,49	0,88	-0,56
2° Nível	-32,63	3,25	-10,03****
3° Nível	-15,62	3,25	-4,83****

Idade1	-1,06	6,09	-0,17
Idade2	-0,05	4,42	-0,01
Sexo1	0,90	4,63	0,19
Idade1:Sexo1	-1,27	6,10	-0,21

---

<sup>§</sup>AICc: Critério de Informação Akaike corrigido (para amostras pequenas);  $\Delta_i$ AICc: diferença entre o modelo em questão e o modelo mais parcimonioso;  $w_i$ : probabilidade de seleção do modelo;  $R_c^2$ : indica a porcentagem de variância explicada pelos fatores fixos e aleatórios;  $\beta$ : o sinal indica a direção do efeito da variável preditora da similaridade; EP: erro padrão.

<sup>†</sup>Fragmento: tamanho do fragmento; Densidade: densidade de indivíduos; 2º Nível: segundo nível de análise (item e espécie); 3º Nível: terceiro nível de análise (item, maturidade e espécie); Idade1: diferença de uma classe etária entre os pares (jovens - subadultos e subadultos - adultos); Idade2: diferença de duas classes etárias entre os pares (jovens - adultos); Sexo1: sexos diferentes;

\*\*\* Nível de significância:  $P < 0,001$ .

Tabela 5. Modelos lineares generalizados mistos preditores da diferença relativa das dietas das classes sexo-etárias de bugios, incluindo os valores de significância das variáveis em relação ao modelo médio.

Variáveis predictoras	Parâmetros <sup>§</sup>			
	AICc	$\Delta$ AICc	$w_i$	cR <sup>2</sup>
<i>Melhores modelos</i>				
Idade, sexo, idade*sexo	1483,4	0,00	0,27	0,1
Idade	1484,2	0,77	0,19	0,09
Idade, sexo, fragmento, idade*sexo	1484,3	0,95	0,17	0,1
Idade, sexo, densidade, idade*sexo	1484,7	1,26	0,14	0,1
Idade, sexo	1485,1	1,72	0,12	0,09
Idade, fragmento	1485,1	1,74	0,11	0,09

Variáveis predictoras <sup>†</sup>	Parâmetros				
	$\beta$	EP	95% CI	$z$	$\sum w_i$
Intercepto	0,94	0,60	(3,8; 4,0)	1,58	-
Idade					1,00
Idade1	-2,42	0,68	(-3,8; -1,1)	3,56***	
Idade2	-0,63	0,74	(-2,1; 0,8)	0,85	
Sexo	0,77	0,83	(-0,4; 2,6)	0,92	0,66
Idade*Sexo	-0,84	1,04	(-3,4; 0,5)	0,8	0,5
Fragmento	-0,12	0,30	(-1,3; 0,4)	0,4	0,33
Densidade	0,05	0,21	(-0,5; 1,2)	0,24	0,17

§AICc: Critério de Informação Akaike corrigido (para amostras pequenas);  $\Delta iAICc$ : diferença entre o modelo em questão e o modelo mais parcimonioso;  $w_i$ : probabilidade de seleção do modelo;  $R_c^2$ : pseudo  $R^2$  que indica a porcentagem de variância explicada pelos fatores fixos e aleatórios;  $\beta$ : coeficientes de regressões parciais do modelo médio; EP: erro padrão,  $\sum w_i$ : intervalo de confiança para os parâmetros estimados, importância relativa de cada variável preditora.

<sup>†</sup> Idade1: diferença de uma classe etária entre os pares (jovens-subadultos e subadultos-adultos); Idade2: diferença de duas classes etárias entre os pares (jovens-adultos); Idade\*Sexo: interação entre sexo e idade (classe sexo-etária); Fragmento: tamanho do fragmento; Densidade: densidade de indivíduos.  
\*\*\* Nível de significância:  $P < 0,001$ .

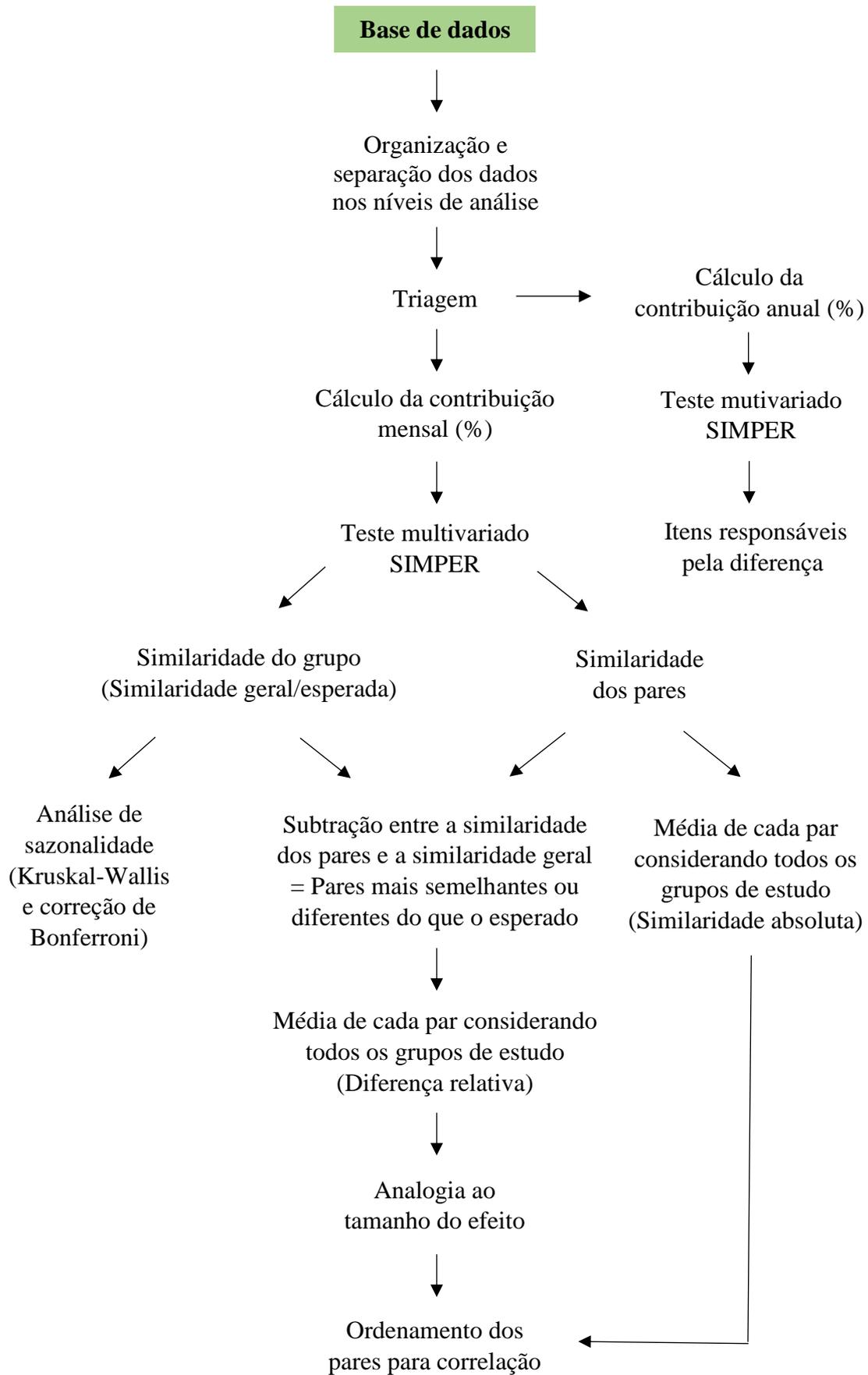
## Títulos das figuras

**Fig. 1.** Fluxograma do método de análise proposto para comparar a similaridade da dieta das classes sexo-etárias de bugios (*Alouatta* spp.). Ponto inicial destacado em verde

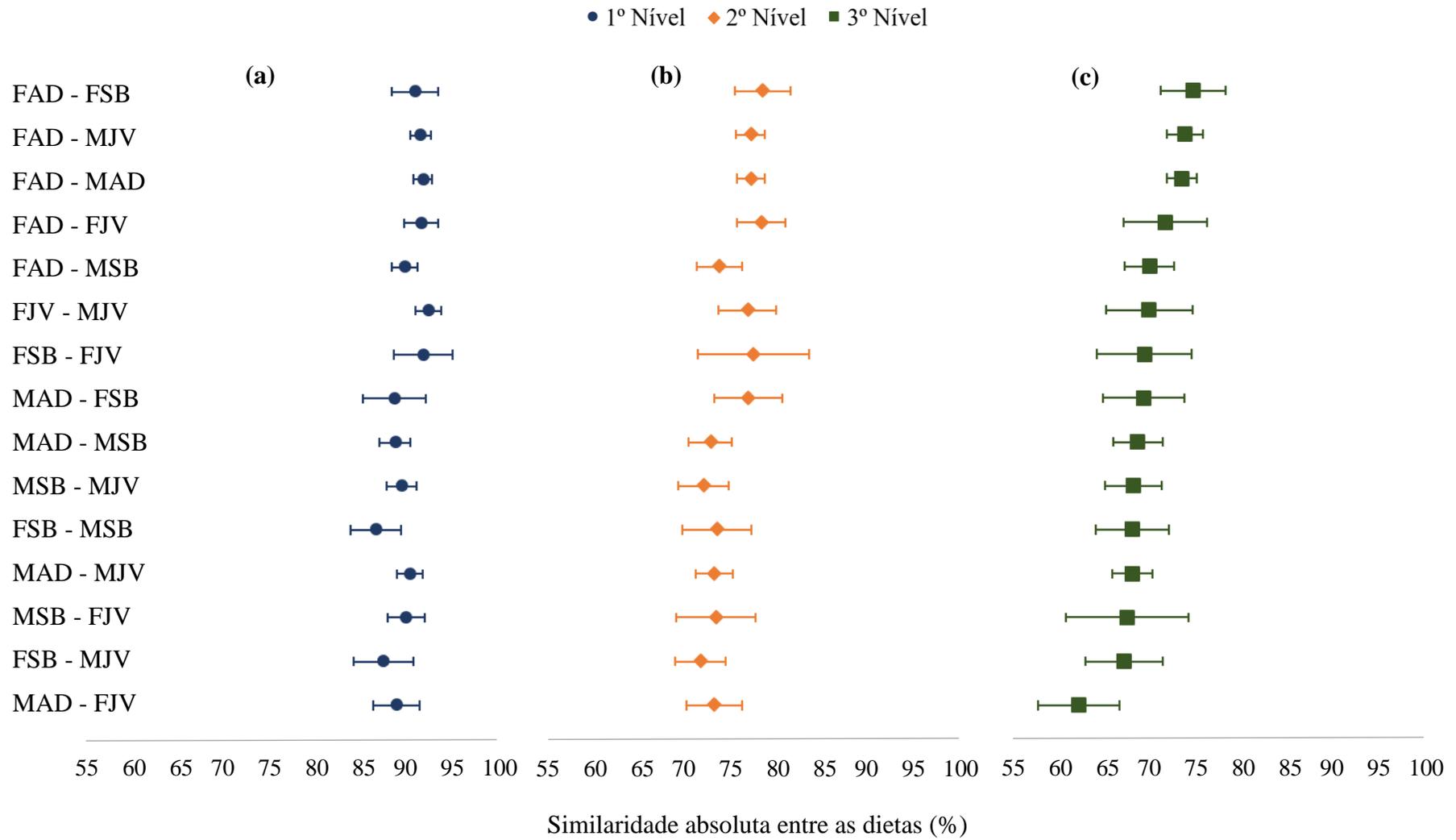
**Fig. 2.** Similaridade absoluta da dieta dos pares de classes sexo-etárias de bugios no (a) primeiro nível (item alimentar), (b) segundo nível (item e espécie vegetal) e (c) terceiro nível (item, maturidade e espécie). Os pontos indicam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%. A disposição dos pares segue a ordem crescente de similaridade das médias do terceiro nível. Classes sexo-etárias: MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulto) e FJV (fêmea jovem)

**Fig. 3.** Diferença relativa dos pares de classes sexo-etárias de bugios nos níveis (a) 1°, (b) 2° e (c) 3°. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%. A disposição dos pares segue a ordem crescente das médias do terceiro nível. A similaridade dos pares de classes cuja barra de erro não trespassou o eixo central foi considerada significativa. Classes sexo-etárias: MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulto) e FJV (fêmea jovem)

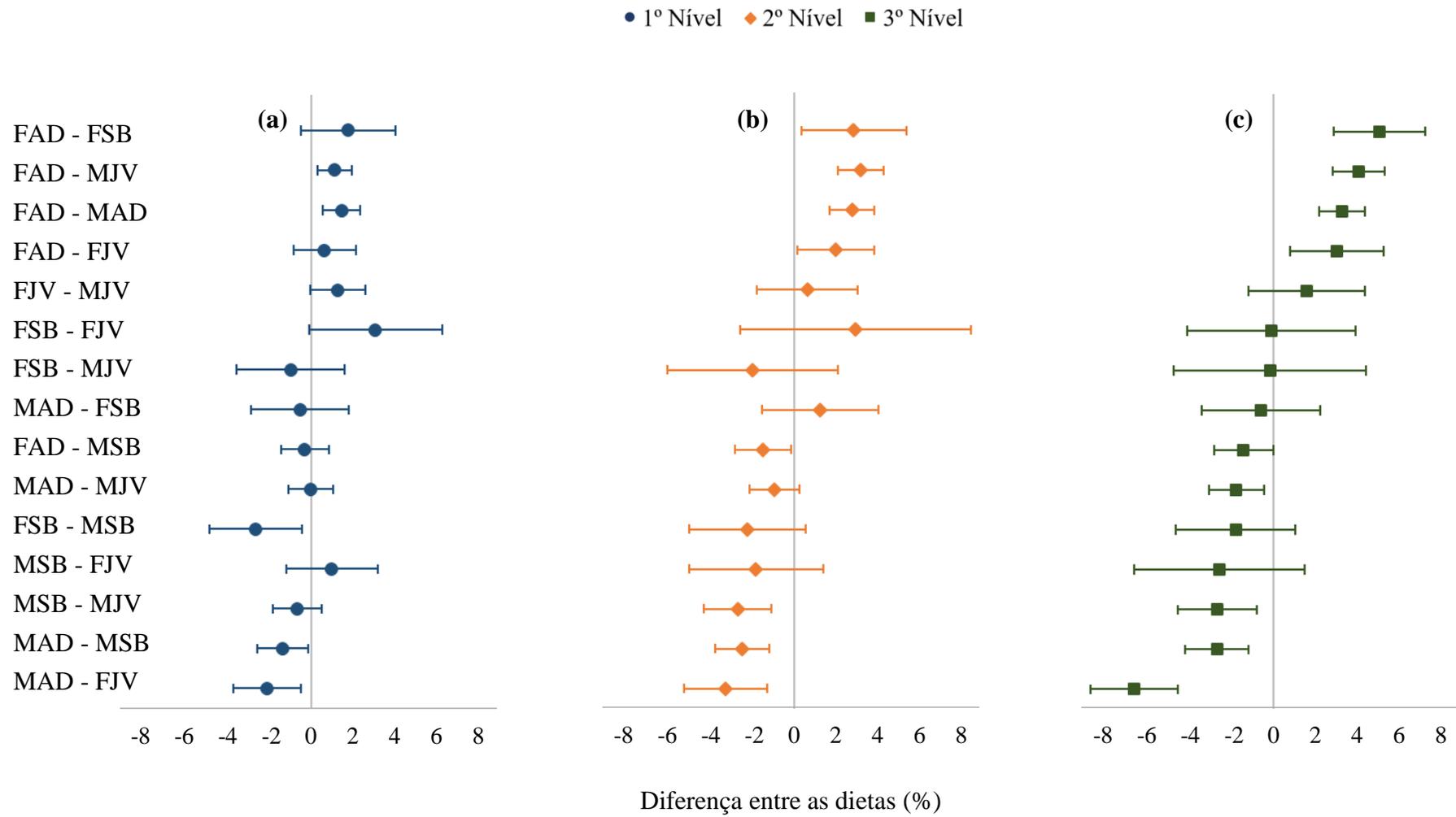
**Fig. 4.** Variação da similaridade das dietas (em porcentagem) das classes sexo-etárias de bugios ao longo dos meses. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão no intervalo de 95%



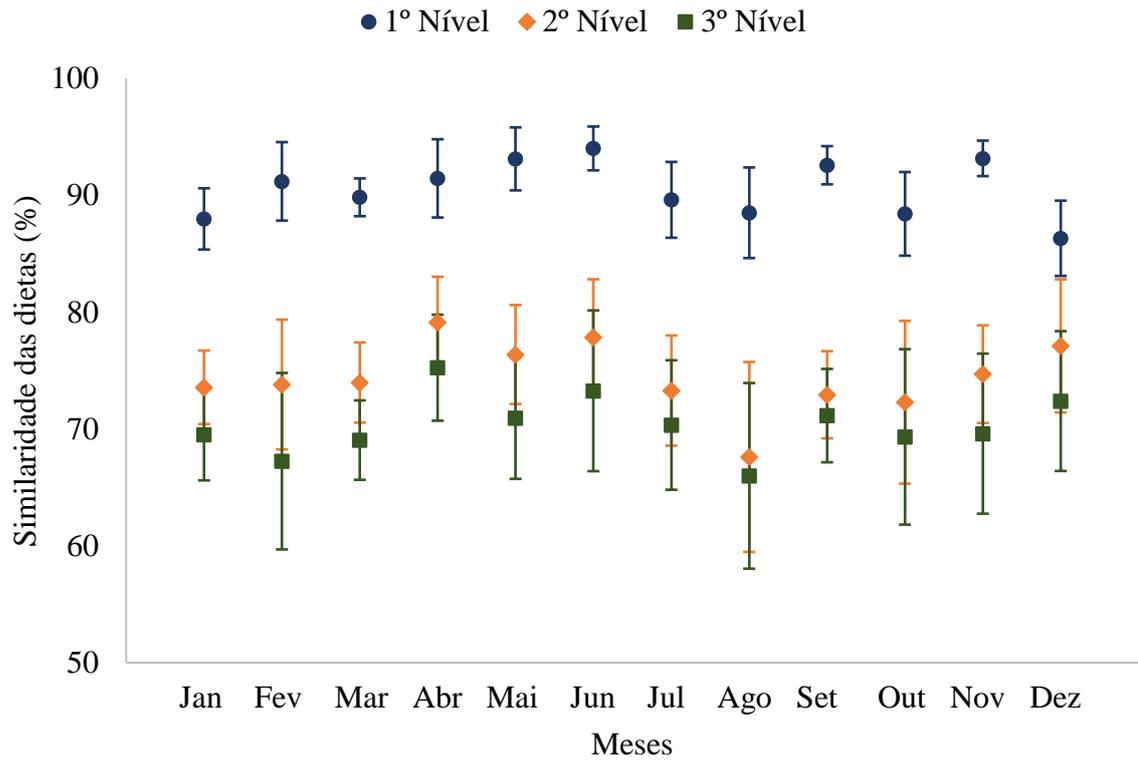
**Fig. 1.** Lisboa et al.



**Fig. 2.** Lisboa et al.



**Fig. 3.** Lisboa et al.



**Fig. 4.** Lisboa et al.

### Informação suplementar

Tabela S1. Composição dos 12 grupos de estudo, com classes sexo-etárias representadas como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulta), FJV (fêmea jovem) e INF (infantes).

<b>Grupos</b>	<b>MAD</b>	<b>MSB</b>	<b>MJV</b>	<b>FAD</b>	<b>FSB</b>	<b>FJV</b>	<b>INF</b>	<b>Tamanho do grupo</b>
<i>A. caraya</i>								
ASJ	1	1	0	5	1	0	2	<b>10</b>
CBM	1	1	1	1	0	0	1	<b>5</b>
HMP	1-2	1	1	3-4	0-1	0-1	4-6	<b>12-14</b>
JCBM/CCM	1	1-3	0-2	4	0-2	3-5	3-5	<b>15-17</b>
<i>A. guariba clamitans</i>								
FK	1	0	1 - 2	2	0	0	1-3	<b>5-8</b>
GBG	1	0	1	2	0	1	1	<b>6</b>
OCS1	1	1	2	2	0	0	0	<b>6</b>
OCS2	1	1	3	3	0	1	1	<b>10</b>
OCS3	1	1	3	3	0	0	1	<b>9</b>
OCL1	2	1	2	3	0	0	2	<b>10</b>
OCL2	2	0	3	3	0	0	1	<b>9</b>
OCL3	2	0	2	3	1	1	0	<b>9</b>
<b>Total</b>	<b>16</b>	<b>10</b>	<b>22</b>	<b>35</b>	<b>5</b>	<b>9</b>	<b>23</b>	

Tabela S2. Tamanho das amostras de cada grupo de estudo com relação aos três níveis de análise. As porcentagens de dados incompletos (excluídos das análises) são mostradas entre parênteses.

<b>Grupos</b>	<b>1º nível</b>	<b>2º nível</b>	<b>3º nível</b>
<i>Alouatta caraya</i>			
ASJ	2966	2966 (0%)	2484 (16,3%)
CBM	1908	1878 (1,6%)	1878 (1,6%)
HMP	3828	3827 (0%)	2979 (22,2%)
JCBM/CCM	5544	5542 (0%)	5328 (3,9%)
<i>Alouatta guariba clamitans</i>			
FK	1721	1479 (14,1%)	1479 (14,1%)
GBG	2402	2196 (8,6%)	2196 (8,6%)
OCS1	2070	2065 (0,2%)	2065 (0,2%)
OCS2	2259	2250 (0,4%)	2250 (0,4%)
OCS3	3307	3291 (0,5%)	3291 (0,5%)
OCL1	1608	1606 (0,1%)	1606 (0,1%)
OCL2	2212	2200 (0,5%)	2200 (0,5%)
OCL3	1753	1728 (1,4%)	1728 (1,4%)
<b>Total</b>	<b>31578</b>	<b>31028 (1,7%)</b>	<b>29484 (6,6%)</b>

Tabela S3. Principais itens responsáveis pelas diferenças entre os pares de classe com respectivos percentuais de contribuição. Os itens estão representados como FO (folha), FR (fruto), FL (flor), CAS (casca) e R (ramo) e as classes como MAD (macho adulto), MSB (macho subadulto), MJV (macho jovem), FAD (fêmea adulta), FSB (fêmea subadulta) e FJV (fêmea jovem). Grifos em verde são os itens com maior contribuição dentro do par.

Grupos	Pares de classes sexo-etárias																													
	MAD-MSB	MAD-MJV	FAD-MAD	MAD-FSB	MAD-FJV	MSB-MJV	FAD-MSB	FSB-MSB	MSB-FJV	FAD-MJV	FSB-MJV	FJV-MJV	FAD-FSB	FAD-FJV	FSB-FJV															
ASJ	<b>FO</b> 29	CAS 23			<b>FR</b> 36	FO 31	<b>FO</b> 48	FR 42					<b>FR</b> 33	FL 28	<b>FR</b> 50	FO 19									<b>FO</b> 47	FR 38				
JCBM	<b>FO</b> 50	FR 32	FO 42	<b>FR</b> 44	<b>FR</b> 48	FO 45	<b>FO</b> 49	FR 40	<b>FO</b> 47	FR 40	R 30	<b>FR</b> 45	<b>FO</b> 37	R 36	<b>FR</b> 35	FO 34	R 35	<b>FR</b> 37	FO 38	<b>FR</b> 39	R 24	<b>FR</b> 49	FO 23	<b>FR</b> 50	FL 20	<b>FO</b> 50	FR 25	<b>FO</b> 47	R 29	<b>FR</b> 33
CBM	<b>FO</b> 45	CAS 29	<b>FO</b> 50	CAS 32	FR 30	<b>FO</b> 50					CAS 27	<b>FO</b> 42	FR 27	CAS 35					FR 34	<b>FO</b> 38										
FK			<b>FR</b> 50	FO 32	FR 30	<b>FO</b> 50													<b>FR</b> 50	FO 36										
GBG			<b>FO</b> 50	FL 40	FL 26	<b>FO</b> 50			<b>FO</b> 50	FL 30									FR 47	<b>FO</b> 50			FO 30	<b>FL</b> 50			FR 28	<b>FO</b> 50		
HMP	<b>FO</b> 41	FL 24	<b>FO</b> 48	FL 26	FR 39	<b>FO</b> 44	<b>FO</b> 50	FR 26	<b>FO</b> 36	FR 31	<b>FO</b> 48	CAS 24	<b>FR</b> 39	FL 33	FR 30	<b>FO</b> 50	<b>FL</b> 39	CAS 25	FR 28	<b>FL</b> 30	FR 35	<b>FO</b> 50	FO 22	<b>FL</b> 38	<b>FO</b> 50	FR 19	FL 34	<b>CAS</b> 37	FL 23	<b>FO</b> 47
OCS1	<b>FR</b> 50	FL 32	<b>FO</b> 50	FR 42	<b>FL</b> 50	FR 48					FO 42	<b>FR</b> 50	FR 30	<b>FO</b> 50					FO 37	<b>FR</b> 50										
OCS2	<b>FR</b> 50	FL 29	FO 38	<b>FR</b> 50	FL 32	<b>FR</b> 50					FO 26	<b>FR</b> 50	FL 27	<b>FR</b> 50					FO 27	<b>FR</b> 50										
OCS3	FO 41	<b>FR</b> 50	FR 34	<b>FO</b> 50	FR 42	<b>FL</b> 50					<b>FR</b> 50	FO 47	FO 47	<b>FR</b> 50					<b>FR</b> 50	FO 48										
OCL1	FO 32	<b>FR</b> 50	FO 50	<b>FR</b> 50	FR 34	<b>FO</b> 50					<b>FR</b> 50	FL 27	FL 29	<b>FR</b> 50					FL 39	<b>FR</b> 50										
OCL2	FL 26	<b>FR</b> 50	FL 39	<b>FO</b> 50	<b>FR</b> 50	FO 48					<b>FR</b> 50	FO 26	FL 29	<b>FR</b> 50					FR 40	<b>FO</b> 50										
OCL3	<b>FL</b> 50	FO 48	FO 29	<b>FR</b> 50	FR 35	<b>FL</b> 50					<b>FO</b> 50	FR 28	FL 40	<b>FO</b> 50					FO 46	<b>FR</b> 50										



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)