

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Variação e multidimensionalidade no uso do espaço
em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)**

Marlon Lima

Vitória, ES
Fevereiro, 2022

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Variação e multidimensionalidade no uso do espaço
em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)**

Marlon Lima

Orientadora: Dra. Karen Barbara Strier

**Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da
Universidade Federal do Espírito Santo como requisito
parcial para a obtenção do grau de Doutor em
Biologia Animal**

**Vitória, ES
Fevereiro, 2022**

Marlon Lima

**Variação e multidimensionalidade no uso do espaço em
muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Doutor em Biologia Animal.

Aprovada em 22 de fevereiro de 2022.

Comissão Examinadora:



Profa. Dra. Karen Barbara Strier (UFES)

Orientador

Prof. Dr. Albert David Ditchfield (UFES)

Examinador Interno

Prof. Dr. Sérgio Lucena Mendes (UFES)

Examinador Interno

Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro (UNESP)

Examinador Externo

Prof. Dr. Fabiano Rodrigues de Melo (UFV)

Examinadora Externa

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha orientadora Prof. Dra. Karen B. Strier, professora da Universidade de Wisconsin-Madison que ao longo dos últimos 12 anos me orientou, ensinou, aconselhou sempre de forma valiosa, pela paciência, e me deu o maior exemplo de como um pesquisador deve ser. Agradeço também por ter disponibilizado os dados para este trabalho.

Ao meu grande amor, Dra. Carla de Borba Possamai, que continua a meu lado, me apoiando e ensinando sobre muriquis, outros primatas e mamíferos, me proporcionando momentos maravilhosos em campo, e que sem dúvida, tem grande importância neste trabalho com sugestões, correções, puxões de orelhas. Muito obrigado por ter paciência, me apoiar e aguentar firme todos os momentos ao meu lado. Não foram fáceis. Te amo!

Ao Prof. Dr. Sérgio L. Mendes, que disponibilizou o Laboratório de Biologia e Conservação de Vertebrados da Universidade Federal do Espírito Santo - LBCV, para que eu pudesse desenvolver o projeto e realizar as análises espaciais, além de estar presente na minha formação profissional desde Caratinga e por toda minha jornada no Espírito Santo, obrigado pelos trabalhos de campo, pelos ensinamentos nas disciplinas e reuniões do laboratório, pela participação na qualificação e pelos momentos no Recanto da preguiça.

Ao Prof. Dr. Milton Cesar Ribeiro do Laboratório de Ecologia Espacial e Conservação (LEEC) – UNESP pelos conselhos e ajuda ao longo dos anos e pela tutoria nos seminários, ao Prof. Dr. Albert David Ditchfield do Laboratório de Estudos em Quirópteros (LBEQ) - UFES pelas disciplinas que eu pude ser seu aluno, pela tutoria nos seminários, e valiosa ajuda nas práticas de docência em biologia animal.

Ao Prof. Dr. Fabiano Rodrigues de Melo pela amizade, ajuda e incentivo ao longo do mestrado e doutorado, sempre contribuindo para o meu aprendizado.

À equipe de campo do Projeto Muriqui de Caratinga, André, Tatiane, Carla, Igor, Robério, Pollyanna, Ana Beatriz, Marina, Fabricio, Joice, Valeria e Renan, pela coleta dos dados deste trabalho. Fernanda P. Tabacow pelos ensinamentos durante as longas caminhadas atrás dos muriquis. A família Abdalla, Marcello Nery e Roberto P. Pereira por ajudarem a proteger a Mata do Sr. Feliciano.

Aos muriquis da RPPN – FMA que continuam firmes lutando por sua sobrevivência e por me ensinarem a ser um indivíduo melhor.

Aos meus pais, Luís Holanda Lima e Sueli Maroco Lima, que continuam a me apoiar e acreditam em mim e na minha escolha profissional, ao Edilberto e Alda por cuidar da minha família, aos meus filhos, Yuri, Brutus, Frida e Hommer pelos momentos de alegria, meu irmão Bruce, e a todos os meus familiares e amigos, que juntos torceram por mim.

Aos amigos do Laboratório de Biologia da Conservação de Vertebrados da UFES e seus agregados. Obrigado pela ajuda ao longo deste período, em especial à Jardel Seibert, Amanda F. Colodetti e Renata Pasini que batalharam juntos nesse doutorado. Andressa Gatti, Danielle de O. Moreira e Arthur Machado, que estiveram trabalhando e me ensinando sobre a biologia em diversos momentos dessa caminhada. E a todos estagiários que convivi ao longo destes anos no LBCV.

À Banca examinadora por ter aceitado o convite em participar da minha defesa.

À National Science Foundation, processo BCS-0921013 à Universidade de Wisconsin-Madison, Conservation International e Margot Marsh Biodiversity

Foundation (para Karen B. Strier); CNPq (Proc. 479054/2008-8 para Sérgio Lucena Mendes), que financiaram o projeto durante a coleta de dados para este trabalho. Com o apoio da Sociedade para a Preservação do Muriqui e Conservação Internacional – Brasil.

À UFES por todo apoio e infraestrutura concedidos. À coordenação e Secretaria Integrada de Pós-graduação (SIP) do CCHN do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Biologia Animal – UFES e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código financeiro 001. pela bolsa concedida, e ajuda ao longo do doutorado e o Programa de Apoio à Pós-graduação – PROAP (CAPES) que disponibilizou recursos para visitas técnicas após a coleta dos dados.

SUMÁRIO

Lista de Tabelas	01
Lista de Figuras	03
Resumo	05
Abstract	07
INTRODUÇÃO.....	09
1.Introdução geral	09
2. Apresentação dos capítulos	14
3. Referências	15
 CAPÍTULO 1: Efeitos do tamanho e composição de subgrupos no uso do espaço em muriquis-do-norte (<i>Brachyteles hypoxanthus</i>)	 21
Introdução	23
Material e Métodos	26
Área de estudo	26
Objetos de estudo	28
Coleta de dados	29
Monitoramento de subgrupos	29
Análises dos dados	30
Tamanho e composição de subgrupos	30
Distâncias diárias percorridas	31
Distância entre subgrupos	31
Análises estatísticas	33
Resultados	33
Tamanho dos subgrupos	33
Composição dos subgrupos	34
Distâncias diárias percorridas	34
Distâncias entre subgrupos	36
Discussão	36
Conclusão.....	40
Referências	41
Apêndice	47
 CAPÍTULO 2: Efeitos demográficos no uso do espaço no muriqui-do-norte (<i>Brachyteles hypoxanthus</i>)	 53
Introdução	55
Material e Métodos	58
Área de estudo e população	58
Coleta de dados	59
Análises espaciais	60
Análises estatísticas	62
Resultados	62
Área de uso e áreas nucleares.....	62
Sobreposição das áreas de uso e áreas nucleares.....	70
Distâncias diárias percorridas.....	75
Discussão	77
Conclusão	80
Referências	80

CAPÍTULO 3: O uso do espaço tridimensional em muriquis-do-norte (<i>Brachyteles hypoxanthus</i>)	85
Introdução.....	87
Materiais e Métodos	92
Área de estudo	92
Grupo de estudo	94
Coleta de dados	95
Análises espaciais	95
Resultados	97
Uso do espaço 3D.....	99
Uso do espaço 3D mensal.....	100
Discussão	104
Conclusão	106
Referências	106
 CONCLUSÕES GERAIS.....	 110
Referências	111

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Composição de um grupo de muriquis-do-norte (grupo Matão) de agosto de 2010 a julho de 2011 na RPPN-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais 29

Tabela 2. Variação no tamanho dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos observados (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD). 47

Tabela 3. Variação na composição dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD). 48

Tabela 4. Variação na distância diária percorrida dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos observados (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD). 49

Tabela 5. Variação na distância entre os subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD). 51

Capítulo 2

Tabela 1. Número de indivíduos em cada grupo durante o período de agosto 2017 a julho 2018. A variação no tamanho dos grupos se deve aos nascimentos, mortes e imigrações de fêmeas. 59

Tabela 2. Coleta de dados de agosto 2017 a julho 2018., com dias de coleta, média mensal, ($\pm$ dp), mediana, e número de pontos de localização por grupo de *Brachyteles hypoxanthus* na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Brasil. 60

Tabela 3. Média anual da área de uso (AU) e área nuclear (AN) anual simulada e observada em hectares (ha), porcentagem da área nuclear em relação ao tamanho da área de uso e número de áreas nucleares, de *Brachyteles hypoxanthus* na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018. 64

Tabela 4. Variação no tamanho de área de uso em cada grupo de muriquis-do-norte em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), na RPPN-FMA. 67

Tabela 5. Variação no tamanho de área nuclear em cada grupo de muriquis-do-norte em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), na RPPN-FMA. 70

Tabela 6. Sobreposição entre áreas de uso (AU x AU), sobreposição entre áreas nucleares (AN x AN), e sobreposições entre áreas de uso e áreas nucleares (AU x AN) de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do

Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018 encontrados a partir do Índice de Minta. 71

Tabela 7. Variação no índice de Minta em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), Área de uso. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J), Nancy's (NY). 72

Tabela 8. Variação no índice de Minta em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), Área Nuclear. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J), Nancy's (NY). 73

Tabela 9. Variação no índice de Minta em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), Área de Uso x Área Nuclear. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J). 74

Tabela 10. Distâncias diárias percorridas observadas e estimadas em metros, mínimo e máximo e velocidade (em metros por hora m/h) de agosto 2017 a julho 2018, dos grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brasil. 76

Tabela 11. Variação das distâncias diárias percorridas (média $\pm$ dp, mínimo – máximo) em relação a estudos anteriores (2010 - 2013). 77

Capítulo 3

Tabela 1. Relação de estudos sobre o uso do espaço tridimensional 3D em diferentes táxons. 89

Tabela 2. Porcentagem de tempo dos muriquis em cada estrato real usado no período de estudo (anual), e separados entre os meses secos e meses chuvosos. 98

Tabela 3. Espaço 3D simulado (Volume em m³) das áreas de uso e áreas nucleares durante todo o período de estudo (anual), meses secos e meses chuvosos, com várias faixas de altura (de 1 metro até 50 metros) em relação ao solo. 98

Tabela 4. Área de uso e área nuclear 3D em metros cúbicos (m³), área de uso e área nuclear 2D em metros quadrados (m²) e distância diária percorrida (DPL) em todo período de estudo (anual), nos meses secos e meses chuvosos (total, media $\pm$ dp) de um grupo de muriquis na RPPN-FMA. 99

Tabela 5. Volume (m³) mensal das áreas de uso 3D e das áreas nucleares 3D, e áreas de uso e áreas nucleares 2D (m²) mensais e distâncias diárias percorridas (DPL) de um grupo de muriquis-do-norte na RPPN-FMA. 101

Lista de Figuras

Capítulo 1

Figura 1. Localização da área de estudo, RPPN – Feliciano Miguel Abdala e os limites da reserva com o fragmento florestal (direita), Minas Gerais (MG), Brasil (esquerda). Mapas: Projeto Muriqui de Caratinga, IEF-MG, IBGE (2010). 27

Figura 2. Temperatura média mensal mínima e máxima, e o total de pluviosidade durante o período de agosto de 2010 a julho de 2011, na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil. 28

Figura 3. Exemplo de localização dos subgrupos no início do dia (quadrado azul) e no final de cada dia (quadrado vermelho), a distância diária percorrida (DPL) indicando a direção do deslocamento diário, onde as cores iguais (azul, amarelo, laranja, rosa e roxo) representam subgrupos diferentes observados no mesmo dia, e as distâncias entre os subgrupos (linha verde) de muriquis-do-norte (*B. hypoxanthus*) na RPPN – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), Minas Gerais, Brasil. 32

Figura 4. Mapa das distâncias diárias percorridas dos subgrupos (grupo Matão) de muriqui-do-norte na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil entre agosto de 2010 a julho de 2011. 35

Figura 5. Mapa das distâncias diárias percorridas de subgrupos (grupo Matão) de muriqui-do-norte em subgrupos observados simultaneamente ao longo de todo o dia na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil entre agosto de 2010 a julho de 2011. 49

Capítulo 2

Figura 1. Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil. 58

Figura 2. Área de uso (Home range = HR, cor mais clara) e área nuclear (Core area = CA, cor mais escura) de cinco grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil, durante o período de agosto 2017 a julho 2018. 63

Figura 3. Mapas das áreas de uso dos grupos de muriquis-do-norte em 2017-2018 em cores sólidas em relação a anos anteriores 2010-2013 em linhas coloridas na RPPN-FMA, indicando a) Matão (vermelho), b) M2 (azul), c) Nadir (verde), d) Jaó (roxo), e) Nancy's (amarelo), f) simulação (Matão + Nancy's). 66

Figura 4. Mapas das áreas de uso dos grupos de muriquis-do-norte em 2017-2018 (cores solidas) em relação a anos anteriores (2010-2013, linhas coloridas) na RPPN-FMA, a) Matão (vermelho), b) M2 (azul), c) Nadir (verde), d) Jaó (roxo), e) Nancy's (amarelo) f) simulação Matão + Nancy's (laranja). 69

Figura 5. Distâncias diárias percorridas com ≥ 8 horas de observação de cinco grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018. 75

Capítulo 3

- Figura 1.** Limites da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil. 93
- Figura 2.** Relevo (altitude em relação ao nível do mar) da área do grupo Matão varia de aproximadamente 300 metros (verde) a 680 metros (vermelho), a linha preta representa áreas de mata, e a linha roxa os limites da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil. 94
- Figura 3.** Exemplo dos pontos de localização com o uso real do estrato sem a altitude (esquerda), e com a altitude do relevo (direita). Onde, podemos ver a latitude, longitude em UTM (Universal Transverse Mercator) e altura dos estratos (em metros) das atividades comportamentais dos muriquis em relação ao solo na RPPN-FMA durante o período de estudo de agosto de 2010 a julho de 2011. 96
- Figura 4.** A esquerda, área de uso 3D anual (cinza) e área nuclear (vermelho), com latitude, longitude, relevo (altitude) + altura do estrato. A direita, áreas de uso 2D (cinza) e área nuclear 2D anual (vermelho), com relevo (verde: 300-450 m; amarelo: 450-500 m, laranja: 500-600 m; vermelho: 600-682 m, adaptado de Lima et al. (2019), de um grupo de muriquis (Matão) na RPPN-FMA. 99
- Figura 5.** Área de uso 3D e 2D (cinza) e área nuclear 3D e 2D (vermelho escuro) durante os meses secos (A e B) e meses chuvosos (C e D). Áreas de uso 3D, com latitude, longitude, relevo (altitude) + altura do estrato. Áreas de uso e nuclear 2D, com relevo (verde:300-450 m; amarelo: 450-500 m, laranja: 500-600 m; vermelho: 600-682 m), limite RPPN-FMA (linha roxa), floresta (linha preta) de um grupo de muriquis (Matão) na RPPN-FMA. 100
- Figura 6.** Representação 3D do uso do espaço mensal em muriquis-do-norte na RPPN-FMA de agosto 2010 a julho 2011. 103

Resumo

Estudos produzidos ao longo de quase 40 anos na população de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) da RPPN-Feliciano Miguel Abdala em Minas Gerais, Brasil, oferecem uma grande oportunidade de avaliar a variação nos padrões dos movimentos de animais que vivem em grupos e sua relação com fenômenos ecológicos, sociais e comportamentais que variam no espaço-tempo. Os grupos de muriquis passaram por algumas mudanças nesse período, desde grupos coesos que se tornaram fluidos, formação de novos grupos, aumento e redução na população, ou o aumento do uso de mais estratos da floresta, como o uso do chão. Os grupos sociais têm padrões de agrupamento fluido, que resulta em subgrupos que variam no seu tamanho e composição ao longo do dia e do ano. No primeiro capítulo, investigamos se a variação no tamanho e composição dos subgrupos podem ser correlacionadas com variáveis espaciais como as distâncias diárias percorridas e as distâncias entre os subgrupos. As distâncias diárias percorridas foram positivamente correlacionadas ao tamanho dos subgrupos apenas nos meses chuvosos e positivamente com a proporção das fêmeas, e sugerem que as distâncias percorridas podem estar ligadas à disponibilidade e/ou a necessidade de maior demanda de recursos para as fêmeas. O fato de a distância entre subgrupos ser maior nos meses secos, indica, a menor disponibilidade de recurso, e que assim podem evitar a competição, já o fato de não estar correlacionado com o tamanho dos subgrupos e composição foi inesperado do ponto de vista da competição, o que seria motivo para fissão, mas é consistente com a proximidade entre subgrupos para manter os benefícios durante os encontros intergrupais. Ambos resultados mostram a flexibilidade que a dinâmica de fissão-fusão pode oferecer, e indicam a importância de considerar as relações intergrupais além das relações intragrupo. Outra mudança observada no uso do espaço ocorreu após a redução da população de muriquis em cerca de 10%, e por isso, no segundo capítulo verificamos que variações ao longo do tempo na demografia das populações de primatas podem influenciar como o espaço disponível é utilizado. Analisamos o uso do espaço de cinco grupos quando a população reduziu, e comparamos os resultados encontrados quando a população era maior (agosto de 2010 a julho de 2013). Durante o período deste estudo, os cinco grupos de muriquis usaram 12% a menos do que observado anteriormente, com uma redução de 35.8% do uso fora da área da reserva. As áreas de uso dos grupos também foram entre 2.7% a 32,5% menores do que observado antes. O tamanho da área nuclear não foi influenciado pela redução no número de indivíduos, mantendo-se estável no maior grupo e aumentou nos outros grupos. As sobreposições de área de uso e áreas nucleares entre todos grupos foi menor ou não ocorreu, porém, a formação de um novo grupo através da fissão gerou uma sobreposição moderada entre estes grupos envolvidos mesmo depois de alguns anos. Acompanhar os padrões de uso do espaço a longo prazo após mudanças demográficas, demonstra a capacidade dos grupos de se adaptarem às mudanças ecológicas, como mais espaço disponível, maior disponibilidade de recursos e menor competição, e pode proporcionar uma melhor compreensão do uso do espaço em outras populações e outras espécies. No terceiro capítulo, uma vez que estes primatas são capazes de explorar uma variedade de substratos verticais, como as camadas da copa, sub-bosques e até o uso do chão. Nós investigamos o uso do espaço tridimensional (3D) do maior grupo de muriquis da RPPN-FMA. Nós observamos que a porcentagem do tempo que os muriquis ocuparam os estratos da floresta variaram de 3 % no uso do chão até 35% nos estratos entre 5 e 10 m. Quando incluímos em nossas análises a altitude do relevo e a altura dos estratos da floresta em que as atividades comportamentais acontecem, o volume anual da área de uso 3D foi

118 milhões de metros cúbicos e o volume da área nuclear 3D foi 20 milhões de metros cúbicos. Não houve correlação entre área de uso 3D e a área de uso 2D, o que significa que estamos medindo tipos de uso de espaço diferentes. Contudo, as áreas nucleares 3D estavam correlacionadas com as áreas nucleares 2D, o que indica que os muriquis precisam de uma área mínima para suas atividades. Estes resultados mostram a importância do espaço vertical em análises do uso do espaço de espécies que vivem em uma área limitada e em alta densidade, pois mostram a necessidade de entender os possíveis benefícios ao acessar recursos variados e intensivamente em vários estratos, e os custos energéticos para explorar áreas inclinadas e com florestas perturbadas em comparação a uma mata em área plana e menos estratos utilizados. A busca pelo conhecimento sobre o uso do espaço dos muriquis pode ajudar na manutenção ou manejo de populações isoladas.

Palavras-chave: uso do espaço, variação demográfica, espaço tridimensional, volume, primatas.

Abstract

Studies carried out over almost 40 years in the population of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in the Private Natural Heritage Reserve – Feliciano Miguel Abdala, in Minas Gerais, Brazil, offer a great opportunity to assess the variation in the movement patterns of animals that live in groups and its relationship with ecological, social and behavioral phenomena that vary in space-time. The muriqui groups showed some changes in this period, from cohesive groups that became fluid, formation of new groups, increase and decrease in population, or the increase in the use strata of the forest, such as the ground use. So, in the first chapter social groups of northern muriquis have fluid grouping patterns, which results in subgroups that vary in size and composition throughout the year. In this study, we investigate whether group size adjustments can influence spatial variables such as daily path lengths and the distances between subgroups. These results show that daily path lengths were positively correlated with subgroup size only in the rainy months and only to the proportion of females, and suggest that the daily path length are linked to the availability and/or need of more resources for females. The greater distance between subgroups in the dry months reduces competition that results from the lower availability of resources, and, is consistent with the benefits of maintaining proximity between subgroups during intergroup encounters. Both results show the flexibility that the fission-fusion dynamics may offer, and indicate the importance of considering inter and intragroup relations. Another change observed was the reduction of the muriquis population by about 10%. Therefore, in the second chapter we verify if variation over time in the demography of primate populations can influence how available space is used. We analyzed the space use by five groups, when the population had reduced, and we compared the results from when the population was bigger. During the period of this study, the five groups of muriquis used 12% less than previously observed, with a 35.8% reduction of space use outside the area of the reserve. The home ranges of the groups were also between 2.7% to 32.5% smaller than previously observed. The size of the core area was not influenced by the reduction in the number of individuals, remaining stable in largest group, but in the other groups there was an increase. Home ranges and core area overlaps among all groups were small or did not occur, however the formation of a new group with the fission generated a moderate overlap between these groups even after a few years. Tracking long-term space use patterns after demographic changes demonstrates the ability of groups to adapt to ecological changes, such as more available space, greater availability of resources and less competition, and can provide a better understanding of space use in other populations as well as in other species. In the third chapter, to represent the reality of the space use those most arboreal animals occupy, it would be more appropriate if we characterize it in 3 spatial dimensions (3D), where the inclusion of the vertical axis can improve the understanding of the spatial ecology of various organisms. We investigated the three-dimensional (3D) space use in a group of muriquis, which are able to explore a variety of vertical substrates, such as canopy layers, understory and even ground use. We found that the percentage of time that the muriquis occupied the forest strata varied from 3% on the ground (0 m) to 35% (strata between 5 and 10 m). When we included in our analysis the altitude of elevation and the height of the forest strata where the behavioral activities take place, the annual volume of the 3D home range was 118 million cubic meters, and the volume of the 3D core area was 20 million cubic meters, there was no correlation between 3D home range and 2D home range, which means that we are measuring different types of space use. However, 3D core areas were correlated with 2D core areas, which

indicates that muriquis need a minimum area for their activities. These results show the importance of the vertical space in analysis of the space use of species that live in limited areas and in high density, as they show the importance of understanding the possible benefits of accessing varied resources intensively in various strata, and the energy costs to explore slopes and the disturbed forests compared to a flat area forest and less used strata. The search for knowledge about the use of space by muriquis can help in the maintenance or management of isolated populations.

Keywords: Space use, demographic variation, tridimensional space, volume, 3D home ranges, primates.

1. Introdução geral

Os padrões de movimento dos animais e sua relação com fenômenos ecológicos e sociais tem intrigado pesquisadores durante décadas, devido ao alto grau de variação e complexidade que existe nos padrões de associação espaço-temporal (Aureli et al., 2008; Ellis & Di Fiore 2019). O uso do espaço se refere à forma de exploração do habitat (Burt, 1943), onde os animais ajustam os comportamentos para otimizar o uso dos recursos em diferentes atividades comportamentais, como alimentação, defesa de recursos, reprodução, presença de outros indivíduos ou grupos vizinhos e defesa contra predadores (Chapman et al., 1995; Caillaud et al., 2014; Prevedello et al., 2008).

Variações temporais na disponibilidade e distribuição de recursos preferidos implicam fortemente nas necessidades energéticas do grupo, e a competição intragrupal por alimentos molda os padrões espaciais e pode afetar o tamanho e a forma das áreas de uso (Isbell, 1991; Janson & Goldsmith, 1995, Di Fiore, 2003). Em áreas que são limitadas, como em fragmentos florestais, existe a possibilidade de se encontrar diferenças no uso de espaço dentro de uma mesma população (Di Fiore & Suarez, 2007).

Primatas são um excelente modelo para explorar a variação no uso do espaço, pois existe uma riqueza de conhecimento e uma grande quantidade de dados comparativos sobre os padrões de uso do espaço (Pearce et al., 2013), e a principal influência no uso do espaço dos primatas é a abundância e distribuição de alimentos (Clutton-Brock, 1977; Di Bitetti, 2001). O uso do espaço é um importante aspecto do comportamento dos primatas que é frequentemente descrito e quantificado historicamente, usando o conceito de área de uso e área nuclear, seleção de hábitat e distâncias diárias percorridas (Prevedello et al., 2008; Wartmann et al., 2014).

A área de uso (home range) de um indivíduo ou grupo é tradicionalmente vista como a área utilizada durante atividades ao longo de um período de tempo (Burt, 1943), e varia entre animais de diferentes espécies, entre indivíduos da mesma espécie e inclusive em um grupo ou um único indivíduo ao longo do tempo (Powell & Mitchell, 2012). As áreas nucleares (core areas) fazem parte da área de uso e são frequentemente mais utilizadas (Burt, 1943), porque contêm recursos biologicamente

relevantes em grandes densidades do que o resto da área de uso (Asensio et al., 2012; Asensio et al., 2015).

A distância diária percorrida é a menor medida de uso do espaço que se refere ao caminho percorrido durante o dia para obtenção de recurso, e é influenciada pela distribuição dos alimentos no espaço e tempo (Garland, 1983; Chapman & Chapman, 2000; Carbone et al., 2005). O balanço entre o tempo e energia requerida para mover entre os recursos alimentares e a qualidade nutricional dos alimentos influencia as distâncias diárias percorridas (Strier, 2017). E a distância diária percorrida pode aumentar com a sazonalidade, quando os animais são impulsionados pela preferência em explorar manchas de frutas espalhadas por toda a sua área de uso (Raño et al., 2016).

Na maioria das florestas tropicais e semitropicais habitadas por primatas arborícolas, o uso do habitat é mais variável e depende do nível e do tipo de vegetação em que eles passam a maior parte do seu tempo, porque a maioria dessas florestas são um mosaico tridimensional de diferentes tipos de vegetação em uma variedade de substratos verticais (Strier, 2017). E análises em 3 dimensões espaciais estão sendo aplicadas em várias espécies e podem melhorar a compreensão da ecologia espacial de vários organismos (Tracey et al., 2014; Udyawer et al., 2015).

Contudo em primatas, poucos estudos levam em conta o uso do espaço tridimensional, e a maioria aplica metodologias que medem uma área de uso plana ou bidimensional (Asensio et al., 2015; Dias & Strier 2003; Caillaud et al., 2014; Lima et al., 2019). A elevação do local é ignorada em estudos em duas dimensões e em habitats montanhosos, mas os pesquisadores também podem precisar considerar a influência da topografia nos resultados do estudo e se a mesma altera os custos da locomoção (Sprague, 2000; Janson & Byrne, 2007). A competição em uma área limitada com alta densidade de primatas pode levar a necessidade de se usar mais nichos verticais (Digby, 2007), e essa associação entre a área e uso e altura utilizada, gerando o volume utilizado por um grupo (Digby, 2008, 2009; de Queiroz, 2011), ainda é pouco utilizada na primatologia.

Vários autores sugerem que o aumento na densidade populacional provoca uma diminuição na área de uso individual, visto que os indivíduos de uma mesma população passam a consumir os mesmos recursos (Ostro et al., 1999). E quando as densidades são baixas, as áreas de uso são maiores devido ao menor número de encontros intergrupais ou baixa disponibilidade de alimentos (Palacios & Rodriguez,

2001; Gomez-Posada et al., 2007). A densidade populacional é modulada pela produtividade do habitat e para os primatas que vivem em grupos, a densidade populacional depende do tamanho dos grupos, do tamanho das áreas de uso, e o grau que estas áreas se sobrepõem (Eisenberg, 1980; Crockett & Eisenberg, 1987).

A maioria dos primatas são gregários, o que significa que passam a maior parte do tempo vivendo em grupos sociais, e formam grupos de vários tamanhos, com diferentes idades e composição sexual por uma variedade de razões. Algumas dessas vantagens da vida em grupo é a habilidade de detectar e defender dos predadores, e defender os recursos alimentares (Strier, 2017), o que causa pressões seletivas que podem tanto estimular quanto restringir a formação da convivência em grupo (Vickery & Chapman, 1991). Os efeitos no tamanho e composição dos grupos também podem alterar os padrões no uso do espaço alterando o tamanho das áreas de uso e nucleares e as distâncias percorridas (Wong & Sicotte, 2007; Isbell et al., 1990; Caillaud et al., 2014).

Os primatas devem balancear os benefícios da vida em grupo com os custos (Terborgh & Janson, 1986), e a variação no tamanho do grupo é um determinante que sem dúvida contribui para a complexidade social, porque com o aumento do tamanho do grupo, há mais potencial para uma diminuição na coesão espaço-temporal e mais indivíduos têm mais opções para distribuir-se no espaço e no tempo (Aureli et al., 2008). Além disso, grupos maiores também têm maior potencial para formar subgrupos (Grueter et al., 2012), e maior distribuição espacial (Farine et al., 2017), enquanto variação na razão sexual adulta diminui com o aumento do tamanho do grupo (Kappeler, 2017).

A composição de grupos em primatas é a combinação de idade, sexo e parentesco dos membros do grupo, afetados pelas taxas de natalidade e mortalidade, demografia da população e padrões de dispersão (Strier, 2017). O número de fêmeas depende do acesso a alimentos de alta qualidade (Strier, 1991), e a competição por alimento pode influenciar o nível de coesão e dispersão do grupo. A quantidade de machos depende do número e disponibilidade de fêmeas sexualmente receptivas dentro do grupo (Van Belle & Estrada, 2008) e alguns estudos encontraram suporte para defesa de recurso por machos e a proximidade de áreas nucleares (Harris, 2010; Crofoot et al., 2008).

A dinâmica de fissão-fusão descreve como os animais se organizam no espaço e tempo baseado na variação na coesão, tamanho e composição do grupo e permite

qualquer sociedade ser caracterizada desde altamente coesa com associação estável ao grupo, até altamente fluida com associação relativamente estável ou flexível (Aureli et al., 2008). A formação de subgrupos é uma forma para reduzir a competição intragrupal na qual o grupo frequentemente se subdivide em subgrupos, cujo o tamanho, a composição e a distância pode variar ao longo do tempo (Chapman, 1990; Kappeler & van Schaik, 2002), e melhorar a eficiência de forrageio em ambientes espaciais temporariamente variáveis (Aguilar-Melo, 2019).

Estudos de longo prazo são essenciais para avaliar a viabilidade de populações isoladas de espécies ameaçadas (Strier, 2003; Strier et al., 2006) e podem fornecer informações críticas sobre a extensão e os possíveis efeitos da competição por alimentos e espaço (Caillaud et al., 2014) e distinguir flutuações que podem ser um sinal de alerta de aumento dos riscos de extinção (Lacy, 1993). A resiliência demográfica se concentra na capacidade comparativa das espécies de persistir ou recuperar de distúrbios antropogênicos, como a fragmentação e degradação florestal, mudanças climáticas ou doenças, que podem interagir para afetar a demografia e diferentes escalas espaciais e temporais (Capdevila et al., 2020; Strier, 2021).

O miqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) é um primata endêmico da Mata Atlântica do sudeste do Brasil criticamente em perigo de extinção, que está distribuído de forma desigual em populações isoladas em cerca de uma dúzia de áreas florestais remanescentes (Mendes et al., 2005; Melo et al., 2021). Ao longo de quase 40 anos de estudos, os miquis na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), em Caratinga, Minas Gerais, fazem parte de uma das mais bem conhecidas e estudadas populações (Strier, 2021), e são um ótimo exemplo para testarmos a variação nos padrões no uso do espaço devido a suas variações demográficas e ecológicas (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019).

Nos primeiros anos de estudo sobre o uso do espaço dos miquis nessa população, apenas o grupo Matão tinha sua área de uso calculada em 186 ha, e ainda sobrepunha parte desta área de uso com um segundo grupo denominado Jaó (Strier, 1987). E existia uma área considerável da mata que os miquis não utilizavam e, portanto, era esperado que os miquis expandissem o uso para essas áreas com o crescimento populacional (Strier et al., 1993). Quinze anos depois o mesmo grupo Matão foi novamente observado, e sua área de uso aumentou com o tamanho do

grupo para 309 ha e o grupo agora se fissionava em subgrupos menores (Dias & Strier, 2003).

Com um aumento do tamanho da população em quase sete vezes, com cerca de 350 indivíduos, entre 2010 e 2013 esta população estava dividida em 4 grupos (Lima et al., 2019; Strier, 2021), que sobrepunham suas áreas de uso e usavam 878 hectares da mata incluindo partes fora dos limites da reserva (Lima et al., 2019). O grupo Matão continuou a aumentar o número de indivíduos e sua área de uso até 406 ha em 2010, contudo, o menor grupo (M2) teve a segunda maior área de uso com 298 ha em 2011- 2012, indicando outras influências além do tamanho do grupo no uso do espaço, porque teve que explorar uma maior área de uso para compensar a pobre qualidade do habitat onde ele está localizado (Lima et al., 2019). Já as distâncias diárias percorridas não têm sido influenciadas pelo tamanho dos grupos (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019; Lima et al., in prep. Capítulo 1).

Em dezembro de 2015 a população chegou ao número de 356 muriquis divididos em 5 grupos sociais mistos e devido a coleta de dados demográficos de longo prazo (Strier, 2021), é possível saber a história de vida de todos os indivíduos e seus grupos, e mostrar a variação no tamanho da população com o tempo (Strier, 2021). Com os dados comportamentais, foi possível ter informações sobre a fissão completa e a formação de novos grupos ao longo dos anos (grupo M2 entre 1988 e 1991, grupo Nadir em 2002, Strier et al., 2006 e grupo Nancy's 2013, Anise, in prep.).

Além de mudanças na dinâmica de fissão-fusão de grupos, com formação de subgrupos que variam o tamanho e composição ao longo do dia (Strier et al., 1993; Dias & Strier, 2003), a formação de subgrupos permitiu o monitoramento maior da área de uso do que um grupo coeso é capaz, e mostra a importância dos subgrupos para a defesa da área entre grupos (Lima et al., 2019). A população parecia estar se aproximando o ponto de saturação do habitat e, sem poder expandir suas áreas por não ter nenhum outro lugar para ir, fazia sentido que os muriquis tivessem intensificado o uso do habitat disponível expandindo seu nicho vertical (Strier, 2021), com o maior uso do chão (Mourthé et al., 2007; Tabacow et al., 2009; Moura, 2019). A população aumentou e depois reduziu até 2017-2018, e chegou a 282 indivíduos, flutuações que podem estar relacionadas a dois eventos estocásticos distintos. Primeiro, os anos de seca severa de 2014 e 2015, que pode ter influenciado a disponibilidade de recursos necessários para a manutenção dos grupos (Strier et al., 2019; Strier, 2021), e segundo, se intensificado pela epizootia de febre amarela na

Mata Atlântica do sudeste brasileiro entre 2016 a 2018 e que foi responsável pela mortalidade em larga escala de primatas não humanos (Mendes, 2018; Strier et al., 2019; Possamai et al., submetido).

Portanto novas análises sobre o uso do espaço de muriquis-do-norte que levam em conta todas as variações descritas acima são de grande importância, porque podem ser vistas como um resultado lógico da flexibilidade comportamental em resposta às mudanças demográficas e ecológicas (Strier, 2021). A combinação desses tipos de dados, o desenvolvimento de novas tecnologias e ferramentas de análises podem proporcionar uma melhor compreensão do uso do espaço dos muriquis e outras espécies, e contribuir com informações essenciais para os esforços de manejo e conservação das espécies.

2. Apresentação dos capítulos

Esta tese foi escrita em três capítulos em formato de artigo científico.

No capítulo 1, investigamos a relação entre os padrões do uso do espaço, como as distâncias diárias percorridas e a distâncias entre os subgrupos podem ser influenciadas por características do próprio subgrupo como, o tamanho e a composição e outras variáveis como a sazonalidade. Testamos as seguintes hipóteses sobre as possíveis alterações no uso do espaço dos muriquis: (1) O uso do espaço pode ser alterado pelo tamanho do subgrupo; (2) a composição pode alterar a preferência de área escolhida; (3) e a distância entre os subgrupos pode variar de acordo com a disponibilidade de recursos e defesa de território.

No capítulo 2, mudanças demográficas na população podem oferecer uma oportunidade para investigar suas implicações no uso do espaço. Devido ao monitoramento sistemático de quase 40 anos podemos avaliar se o uso do espaço é flexível e responde ao declínio populacional e a presença de um novo grupo, comparado com quando os grupos eram maiores e a população vivia em alta densidade. Nossa hipótese é que o maior grupo possui maiores áreas de uso e áreas nucleares. Porém, previmos que a população pode se adaptar à nova realidade alterando o modo de usar o espaço, reduzindo as suas áreas de uso e áreas nucleares, a sobreposição de áreas e até suas distâncias diárias percorridas, devido ao menor números de indivíduos nos grupos. Uma hipótese alternativa é que, quando as densidades populacionais são altas, áreas de uso são menores, devido a menor

disponibilidade de alimentos e maiores chances de encontros com grupos vizinhos, neste caso, nossa predição é que com a população de muriquis menor, áreas de uso e áreas nucleares podem aumentar devido a menor competição entre os grupos, e acarretar no aumento da sobreposição de áreas.

No capítulo 3, esperamos mostrar que com o uso de ferramentas de análises em três dimensões (3D) podemos fornecer informações em métricas que representam o espaço de atividade real utilizado pelos animais e melhorar a compreensão dos comportamentos espaciais e da ecologia dos animais. Nossas hipóteses são 1) que devido ao uso de recursos do habitat distribuídos verticalmente dentro da área de uso, o uso do espaço volumétrico ou 3D seria mais complexo e abrangeria uma gama de alturas. Para tanto, calculamos o volume anual e mensal usado pelo grupo, uma vez que os muriquis devem variar o volume usado com a sazonalidade, 2) os muriquis utilizaram intensamente uma área para compensar a falta de áreas maiores. Para tanto vamos comparar com os dados convencionais de uso do espaço. Neste caso, previmos que os muriquis podem compensar as menores áreas usadas ou distâncias diárias percorridas com um maior uso das áreas 3D.

3. Referências

- Aguilar Melo, A. R. (2019). Ecology of fission-fusion dynamics in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Ph.D. thesis*. University of Sherbrooke, Quebec, Canada.
- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2012). Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates*, 53(2), 147-156.
- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2015). Quality and overlap of individual core areas are related to group tenure in female spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 77(7), 777-785.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., & et al. (2008). Fission–fusion dynamics. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Belant, J. L., Millspaugh, J. J., Martin, J. A., & Gitzen, R.A. (2012). Multi-dimensional space use: the final frontier. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 11-12.
- Burt, W. R. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24, 346-352.
- Caillaud, D., Ndagijimana, F., Giarrusso, A. J., Vecellio, V., & Stoinski, T. S. (2014). Mountain gorilla ranging patterns: Influence of group size and group dynamics. *American Journal of Primatology*, 76, 730-746.

- Capdevila, P., Stott, I., Beger, M., & Salguero-Gómez, R. (2020). Towards a comparative framework of demographic resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(9), 776-786.
- Carbone, C., Cowlshaw, G., Isaac, N. J. B., & Rowcliffe, J. M. (2005). How far do animals go? Determinants of day range in mammals. *The American Naturalist*, 165 (2), 290-297.
- Chapman, C. A. (1990). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 409-414.
- Chapman, C. A., Wrangham, R. W., & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Interdemic variation in mixed-species association patterns: Common diurnal primates of Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(3), 129-139.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183, 1-39.
- Crockett, C. M., & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: variations in group size and demography. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R.W., Struhsaker, T. T. (eds) *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago, 54-68.
- Crofoot, M. C., Gilby, I. C., Wikelski, M. C., & Kays, R. W. (2008). Interaction location outweighs the competitive advantage of numerical superiority in *Cebus capucinus* intergroup contests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105(2), 577-581.
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrilus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253, 33-45.
- Di Fiore, A. (2003). Ranging behavior and foraging ecology of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in Yasuni National Park, Ecuador. *American Journal of Primatology*, 59(2), 47-66.
- Di Fiore, A., & Suarez, S. A. (2007). Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. *Animal Cognition*, 10, 317-329.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoids hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24 (2), 209- 221.
- Digby, L. J. (2007). Determining home range volumes in primates: Why are we using two dimensional measures for species that live in a three-dimensional world? *American Journal of Physical Anthropology*, 44(sup.), 100.
- Digby, L. J. (2008). A new approach to primate home ranges a 3D and 4D data to calculate home range volume and use. *International society of primatologists*. Abstract.

- Digby, L. J. (2009). A new technique for determining three dimensional and four-dimensional home ranges volumes: An update. *American Journal of Primatology*, 71, 72-72. Div. John Wiley & Sons Inc., 111 River St., Hoboken, NJ 07030 USA: Wiley-Liss.
- Ellis, K., & Di Fiore, A. (2019). Variation in space use and social cohesion within and between four groups of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in relation to fruit availability and mating opportunities at the Tiputini Biodiversity Station, Ecuador. In *Movement ecology of Neotropical Forest mammals*, 141-171. Springer, Cham.
- Eisenberg, J. F. (1980). The density and biomass of tropical mammals. In M. E. Soulé & B. A. Wilcox (Eds.), *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective*, 35-55. Sunderland: Sinauer Associates.
- Farine, D. R., Strandburg-Peshkin, A., Couzin, I. D., Berger-Wolf, T. Y., & Crofoot, M. C. (2017). Individual variation in local interaction rules can explain emergent patterns of spatial organization in wild baboons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1853), 20162243.
- Garland Jr, T. (1983). Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*, 121(4), 571-587.
- Gomez-Posada, C., Martínez, J., Giraldo, P., & Kattan, G. H. (2007). Density, habitat use, and ranging patterns of red howler monkeys in a Colombian Andean Forest. *Neotropical Primates*, 14(1), 2-10.
- Grueter, C. C., Chapais, B., & Zinner, D. (2012). Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology*, 33(5), 1002-1037.
- Harris, T. R. (2010). Multiple resource values and fighting ability measures influence intergroup conflict in guerezas (*Colobus guereza*). *Animal Behaviour*, 79(1), 89-98.
- Isbell, L. A., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1990). Costs and benefits of home range shifts among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in Amboseli National Park, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(5), 351-358.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral ecology*, 2(2), 143-155.
- Janson, C. H., & Byrne, R. (2007). What wild primates know about resources: opening up the black box. *Animal cognition*, 10(3), 357-367.
- Janson, C. H., & Goldsmith, M. L. (1995). Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6(3), 326-336.
- Kappeler, P. M. (2017). Sex roles and adult sex ratios: insights from mammalian biology and consequences for primate behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1729), 20160321.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International journal of primatology*, 23(4), 707-740.
- Lacy, R. C. (1993). What is population (and habitat) viability analysis? *Primate Conservation*, 14, 27-33.

- Lima, M., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2019). Habitat use in a population of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *International Journal of Primatology*, 40(4), 470-495. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00098-7>
- Melo, F. R., Jerusalinsky, L., Tabacow, F. P., & Ferraz, D. S. (2018). “*Brachyteles hypoxanthus* (Kuhl, 1820)” in *Livro vermelho da fauna brasileira de extinção*. Vol. 2 – Mamíferos, org. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Ministério do Meio Ambiente), 191-196.
- Mendes, S. L. (2018). Febre amarela: ameaça à saúde pública e tragédia ambiental. *Jornal do Brasil* 24 março 2018.
<http://www.jb.com.br/artigo/noticias/2018/03/24/febre-amarela-ameaca-a-saude-publica-e-tragedia-ambiental/>. Acessado 30 julho 2018.
- Mendes, L. S. Melo, F. R., Boubli, J. P., Dias, L. G., Strier, K. B., Pinto, L. P. S., Fagundes, V., Cosenza, B. & De Marco, P. J. (2005). Directives for the conservation of the northern muriqui, *Brachyteles hypoxanthus* (Primates, Atelidae). *Neotropical Primates*, 13, 7-18.
- Moura, L. A. (2019). Influencia ecológicas nas distâncias percorridas dos muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*). Dissertação de mestrado, *Universidade federal do Espírito Santo*.
- Mourthé, I.M., Guedes, D., Fidelis, J., Boubli, J. P., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2007). Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, 69(6), 706-712. <https://doi.org/10.1002/ajp.20405>
- Ostro, L. E., Silver, S. C., Koontz, F. W., Young, T. P., & Horwich, R. H. (1999). Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Belize, Central America. *Biological Conservation*, 87(2), 181-190.
- Palacios, E. & Rodriguez, A. (2001). Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a southeastern Colombian rainforest. *American Journal of Primatology*, 55(4), 233-251.
- Pearce, F., Carbone, C., Cowlishaw, G., & Isaac, N. J. (2013). Space-use scaling and home range overlap in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1751), 20122122.
- Powell, R. A., & Mitchell, M. S. (2012). What is a home range? *Journal of mammalogy*, 93(4), 948-958.
- de Queiróz, M. B. (2011). Modelando o hábitat em três dimensões: *Callicebus nigrifrons* (Spix, 1823) como modelo. *Dissertação de Mestrado*. Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais.
- Prevedello, J. A., Mendonça, A. F., & Vieira, M. V. (2008). Uso do espaço por pequenos mamíferos: Uma análise de estudos realizados no Brasil. *Oecologia Brasiliensis*, 12(4), 610-625.
- Raño, M., Kowalewski, M. M., Cerezo, A. M., & Garber, P. A. (2016). Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *American Journal of Primatology*, 78, 825-837.

- Sprague, D. S. (2000). Topographic effects on spatial data at a Japanese macaque study site. *American Journal of Primatology*, 52, 143-147.
- Strier, K. B. (1987). Ranging behavior of woolly spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 8, 575-591.
- Strier, K. B. (1991). Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 23, 113-126.
- Strier, K. B. (2017). *Primate Behavioral Ecology*. 5th edition Prentice Hall, New Jersey
- Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J., & Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure in one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 14, 513-526.
- Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B., & Mendes, S. L. (2006). Population demography of Northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga / Reserva Particular do Patrimônio Natural - Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 130(2), 227-237.
- Strier, K. B. (2003). Demography and the temporal scale of sexual selection. In: Jones CB, editor. *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions*. Norman, OK: American Society of Primatologists, 45-63.
- Strier, K. B., Tabacow, F. P., de Possamai, C. B. *et al.* (2019). Status of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*) in the time of yellow fever. *Primates*, 60, 21-28. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0701-8>
- Strier, K. B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62, 861-868. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00953-3>
- Tabacow, F. P., Mendes, S.L., & Strier, K. B. (2009). Spread of a Terrestrial Tradition in an Arboreal Primate. *American Anthropologist*, 111(2), 238-249.
- Terborgh, J., & Janson, C. H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 111-136.
- Tracey, J. A., Sheppard, J., Zhu, J., Wei, F., Swaisgood, R.R., & Fisher, R. N. (2014a). Movement-based estimation and visualization of space use in 3D for wildlife ecology and conservation. *PLoS ONE* 9(7), e101205.
- Udyawer, V., Simpfendorfer, C. A., & Heupel, M. R. (2015). Diel patterns in three-dimensional use of space by sea snakes. *Animal Biotelemetry*, 3(1), 29.
- Van Belle, S., & Estrada, A. (2008). Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta Pigra*). *American Journal of Primatology*, 70, 613-619.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L. A., Templeton, J. J., Kramer, D. L., & Chapman, C. A. (1991). Producers, scroungers, and group foraging. *The american naturalist*, 137(6), 847-863.
- Wartmann, F. M., Juárez, C. P., & Fernandez-Duque, E. (2014). Size, site fidelity, and overlap of home ranges and core areas in the socially monogamous owl monkey

(*Aotus azarae*) of northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 35(5), 919-939.

Wong, S. N., & Sicotte, P. (2007). Activity budget and ranging patterns of *Colobus vellerosus* in forest fragments in central Ghana. *Folia Primatologica*, 78(4), 245-254.

CAPÍTULO 1

Efeitos do tamanho e composição de subgrupos no uso do espaço em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)

Lima, M.¹ and Strier, K. B.^{1,2}.

- 1- Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Espírito Santo, Departamento de Ciências Biológicas, Vitória, ES, Brasil
- 2- University of Wisconsin-Madison, Department of Anthropology, WI, USA

Resumo

Grupos sociais de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), em Minas Gerais, Brasil, tem padrões de agrupamento fluido, que resulta em subgrupos que variam no seu tamanho e composição ao longo do ano. Neste estudo, analisamos dados coletados de agosto 2010 a julho 2011 em um grupo com 109 a 117 indivíduos, para investigar se a variação no tamanho e composição dos subgrupos podem ser correlacionadas com variáveis espaciais como as distâncias diárias percorridas e as distâncias entre os subgrupos. Seguindo outros estudos, utilizamos apenas indivíduos independentes (adultos e sub-adultos) em nossas análises. O tamanho dos subgrupos variou de 1 a 58 indivíduos (média $\pm$ dp = 31 ± 12 indivíduos, mediana = 30, n = 124) e a composição dos subgrupos, variou de 0 – 27 machos (média $\pm$ dp = 16 ± 8 indivíduos, mediana = 20, n = 124) e de 0 – 32 fêmeas (média $\pm$ dp = 15 ± 9 indivíduos, mediana = 15, n = 124). As distâncias diárias percorridas pelos subgrupos variaram de 148 - 2512 metros (média $\pm$ dp = 1094 ± 409 metros, mediana = 1068, n = 124), sendo correlacionadas ao tamanho dos subgrupos nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.3517$, n = 47, p = 0.0153) mas não correlacionadas ao tamanho dos subgrupos nos meses secos (Spearman $r_s = -0.1412$, n = 77, p = 0.2205). As distâncias diárias percorridas também foram positivamente correlacionadas com a proporção de fêmeas nos subgrupos (Spearman $r_s = 0.2312$, n = 124, p = 0.0097), e negativamente correlacionadas com a proporção de machos (Spearman $r_s = -0.2074$, n = 124, p = 0.0208). Os resultados sugerem que as distâncias diárias percorridas podem estar ligadas a disponibilidade e/ou a necessidade de maior demanda de recursos das fêmeas. As distâncias entre subgrupos baseado na sua localização no início de cada dia, variaram entre 77 e 2108 metros (média = 597 $\pm$ dp 554 metros, mediana = 400, n = 64), sendo maior nos meses secos do que nos meses chuvosos (teste Mann Whitney U = 249.5, n₁ = 41, n₂ = 23, p = 0.0019), indica a menor disponibilidade de recursos e assim evitar a competição. Contudo as distâncias entre subgrupos não foram correlacionadas ao tamanho do subgrupo (Spearman $r_s = -0.233$, n = 64, p = 0.0636), a composição (proporção de fêmeas, Spearman $r_s = -0.1238$, n = 64, p = 0.3298; proporção de machos Spearman $r_s = 0.1054$, n = 64, p = 0.4072) ou distância diária percorrida (Spearman $r_s = 0.1128$, n = 64, p = 0.3749), foi inesperado do ponto de vista da competição, o que seria motivo para fissão, mas é consistente com o a proximidade entre subgrupos para manter os benefícios durante os encontros intergrupais. Ambos resultados mostram a flexibilidade que a dinâmica de fissão-fusão pode oferecer e indicam a importância de considerar as relações intergrupais além das relações intragrupais.

Palavras-chave: uso do espaço, distância diária percorrida, distância entre subgrupos, composição de grupos.

Abstract

Social groups of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in the Private Natural Heritage Reserve – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), in Minas Gerais, Brazil, have fluid grouping patterns, which results in subgroups that vary in size and composition throughout the year. In this study, we analyzed data collected from August 2010 to July 2011 in a group of 109 to 117 independent and dependent individuals, to investigate whether group size adjustments can influence spatial variables such as daily path lengths and the distances between subgroups. Following other studies, we only include independent individuals (adults and subadults) in our analyses. Subgroups varied from 1 to 58 individuals (mean $\pm$ sd = 31 ± 12 individuals, median = 30, n = 124) and subgroup composition varied from 0 - 27 males (mean $\pm$ sd = 16 ± 8 individuals, median = 20, n = 124) and 0 - 32 females (mean $\pm$ sd = 15 ± 9 individuals, median = 15, n = 124). Daily path lengths by subgroups varied from 148 – 2,512 meters (mean $\pm$ sd = $1,094 \pm 409$ meters, median = 1,068, n = 124), being correlated to subgroup size during rainy months (Spearman $r_s = 0.3517$, n = 47, p = 0.0153) and not correlated in the dry months (Spearman $r_s = -0.1412$, n = 77, p = 0.2205). Daily path lengths were also positively correlated with the proportion of females in the subgroups (Spearman $r_s = 0.2312$, n = 124, p = 0.0097), and negatively correlated with the proportion of males in the subgroups (Spearman $r_s = -0.2074$, n = 124, p = 0.0208). Distances between subgroups based on their location at the beginning of each day varied from 77 to 2,108 meters (mean $\pm$ sd = 597 ± 554 meters, median = 400, n = 64) and were significantly greater in the dry months than in the rainy months (Mann Whitney U = 249.5, $n_1 = 41$, $n_2 = 23$, p = 0.0019), however, they were not correlated to subgroup size (Spearman $r_s = -0.233$, n = 64, p = 0.0636) or to subgroup composition (proportion of females, Spearman $r_s = -0.1238$, n = 64, p = 0.3298; proportion of males Spearman $r_s = 0.1054$, n = 64, p = 0.4072), or to the daily path lengths (Spearman $r_s = 0.1128$, n = 64, p = 0.3749). The positive relationship of daily path lengths with subgroup size in the rainy months and with the proportion of females in the subgroups, suggest that the daily path lengths are linked to the availability and/or need for more resources for females. The greater distance between subgroups in the dry months reduces competition that results from the lower availability of resources, and is also consistent with the benefits of maintaining proximity between subgroups of the same group during intergroup encounters. Both results show the flexibility that fission-fusion dynamics may offer, and indicate the importance of considering inter and intragroup relations.

Keywords: Space use, daily path lengths, distances between subgroups, subgroups composition.

Introdução

A dinâmica de fissão-fusão foi definida como a formação de subgrupos dentro de um grupo maior com associação estável ou flexível, sendo caracterizada pelo grau de variação em três dimensões diferentes: tamanho do grupo, composição e coesão espacial (Aureli et al., 2008). A dinâmica de fissão-fusão já foi observada em diferentes táxons e em uma variedade de espécies, como aves (Braun et al., 2012), insetos sociais como as formigas (Kronauer et al., 2010), mamíferos tais como hienas (Holekamp et al., 1997), golfinhos (Connor et al., 2000), elefantes (Wittemyer et al., 2005), morcegos (Willis & Bringham, 2004) e primatas (Aureli et al., 2008). A formação de subgrupos pode ser uma estratégia pela qual os primatas minimizam a competição direta e os custos de deslocamento, como foi descrito para chimpanzés, bonobos, macacos-aranha e muriquis (Symington, 1990; Chapman et al., 1995; Wrangham, 2000; Dias & Strier, 2003; Coles et al., 2012).

Os subgrupos são formados quando qualquer número de indivíduos, menor do que o grupo total, permanece fora do contato visual e vocal com todos os outros membros do grupo, e realiza suas atividades diárias juntos como uma unidade menor (Lynch Alfaro, 2007). Os subgrupos mudam em composição, coesão e tamanho ao longo do tempo e dificilmente se agregam em sua totalidade (Chapman et al., 1993). Essas características podem ser importantes para a compreensão de padrões espaciais, como a distância diária percorrida (Strier, 2017).

A distância diária percorrida representa uma medida de curto prazo do uso do espaço, normalmente medida ao longo do dia e reflete em parte as necessidades por recursos (Garland, 1983; Carbone et al., 2005; Mitani & Rodman, 1979). O tamanho das distâncias diárias percorridas pode ser afetado por fatores, como o tamanho e composição dos subgrupos (Raño et al., 2016, Ramos-Fernandez & Ayala-Orozco, 2003). Dessa forma, longas distâncias percorridas podem ocorrer em resposta ao aumento da competição alimentar associada ao tamanho do subgrupo, ou a menor quantidade de alimentos disponíveis, e uma das alternativas para diminuir os custos da competição é dividir-se em subgrupos menores (Chapman & Chapman, 2000).

Esses ajustes no tamanho dos subgrupos podem refletir em estratégias para reduzir os custos com competição, como observados em macacos-aranha (*Ateles geoffroyi*) no Parque Nacional Santa Rosa, na Costa Rica, onde os subgrupos formados na estação chuvosa eram maiores do que na estação seca, porém essa

variação na dinâmica dos subgrupos não interferiu nas distâncias diárias percorridas (Asensio et al., 2009). Em macacos barrigudos (*Lagothrix lagothricha*), na Colômbia, subgrupos maiores aumentavam as distâncias diárias percorridas e estavam correlacionadas aos períodos com maior abundância de frutos (Stevenson, 2006). Em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na RPPN - Feliciano Miguel Abdala, o tamanho dos subgrupos não influenciaram no tamanho das distâncias diárias percorridas, mesmo os subgrupos sendo maiores que quando o grupo era menor e não se dividia (Dias & Strier, 2003).

A distância entre os subgrupos vai depender da disponibilidade e distribuição dos recursos (Aureli et al., 2008), porém há poucos trabalhos abordando de forma específica a relação da distância entre subgrupos ou indivíduos com as distâncias diárias percorridas. Luccas (2016), observou que o consumo de frutos pelos macacos-prego no Parque estadual Carlos Botelho, SP, foi o que influenciou na maior distância entre os indivíduos apesar do tamanho menor do grupo. Já a distância e velocidade dos deslocamentos não tiveram correlação com a dinâmica de fissão-fusão do grupo, indicando que os macacos-prego podem adotar diferentes estratégias de redução dos custos energéticos do deslocamento utilizando-se de atalhos em rotas conhecidas entre fontes mais energéticas.

A composição sexual do subgrupo também pode ser um fator de influência nos padrões espaciais. Por exemplo, as fêmeas dependem da distribuição de recursos de alta qualidade, pois possuem maior gasto energético devido à gestação, lactação e cuidado parental, enquanto os padrões espaciais dos machos dependem do número e disponibilidade de fêmeas sexualmente receptivas dentro do grupo (Wrangham, 1979; Van Belle & Estrada, 2008; Strier, 2017). Em um estudo sobre as relações sociais das fêmeas de macacos-prego no Parque Estadual Carlos Botelho, foi observada uma correlação positiva entre o tamanho do grupo e a distância diária percorrida, que indica que a abundância dos recursos mais energéticos limita o sucesso reprodutivo das fêmeas que estão sujeitas a competição de embaralhamento (*scramble competition*) tanto intra quanto entre grupos, e que esse tipo de competição entre os grupos aumentou durante o período de fissão (Izar, 2004). Já em dois grupos de macacos-aranha (*Ateles geoffroyi*) que vivem ao redor do lago Punta Laguna, na península de Yucatan, México, foi observado que os subgrupos dos machos deslocavam por maiores distâncias do que os subgrupos das fêmeas (Ramos-Fernandez & Ayala-Orozco, 2003).

O murequi-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) é um primata endêmico da Mata Atlântica do sudeste do Brasil e como outras espécies endêmicas deste ecossistema encontra-se na categoria de espécie criticamente ameaçada de extinção (Mendes et al., 2005). Os murequis vivem, em uma organização de grandes grupos multi-machos/multi-fêmeas (Strier, 1986, 1992) e foram observados formando subgrupos com frequência desde 1988. Inicialmente, em dois subgrupos de composição variável e às vezes permanecem separados sem comunicação vocal por vários dias (Strier et al., 1993; Dias & Strier, 2003) e em mais subgrupos quando a população aumentou (Lima et al., 2019).

Os murequis-do-norte machos são filopátricos, com a tendência de se associarem com alta frequência e pacificamente, mesmo na presença de fêmeas receptivas (Strier et al., 1993). As fêmeas dispersam para outros grupos onde gastam mais tempo na proximidade de outras fêmeas do que dos machos (Strier, 1990, 1992; Printes & Strier, 1999), viajam com seus infantes por aproximadamente 3 anos, seus filhos mais velhos e outros machos adultos (Nogueira, 2001; Tolentino et al., 2008). As fêmeas são mais propensas a permanecer em subgrupos entre si quando o grupo se divide e utilizam toda a área de uso do grupo sem preferências por áreas nucleares (Strier et al., 1993), diferente do que acontece em chimpanzés e macacos-aranha fêmeas (Asensio et al., 2015).

Recentemente, observamos que a dinâmica de fissão-fusão permitiu que subgrupos independentes monitorassem uma área maior do que um grupo coeso. Isso mostra a importância da dinâmica de fissão-fusão para a defesa da área entre grupos, particularmente em primatas que vivem em altas densidades em habitats fragmentados (Lima et al., 2019).

Neste capítulo apresentamos uma descrição dos padrões espaciais de subgrupos de murequis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*), que vivem em um fragmento de Mata Atlântica em Minas Gerais, Brasil, onde investigamos se as distâncias diárias percorridas e as distâncias entre os subgrupos podem ser influenciadas por características do próprio subgrupo, como o tamanho, a composição e outras variáveis como a sazonalidade. Para tanto nós:

1- Testamos se as distâncias diárias percorridas estavam correlacionadas com o tamanho dos subgrupos, e se estas características são influenciadas pela sazonalidade. Nossa previsão é que subgrupos maiores têm maiores distâncias diárias percorridas que podem variar dependendo da sazonalidade, porque no período

chuvoso os muriquis costumam viajar por manchas de frutas mais dispersas, do que nos meses secos que é quando dependem de recursos foliares abundantes (Strier, 1987, 1991).

2- Analisamos se a composição dos subgrupos poderia influenciar as distâncias diárias percorridas, e se as distâncias variavam com a estação do ano. Previmos que a proporção de fêmeas em um subgrupo aumenta com o tamanho do subgrupo, e que subgrupos com maior proporção de fêmeas teriam maiores distâncias diárias percorridas que subgrupos com maior proporção de machos, devido suas necessidades energéticas diárias (Strier, 1991).

3- Avaliamos se a distância entre os subgrupos pode influenciar nas distâncias diárias percorridas. Neste caso, nossa predição é que as distâncias diárias percorridas pelos subgrupos são maiores quando eles estão mais próximos, devido ao aumento na competição por recursos, pois precisam se deslocar por maiores distâncias à procura de fontes de alimentos (Dias & Strier, 2003, Asensio et al., 2009).

Materiais e Métodos

Área de estudo

A área de estudo é a Reserva Particular do Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala - RPPN-FMA, com 957 hectares, localizada no município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil (19° 44' S, 41° 49' W) (Figura 1). A vegetação é classificada como Floresta Atlântica Baixo-Montana semidecídua. A área vem sendo descrita como um misto de floresta primária e secundária, em diferentes estágios iniciais de regeneração (Strier, 1991; Lemos de Sá & Strier, 1992; Boubli et al., 2011), cercada por pastagens e plantações (Strier et al., 2006).

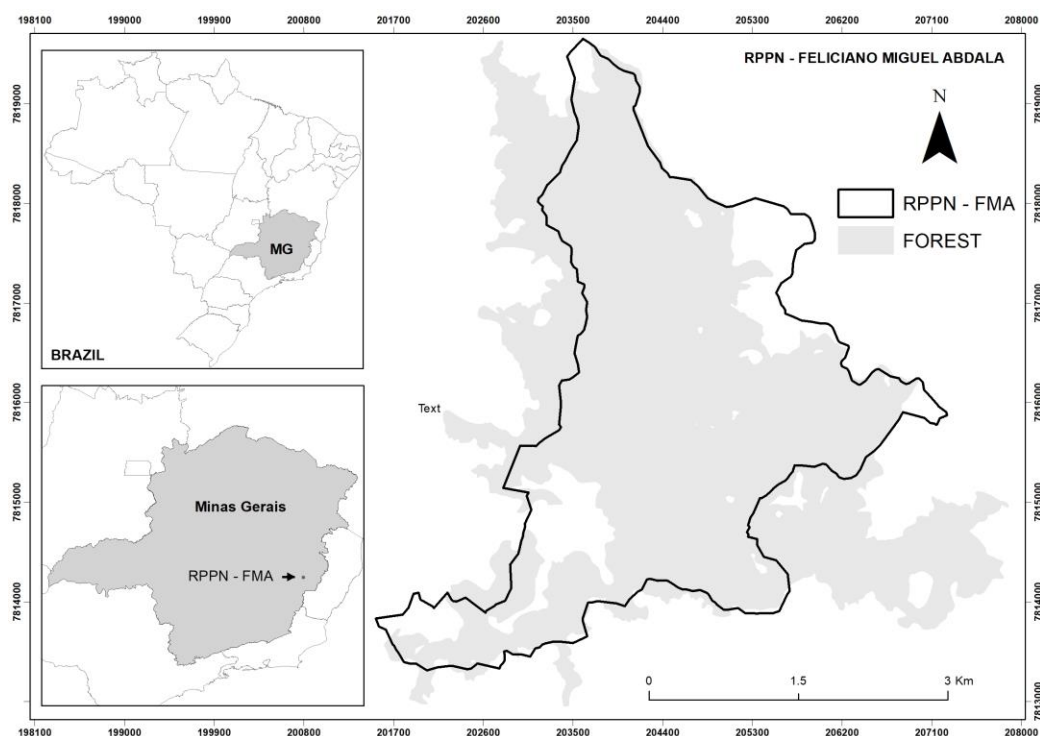


Figura 1. Localização da área de estudo, RPPN – Feliciano Miguel Abdala e os limites da reserva com o fragmento florestal (direita), Minas Gerais (MG), Brasil (esquerda). Mapas: Projeto Muriqui de Caratinga, IEF-MG, IBGE (2010).

Dados de temperatura e pluviosidade foram coletados de agosto de 2010 a julho de 2011. Neste período a temperatura média mensal variou de 15.8 °C a 24.7 °C, e o volume total de precipitação registrado foi de 895.2 mm (Figura 2). Este período foi o mais seco entre os outros estudos sobre o uso do espaço (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003), e foram coletados, parte no início do período de estudo (agosto e setembro de 2010) e no final do estudo (abril a julho de 2011).

Os meses chuvosos que corresponde aos meses consecutivos de outubro de 2010 a março de 2011 teve registro de precipitação de 795.4 mm, com menor volume registrado no mês de fevereiro (51.4 mm) e o maior volume registrado em março (397.8 mm). Na RPPN-FMA, os recursos preferidos como, frutas e flores são mais abundantes durante os meses chuvosos do que durante os meses secos, e os miquis mudam suas dietas em resposta à disponibilidade desses recursos alimentares preferidos (Strier, 1991).

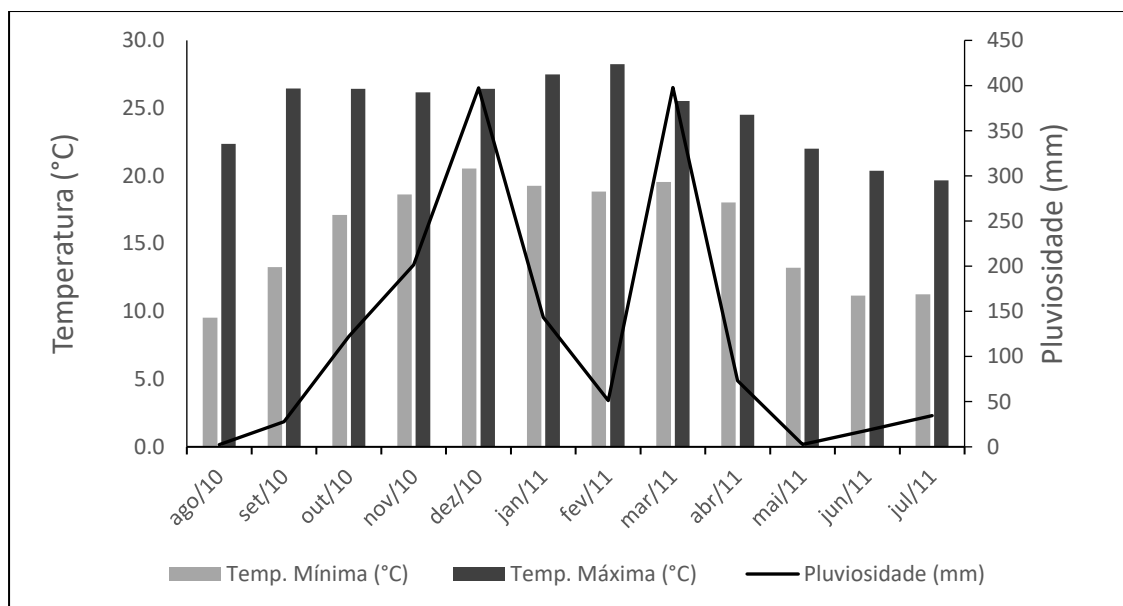


Figura 2. Temperatura média mensal mínima e máxima, e o total de pluviosidade durante o período de agosto de 2010 a julho de 2011, na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil.

Objeto de estudo

A população de muriquis da RPPN-FMA de agosto de 2010 a julho de 2011 era composta de quatro grupos, Matão, M2, Jaó e Nadir. Escolhemos o grupo Matão, onde a história de vida dos indivíduos é conhecida e acompanhada devido aos estudos demográficos sistemáticos iniciados em 1983. No período de estudo, o grupo Matão era o maior desta população, e variou de 109 a 117 indivíduos (Tabela 1).

Tabela 1. Composição de um grupo de muriquis-do-norte (grupo Matão), de agosto de 2010 a julho de 2011, na RPPN-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais.

Sexo/idade	Agosto/2010	Julho/2011
Machos adultos ^a e sub-adultos ^c (Independentes)	29	28
Fêmeas adultas ^b e sub-adultas ^c (Independentes)	35	35
Machos imaturos (juvenis e infantes) ^d	29	34
Fêmeas imaturas (juvenis e infantes) ^d	16	20
Total de indivíduos adultos	64	63
Total de indivíduos	109	117

^a Machos são classificados como adultos (> 8 anos) quando são observados ejaculando pela primeira vez (Possamai et al., 2005; Tolentino et al., 2008; Strier et al., 2017; Tabacow et al., 2021).

^b Fêmeas são adultas (> 8 anos) quando elas começam a copular, o que coincide com o início do ciclo reprodutivo, embora a idade média da primeira reprodução seja de aproximadamente 9 anos (Strier et al., 2006; Strier & Mendes, 2012; Strier et al., 2017; Tabacow et al., 2021).

^c Sub-adultos são indivíduos menores que os adultos, de 6 a 8 anos e incluem fêmeas migrantes que ainda não são sexualmente ativas e machos que não tiveram uma cópula completa com ejaculo (Strier & Ziegler, 2000; Strier et al., 2017; Tabacow et al., 2021).

^d Machos e fêmeas imaturos, incluem juvenis que tem ≥ 3 anos, são desmamados e independentes, mas podem continuar a andar com suas mães até que um novo irmão nasça e sexualmente imaturos (Strier, 1992; Rímoli, 1998; Strier et al., 2006; Tolentino et al., 2008; Strier et al., 2017), e infantes (0 até 3 anos de vida) que ainda são frequentemente carregados pelas mães, portanto considerados dependentes (Rímoli, 1998; Strier et al., 2017; Tabacow et al., 2021).

Coleta de dados

A coleta de dados deste estudo ocorreu de agosto de 2010 a julho de 2011, e foi realizada por ML e outro pesquisador do Projeto Muriqui de Caratinga seguindo o protocolo estabelecido por Strier (2009, 2018), que consiste na coleta de dados demográficos e comportamentais com a sua localização. Os pontos de localização foram coletados a cada 30 minutos, durante as amostragens das varreduras instantâneas com auxílio de GPS (Garmin 60csx). Os pontos de localização foram coletados no sistema de coordenadas WGS84 e projetadas em UTM (Universal Transverse Mercator, 24S).

Monitoramento de subgrupos

Como é típico de espécies com dinâmica de fissão-fusão (Aureli et al., 2008), nos muriquis os subgrupos podem variar em tamanho e composição diariamente e algumas vezes durante um único dia (Strier et al., 1993; Lima et al., 2019). Assim, consideramos os subgrupos de muriquis de acordo com critérios usados em estudos anteriores desta população (Dias & Strier, 2003; Tokuda et al., 2014; Lima et al.,

2019), como sendo um subconjunto de indivíduos que foram avistados viajando juntos, mas fora do contato visual de outros indivíduos viajando em subgrupos diferentes. Para cada subgrupo observado, listas de chamadas para registrar a presença de todos os membros do subgrupo avistados eram realizadas diariamente pelos observadores de forma independente.

O número de subgrupos registrados foi limitado pelo número de observadores, com um máximo de dois observadores/dia. Adicionalmente, em campo os observadores mantinham contato por meio de rádios walkie-talkies e, sempre que possível, se comunicavam a respeito dos movimentos individuais de muriquis entre subgrupos, como a chegada de um indivíduo que nenhum dos observadores ainda havia avistado naquele dia. Fissões que são definidas como quando um ou mais indivíduos locomovem para fora da vista em uma direção diferente de outros membros do seu subgrupo inicial (Lima et al., 2019), além de observar quando fusões aconteciam, pois, são facilmente identificadas por vocalizações e abraços afiliativos (Strier et al., 1993), e podem ser confirmadas posteriormente nas listas de chamadas.

Análise de dados

Tamanho e composição dos subgrupos

No período de estudo, os registros do grupo Matão totalizaram 296 dias de amostragem e 5155 varreduras instantâneas. Em 102 dias, com ≥ 8 horas de acompanhamento, no qual correspondem a 16 ou mais varreduras instantâneas (Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019), observamos 124 subgrupos (22 dias com 2 subgrupos) onde registramos o número total de indivíduos, confirmados através da lista de chamada diária (Tokuda et al., 2014; Lima et al., 2019). Separamos o número de indivíduos adultos e sub-adultos viajando juntos como um subgrupo, para avaliar a relação com distância diária percorrida, e excluímos do cálculo de tamanho do subgrupo os juvenis e infantes porque eles estavam sempre no mesmo subgrupo com a mãe (Dias & Strier, 2003; Asensio et al., 2009; Ellis & Di Fiore, 2019).

Como a composição dos subgrupos variam entre os dias e durante o dia, também com auxílio da lista de chamada diária dos indivíduos, calculamos a proporção de machos e fêmeas observados nos subgrupos diariamente (Strier & Ziegler, 2000; Possamai et al., 2005; Strier et al., 2006; Tolentino et al., 2008; Strier

& Mendes, 2012; Strier et al., 2017; Tabacow et al., 2021). Comparamos o tamanho e a composição dos subgrupos ao longo do ano, e entre os meses secos e chuvosos.

Separamos e analisamos as amostras de duas maneiras distintas. Primeiro para testar os efeitos dos subgrupos nas distâncias diárias percorridas, usamos as 124 amostras de todos os subgrupos observados onde em 99 destas amostras, os subgrupos foram observados simultaneamente com outro subgrupo em parte do dia ou o dia todo, e em 25 delas somente um subgrupo foi observado no dia.

Na segunda análise, das 99 amostras simultâneas, usamos 44 que foram observados dois subgrupos ao longo de todo o dia, para comparar se dois subgrupos observados ao longo do dia podem trazer novas perspectivas sobre as distâncias percorridas e distância entre subgrupos. Apresentamos os resultados de todos os subgrupos no texto, e comparamos estes dados com os resultados dos subgrupos observados simultaneamente ao longo de todo o dia no Apêndice.

Distâncias diárias percorridas

A distância diária percorrida (em inglês, Daily path length = DPL) foi calculada para os subgrupos durante as varreduras instantâneas seguindo estudos anteriores, onde a soma das distâncias entre pontos consecutivos do primeiro ao último avistamento de cada dia coletado a cada intervalo de 30 minutos foi o DPL mínimo, os dias com ≥ 8 horas foram considerado dias completos (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019). Avaliamos as distâncias diárias percorridas pelos subgrupos, para determinar se a distância variou com a sazonalidade, com tamanho ou composição do subgrupo, usando a ferramenta Point Distance no ArcGis 10.4, que mede as distâncias entre os diferentes pontos de localização.

Distâncias entre subgrupos

Calculamos as distâncias entre dois subgrupos a partir da distância entre pares de pontos de localização coletados preferencialmente antes dos indivíduos deixarem seu local de dormida (início do dia) e coletados no mesmo horário, ou com uma diferença máxima de 15 minutos entre as amostras dos subgrupos, gerando uma medida em metros entre as varreduras (Figura 3). Devido à dificuldade de acompanhar dois subgrupos simultaneamente por todo o dia, adaptamos esse tipo de

metodologia que é um método convencional para medir a distância entre indivíduos dentro do mesmo grupo, tanto para subgrupos de primatas, além de outros mamíferos (Koenig & Borries, 2006; Smith et al., 2008; Wiszniewski et al., 2009).

Dos 124 subgrupos, foi possível medir a distância entre os subgrupos no início do dia em 64 deles. Excluimos 60 amostras, 25 onde os subgrupos que não foram observados simultaneamente, 13 observações de distâncias entre subgrupos indicavam dinâmica de fissão no início do dia (indivíduos encontrados a < 50 metros, porém, viajando em direções opostas), que foi dividido em 2 subgrupos menores. E para evitar repetições entre a distância entre subgrupos observados simultaneamente durante todo o dia, excluimos o subgrupo com menos horas de observação (22 amostras). Usamos a ferramenta Point Distance no ArcGis 10.4 para calcular estas distâncias. Seguimos outros estudos e consideramos subgrupos separados quando estavam a ≥ 50 metros de distância um do outro (Aguar-Melo et al., 2018; Asensio et al., 2009; Hartwell et al., 2018; Ordóñez-Gómez et al., 2019; Lima et al., 2019).

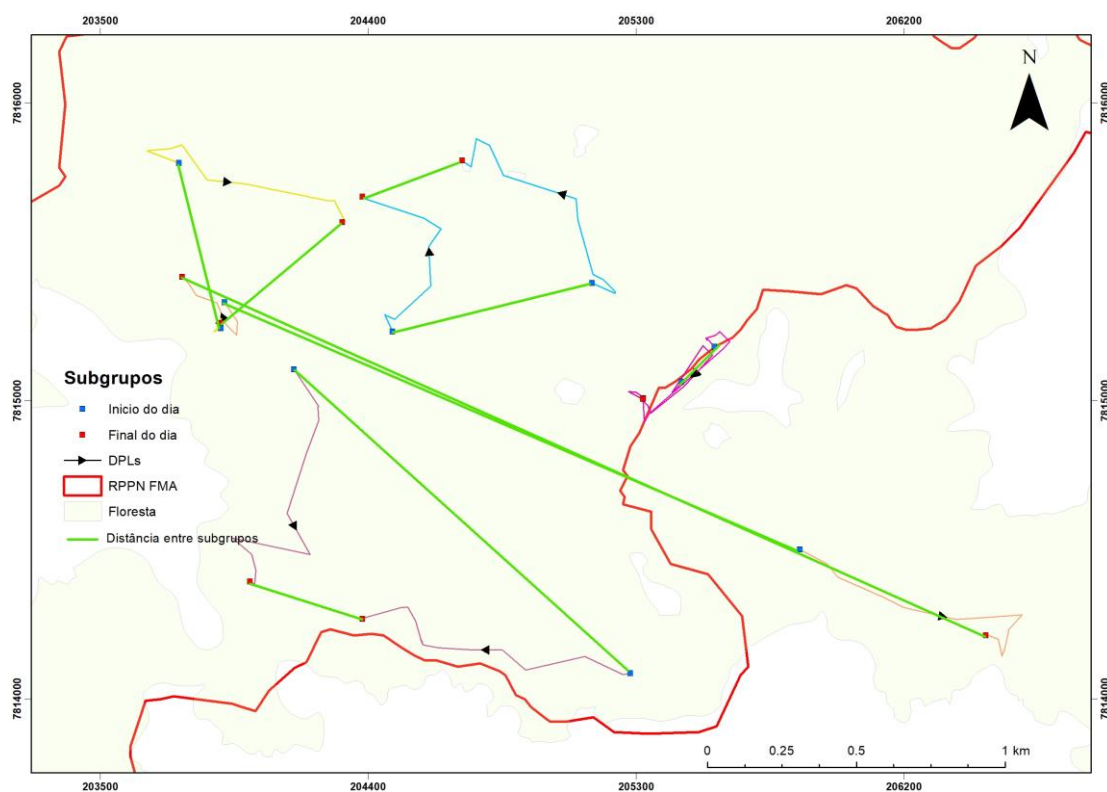


Figura 3. Exemplo de localização dos subgrupos no início do dia (quadrado azul) e no final de cada dia (quadrado vermelho), a distância diária percorrida (DPL) indicando a direção do deslocamento diário, onde as cores iguais (azul, amarelo, laranja, rosa e roxo) representam subgrupos diferentes observados no mesmo dia, e as distâncias entre os subgrupos (linha verde) de muriquis-do-norte (*B. hypoxanthus*) na RPPN – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), Minas Gerais, Brasil.

Análises estatísticas

Nós usamos análises estatísticas não paramétricas porque nossos dados, principalmente nas distâncias diárias percorridas ($p = < 0.05$, $n = 124$), não tem distribuição normal segundo o teste Lilliefors (LF), em todos as amostras dos subgrupos.

Usamos o teste U Mann-Whitney para avaliar se os tamanhos dos subgrupos, variavam entre os meses chuvosos e os meses secos. E testamos por meio da correlação de Spearman r_s se as distâncias diárias percorridas têm correlação com o tamanho dos subgrupos, e se as distâncias diárias percorridas variavam com o tamanho dos subgrupos nos meses chuvosos e meses secos. Comparamos (teste de Wilcoxon) se nos dias de acompanhamento simultâneo, os subgrupos maiores têm distâncias diárias percorridas maiores do que subgrupos menores.

Usamos o teste U Mann-Whitney para avaliar se a composição dos subgrupos, variava entre os meses chuvosos e os meses secos. E usamos correlações de Spearman r_s para avaliar se a proporção de machos e fêmeas em um subgrupo pode variar com o tamanho do subgrupo. Testamos se as distâncias diárias percorridas aumentariam de acordo com a proporção de fêmeas e machos adultos no subgrupo.

Usamos o teste U Mann-Whitney para avaliar se as distâncias entre subgrupos variavam entre os meses chuvosos e os meses secos. E por meio da correlação de Spearman r_s se as distâncias entre os subgrupos estavam correlacionadas com tamanho, composição do subgrupo, ou as distâncias diárias percorridas.

Resultados

Tamanho dos subgrupos

O tamanho dos subgrupos em todo o período de estudo variou de 3 a 98 indivíduos incluindo os animais dependentes (média $\pm$ dp = 52 ± 22 indivíduos, mediana = 50, $n = 124$). Como em outros estudos, para avaliar a relação entre o tamanho do subgrupo e as distâncias diárias percorridas usamos apenas os animais independentes. O tamanho dos subgrupos variou de 1 a 58 indivíduos (média $\pm$ dp = 31 ± 12 , mediana = 30, $n = 124$), o que corresponde a 48.43% do tamanho do grupo

Matão e foram significativamente maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos (Mann Whitney $U = 944$, $n_1=47$, $n_2=77$, $p < 0.0001$).

Composição dos subgrupos

Em todo o período de estudo a composição dos subgrupos variou de 0 – 27 machos (média $\pm$ dp = 16 ± 8 indivíduos, mediana = 20, $n = 124$) e de 0 – 32 fêmeas (média $\pm$ dp = 15 ± 9 indivíduos, mediana = 15, $n = 124$). Os subgrupos eram compostos com todos os indivíduos machos adultos (3.2 % dos subgrupos com todos os membros conhecidos), a todas fêmeas adultas (2.4 % dos subgrupos), e a maioria das classes dos subgrupos foi de sexo misto (94.3 % dos subgrupos). Não houve diferença na composição dos subgrupos entre os meses secos e chuvosos (proporção de machos, Mann Whitney $U = 175$, $n_1=20$, $n_2=24$, $p = 0.1255$) nem para a (proporção de fêmeas, Mann Whitney $U = 199.5$, $n_1=20$, $n_2=24$, $p = 0.3398$).

Não houve correlação entre a composição dos subgrupos com o tamanho dos subgrupos durante todo o período de estudo, nem para a proporção de machos (Spearman $r_s = - 0.1210$, $n = 124$, $p = 0.1804$) ou para a proporção de fêmeas (Spearman $r_s = 0.1220$, $n = 124$, $p = 0.1771$). Contudo, quando comparamos a proporção de machos com o tamanho dos subgrupos nos meses chuvosos a correlação foi negativa (Spearman $r_s = - 0.3007$, $n = 47$, $p = 0.0399$) e não teve relação com os meses secos (Spearman $r_s = - 0.0228$, $n = 77$, $p = 0.8438$), contudo a proporção de fêmeas no subgrupo não esteve relacionada com o tamanho dos subgrupos nem nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.28$, $n = 47$, $p = 0.0584$), nem nos meses secos (Spearman $r_s = 0.0451$, $n = 77$, $p = 0.6969$).

Distâncias diárias percorridas

As distâncias diárias percorridas registradas neste estudo pelos subgrupos do grupo Matão variaram de 148 – 2512 metros (média $\pm$ dp = 1094 ± 409 , mediana = 1068, $n = 124$, Figura 4), e foram maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos (teste Mann Whitney $U = 1213.5$, $n_1 = 47$, $n_2 = 77$, $p = 0.0021$).

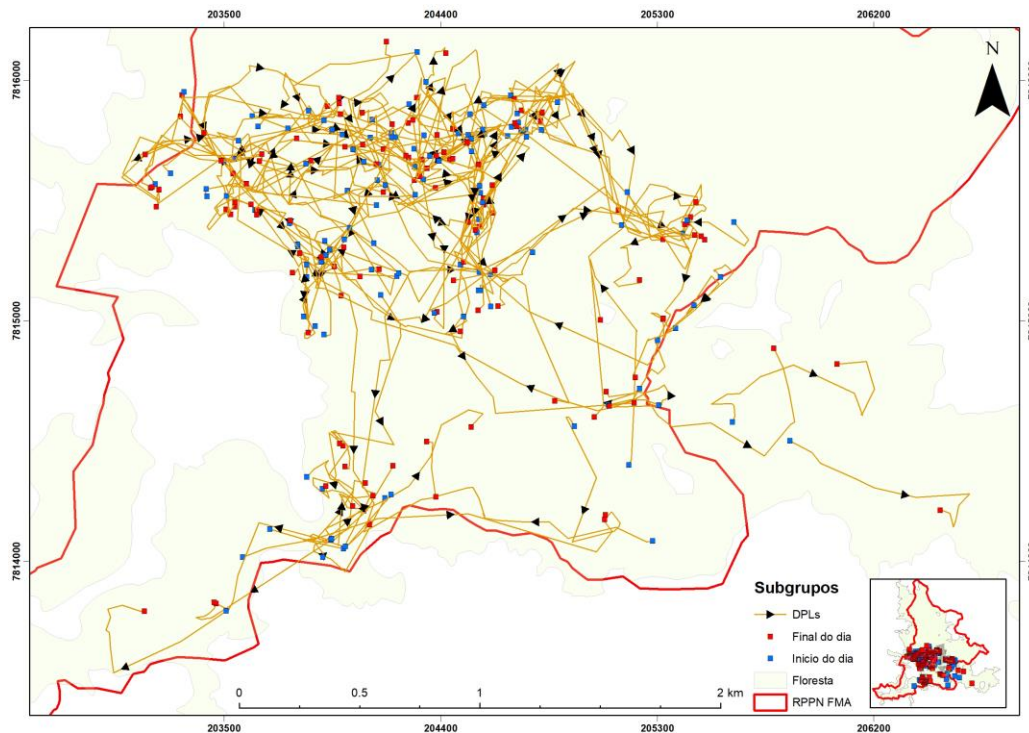


Figura 4. Mapa das distâncias diárias percorridas dos subgrupos (grupo Matão) de muriqui-do-norte na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil entre agosto de 2010 a julho de 2011.

As distâncias diárias percorridas registradas neste estudo parecem não estar correlacionadas com o tamanho dos subgrupos (Spearman $r_s = 0.146$, $n = 124$, $p = 0.105$). Contudo, quando separamos as amostras pela sazonalidade, as distâncias diárias percorridas variaram com o tamanho dos subgrupos durante os meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.3517$, $n = 47$, $p = 0.0153$), e não variaram com o tamanho dos subgrupos nos meses secos (Spearman $r_s = -0.1412$, $n = 77$, $p = 0.2205$).

As distâncias diárias percorridas dos subgrupos durante todo o período de estudo estavam relacionadas positivamente com a proporção de fêmeas no subgrupo (Spearman $r_s = 0.2312$, $n = 124$, $p = 0.0097$), mas tiveram relação negativa com a proporção de machos (Spearman $r_s = -0.2074$, $n = 124$, $p = 0.0208$). Quando separados pela sazonalidade, as distâncias diárias percorridas aumentaram com a proporção de fêmeas nos subgrupos nos meses secos (Spearman $r_s = 0.260$, $n = 77$, $p = 0.022$), e não aumentou com a proporção de machos no subgrupo (Spearman $r_s = -0.211$, $n = 77$, $p = 0.065$). Nos meses chuvosos, as distâncias diárias percorridas não estiveram relacionadas a proporção de fêmeas (Spearman $r_s = 0.253$, $n = 47$, $p = 0.082$), nem em relação a proporção de machos no subgrupo (Spearman $r_s = -0.257$, $n = 47$, $p = 0.08$).

Distância entre subgrupos

A distância entre os subgrupos baseado na sua localização no início do dia variou entre 77 e 2108 metros (média = $597 \pm$ DP 554 metros, mediana = 400, $n = 64$). As distâncias entre os subgrupos variaram significativamente com a sazonalidade, sendo maiores nos meses secos do que nos meses chuvosos (teste Mann Whitney $U = 249.5$, $n_1 = 41$, $n_2 = 23$, $p = 0.0019$).

As distâncias entre os subgrupos não estavam correlacionadas com o tamanho dos subgrupos durante todo o período de estudo (Spearman $r_s = -0.233$, $n = 64$, $p = 0.0636$), nem quando separados pela sazonalidade, nos meses secos (Spearman $r_s = -0.0210$, $n = 41$, $p = 0.8961$), e meses chuvosos, (Spearman $r_s = -0.2994$, $n = 23$, $p = 0.1650$).

As distâncias entre os subgrupos também não estavam correlacionadas com composição (proporção de fêmeas, Spearman $r_s = -0.1238$, $n = 64$, $p = 0.3298$; proporção de machos Spearman $r_s = 0.1054$, $n = 64$, $p = 0.4072$), e não foram significativas quando as análises foram separadas pela sazonalidade, nem nos meses secos com relação a proporção de machos no subgrupo (Spearman $r_s = 0.1287$, $n = 41$, $p = 0.4228$), nem com a proporção de fêmeas no subgrupo (Spearman $r_s = -0.1526$, $n = 41$, $p = 0.3409$). Nem no período chuvoso com relação a proporção de machos no subgrupo (Spearman $r_s = 0.0938$, $n = 23$, $p = 0.6703$), e a proporção de fêmeas no subgrupo (Spearman $r_s = -0.1499$, $n = 23$, $p = 0.4949$).

As distâncias entre os subgrupos não estavam correlacionadas com as distâncias diárias percorridas em todo o período de estudo (Spearman $r_s = -0.1128$, $n = 64$, $p = 0.3749$). As distâncias entre subgrupos não foram significativas em relação a distâncias diárias percorridas quando as análises foram separadas pela sazonalidade, nem nos meses secos (Spearman $r_s = -0.1818$, $n = 41$, $p = 0.2552$), nem nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.1473$, $n = 23$, $p = 0.5023$).

Discussão

Neste estudo, tivemos a oportunidade de investigar os efeitos dos diferentes padrões de agrupamentos em um grupo de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na RPPN-FMA que apresenta organização social com dinâmica de fissão-fusão e formação de subgrupos com tamanho e composição que variam

diariamente e podem estar localizados espacialmente próximos ou distantes um dos outros. Nossos resultados indicaram que as distâncias diárias percorridas podem ser influenciadas pela sazonalidade, o tamanho e a composição dos subgrupos. E as distâncias entre os subgrupos somente pela sazonalidade.

Mudanças nas condições ambientais, podem influenciar no tamanho médio de subgrupos (Chapman et al., 1995), composição de subgrupos (Chapman, 1990), padrões de movimento (Doran, 1997; Valero & Byrne, 2007) e coesão do subgrupo (Boesch, 1996; Pinacho Guendulain, 2010), como forma de equilibrar os custos e benefícios da vida em grupo (Chapman & Chapman, 2000; Aureli et al., 2008; Smith-Aguilar et al 2016). A dependência de recursos altamente imprevisíveis ou que apresentam mudanças periódicas em abundância e distribuição já foi observada em (chimpanzés, *Pan troglodytes* e macacos-aranha, *Ateles spp*, Symington, 1990).

Nossa hipótese que o grupo iria ajustar o tamanho dos subgrupos de acordo com a sazonalidade se confirmou e como nós previmos os subgrupos também eram maiores nos meses chuvosos. Nos meses chuvosos é quando os frutos preferidos, flores e folhas novas são mais abundantes, e é também quando as cópulas e concepções se concentram (Strier, 1991), e nos meses secos é quando ocorre a maioria dos nascimentos (Strier & Ziegler, 1997; Strier et al., 2001). Em outras espécies como chimpanzés e macacos-aranha com altos níveis de dinâmica de fissão-fusão, também já foi observado que os subgrupos são geralmente maiores em períodos de abundância de alimentos e menores em períodos de escassez (Chapman et al., 1995; Stevenson et al., 1998; Mitani et al., 2002; Williams et al., 2002; Itoh & Nishida, 2007; Asensio et al., 2009).

A composição dos subgrupos variou constantemente, desde subgrupos de machos, subgrupos de fêmeas, porém a maioria de subgrupos foi de sexo misto, que são padrão de agrupamento em muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*: Strier, 1986, 1992; Strier et al., 1993; *Brachyteles arachnoides*: Coles et al., 2012). O número de machos e fêmeas em um subgrupo variou diariamente, a proporção de fêmeas de muriquis não aumentou com o tamanho do subgrupo. Nos primatas, o número de fêmeas depende do acesso a alimentos de alta qualidade, pois possuem maior gasto energético devido a gestação, lactação e cuidado parental (Strier, 2017).

Já a proporção de machos muriquis, teve correlação negativa com o tamanho do subgrupo. Em várias espécies de primatas, o número de machos e os seus padrões de agrupamento são determinados e relacionados ao número de fêmeas e sua

distribuição espacial (Mitani et al., 1996). Em macacos-aranha por exemplo, os machos são observados cooperando em defender as fêmeas (Chapman, 1990; Shimooka, 2005), contudo o número de machos em um subgrupo não variou com o número de fêmeas adultas (Chapman et al., 1995).

As distâncias diárias percorridas pelos subgrupos aumentaram com a sazonalidade e foram maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos. Esta condição foi observada anteriormente quando o grupo era pequeno e não fazia dinâmica de fissão-fusão (Strier, 1987). As amostras separadas pela sazonalidade, indicaram que as distâncias diárias percorridas foram maiores nos meses chuvosos, provavelmente devido este estudo encontrar subgrupos maiores nesta época do ano e que não variaram com o tamanho dos subgrupos nos meses secos.

A relação entre as distâncias diárias percorridas e o tamanho dos subgrupos, foram observadas nos meses chuvosos, resultado diferente do encontrado em Dias & Strier (2003), onde as distâncias diárias percorridas não variam porque a formação de subgrupo reduz o custo de forrageamento. Além disso, as distâncias diárias percorridas estavam correlacionadas com a proporção de machos e fêmeas nos subgrupos. Apesar das distâncias diárias percorridas serem maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos, elas foram significativas em relação a composição dos subgrupos nos meses secos. O aumento da proporção de fêmeas no subgrupo neste período fez com que as distâncias diárias percorridas aumentassem, justamente por causa de suas necessidades energéticas diárias (Strier, 1991).

A relação foi inversa nos subgrupos de muriquis com maior proporção de machos, as distâncias diárias percorridas diminuíram. Diferente em alguns estudos com macacos-aranha, onde as distâncias diárias percorridas aumentam com a proporção de machos, e estão relacionadas à defesa territorial e ao patrulhamento das áreas de fronteira de sua área de origem (*Ateles chamek*: Wallace, 2008, *Ateles geoffroyi*: Ramos-Fernandes & Ayala-Orozco, 2003, *Ateles belzebuth belzebuth*: Shimooka, 2005). Nos muriquis a defesa do território que acontece principalmente nas bordas as áreas nucleares sobrepostas com as áreas de uso de outros grupos, o que diminui os custos de deslocamento (Lima et al., 2019).

As distâncias entre os subgrupos também foram influenciadas pela sazonalidade, e foram significativamente maiores nos meses secos do que nos meses chuvosos. O fato de a distância entre subgrupos ser maior nos meses secos indica a menor disponibilidade de recurso e assim evitar a competição. Aureli et al., (2008)

descreveu que a distância entre os subgrupos vai depender da disponibilidade e distribuição dos recursos. O consumo de frutos em macacos-prego no Parque estadual Carlos Botelho, São Paulo, foi o que influenciou a distância entre os indivíduos apesar do tamanho menor do grupo (Luccas, 2016).

Porém, as distâncias entre subgrupos não estavam correlacionadas com o tamanho e composição dos subgrupos, e nem com as distâncias diárias percorridas. O que foi inesperado do ponto de vista da competição, o que seria motivo para fissão, mas é consistente com a proximidade entre subgrupos para manter os benefícios durante os encontros intergrupais, o que limita o uso do espaço de grupos vizinhos como observado em Lima et al., (2019).

Nos macacos-aranha (*Ateles geoffroyi*), em Santa Rosa, Costa Rica, os fatores sociais e ecológicos influenciaram a distribuição de membros do grupo, ou seja, a distância entre indivíduos e o tamanho dos subgrupos (Aureli et al., 2012). Em macacos-prego (*Sapajus nigritus*), no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, a distância diária percorrida não variou com a distância entre os indivíduos, talvez pela capacidade de balancear os custos da coesão (Luccas, 2016), com a diminuição na competição intragrupal por recursos, que seria um dos principais fatores que influenciam nas distâncias diárias percorridas (Chapman & Chapman, 2000).

Observar dois subgrupos simultaneamente ao longo de todo o dia, não trouxe mudanças aos resultados encontrados para o tamanho e composição de subgrupos em relação à sazonalidade. Porém trouxe outras informações de como as distâncias diárias percorridas e a distância entre os subgrupos podem variar dependendo da amostra. As distâncias diárias percorridas aumentaram com o tamanho do subgrupo em todo o período de estudo e não somente no período chuvoso. Em macacos-aranha também foi observado que depois da fusão dos subgrupos (grupos maiores) a distância diária percorrida aumenta (Asensio et al., 2009).

As distâncias entre os dois subgrupos ao longo de todo o dia, também foram influenciadas pela sazonalidade, sendo maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos. Contudo, as distâncias entre subgrupos estavam correlacionadas negativamente com o tamanho dos subgrupos, ou seja, se distância entre eles era menor no início do dia, o tamanho do subgrupo aumenta, provavelmente pela possibilidade de fusão dos subgrupos.

Aqui nós observamos como a dificuldade de coletar dados simultaneamente pode gerar resultados diferentes. O número de subgrupos observados ao longo de um

dia pode trazer informações importantes sobre o uso do espaço de muriquis. E talvez a pequena amostra ao observar dois subgrupos ao longo do dia possa ter modificado alguns resultados observados em todas as amostras, mas podem trazer novas perspectivas para análises espaciais dos subgrupos. Observar os efeitos da dinâmica de fissão-fusão na formação dos subgrupos e comparar com padrões espaciais, tais como distâncias diárias percorridas e distância entre subgrupos é pouco estudada. Nosso estudo pode servir de comparação e aumentar o entendimento de como fatores ecológicos e sociais influenciam na distribuição espacial de espécies.

Conclusão

Neste estudo demonstramos como um grupo de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na RPPN – Feliciano Miguel Abdala, um fragmento de Mata Atlântica em Minas Gerais, Brasil, ajusta seus padrões espaciais, como as distâncias diárias percorridas e a distância entre subgrupos de acordo com influências do ambiente, como a sazonalidade, que influenciou o tamanho e a composição dos subgrupos através da dinâmica de fissão-fusão.

O grupo se dividiu em subgrupos de vários tamanhos, influenciados pela sazonalidade, que foram maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos. Além disso, o tamanho dos subgrupos só influenciou as distâncias diárias percorridas no período chuvoso.

Apesar das distâncias diárias percorridas serem maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos, o aumento da proporção de fêmeas no subgrupo nos meses secos fez com que as distâncias diárias percorridas aumentassem e quando a proporção de machos era maior, as distâncias diárias percorridas eram menores.

As distâncias entre os subgrupos também foram influenciadas pela sazonalidade, e foram significativamente maiores nos meses secos do que nos meses chuvosos. Porém, as distâncias entre subgrupos não estavam correlacionadas com o tamanho e composição dos subgrupos, e nem com as distâncias diárias percorridas nem quando separados pela sazonalidade, provavelmente talvez pela capacidade de balancear os custos de forrageamento.

Por fim, observar dois subgrupos simultaneamente ao longo de todo o dia, indicou a importância da coleta de dados, porque quando separamos as amostras de duas maneiras diferentes, para algumas análises os resultados foram próximos aos

encontrados tanto em uma análise quanto na outra, o que pode melhorar a acurácia nas análises, ou por outro lado, indicar o contrário.

Acompanhar dois subgrupos ao longo de todo dia mostrou que as distâncias diárias percorridas aumentaram com o tamanho do subgrupo e não variaram com composição dos subgrupos. Contudo, as distâncias entre os dois subgrupos estavam correlacionadas negativamente com o tamanho dos subgrupos e a proporção de fêmeas nos meses chuvosos e positivamente a proporção de machos no subgrupo no mesmo período.

Quanto menor as distâncias entre os subgrupos no início do dia maiores distâncias diárias percorridas, efeito da possível competição pelo aumento de indivíduos forrageando próximos. Futuras análises acompanhando dois subgrupos ao longo de todo o dia serão necessárias para indicar a melhor forma de estudar os efeitos dos subgrupos no uso do espaço.

Referências

- Aguilar-Melo, A. R., Calmé, S., Smith-Aguilar, S. E., & Ramos-Fernandez, G. (2018). Fission–fusion dynamics as a temporally and spatially flexible behavioral strategy in spider monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(9), 150.
- Asensio, N., Korstjens, A. H., & Aureli, F. (2009). Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: A multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 649-659.
- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2015). Quality and overlap of individual core areas are related to group tenure in female spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 77(7), 777-785.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., & et al. (2008). Fission–fusion dynamics. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Asensio, N., & Lusseau, D. (2012). What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, 23(6), 1308-1315.
- Boesch, C. (1996). Social grouping in Tai chimpanzees. In McGrew, W. C., Marchant, L. Nishida, T., editors. *Great ape societies*, New York: Cambridge University Press, 101-113.
- Boubli, J. P., Couto-Santos, F. R., & Strier, K. B. (2011). Structure and floristic composition of one of the last forest fragments containing the critically endangered northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates). *Ecotropica*, 17, 53-69.
- Braun, A., Walsdorff, T., Fraser, O. N., & Bugnyar, T. (2012). Socialized subgroups in a temporary stable raven flock? *Journal of Ornithology*, 153 (Supp 1), 97-104.

- Carbone, C., Cowlshaw, G., Isaac, N. J. B., & Rowcliffe, J. M. (2005). How far do animals go? Determinants of day range in mammals. *The American Naturalist*, 165 (2), 290-297.
- Chapman, C. A. (1990). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 409-414.
- Chapman, C. A., White, F. I., & Wrangham, R. W. (1993). Defining subgroup size in fission-fusion societies. *Folia Primatologica*, 63, 31-34.
- Chapman, C. A., Wrangham, R. W., & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Interdemic variation in mixed-species association patterns: Common diurnal primates of Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(3), 129-139.
- Coles, R. C., Lee, P. C. & Talebi, M. (2012). Fission–fusion dynamics in southern muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in continuous Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*, 33, 93-114.
<https://doi.org/10.1007/s10764-011-9555-2>
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. (2000). The bottlenose dolphin, *Tursiops* spp.: Social relationships in a fission-fusion society. In *Cetacean societies: Field studies of whales and dolphins*, ed. Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P. and Whitehead, H. Chicago: University of Chicago Press, 91-126.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology* 24 (2), 209- 221.
- Doran, D. (1997). Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 18, 183-206.
- Ellis, K., & Di Fiore, A. (2019). Variation in space use and social cohesion within and between four groups of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in relation to fruit availability and mating opportunities at the Tiputini Biodiversity Station, Ecuador. In *Movement ecology of Neotropical Forest mammals*, 141-171. Springer, Cham.
- ESRI. (2012). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: *Environmental Systems Research Institute*.
- Garland, T., Jr. (1983). Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *American Naturalist*, 121, 571-587.
- Hartwell, K. S., Notman, H., & Pavelka, M. S. (2018). Seasonal and sex differences in the fission–fusion dynamics of spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in Belize. *Primates*, 59(6), 531-539.

- Holekamp, K. E., Cooper, S. M., Katona, C. I., Berry, N. A., Frank, L. G. & Smale, L. (1997). Patterns of association among female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, 78, 55-64.
- Itoh, N., & Nishida, T. (2007). Chimpanzee grouping patterns and food availability in Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 48, 87-96.
- Izar, P. (2004). Female social relationship of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic Forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141, 71-99.
- Koenig, A., & Borries, C. (2012). The predictive power of socioecological models: a reconsideration of resource characteristics, agonism, and dominance hierarchies. *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*, 48, 263.
- Kronauer, D. J. C., Schoning, C., d'Ettorre, P., & Boomsma, J. J. (2010). Colony fusion and worker reproduction after queen loss in army ants. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 277(1682), 755-763.
- Lemos de Sá, R., & Strier, K. B. (1992). A preliminary comparison of forest structure and use by two isolated groups of woolly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Biotropica*, 24 (3), 455-459.
- Lima, M., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2019). Habitat use in a population of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *International Journal of Primatology*, 40(4), 470-495. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00098-7>
- Luccas, V. R. (2016). Variação temporal na coesão grupal de macacos-prego (*Sapajus nigrinus*) na Mata Atlântica. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo.
- Lynch Alfaro, J. W. (2007). Subgrouping patterns in a group of wild *Cebus apella nigrinus*. *International Journal of Primatology*, 28(2), 271-289.
- Mendes, L. S., Melo, F. R., Boubli, J. P., Dias, L. G., Strier, K. B., Pinto, L. P. S., Fagundes, V., Cosenza, B. & De Marco, P. J. (2005). Directives for the conservation of the northern muriqui, *Brachyteles hypoxanthus* (Primates, Atelidae). *Neotropical Primates*, 13, 7-18.
- Mitani, J. C., & Rodman, P. S. (1979). Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(3), 241-251.
- Mitani, J. C., Gros-Louis, J., & Manson, J. H. (1996). Number of males in primate groups: comparative tests of competing hypotheses. *American Journal of Primatology*, 38(4), 315-332.
- Mitani, J. C., Watts, D. P., & Muller, M. N. (2002). Recent developments in the study of wild chimpanzee behavior. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 11(1), 9-25.
- Nogueira, C. P. (2001). Ecologia e Comportamento das Fêmeas de Muriqui (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*, *Primates*, *Cebidae*) em Diferentes Estados Reprodutivos, na Estação Biológica de Caratinga-MG, Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.

- Ordóñez-Gómez, J. D., Santillan-Doherty, A. M., & Hammerschmidt, K. (2019). Acoustic variation of spider monkey (*Ateles geoffroyi*) contact calls is related to caller isolation and affects listeners responses. *PLoS One*, 14(4), e0213914.
- Possamai, C. B., Young, R. J., de Oliveira, R. C., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2005). Age-related variation in copulations of male northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Folia Primatologica*, 76(1), 33-36.
- Pinacho Guendulain, B. (2010). Patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán. PhD. Thesis IPN, CIIDIR Unidad Oaxaca.
- Printes, R. C. & Strier, K. B. (1999). Behavioral correlates of dispersal in female muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 20(6), 941-960.
- Ramos-Fernández, G., & Ayala-Orozco, B. (2003). Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, Mexico. In *Primates in fragments*, 191-209. Springer, Boston, MA.
- Raño, M., Kowalewski, M. M., Cerezo, A. M., & Garber, P. A. (2016). Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *American Journal of Primatology*, 78, 825-837.
- Rímoli, A. O. (1998). Desenvolvimento comportamental do Muriqui (*Brachyteles arachnoides*) na Estação Ecológica de Caratinga, Minas Gerais. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Shimooka, Y. (2005). Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. *International Journal of Primatology*, 26(2), 385-406.
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76(3), 619-636.
- Smith-Aguilar, S. E., Ramos-Fernández, G., & Getz, W. M. (2016). Seasonal changes in socio-spatial structure in a group of free-living spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PloS One*, 11(6), e0157228.
- Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1998). Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, 19, 313-324.
- Strier, K. B. (1986). The behavior and ecology of the woolly spider monkey or muriqui (*Brachyteles arachnoids*, E. Geoffroy, 1806). *Ph.D. thesis*, Harvard University, Cambridge.
- Strier, K. B. (1987). Ranging behavior of woolly spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 8, 575-591.
- Strier, K.B. (1990). New world primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 11, 7-19.
- Strier, K. B. (1991). Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 23, 113-126.

- Strier, K. B. (1992). Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4), 515-524.
- Strier, K. B. (2009). Niche expansion and terrestriality in an arboreal primate. *NSF funded grant proposal*.
- Strier, K. B. (2017). *Primate Behavioral Ecology*. 5th edition Prentice Hall, New Jersey
- Strier, K. B., (2018). Manual do Projeto Muriqui de Caratinga. Versão 3. Caratinga, Minas Gerais, Brasil.
- Strier, K. B., & Mendes, S. L. (2012). The northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*): lessons on behavioral plasticity and population dynamics from a critically endangered species. *Long-term field studies of primates*, 125-140.
- Strier, K. B., & Ziegler, T. E. (1997). Behavioral and endocrine characteristics of the reproductive cycle in wild muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *American Journal of Primatology*, 42(4), 299-310.
- Strier, K. B., & Ziegler, T. E. (2000). Lack of pubertal influences on female dispersal in muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Animal Behaviour*, 59(4), 849-860.
- Strier, K. B., Mendes, S. L., & Santos, R. R. (2001). Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 55(2), 87-100.
- Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J., & Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure in one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 14, 513-526.
- Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B., & Mendes, S. L. (2006). Population demography of Northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga / Reserva Particular do Patrimônio Natural - Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 130(2), 227-237.
- Strier, K. B., Possamai, C. B., Tabacow, F. P., Pissinatti, A., Lanna, A. M., Melo, F. R. et al., (2017). Demographic monitoring of wild muriqui populations: criteria for defining priority areas and monitoring intensity. *PLoS One*, 12(12), e0188922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188922>
- Symington M.M. (1990). Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11, 47-61. <https://doi.org/10.1007/BF02193695>
- Tabacow, F. P., Nery, M. S., Melo, F. R., Ferreira, A. I., Lessa, G., & Strier, K. B. (2021). Demographic effects of the translocation of a female northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*) in an Atlantic Forest fragment in Minas Gerais, Brazil. *Primate Conservation*, 35.
- Tokuda, M., Boubli, J. P., Mourthé, I. M. C., Izar, P., Possamai, C. B., & Strier, K. B. (2014). Males follow females during fissioning of a group of northern muriquis. *American Journal of Primatology*, 76(6), 529.

- Tolentino, K., Roper, J. J., Passos, F. C., & Strier, K. B. (2008). Mother–offspring associations in northern muriquis, *Brachyteles hypoxanthus*. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(3), 301-305.
- Valero A. Byrne R. W. (2007). Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: to travel routes reflect planning? *Animal cognition*, 10(3), 305-315.
- Van Belle, S., & Estrada, A. (2008). Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta Pigra*). *American Journal of Primatology*, 70, 613-619.
- Wallace, R. B. (2008). Towing the party line: territoriality, risky boundaries and male group size in spider monkey fission–fusion societies. *American Journal of Primatology*, 70(3), 271-281.
- Williams, J.M., Liu, H. Y., & Pusey, A. E. (2002). Costs and benefits of grouping for female chimpanzees at Gombe. In: Boesch C, Hohmann G, Marchant LF (eds.) *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*. Cambridge University Press, New York, 192-203.
- Willis, C. K. R., & Brigham, R. M. (2004). Roost switching, roost sharing, and spatial cohesion: forest-dwelling big brown bats (*Eptesicus fuscus*) conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour*, 68(3), 495-505.
- Wiszniewski, J., Allen, S. J., & Möller, L. M. (2009). Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 77(6), 1449-1457.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz W. M. (2005). The socioecology of elephants: analysis of processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69 (6), 1357-1371.
- Wrangham, R. (1979). On the evolution of ape social systems. *Social Science Information*, 18(3), 336-368.
- Wrangham, R.W. (2000). Why are male chimpanzees more gregarious than mothers? A scramble competition hypothesis. In: Kappeler P. M. (ed.) *Studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys, and apes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 248–258.

Apêndice capítulo 1

Subgrupos simultâneos ao longo do dia

Nos subgrupos acompanhados ao longo do dia o tamanho dos subgrupos variou de 6 – 55 indivíduos (média $\pm$ dp = 32 ± 12 , mediana = 32, n = 44, Tabela 2), quando comparado a todas as amostras, o número mínimo de indivíduos nos subgrupos aumentou e o número máximo diminuiu. Os subgrupos foram maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos (Mann Whitney U = 45, $n_1 = 24$, $n_2 = 20$, $p < 0.0001$).

Tabela 2. Variação no tamanho dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos observados (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD).

Tamanho do subgrupo	TSO		SLD	
	variação mínima – máxima	média $\pm$ dp indivíduos, mediana, N	variação mínima – máxima	média $\pm$ dp indivíduos, mediana, N
Período de estudo	1 - 58	31 ± 12 , mediana = 30, n = 124	6 - 55	32 ± 12 , mediana = 32, n = 44
Meses chuvosos	1 - 58	36 ± 12 , mediana = 35, n = 47	25 - 55	41 ± 8, mediana = 41, n = 20
Meses secos	6 - 55	27 ± 10 , mediana = 26, n = 77	6 - 47	25 ± 9 , mediana = 24, n = 24

A composição dos subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia diminuiu a porcentagem de subgrupos com todos os indivíduos machos (0.88 % dos subgrupos com todos os membros conhecidos) a todas fêmeas (0.44 % dos subgrupos) e aumentou a classe de subgrupos com sexo misto (98.7 % dos subgrupos). A proporção não variou significativamente com a sazonalidade, em relação ao tamanho do subgrupo para os machos (Mann Whitney U = 175, $n_1 = 20$, $n_2 = 24$, $p = 0.125$) e para as fêmeas (Mann Whitney U = 199.5, $n_1 = 20$, $n_2 = 24$, $p = 0.339$).

A proporção de machos não estava correlacionada com o tamanho do grupo nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.2672$, n = 20, $p = 0.2547$) e nos meses secos (Spearman $r_s = -0.2375$, n = 24, $p = 0.2638$). A proporção de fêmeas não estava correlacionada com o tamanho do grupo nos meses chuvosos (Spearman $r_s = -0.3986$, n = 20, $p = 0.0816$) e nos meses secos (Spearman $r_s = 0.3344$, n = 24, $p = 0.1102$).

Tabela 3. Variação na composição dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD).

Composição do subgrupo	TSO		SLD	
	variação mínima - máxima, (média $\pm$ dp indivíduos, mediana, n)		variação mínima - máxima, (média $\pm$ dp indivíduos, mediana, n)	
	machos	fêmeas	machos	fêmeas
Período de estudo	0 – 27 (16 $\pm$ 8, mediana = 20, n = 124)	0 – 32 (15 $\pm$ 9, mediana = 15, n = 124)	0 – 26 (15 $\pm$ 9, mediana = 19, n = 44)	0 – 32 (17 $\pm$ 10, mediana = 17, n = 44)
Meses chuvosos	0 – 26 (18 $\pm$ 8, mediana = 20, n = 47)	1 – 32 (18 $\pm$ 10, mediana = 21, n = 47)	3 – 26 (18 $\pm$ 8, mediana = 22, n = 20)	11 – 32 (23 $\pm$ 6, mediana = 23, n = 20)
Meses secos	0 – 26 (14 $\pm$ 9, mediana = 18, n = 77)	0 – 30 (13 $\pm$ 9, mediana = 12, n = 77)	0 – 24 (13 $\pm$ 8, mediana = 14, n = 24)	0 – 30 (12 $\pm$ 9, mediana = 12, n = 24)

Distâncias diárias percorridas

A distância diária percorrida registradas neste estudo pelos subgrupos do grupo Matão observados simultaneamente ao longo do dia variaram de 148 - 2512 metros (média $\pm$ dp = 1101 + 481, mediana = 1076, n = 44, Figura 5), e foram maiores nos meses chuvosos do que nos meses secos (Mann Whitney U = 114.5, n_1 = 20, n_2 = 24, p = 0.0031). Comparações das distâncias diárias percorridas nos subgrupos observados simultaneamente ao longo de todo o dia, revelaram que subgrupos maiores viajaram mais do que subgrupos menores nos mesmos dias (teste de Wilcoxon de DPL para pares de subgrupos, Z = 5.7767, n = 44, p = < 0.0001).

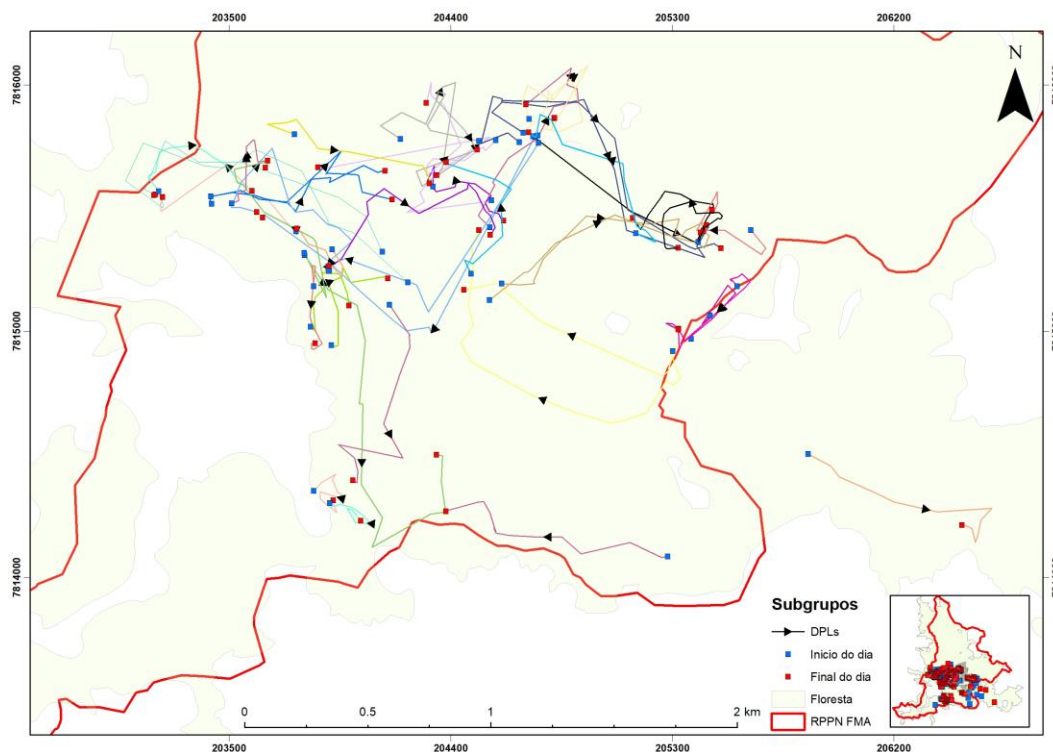


Figura 5. Mapa das distâncias diárias percorridas de subgrupos (grupo Matão) de muriqui-do-norte em subgrupos observados simultaneamente ao longo de todo o dia na RPPN-FMA, Minas Gerais, Brasil entre agosto de 2010 a julho de 2011.

Ao comparar as distâncias diárias percorridas dos subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia com todos os subgrupos observados nos meses chuvosos observamos que o tamanho mínimo das distâncias diárias percorridas foi mais que o dobro (Tabela 4).

Tabela 4. Variação na distância diária percorrida dos subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos observados (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD).

Distância diária percorrida	TSO		SLD	
	variação mínima - máxima	média $\pm$ dp metros, mediana, n	variação mínima - máxima	média $\pm$ dp metros, mediana, n
Período de estudo	148 - 2512	1094 $\pm$ 409, mediana = 1068, n = 124	148 - 2512	1100 $\pm$ 481, mediana = 1076, n = 44
Meses chuvosos	254 - 2512	1249 $\pm$ 455, mediana = 1209, n = 47	666 - 2512	1358 $\pm$ 515, mediana = 1334, n = 20
Meses secos	148 - 1983	999 $\pm$ 349, mediana = 1020, n = 77	148 - 1584	886 $\pm$ 328, mediana = 914, n = 24

Nos subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia, as distâncias diárias percorridas registradas estavam correlacionadas com o tamanho dos subgrupos em todo o período de estudo (Spearman $r_s = 0.353$, $n = 44$, $p = 0.0185$). As distâncias diárias percorridas não variaram com o tamanho dos subgrupos nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.0098$, $n = 20$, $p = 0.9673$), e também não variou com os meses secos (Spearman $r_s = 0.206$, $n = 24$, $p = 0.3335$).

As distâncias diárias percorridas em todo o período de estudo também não variaram com a proporção de machos (Spearman $r_s = -0.1851$, $n = 44$, $p = 0.2288$) e nem com a proporção de fêmeas (Spearman $r_s = 0.1866$, $n = 44$, $p = 0.2251$). E também não foram significativas em relação a composição dos subgrupos quando separados pela sazonalidade, para a proporção de machos (meses chuvosos: Spearman $r_s = -0.125$, $n = 20$, $p = 0.599$ e meses secos: Spearman $r_s = -0.101$, $n = 24$, $p = 0.637$) e para a proporção de fêmeas (meses chuvosos: Spearman $r_s = 0.104$, $n = 20$, $p = 0.661$ e meses secos: Spearman $r_s = 0.247$, $n = 24$, $p = 0.244$).

Distância entre subgrupos

Nos 44 subgrupos, foi possível medir a distância entre os subgrupos no início do dia em 17 deles, excluimos 22 amostras para evitar o viés das distâncias repetidas (o subgrupo com menos horas de observação) 5 subgrupos encontrados a < 50 metros um do outro, e a variação entre as distâncias entre dois subgrupos observados ao longo de todo o dia foi em média $\pm dp = 709 \pm 699$ metros (mediana = 541, $n = 17$, Tabela 5). As distâncias entre os subgrupos observados ao longo de todo o dia variaram significativamente com a sazonalidade, sendo maiores nos meses secos do que nos meses chuvosos, Mann Whitney $U = 8$, $n_1 = 5$, $n_2 = 12$, $p = 0.0204$.

Tabela 5. Variação na distância entre os subgrupos observados durante o período de estudo (agosto de 2010 a julho de 2011), nos meses chuvosos e meses secos entre todos os subgrupos (TSO) e os subgrupos observados simultaneamente ao longo do dia (SLD).

Distância entre subgrupos	TSO		SLD	
	variação mínima - máxima	média $\pm$ dp metros, mediana, n	variação mínima - máxima	média $\pm$ dp metros, mediana, n
Período de estudo	77 - 2108	597 $\pm$ 554, mediana = 400, n = 64	77 - 2108	709 $\pm$ 659, mediana = 541, n = 17
Meses chuvosos	77 - 954	326 $\pm$ 283, mediana = 190, n = 23	77 - 319	157 $\pm$ 97, mediana = 133, n = 5
Meses secos	80 - 2108	749 $\pm$ 611, mediana = 663, n = 41	80 - 2108	939 $\pm$ 672, mediana = 863, n = 12

As distâncias entre os subgrupos ao longo de todo o dia durante todo o período de estudo estavam correlacionadas negativamente com o tamanho dos subgrupos (Spearman $r_s = -0.494$, $n = 17$, $p = 0.043$), porém não foram significativas em relação ao tamanho dos subgrupos quando separados pela sazonalidade nos períodos secos (Spearman $r_s = -0.091$, $n = 12$, $p = 0.778$), nem nos chuvosos (Spearman $r_s = -0.4$, $n = 5$, $p = 0.504$).

Encontramos correlação negativa entre a distância entre os subgrupos e a proporção de fêmeas em todo o período de estudo (Spearman $r_s = -0.518$, $n = 17$, $p = 0.032$) e não foi significativamente correlacionado com a proporção de machos (Spearman $r_s = 0.448$, $n = 17$, $p = 0.070$). Separados pela sazonalidade, a distância entre os subgrupos estava correlacionado negativamente a proporção de fêmeas nos meses chuvosos (Spearman $r_s = -0.974$, $n = 5$, $p = 0.0048$) e não nos meses secos (Spearman $r_s = -0.305$, $n = 12$, $p = 0.334$). Já a distância entre os subgrupos foram positivamente significativas para a proporção de machos nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 1$, $n = 5$, $p = < 0.0001$), e não foram significativas nos meses secos (Spearman $r_s = 0.146$, $n = 12$, $p = 0.648$), nem com a proporção de fêmeas no subgrupo

As distâncias entre os subgrupos estavam correlacionadas negativamente com as distâncias diárias percorridas em todo o período de estudo (Spearman $r_s = -0.5015$, $n = 17$, $p = 0.0402$), quanto menor as distâncias entre os subgrupos no início do dia maiores distâncias diárias percorridas. As distâncias entre subgrupos estavam

correlacionadas negativamente em relação a distâncias diárias percorridas quando separados pela sazonalidade, nos meses secos (Spearman $r_s = -0.7110$, $n = 12$, $p = 0.0095$). Não houve correlação entre as distâncias entre os subgrupos e as distâncias diárias percorridas nos meses chuvosos (Spearman $r_s = 0.1000$, $n = 5$, $p = 0.8729$).

Capítulo 2

Efeitos demográficos no uso do espaço no muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)

Lima, M.¹ and Strier, K. B.^{1,2}.

- 1- Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Espírito Santo, Departamento de Ciências Biológicas, Vitória, ES, Brasil
- 2- University of Wisconsin-Madison, Department of Anthropology, WI, USA

Resumo

Variações ao longo do tempo na demografia das populações de primatas podem influenciar como o espaço disponível é utilizado. Analisamos o uso do espaço de cinco grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*), na Reserva Particular do Patrimônio Natural - Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), um fragmento de floresta Atlântica de 957 ha em Caratinga, Minas Gerais, Brasil, entre agosto de 2017 a julho de 2018 quando a população reduziu, e comparamos os resultados encontrados quando a população era maior (agosto de 2010 a julho de 2013). Durante o período deste estudo, os cinco grupos de muriquis usaram 771 ha deste fragmento, ou seja 12% a menos do que observado anteriormente, com uma redução de 35.8% do uso fora da área da reserva. As áreas de uso dos grupos variaram de 145 a 323 ha, e também foram entre 2.7% a 32,5% menores do que observado antes. O maior grupo (Matão) reduziu sua área de uso em 20.4% quando comparado aos estudos anteriores, já o grupo M2 reduziu 32,5% da sua área de uso. Os grupos Nadir e Jaó também reduziram em tamanho, contudo aumentaram o tamanho das suas áreas de uso em 3.6% no grupo Jaó e 11% no grupo Nadir. O grupo Nancy's que surgiu da fissão do grupo Matão, é o menor grupo da população, porém apresentou uma das maiores áreas de uso (231 ha), talvez por usar parte da sua área de uso antes da fissão e agora sobrepor sua área de uso com outros 3 grupos. O tamanho da área nuclear no maior grupo (Matão) não foi influenciado pela redução no número de indivíduos, mantendo-se estável com 76 hectares, porém nos outros grupos houve um aumento. As sobreposições de área de uso e nucleares entre todos grupos diminuiu ou não ocorreu, porém foi considerada moderada entre Matão e Nancy's mesmo depois de alguns anos. Adicionalmente, as mudanças nos tamanhos dos grupos não tiveram influência nas distâncias diárias percorridas pelos grupos, nos dias com mínimo de 8 horas (N=126) de monitoramento. Acompanhar os padrões de uso do espaço a longo prazo após mudanças demográficas pode proporcionar uma melhor compreensão do uso do espaço em outras populações e outras espécies.

Palavras chaves: Variação demográfica, uso do espaço, área nuclear, distância diária percorrida, sobreposição de áreas.

Abstract

Temporal variation in the demography of primate populations can influence how available space is used. We analyzed the space use by five groups of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*), at the Private Natural Heritage Reserve - Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), an Atlantic Forest fragment of 957 ha in Minas Gerais, and compared the results to those from the same population when it was bigger (August 2010 to July 2013). During the period of this study, the five groups of muriquis used 771 ha of this fragment, 12% less than previously observed, with a 35.8% reduction in use outside the area of the reserve. The home ranges of the groups ranged from 145 to 323 ha, and were also between 2.7% to 32.5% smaller than previously observed. The largest group (Matão) reduced its home range by 20.4%, while the M2 group reduced its home range by 32.5%. However, the Nadir and Jaó groups, which were also smaller in size, had 11% and 3.6% larger home ranges, respectively. The Nancy's group was the smallest group in the population, but it had one of the largest home ranges (231 ha), possibly because it shares the same area of use as its members did before their fission from the Matão group and it overlaps its area of use with 3 other groups. The size of the core area in the largest group (Matão) was not influenced by the reduction in the number of individuals, remaining stable at 76 ha, but in the other groups there was an increase. Home range and core area overlaps among all groups were small or did not occur, however the Matão group and its daughter group (Nancy's) had moderate overlap even a few years after the fission. Changes in group sizes had no influence on the daily path lengths of any groups on days with a minimum of 8 hours of observation (N=126). Tracking long-term space use patterns after demographic changes can provide a better understanding of space use in other populations of variable size, as well as in other species.

Keywords: Demographic variation, space use, core area, daily path lengths, overlapping areas.

Introdução

Os primatas são excelentes modelos para explorar as diferentes formas do uso do espaço, pois apresentam grande variação no tamanho corporal, história de vida e estratégias ecológicas (Pearce et al., 2013). Além disso, são muito bem estudados, de modo que existe uma riqueza de conhecimento sobre os padrões de uso do espaço (Altmann, 1974; Agostini et al., 2010), incluindo uma grande quantidade de dados comparativos (Harcourt, 2006; Mitani & Rodman, 1979; Pearce et al., 2013).

O ritmo acelerado das mudanças ecológicas nos habitats e nas populações de primatas fez com que a nossa atenção se concentrasse na flexibilidade comportamental da população e de grupos, que reflete as respostas aos desafios ambientais (Kappeler et al., 2013; Strier, 2017). A flexibilidade comportamental sempre envolve uma resposta aos estímulos externos e, sempre tem um componente temporal que permite comparações de comportamentos antes e depois (Strier, 2017), ou durante os períodos nos quais os habitats e densidades populacionais foram alterados (por exemplo, muriquis: Strier & Mendes 2012; orangotangos: Russon et al., 2015).

Neste sentido, dados demográficos de longo prazo são fundamentais em estudos ecológicos (Strier, 2017, 2021), pois fornecem informações sobre a relação entre os indivíduos, dinâmicas intergrupais e como variáveis ambientais podem afetar a sobrevivência e a reprodução (Altmann & Altmann, 1979; Alberts & Altmann, 2003). Também podem distinguir flutuações anormais, que são sinais de alerta de aumento de riscos para populações isoladas (Lacy, 1993; Strier et al., 2006). Além de avaliar e documentar por exemplo, em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) como o comportamento e a população tem mudado ao longo do tempo (Strier, 2019, 2021).

Entretanto, poucos estudos examinaram em vertebrados de vida longa os efeitos nas taxas demográficas das mudanças climáticas em regiões tropicais, onde residem muitas espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (Campos et al., 2017). Efeitos, como o aumento de temperatura e secas na vegetação local podem diminuir a sobrevivência de espécies a longo prazo, isso porque algumas áreas podem ser mais ou menos adequadas conforme a temperatura, precipitação e padrões de sazonalidade (Campos et al., 2017; Ingberman et al., 2016; Melo et al., 2016; Strier et al., 2017; Strier, 2021).

Muitas viroses também podem representar uma grande ameaça para os primatas, podendo gerar inclusive o declínio de populações em vida livre (Strier et al., 2019), contudo, as doenças não foram reconhecidas como grandes ameaças à conservação de primatas até recentemente (Bicca-Marques et al., 2021). Surtos de doenças como a febre amarela na América do Sul (Bicca-Marques et al., 2017; Strier et al., 2019) reforçam a necessidade de monitorar a saúde de populações selvagens e estudar o impacto das doenças a longo prazo.

Estudos que permitem comparar o uso do espaço por vários anos e correlacioná-los com mudanças ambientais ou demográficas tem encontrado relação entre o tamanho dos grupos e a áreas de uso (gorilas das montanhas: *Gorilla beringei beringei*, Caillaud et al., 2014; macacos-prego: *Sapajus nigritus*, Di Bitetti, 2001; muriquis-do-norte: *Brachyteles hypoxanthus*, Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019), onde grupos maiores tem maiores áreas de uso. A densidade populacional também pode influenciar o uso do espaço, como acontece em bugios vermelhos (*Alouatta seniculus*), quando as densidades são baixas, as áreas de uso são maiores, e onde a densidade aumenta a área de uso pode diminuir, ambos relacionados à possibilidade de encontros intergrupais (Palacios & Rodrigues, 2001, Gomez-Posada et al., 2007, Ostro et al., 1999).

Um ótimo exemplo sobre demografia influenciando o uso do espaço é a população de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) da Reserva Particular do Patrimônio Natural - Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), em Minas Gerais, que vem sendo estudada desde 1983 (Strier, 2021). Nos primeiros anos de estudo desta população ainda existia uma área considerável da mata que os muriquis não utilizavam e, portanto, era esperado que os muriquis expandissem o uso para essas áreas com o crescimento populacional (Strier et al., 1993). Entre 2010 e 2013 esta população usava 878 hectares da mata incluindo partes fora dos limites da Reserva de 957 hectares (Lima et al., 2021), e estava próximo ao maior número de indivíduos, com um aumento do tamanho da população de quase sete vezes, chegando em dezembro de 2015 a 356 indivíduos divididos em 5 grupos sociais mistos (Strier, 2021).

Estudos anteriores indicaram que o maior grupo tinha a maior área de uso (Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019), porém o menor dos grupos observados, teve que explorar uma maior área de uso relativa ao tamanho do grupo para compensar a pobre qualidade do habitat onde ele está localizado, além disso, todos os grupos

sobrepõem sua área de uso com a área de uso ou área nuclear de outros grupos (Lima et al., 2019). Já as distâncias diárias percorridas não têm sido influenciadas pelo tamanho dos grupos (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019; Lima et al., in prep. Capítulo 1).

Recentemente, o declínio da população ao longo de anos consecutivos pode estar relacionado a dois eventos estocásticos distintos. Primeiro, os anos de seca severa de 2014 e 2015, que pode ter influenciado a disponibilidade de recursos necessários para a manutenção dos grupos (Strier et al., 2019; Strier 2021). Em segundo, se intensificado pela epizootia de febre amarela na Mata Atlântica do sudeste brasileiro de 2016 a 2018 e que foi responsável pela mortalidade em larga escala de primatas não humanos e reduziu a população de várias espécies em muitos fragmentos (Mendes, 2018; Strier et al., 2019), incluindo o bugio (*Alouatta guariba*), o macaco-prego (*Sapajus nigritus*), o sagui-da-serra (*Callithrix flaviceps*) (Possamai et al., in prep.), o mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*: Dietz et al., 2019) o muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*: Strier et al., 2019) e o guigó (*Callicebus nigrifrons*: Berthet et al., 2021).

Neste capítulo, devido ao monitoramento sistemático de quase 40 anos, avaliamos se o uso do espaço de muriquis-do-norte é flexível e responde ao declínio populacional (Strier, 2021). Com o objetivo de explorar como a redução populacional pode alterar o uso do espaço, fornecemos dados recentes sobre o tamanho da área de vida e áreas nucleares, sobreposição de áreas e distâncias diárias percorridas para 5 grupos sociais de muriquis-do-norte.

Nossa hipótese é que, como em trabalhos anteriores (Dias & Strier, 2003; Lima et al., 2019), o grupo maior deve possuir a maior área de uso e área nuclear do que os outros grupos. Previmos que a população pode se adaptar à nova realidade alterando o modo de usar o espaço, reduzindo as suas áreas de uso e nucleares (home ranges e core areas), a sobreposição de áreas e até suas distâncias diárias percorridas, devido ao menor número de indivíduos nos grupos. Uma hipótese alternativa é que, quando as densidades populacionais são altas, áreas de uso são menores, devido a menor disponibilidade de alimentos e maiores chances de encontros com grupos vizinhos (Ostro et al., 1999). Neste caso, nossa predição é que com a população de muriquis menor, áreas de uso e áreas nucleares podem aumentar devido a menor competição entre os grupos, e acarretar no aumento da sobreposição de áreas.

Materiais e Métodos

Área de estudo e população

A Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA, Figura 1), é um fragmento de 957 ha localizado no município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil (19°44'S, 41°49'W). A vegetação é classificada como Floresta Atlântica Baixo-Montana semidecídua, com um misto de floresta primária e secundária, em diferentes estágios de regeneração (Boubli et al., 2011). A média anual de chuvas durante agosto 2017 a julho 2018 foi de 1301 ± 111 mm (Strier, Projeto Muriqui de Caratinga, Comunicação pessoal).

O muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) é um primata endêmico da Mata Atlântica do sudeste do Brasil e encontra-se na categoria de espécie criticamente ameaçada de extinção pela avaliação nacional e pela IUCN (Strier et al., 2017, Melo et al., 2018). A RPPN-FMA abriga uma das populações de murequins-do-norte mais bem conhecida, devido aos estudos de longo-prazo, e todos os indivíduos da população foram habituados a presença de observadores e podem ser identificados por suas marcas faciais e outras características físicas (Strier et al., 2017).

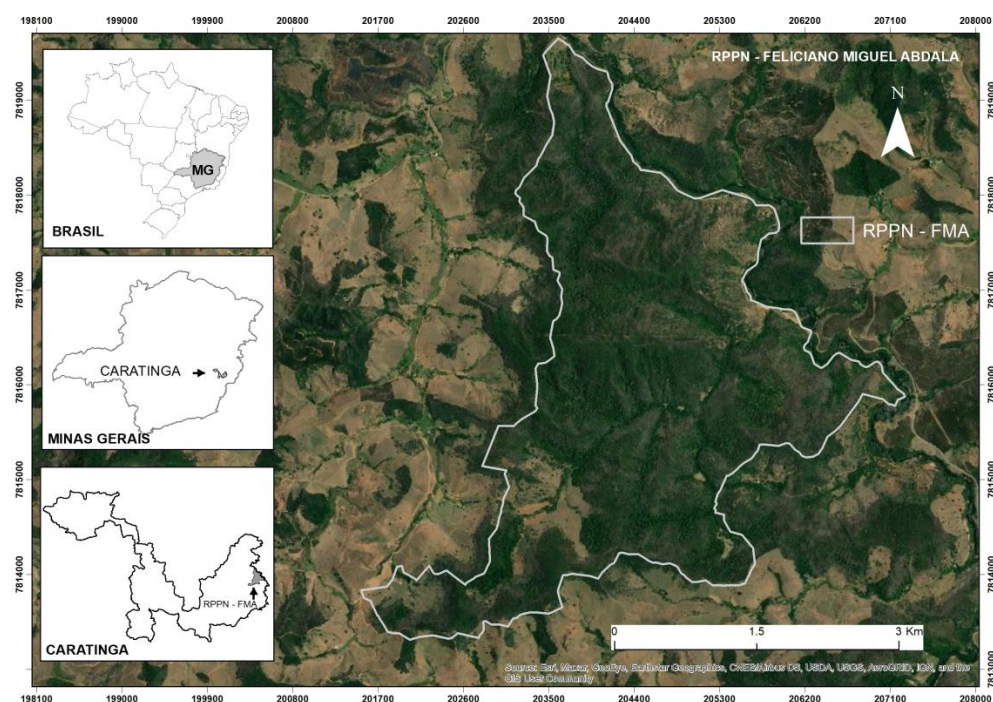


Figura 1. Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil.

Esta população vem sendo estudada desde o início dos anos 1980, quando era composta por 50 indivíduos divididos em dois grupos de sexo misto (Matão e Jaó). O grupo Jaó sofreu dois eventos de fissão distintos: o primeiro quando o grupo M2 se formou entre 1988-1991 (Strier et al., 1993), e a segunda quando o grupo Nadir estava começando a se formar em 2002 (Strier et al. 2006). Em 2013 esta população chegou a ter 355 indivíduos (Strier, 2021) que viviam em quatro grupos sociais mistos, Matão, M2, Jaó e Nadir (Lima et al., 2019).

Entre 2013 a 2017, a população aumentou e diminuiu, e no início do presente estudo em agosto 2017, a população tinha 282 indivíduos com 5 grupos (Strier, 2021; Tabela 1). O maior grupo (Matão) se dividiu em dois grupos, formando o grupo Nancy's, em 2012-2013 (Anise et al., in prep.).

Tabela 1. Número de indivíduos em cada grupo durante o período de agosto 2017 a julho 2018 em relação a anos anteriores (2010-2013). A variação no tamanho dos grupos se deve aos nascimentos, mortes e imigrações de fêmeas.

Grupos	2010 – 2011*	2011 – 2012*	2012 – 2013*	2017 – 2018
Matão	109 – 117	117 – 119	119 – 130	99 – 97
Nadir	73 – 76	76 – 79	79 – 85	50 – 48
Jaó	71 – 74	74 – 75	75 – 81	59 – 46
M2	48 – 50	50 – 52	52 – 59	(51- 52) ** – 49
Nancy's				23 – 18
Matão + Nancy's***				122 – 115
Total	301 – 317	317 – 325	325 – 355	282 – 258

Legenda: * Strier, 2021; ** M2 (julho e setembro 2017); *** Simulação grupo Matão sem fissão.

Coleta de dados

Dados comportamentais, ecológicos e demográficos dos cinco grupos que compõem a população de muriquis da RPPN-FMA foram coletados pelos pesquisadores do Projeto Muriqui de Caratinga de agosto de 2017 a julho de 2018, seguindo o mesmo protocolo desde 2010 (Strier, 2009; Strier, 2018). Neste estudo analisamos somente os dados espaciais, onde registramos a localização dos grupos a cada 30 minutos a partir da primeira visualização do dia. As coordenadas geográficas foram coletadas com GPS (Garmin 64sx), usando o sistema UTM (Universal Transverse Mercator – Zona 24K, Datum: WGS 1984).

Em 12 meses de acompanhamento da população, foram obtidos no total 6994 pontos de localização. O número de pontos de localização de cada grupo, além do

número de dias de observação de cada grupo podem ser encontrados na Tabela 2. O maior grupo (Matão) observado sistematicamente desde 1983, rotineiramente tem dois observadores que poderiam seguir diferentes subgrupos quando localizados, o que gera dados mais robustos em comparação aos outros grupos. Nós controlamos esta variação na intensidade de amostras em nossas análises, como descrito no texto a seguir.

Tabela 2. Coleta de dados de agosto 2017 a julho 2018, com dias de coleta, média mensal, ($\pm$ dp), mediana, e número de pontos de localização por grupo de *Brachyteles hypoxanthus* na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Brasil.

Grupos	Dias	Média mensal ($\pm$ dp), Mediana (dias)	Pontos de localização
Matão	289	24 ($\pm$ 4), 24	4221
M2	47	5 ($\pm$ 3), 4	433
Nadir	102	9 ($\pm$ 3), 10	712
Jaó	90	8 ($\pm$ 2), 8	719
Nancy's	85	7 ($\pm$ 3), 8	859
Total			6944

Análises espaciais

Usamos a mesma metodologia utilizada em Lima et al. (2019) para comparar os resultados encontrados após a redução na população entre 2017 e 2018, com anos anteriores (2010 a 2013). Especificamente, os dados foram analisados no R Versão 3.6.3 (R Core Team, 2020) usando o pacote adehabitatHR (Calenge, 2006), e para a confecção de mapas usamos o software ArcGis10.4 (ESRI).

Nós analisamos o uso do espaço usando a densidade do Kernel fixo, que calcula a probabilidade de um animal ou grupo ser encontrado em uma determinada área (Jacob & Rudran 2004; Seaman & Powell, 1990; White & Garrott, 1990; Worton, 1987, 1989). Os dados de localização foram usados para identificar as áreas de uso (AU, 95% pontos de localização) e áreas nucleares (AN, 50% pontos de localização) seguindo outros estudos (Laver & Kelly, 2008), além da sobreposição entre estas áreas.

Para controlar os possíveis efeitos dos diferentes tamanhos das amostras obtidas entre os grupos, fizemos 1000 simulações selecionando aleatoriamente 600 pontos de localização do total anual de cada grupo, para estimar áreas de uso e áreas

nucleares e comparamos com os resultados usando o número total de pontos coletados (Van Belle et al., 2018; Lima et al., 2019). Em um dos grupos observados (M2), tivemos que fazer simulações com 400 pontos de localização, devido ao número de pontos coletados.

Também seguindo Lima et al. (2019), usamos o índice de Minta (MI) (Minta, 1992) para verificar a fidelidade interanual das áreas de uso e áreas nucleares depois da redução da população e fissão de um dos grupos e avaliar o grau de sobreposição entre os grupos. Medimos a área dos polígonos sobrepostos para cada grupo e entre os grupos respectivamente através da fórmula:

$$MI = \frac{((\text{area } 1 \cap \text{area } 2))}{\sqrt{\text{area } 1 \times \text{area } 2}} \times 100$$

onde MI pode variar de 0 (sem sobreposição) a 100 (total sobreposição). MIs de 0 a 33 são consideradas de baixa sobreposição, de 34 a 66 moderada sobreposição, e de 67 a 100 alta sobreposição (Asensio et al., 2015; Bartlett et al., 2016; Lima et al., 2019). O índice de Minta também foi usado para calcular o grau de sobreposição entre as áreas nucleares de grupos vizinhos e também as áreas nucleares sobrepostas por áreas de uso de grupos vizinhos.

Nós calculamos as distâncias diárias percorridas (DPLs = daily path lengths) para todos os grupos usando a ferramenta Point Distance no ArcGis 10.4, que mede as distâncias entre pontos de localização. As distâncias entre pontos de localização foram coletadas do primeiro ao último avistamento de cada dia em intervalo de 30 minutos. Usamos somente dias com ≥ 16 pontos de localização que corresponde a ≥ 8 horas de observações, que são considerados dias completos (Strier, 1987; Dias & Strier, 2003). Quando a presença de dois observadores possibilitou que cada observador acompanhasse diferentes subgrupos simultaneamente, utilizou-se a média do DPL calculada para cada subgrupo (Lima et al., 2019).

No entanto, para confirmar que a variação nas DPLs não foi influenciada pelo número de horas e pontos de localização incluídas nas análises, utilizou-se o teste Qui-quadrado χ^2 para comparar a DPL média mensal observada com a DPL esperada. A distância diária percorrida esperada foi calculada a partir das médias das distâncias percorridas por hora de observação, multiplicadas pelo N máximo de horas diárias (≥ 8 horas) encontrada em qualquer DPL obtida naquele mês (Lima et al., 2019).

Análises estatísticas

As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software Biostat 5.0 e o nível de significância adotado foi $p < 0.05$. Para efeito comparativo entre os anos deste estudo foram utilizadas as médias, mínimas e máximas das áreas de uso e áreas nucleares e as médias mensais das distâncias diárias percorridas para cada ano através da aplicação do Teste não paramétrico Mann-Whitney U test.

Utilizamos o Teste Qui-quadrado χ^2 para testar se havia diferença entre os dados coletados e os dados simulados com parte dos dados para as análises do ano 2017-2018. O Teste Qui-quadrado também foi usado para ver se as distâncias diárias percorridas observadas e distâncias diária percorridas extrapoladas encontradas nos dois métodos de análise eram diferentes entre os cinco grupos.

Resultados

Áreas de uso (AU) e áreas nucleares (AN)

A população de muriquis na RPPN-FMA usou 771 hectares (ha) durante o período deste estudo, correspondendo 12% (107 ha) a menos da área total de mata do fragmento usada quando a população era maior (Figura 2). Dos 771 ha usados, 694 ha ocorreram dentro dos limites da reserva e apenas 77 ha das áreas contínuas de mata, mas que não pertencem a reserva, uma redução de 35.8 % das áreas fora da reserva desde o último estudo realizado entre 2010 até 2013.

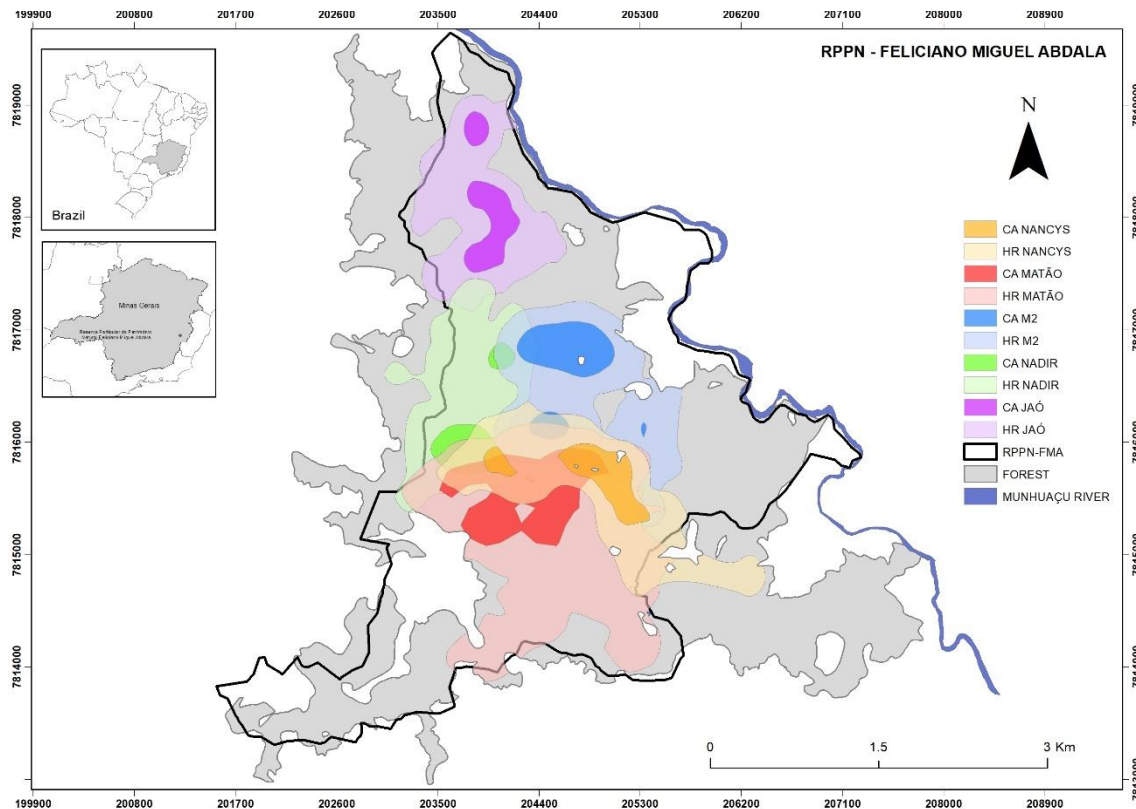


Figura 2. Área de uso (Home range = HR, cor mais clara) e área nuclear (Core area = CA, cor mais escura) de cinco grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil, durante o período de agosto 2017 a julho 2018.

Não houve diferença estatísticas entre as duas análises, todos os pontos coletados de cada grupo x simulação (400 a 600 pontos de localização) durante o período de 2017-2018 ($\chi^2 = 5.729$, $df = 5$, $P < 0.3335$) dando segurança aos resultados na análise da área de uso (Tabela 3). Usamos as áreas de uso simuladas para comparar com resultados obtidos anteriormente.

Tabela 3. Média anual da área de uso (AU) e área nuclear (AN) anual simulada e observada em hectares (ha), porcentagem da área nuclear em relação ao tamanho da área de uso e número de áreas nucleares, de *Brachyteles hypoxanthus* na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018.

Grupos	AU simulada em ha (mín-máx)	AU observada (ha)	AN simulada em ha (mín-máx)	AN observada (ha)	AN (% AU)	AN (N)
	600 pontos	Todos os pontos	600 pontos	Todos os pontos		
Matão						
2017-18	323 (296-351)	342 (4221)	76 (66-87)	75 (4221)	22% (23-25)	1
M2						
2017-18	201 (189-204) *	204(433)	40 (38-42)	38 (433)	20% (19-21)	3
NADIR						
2017-18	165 (158-170)	168 (712)	27 (24-30)	25 (712)	16% (15-18)	2
JAÓ						
2017-18	145 (138-150)	149 (719)	28 (25-29)	27 (719)	19% (18-19)	2
Nancy's						
2017-18	231 (218-239)	234 (859)	51 (48-56)	48 (859)	22% (22-23)	2
Matão + Nancy's **						
2017-18	344 (309-374)	365 (5080)	81 (70-92)	81(5080)	24% (22-25)	1

Legenda: * Simulação com 400 pontos de localização, ** Simulação grupo Matão sem fissão

Como previmos o maior grupo da população (grupo Matão) foi o que teve a maior área de uso com 323 hectares, contudo, os outros grupos não seguiram o mesmo padrão (Tabela 3). O grupo Nancy's que foi formado após a fissão do Matão era o menor grupo da população e apresentou uma área de uso de 231 ha da mata, maior que a área de uso dos grupos M2, Nadir e Jaó, que possuíam mais indivíduos. A localização da área de uso deste grupo talvez seja o motivo por ter uma área maior que os outros três, pois sobrepõem sua área com o grupo original (Matão) e com outros dois grupos (M2 e Nadir).

O número de indivíduos no grupo M2 é semelhante ao número de indivíduos dos grupos Nadir e Jaó, contudo a área de uso foi 36 ha a mais que o grupo Nadir e 56 ha no grupo Jaó, e pode estar relacionado a qualidade do habitat. O grupo Nadir teve uma área de uso maior que o grupo Jaó, que perdeu 22% dos indivíduos no mesmo período de estudo e teve a menor área de uso encontrada entre os grupos da população.

As áreas de uso dos 4 grupos analisados anteriormente, Matão, M2, Nadir e Jaó mantiveram a fidelidade ao longo dos anos (Figura 3), contudo, foram menores quando comparados aos períodos de 2010-2011 e 2011-2012 (Tabela 4). Os grupos Nadir e Jaó aumentaram suas áreas de uso em relação ao período de 2012-2013 (Tabela 4). A simulação feita com os dados do grupo Matão e Nancy's juntos, indicou que se o grupo não tivesse fissionado, a redução da área de uso estava relacionada também ao declínio populacional (Tabela 4).

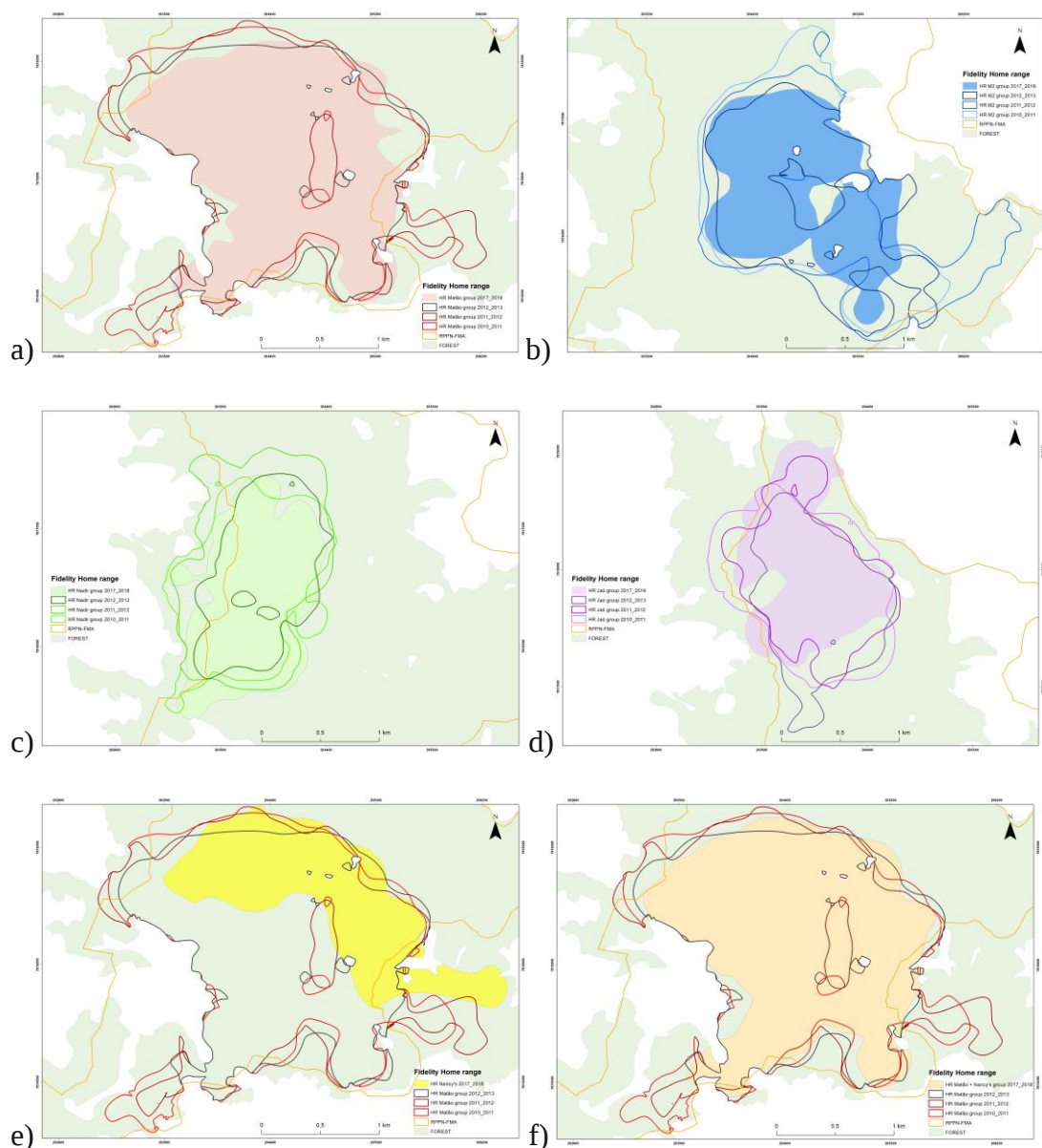


Figura 3. Mapas das áreas de uso dos grupos de muriquis-do-norte em 2017-2018 em cores sólidas em relação a anos anteriores 2010-2013 em linhas coloridas na RPPN-FMA, indicando a) Matão (vermelho), b) M2 (azul), c) Nadir (verde), d) Jaó (roxo), e) Nancy's (amarelo), f) simulação (Matão + Nancy's).

Tabela 4. Variação no tamanho de área de uso em hectares (ha) em cada grupo de muriquis-do-norte em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), na RPPN-FMA.

Grupos	Área de uso	Mann Whitney U test	
Matão			
2017-2018	323		
2010-2011	406	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2011-2012	394	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2012-2013	362	Redução	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.126
M2			
2017-2018	201		
2010-2011	284	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2011-2012	298	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2012-2013	216	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
Nadir			
2017-2018	165		
2010-2011	170	Redução	U = 2.5, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.382
2011-2012	206	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2012-2013	122	Aumento	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
Jaó			
2017-2018	145		
2010-2011	177	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2011-2012	149	Redução	U = 3, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.512
2012-2013	140	Aumento	U = 3, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.512
Matão + Nancy's			
2017-2018	344		
2010-2011	284	Redução	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.126
2011-2012	298	Redução	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.126
2012-2013	216	Redução	U = 3, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.5127

Legenda: * Resultado observados em Lima et al., 2019; ** Simulação Matão sem fissão.

As áreas nucleares encontradas em 2017-2018 variaram de acordo com cada grupo e foi 16 a 22% do tamanho das áreas de uso, e a fidelidade destas áreas já foi observada anteriormente (Figura 4). O grupo matão (maior grupo) que anteriormente possuía de 2 a 5 áreas nucleares (Figura 4a), neste estudo ficou concentrada em apenas uma grande área nuclear, talvez como resultado da fissão do grupo, mas ainda foi a maior área nuclear observada.

O grupo Nancy's (menor grupo), que surgiu desta fissão, teve duas áreas nucleares que somadas foi maior que os grupos de tamanho intermediário e estavam localizadas na região das antigas áreas nucleares do grupo original (Figura 4e). A simulação do grupo Matão + Nancy's sem fissão (Figura 4f) indicou que se os grupos não tivessem fissão também usariam apenas uma grande área nuclear localizada na região de maior fidelidade do grupo Matão.

O grupo M2 (Figura 4b) aumentou o número de áreas nucleares e as três áreas nucleares somadas foram maiores que as áreas nucleares dos grupos Nadir e Jaó. O grupo Nadir (Figura 4c) teve a menor área nuclear, anteriormente este grupo chegou a ter três áreas nucleares em 2011-2012, sendo uma que ficava em parte fora da reserva, neste estudo voltou a ter somente duas áreas nucleares dentro da reserva. O grupo Jaó que tinha apenas uma área nuclear entre os anos 2010 a 2013, foi observado em duas áreas nucleares, uma já observada anteriormente e outra nova mais ao norte da reserva (Figura 4d) e somadas foram maiores que as áreas nucleares usadas pelo grupo Nadir, que tinha a área de uso maior que a do grupo Jaó.

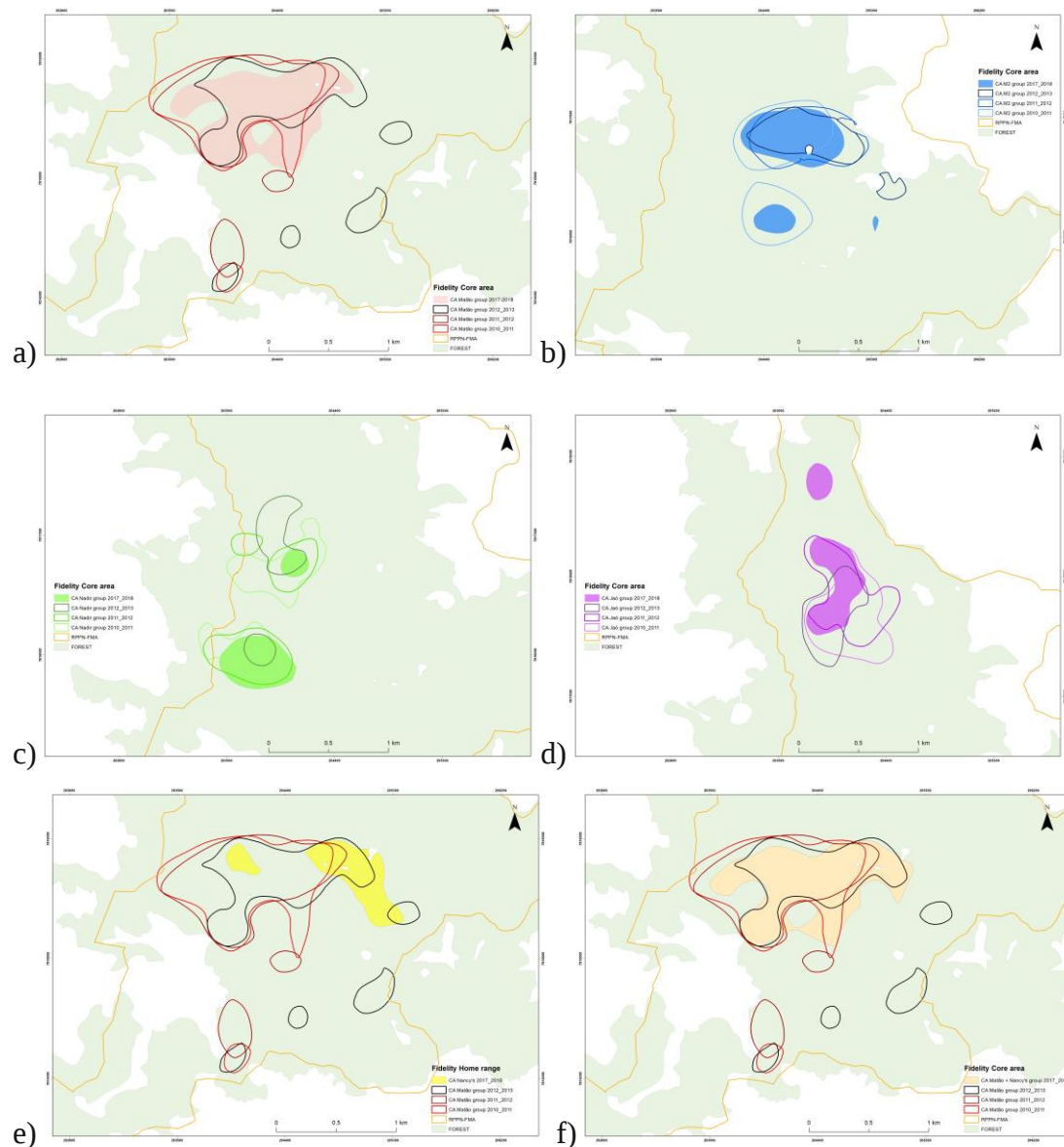


Figura 4. Mapas das áreas de uso dos grupos de muriquis-do-norte em 2017-2018 (cores solidas) em relação a anos anteriores (2010-2013, linhas coloridas) na RPPN-FMA, a) Matão (vermelho), b) M2 (azul), c) Nadir (verde), d) Jaó (roxo), e) Nancy's (amarelo) f) simulação Matão + Nancy's (laranja).

O tamanho das áreas nucleares encontradas durante o período de 2017-2018 comparadas com os resultados encontrados 2010 a 2013 (Tabela 5), reduziram em relação a 2010-2011 em todos os grupos, este período foi onde encontramos as maiores áreas nucleares. Comparando com o período seguinte, 2011-2012, o grupo M2 foi o único que aumentou a área nuclear, contudo apenas um hectare de mata. Já em relação ao encontrado em 2012-2013, áreas nucleares aumentaram em todos os grupos, inclusive na simulação com Matão não fissionado. O grupo Nancy's, surgiu

da fissão do grupo Matão, portanto não temos como comparar suas áreas nucleares entre os anos anteriores.

Tabela 5. Variação no tamanho de área nuclear em cada grupo de muriquis-do-norte em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), na RPPN-FMA.

Grupos	Área Nuclear	Mann Whitney U test	
Matão			
2017-2018	76		
2010-2011	88	Redução	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0,126
2011-2012	87	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2012-2013	75	Redução	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.126
M2			
2017-2018	40		
2010-2011	59	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2011-2012	39	Redução	U = 3.5, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.662
2012-2013	35	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
Nadir			
2017-2018	27		
2010-2011	46	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2011-2012	42	Redução	U = 0, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.0495
2012-2013	23	Aumento	U = 1, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.126
Jaó			
2017-2018	28		
2010-2011	42	Redução	U = 0, n1=3, n2=3, p = 0.0495
2011-2012	36	Redução	U = 0, n1=3, n2=3, p = 0.0495
2012-2013	26	Aumento	U = 3, n1 = 3, n2 = 3, p = 0.512
Matão + Nancy's			
2017-2018	81		
2010-2011	88	Redução	U = 3, n1=3, n2=3, p = 0.5127
2011-2012	87	Redução	U = 3, n1=3, n2=3, p = 0.5127
2012-2013	75	Redução	U = 3, n1=3, n2=3, p = 0.5127

* Resultado observados em Lima et al., 2019; ** Simulação Matão sem fissão.

Sobreposição das áreas de uso e áreas nucleares

As sobreposições das áreas de uso (Tabela 6) variaram de baixa (< 33) a moderada (34 a 66) segundo ao Índice de Minta (IM), mas foi diferente dependendo da história de cada grupo. Em 2017-2018, após da redução da população e a fissão do maior grupo (Matão) que deu origem ao grupo Nancy's, o índice de Minta indicou uma sobreposição da área de uso moderada entre esses grupos. Em contraste, os outros IMs encontrados foram consideradas baixos ou não tiveram nenhuma sobreposição.

A sobreposição de áreas nucleares entre grupos vizinhos encontrada através do índice de Minta, foi considerada baixa entre os grupos Matão, Nadir e Nancy's ou não ocorreu sobreposição, como observado nas áreas nucleares dos grupos M2 e Jaó (Tabela 6). Já a sobreposição entre as áreas de uso e áreas nucleares (Tabela 6) de grupos vizinhos também foram baixas pelo índice de Minta e variava de acordo com a localização das áreas nucleares.

Tabela 6. Sobreposição entre áreas de uso (AU x AU), sobreposição entre áreas nucleares (AN x AN), e sobreposições entre áreas de uso e áreas nucleares (AU x AN) de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018 encontrados a partir do Índice de Minta.

Grupos	Índice de Minta (MI)			
Matão	(x M2)	(x Nancy's)	(x Nadir)	(x Jaó)
AU x AU	16	46	16	0
AN x AN	0	18	9	0
AU x AN1	0	26	17	0
AU x AN2	8	12	0	0
AU x AN3	0			
M2	(x Matão)	(x Nancy's)	(x Nadir)	(x Jaó)
AU x AU	16	28	16	0
AN x AN	0	0	0	0
AU x AN1	4	15	0	0
AU x AN2		0	11	0
NADIR	(x Matão)	(x Nancy's)	(x M2)	(x Jaó)
AU x AU	16	17	16	5
AN x AN	9	8	0	0
AU x AN1	13	0	6	0
AU x AN2		14	0	0
AU x AN3			0	
JAÓ	(x Matão)	(x Nancy's)	(x M2)	(x Nadir)
AU x AU	0	0	0	5
AN x AN	0	0	0	0
AU x AN1	0	0	0	0
AU x AN2	0	0	0	0
AU x AN3			0	
NANCYS	(x Matão)	(x Nadir)	(x M2)	(x Jaó)
AU x AU	46	17	28	0
AN x AN	18	8	0	0
AU x AN1	31	20	0	0
AU x AN2	0	0	14	0
AU x AN3			0	

Quando comparamos as sobreposições de áreas de uso de 2017- 2018 com períodos anteriores (Tabela 7), o grupo Matão, reduziu sua sobreposição com o grupo M2 em comparação com os três períodos observados anteriormente e manteve a não sobreposição com o grupo Jaó observada nos últimos anos. O grupo M2 que reduziu a sobreposição de área de uso com grupo Jaó ao longo dos anos até não mais sobrepor neste estudo. Contudo o grupo Nadir que vinha diminuindo a sobreposição com o grupo Matão e M2 nos períodos anteriores voltou a aumentar neste estudo, porém ainda considerada baixa como mencionado anteriormente. O grupo Jaó que sobrepunha sua área de uso com dois grupos (Nadir e M2) e parecia aumentar a sobreposição com o grupo Nadir em outros períodos, neste estudo sobrepôs a área de uso apenas com o grupo Nadir, porem observamos uma redução de 79%.

Tabela 7. Variação no índice de Minta em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), área de uso. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J), Nancy's (NY).

Índice de Minta (MI)				
Grupos	Área de uso			
Matão	2010-11*	2011-12*	2012-13*	2017-18
MI (M-M2)	22	22	23	16
MI (M-N)	17	14	9	16
MI (M-J)	0	0	0	0
MI (M-NY)				46
M2				
MI (M2-M)	22	22	23	16
MI (M2-N)	20	17	14	16
MI (M2-J)	6	1	0	0
MI (M2-NY)				28
NADIR				
MI (N-M)	17	14	9	16
MI (N-M2)	20	17	14	16
MI (N-J)	10	18	24	5
MI (N-NY)				17
JAÓ				
MI (J-M)	0	0	0	0
MI (J-M2)	6	1	0	0
MI (J-N)	10	18	24	5
MI (J-NY)				0
NANCY'S				
MI (NY-M)				46
MI (NY-M2)				28
MI (NY-N)				17
MI (NY-J)				0

* Resultado observados em Lima et al., 2019.

A sobreposição de áreas nucleares em 2017- 2018 em comparação com estudos anteriores (Tabela 8), indicou que o grupo Matão voltou a aumentar a sobreposição de área nuclear com o grupo Nadir. Já os grupos M2 e Jaó não dividiram suas áreas nucleares com as áreas nucleares de nenhum dos grupos observados anteriormente.

Tabela 8. Variação no índice de Minta em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), área nuclear. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J), Nancy's (NY).

Índice de Minta (MI)				
Grupos	Área Nuclear			
Matão	2010-2011*	2011-2012*	2012-2013*	2017-2018
MI (M-M2)	1	0	0	0
MI (M-N)	7	10	0	9
MI (M-J)	0	0	0	0
MI (M-NY)				18
M2				
MI (M2- M)	1	0	0	0
MI (M2-N)	7	0	0	0
MI (M2-J)	0	0	0	0
MI (M2-NY)				0
NADIR				
MI (N-M)	7	10	0	9
MI (N-M2)	7	0	0	0
MI (N-J)	0	0	1	0
MI (N-NY)				8
JAÓ				
MI (J-M)	0	0	0	0
MI (J-M2)	0	0	0	0
MI (J-N)	0	0	1	0
MI (J-NY)				0
NANCY'S				
MI (NY-M)				18
MI (NY-M2)				0
MI (NY-N)				8
MI (NY-J)				0

* Resultado observados em Lima et al., 2019.

Quando comparamos as sobreposições entre as áreas de uso e áreas nucleares em 2017 - 2018 com os períodos anteriores (Tabela 9), o grupo Matão que não sobrepunha sua área de uso com a área nuclear do grupo M2 desde 2010-2011 voltou a usar parte da área nuclear do grupo M2 neste estudo, além de aumentar sua área de uso sobre a área nuclear do grupo Nadir novamente. O Grupo M2 que nos períodos

anteriores aumentava a sobreposição da sua área de uso sobre a área nuclear do grupo Matão, neste estudo reduziu em 86%. Contudo, a sobreposição da área de uso do grupo M2 com as áreas nucleares do grupo Nadir que estavam reduzindo nos períodos anteriores, neste estudo voltou a aumentar.

O grupo Nadir voltou a sobrepor sua área de uso com a área nuclear do grupo Matão na mesma intensidade encontrada em 2011-2012, e também voltou a aumentar sua área de uso sobre a área nuclear do grupo M2, contudo neste estudo não sobrepôs mais sua área de uso com a área nuclear do grupo Jaó. O grupo Jaó que em 2012-2013 chegou a ter sua área de uso uma sobreposição moderada com a área nuclear do grupo Nadir, neste estudo reduziu a zero a sobreposição entre estas áreas.

Tabela 9. Variação no índice de Minta em relação a estudos anteriores (2010 – 2013), área de uso x área nuclear. Grupos Matão (M), M2 (M2), Nadir (N), Jaó (J).

Grupos	Índice de Minta (MI)			
	Área de uso x Área Nuclear			
Matão	2010-2011*	2011-2012*	2012-2013*	2017-2018
MI (M-M2)	15	0	0	8
MI (M-N)	13	16	9	17
MI (M-J)	0	0	0	0
MI (M-NY)				38
M2				
MI (M2- M)	11	14	28	4
MI (M2-N)	38	15	3	11
MI (M2-J)	0	0	0	0
MI (M2-NI)				15
NADIR				
MI (N-M)	12	13	3	13
MI (N-M2)	20	6	3	6
MI (N-J)	0	8	7	0
MI (N-NI)				14
JAÓ				
MI (J-M)	0	0	0	0
MI (J-M2)	0	0	0	0
MI (J-N)	1	0	45	0
MI (J-NI)				0
NANCY'S				
MI (NI-M)				38
MI (NI-M2)				15
MI (NI-N)				14
MI (NI-J)				0

* Resultado observados em Lima et al., 2019.

Distâncias diárias percorridas

Foi possível medir as distâncias diárias percorridas em 126 dias durante o período de 2017 – 2018 (Figura 5, Tabela 10). As distâncias diárias percorridas observadas e estimadas não foram significativamente diferentes para os cinco grupos ($\chi^2 = 7.783$, $df = 4$, $P = 0.099$).

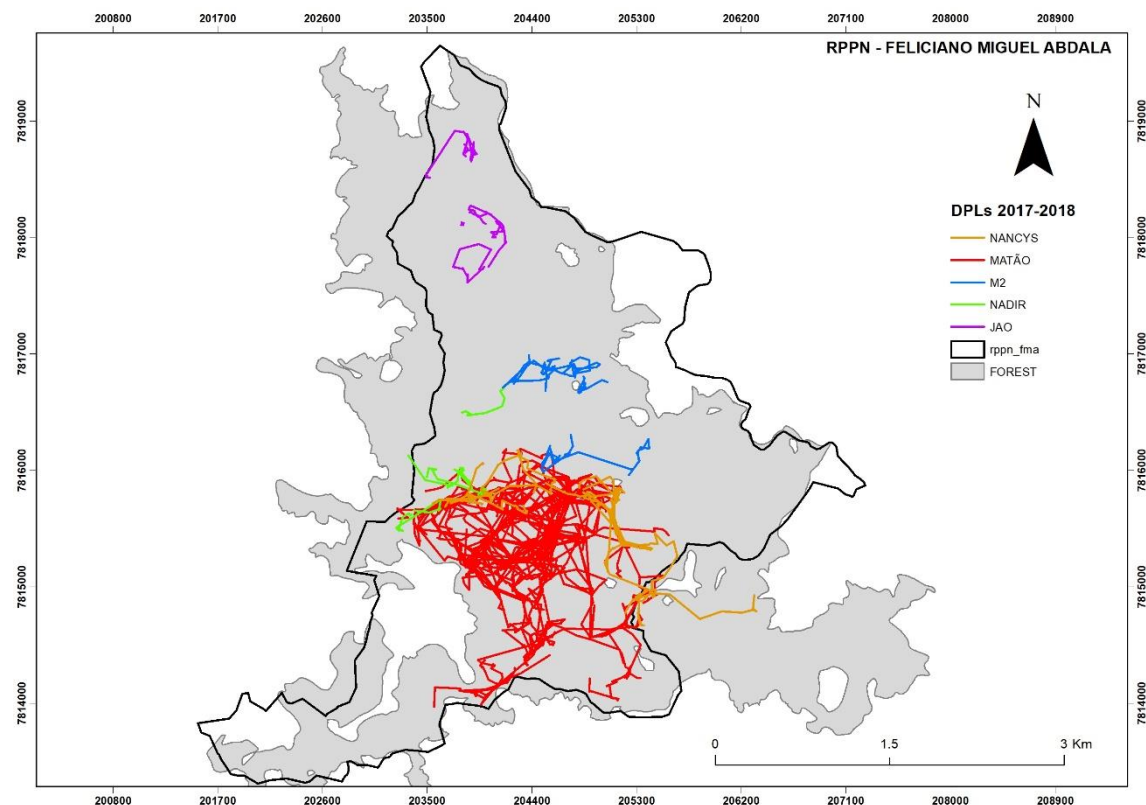


Figura 5. Distâncias diárias percorridas com ≥ 8 horas de observação de cinco grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), Minas Gerais, Brasil, de agosto 2017 a julho 2018.

As distâncias diárias percorridas observadas no período de 2017-2018, não foram significativas quando comparadas entre os grupos, Matão x M2, Matão x Nancy's, M2 x Nadir, M2 x Nancy's, Nadir x Jaó, Nadir x Nancy's (Mann Whitney U test = 4, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.827$), Matão x Nadir, M2 x Jaó, Jaó x Nancy's (Mann Whitney U test = 3, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.512$) e Matão x Jaó (Mann Whitney U test = 2, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.276$), indica que as distâncias diárias percorridas não foram influenciadas pelo tamanho dos grupos.

Tabela 10. Distâncias diárias percorridas observadas e estimadas em metros, mínimo e máximo e velocidade (em metros por hora m/h) de agosto 2017 a julho 2018, dos grupos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brasil.

Grupos	Dias (N)	Média Observada ($\pm dp$)	min - max (OBS)	Média Estimada ($\pm dp$)	min - max (EST)	Velocidade ($\pm dp$) m/h
Matão						
2017-2018	91	1340 (± 618)	427 - 3413	1584 (± 698)	534 - 3772	154 (± 66)
M2						
2017-2018	9	902 (± 319)	582 - 1502	947 (± 344)	619 - 1596	112 (± 40)
Nadir						
2017-2018	5	890 (± 221)	593 - 1153	918 (± 202)	630 - 1153	110 (± 26)
Jaó						
2017-2018	5	760 (± 280)	492 - 1176	793 (± 271)	523 - 1176	92 (± 29)
Nancy's						
2017-2018	16	961 (± 366)	505 - 1517	1073 (± 429)	537 - 1990	110 (± 45)

As distâncias diárias percorridas observadas neste estudo, quando comparadas com resultados encontrados em outros anos (2010 – 2013), variou entre os grupos, porém não significativas em nenhum deles (Tabela 11). A distância diária percorrida do grupo Matão aumentou em média ($\pm dp$) 352 ± 30 metros (25 a 30%) em relação a cada ano. As distâncias diárias percorridas dos outros três grupos neste estudo foram menores que as observadas no período de 2010-2011 e maiores que as encontradas em 2012-2013 nos três grupos.

Tabela 11. Variação média das distâncias diárias percorridas (média $\pm$ dp), mínimo – máximo em metros em 2017-2018 em relação a estudos anteriores (2010 - 2013).

Distâncias diárias percorridas				
Grupos	2010-2011*	2011-2012*	2012-2013*	2017-2018
MATÃO	1135 $\pm$ 484	1063 $\pm$ 490	1075 $\pm$ 463	1340 $\pm$ 618
Min-Max	141 - 2761	398 - 3479	302 - 2428	427 - 3413
M2	1117 $\pm$ 306	1012 $\pm$ 1144	600 $\pm$ 258	902 $\pm$ 319
Min-Max	694 - 1646	295 - 3262	396 - 667	582 - 1502
NADIR		613	786 $\pm$ 315	890 $\pm$ 221
Min-Max		613	437 - 835	593 - 1153
JAÓ	1286	1439	749 $\pm$ 141	760 $\pm$ 280
Min-Max	1286	1439	569 - 963	492 - 1176
NANCY'S				961 $\pm$ 366
Min-Max				505 - 1517

* Resultado observados em Lima et al., 2019. A distância diária percorrida média mensal para o grupo Matão em 2017–2018 não foi significativa com o encontrado quando a população era maior (2010 - 2011 e 2012 - 2013: Mann Whitney U test = 3, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.512$; 2011 - 2012: Mann Whitney U test = 4, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.827$). A distância diária percorrida média para os outros grupos, M2, Nadir e Jaó em 2017 - 2018 também não foram significativas quando comparadas aos resultados anteriores 2010 - 2013: M2 (2010-2011: Mann Whitney U test = 3, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.512$, em 2011 - 2012: Mann Whitney U test = 4, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.827$ e 2012 - 2013: Mann Whitney U test = 2, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.275$), Nadir (2010 - 2011: Mann Whitney U test = 3, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.512$, em 2011 - 2012 = sem dados para análises e 2012 - 2013: Mann Whitney U test = 4, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.827$), Jaó (2010 - 2011: Mann Whitney U test = 2, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.275$, em 2011 - 2012: sem dados para análises e 2012 - 2013: Mann Whitney U test = 4, $n_1 = 3$, $n_2 = 3$, $p = 0.827$).

Discussão

As análises mostram que mudanças na demografia podem influenciar o uso do espaço da população e dos grupos. Com a redução na população de muriquis na RPPN-FMA, houve redução na área total de mata do fragmento utilizada, em 12%, inclusive áreas usadas fora dos limites da reserva, quando comparadas a população com mais indivíduos observada em anos anteriores (Lima et al., 2019). Nem o aumento no número de grupos nesta população, fez com que a população utilizasse mais áreas de mata da reserva.

As áreas de uso no período de 2017 – 2018 seguiram padrões diferentes entre os grupos. O grupo Matão é o maior grupo nesta população e consistente com estudos anteriores também teve a maior área de uso (Dias & Strier 2003; Lima et al., 2019), e estavam relacionadas à nossa primeira hipótese, onde a redução no número de indivíduos nos grupos reduziria o tamanho das áreas de uso, este padrão foi observado em outras espécies, onde o tamanho dos grupo influenciou no tamanho da área de uso do grupo (gorilas das montanhas: *Gorilla beringei*: Caillaud et al., 2014; macacos-prego: *Sapajus nigritus*, Di Bitetti, 2001).

Contudo, a relação fraca entre o tamanho do grupo e o tamanho da área de uso nos outros grupos dessa população pode estar ligada à nossa hipótese alternativa, onde a densidade populacional diminuiu, e com menor competição entre os grupos as áreas de uso aumentariam. E sugere que outras influências, como a estrutura geral da população, dinâmica intragrupal e intergrupar, distúrbios antropogênicos (Caillaud et al., 2014), a qualidade das áreas de uso (Palacios & Rodrigues 2001; Jung et al 2015), e a sobreposição de áreas (Pearce et al., 2013), provavelmente desempenham um papel significativo em influenciar o tamanho da área de uso.

O grupo M2 já foi o menor grupo dessa população e possuía uma das maiores áreas de uso (Lima et al., 2019), neste estudo perdeu poucos indivíduos e agora é considerado um grupo de tamanho intermediário. Sua área de uso foi a que menos reduziu, quando comparado a estudos anteriores, talvez porque como já vimos anteriormente, ele já havia expandido sua área de uso para compensar a pobre qualidade do habitat onde o grupo está localizado na reserva e a sobreposição de parte das suas áreas com outros grupos (Jung et al, 2015; Lima et al., 2019).

A parte da população que perdeu mais indivíduos em seus grupos (Nadir e Jaó), possuem as menores áreas de uso nesta população (Lima et al., 2019), porém aumentaram suas áreas de uso com a redução das áreas nos outros grupos, o que pode estar relacionado a nossa segunda hipótese onde a densidade populacional diminui e as áreas de uso aumentam. Em *Alouatta pigra* encontrados em Belize, o tamanho das áreas de uso aumentou quando os grupos estavam em uma área com baixa densidade populacional (Ostro, et al 1999).

A área de uso do grupo Nancy's, o menor grupo da população, teve a segunda maior área de uso, menor somente que a área de uso do grupo Matão, de onde este grupo fissionou, esta área era parte da sua área de uso antes da fissão. Está relacionado à densidade populacional, pois sobrepõe suas áreas de uso com outros 3 grupos, o que pode diminuir a disponibilidade de recursos e aumentar a área de uso (Pearce et al., 2013).

O número de áreas nucleares variou em cada grupo, como observado anteriormente no período de agosto de 2010 a julho de 2013 (Lima et al., 2019). O tamanho dessas áreas nucleares foram menores que as encontradas em 2010 - 2011 e 2011 - 2012 e aumentaram em comparação ao período 2012 – 2013, contudo não foram influenciadas pela redução no tamanho dos grupos quando comparadas com estudos anteriores, talvez porque as áreas nucleares destes grupos já representam uma

área ótima para que um indivíduo ou grupo necessita pra sobreviver ou reproduzir (Powell, 2000).

Como esperado, as sobreposições de áreas diminuiriam com a redução no tamanho dos grupos e na densidade de muriquis na RPPN-FMA. Foi o oposto de quando a população tinha dois grupos que aumentavam sua sobreposição quando os grupos e densidade aumentavam (Strier, 1993; Strier, 2000). Porém as sobreposições continuaram a ser consideradas baixas ou até não se sobrepuseram como visto anteriormente na maioria dos grupos (Tokuda et al., 2014; Lima et al., 2019). No entanto, a sobreposição moderada na área de uso entre o grupo Matão que fissionou e formou o grupo Nancy's, indica que o novo grupo apesar de separado há alguns anos ainda não estabeleceu totalmente sua área de uso, ou ainda não tem condições para defender sua área de uso contra outros grupos.

As distâncias diárias percorridas pelos grupos não foram significativamente diferentes aos encontrados em trabalhos anteriores e indica que apesar das mudanças ecológicas ocorridas nos últimos anos, os muriquis tem um deslocamento diário constante ao longo dos anos. O grupo Matão, que possui grande volume de dados e é estudado sistematicamente, confirmam nossos resultados, pois teve suas distâncias diárias percorridas semelhantes às encontradas em estudos anteriores apesar da variação no tamanho dos grupos (Strier 1987, Dias e Strier 2003, Lima et al 2019).

Acompanhar os padrões de uso do espaço a longo prazo por espécies em risco de extinção, como muriquis, são importantes para planos de manejo de conservação, particularmente quando decisões sobre priorizar a expansão do habitat versus o manejo populacional são cada vez mais necessárias. A população de Caratinga a partir de agosto de 2018 está mostrando sinais de recuperação devido à um grande número de nascimentos (Strier, 2021). A combinação desses tipos de dados demográficos e ecológicos pode proporcionar uma melhor compreensão do uso do espaço em outras espécies. Os resultados estimularão novas investigações sobre as habilidades dos primatas para ajustar seu comportamento em resposta as rápidas mudanças ambientais e demográficas e melhorar a base das estratégias de gestão de conservação para mitigar impactos antrópicos em populações ameaçadas de vida selvagem.

Conclusão

Nosso objetivo de investigar se a mudança demográfica podia influenciar o uso do espaço da população e dos grupos, mostrou que as áreas de uso dos muriquis fora da reserva diminuíram, e a variação no tamanho das áreas nucleares não foram influenciadas pela redução da população, contudo a fidelidade destas áreas indica a preferência por partes mais preservadas da mata.

A sobreposição entre os grupos reduziu como o esperado com a menor densidade. É interessante ressaltar que alguns anos depois da fissão de um dos grupos ainda vemos uma sobreposição entre o grupo novo e grupo materno, o que indica a dificuldade de estabelecer uma área exclusiva, como observada nos outros grupos.

As distâncias diárias percorridas pelos grupos não foram diferentes de outros estudos, porém outros estudos são necessários com os grupos de tamanho intermediário e menores dessa população.

Dados espaciais de longo prazo são importantes para a conservação, calcular a área que cada grupo usa ajuda a determinar a área mínima que deve ser protegida para garantir a sobrevivência de uma população viável.

Referências

- Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Matrix models for primate life history analysis. In: Kappeler, P. M., Pereira, M. E., editors. *Primate life histories and socioecology*. Chicago: University of Chicago Press, 66-102.
- Altmann, S. A. (1974). Baboons, space, time, and energy. *American Zoologist*, 14(1), 221-248.
- Altmann, S. A., & Altmann, J. (1979). Demographic constraints on behavior and social organization. In: Bernstein, I. S., Smith, E. O., editors. *Primate ecology and human origins: ecological influences on social organization*. New York: Garland STPM Press, 47-63.
- Agostini, I., Holzmann I., & Di Bitetti M. (2010). Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 363-381. doi:10.1007/s10764-010-9390-x
- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2015). Quality and overlap of individual core areas are related to group tenure in female spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 77(7), 777-785.
- Bartlett, T. Q., Light, L. E., & Brockelman, W. Y. (2016). Long-term home range use in white-handed gibbons (*Hylobates lar*) in Khao Yai National Park, Thailand. *American Journal of Primatology*, 78(2), 192-203.

- Berthet, M., Mesbahi, G., Duvot, G., Zuberbühler, K., Cäsar, C., & Bicca-Marques, J. C. (2021). Dramatic decline in a titi monkey population after the 2016–2018 sylvatic yellow fever outbreak in Brazil. *American Journal of Primatology*, 1–14. <https://doi.org/10.1002/ajp.23335>.
- Bicca Marques, J. C., Calegari Marques, C., Rylands, A., Strier, K. B., Mittermeier, R., De Almeida, M. A., ... & Teixeira, D. S. (2017). Yellow fever threatens Atlantic Forest primates. *American Association for the Advancement of Science*.
- Bicca-Marques, J. C., Rabelo, R. M., de Almeida, M. A. B., & Sales, L. P. (2021). The Risks of Yellow Fever to Asian Primates. *International Journal of Primatology*, 1-18.
- Boubli, J. P., Couto-Santos, F. R., & Strier, K. B. (2011). Structure and floristic composition of one of the last forest fragments containing the critically endangered northern Muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates). *Ecotropica*, 17, 53-69.
- Caillaud, D., Ndagijimana, F., Giarrusso, A. J., Vecellio, V., & Stoinski, T. S. (2014). Mountain gorilla ranging patterns: Influence of group size and group dynamics. *American Journal of Primatology*, 76, 730-746.
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516-519.
- Campos, F. A., Morris, W. F., Alberts, S. C., Altmann, J., Brockman, D. K., Cords, M., Pusey, A., Stoinski, T. S., Strier, K.B., & Fedigan, L. M. (2017). Does climate variability influence the demography of wild primates? Evidence from long-term life-history data in seven species. *Global change biology*, 23(11), 4907-4921. <https://doi.org/10.1111/gcb.13754>
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrilus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253, 33-45.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoids hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 209-221.
- Dietz, J. M., Hankerson, S. J., Alexandre, B. R. *et al.* (2019). Yellow fever in Brazil threatens successful recovery of endangered golden lion tamarins. *Scientific reports*, 9(1), 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49199-6>
- ESRI (2012). ArcGIS desktop: Release 10. Redlands: Environmental Systems Research Institute.
- Gomez-Posada, C., Martínez, J., Giraldo, P., & Kattan, G. H. (2007). Density, habitat use, and ranging patterns of red howler monkeys in a Colombian Andean Forest. *Neotropical Primates*, 14(1), 2–10.
- Harcourt, A. H. (2006). Rarity in the tropics: biogeography and macroecology of the primates. *Journal of biogeography*, 33, 2077-2087. [doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01557.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01557.x).
- Ingberman, B., Fusco-Costa, R., & Monteiro-Filho, E. L. A. (2016). A current perspective on the historical geographic distribution of the endangered muriquis

(*Brachyteles* spp.): Implications for conservation. *PLoS One* 11(3), e0150906, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150906>

Jacob, A. A., & Rudran, R. (2004). Radiotelemetria em estudos populacionais. In L. Cullen Jr., R. Rudran, & C. Valladares-Padua (Eds.), *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre* 285-341. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná.

Jung, L., Mourthe, I., Grelle, C. E., Strier, K. B., & Boubli, J. P. (2015). Effects of local habitat variation on the behavioral ecology of two sympatric groups of brown howler monkey (*Alouatta clamitans*). *PLoS One*, 10(7), e0129789.

Kappeler, P. M., Barrett, L., Blumstein, D.T., & Clutton-Brock, T. H. (2013). Constraints and flexibility in mammalian social behaviour: introduction and synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120337.

Lacy, R. C. (1993). What is population (and habitat) viability analysis? *Primate Conservation*, 14, 27-33.

Laver, P. N., & Kelly, M. J. (2008). A critical review of home range studies. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1), 290-298.

Lima, M., Mendes, S. L. & Strier, K. B. (2019). Habitat use in a population of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *International Journal of Primatology*, 40, 470-495. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00098-7>

Melo, F.R., Terribile, L. C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M. S., & Strier, K. B. (2016). The efficiency of Atlantic Forest conservation areas to preserve the Northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in a changing climate. In: XXVIth Congress of the International Primatological Society and 39th meeting of the American Society of Primatologists, 2016, Chicago, IL, USA. ASP/IPS, Chicago Scientific Program. Chicago, USA: IPS and ASP, 2016. v.1, 400.

Melo, F. R., Jerusalinsky, L., Tabacow, F. P., & Ferraz, D. S. (2018). “*Brachyteles hypoxanthus* (Kuhl, 1820)” in *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Vol. 2 – Mamíferos, org. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Ministério do Meio Ambiente), 191-196.

Mendes, S. L. (2018). Febre amarela: ameaça à saúde pública e tragédia ambiental. *Jornal do Brasil* 24 março 2018. <http://www.jb.com.br/artigo/noticias/2018/03/24/febre-amarela-ameaca-a-saude-publica-e-tragedia-ambiental/>. Acessado 30 julho 2018.

Minta, S. C. (1992). Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecological Applications*, 2(2), 178-188.

Mitani, J. C., & Rodman, P. S. (1979). Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(3), 241-251. doi:10.1007/bf00293673

- Ostro, L. E., Silver, S. C., Koontz, F. W., Young, T. P., & Horwich, R. H. (1999). Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Belize, Central America. *Biological Conservation*, 87(2), 181-190.
- Palacios, E., & Rodriguez, A. (2001). Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a southeastern Colombian rainforest. *American Journal of Primatology*, 55(4), 233-251.
- Pearce, F., Carbone, C., Cowlshaw, G., & Isaac, N. J. (2013). Space-use scaling and home range overlap in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1751), 20122122.
- Powell, R. A. (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. In L. Boitani & T. K. Fuller (Eds.), *Research techniques in animal ecology: Controversies and consequences*, 65-110. New York: Columbia University Press.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Russon, A. E., Kuncoro, P., & Ferisa, A. (2015). Orangutan behavior in Kutai National Park after drought and fire damage: Adjustments to short- and long-term natural forest regeneration. *American Journal of Primatology*, 77, 1276-1289.
- Seaman, D. E., & Powell, R. A. (1990). Identifying patterns and intensity of home range use. *Bears: Their Biology and Management*, 8, 243-249.
- Strier, K. B. (1987). Ranging behavior of woolly spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 8, 575-591.
- Strier, K. B. (2000). Population viabilities and conservation implications for muriquis (*Brachyteles arachnoids*) in Brazil's Atlantic Forest 1. *Biotropica*, 32(4b), 903-913.
- Strier, K. B. (2009). Niche expansion and terrestriality in an arboreal primate. *NSF funded grant proposal*.
- Strier, K. B. (2017). What does variation in primate behavior mean? *Yearbook of Physical Anthropology*, 162(S63), 4-14.
- Strier, K. B., (2018). Manual do Projeto Muriqui de Caratinga. Versão 3. Caratinga, Minas Gerais, Brasil.
- Strier, K. B. (2019). Everything for the muriquis: reflections from a long-term field study on a critically-endangered primate. *Boletim Sociedade Brasileira de Mastozoologia* 85,117-127.
- Strier, K.B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62, 861-868. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00953-3>
- Strier, K. B., & Mendes, S. L. (2012). The northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*): Lessons on behavioral plasticity and population dynamics from a critically endangered species. In P. M. Kappeler & D. P. Watts (Eds.), *Long-term field studies of primates*, 125-140. Berlin: Springer.

Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J., & Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure in one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 14, 513-526.

Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B., & Mendes, S. L. (2006). Population demography of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação biológica de Caratinga / Reserva particular do Patrimônio natural – Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(2), 227-237.

Strier, K. B., Possamai, C. B., Tabacow, F. P., Pissinatti, A., Lanna, A. M., Melo, F. R. et al. (2017). Demographic monitoring of wild muriqui populations: criteria for defining priority areas and monitoring intensity. *PLoS One*, 12(12), e0188922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188922>

Strier, K. B., Tabacow, F. P., de Possamai, C. B. et al. (2019). Status of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*) in the time of yellow fever. *Primates*, 60, 21-28. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0701-8>

Tokuda, M., Boubli, J. P., Mourthé, I. M. C., Izar, P., Possamai, C. B., & Strier, K. B. (2014). Males follow females during fissioning of a group of northern muriquis. *American Journal of Primatology*, 76(6), 529-538.

Van Belle, S., Porter, A., Fernandez-Duque, E., & Di Fiore, A. (2018). Ranging behavior and potential for territoriality in equatorial sakis (*Pithecia aequatorialis*) in Amazonian Ecuador. *American Journal of Physical Anthropology*, 167(4), 701-712.

White, G. C., & Garrott, R. A. (1990). Analysis of wildlife radio-tracking data. *Academic Press: San Diego, CA*.

Worton, B. J. (1987). A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, 38(3), 277-298.

Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70(1), 164-168.

Capítulo 3

O uso do espaço tridimensional em muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)

Lima, M.¹ and Strier, K. B.^{1,2}.

- 3- Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Espírito Santo, Departamento de Ciências Biológicas, Vitória, ES, Brasil
- 4- University of Wisconsin-Madison, Department of Anthropology, WI, USA

Resumo

Para representar a realidade do uso do espaço que a maioria dos animais arborícolas ocupam, seria mais apropriado se o caracterizarmos em 3 dimensões espaciais (3D) onde a inclusão do eixo vertical pode melhorar a compreensão da ecologia espacial de vários organismos. Nós investigamos o uso do espaço tridimensional (3D) em um grupo de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala, em Minas Gerais, Brasil de agosto de 2010 a julho de 2011. Usamos dentro do programa R o pacote “Ks” que implementa seletores para dados de duas a seis dimensões. Dentro deste pacote utilizamos o estimador de áreas de uso chamado de distribuições tridimensionais de utilização do kernel (3D-KUDs). Nós observamos que a porcentagem do tempo que os muriquis ocuparam os estratos da floresta variaram de 3 % no chão (0 m) até 35% (estratos entre 5 e 10 m). Quando incluímos em nossas análises a altitude do relevo e a altura dos estratos da floresta em que as atividades comportamentais acontecem, o volume anual da área de uso 3D foi de $118 \times 10^6 \text{ m}^3$ (118 milhões de metros cúbicos), e o volume da área nuclear 3D foi de quase 17% ($20 \times 10^6 \text{ m}^3$), ou seja, apenas um pouco menor do que os 22% (88 ha) da área nuclear relativo as áreas de uso convencionais (2D) de 406 ha. O volume usado nos meses secos e chuvosos diferiram significativamente ($\chi^2 = 73002.2$, $df = 1$, $P < 0.0001$) com o maior volume utilizado (86% do volume total) nos meses secos do que nos meses chuvosos (65% do volume total). Mensalmente não houve correlação entre área de uso 3D e a área de uso 2D (Spearman $r_s = 0.4545$, $n = 12$, $p = 0.1376$), o que significa que estamos medindo tipos de uso de espaço diferentes. Contudo, as áreas nucleares 3D estavam correlacionadas com as áreas nucleares 2D (Spearman $r_s = 0.62$, $n = 12$, $p = 0.0315$), o que indica que os muriquis precisam de uma área mínima para suas atividades. A distância diária percorrida não foi correlacionada com a área de uso 3D (Spearman $r_s = 0.1259$, $n = 12$, $p = 0.6967$), ou área nuclear 3D (Spearman $r_s = 0.028$, $n = 12$, $p = < 0.9312$), ou com a área de uso 2D (Spearman $r_s = -0.4476$, $n = 12$, $p = 0.1445$), ou área nuclear 2D (Spearman $r_s = -0.1436$, $n = 12$, $p = 0.6561$). Estes resultados mostram a importância do espaço vertical em análises do uso do espaço de espécies que vivem em uma área limitada e em alta densidade, pois mostram a importância de entender os possíveis benefícios ao acessar recursos variados e intensivamente em vários estratos, e os custos energéticos para explorar áreas inclinadas e com florestas perturbadas em comparação a uma mata em área plana e menos estratos utilizados.

Palavras chaves: espaço tridimensional, volume, área de uso 3D, primatas, comportamento, estrato vertical.

Abstract

To represent the reality of the space use that most arboreal animals occupy, it would be more appropriate if we characterize it in 3- dimensional (3D) space, where the inclusion of the vertical axis can improve the understanding of the spatial ecology of various organisms. We investigated the use of 3D space use in a group of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in the Private Natural Heritage Reserve – Feliciano Miguel Abdala, in Minas Gerais, Brazil, from August 2010 to July 2011. We used in the R program, the “Ks” package that implements selectors for data from two to six dimensions. Inside this package we use the estimator of home range called three-dimensional kernel utilization distributions (3D-KUDs). Systematic behavioral data were collected on strata use during scan samples at 30-min intervals. The percentage of time that the muriquis occupied the forest strata varied from 3% on the ground (0 m) to 35% between 5 and 10 m. When we included in our analysis the altitude of elevation and the height of the forest strata where the behavioral activities take place, the annual volume of the 3D home range was $118 \times 10^6 \text{ m}^3$ (118 million cubic meters), and the volume of the 3D core area was almost 17% ($20 \times 10^6 \text{ m}^3$), that is, slightly smaller than the 22% (88 ha) of the core area relative to the conventional home range in (2D) of 406 ha. The volume used in the dry and rainy months differed significantly ($\chi^2 = 73002.2$, $df = 1$, $P < 0.0001$) with the greater volume used (86% of the total volume) in the dry months than in the rainy months (65% of the total volume). On a monthly basis, there was no correlation between 3D home range and 2D home range (Spearman $r_s = 0.4545$, $n = 12$, $p = 0.1376$), which means that we are measuring different types of space use. However, 3D core areas were correlated with 2D core areas (Spearman $r_s = 0.62$, $n = 12$, $p = 0.0315$), which indicates that muriquis need a minimum area for their activities. Daily path lengths were not correlated with 3D home range (Spearman $r_s = 0.1259$, $n = 12$, $p = 0.6967$), or 3D core area (Spearman $r_s = 0.028$, $n = 12$, $p = < 0.9312$), or with the 2D home range (Spearman $r_s = -0.4476$, $n = 12$, $p = 0.1445$), or 2D core area (Spearman $r_s = -0.1436$, $n = 12$, $p = 0.6561$). These results show the importance of the vertical space in analysis of the space use of species that live in limited areas and in high density, especially for understanding the possible benefits of accessing varied resources intensively in different strata, and the energy costs to explore slopes and the disturbed forests compared to a flat area forest and less used strata.

Keywords: Tridimensional space, volume, 3D home ranges, primates, behavior, vertical stratum.

Introdução

A identificação de padrões nos movimentos dos animais e sua relação com fenômenos ecológicos tem intrigado biólogos nas últimas décadas. Estudos com uso do espaço são importantes porque trazem informações sobre a distribuição e abundância da vida selvagem e ajudam a aprimorar o manejo de conservação de espécies ameaçadas de extinção (Murray et al., 2008; Zhang et al., 2014). Como os animais usam seu ambiente está relacionado a ecologia comportamental, devido as implicações na demografia, competição, uso do habitat (Belant et al., 2012; Cooper et al., 2014), e partição de nicho (Cunha & Vieira, 2004).

Entretanto, a maioria dos estudos sobre o movimento e uso do espaço por animais podem não representar a realidade do ambiente que a maioria dos animais ocupam, porque são representados em duas dimensões (2D), onde x e y correspondem a uma medida plana como a latitude e longitude (Tracey et al., 2014; Udyawer et al., 2015). Essas abordagens ignoram a heterogeneidade potencial no uso vertical do espaço dentro da área de uso de um animal, e desconsideram as interações entre a superfície e os recursos acima ou abaixo da superfície que afetam as escolhas de uso do espaço (Digby, 2007).

Várias características do ambiente que condicionam a existência de determinadas espécies resultam de um espaço multidimensional que corresponde ao uso de recursos potenciais dentro de um hipervolume que foi chamado por Hutchinson (1957) de nicho fundamental. Assim, análises espaciais seriam melhores caracterizados em três dimensões espaciais, porque muitos animais voam, escalam, nadam ou escavam o solo. Análises espaciais em três dimensões (3D) a partir da inclusão do eixo vertical (z), podem representar altura (por exemplo, espécies voadoras ou arbóreas), profundidade (espécies aquáticas ou fossoriais) e podem melhorar a compreensão da ecologia espacial de vários organismos (Belant et al., 2012).

A visualização em 3D tem sido usada amplamente em disciplinas como, química, física e climatologia, e os biólogos estão começando a reconhecer o valor teórico e aplicado de incorporar o aspecto vertical em análises do uso do espaço animal (Tracey et al., 2014^a). Em habitats montanhosos, os pesquisadores podem precisar considerar se a topografia afeta os resultados do estudo (Sprague, 2000), e se

impactarão os custos de viagem (Janson & Byrne, 2007). Em macacos japoneses (*Macaca fuscata yakui*), em Yakushima, Japão, quando incluído o relevo a distância de viagem aumentou quase 10%, e a área de uso em cerca de 20% quando a topografia foi levada em consideração (Sprague, 2000), contudo, não foi calculado o espaço 3D.

O uso do espaço volumétrico ou 3D já foi observado em diferentes organismos (Tabela 1). Em primatas, um estudo usando três espécies de lêmures em semi-cativeiro no Duke Lemur Center testou a metodologia para determinar o volume e ter uma compreensão mais completa das áreas de vida dos primatas (Digby, 2008). Com guigós (*Callicebus nigrifrons*), na RPPN Santuário do Caraça, Minas Gerais, Brasil, também foi feita uma associação entre a área de uso e altura utilizada pelo animal, contudo não foi levado em conta a elevação do local (de Queiroz, 2011).

Tabela 1. Relação de estudos sobre o uso do espaço tridimensional 3D em diferentes táxons.

Táxon	Local	Duração / N indivíduos	Área de uso 3D (m ³)	Área nuclear 3D (m ³)	Área de uso (m ²)	Área nuclear (m ²)	Citação
Peixes							
Enguia europeia (<i>Anguilla anguilla</i>)	Bacia de Somsken, Arental, Noruega	junho-2008 a dezembro-2009, n = 7	5.628 a 4.149.105	93 a 288.098	12 a 450.196	25 a 88.250	Simpfendorf et al., 2012
Répteis							
Cobra marinha (<i>Hydrophis l. curtus</i>)	Cleveland Bay, Queensland, Australia	janeiro a novembro-2013, n = 12	15 a 17 x 10 ⁷	2.5 x 10 ⁷			Udyawer et al., 2015
<i>H. elegans</i>		N = 5	6 a 15 x 10 ⁷	1 a 2.5 x 10 ⁷			
Aves							
Mariquita-de-rabo-vermelho (<i>Setophaga ruticilla</i>)	Reserva Natural Font Hill, Jamaica	fevereiro-março 2011 e fevereiro-março 2012, período de não procriação, n = 17	4.000 a 17.000		1.600 a 2.900		Cooper et al., 2014
Falcão peneireiro-das-torres (<i>Falco naumanni</i>)	Gravina em Púglia, Itália	junho-julho 2013 n = 5	28.12 km ³		134.86 km ²		Ferrarini et al., 2018
Condor californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	Sierra San Pedro de Martir, Norte Baja California, Mexico	março 2010, n = 1	98.5km x 223.5 km x 5.5 km ou 121 x 10 ³ km ³				Tracey et al., 2014
Mamíferos							
Elefante marinho (<i>Mirounga angustirostris</i>)	Ilhas Kerguelen, Terras Austrais e Antárticas Francesas	outubro-novembro 2011 e outubro-novembro 2012, período de procriação, n = 6	1.40 × 10 ³ a 2.08 × 10 ⁵				Bras et al., 2017
Dugongo (<i>Dugong dugon</i>)	Baia Hervey, Queensland,	a partir julho 2004 (41 dias), n = 1	2.757 x 10 ⁵ a 2.173 x 10 ⁶	4.100 x 10 ⁴ a 2.945 x 10 ⁵			Tracey et al., 2014

Austrália							
Gambá ocidental de cauda de anel (<i>Pseudocheirus occidentalis</i>)	Albany, Australia	10 junho a 17 julho-2019, n = 5	3.705,11 ± 1439,41 (média ± dp)	388,96 ± 134,30 (média ± dp)	1.478 ± 605 (média ± dp)	339 ± 239 (média ± dp)	Chandler et al., 2020
Lemures (<i>Lemur sp</i>) (<i>Eulemur sp</i>) (<i>Varecia sp</i>)	Duke Lemur Center North Caroline, USA		202.000 c ³ 468.000 c ³ 576.000 c ³		Range: 1.7-1.9 ha		Digdy, 2008 e 2009.
Guigó (<i>Callicebus nigrifrons</i>)	RPPN do Santuário do Caraça - MG	novembro 2009 a novembro 2010, n = 4 grupos	3.791.621,93 (mpc3* média anual) 808.861,48 (am* média anual)		73.543,6 (média anual)		de Queiroz, 2011

Muitas espécies de primatas arborícolas são capazes de explorar uma variedade de estratos verticais, como as camadas da copa, sub-bosques e o solo, porém suas áreas de uso e áreas nucleares são normalmente medidas em duas dimensões (*Ateles geoffroyi*: Asensio et al., 2012; *Alouatta guariba* e *A. caraya*: Agostini & Di Bitetti, 2010). Análises anteriores do uso do espaço com muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*: Strier, 1987; Dias & Strier, 2003, Lima et al., 2019) não levaram em conta as variações verticais do nicho, que inclui vários estratos e o uso do chão para atividades essenciais (Mourthé et al., 2007; Tabacow et al., 2009, Moura, 2019), e essas variações podem ser vistas como um resultado lógico de sua flexibilidade comportamental em resposta às mudanças populacionais e ecológicas (Strier, 2021).

Na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN-FMA), em Caratinga, Minas Gerais, que ocupa 957 ha de um fragmento de aproximadamente 1000 ha de Mata Atlântica com as matas do entorno, é o local onde ocorre uma das mais bem conhecidas populações de muriquis-do-norte que é monitorada desde 1983 (Strier, 2021). No período de 2010-2011, os mais de 300 muriquis distribuídos entre quatro grupos usaram 878 ha do fragmento de floresta (Lima et al., 2019), a maioria dentro dos limites da reserva, e suas áreas de uso se sobrepunham umas com as outras (Lima et al., 2019). A população parecia estar se aproximando ou ter atingido um ponto de saturação do habitat e, sem poder expandir suas áreas por não ter nenhum outro lugar para ir, fazia sentido que os muriquis tivessem intensificado o uso do habitat disponível expandindo seu nicho vertical (Strier, 2021).

Assim, neste terceiro capítulo nosso objetivo é investigar o uso do espaço tridimensional (3D) dos muriquis-do-norte, pois estes primatas arborícolas apresentam diversificação no uso de estratos verticais, desde copas emergentes até estratos terrestres, devido os requerimentos ecológicos (Tabacow, 2009). Para melhorar a compreensão dos comportamentos e da ecologia com as análises do espaço 3D, estudamos o maior dos cinco grupos (Strier, 2021) que no período deste estudo ocupavam cerca de 406 hectares da reserva (Lima et al., 2019).

Nossas hipóteses são i) que devido ao uso de recursos do habitat distribuídos verticalmente dentro da área de uso desta espécie, o uso do espaço volumétrico ou 3D seria mais complexo e abrangeria uma gama de alturas. Para tanto, calculamos o volume anual e mensal usado pelo grupo, uma vez que os muriquis devem variar o volume

usado com a sazonalidade, ii) os muriquis utilizaram intensamente uma área para compensar a falta de áreas maiores. Assim comparamos o uso do espaço 3D com os dados convencionais de uso do espaço. Previmos que os muriquis podem compensar as menores áreas usadas ou distâncias diárias percorridas com o aumento o uso das áreas 3D.

Nossas análises mostram a importância de entender os possíveis benefícios (em termos de acessar recursos variados e intensivamente) e os custos energéticos (para explorar florestas perturbadas e com áreas inclinadas) em comparação em uma mata em área plana e com menos estratos utilizados. Além de estimular novas investigações sobre as habilidades dos primatas para ajustar seu espaço em resposta as rápidas mudanças ambientais e demográficas, podem melhorar a base das estratégias de gestão de conservação de espécies, representando melhor o uso de habitat, territorialidade, competição e divisão de nicho em populações ameaçadas de vida selvagem.

Materiais e Métodos

Área de estudo

A área de estudo é a Reserva Particular do Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala - RPPN-FMA (Figura 1), com 957 hectares, localizada no município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil (19° 44' S, 41° 49' W). A vegetação é classificada como Floresta Atlântica Baixo-Montana semidecídua (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). A área é descrita como um misto de floresta primária e secundária, em diferentes estágios iniciais de regeneração (Strier, 1991; Lemos de Sá & Strier, 1992; Boubli et al., 2011), cercada por pastagens e plantações (Strier et al., 2006).

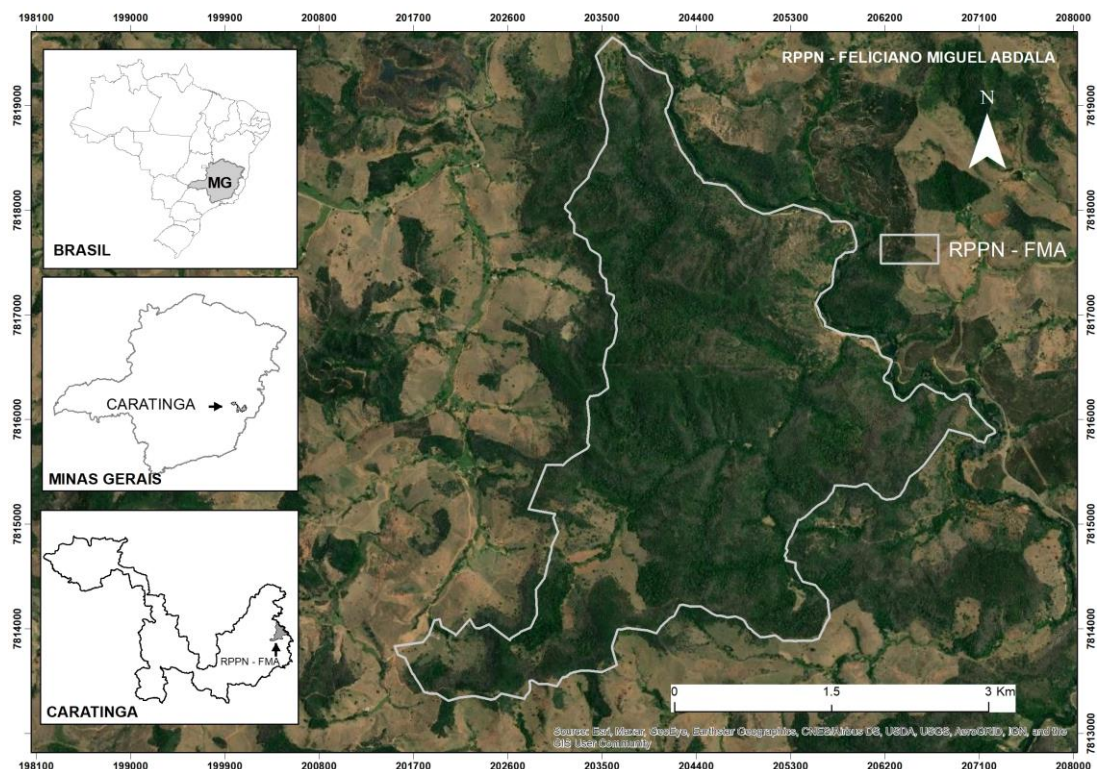


Figura 1. Limites da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN–FMA), Minas Gerais, Brasil.

O relevo é considerado íngreme (Figura 2), variando entre 318 a 682 metros de altitude (Strier et al., 2006) e a floresta apresenta uma diversidade de habitats que variam com gradiente altitudinal com vegetação de grande porte podendo alcançar entre 28 e 30 m de altura e algumas árvores emergentes espalhadas com alturas > 30 m (Boubli et al., 2011). Neste estudo, dados sobre pluviosidade e temperatura foram coletados durante os meses chuvosos (outubro 2010 a março 2011), e os meses secos foram dados coletados no início do período (agosto e setembro de 2010) e no final do estudo (abril a julho de 2011).

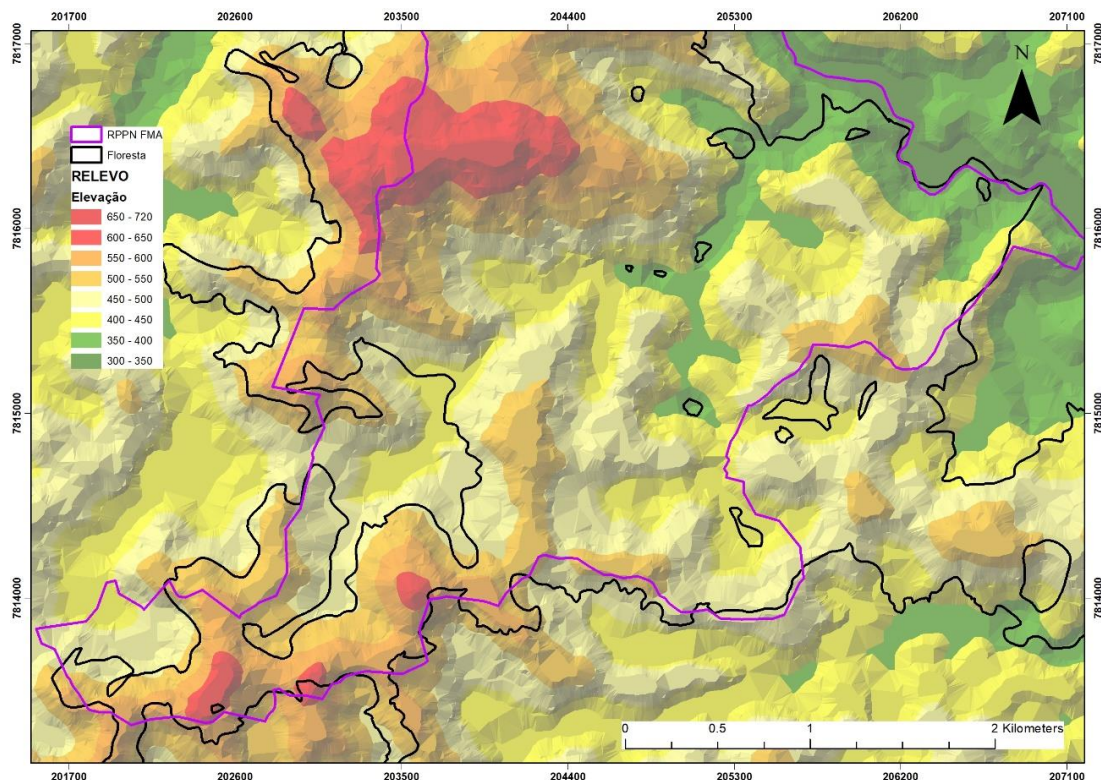


Figura 2. Relevo (altitude em relação ao nível do mar) da área do grupo Matão varia de aproximadamente 300 metros (verde) a 680 metros (vermelho). A área de mata do fragmento (linha preta), e os limites da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (linha roxa).

Grupo de estudo

O grupo de estudo, conhecido como Matão, é um dos cinco grupos de muriquido-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) que habitam a área da RPPN--FMA, e que variou de 109 a 117 indivíduos (Strier, 2021). Este grupo vem sendo monitorado desde 1983, e desde o início aumentou significativamente o número de indivíduos (Strier, 2021). Devido ao monitoramento de longo prazo todos os indivíduos são habituados à presença dos pesquisadores e são identificados por características físicas como a despigmentação facial e coloração da pelagem (Strier, 1999). Estudos iniciais indicam que todos os seus membros deslocavam juntos como uma unidade coesa, mas com o aumento no número de indivíduos eles começaram a se dividir em partes menores, tornando-se mais fluidos (Strier et al., 1993).

Coleta de dados

Os dados foram coletados de agosto de 2010 a julho de 2011 por ML e outros pesquisadores e disponibilizados pelo Projeto Muriqui de Caratinga, seguindo o protocolo de coletas do Projeto Muriqui de Caratinga (Strier, 2018), que consiste no registro das atividades comportamentais com a localização geográfica (o local ou ponto onde as atividades ocorreram) coletados com auxílio de GPS (Garmin 60csx), através do método de varredura instantânea ou *scan sampling*, com registros a cada 30 minutos. Assim, as informações contidas em cada varredura são:

- I) Identificação individual, determinada a partir de suas marcas naturais.
- II) Atividade (alimentação, locomoção, descanso e socialização, beber água).
- III) Estratificação vertical da vegetação, com base na estrutura da vegetação circundante. Com as escalas: C = Chão (quando um indivíduo está inteiramente no solo sem apoio da vegetação), OC = Chão com suporte (quando o indivíduo usa o chão com algum membro do corpo preso a vegetação, BC = Abaixo da copa, SC = Subcopa, CM = Copa Média, CA = Copa alta (Pertencente ao dossel, a copa alta é observada entre a copa média e a copa emergente), CE = Copa emergente.
- IV) Uso real do estrato ou estrato atual, com base na altura do solo. Com as escalas: 0 = 0m, 1 = 0.1 – 1.99 m, 2 = 2 - 4.99 m, 3 = 5 – 9.99 m, 4 = 10 – 14.99 m, 5 = 15 -20 m, 6 = > 20 m.
- V) Vizinho mais próximo. Distância entre indivíduos, de 0 a > 5 metros, ou sem vizinho.

Análises espaciais

Um grupo de muriquis (grupo Matão) foi acompanhado durante 12 meses entre agosto de 2010 a julho de 2011 na RPPN-FMA, quase que diariamente por dois pesquisadores. A coleta tem uma pausa de três semanas entre o final de dezembro e o início de janeiro do ano seguinte. As atividades comportamentais eram coletadas a cada 30 minutos e esses registros totalizaram 5155 pontos de localização com coordenadas geográficas em UTM (Zona 24 K, Datum WGS, 1984). O grupo Matão teve sua área de uso 2D anual neste período de estudo de 406 hectares (ha) e área nuclear 2D de 88 ha,

com uma média mensal 305 ha (Lima et al., 2019). Para nossas análises transformamos estes resultados em metros quadrados.

Para estimar o espaço tridimensional (3D), e gerar representações mais detalhadas das localizações, calculamos o volume usado pelos muriquis. Cada varredura instantânea ou scan incluía uma coordenada x (latitude), uma coordenada y (longitude), uma coordenada z (neste estudo, altitude do relevo + altura onde as atividades comportamentais ocorriam em relação ao solo - URE). Quando mais de uma atividade foi observada por scan, replicamos o ponto na mesma localização com a altura do outro indivíduo e atividade, totalizando 25.390 pontos de localização (Figura 3).

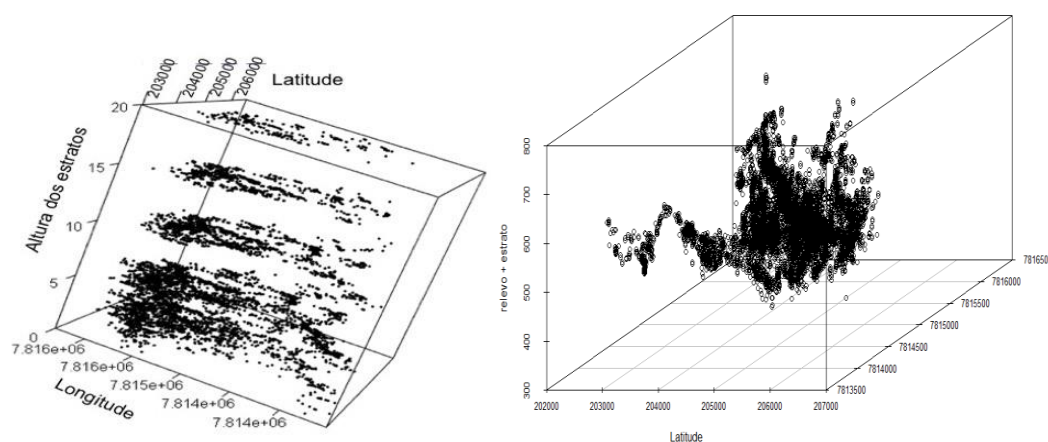


Figura 3. Exemplo dos pontos de localização com o uso real do estrato sem a altitude (esquerda), e com a altitude do relevo (direita). Onde, podemos ver a latitude, longitude em UTM (Universal Transverse Mercator) e altura dos estratos (em metros) das atividades comportamentais dos muriquis em relação ao solo na RPPN-FMA durante o período de estudo de agosto de 2010 a julho de 2011.

O estimador kernel, é um dos métodos mais utilizado para estimar o uso do espaço ou área de vida de animais, que calcula através da distribuição de utilização a probabilidade de onde um animal pode ser encontrado em qualquer momento escolhido aleatoriamente (Worton, 1989; Jacob & Rudran, 2003; Powell, 2012). Neste estimador, as áreas de uso são calculadas utilizando 95% das localizações e áreas nucleares com 50% das localizações (Laver & Kelly, 2008), tipicamente calculados em duas dimensões (2D) em estudos ecológicos, mas que pode ser calculado em várias dimensões se desejado (Duong, 2007).

Portanto, analisamos os dados no programa R Version 3.6.3 (R Core Team 2020) usando o pacote “Ks” (Duong, 2007) que implementa seletores para dados de

duas a seis dimensões. Dentro deste pacote utilizamos um estimador de áreas de uso chamado de distribuições tridimensionais de utilização kernel (3D-KUDs). Este estimador, além de ser baseado no movimento dos animais, pode ser usado para examinar como as espécies interagem espacialmente em três dimensões e representar mais realisticamente o espaço usado por um animal ou grupo (Duong, 2007; Horne et al., 2007). Usamos o script de Simpfendorfer et al., (2012), adaptado para nossos dados.

Neste estudo, o termo área de uso (home range em inglês) não se refere ao cálculo de área e sim ao espaço que foi utilizado pelos muriquis, portanto, denominamos, como em outros estudos a área de uso 3D, equivalente ao volume de 95% dos pontos coletados e a área nuclear 3D equivalente ao volume de 50% dos pontos usados (Chandler et al., 2020; Tracey et al., 2014; Udyawer et al., 2015). Assim, calculamos o uso do espaço tridimensional (3D) ou volumétrico, tanto da área de uso 3D, quanto a área nuclear 3D utilizado anualmente e mensalmente pelos muriquis.

Analizamos os dados do espaço 3D para ver se estão relacionados com dados convencionais de uso do espaço 2D analisados em Lima et al. (2019), para ver se houve alguma compensação no uso das áreas usadas intensivamente versus áreas maiores coletadas mensalmente (12 meses), através da correlação de Spearman r_s . Também usamos a correlação de Spearman para testar a relação entre o volume encontrado e as distancias diárias percorridas. Para testar as diferenças sazonais nos volumes área de uso 3D e das áreas nucleares 3D utilizamos o teste Qui-quadrado e o teste de U Mann-Whitney.

Para a confecção de mapas usamos o software ArcGis10.4 (ESRI) e as imagens de satélite (Ikonos) disponibilizadas pelo IEF-MG (Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais), de 04 de setembro de 2011 que possuem resolução de 1 metro.

Resultados

Primeiro, analisamos a variação vertical do espaço, ou seja, como os muriquis utilizam todos os estratos da floresta (Tabela 2). A porcentagem do tempo que os muriquis ocuparam os estratos da floresta em todo período de estudo (12 meses) variou de 3 % no chão (0 m) até 35% (estrato entre 5 e 10 m). A maioria dos registros ocorreram nos meses secos (58 %), em comparação aos meses chuvosos (42 %), e apesar destas variações sazonais, não houve diferença significativa entre os estratos usados entre os meses secos e meses chuvosos (Mann Whitney U test = 18, $n_1=7$, $n_2=7$,

$p = 0,4062$). Contudo, os estratos mais usados nos meses secos estavam entre 5 e 15 metros de altura (55 % do tempo), e nos meses chuvosos estavam entre 5 e 10 metros de altura (57 % do tempo).

Tabela 2. Porcentagem de tempo dos muriquis em cada estrato real usado no período de estudo (anual), e separados entre os meses secos e meses chuvosos.

	Anual (n registros) %	Meses secos (n registros) %	Meses chuvosos (n registros) %
0 (0 m)	(659) 3	(355) 2	(304) 3
1 (0.1 – 1.99 m)	(1444) 6	(770) 5	(674) 6
2 (2 – 4.99 m)	(5522) 22	(2725) 19	(2797) 26
3 (5 – 9.99 m)	(8810) 35	(5086) 35	(3724) 35
4 (10 – 14.99 m)	(4649) 18	(2897) 20	(1752) 16
5 (15 – 20 m)	(3259) 13	(2061) 14	(1198) 11
6 (> 20 m)	(1047) 4	(779) 5	(268) 3
Total	(25390) 100%	(14673) 58%	(10717) 42%

Simulamos os volumes das áreas de uso do grupo Matão calculadas anteriormente em 2D como se a área de uso (em metros quadrados) fosse plana igual as análises bidimensionais, e a variação vertical fosse somente as alturas das árvores. Os volumes (área x altura) usados pelo grupo (área de uso 3D) variavam de $4 \times 10^6 \text{ m}^3$, ou seja, 4 milhões de metros cúbicos se todas as árvores tivessem um metro de altura, e a $203 \times 10^6 \text{ m}^3$ se toda as arvores tivessem 50 metros de altura (Tabela 3). Este resultado trouxe confiança aos nossos cálculos do espaço 3D.

Tabela 3. Espaço 3D simulado (Volume em m^3) das áreas de uso e áreas nucleares durante todo o período de estudo (anual), meses secos e meses chuvosos, com várias faixas de altura (de 1 metro até 50 metros) em relação ao solo.

	Espaço 3D simulado (m^3)					
	1 metro	10 metros	20 metros	30 metros	40 metros	50 metros
Anual						
Área de uso	4×10^6	41×10^6	81×10^6	122×10^6	162×10^6	203×10^6
Área nuclear	0.88×10^6	8.8×10^6	18×10^6	26×10^6	35×10^6	44×10^6
M. secos						
Área de uso	3.9×10^6	39.9×10^6	80×10^6	120×10^6	160×10^6	199×10^6
Área nuclear	0.87×10^6	8.7×10^6	17×10^6	26×10^6	35×10^6	43×10^6
M. chuvosos						
Área de uso	3.2×10^6	32.5×10^6	65×10^6	97×10^6	130×10^6	162×10^6
Área nuclear	0.65×10^6	6.5×10^6	13×10^6	19×10^6	26×10^6	32×10^6

Uso do espaço 3D

Durante os 12 meses do estudo, as estimativas indicaram que a área de uso 3D do grupo foi de $118 \times 10^6 \text{ m}^3$ (118 milhões de metros cúbicos), e a área nuclear 3D de cerca de $20 \times 10^6 \text{ m}^3$, ou quase 17% de toda área de uso 3D usada pelo grupo (Tabela 4, Figura 4). Quando separamos os pontos entre os meses secos e os meses chuvosos (Figura 5), o volume usado nos meses secos foram maiores que os observados nos meses chuvosos (Tabela 1). Nos meses secos o grupo usou 86 % do volume encontrado para todo o período de estudo, e nos meses chuvosos foram 65 % ($\chi^2 = 73002.2$, $df = 1$, $P < 0.0001$).

Tabela 4. Área de uso e área nuclear 3D em metros cúbicos (m^3), área de uso e área nuclear 2D em metros quadrados (m^2) e distância diária percorrida (DPL) em todo período de estudo (anual), nos meses secos e meses chuvosos (total, média $\pm$ dp) de um grupo de muriquis na RPPN-FMA.

Uso do espaço 3D					
	Área de uso 3D (m^3)	Área de uso 2D (m^2) *	Área nuclear 3D (m^3)	Área nuclear 2D (m^2) *	DPL (m)
Anual	118×10^6	4.06×10^6	20×10^6	0.88×10^6	$1132 \pm 482^*$
M. secos (média $\pm$ dp)	102×10^6 (39×10^6 $\pm 14 \times 10^6$)	3.99×10^6 (3.22×10^6 $\pm 0.6 \times 10^6$)	14×10^6 (4.9×10^6 $\pm 1.6 \times 10^6$)	0.87×10^6 (0.67×10^6 $\pm 0.1 \times 10^6$)	1034 ± 186
M. chuvosos (média $\pm$ dp)	76×10^6 (29×10^6 $\pm 8 \times 10^6$)	3.25×10^6 (2.87×10^6 $\pm 0.7 \times 10^6$)	12×10^6 (4.1×10^6 $\pm 1.2 \times 10^6$)	0.65×10^6 (0.68×10^6 $\pm 0.1 \times 10^6$)	1427 ± 524

Legenda. *Área de uso 2D, área nuclear 2D e DPL anual foram adaptados de Lima et al., 2019.

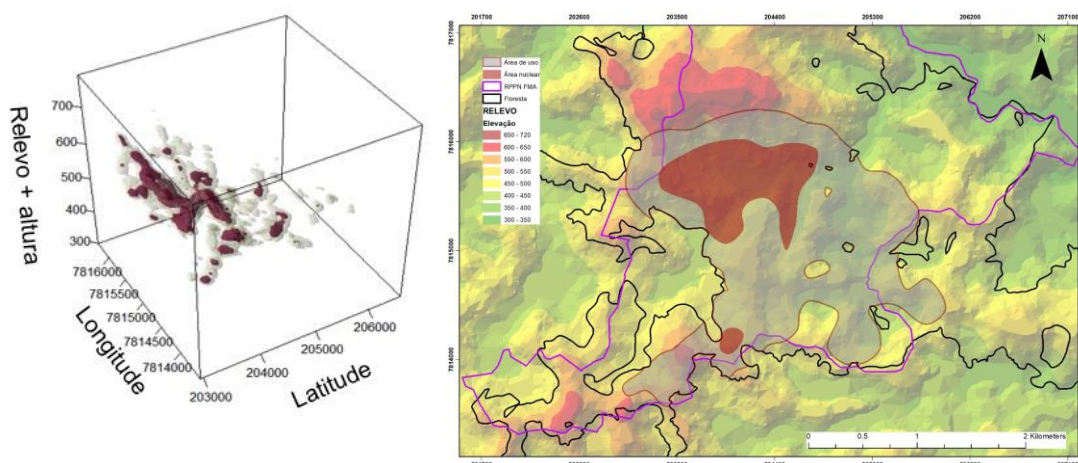


Figura 4. A esquerda, área de uso 3D anual (cinza) e área nuclear (vermelho), com latitude, longitude, relevo (altura) + altura do estrato. A direita, áreas de uso 2D (cinza) e área nuclear 2D anual (vermelho), com relevo (verde: 300-450 m; amarelo: 450-500 m; laranja: 500-600 m; vermelho: 600-682 m, adaptado de Lima et al. (2019), de um grupo de muriquis (Matão) na RPPN-FMA.

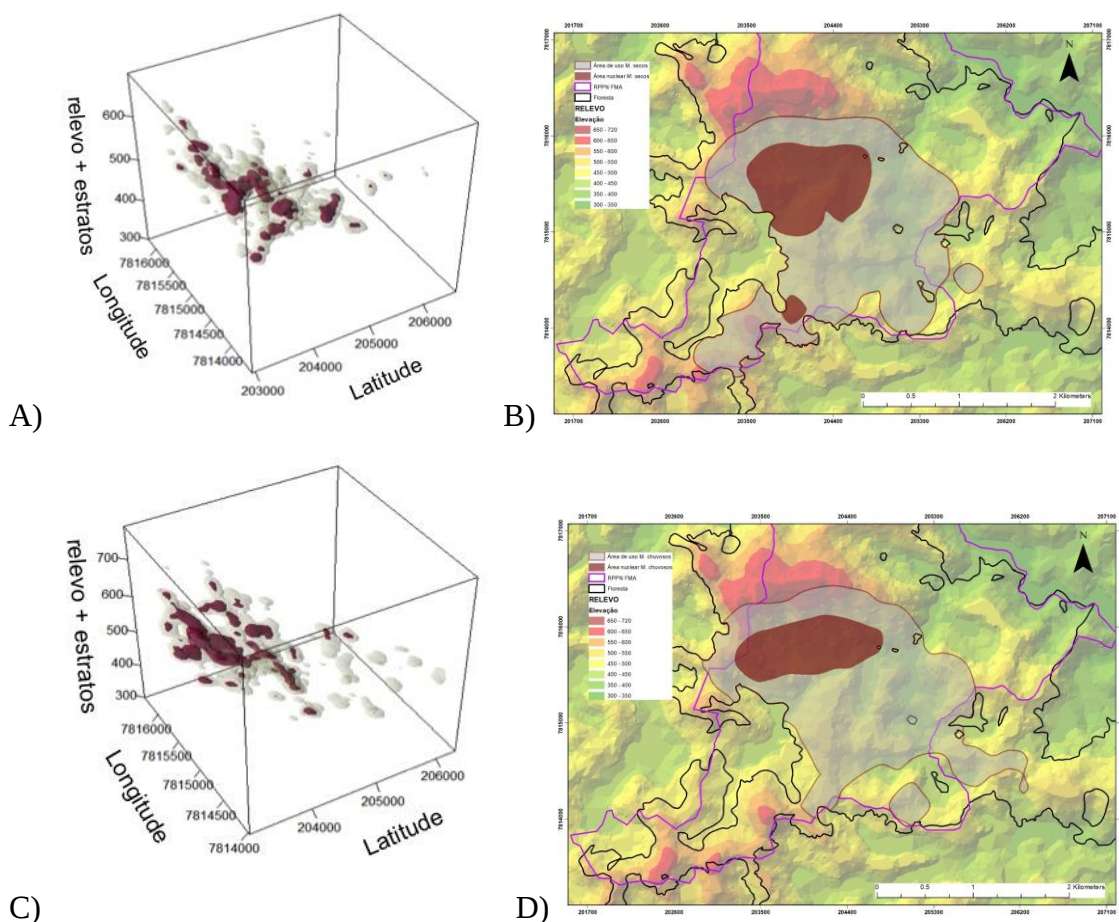


Figura 5. Área de uso 3D e 2D (cinza) e área nuclear 3D e 2D (vermelho escuro) durante os meses secos (A e B) e meses chuvosos (C e D). Áreas de uso 3D, com latitude, longitude, relevo (altitude) + altura do estrato. Áreas de uso e nuclear 2D, com relevo (verde:300-450 m; amarelo: 450-500 m, laranja: 500-600 m; vermelho: 600-682 m), limite RPPN-FMA (linha roxa), floresta (linha preta) de um grupo de muriquis (Matão) na RPPN-FMA.

Uso do espaço 3D mensal

O espaço 3D mensal usado pelo grupo Matão (Tabela 5, Figura 6), teve uma área de uso 3D média de $34 \times 10^6 \text{ m}^3$ ($dp \pm 12 \times 10^6 \text{ m}^3$, mediana $32 \times 10^6 \text{ m}^3$), ou seja, 30% do volume encontrado em todo o período de estudo. O volume mensal da área nuclear 3D foi entre 10 a 35 % do volume encontrado para a área nuclear 3D de todo o período de estudo e foi em média de $4.5 \times 10^6 \text{ m}^3$ ($dp \pm 1.4 \times 10^6 \text{ m}^3$, mediana $4.4 \times 10^6 \text{ m}^3$).

Não houve correlação entre a área de uso 3D e a área de uso 2D (Spearman $r_s = 0.4545$, $n = 12$, $p = 0.1376$), pois estamos medindo tipos de uso de espaço diferentes. As áreas de uso 3D estavam correlacionadas com a área nuclear 3D (Spearman $r_s = 0.9091$,

$n = 12$, $p = < 0.0001$) e área nuclear 2D (Spearman $r_s = 0.6235$, $n = 12$, $p = 0.0302$). Contudo, as áreas nucleares 3D estavam correlacionadas com as áreas nucleares 2D (Spearman $r_s = 0.62$, $n = 12$, $p = 0.0315$), e não estava correlacionada com área de uso 2D (Spearman $r_s = 0.3566$, $n = 12$, $p = 0.2551$).

A distância diária percorrida não foi correlacionada com a área de uso 3D (Spearman $r_s = 0.1259$, $n = 12$, $p = 0.6967$), ou área nuclear 3D (Spearman $r_s = 0.028$, $n = 12$, $p = < 0.9312$). A distância diária percorrida também não estava correlacionada com a área de uso 2D (Spearman $r_s = -0.4476$, $n = 12$, $p = 0.1445$), ou área nuclear 2D (Spearman $r_s = -0.1436$, $n = 12$, $p = 0.6561$).

Tabela 5. Volume (m^3) mensal das áreas de uso 3D e das áreas nucleares 3D, e áreas de uso e áreas nucleares 2D (m^2) mensais e distâncias diárias percorridas (DPL) de um grupo de muriquis-do-norte na RPPN-FMA.

Meses	N pontos localização	Uso do espaço 3D mensal				DPL (m)*
		Área de uso 3D (m^3)	Área de uso 2D* (m^2)	Área nuclear 3D (m^3)	Área nuclear 2D* (m^2)	
Agosto	2662	61×10^6	2.83×10^6	7.3×10^6	0.66×10^6	1166
Setembro	1785	22×10^6	2.04×10^6	3.4×10^6	0.52×10^6	1275
Outubro	2018	42×10^6	3.64×10^6	6.3×10^6	0.87×10^6	1321
Novembro	1823	33×10^6	3.62×10^6	4.8×10^6	0.93×10^6	1004
Dezembro	700	17×10^6	2.45×10^6	2.8×10^6	0.62×10^6	954
Janeiro	1388	29×10^6	2.43×10^6	3.6×10^6	0.66×10^6	2322
Fevereiro	2560	27×10^6	3.20×10^6	4.0×10^6	0.60×10^6	1757
Março	2228	21×10^6	1.92×10^6	3.2×10^6	0.43×10^6	1201
Abril	2442	41×10^6	3.52×10^6	5.5×10^6	0.74×10^6	1097
Mai	2247	24×10^6	3.73×10^6	2.7×10^6	0.65×10^6	970
Junho	2930	36×10^6	3.78×10^6	5.5×10^6	0.84×10^6	948
Julho	2607	45×10^6	3.47×10^6	4.9×10^6	0.63×10^6	748
Média	2116	34×10^6	3.05×10^6	4.5×10^6	0.68×10^6	1230
+ dp	+ 623	+ 12×10^6	+ 0.68×10^6	+ 1.4×10^6	+ 0.14×10^6	+ 427
Mediana	2238	32×10^6	3.33×10^6	4.4×10^6	0.65×10^6	1132

*Área de uso 2D, área nuclear 2D e DPL foram adaptadas de Lima et al., 2019.

O menor volume foi observado na área de uso 3D ocorreu no mês de dezembro com $17 \times 10^6 m^3$, contudo este mês tem menos coletas que outros meses, e o maior em agosto (meses secos) com $61 \times 10^6 m^3$ com aproximadamente 50 % do espaço 3D usado em todo período de estudo. Houve correlação entre o número de pontos de localização e a área de uso 3D (Spearman $r_s = 0.6154$, $n = 12$, $p = 0.0331$) e não houve correlação com área de uso 2D (Spearman $r_s = 0.4545$, $n = 12$, $p = 0.1376$).

Nas áreas nucleares 3D, o menor volume observado em maio e dezembro com $2.7 \times 10^6 \text{ m}^3$ e $2.8 \times 10^6 \text{ m}^3$ respectivamente e o maior em agosto com $7.3 \times 10^6 \text{ m}^3$ (Tabela 5. Figura 5), contudo, não houve correlação entre os pontos coletados com área nuclear 3D (Spearman $r_s = 0.5524$, $n = 12$, $p = 0.0624$) nem com área nuclear 2D (Spearman $r_s = 0.1436$, $n = 12$, $p = 0.6561$). Mesmo assim, não houve diferenças significativas entre as áreas de uso 3D encontrados nos meses chuvosos e as áreas de uso 3D nos meses secos (Mann Whitney U test= 10, $n_1 = 6$, $n_2 = 6$, $p = 0.2002$), ou para as áreas nucleares 3D (Mann Whitney U test= 13, $n_1 = 6$, $n_2 = 6$, $p = 0.4233$).

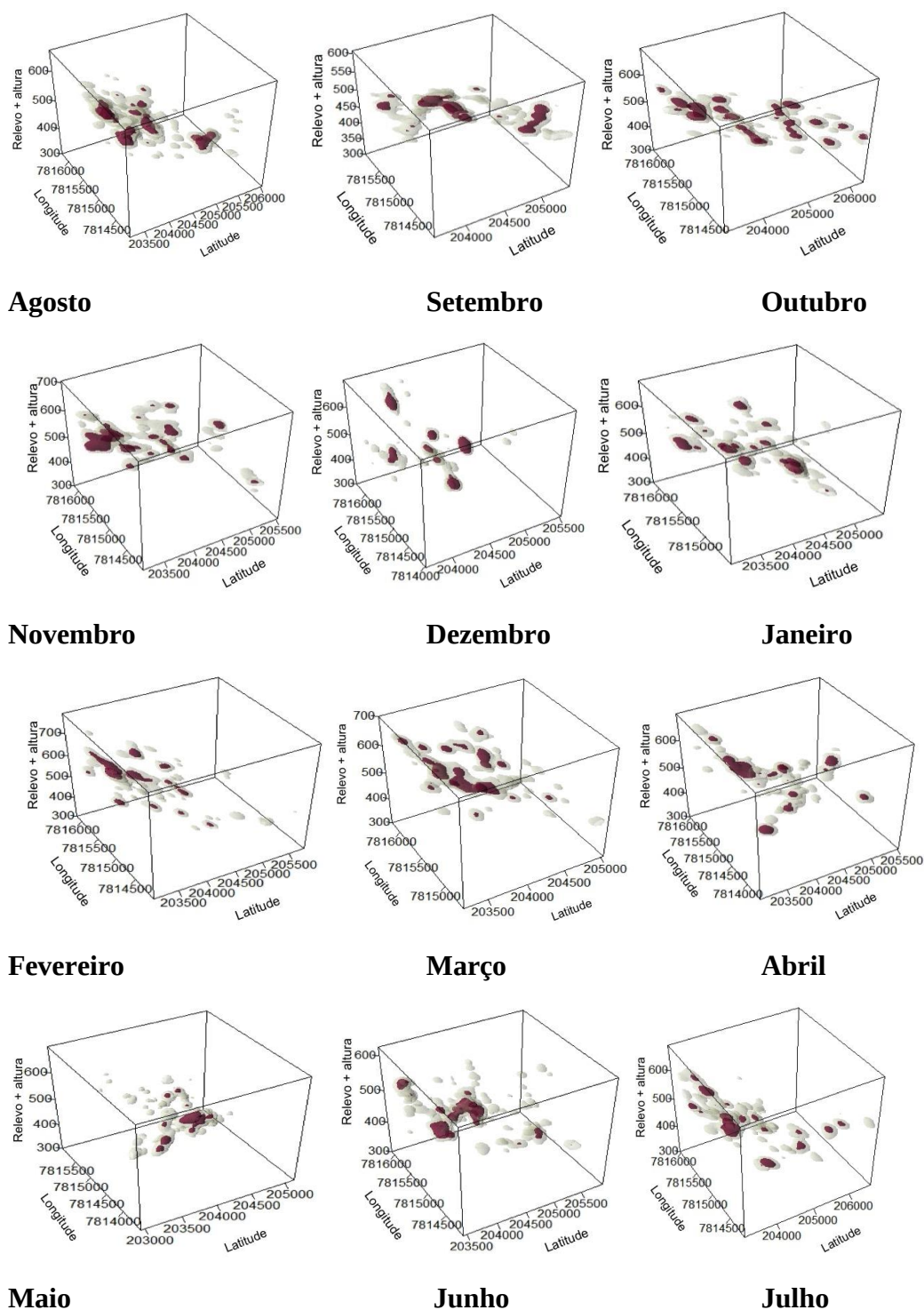


Figura 6. Representação 3D do uso do espaço mensal em muriquis-do-norte na RPPN-FMA de agosto 2010 a julho 2011.

Discussão

Este estudo é até o momento o único feito com primatas em vida livre que testa a aplicação de análises tridimensionais no uso do espaço e une informações do relevo e localização dos animais em relação ao solo. E o primeiro usado pelos muriquis, que descreve de modo mais realista a distribuição do grupo no ambiente em comparação as tradicionais análises em duas dimensões, e mostra a necessidade de integrar vários parâmetros, em vez de manipulá-los individualmente, como é a convenção atual. Análises volumétricas de dados tridimensionais (3D) fornecem uma ampla perspectiva do uso do habitat por animais que vivem em um ambiente 3D (Simpfendorfer et al., 2012).

Usar a localização de indivíduos em um mesmo local (grupo Matão), mas em alturas diferentes durante suas atividades comportamentais, indicou que os muriquis usaram um grande volume de floresta. Provavelmente, porque em 2010-2011 a população parecia estar se aproximando ou ter atingido um ponto de saturação do habitat e, intensificaram o uso do habitat disponível, expandindo seu nicho vertical, por não ter como expandir suas áreas (Strier, 2021).

Análises espaciais em 3D mostram que a sazonalidade pode alterar a área de uso 3D dos muriquis. Nos meses secos o grupo usou 86% de todo o volume do período de estudo ao contrário dos 65 % usados nos meses chuvosos. Que pode ser influência do nosso local de estudo, onde os muriquis mudam sua dieta em resposta às flutuações na disponibilidade de frutos, flores e folhas novas, que são mais abundantes durante a estação chuvosa do que durante a estação seca, quando dedicam mais tempo de alimentação das folhas maduras (Strier, 1991, Printes & Strier, 1999, Strier et al., 2001).

Nossos resultados revelam que as áreas de uso 3D e áreas de uso 2D não estavam correlacionadas, o que mostra a diferença entre os tipos de análises. Talvez porque a área de uso inclui locais adicionais onde animais se alimentam com pouca frequência, e as análises em 3D representam a complexidade do uso do espaço, pois refletem o uso de recursos distribuídos verticalmente (Chandler et al., 2020).

Análises do espaço na área de uso 3D mensais, igual as análises 2D, podem estar ligadas a distribuição dos recursos. Mas como vimos em muriquis, a expansão do nicho vertical pode ser a única opção disponível em florestas saturadas, e o aumento da diversificação no uso de estratos verticais aumenta a intensidade com que uma área

pode ser utilizada, mas também pode proporcionar acesso a uma maior diversidade e quantidades de recursos alimentares (Tabacow et al., 2009).

Nas áreas nucleares 3D, a sazonalidade indicou menor variação entre os meses secos e chuvosos. Além disso, as áreas nucleares 3D estavam correlacionadas com as áreas nucleares 2D, talvez porque os muriquis necessitem usar um volume mínimo de mata para que possa realizar suas atividades comportamentais. Áreas nucleares de muriquis na RPPN-FMA contém mais árvores de grande porte do que outras áreas da área de uso (da Silva Junior et al., 2009) e como já observado em análises 2D (Lima et al., 2019), devido a concentração de recursos biologicamente relevantes, representam a área ótima que um indivíduo ou grupo necessita para sobreviver e reproduzir (Powell 2000, Asensio et al 2015).

Embora alguns estudos tenham usado o relevo (Sprange, 2000), a altura dos animais em relação ao solo (Mourthé et al., 2007; Tabacow et al., 2009; Moura, 2019), e outros deram início as análises do espaço tridimensional (Digby, 2008, 2009; Queiroz, 2010), todos mostram a dificuldade de trabalhar com esse tipo de análise, presumivelmente devido à falta de ferramentas analíticas acessíveis aos biólogos que coletam dados de movimento dos animais (Simpfendorfer et al., 2012). O desenvolvimento de novas ferramentas analíticas, como o ambiente R (<http://www.r-project.org>), agora torna essa análise possível, para fornecer uma oportunidade para definir melhor os parâmetros de movimento e o uso desta técnica pode ser aplicada a qualquer conjunto de dados que inclua coordenadas 3D (Belant et al., 2012; Simpfendorfer et al., 2012).

Nosso estudo destaca a importância de levar em consideração todas as dimensões espaciais simultaneamente ao quantificar o uso do espaço e também vem se juntar a outros estudos que demonstram que a integração do eixo horizontal e vertical permite uma interpretação mais precisa dos padrões de movimento e do uso do espaço. Análises tridimensionais fornecem uma visão importante no uso do espaço de espécies arborícolas que utilizam vários estratos verticais e este método tem potencial de impactar positivamente estratégias de conservação de espécies por meio de um melhor conhecimento do uso do habitat (Chandler et al., 2020). Além de determinar com mais precisão como diferenças na estrutura do habitat e recursos associados se correlacionam com o uso do espaço, é de grande importância para melhora nas análises ecológicas (Belant et al., 2012).

Conclusões

Nosso estudo é pioneiro no uso do espaço tridimensional em primatas de vida livre, usando o relevo e altura dos indivíduos em relação ao solo, através de novas ferramentas de análises tridimensionais e descreve de forma realista como o grupo de muriquis se distribui no ambiente em que vive.

Análises tridimensionais durante o período de um ano de estudo indicaram que um grupo de mais de 100 muriquis usou um grande volume de floresta, porque sem ter como expandir sua área de uso, porque dividem a floresta com mais 4 grupos, expandiram seu nicho vertical. Este volume varia com a sazonalidade e mensalmente ocupam em média 30% do volume anual.

O volume da área de uso 3D não ter relação com a área de uso 2D, mostra que estas análises se complementam. E o volume usado da área da nuclear 3D esta correlacionada com a área nuclear 2D e mostrou que apesar da variação mensal, pode indicar qual o volume mínimo necessário para que o grupo possa realizar suas atividades diárias.

Esperamos que este estudo mostre a importância de levar em consideração todas as dimensões espaciais simultaneamente ao quantificar o uso do espaço, e tem potencial de impactar positivamente estratégias de conservação de espécies por meio de um melhor conhecimento do uso do habitat e melhorar outras análises ecológicas.

Referências

- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2012). Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates*, 53(2), 147-156.
- Asensio, N., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2015). Quality and overlap of individual core areas are related to group tenure in female spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 77(7), 777-785.
- Agostini, I., Holzmann, I., & Di Bitetti, M. S. (2010). Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31(3), 363-381.
- Belant, J. L., Millspaugh, J. J., Martin, J. A., & Gitzen, R. A. (2012). Multi-dimensional space use: the final frontier. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 11-12.
- Boubli, J. P., Couto-Santos, F. R., & Strier, K. B. (2011). Structure and floristic composition of one of the last forest fragments containing the critically endangered northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates). *Ecotropica*, 17, 53-69.

- Bras, Y. L., Jouma'a, J., & Guinet, C. (2017). Three-dimensional space use during the bottom phase of southern elephant seal dives. *Movement Ecology*, 5(1), 1-15.
- Chandler, C. J., Van Helden, B. E., Close, P. G., & Speldewinde, P. C. (2020). 2D or not 2D? Three-dimensional home range analysis better represents space use by an arboreal mammal. *Acta Oecologica*, 105, 103576.
- Cooper, N. W., Sherry, T. W., & Marra, P. P. (2014). Modeling three-dimensional space use and overlap in birds. *The Auk: Ornithological Advances*, 131(4), 681-693.
- Cunha, A. A., & Vieira, M. V. (2004). Two bodies cannot occupy the same place at the same time, or the importance of space in the ecological niche. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, 85(1), 25-26.
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoids hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24 (2), 209-221.
- Digby, L. J. (2007). Determining home range volumes in primates: Why are we using two dimensional measures for species that live in a three-dimensional world? *American Journal of Physical Anthropology*, 44(supplement), 100.
- Digby, L. J. (2008). A new approach to primate home ranges a 3D and 4D data to calculate home range volume and use. *International society of primatologists*. Abstract.
- Digby, L. J. (2009). A new technique for determining three dimensional and four-dimensional home ranges volumes: An update. *American Journal of Primatology*, 71, 72-72. Div. John Wiley & Sons Inc., 111River St., Hoboken, NJ 07030 USA: Wiley-Liss.
- Duong, T. (2007). ks: Kernel density estimation and kernel discriminant analysis for multivariate data in R. *Journal of Statistical Software*, 21(7), 1-16.
- ESRI. (2012). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: *Environmental Systems Research Institute*.
- Ferrarini, A., Giglio, G., Pellegrino, S. C., Frassanito, A. G., & Gustin, M. (2018). A new methodology for computing birds 3D home ranges. *Avian Research*, 9(1), 1-6.
- Horne, J. S., Garton, E. O., Krone, S. M., & Lewis, J. S. (2007). Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology*, 88, 2354-2363.
- Hutchinson, G. E. (1957). Population studies-animal ecology and demography-concluding remarks. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22, 415-427.
- Jacob, A. A., & Rudran, R. (2004). Radiotelemetria em estudos populacionais. In L. Cullen Jr., R. Rudran, & C. Valladares-Padua (Eds.), *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*, 285-341. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná.
- Janson, C. H., & Byrne, R. (2007). What wild primates know about resources: opening up the black box. *Animal cognition*, 10(3), 357-367.
- Laver, P. N., & Kelly, M. J. (2008). A critical review of home range studies. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1), 290-298.

- Lemos de Sá, R., & Strier, K. B. (1992). A preliminary comparison of forest structure and use by two isolated groups of woolly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Biotropica*, 24(3), 455-459.
- Lima, M., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2019). Habitat use in a population of the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *International Journal of Primatology*, 40(4), 470-495. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00098-7>
- Moura, L. A. (2019). Influencia ecológicas nas distâncias percorridas dos muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*). Dissertação de mestrado, *Universidade federal do Espírito Santo*.
- Mourthé, I.M., Guedes, D., Fidelis, J., Boubli, J. P., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2007). Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, 69(6), 706-712. <https://doi.org/10.1002/ajp.20405>
- Murray, C. M., Gilby, I. C., Mane, S. V., & Pusey, A. E. (2008). Adult male chimpanzees inherit maternal ranging patterns. *Current Biology*, 18(1), 20-24.
- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate 1. *Biotropica*, 32(4b), 793-810.
- Powell, R. A. (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. In L. Boitani & T. K. Fuller (Eds.), *Research techniques in animal ecology: Controversies and consequences*, 65-110. New York: Columbia University Press.
- Powell, R. A., & Mitchell, M. S. (2012). What is a home range? *Journal of mammalogy*, 93(4), 948-958.
- Printes, R. C. & Strier, K. B. (1999). Behavioral correlates of dispersal in female muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 20(6), 941-960.
- de Queiróz, M. B. (2011). Modelando o hábitat em três dimensões: *Callicebus nigrifrons* (Spix, 1823) como modelo. Dissertação de Mestrado. Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
- da Silva Júnior, W. M., Meira-Neto, J. A. A., da Silva Carmo, F. M., de Melo, F. R., Moreira, L. S., Barbosa, E. F., ... & da Silva Peres, C. A. (2009). Habitat quality of the woolly spider monkey (*Brachyteles hypoxanthus*). *Folia primatologica*, 80(4), 295-308.
- Simpfendorfer, C. A., Olsen, E. M., Heupel, M. R., & Moland, E. (2012). Three-dimensional kernel utilization distributions improve estimates of space use in aquatic animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(3), 565-572.
- Sprague, D. S. (2000). Topographic effects on spatial data at a japanese macaque study site. *American Journal of Primatology*, 52, 143-147.
- Strier, K. B. (1987). Ranging behavior of woolly spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 8, 575-591.

- Strier, K. B. (1991). Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 23, 113-126.
- Strier, K. B. (1999). *Faces in the forest: the endangered muriqui monkeys of Brazil*. Harvard University Press.
- Strier, K. B., (2018). Manual do Projeto Muriqui de Caratinga. Versão 3. Caratinga, Minas Gerais, Brasil.
- Strier, K. B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62, 861-868. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00953-3>
- Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J., Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure in one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 14, 513-526.
- Strier, K. B., Mendes, S. L., & Santos, R. R. (2001). Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 55(2), 87-100.
- Strier, K. B., Boubli, J.P., Possamai, C.B., & Mendes, S.L. (2006). Population Demography of Northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga / Reserva Particular do Patrimônio Natural - Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(2), 227-237.
- Tabacow, F. P., Mendes, S.L., & Strier, K. B. (2009). Spread of a Terrestrial Tradition in an Arboreal Primate. *American Anthropologist*, 111(2), 238-249.
- Tokuda, M., Boubli, J. P., Mourthé, I. M. C., Izar, P., Possamai, C. B., & Strier, K. B. (2014). Males follow females during fissioning of a group of northern muriquis. *American Journal of Primatology*, 76(6), 529.
- Tracey, J. A., Sheppard, J., Zhu, J., Wei, F., Swaisgood, R.R., & Fisher, R. N. (2014a). Movement-based estimation and visualization of space use in 3D for wildlife ecology and conservation. *PLoS ONE* 9(7), e101205.
- Tracey, J. A., Sheppard, J. K., Lockwood, G. K., Chourasia, A., Tatineni, M., Fisher, R. N., & Sinkovits, R. S. (2014 b). Efficient 3D movement-based kernel density estimator and application to wildlife ecology. In *Proceedings of the 2014 Annual Conference on Extreme Science and Engineering Discovery Environment*, 1-8.
- Udyawer, V., Simpfendorfer, C. A., & Heupel, M. R. (2015). Diel patterns in three-dimensional use of space by sea snakes. *Animal Biotelemetry*, 3(1), 29.
- Worton, B. J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, 70(1), 164-168.
- Zhang, Z., Sheppard, J. K., Swaisgood, R. R., Wang, G., Nie, Y., Wei, W. E. I., ... & Wei, F. (2014). Ecological scale and seasonal heterogeneity in the spatial behaviors of giant pandas. *Integrative Zoology*, 9(1), 46-60.

CONCLUSÕES GERAIS

No primeiro capítulo, demonstramos como um grupo de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*), ajusta seus padrões espaciais de acordo com influências do ambiente, como a sazonalidade, onde as distâncias diárias percorridas foram maiores nos meses chuvosos, influenciadas pelo tamanho dos grupos e a proporção de fêmeas. E a distância entre os subgrupos foi maior nos meses secos, não estando relacionada ao tamanho, composição ou distâncias diárias percorridas. Análises com dados acompanhando dois subgrupos ao longo de todo o dia podem ser necessárias para indicar a melhor forma de estudar os efeitos dos subgrupos no uso do espaço.

No segundo capítulo, nosso objetivo de investigar se a mudança demográfica podia influenciar o uso do espaço da população e dos grupos, mostrou que quando a população reduziu, a área de mata utilizada por todos os grupos também reduziu, dentro e fora da reserva. E as áreas de uso dos muriquis-do-norte variaram de acordo com a história de cada grupo, e seguiu nossas duas hipóteses, reduzindo com número de indivíduos em alguns grupos e aumentando quando a densidade populacional diminuiu em outros. Além disso, as áreas nucleares aumentaram ou ficaram estáveis, o que indica uma área mínima necessária para as atividades dos grupos e a preferência dos muriquis por partes mais preservadas da mata. E com a redução na população, a sobreposição de grupos diminuiu entre os grupos, mas foi moderada entre os grupos fissionaram recentemente, e as distâncias diárias percorridas pelos grupos não foram influenciadas pela redução no tamanho dos grupos.

Nosso terceiro capítulo analisa o uso do espaço tridimensional em primatas de vida livre, usando o relevo e altura dos indivíduos em relação ao solo, para calcular o volume usado pelos muriquis, e descrever de forma realista como o grupo se distribui no ambiente em que vive através de novas ferramentas de análises tridimensionais. Com áreas de uso que se sobrepõem com grupos vizinhos, o maior grupo da população não tinha como expandir mais sua área de uso, assim, a resposta foi aumentar o uso dos estratos da floresta dentro desta área, onde o volume usado nos meses secos foi maior que nos meses chuvosos, provavelmente pela alta densidade populacional, e, sem ter como ampliar sua área de uso, expandiram seu nicho vertical. A área de uso 3D e área de uso 2D não estavam relacionadas, embora o volume usado na área nuclear 3D estava correlacionada com a área nuclear 2D, e juntas podem indicar qual o espaço mínimo necessário para que o grupo possa realizar suas atividades diárias.

Estudos sobre o uso do espaço ao longo do tempo em espécies ameaçadas de extinção como os muriquis, trazem novas informações sobre os padrões espaciais e são importantes para a tomada de decisões de manejo e conservação da espécie. Porque podemos ver como os efeitos da flexibilidade comportamental, como a dinâmica de fissão-fusão e a expansão de seu nicho vertical dos muriquis pode protegê-los das pressões causadas pela degradação contínua do habitat e das crescentes mudanças climáticas (Lima et al. 2020; Stewart et al. 2020, Strier, 2021), com o uso das ferramentas disponíveis para determinar a área mínima que deve ser protegida para garantir a sobrevivência de população de outras espécies.

Referências

de Lima, R. A., Oliveira, A. A., Pitta, G. R., de Gasper, A. L., Vibrans, A. C., Chave, J., ... & Prado, P. I. (2020). The erosion of biodiversity and biomass in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. *Nature communications*, 11(1), 1-16.

Stewart, B. M., Turner, S. E., & Matthews, H. D. (2020). Climate change impacts on potential future ranges of non-human primate species. *Climatic Change*, 162(4), 2301-2318.

Strier, K. B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62(6), 861-868.