

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

**Cognição Espacial de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus* – Primates, Atelidae).**

**Karoline Luiza Sarges Marques**

**Vitória, ES**  
**Julho, 2014**

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

**Cognição Espacial de miquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus* – Primates, Atelidae).**

**Karoline Luiza Sarges Marques**

**Orientador: Dr. Sérgio Lucena Mendes**

**Coorientadora: Dra. Andrea Presotto**

**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**  
**Julho, 2014**

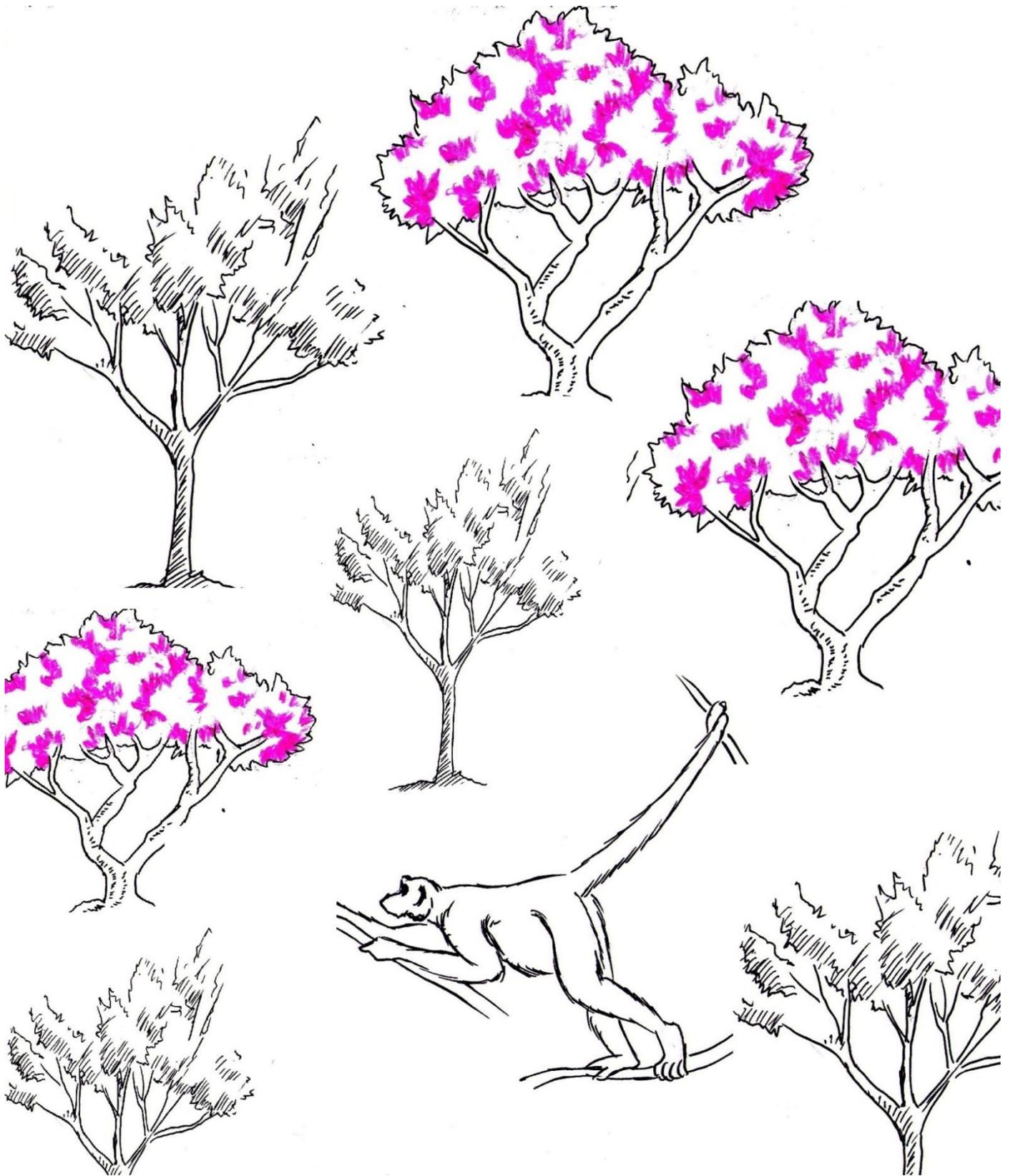


Ilustração Yuri Marins, adaptada de Stephen Nash.

## **AGRADECIMENTOS**

Para muitos, quanto maior o envolvimento com a ciência, menor é o contato com o divino. Para mim foi o extremo oposto, esses últimos quatro anos de batalhas, onde amarguei derrotas e regoziquei-me com as vitórias, reforçaram meu contato com o astral. Por isso, antes de fazê-lo às pessoas de carne e osso, agradeço à essa força gigantesca que tem me ajudado por todos esses anos, que muitos chamam de Deus... Esteja onde estiver, tenha a forma que tiver... Muito Obrigada!!!

### **Meu muito obrigada:**

Ao meu orientador, Sérgio Lucena Mendes, por ter aceitado me orientar, por ter aberto as portas do seu laboratório e do Projeto Muriqui – ES para mim, por toda ajuda e contribuição no desenvolver da minha tese.

À grande amiga e coorientadora Andrea Presotto, que sempre foi de uma generosidade imensurável comigo, me ensinando tudo, desde os primeiros passos na cognição espacial até as técnicas mais rebuscadas. Agradeço pelas incansáveis tardes de discussão, pelas revisões nos capítulos e pelas ideias que sempre acrescentam positivamente ao meu trabalho. Além disso, agradeço por ter me acolhido durante minha passagem por Athens e ter dividido comigo a sua Lilly.

À minha supervisora na Universidade da Geórgia, Dra. Marguerite Madden pela recepção carinhosa e por ter me permitido trabalhar por cinco meses em seu laboratório.

Ao Thomas Jordan, vice-diretor do Center for Geospatial Research, pelo auxílio com meus dados, pelas ideias, mas principalmente pela música no laboratório.

Aos membros da minha banca pela gentileza de aceitarem compor minha banca de defesa e contribuírem com o meu trabalho por meio de suas críticas e observações.

À Dra. Patrícia Izar que me acolheu em seu laboratório no início do meu doutorado e que sempre incentivou meu trabalho.

À Dra. Karen Strier pela preciosa colaboração em meu trabalho durante sua estadia no Brasil e por ter cedido seu tempo para debater comigo as questões teóricas desse trabalho.

À Mariana Petri que gentilmente me cedeu seus dados de mestrado e que me ajudou com as dúvidas sobre os muriquis no início do doutorado.

Aos mestres do PPGBan pela contribuição na minha formação como cientista e pessoa.

À CAPES pela bolsa durante os quatro anos de doutorado e pela bolsa sanduíche durante minha estadia na Universidade da Geórgia.

À Família Seick, principalmente ao Paulo e à Ivone, que me permitiram realizar minhas pesquisas dentro de sua propriedade e por manterem a mata de pé, permitindo a permanência dos muriquis naquela área.

Aos parceiros de campo do Projeto Muriqui – ES Marlon Lima e Rogério Ribeiro. Por todos os dias dividindo a mesma casa, por todos os “causos” contados, por todas as risadas e todas as “chuvas de muriquis”.

Aos membros do LBCV, atuais e pretéritos, pelos quatro anos de convívio e pelos aprendizados divididos.

Aos amigos que me ajudaram nas campanhas de campo: Gabriel Silva, Bertha Nickolaevsky, Vinícius Lurentt, Bruna Pacheco Pina, Mariana Zanotti.

À Lisbete, minha mãe cearense-capixaba que além de me ceder um lugar para morar, foi minha amiga e me ajudou muito durante esse período.

Às minhas pandas: Jhow e Flaflí. Se eu fosse citar todas as razões pelas quais agradeço a vocês não terminaria esse texto, mas agradeço principalmente a lealdade, amor e dedicação que vocês direcionam a mim. Um pouco de mim permanece pra sempre no ES por causa de vocês.

À família Zorzal que me acolheu como filha adotiva.

Às amigas e Dras. Andressa Gatti e Carla Possamai pelas valiosíssimas colaborações na revisão da tese e na vida. Tenho muito orgulho de ter a amizade de vocês!!!!

Aos amigos que fiz na Universidade da Geórgia, Ricardo dos Santos e Roberta Salmi pelas horas de discussão sobre macacos-prego, muriquis e gorilas.

Ao meu pai, irmãos e sobrinha e aos meus avós paternos Julia e Hiro Tsé, pelo amor e apoio durante esses anos.

Ao meu “paidrasto” Fernando Oliveira por todo o apoio e incentivo.

Ao meu namorado Breno Moura pela paciência, pelo amor e por ter sido meu último suspiro nesses momentos finais de tese.

Essa tese não existiria sem o apoio emocional, psicológico e financeiro da família Marques. Tenho muita sorte em ter uma família que me apoia incondicionalmente e que faz dos meus planos, meta para todos e como diria Raul Seixas: *“Sonho que se sonha só é só um sonho que se sonha só, mas sonho que se sonha junto é realidade”*. Vocês tornaram esse sonho realidade!!!! **Dedico essa tese à minha mãe Sonia e aos meus avós Adelina e Benício, os amores da minha vida!!!**

*“Amanhã, bem de manhã  
Vou sair caminhando ao léu  
Só vou seguir na direção de uma estrela que eu vi no céu  
Pra que fingir que não devo ir?  
Caminhos me levem aonde quiserem  
Se meus pés disserem que sim.”*

Almir Sater/ Paulo Simões

## SUMÁRIO

RESUMO .....	vii
ABSTRACT .....	viii
INTRODUÇÃO GERAL E CONTEXTUALIZAÇÃO TEÓRICA.....	1
APRESENTAÇÃO DOS CAPÍTULOS.....	4
CAPÍTULO 1 .....	12
Área de vida e orientação espacial de muriquis-do-norte ( <i>Brachyteles hypoxanthus</i> ) .....	12
CAPÍTULO 2 .....	50
Velocidade, Linearidade e Desvio Angular na navegação de <i>Brachyteles hypoxanthus</i> .....	50
CAPÍTULO 3 .....	87
Relação entre a escolha dos sítios de dormida e o padrão de deslocamento diário dos muriquis-do-norte ( <i>Brachyteles hypoxanthus</i> ).....	87

## RESUMO

Muitas espécies de primatas vivem em grandes áreas de vidas e viajam trajetos extensos, diariamente, em busca de alimentos, água e sítios de dormida. Estudos indicam que os primatas se deslocam pelo ambiente de forma não randômica, navegando entre recursos de forma orientada. Entretanto, os detalhes sobre como esses animais decodificam as informações espaciais internamente e como eles usam essas informações para navegar em suas áreas de vida ainda são pontuais. Nós investigamos os padrões de navegação de miquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) em um fragmento de Mata Atlântica, no Espírito Santo, Brasil. Acompanhamos os miquis-do-norte por 87 dias, divididos em duas temporadas de coletas de dados: uma em 2008/2009, onde os registros de varredura instantânea eram obtidos a cada dez minutos e outra em 2011/2012, onde os registros eram realizados a cada 5 minutos. Nossos principais objetivos foram: 1) Identificar os mecanismos de orientação utilizados pelos miquis-do-norte em seu deslocamento diário; 2) Investigar se as velocidades e linearidades no deslocamento são alteradas dependendo do recurso explorado; 3) Investigar como os miquis escolhem seus sítios de dormida e a relação dessas localidades com o deslocamento diário desses animais. Os resultados indicam que os miquis-do-norte utilizam um sistema de rotas preferenciais conectadas entre si por junções, consistente com o uso de mapa topológico. O deslocamento dos animais é mais veloz quando navegam para fontes alimentares, sítios de descanso e sítios de dormida do que para locais classificados como não objetivos. São seletivos na escolha dos sítios de dormida, optando por locais próximos às junções da rota habitual que forneçam conforto térmico e facilidade no forrageio. Os dados apresentados nesse estudo são evidências de que os miquis-do-norte se deslocam de forma eficiente e não randômica entre os recursos de seu habitat, e conhecem os recursos presentes no ambiente em que vivem.

**Palavras-chave:** *Brachyteles hypoxanthus*, mapa topológico, cognição espacial.

## ABSTRACT

Several species of primates live in large home ranges and travel extensive paths daily in search for food, water and sleeping sites. Studies indicate that primates travel in nonrandom manner, navigating between resources in a goal-oriented way, however, we are still far from understanding how these animals decode spatial information internally and how they use these information to navigate in their home ranges. We investigated the patterns of navigation of northern miqui ( *Brachyteles hypoxanthus* ) in an Atlantic Forest fragment in the state of Espírito Santo, Brazil. We followed the miquis for 87 days divided into two seasons of data collection: 2008/2009, when the scans samplings records were made every 10 minutes and in 2011/2012 when the scans records were made every 5 minutes. Our main goals were: 1) To investigate the orientation systems used by miquis in their daily routes; 2) To investigate if there are changes in navigation speed and linearity depending on the resources exploited; 3) To investigate how miquis choose their sleeping sites and how these areas are related to their daily range. Our results indicated that northern miquis use a route-based map, connected by nodes, consistent with use of topological map. They travel faster when they are reaching food resources, resting and sleeping sites than when they are traveling to non-goal areas. The miquis are selective in choosing their sleeping sites, choosing areas near to the nodes of the habitual route that provide thermal confort, protection and are close to foraging sites. Our data present evidences that miquis travel in an efficiently and nonrandom way between resources in their habitat and that they have spatial knowledge about the resources in their home range.

**Key Words:** *Brachyteles hypoxanthus*, topological map, spatial cognition.

## **INTRODUÇÃO GERAL E CONTEXTUALIZAÇÃO TEÓRICA**

O termo cognição é definido como o processo pelo qual uma espécie adquire, processa, armazena e soluciona problemas baseado nas informações do meio ambiente, com um comportamento flexível que pode ser modificado dependendo da situação, do nível de motivação e das pressões ambientais. Isso inclui percepção, aprendizagem, memória e tomada de decisão (Tomasello & Call, 1997; Shettleworth, 1998; Shettleworth, 2001; Parrish & Brosnan, 2012).

A cognição geralmente é dividida em cognição social e cognição física. Cognição social refere-se à capacidade que um indivíduo tem de interagir com outros, em situações sociais diversas, desde relações familiares, escolha de parceiros para reprodução até a defesa do grupo. A cognição física aborda as habilidades dos animais em lidar com o ambiente físico em que vivem, incluindo estratégias de forrageio, mecanismos de defesa e resolução de problemas (Hopkins, 2010; Parrish & Brosnan, 2012).

A visão clássica da cognição está mais associada à cognição física e gira em torno da habilidade dos organismos em lidar com o espaço em que vivem, com os objetos que ocupam esse espaço e suas inter-relações (Tomasello & Call, 1997). Dessa forma, cognição espacial está relacionada a processos de controle comportamentais associados à localização ou ao arranjo espacial dos estímulos, que podem ser recursos alimentares, predadores, parceiros sexuais, entre outros (Hartley & Burgess, 2003).

Assim, diferentes espécies desenvolveram mecanismos de orientação em relação a objetos de seus interesses no espaço. A localização do organismo no ambiente pode ser realizada por meio de dois sistemas referenciais diferentes: o egocêntrico e o aloocêntrico. No sistema egocêntrico, a localização espacial é obtida pela perspectiva

particular do sujeito, tendo seu próprio corpo como referência. Já no sistema aloccêntrico a localização é obtida, utilizando-se como referência pontos externos ao sujeito e independentes de sua posição (Benhamou, 1997a; Klatzky, 1998).

Três principais mecanismos de orientação têm sido utilizados para explicar a navegação animal: O sistema geométrico, o sistema topológico e o sistema euclidiano. Esses mecanismos não são excludentes entre si e podem ser utilizados de forma complementar dependendo da situação em que os animais se encontrem (Pearce, 2008).

O Sistema Geométrico, conhecido como integração de caminhos ou *dead reckoning* (Cheng, 1986; Gallistel, 1989; Etienne *et al.*, 1990) é o mecanismo interno de integração entre direção e distância que permite que o animal se desloque em seu habitat, atualizando continuamente a sua posição em relação ao ponto inicial da navegação e retorne a essa localidade pelo caminho mais curto e retilíneo possível. Esse sistema é utilizado geralmente por animais que constroem ninhos, como insetos – *Cataglyphis* sp. (Müller & Wehner, 1988; Wehner *et al.*, 1996), *Messor barbarus sancta* (Collett & Collett, 2000) e roedores – *Meriones unguiculatus* (Mittelstaedt & Mittelstaedt, 1980), *Mesocricetus auratus* (Etienne *et al.*, 1991), *Rattus norvegicus* (Benhamou, 1997b), *Mus musculus* (Alyan & Jarder, 1994; Alyan, 1996).

O Sistema Topológico ou mapa de rotas é a representação do espaço no qual o animal não necessariamente calcula a distância e a direção de forma precisa entre localidades, mas utiliza a relação topológica entre marcos espaciais e as rotas preferenciais. Os marcos espaciais podem estar em uma sequência que levarão o animal até o destino ou objetivo (Mackinnon, 1974; Poucet, 1993; Byrne, 2000; Milton, 2000; Di Fiore & Suarez, 2007). Nesse sistema, os animais se deslocam por um conjunto de rotas fixas, interligadas por junções ou nós que permitem a mudança de direção (Poucet, 1993).

O Sistema Euclidiano, também conhecido como mapa cognitivo *stricto sensu*, é baseado na representação euclidiana do espaço que permite ao animal o cálculo da distância e direção de forma precisa de um ponto para qualquer destino previamente conhecido dentro do seu habitat, utilizando caminhos novos e criando atalhos (Tolman, 1948; O'Keefe & Nadel, 1978).

Os mecanismos utilizados na orientação espacial são integrados por diversos sinais presentes no ambiente que são decodificados pelos animais para atingir seus objetivos. Por exemplo: o uso do magnetismo terrestre por algumas espécies de aves, tartarugas e peixes (Yeagley, 1947; Lohmann *et al.*, 1999; Lohmann *et al.*, 2004; Putman *et al.*, 2013), da bússola solar por aves e insetos (Wiltschko & Wiltschko, 1981; Wiltschko & Balda, 1989; Alerstam & Pettersson, 1991; Balda & Wiltschko, 1991; Phillips & Moore, 1992; Dyer & Dickinson, 1996; Alerstam, *et al.*, 2001; Sauman *et al.*, 2005) e de marcos espaciais por insetos, peixes, aves e primatas (Dyer, 1996; Wehner *et al.*, 1996; Sovrano *et al.*, 2005; Kanngiesser & Call, 2010; Flores-Abreu, *et al.*, 2012). É possível que os animais não selecionem alguns sinais em detrimento de outros, mas utilizem todas as informações disponíveis e as adequem às situações particulares (Pearce, 2008).

Segundo Sherry (1998), o campo da cognição espacial tem servido como função central no desenvolvimento da ciência da cognição animal, já que a maioria dos interesses ecológicos dos animais tem algum componente espacial – dispersão, migração, proteção contra predadores, procura por parceiros sexuais, seleção de locais para dormida, forrageio e estoque de alimentos. Todos esses comportamentos exigem que os animais se desloquem pelo espaço e sejam capazes de rastrear os ambientes onde estiveram, onde estão e para onde irão.

Quanto aos primatas, estudos têm demonstrado que algumas espécies conhecem a localização, disponibilidade e quantidade dos recursos alimentares no ambiente em que vivem (Garber, 1988; Garber, 1989; Garber & Paciulli, 1997; Janmaat *et al.*, 2006; Cunningham & Janson, 2007; Janson, 2007; Zuberbühler & Janmaat, 2010) e que eles navegam de forma mais linear e veloz quando se deslocam para recursos do que quando navegam sem objetivo (Janson & Di Bitetti, 1997; Pochron, 2001; Noser & Byrne, 2007).

No entanto, se os primatas não humanos evoluíram uma forma cognitiva sofisticada que permite representar as propriedades métricas de vários objetos no espaço, ou se os mecanismos de navegação de todos os primatas são semelhantes e mais simplificados do que o mapa cognitivo ainda não se sabe (Noser & Byrne, 2007). Embora o número de pesquisas sobre cognição espacial de primatas tenha aumentado nos últimos anos, é necessário que ainda sejam realizadas mais pesquisas tanto em cativeiro como na natureza para elucidar essa questão (Byrne & Bates, 2011).

## **APRESENTAÇÃO DOS CAPÍTULOS**

Utilizando como arcabouço as informações obtidas nas últimas décadas sobre cognição espacial de primatas e o conhecimento que se tem sobre a espécie *Brachyteles hypoxanthus*, proveniente principalmente dos estudos de longo prazo da Dra. Karen Strier em Caratinga, Minas Gerais e do Dr. Sergio Lucena Mendes no Espírito Santo foi possível construir as questões e hipóteses para esta tese.

Apesar dos grandes avanços em estudos sobre a ecologia e comportamento da espécie desde os anos 80, existia uma lacuna no entendimento sobre como esse primata utiliza o ambiente em que vive e de que forma navega nesse ambiente. Dessa forma,

esse estudo foi dividido em três capítulos que abordam as principais questões sobre cognição espacial de *Brachyteles hypoxanthus*.

**O Capítulo 1: Área de vida e orientação espacial de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*).** Esse capítulo tem como escopo entender as questões fundamentais sobre o uso do espaço pelos muriquis, tendo em vista que os organismos apresentam diferenças espécie-específicas na flexibilidade e acurácia em resolver problemas semelhantes de navegação (Dyer, 1998). Os objetivos desse capítulo permeiam questões sobre como os muriquis utilizam sua área de vida, a frequência que utilizam as diferentes partes do fragmento florestal, a escolha das rotas diárias, o padrão de repetição dessas rotas, os mecanismos e sistemas de orientação utilizados pela espécie em sua navegação diária.

**No Capítulo 2: Velocidade, linearidade e desvio angular na navegação de *Brachyteles hypoxanthus*.** Foi dado um enfoque maior nas características do deslocamento como velocidade, linearidade e mudança de ângulo. O objetivo desse capítulo foi entender se os muriquis alteram o padrão de deslocamento dependendo do recurso a ser alcançado – sítios alimentares, sítios de dormida, sítios de descansos e locais sem objetivo definido. Também investigamos se as trajetórias diárias dos muriquis são mais lineares – apresentando inflexões angulares menores do que 90° - ou se os muriquis apresentam sentido no retorno da trajetória, caracterizados por desvios angulares superiores a 90° nas rotas diárias.

**O capítulo 3: Relação entre a escolha dos sítios de dormida e o padrão de deslocamento diário dos muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*).** Esse capítulo aborda as características dos sítios de dormida escolhidos, partindo da ideia que o sítio de dormida é um recurso fundamental para os primatas e que é escolhido de

acordo com diversas características como proteção, proximidade à fonte alimentar, evitar contaminação por parasitas, proteção térmica, entre outras (Anderson, 1984).

Esse capítulo teve como objetivo investigar as características físicas dos sítios de dormida como: relevo, altitude e declividade. Além disso, analisamos a escolha dos sítios de dormida quanto à orientação cardeal/colateral, a frequência e fidelidade de uso desses sítios e a influência dos sítios de dormida na escolha das rotas diárias dos muriquis.

## Referências

- Alerstam, T., Gudmundsson, G. A., Green, M. & Hedenström, A. 2001. Migration along orthodromic sun compass routes by arctic birds. *Science*, 291(5502):300-303.
- Alerstam, T. & Pettersson, S. 1991. Orientation along great circles by migrating birds using a sun compass. *Journal of Theoretical Biology*, 152, 191-202.
- Alyan, S. H. 1996. Evidence for resetting the directional component of path integration in the house mouse (*Mus musculus*). *Ethology*, 102: 629–638.
- Alyan, S. & Jander, R. 1994. Short-range homing in the house mouse, *Mus musculus*: stages in the learning of directions. *Animal Behaviour*, 48: 285–298
- Anderson, J. R. 1984. Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. *Advances in the Study of Behavior*, 14:165–229.
- Balda, R. P. & Wiltschko, W. 1991. Caching and recovery in scrub jays: Transfer of sun-compass directions from shaded to sunny áreas. *The Condor*, 93:1020-1023.
- Benhamou, S. 1997a. On systems of reference involved in spatial memory. *Behavioural Processes*, 40: 149–163.
- Benhamou, S. 1997b. Path integration by swimming rats. *Animal Behaviour*, 54: 321–327.
- Byrne, R. W. 2000. The evolution of primate cognition. *Cognitive Science*, 24(4): 543-570.

- Byrne, R. W. & Bates, L. A. 2011. Cognition in the wild: Exploring animal minds with observational evidence. *Biology Letters* DOI 10.1098/rsbl.2011.0352
- Cheng, K. A. 1986. A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23: 149–178.
- Collet, M. & Collet, T. S. 2000. How do insects use path integration for their navigation? *Biological Cybernetics*, 83: 245–259.
- Cunningham, E. & Janson, C. 2007. Integrating information about location and value of resources by White. saki monkeys (*Pithecia pithecia*). *Animal Cognition*, 10: 293-304.
- 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.
- Dyer, F. 1996. Spatial memory and navigation by honeybees on the scale of the foraging range. *The Journal of Experimental Biology*, 199: 147–154.
- Dyer, F. Cognitive Ecology of Navigation. 1998. In: Dukas, R. *Cognitive Ecology: The Evolutionary of Information Processing and Decision Making*, pp. 201 – 260. The University of Chicago Press, Estados Unidos.
- Dyer, F. & Dickinson, J. A. 1996. Sun-compass learning in insects: Representation in a simple mind. *Current Directions in Psychological Science*, 5(3): 67-72.
- Etienne, A. S., Teroni, E., Hurni, C. & Portenier, V. 1990. The effect of a single light cue on homing behaviour of the golden hamster. *Animal Behaviour*, 39: 17-41.
- Etienne, A. S., Hurni, C., Maurer, R. & Seguinot, V. 1991. Twofold path integration during hoarding in the golden hamster? *Ethology, Ecology & Evolution*, 3: 1–11.
- Flores-Abreu, I. N., Hurly, T. A. & Healy, S. D. 2012. One-trial spatial learning: wild hummingbirds relocate a reward after a single visit. *Animal Cognition*, 15: 631–637.
- Gallistel, C. R. 1989. Animal cognition: The Representation of Space, Time and Number. *Annual Review of Psychology*, 40: 155–189.

- Garber, P. A. 1988. Foraging decisions during nectar feeding by tamarin monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. *Biotropica*, 20(2): 100-106.
- Garber, P. A. 1989. Role of spatial memory in primate foraging patterns in *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology*, 19: 203–216
- Garber, P.A. & Paciulli, L.M. 1997. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica*, 68: 236-253.
- Hartley, T. & Burgess, N. 2003. Models of spatial cognition. In: Nadel, L. (Ed.) *Encyclopedia of Cognitive Science*. Macmillan, Inglaterra.
- Hopkins, W. D. 2010. The Comparative neuropsychology of tool use in primates with specific reference to chimpanzees and capuchin monkeys. In: Platt, M. L. & Ghazanfar, A. A. *Primate Neuroethology*. Pp. 587–614. Oxford University Press, Estados Unidos.
- Janmaat, K. R L., Byrne, R. W. & Zuberbühler, K. 2006. Evidence for spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72: 797-807.
- Janson, C. H. 2007. Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 10: 341–356.
- Janson, C. H. & Di Bitetti, M. S. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 17-24.
- Kanngiesser, P. & Call, J. 2010. Bonobos, chimpanzees, gorilas and orang utans use feature and spatial cues in two spatial memory tasks. *Animal Cognition*, 13: 419–430.
- Klatzky, R. L. 1998. Allocentric and Egocentric Spatial Representations: Definitions, Distinctions, and Interconnections. In: Freksa, C., Habel, C. & Wender, K. F. (Eds). *Spatial cognition - An Interdisciplinary Approach to Representation and Processing of Spatial Knowledge (Lecture Notes in Artificial Intelligence 1404)*, pp. 1–17. Springer, Alemanha.

- Lohmann K. J., Hester, J. T. & Lohmann, C. M. F. 1999. Long-distance navigation in sea turtles. *Ethology Ecology & Evolution*, 11: 1-23.
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M. F., Ehrhart, L. M., Bagley, D. A. & Swing, T. 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 428: 909-910.
- Mackinnon, J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo Pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22: 3-74.
- Milton, K. 2000. Quo vadis? Tactics of food search and group movement in primates and other animals, In: Boinski, S. & Garber, P. A. (Eds). *On the move: How and why animals travel in groups*, p. 375-417. The University of Chicago Press, Inglaterra.
- Mittelstaedt, M. L. & Mittelstaedt, H. 1980. Homing by path integration in a mammal. *Naturwissenschaften*, 67: 566-567
- Müller, M & Wehner, R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *PNAS*, 85: 5287–5290.
- Noser, R. & Byrne, R. W. 2007. Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using inter-group encounters as a natural experiment. *Animal Cognition*, 10: 331-340.
- O’Keefe, J. & Nadel, L. 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press, Reino Unido.
- Parrish, A. E. & Brosnan, S. F. 2012. Primate Cognition. In: Ramachandran, V. S. (Ed). *The Encyclopedia of Human Behavior*, Vol 3, pp. 174–180. Academic Press, Estados Unidos.
- Pearce, J. M. 2008. *Animal Learning and Cognition: An Introduction*. Psychology Press, Estados Unidos.
- Phillips, J. B. & Moore, F. R. 1992. Calibration of the sun compass by sunset polarized light patterns in a migratory bird. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 31: 189-193.
- Pochron, S. T. 2001. Can concurrent speed and directness of travel indicate purposeful encounter in the yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) of Ruaha National Park, Tanzania? *International Journal of Primatology*, 22(5): 773-785.

- Poucet, B. 1993. Spatial cognitive maps in animals: New Hypotheses on Their Structure and Neural Mechanisms. *Psychological Review*, 100(2): 163-182.
- Putman, N., F., Lohmann, K. J., Putman, E., M., Quinn, T. P., Klimley, A., P., & Noakes, D., L., G. 2013. Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in pacific salmon. *Current Biology*, 23: 312-316.
- Sauman, I., Briscoe, A. D., Zhu, H., Shi, D., Froy, O., Stalleicken, J., Yuan, Q., Casselman, A. & Reppert, S. M. 2005. Connecting the navigational clock to sun compass Input in monarch butterfly brain. *Neuron*, 46: 457–467.
- Sherry, D. F. 1998. The ecology and neurobiology of spatial memory. In: *Cognitive Ecology: The Evolutionary of Information Processing and Decision Making*, pp. 261 – 296. University of Chicago Press, Estados Unidos.
- Shettleworth, S. J. 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press, Estados Unidos.
- Shettleworth, S. J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61: 277–286.
- Sovrano, V., A., Bisazza, A. & Vallortigara, G. 2005. Animals' use of landmarks and metric information to reorient: effects of the size of the experimental space. *Cognition*, 97: 121-133.
- Tolman, R. S. 1948. Cognitive maps in rats and men. *The Psychological Review*, 55(4): 189-208.
- Tomasello, M. & Call, J. 1997. *Primate Cognition*. Oxford University Press, Estados Unidos.
- Wehner, R., Michel, B. & Antonsen, P. 1996. Visual navigation in insects: Coupling of egocentric and geocentric information. *The Journal of Experimental Biology*, 199: 129–140.
- Wiltschko, W. & Balda, R. P. 1989. Sun compass orientation in seed-caching scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Comparative Physiology A*, 164: 717–721 .
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. 1981. The Development of Sun Compass Orientation in Young Homing Pigeons. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 9: 135–141 .

Yeagley, H. L. 1947. A preliminary study of a physical basis of bird navigation. *Journal of Applied Physics*, 18(12): 1035–1063.

Zuberbühler, K. & Janmaat, K. 2010. Foraging Cognition in Nonhuman Primates, In: Platt, M. L. & Ghazanfar A. A. (Eds). *Primate Neuroethology*, p 64-83. Oxford University Press, Estados Unidos.

## CAPÍTULO 1

A ser submetido para: **International Journal of Primatology**

### **Área de vida e orientação espacial de miquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)**

**Karoline Luiza Sarges Marques<sup>1</sup>; Andrea Presotto<sup>2</sup>, Mariana Petri<sup>3</sup>, Sérgio Lucena Mendes<sup>1</sup>.**

<sup>1</sup> Universidade Federal do Espírito Santo

Departamento de Ciências Biológicas, Av. Marechal Campos 1468

CEP 29043-900 Vitória, ES, Brasil.

Telefone: 55 27 3335 7257 55 27 33760036

Email: kakasarges@gmail.com

<sup>2</sup> Center for Geospatial Research - Department of Geography

The University of Georgia, GA, USA.

<sup>3</sup> Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia

Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

### **Resumo**

Nas últimas décadas têm sido crescente o número estudos sobre uso do espaço por primatas e alguns estudos indicam que os primatas conhecem as localizações, disponibilidades e quantidades dos recursos dentro das suas áreas de vida, entretanto os conhecimentos sobre quais mecanismos são utilizados para decodificar essas informações ainda são pontuais. Analisamos 87 rotas diárias de um grupo de 15 miquis-do-norte, em um fragmento de Mata Atlântica no Espírito Santo, Brasil. Utilizamos um método combinando os métodos de *grid* e Mínimo Polígono Convexo, o método das áreas sobrepostas, que calculou o tamanho da área de vida do grupo de miquis em 92 ha, com diferenças nas porções e frequências utilizadas entre as estações seca e chuvosa. Os miquis navegaram por meio de rotas repetidas interligadas por conjunções que permitem que os animais mudem a direção de navegação. O forrageio foi realizado, majoritariamente, por caminhos repetidos e não foi observado o uso de atalhos entre recursos. Os resultados obtidos nesse estudo

indicam que os muriquis navegam de forma diferente da randômica, utilizando um sistema de navegação consistente com o uso de mapa topológico ou mapa de rotas, se deslocando de forma otimizada na área em que vivem.

**Palavras-chave:** Área de vida; Mapa topológico, *Brachyteles hypoxanthus*, Cognição espacial.

## **Introdução**

Segundo Burt (1943), área de vida é aquela utilizada pelo animal em suas atividades normais de obtenção de alimento, reprodução e cuidado com a prole. Seguindo esse raciocínio, é esperado que essa área seja a menor possível onde os indivíduos consigam adquirir alimento suficiente para a sobrevivência e reprodução e, além disso, diminuir o tempo e a energia gasta em defesa de território e forrageio (Maynard Smith, 1974; Schradin *et al.*, 2010).

Como a disponibilidade de alimentos flutua sazonalmente, muitas espécies de mamíferos mudam o tamanho e o padrão no uso da área de vida de acordo com a sazonalidade, abundância e qualidade dos recursos (Clutton-Brock, 1974; Milton & May, 1976; Chapman, 1988; Bowers, *et al.*, 1990; Saïd *et al.*, 2005).

Estudos com área de vida são amplamente realizados com primatas e utilizam diversas metodologias para o cálculo da área utilizada por esses animais, como: o método de quadrículas ou *grids* (Adams & Davis, 1967), o Mínimo Polígono Convexo (Mohr, 1947; Stickel, 1954) e o método de Kernel (Worton, 1987). Outros estudos utilizam mais de um método, visando diminuir os vieses das análises e se aproximar ao máximo possível da área utilizada de fato pelo animal (Chapman & Wrangham, 1993; Li *et al.*, 2000; Kaplin, 2001; Singleton & Van Schaik, 2001; Grueter *et al.*, 2009; Boyle *et al.*, 2009), já que o mesmo conjunto de dados pode apresentar resultados completamente diferentes dependendo do método utilizado ((Möhr, 1947).

Além da extensão da área de vida é importante entender quais porções dessa área são usadas e com que frequência (Hayne, 1949), quais os mecanismos de orientação utilizados para que o deslocamento da espécie nesse habitat (Benhamou, 1997) e, ainda, a forma que a espécie integra o conhecimento espacial dos recursos disponíveis nessa área para minimizar os custos e aumentar o fitness (Zuberbühler & Janmaat, 2010).

Quanto aos primatas, os estudos mostram que eles sabem onde os recursos estão localizados (Garber, 1988; Garber, 1989; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 2007; Normand & Boesch, 2009, Presotto & Izar, 2010), quando estão disponíveis (Janmaat *et al.*, 2006; Zuberbühler & Janmaat, 2010) e em que quantidade (Garber, 1988; Cunningham & Janson, 2007). Entretanto, poucos estudos apresentam resultados sobre quais mecanismos de orientação espacial os primatas utilizam e qual tipo de informação eles são capazes de decodificar em suas navegações diárias (Gallistel, 1989; Noser & Byrne, 2007; Presotto & Izar, 2010).

Alguns estudos propõem que primatas utilizem o sistema euclidiano de orientação espacial (Boesch & Boesch, 1984; Noser & Byrne, 2007; Normand & Boesch, 2009), porém, a comprovação definitiva de que uma espécie utiliza mapa cognitivo como proposto por Tolman (1948) e O'Keefe & Nadel (1978) é improvável, já que existem formas mais simples e menos energeticamente custosas de navegação, como o uso de marcos espaciais e a integração de caminhos, até um destino conhecido do que ter um mapa com todas as direções e distâncias, como o uso de marcos espaciais e a integração de caminhos (Bennett, 1996).

Já o uso de mapa de rotas foi relatado para diversas espécies de primatas, incluindo babuínos (Sigg & Stolba, 1981), orangotangos (MacKinnon, 1974), macacos-narigudos (Boonratana, 2000), barbados (Milton, 2000), macacos-barrigudos e macacos-aranhas (Di Fiore & Suarez, 2007). O uso do sistema topológico para

orientação demanda menor envolvimento cognitivo, já que os animais não precisam memorizar a localização exata dos recursos, apenas associar a posição dos recursos nas rotas conhecidas com os marcos espaciais nas proximidades dessas rotas (Poucet, 1993; Poti, 2000; Poti *et al.*, 2005).

A utilização das rotas preferenciais associadas às características topográficas da área, como topos de morro, pode diminuir o gasto energético no deslocamento diário, já que evita o deslocamento entre fundos de vales (Di Fiore & Suarez, 2007). Além disso, o uso repetido das rotas permite o monitoramento das fontes alimentares, aumentando a chance de que o animal entre em contato com o recurso desejado durante a fase fenológica certa (Hopkins, 2011).

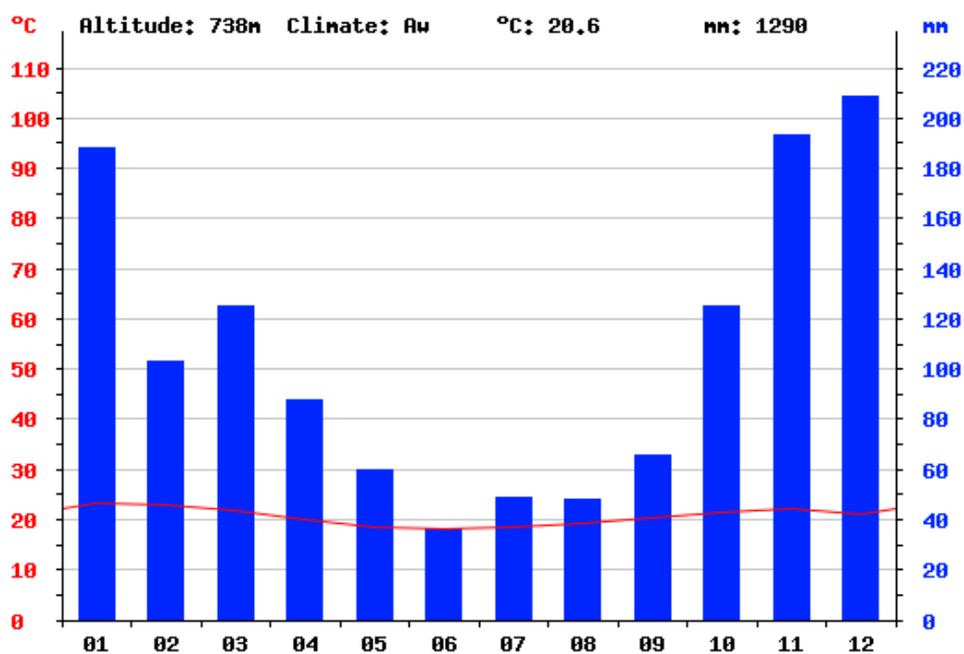
Dessa forma, diante do que é conhecido na literatura para os atelídeos, onde a maioria das espécies estudadas utiliza rotas habituais para se deslocar em suas áreas de vida (Milton, 1981; Milton, 2000; Garber & Jelinek, 2006; Di Fiore & Suarez, 2007; Hopkins, 2011) e dos estudos realizados anteriormente com *Brachyteles hypoxanthus* na RPPN Feliciano Miguel Abdala, que sugerem o uso de caminhos repetidos para o forrageio (Strier, 1987; Rímoli, 1993), o objetivo principal dessa pesquisa foi investigar como os muriquis-do-norte utilizam a área de vida e quais os mecanismos usados pela espécie para o deslocamento diário e para obtenção de recursos.

## **Materiais e métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no município de Santa Maria de Jetibá (SMJ), região centro-serrana do estado do Espírito Santo, Brasil (41°02'W – 40°35'W; 19°56'S – 20°13'S). O clima do município, de acordo com a classificação de Köppen, está

inserido na classe Aw – clima subtropical com inverno seco (Antongiovanni *et al.*, 2005; Rolim *et al.*, 2007) e é caracterizado por duas estações: a seca, que inclui os meses de maio a setembro e a chuvosa, de outubro a abril (Figura 1). A temperatura média anual varia entre 20°C e 22°C (Incapar, 2014) e o índice pluviométrico varia de 1.110 a 1.350 mm (Silva *et al.*, 2011).

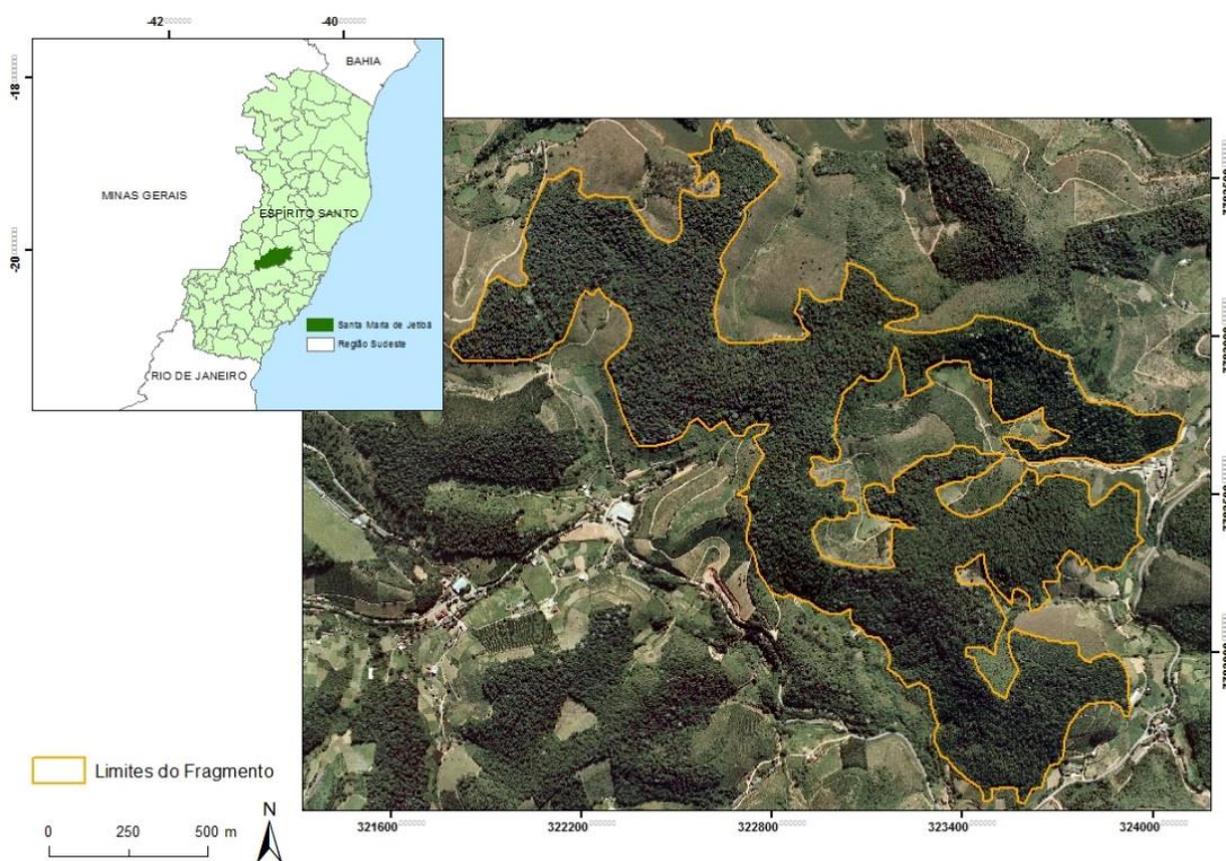


**Figura 1:** Gráfico climático de Santa Maria de Jetibá - ES. Os números no eixo horizontal representam os meses, onde 1 é janeiro e 12 é dezembro. As barras azuis representam a precipitação mensal média em milímetros e a linha vermelha a temperatura mensal média em graus Celsius. Climate-Data.org.

A área de estudo corresponde a um fragmento florestal com cerca de 140 ha (20°01'S e 40°42'W), onde o Projeto Muriqui - ES desenvolve pesquisas desde 2002 (Figura 2). Neste fragmento, o relevo é ondulado, com altitudes variando de 680 m em fundos de vale a 790 m em topos de morro (Mendes *et al.*, 2005). O fragmento é composto por um mosaico de vegetação representado, em parte, por floresta ombrófila densa submontana e montana (Magnago *et al.*, 2007), perturbada por corte seletivo, e

parte por matas secundárias em diferentes estágios de sucessão, circundado por uma matriz heterogênea com diferentes usos do solo.

Além da espécie *Brachyteles hypoxanthus*, outras quatro espécies de primatas ocorrem na área: *Alouatta guariba*, *Callithrix flaviceps*, *Callicebus personatus* e *Sapajus nigritus*. Também são registradas outras espécies de mamíferos como *Bradypus torquatus*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*, *Puma yagouaroundi*, *Puma concolor*, *Eira barbara*.



**Figura 2:** Área de estudo no município de Santa Maria de Jetibá, ES.

### Espécie e grupo de estudo

Os miquis pertencem à família Atelidae, juntamente com as espécies dos gêneros *Ateles*, *Alouatta* e *Lagothrix*. São os maiores primatas neotropicais e endêmicos da Mata Atlântica (Rylands *et al.*, 1995), podendo pesar até 15 quilos e chegando a 1,3

m de comprimento cabeça-cauda (Aguirre, 1971). Atualmente são reconhecidas duas espécies para o gênero: *Brachyteles arachnoides* e *Brachyteles hypoxanthus* (Rylands *et al.*, 2000).

São primatas herbívoros, preferencialmente folívoros, porém, apresentam flexibilidade ecológica, uma vez que podem alterar sua dieta de acordo com o ambiente e disponibilidade de recursos, utilizando outros itens como frutos, flores, néctar, pólen e bambu (Strier, 1991).

A espécie desse estudo é *Brachyteles hypoxanthus* Kuhl 1820, conhecida popularmente como muriqui-do-norte. Sua distribuição ocorre nos estados do Espírito Santo e Minas Gerais (Mendes *et al.*, 2005). O grupo de estudo vem sendo acompanhado pelo Projeto Muriqui – ES há 10 anos e durante a coleta dos “Dados 1” era composto por 13 indivíduos, sendo dois machos adultos, três fêmeas adultas, dois machos subadultos, uma fêmea subadulta, dois machos jovens, uma fêmea jovem, um infante macho e uma infante fêmea (Petri, 2010). Na coleta dos “Dados 2” o grupo aumentou e era composto por 15 animais, sendo seis machos adultos, cinco fêmeas adultas, um macho subadulto, uma fêmea subadulta e duas fêmeas infantas.

Todos os membros do grupo são habituados à presença humana e reconhecidos individualmente pelos pesquisadores, por meio de características como tamanho, sexo e despigmentações na face e na genitália (Figura 3).



**Figura 3:** Indivíduos do grupo de estudo: A: Macho adulto sem despigmentação facial (Sick); B: Fêmea adulta com despigmentação facial (Sara); C: Macho adulto com despigmentação facial (Alfredo) e D: Fêmea adulta sem despigmentação facial (Mona).

### Mapeamento da área de vida e rotas diárias do grupo

Os dados utilizados correspondem a períodos de coleta, que aqui serão tratados como “Dados 1” e “Dados 2”, coletados com metodologias similares. Todos os dados foram coletados utilizando o sistema de projeção Universal Transversa de Mercator (UTM), Datum WGS84, Zona 24S.

O conjunto de “Dados 1” foi coletado entre dezembro de 2008 e agosto de 2009, pela bióloga Mariana Petri. Foram registrados dados comportamentais por meio da metodologia *scan sampling* (Altmann, 1974), com varreduras de 3 e 7 minutos de intervalo. Concomitantemente ao início das varreduras foram registradas as coordenadas geográficas do grupo de muriquis com GPS Garmin 76 CSX (n=2.310 varreduras).

A coleta do conjunto de “Dados 2” ocorreu entre novembro de 2011 e janeiro de 2013, com os registros de dados comportamentais utilizando a mesma metodologia do

primeiro conjunto de dados, porém com varreduras de 1 e intervalos de 4 minutos. A posição do central grupo foi registrada a cada 5 minutos com o auxílio do GPS Garmin 60 CSX (n=4.985 varreduras).

Em cada varredura foram registradas: coordenadas geográficas, data, horário, número do ponto, altura do animal em relação ao solo, estrato vegetal, identidade dos indivíduos (sexo, faixa etária), atividades comportamentais (deslocamento, forrageio, descanso, comportamentos sociais) e observações adicionais. Se o grupo estivesse em uma fonte alimentar, sempre que possível eram registrados os dados dessa fonte, como espécie e itens consumidos.

Foram incluídos nas análises os dias com mais de seis horas de registro, porém, sempre que possível os miquis foram acompanhados desde a árvore de dormida, pela manhã, até se recolherem na próxima dormida, no fim do dia.

### **Análise dos dados**

As coordenadas geográficas foram salvas em formato .dbf e .txt. Posteriormente, foram convertidas e arquivadas em formato .xls e plotadas no ArcGIS 10 (ESRI – Licença EVA108076901), onde os dados foram analisados. Os conjuntos de coordenadas referentes a cada dia de coleta foram armazenados separadamente em formato *shapefile*.

### **Área de vida**

O cálculo da área de vida dos miquis foi realizado utilizando-se duas metodologias: quadrículas ou *grid* e Mínimo Polígono Convexo (MCP), que posteriormente foram utilizadas em sobreposição no método que aqui será denominado de áreas sobrepostas (AS). As análises foram feitas no ArcGIS 10 e Geospatial Modelling Environment (GME) 0.7.2.0.

A metodologia por quadrículas ou *grid* consiste em uma malha de quadrículas de 100x100m (1 hectare) cortada sobre o polígono da área do estudo (Adams & Davis, 1967). A soma da área de todas as quadriculas utilizadas, pelo menos uma vez, pelo grupo de muriquis corresponde à área de vida total do grupo (Chapman & Wrangham, 1993). A frequência do uso de cada quadrícula foi calculada e foi gerado o índice da proporção de registros, correspondente a 25, 50, 75 e 100% do total dos registros.

Na análise com MCP, o algoritmo do ArcGIS conecta os pontos periféricos por meio de linhas retas, formando um polígono convexo que corresponde à área de vida do grupo (Mohr, 1947; Stickel, 1954).

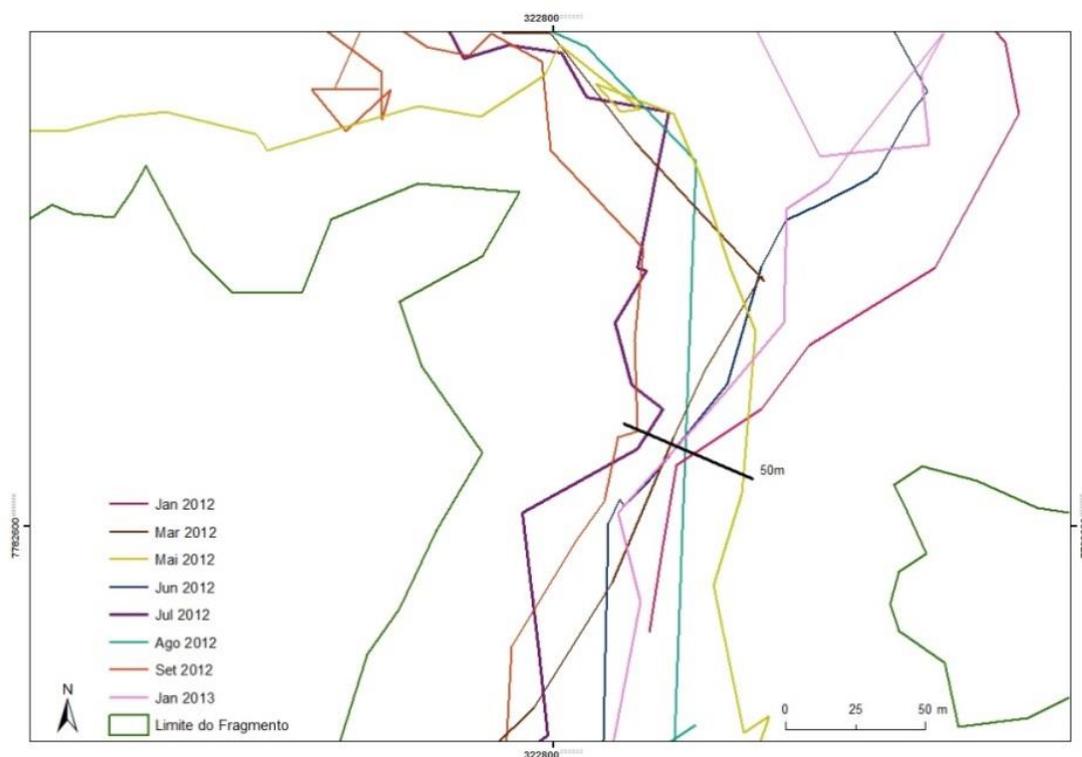
A metodologia proposta por Grueter *et al.* (2009) foi adaptada para o cálculo da AS. O MCP foi cortado sobre o polígono da área do fragmento de estudo. O polígono resultante serviu como molde para o corte do *grid* e as áreas correspondentes a quadrículas sem registros dos muriquis foram excluídas manualmente, gerando a sobreposição das duas áreas (MCP e *grid*) ajustadas.

Foram calculadas separadamente as áreas utilizadas na estação seca e na estação chuvosa com a finalidade de identificar se existem diferenças sazonais no uso da área de vida.

### **Rotas Diárias**

As rotas navegadas diariamente pelos muriquis foram criadas no ArcGIS 10 e plotadas mensalmente em conjunto, criando as camadas (*layers*) de rotas mensais. Foram comparadas as camadas de rotas mês a mês e traçados os segmentos comuns entre os pares de meses. Foram considerados como segmentos comuns, aqueles que fossem repetidos em uma distância inferior a 50 metros, distância referente ao alcance visual de macacos-prego em ambiente florestal (Janson & Di Bitetti, 1997) e utilizado

como referência nesse estudo devido à ausência de dados sobre alcance visual de *Brachyteles hypoxanthus* (Figura 4).



**Figura 4:** Exemplo de repetições dos segmentos das rotas mensais no fragmento de estudo.

Dois critérios foram utilizados para classificar as repetições de segmentos como rotas habituais, baseados no método descrito por Di Fiore & Suarez (2007) e adaptado por Presotto & Izar (2010): um com pelo menos duas repetições entre os segmentos percorridos pelos miquis, e outro, mais conservador, com pelo menos quatro repetições entre os segmentos.

A identificação das localidades que podem servir como ponto de referência para a reorientação espacial dos miquis, os *nós* ou *conjunções*, foi realizada escolhendo as localidades em que houvesse intersecções entre os segmentos de rotas repetidas provenientes de diferentes direções (Poucet, 1993), e onde as rotas dos animais apresentassem mudanças na angulação do trajeto maiores que  $90^\circ$ , indicando assim a mudança de direção (Garber & Dolins, 2010).

### **Distância dos recursos em relação à rota habitual**

Para verificar a localização da rota habitual quanto à utilização dos recursos, foram criados no GME *buffers* de 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 e mais de 100 metros em torno da rota habitual.

A distância entre a rota habitual e as localidades utilizadas pelo grupo para alimentação, descanso e dormida foram medidas, e foi utilizada a extensão *Analysis tools* do ArcGIS 10 para calcular as proporções das atividades em cada *buffer* de distância.

Além da análise em conjunto, foram analisadas, separadamente, as fontes de folha, fruto e flor consumidas para cada distância. Os recursos utilizados também foram analisados sazonalmente, nas estações seca e chuvosa, para verificar se existem diferenças na exploração dos recursos, em cada distância, entre as estações.

Utilizou-se a extensão *Line of Sight* do ArcGIS 10, que simula a visibilidade entre duas localidades utilizando o modelo de elevação digital da área (MED) – ASTER da Administração Nacional da Aeronáutica e do Espaço (NASA, 2014) – para verificar se as fontes alimentares, os sítios de descanso e sítios de dormida eram visíveis da rota habitual e/ou dos *nós* ou *conjunções*.

### **Revisitação dos sítios de alimento - Caminhos iguais e diferentes**

Foram classificadas como sítios alimentares as localidades com manchas de fontes de folhas, frutos e flores, distantes entre si até 20 metros e utilizadas pelo grupo mais de uma vez.

As rotas utilizadas pelos muriquis até os sítios alimentares foram mapeadas, comparadas e classificadas em caminhos iguais ou diferentes (Presotto & Izar, 2010).

Foi realizada a análise de qui-quadrado, pressupondo não existir diferença entre as proporções de caminhos iguais e diferentes utilizados pelos miquis para a revisitação de sítios alimentares. Posteriormente, foram quantificadas as porcentagens de caminhos iguais e diferentes que provinham de sentidos iguais e diferentes.

### **Escolha da Próxima Fonte**

As fontes alimentares utilizadas pelos miquis foram mapeadas diariamente e depois foram medidas as distâncias dos trajetos fonte a fonte, tendo início no sítio de dormida para a primeira fonte alimentar visitada no dia.

Foi plotada uma camada com todas as fontes alimentares registradas durante a coleta de dados e foi verificado se as distâncias entre as fontes escolhidas pelos miquis eram iguais ou maiores do que as distâncias entre essas fontes e a fonte mais próxima.

As distâncias entre fontes foram classificadas em intervalos de 10 metros (ex: 0-10m, >10-20m) para evitar os erros do GPS. A distância utilizada como comparação foi das fontes de folha mais próximas à fonte consumida anteriormente, já que fontes de flores e frutos têm disponibilidade sazonal.

Nos trajetos em que os miquis ignoraram a fonte alimentar mais próxima à última fonte utilizada e se alimentaram de outra fonte, com distância igual ou superior a três vezes a distância para a fonte mais próxima, foram verificados quais itens alimentares foram consumidos para entender se os animais deslocavam-se para áreas mais distantes em busca de alimentos agregados (flores e frutos) ou dispersos (folhas). Foi realizado o teste de qui-quadrado para comparar as proporções de escolhas entre essas fontes. Também foi realizado o teste binomial de duas proporções para comparar

se os percursos maiores navegados pelos miquis têm diferença sazonal no seu destino, fontes agregadas ou dispersas.

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio dos programas Minitab 16 e Biostat 5.3.

## **Resultados**

### **Área de Vida**

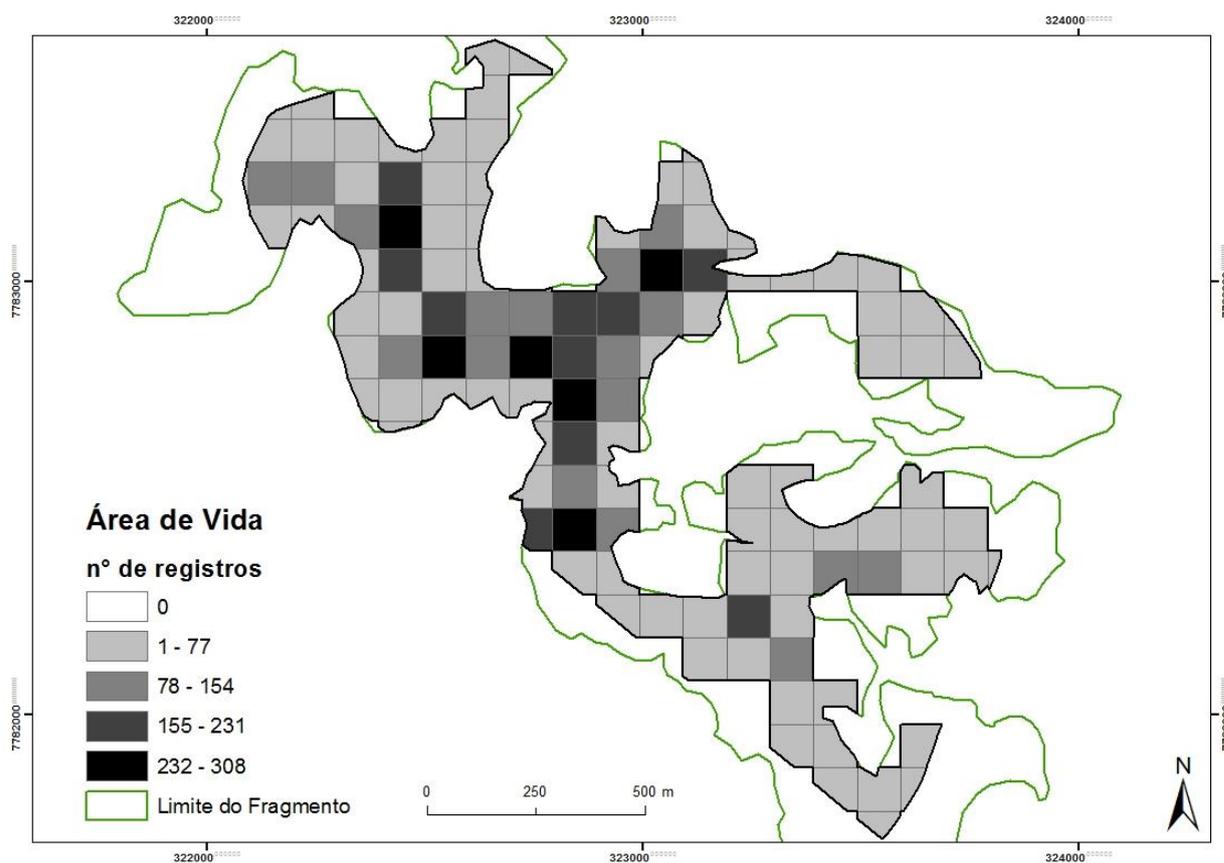
Foram obtidos 7.494 registros da localização dos miquis em 87 dias de coleta, com 3.305 registros na estação seca e 4.189 registros na estação chuvosa. Os resultados das áreas sobrepostas indicam que os miquis utilizaram a área equivalente a 92 há (Figura 5). A área percorrida na estação chuvosa foi maior do que na estação seca, 77,3 ha e 74,4 ha, respectivamente (Figura 6).

A análise da frequência do uso da área indicou que 23% dos registros dos miquis (n=1.734) foram realizados em seis hectares e 48,3% dos registros (n=3.630) em 15,5 ha (Figura 6). As seis quadrículas com maior frequência de registro dos miquis também correspondem às localidades em que foram encontrados nove nós na rota habitual.

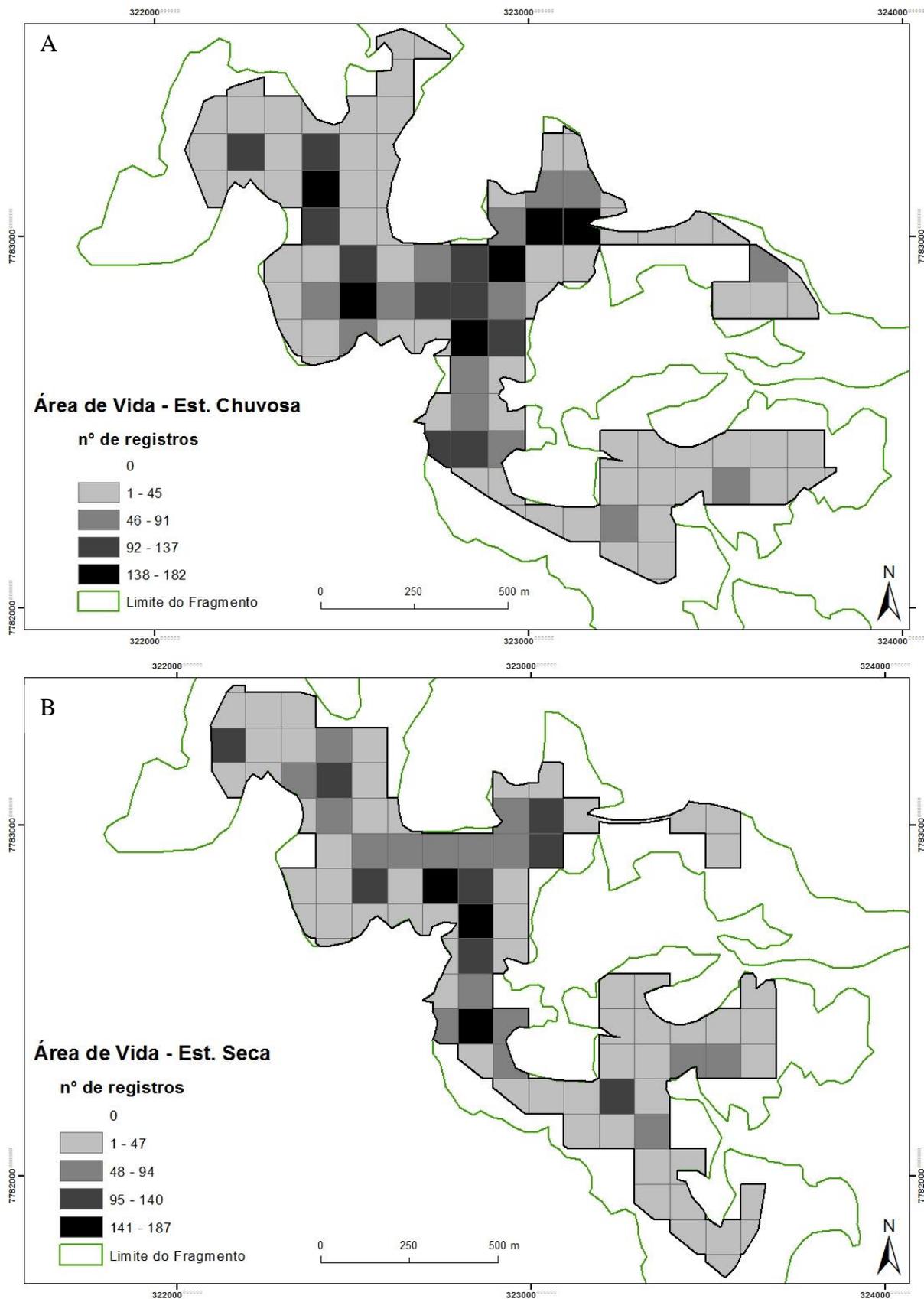
A área correspondente a uma dessas quadrículas foi utilizada pelos miquis como sítio de dormida, sítio de descanso e tem sítios de fontes alimentares importantes para os miquis, como *Helicostylis tomentosa*, *Pourouma guianensis*, *Schefflera kolmanii*, *Miconia cinnamomifolia* e *Vochysia saldanhana* (Petri, 2010). Na área de três quadrículas foram registrados sítios alimentares e sítios de descanso, em uma quadrícula foram registrados sítios de dormida e descanso e outra quadrícula foi utilizada pelos

muriquis como sítio de dormida e rota de passagem para uma área de fundo de vale, chamada de grota d'água.

Dos seis hectares com maior frequência de registro dos muriquis, apenas a área equivalente a um hectare tem sobreposição nas estações seca e chuvosa. Essa localidade corresponde a uma área que foi utilizada pelos muriquis 18 vezes como sítio de descanso, seis vezes como sítio de dormida e é sítio de *Vochysia saldanhana* e *Pourouma guianensis*, espécies vegetais consumidas pelos muriquis durante o ano inteiro (Petri, 2010).



**Figura 5:** Área de vida total utilizada pelos muriquis-do-norte no fragmento florestal do estudo.



**Figura 6:** Área de vida utilizada pelos muriquis-do-norte nas estações: A:chuvosa e B:seca.

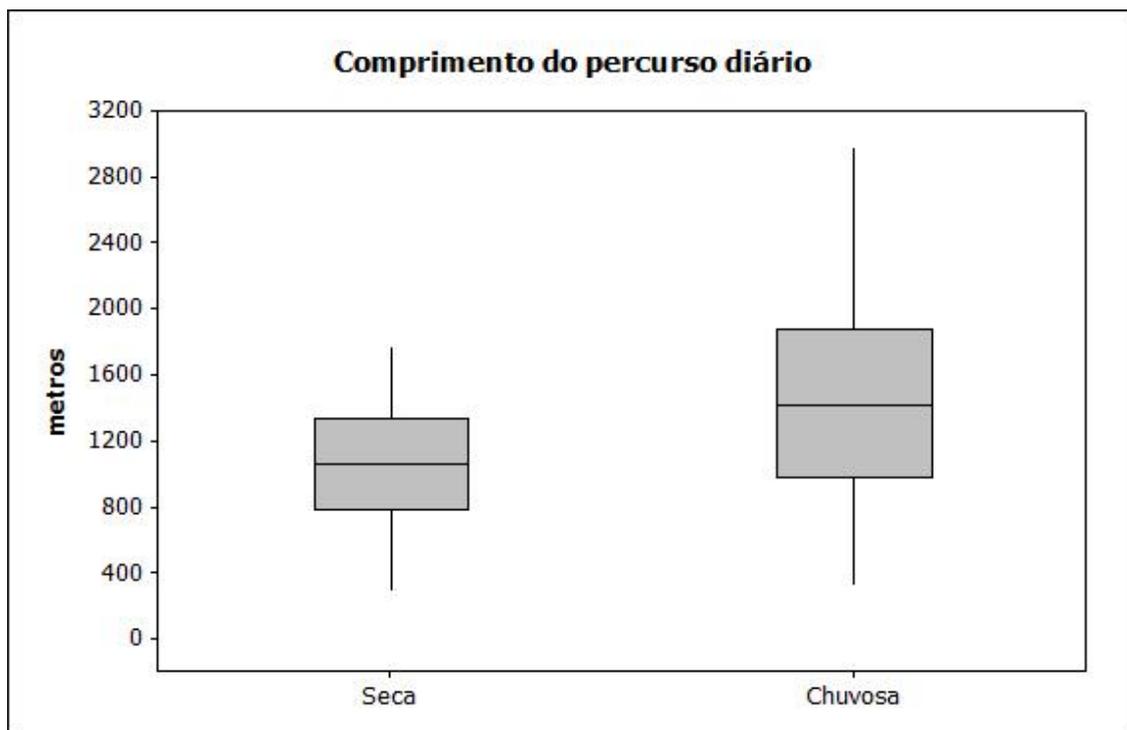
## **Rotas Diárias e Sistema de Rede de Rotas Preferenciais**

O trajeto percorrido diariamente pelos muriquis variou de 401 metros a 2.976 metros, com média de 1.276 metros por dia ( $n=87$ ,  $SD=551.1$ ).

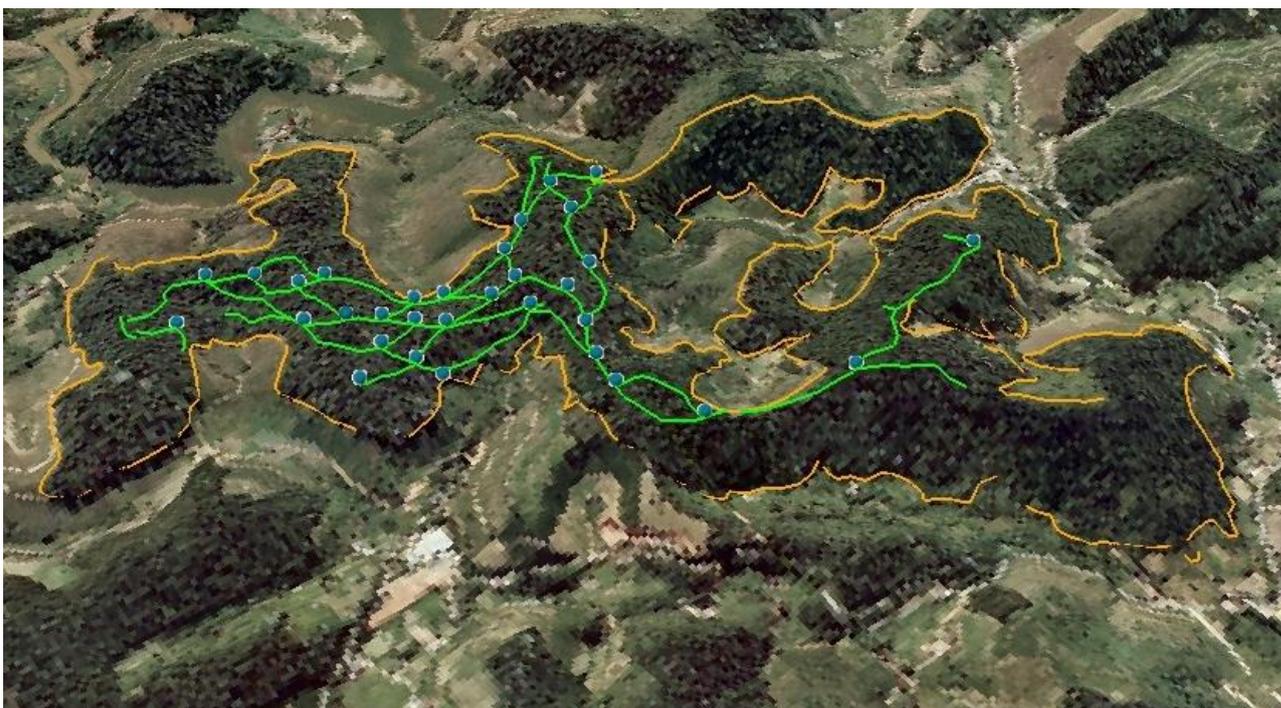
Apesar da diferença no tamanho da área utilizada entre as estações seca e chuvosa ser de apenas 3% da área total navegada pelos muriquis, os dados de comparação dos trajetos diários entre as estações indicam que o grupo aumentou o percurso diário médio em cerca de 30% na estação chuvosa em relação à estação seca, apresentando médias diárias de 1.454,8 metros ( $n=48$ ,  $SD=623,9$ ) e 1.060,5 metros ( $n=39$ ,  $SD=347,9$ ) respectivamente ( $t= -3.70$ ,  $GL=86$ ,  $p=0.000$ ) (Figura 7).

A sobreposição dos caminhos navegados e repetidos mês a mês gerou a rota habitual. Todos os segmentos presentes na rota habitual foram repetidos mais de quatro vezes pelo grupo de muriquis e a soma dos segmentos totalizou 7.864 metros.

Foram identificadas 32 localidades onde os segmentos das rotas repetidas se intersectaram provenientes de diferentes direções e onde as mudanças de angulação no trajeto dos muriquis foram superiores a  $90^\circ$ . Dessas localidades, denominadas *nós* ou *conjunções*, 75% estão localizados em área de topo de morro, com altitude superior a 750 metros, e apenas uma está localizada em fundo de vale, com altitude de 680 metros (Figura 8).



**Figura 7:** Comparação entre os percursos diários navegados pelos miquis nas estações seca e chuvosa.

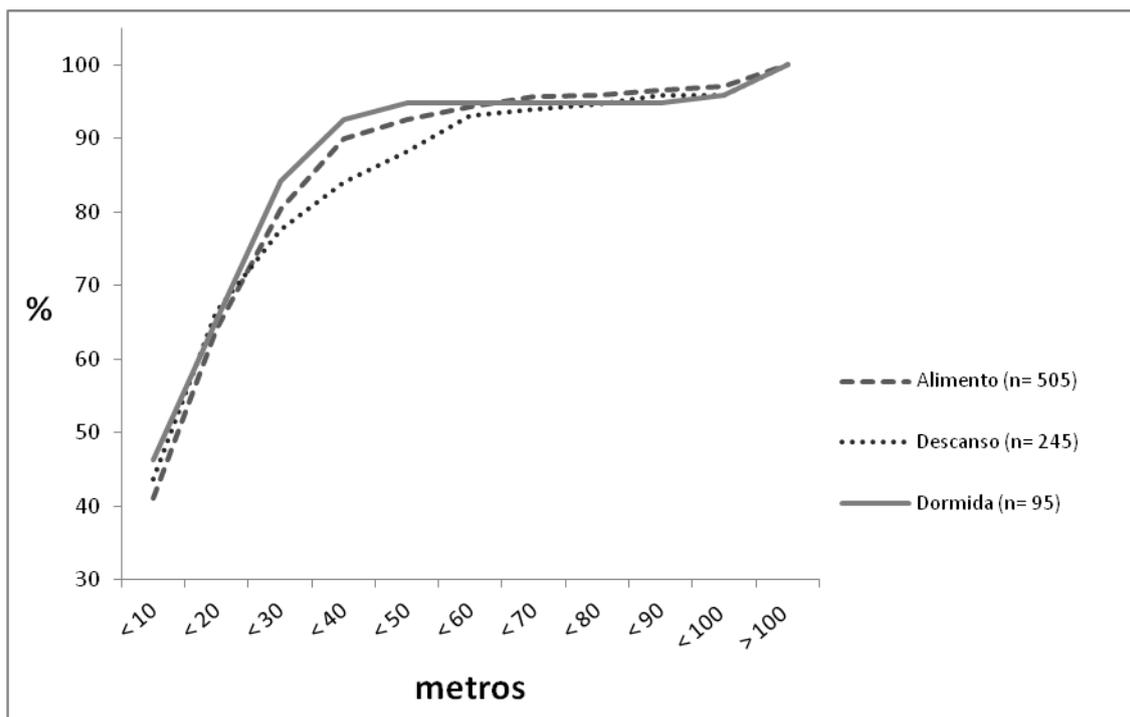


**Figura 8:** Rotas habituais utilizadas pelos miquis. Em laranja, os limites do fragmento de estudo; em verde, as rotas habituais navegadas pelos miquis e, em azul, os nós que interligam os segmentos das rotas habituais.

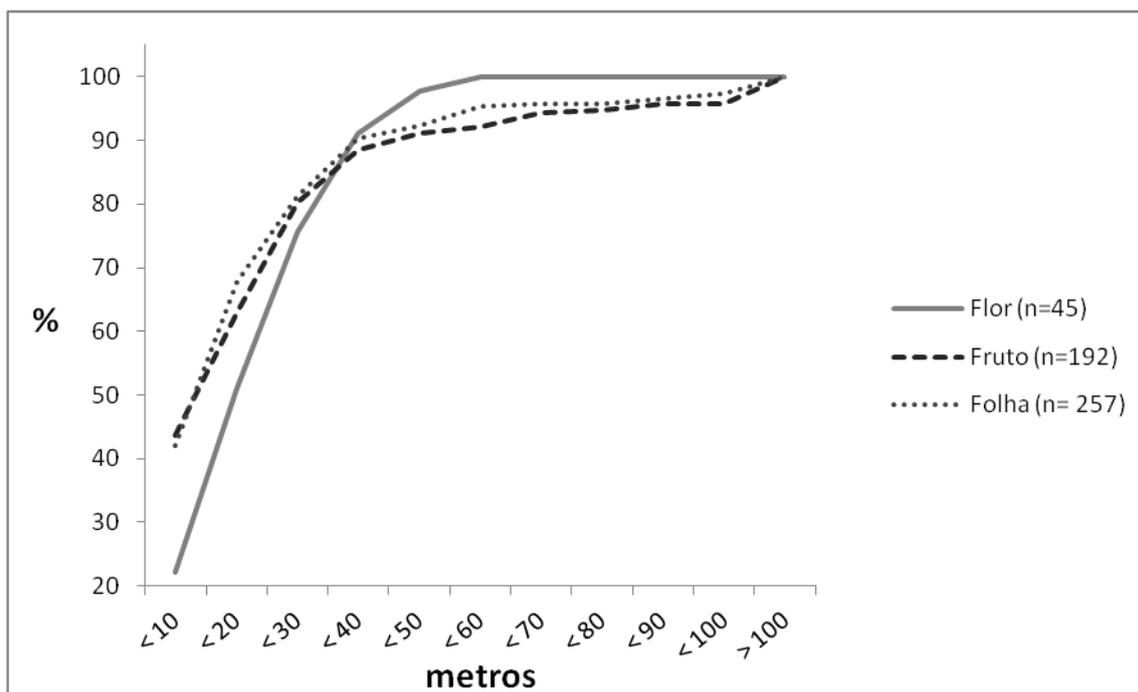
A análise da distribuição dos recursos utilizados pelos miquis mostrou que 41% das fontes alimentares, 43,7% dos sítios de descanso e 46% dos sítios de dormida estão localizados em distâncias inferiores a 10 metros em relação à rota habitual. Se

aumentarmos a distância até 20 metros, observamos que 64% das fontes alimentares, 66,5% dos sítios de descanso e 66,5% dos sítios de dormida estão localizados nessa área. Aproximadamente 92% das fontes alimentares, 88% dos sítios de descanso e 95% dos sítios de dormida estão localizados a menos de 50 metros da rota habitual. Quando ampliamos a distância para 100 metros, observamos o total de 97% das fontes alimentares, 96% dos sítios de descanso e 96% dos sítios de dormida utilizadas pelos animais (Figura 9), ou seja, apenas 3% das fontes alimentares e 4% dos sítios de descanso e dormida utilizados pelos miquis estão a mais de 100 metros de distância da rota habitual.

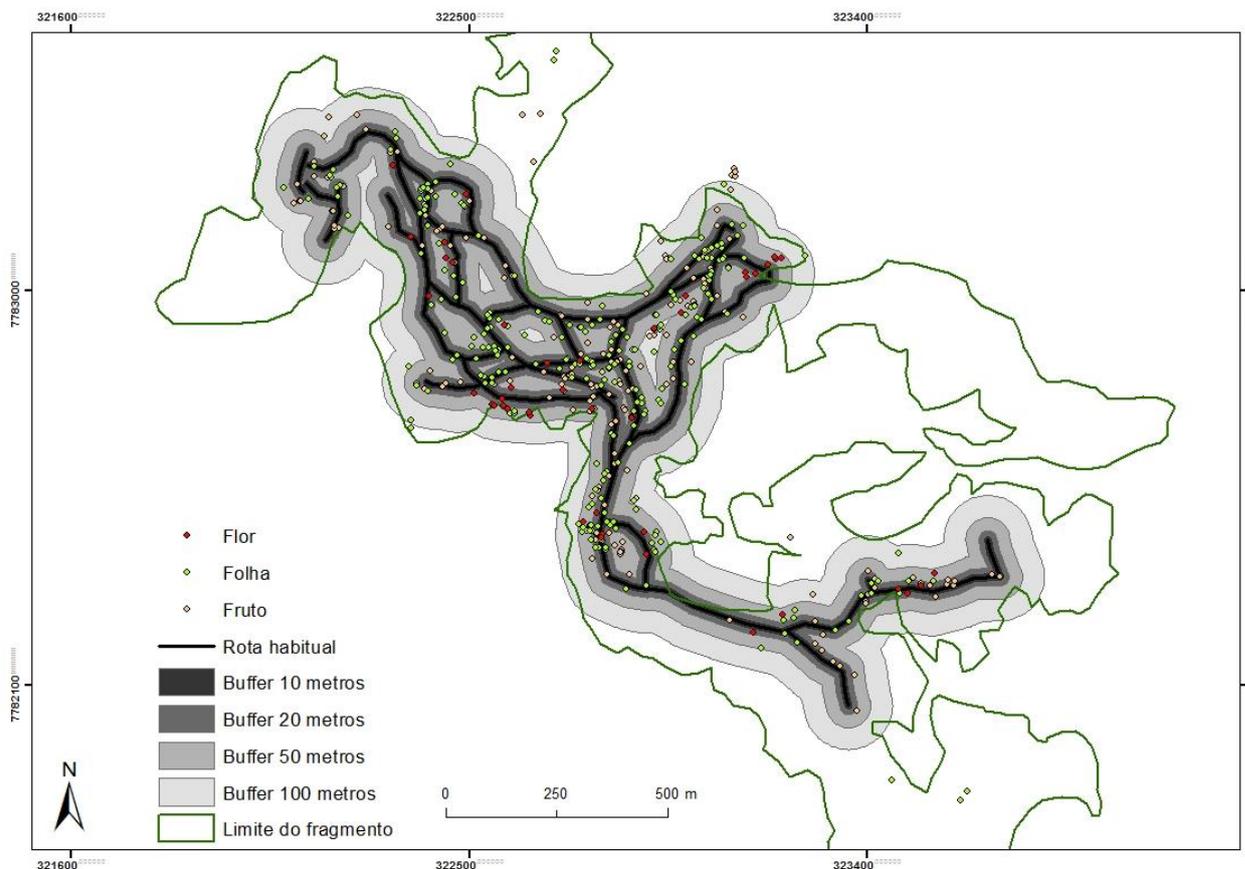
Dos alimentos consumidos pelos miquis, 42% das folhas, 43% dos frutos e 22% das flores estão localizados no máximo a 10 metros da rota habitual. Quando ampliamos a área para 50 metros, temos 92% das folhas, 91% dos frutos e 98% das flores consumidas pelos animais. Na análise dos *buffers* de 100 metros, foram localizadas 97% das folhas, 96% dos frutos e 100% das flores em distâncias consumidas pelos animais (Figura 10 e 11).



**Figura 9:** Proporção dos recursos usados pelos muriquis-do-norte registrados dentro das faixas de distância em torno da rota habitual.



**Figura 10:** Proporção dos itens alimentares utilizados pelos muriquis-do-norte dentro das faixas de distância em torno da rota habitual.



**Figura 11:** Distribuição dos itens alimentares nas faixas de distância de 10, 20, 50 e 100 metros.

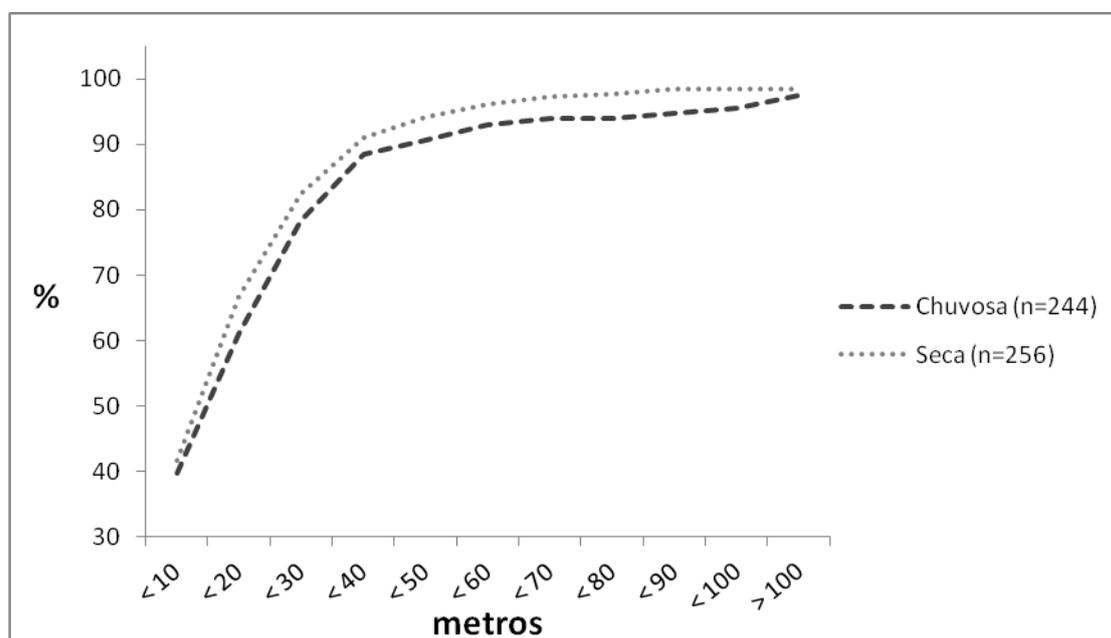
As análises com a ferramenta *Line of Sight* indicaram que, das fontes alimentares localizadas em distâncias superiores a 50 metros da rota habitual ( $n=59$ ), 58% eram visíveis pelos muriquis de acordo com o modelo de elevação digital da área. Dos sítios de descanso ( $n=29$ ), 58% eram visíveis da rota habitual e dos sítios de dormida ( $n=4$ ), 50% eram visíveis.

Quando o teste de visibilidade com o *line of sight* foi realizado usando os *nós* ou *conjunções* como ponto de referência, 59% das fontes alimentares, 55% dos sítios de descanso e 25% dos sítios de dormida, com distâncias superiores a 50 metros eram visíveis aos muriquis. As fontes alimentares que não eram visíveis nem da rota habitual nem dos *nós* totalizaram 35,6%. Os sítios de descanso não visíveis resultaram em 34,5% dos registros e sítios de dormida 50% dos registros (Tabela 1).

Quando os dados foram analisados separando-se as estações, os resultados indicam que na estação chuvosa 95,49% das fontes utilizadas pelos miquis estavam em distâncias menores do que 100 metros da rota habitual, já para a estação seca o total foi de 98,44% das fontes, porém essa diferença não é estatisticamente significativa ( $U=116.5$ ,  $p=0.075$ ) (Figura 12).

**Tabela 1:** Visibilidade dos recursos explorados pelos miquis-do-norte utilizando *Line of Sight* e o modelo de elevação digital da área de estudo. Onde: RH corresponde à visibilidade dos recursos utilizando a rota habitual como ponto de referência para o *line of sight*; N corresponde à visibilidade utilizando os nós da rota habitual como referência; RH + N corresponde às visibilidades utilizando tanto a rota habitual quanto os nós da rota habitual como referência.

	Visível			Não Visível		
	RH	N	RH + N	RH	N	RH + N
<b>Alimentos</b> (n=59)	34	35	33	23	22	21
<b>Descanso</b> (n=29)	17	16	14	12	12	10
<b>Dormida</b> (n=4)	2	1	1	2	3	2



**Figura 12:** Proporção dos itens alimentares utilizados pelos miquis-do-norte dentro das faixas de distância em torno da rota habitual nas estações seca e chuvosa.

Os miquis utilizaram caminhos iguais para visitar os sítios alimentares em 77% dos registros e em 23% utilizaram caminhos diferentes ( $n=612$ ,  $\chi^2= 1812.5309$ ,  $GL=8$ ,  $p=0.000$ ).

Dos sítios acessados por caminhos iguais (n=479), 66% correspondem a fontes de folhas, 29% são fontes de frutos e 5% são de flores. As fontes alcançadas por caminhos diferentes (n=133) são representadas em 64% por folhas, 33% por frutos e 3% por flores.

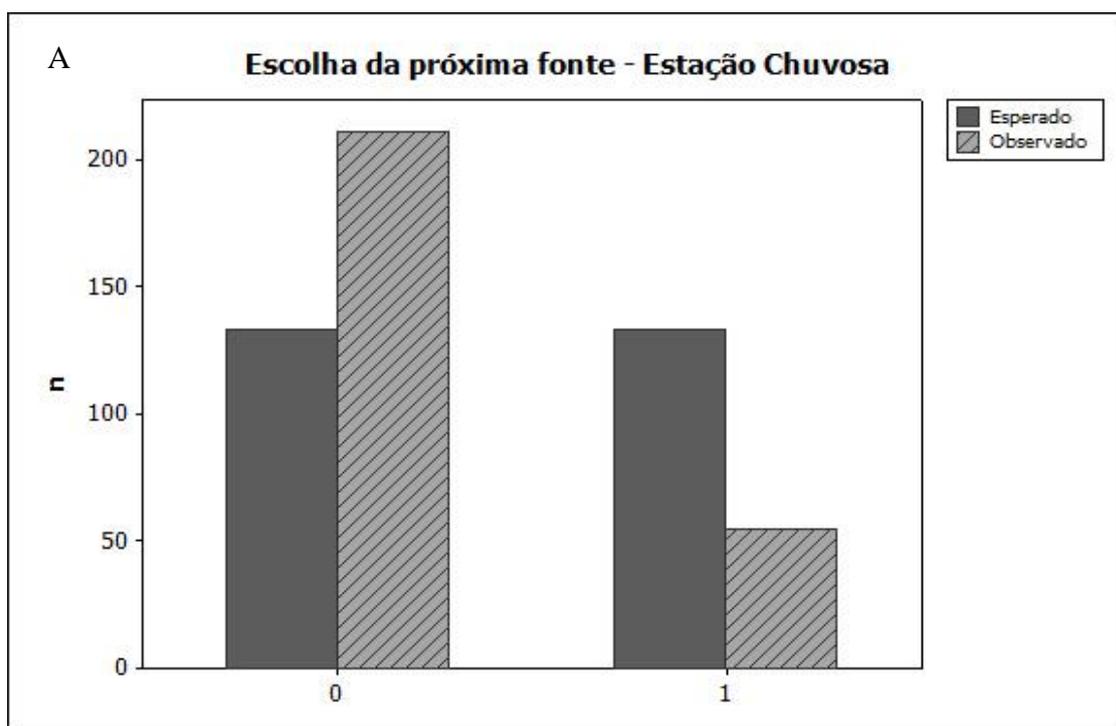
Na estação chuvosa, 78,5% dos caminhos utilizados para acessar sítios alimentares repetidos foram iguais e 21,5% dos sítios alimentares revisitados foram acessados por caminhos diferentes ( $\chi^2=111.56314$ , GL=5, p=0.00000). Na estação seca, 76,3% dos sítios alimentares foram revisitados por meio de caminhos iguais e 23,7% utilizando caminhos diferentes ( $\chi^2=166.71531$ , GL= 6, p=0.00000).

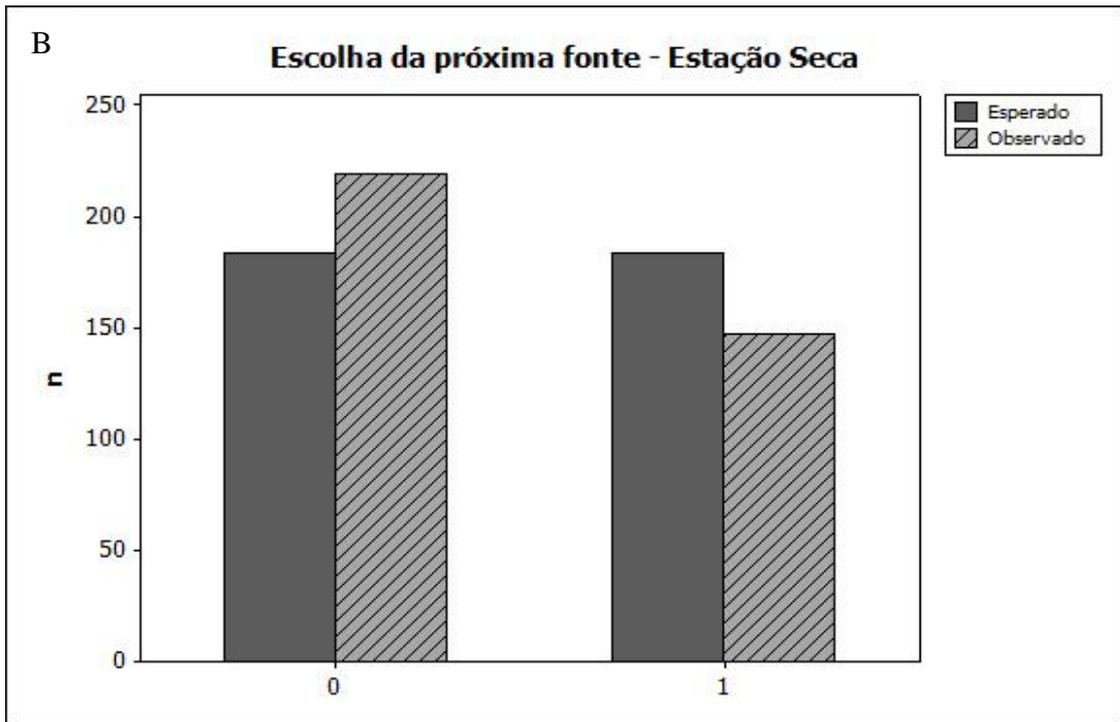
Dos sítios alimentares visitados mais de três vezes utilizando caminhos iguais (n=254), em 46% o grupo usou sentidos de navegação diferentes e em 54% dos registros o grupo utilizou o mesmo sentido. Quando os muriquis utilizaram rotas diferentes para chegar aos sítios alimentares (n=68) em 58% das vezes navegaram em sentidos diferentes e em 42% das vezes utilizaram rotas diferentes vindas do mesmo sentido.

Nas análises dos trajetos entre as fontes alimentares, os resultados indicam que muriquis utilizaram fontes mais próximas à fonte anterior visitada durante a estação seca do que na estação chuvosa (Z=-5.2150 p=0.0001).

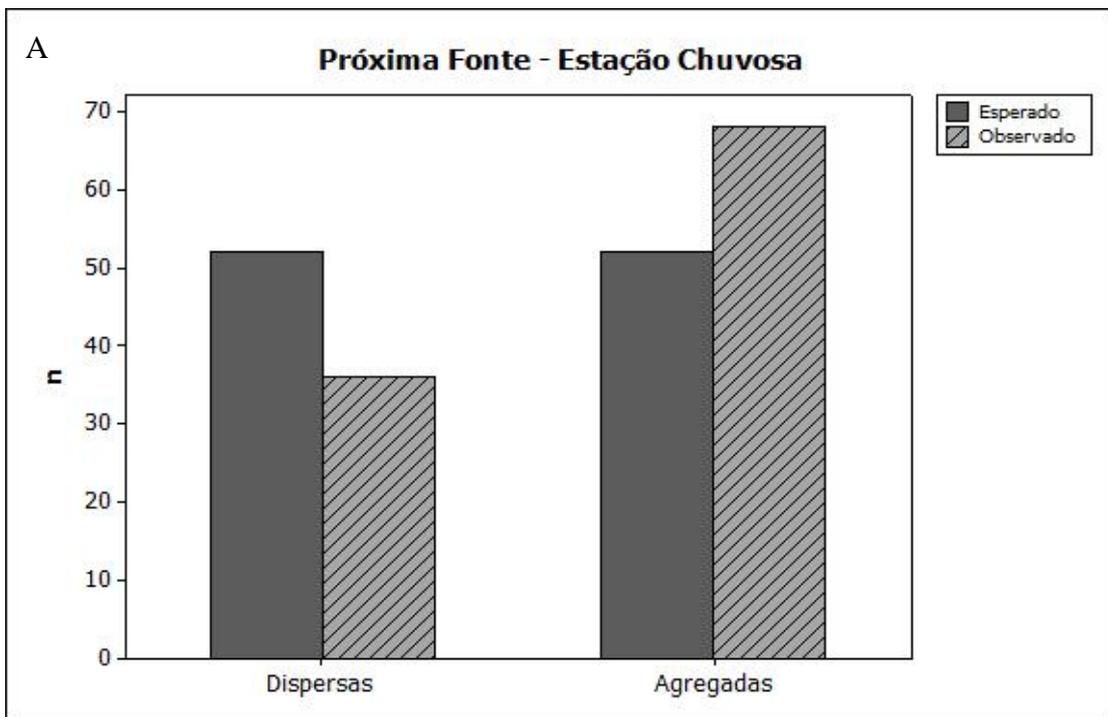
Durante o forrageio na estação chuvosa, os muriquis utilizaram as fontes alimentares mais perto da fonte anterior em apenas 20% dos trajetos analisados (n=267,  $\chi^2=91.488$ , GL=1, p=0.000), já na estação seca os muriquis utilizaram duas vezes mais as fontes mais próximas durante o forrageio (n=366,  $\chi^2=14.1639$ , GL=1, p=0.000) (Figura 13).

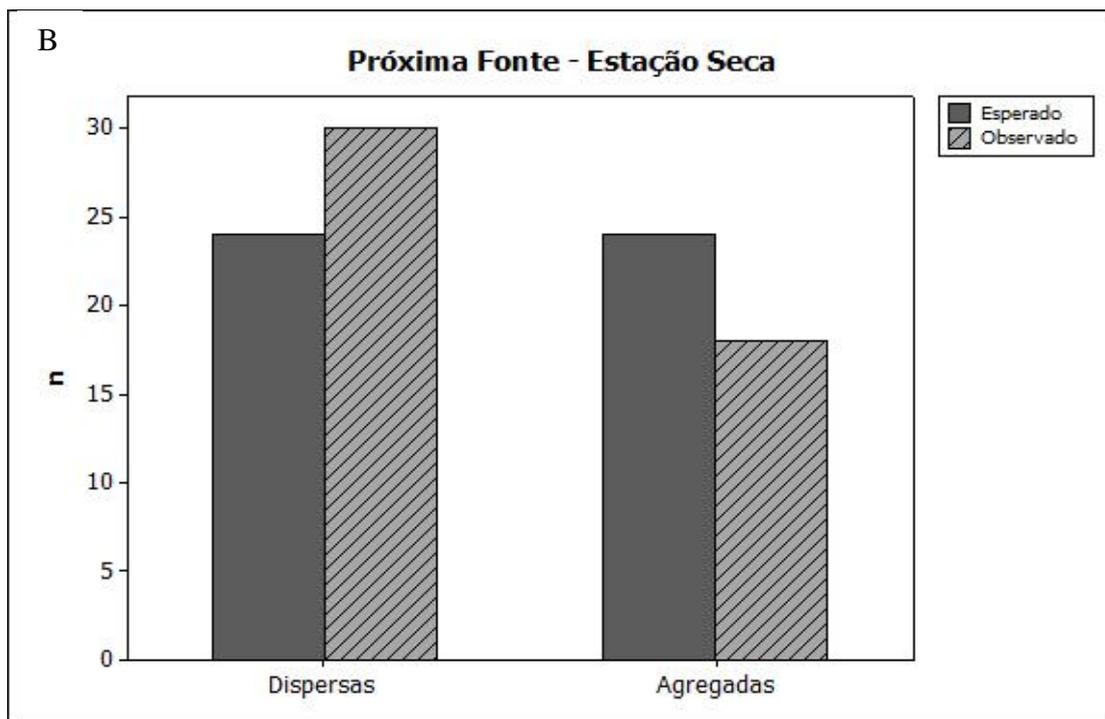
Durante a estação chuvosa, os muriquis escolheram fontes mais distantes para se alimentar de itens agregados, como frutos e flores, do que para fontes de folhas ( $n=104$ ,  $\chi^2=9.8461$  GL=1,  $p=0.002$ ), ignorando diversas fontes pelo caminho. Na estação seca não houve diferença significativa entre o forrageio em distâncias maiores para itens dispersos e itens agregados ( $n=48$ ,  $\chi^2=3.0$ , GL=1,  $p=0.083$ ) (Figura 14).





**Figura 13:** Escolha da próxima fonte alimentar em relação à fonte anterior nas estações Chuvosa (A) e Seca (B), onde 0= muriquis escolheram uma fonte alimentar mais distante, passando por outras fontes no caminho e 1= muriquis utilizaram a fonte alimentar mais próxima à fonte anterior.





**Figura 14:** Escolha entre fontes dispersas e agregadas quando os muriquis percorreram distâncias maiores entre as fontes: (A) Estação chuvosa e (B) Estação seca.

## Discussão

A metodologia de áreas sobrepostas se mostrou a mais ajustada para o cálculo da área de vida no fragmento de estudo, pois foi possível mapear a área total utilizada pelos muriquis sem as extrapolações ou subestimações que os métodos de grid e MPC ocasionam.

De acordo com a metodologia das áreas sobrepostas, a área utilizada pelos 15 muriquis na área de estudo totalizou 92 hectares. Essa área de vida pode parecer pequena quando comparada a outras, como no estudo de Strier (1987) em que 26 muriquis utilizavam uma extensão de 168 ha, entretanto, existem outras populações de muriqui em SMJ que habitam fragmentos menores, por exemplo, o grupo do Córrego do Ouro 2, que 11 muriquis vivem em uma área de 78 hectares (Mendes *et al.*, 2005).

A capacidade que os miquis apresentam de sobreviver em áreas pequenas pode estar relacionada à disponibilidade de recursos do local (Rosemberg & Strier, 1989) e também à flexibilidade da espécie em minimizar o gasto energético em períodos de escassez de alimentos e alterar sua dieta dependendo da oferta de alimento da localidade (Strier, 1992).

As diferenças sazonais apresentadas pelo grupo de estudo na exploração da área de vida indicam que os miquis não exploram o fragmento de forma homogênea durante todo o ano, mas adaptam o uso da área aos itens alimentares disponíveis nas diferentes estações.

Apesar das diferenças nos tamanhos das áreas e no tamanho dos grupos sociais, o valor médio de 1.289 metros percorridos por dia pelos miquis do Belém foi semelhante aos resultados obtidos por Strier (1987) com os miquis da Fazenda Montes Claros (atual RPPN Feliciano Miguel Abdala), que indicou a média de 1.283 metros navegados por dia. O grupo de miquis dessa localidade também apresentou variações sazonais no deslocamento diário, com trajetos maiores na estação chuvosa do que na estação seca, 1.427 e 960 metros, respectivamente.

Para os miquis, as diferenças sazonais são mais acentuadas entre os trajetos diários percorridos do que na área total explorada por estação, o que pode indicar que a distância viajada diariamente seja mais sensível à distribuição dos recursos agregados do que o tamanho da área de vida total explorada pelo grupo (Isbell, 1991).

Segundo Milton (1984), os miquis são forrageadores oportunistas que monitoram a disponibilidade dos recursos alimentares de suas áreas de vida, adaptando sua alimentação a essa oferta alimentar. Sendo assim, os maiores trajetos durante a estação chuvosa podem estar relacionados à maior disponibilidade de recursos

agregados (flores e frutos) durante o período, o que permite que os muriquis usem uma estratégia alimentar semelhante às espécies maximizadoras de ingestão de energia como os primatas dos gêneros *Ateles* e *Lagothrix* (Milton & May, 1976; Milton, 1981; Garber, 1987; Rosenberg & Strier, 1989, Strier, 1992) ao invés de minimizar seu gasto energético, como os *Alouatta*, que baseiam sua dieta em folhas.

Os trajetos utilizados pelos muriquis em suas atividades diárias, quando sobrepostos, resultaram em um padrão de navegação consistente com o uso de mapa topológico, ou mapa de rotas, em que o deslocamento é realizado utilizando uma rede de rotas preferenciais interligada por conjunções relacionadas às características da paisagem, como marcos espaciais (Poucet, 1993).

O uso de mapa topológico caracteriza um sistema de orientação egocêntrica, onde os indivíduos utilizam os *nós* ou os marcos espaciais de localidades específicas para se reorientar espacialmente e escolher qual segmento do mapa de rotas seguir (Klatzky, 1998; Presotto, 2009).

Outras espécies de primatas foram observadas utilizando o sistema de mapa de rotas preferenciais: *Alouatta paliatta* (Milton 1981, 1984, 2000; Garber & Jelinek, 2006, Hopkins, 2011), *Ateles geoffroyi* (Milton, 1981), *Pongo pygmaeus* (Mackinnon, 1974), *Papio hamadryas* (Sigg & Stolba, 1981), *Papio ursinus* (Noser & Byrne, 2007), *Propithecus edwardsi* e *Eulemur fulvus rufus* (Erhart & Overdorff, 2008), *Saguinus mystax* e *Saguinus fuscicollis* (Garber & Dollins, 2010).

Milton (1981) caracteriza o deslocamento de *Alouatta paliatta* e *Ateles Geoffroyi* como baseados em caminhos arbóreos tradicionais (*Traditional arboreal pathways*), os quais consistem em rotas utilizadas repetidamente pelos animais, conectando importantes sítios de alimentação. Os resultados apresentados por Di Fiore & Suarez

(2007), com outras duas espécies de atelídeos, *Ateles belzebuth* e *Lagothrix poeppigii*, também indicam que as espécies se deslocam em suas áreas de vida por meio de uma rede de rotas repetidas e interligadas por *nós* ou *conjunções*.

No caso dos muriquis, a revisitação das fontes alimentares foi realizada em 77% das vezes por caminhos iguais e eles não utilizaram atalhos ou novos caminhos para chegarem até essas fontes alimentares, demonstrando fidelidade aos percursos escolhidos durante a navegação.

Segundo Garber & Dolins (2010), a representação topológica das rotas interligadas pelos *nós* fornece uma explicação mais parcimoniosa para as navegações direcionadas e para a grande eficiência do deslocamento em larga escala apresentada pelos primatas do que um mapa métrico interno.

A localização da rota habitual seguindo as características topográficas da área, como os topos de morro, parece estar associada à economia de energia no deslocamento, já que evita o gasto energético adicional da locomoção entre vales (Di Fiore & Suarez, 2007; Hopkins, 2011) e também auxilia no monitoramento das fontes alimentares.

Uma floresta tropical pode ter centenas de espécies vegetais diferentes e muitas delas podem ser utilizadas pelos primatas como fonte alimentar. Memorizar a posição de todas as espécies ou todas as fontes alimentares é energeticamente custoso para os primatas, principalmente memorizar fontes com produção de frutos e flores imprevisível e não regular entre os anos (Zuberbüler & Janmaat, 2010). O monitoramento periódico de áreas-chaves, onde algumas dessas fontes estão localizadas, parece ser menos custoso energeticamente e permite que os animais utilizem outras fontes alimentares

pelo caminho, como fontes de folhas que tem a produção mais homogênea durante o ano (Milton, 2000; Hopkins, 2011).

O monitoramento pode ser realizado tanto para as fontes com produção imprevisível, sendo realizado mensalmente, como para fontes em que os animais já passaram previamente e tiveram sinais de produção em poucos dias, como botões de flores (Olupot *et al.*, 1998). O segundo tipo de monitoramento foi observado no consumo de flores de *Tibouchina arborea* pelo grupo de estudo, em ocasiões onde os animais passaram direto por árvores com botões florais e ficaram forrageando nas proximidades, voltando à localidade dias depois para se alimentar das flores já abertas.

A presença dos *nós* em áreas de maior altitude, como topos de morro, pode ser influenciada pela topologia do terreno que funcionam como marcos espaciais e auxiliam no monitoramento das fontes alimentares.

Nossos dados mostraram que o padrão de utilização de recursos próximos à rota habitual pelos muriquis assemelha-se ao encontrado para macacos-aranha, que utilizaram 95% das fontes alimentares em até 50 metros de distância da rota habitual e é maior do que o apresentado por macacos-barrigudos, que utilizaram entre 70% e 90% das fontes alimentares na mesma área (Di Fiore & Suarez, 2007).

Mesmo os recursos que estão em distâncias superiores a 50 metros foram classificados pelo modelo de elevação como visíveis aos muriquis em mais de 50% dos registros, o que pode indicar que os muriquis monitorem seus recursos visualmente. Hopkins (2011) sugere em seu estudo com *Alouatta palliata*, que o posicionamento da rota habitual segue, além da estrutura física da área, as localidades com a maior probabilidade de conter recursos importantes durante o ano todo.

Os resultados da escolha da próxima fonte indicaram que os miquis não escolhem as fontes alimentares mais próximas à última fonte forrageada por eles, ou seja, na sequência das fontes exploradas pelos miquis durante o dia, eles geralmente utilizam fontes mais distantes, passando por várias fontes que não exploram.

Com os resultados obtidos não é possível inferir se os animais se deslocam para fontes mais distantes e mais produtivas em detrimento de fontes menos produtivas e mais próximas, como o observado em *Pithecia pithecia* (Cunningham & Janson, 2007).

Das fontes mais distantes escolhidas pelos miquis, 65% eram fontes de itens agregados, como frutos e flores, o que indica que o maior valor energético dos itens agregados faz com que os miquis se desloquem por caminhos maiores do que utilizariam para a fonte mais próxima, como o proposto por Garber (1988) para *S. mystax* e *S. fuscicollis*.

Os miquis demonstraram utilizar o mapa de rotas de forma otimizada na área em que vivem, sendo capazes de se deslocar a maior parte do tempo por topos de morros, aumentando a visibilidade para o monitoramento dos recursos e evitando o gasto de energia extra do deslocamento vertical entre vales.

Seria interessante a realização, no futuro, de estudos comparativos sobre cognição espacial de miquis-do-norte em ambientes com características diferentes, tornando possível entender se o uso de mapa topológico é uma característica intrínseca da espécie ou uma forma adaptada dos miquis no deslocamento em certas paisagens.

## Referências

Adams, L. & Davis, S. D. 1967. The Internal anatomy of home range. *Journal of Mammalogy*, 48(4): 529-536.

- Aguirre, A. C. 1971. O mono *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy). *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, Rio de Janeiro. 53pp.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*, 49: 227-65.
- Antongiovanni, L. L., Coelho, A. L. N., Vervolet, R. J. & Silva, D. G. 2005. Panorama sobre a desertificação no Espírito Santo. *Ministério do Meio Ambiente*, Brasil.
- Bennett, A. T. D. 1996. Do animals have cognitive maps? *The Journal of Experimental Biology*, 199: 219–224.
- Boesch, C. & Boesch, H. 1984. Mental map in wild chimpanzees: an analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 25: 160–170.
- Boonratana, R. 2000. Ranging behavior of proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in the lower Kinabatangan, northern Borneo. *International Journal of Primatology*, 21(3): 497-518.
- Bowers, M. A., Welch, D. N. & Carr, T. G. (1990). Home range size adjustments by the eastern chipmunk, *Tamias striatus*, in response to natural and manipulated water. *Canadian Journal of Zoology*, 68(9): 2016-2020.
- Boyle, S. A., Lourenço, W. C., Silva, L. R. & Smith, A. T. 2009. Home range estimates vary with sample size and methods. *Folia Primatologica*, 80: 33-42.
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3): 346-352.
- Chapman, C. A. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29 (2): 177-194.
- Chapman, C. A. & Wrangham, R. W. 1993. Range use of the forest of Kibale: Implications for the understanding of chimpanzee social organization. *American Journal of Primatology*, 31: 263-273.
- Climate Data. 2014. Disponível em: <http://pt.climate-data.org>.
- Clutton-Brock, T. H. 1974. Primate social organisation and ecology. *Nature*, 250: 539-542.

- Cunningham, E. & Janson, C. 2007. Integrating information about location and value of resources by White saki monkeys (*Pithecia pithecia*). *Animal Cognition*, 10: 293-304.
- 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.
- Erhart, E. M. & Overdorff, D. J. 2008. Spatial memory during foraging in prosimian primates: *Propithecus edwardsi* and *Eulemur fulvus rufus*. *Folia Primatologica*, 79:185-196.
- Gallistel, C. R. 1989. Animal cognition, the representation of space, time and number. *Annual Review of Psychology*, 40: 155–189.
- Garber, P. A. 1987. Foraging strategies among living primates. *Annual Review of Anthropology*, 16:339-364.
- Garber, P. A. 1988. Foraging decisions during nectar feeding by tamarin monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. *Biotropica*, 20(2): 100-106.
- Garber, P. A. 1989. Role of spatial memory in primate foraging patterns in *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology*, 19: 203–216
- Garber, P. A. & Dolins, F. L. 2010. Examining spatial cognitive strategies in small-scale and large-scale space in tamarins monkeys, In: Dolins, F. L. & Mitchell, R. W. (Eds). *Spatial Cognition, Spatial Perception: Mapping the self and space*, p 180-196. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Garber, P. A. & Jelinek, P. E. 2006. Travel patterns and spatial mapping in nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*), In: Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M. & Luecke, L. (Eds). *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates Developments in Primatology: Progress and Prospects*, p 287-309. Springer, Estados Unidos.
- Garber, P.A. & Paciulli, L.M. 1997. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica*, 68: 236-253.

- Grueter, C. C.; Li, D.; Ren, B. & Wei, F. 2009. Choice of analytical method can have dramatic effects on primate home range estimates. *Primates*, 50:81-84.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*, 30(1): 1-18.
- Hopkins, M. E. 2011. Mantled howler (*Alouatta palliata*) arboreal pathway networks: relative impacts of resource availability and forest structure. *International Journal of Primatology*, 32:238-258.
- Incaper, 2014. *Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural*. Disponível em <http://www.incaper.es.gov.br/> <acesso em 25 de janeiro de 2014>
- Isbell, L. A. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2): 143-155.
- Janmaat, K. R L., Byrne, R. W. & Zuberbühler, K. 2006. Evidence for spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72: 797-807.
- Janson, C. H. & Di Bitetti, M. S. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 17-24.
- Janson, C. H. 2007. Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 10: 341–356.
- Kaplin, B. A. 2001. Ranging behavior of two species of guenons (*Cercopithecus lhoesti* and *C. mitis doggetti*) in the Nyungwe forest reserve, Rwanda. *International Journal of Primatology*, 22(4): 521-548.
- Klatzky, R. L. 1998. Allocentric and Egocentric Spatial Representations: Definitions, Distinctions, and Interconnections, In: Freksa, C., Habel, C. & Wender, K. F. (Eds) *Spatial Cognition An Interdisciplinary Approach to Representing and Processing Spatial Knowledge*. Springer, Alemanha.
- Li, B., Chena, C., Ji, W. & Ren, B. 2000. Seasonal home range changes of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling mountains of China. *Folia Primatologica*. 71: 375–386

- Mackinnon, J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo Pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22: 3-74.
- Magnago, L. F. S., Assis, A. M. & Fernandes, H. Q. B. 2007. Capítulo 5: Floresta ombrófila densa montana, submontana e alto montana. In: Simonelli, M. & Fraga, C. N. (Eds) *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo*, p. 45-50. Brasil.
- Mendes, S. L., Santos, R. R. & Carmo, L. P. 2005. Conserving the northern muriqui in Santa Maria de Jetibá, Espírito Santo. *Neotropical Primates*, 13(Suppl.): 31-35.
- Milton, K. 1981. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83(3): 534-548.
- Milton, K. 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *International Journal of Primatology*, 5(5): 491-514.
- Milton, K. 2000. Quo vadis? Tactics of food search and group movement in primates and other animals, In: Boinski, S. & Garber, P. A. (Eds). *On the move: How and why animals travel in groups*, p. 375-417. The University of Chicago Press, Inglaterra.
- Milton, K. & May, M. L. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. *Nature*, 259 (5543): 459-462.
- Mohr, C. O. 1947. Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*, 37(1): 223-249.
- NASA (2014). *Administração Nacional da Aeronáutica e do Espaço*. Disponível em: <https://earthdata.nasa.gov/data>. <acessado em: 26 de julho de 2013>
- Normand, E. & Boesch, C. 2009. Sophisticated mental maps in forest chimpanzees. *Animal Behaviour*, 77: 1195–1201.
- Noser, R. & Byrne, R. W. 2007. Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using inter-group encounters as a natural experiment. *Animal Cognition*, 10: 331-340.

- O'Keefe, J. & Nadel, L. 1978. *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press, Reino Unido.
- Olupot, W., Waser, P. M. & Chapman, C. A. 1998. Fruit finding by mangabeys (*Lophocebus albigena*): Are monitoring of fig trees and use of sympatric frugivore calls possible strategies? *International Journal of Primatology*, 19(2): 339-353.
- Petri, M. S. 2010. Estratégias de forrageamento do miquiqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) em um fragmento florestal em Santa Maria de Jetibá, ES. *Dissertação de mestrado do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil*.
- Poti, P. 2000. Aspects of spatial cognition in capuchins (*Cebus apella*): frames of reference and scale of space. *Animal Cognition*, 3: 69-77.
- Poti, P., Bartolommei, P. & Saporiti, M. 2005. Landmark use by *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 26(4): 921-948.
- Poucet, B. 1993. Spatial cognitive maps in animals: New Hypotheses on Their Structure and Neural Mechanisms. *Psychological Review*, 100(2): 163-182.
- Presotto, A. 2009. Mapas cognitivos de primatas: Análise de movimentos e rotas de *Cebus nigritus* apoiada por sistemas de informação geográfica. *Tese de doutorado do Departamento de Geografia da Universidade de São Paulo, Brasil*.
- Presotto, A & Izar, P 2010. Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric? *Animal Behaviour*, 80(1): 125-132.
- Rímoli, J. 1993. Estratégias de forrageamento de um grupo de miquiquis (*Brachyteles arachnoides*, Primates/Cebidae) da Estação Biológica de Caratinga/ MG. *Dissertação de mestrado do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, Brasil*.
- Rolim, G. S., Camargo, M. B. P., Lania, D. G. & Moraes, J. F. L. 2007. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. *Bragantia*, 66(4): 711-720.
- Rosemberg, A. L. & Strier, K. B. 1989. Adaptive radiation of the Ateline primates. *Journal of Human Evolution*, 18: 717-750.

- Rylands, A. B., Mittermeier, R. A. & Luna, E. R. 1995. A species list for the new world primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the mace-land system. *Neotropical Primates*, 3(suppl): 113-160.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A. Groves, C. P., & Rodríguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*, 8: 61–93.
- Saïd, S., Gaillard, J. M., Duncanc, P., Guillon, N. Guillon, N., Servanty, S., Pellerin, M., Lefeuvre, K. Martin, C. & Van Laere, G. 2005. Ecological correlates of home-range size in spring–summer for female roe deer (*Capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology*, 267: 301–308.
- Sigg, J. & Stolba, A. 1981. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*, 36: 40–75.
- Silva, E. D., Santos, A. R. & Silva, K. G. 2011. Estudo morfológico e climático dos municípios da região serrana do estado do Espírito Santo. *Caminhos de Geografia*, 12(39): 94-103.
- Singleton, I. & Van Schaik, C. P. 2001. Orangutan home range size and its determinants in a Sumatran swamp forest. *International Journal of Primatology*, 22(6): 877-911.
- Stickel, L. F. 1954. A Comparison of Certain Methods of Measuring Ranges of Small Mammals. *Journal of Mammalogy*, 35(1): 1-15.
- Strier, K. B. 1987. Ranging behavior of woolly spider monkeys, or muriquis, *Brachyteles arachnoides*. *International Journal of Primatology*, 8(6): 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. 1992. Atelinae Adaptations: Behavioral Strategies and Ecological Constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 515-524.
- Tolman, R. S. 1948. Cognitive maps in rats and men. *The Psychological Review*, 55(4): 189-208.

- Worton, B. J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, 38: 277-298.
- Zuberbühler, K. & Janmaat, K. 2010. Foraging Cognition in Nonhuman Primates, In: Platt, M. L. & Ghazanfar A. A. (Eds). *Primate Neuroethology*, p 64-83. Oxford University Press, Estados Unidos.

## CAPÍTULO 2

A ser submetido para: **International Journal of Primatology**

### **Velocidade, Linearidade e Desvio Angular na navegação de *Brachyteles hypoxanthus***

**Karoline Luiza Sarges Marques<sup>1</sup>; Andrea Presotto<sup>2</sup>, Marguerite Madden<sup>2</sup>, Mariana Petri<sup>3</sup>, Sérgio Lucena Mendes<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Universidade Federal do Espírito Santo

Departamento de Ciências Biológicas, Av. Marechal Campos 1468

CEP 29043-900 Vitória, ES, Brasil.

Telefone: 55 27 3335 7257

Email: kakasarges@gmail.com

<sup>2</sup> Center for Geospatial Research - Department of Geography

The University of Georgia, GA, USA.

<sup>3</sup> Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia

Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

#### **Resumo**

Mudanças em características da navegação como velocidade, índice de linearidade e desvio angular tem sido interpretadas como indícios de conhecimento da localização espacial dos recursos pelos primatas. Analisamos a velocidade de navegação, linearidade e desvio angulares de 87 rotas diárias de um grupo de muriquis-do-norte comparando recursos alimentares, sítios de dormida e descanso a locais classificados como não objetivos. Os muriquis aumentam a velocidade quando navegam para sítios alimentares, sítios de dormida e de descanso, porém, não foram encontradas diferenças na linearidade dos caminhos para recursos e para locais classificados como não objetivos. Os desvios angulares superiores a 60° estão relacionados, majoritariamente, à navegação para sítios alimentares ou sítios de

descanso. Nossos dados indicam que os miquis navegam de forma não randômica, uma navegação orientada para os objetivos (*goal oriented*), o que indica que possuem conhecimento espacial dos recursos disponíveis em sua área de vida.

**Palavras-chave:** Velocidade, linearidade, Desvio angular, navegação orientada.

## **Introdução**

Na natureza, os animais têm o desafio de navegar pelo ambiente da forma mais eficiente em busca dos recursos mais produtivos (De-Raad, 2012). Essa navegação deve levar em consideração a localização das fontes de recursos com ocorrência imprevisível em espaço e tempo (Lüers *et al.*, 2009).

De acordo com Marler & Terrace (1984) os animais devem ter evoluído mecanismos de forrageio adaptados para o ambiente em que vivem e as informações que esses animais possuem sobre o ambiente são, em geral, subestimadas em testes de estudos experimentais. Os autores sugerem três conhecimentos básicos que os animais devem possuir da área em que vivem para que seu forrageio seja otimizado: 1) A localização das fontes alimentares ou presas; 2) A densidade em que os recursos alimentares ocorrem nas diferentes localidades da área de vida e 3) A atualização constante da disponibilidade das fontes alimentares, que podem ser afetadas pela fenologia, no caso das espécies vegetais e pelo consumo das espécies animais ou presas pelos predadores.

Milton (1981) sugere que animais frugívoros têm o comportamento de forrageio adaptado para explorar alimentos com distribuição em manchas. Essa visão é corroborada por Janson (2014), e ele acrescenta a ideia de que o forrageio em itens agregados pode selecionar a capacidade dos animais de perceber a localização, a

quantidade, o estado fenológico e a sazonalidade dos itens alimentares, assim como o tempo decorrido de visitas anteriores ao recurso.

Diversos estudos têm demonstrado a capacidade dos primatas em localizar sítios de alimentação com distribuições imprevisíveis, de viajarem em trajetórias quase lineares e em velocidades maiores para recursos preferenciais, de serem capazes de escolher entre recursos com quantidades e valores nutritivos diferentes, e de relacionar o estado fenológico de itens alimentares da mesma espécie (p. ex. Primatas neotropicais: Garber, 1989; Garber & Hannon, 1993; Janson & Di Bitetti, 1997; Janson, 1998; Milton, 2000; Bicca-Marques & Garber 2003; Garber & Jelinek, 2006; Cunningham & Janson, 2007; Di Fiore & Suarez, 2007; Presotto, 2009; Primatas do velho mundo: MacDonald, 1994; Olupot *et al.*, 1998; Pochron, 2005; Normand *et al.*, 2009; Noser & Byrne, 2010; Janmaat *et al.*, 2013; e Prossímios: Erhart & Overdorff, 2008; Lürs *et al.*, 2009).

Algumas análises métricas nos caminhos escolhidos por esses primatas, em seus deslocamentos na área de vida, como velocidade, linearidade e desvio angular podem ser indicativas da presença de memória espacial. O aumento da velocidade no deslocamento tem sido interpretado por pesquisadores como um indicador do conhecimento prévio de uma localidade ou objetivo, principalmente se for analisado em conjunto com outras características do trajeto percorrido (Janson & Di Bitetti, 1997; Janmaat *et al.*, 2006; Normand & Boesch, 2009; Noser & Byrne, 2010).

A razão entre o caminho percorrido e a resultante, ou índice de linearidade, é uma métrica utilizada para determinar o quão próximo de um caminho linear os animais navegaram e o quão eficiente eles podem ser ao escolher suas rotas de navegação (Noser & Byrne, 2007a; Normand & Boesch, 2009; Shaffer, 2014). Um índice próximo ao valor 1 indica que o percurso navegado tem o mesmo tamanho da resultante, ou seja, os animais navegaram o menor caminho possível entre dois pontos (Pochron, 2001;

Presotto, 2009). Um índice de valor 1.3 indica que o percurso navegado foi 30% maior do que se o mesmo percurso tivesse sido feito em linha reta.

É importante, no entanto, levar em consideração que se os baixos valores no índice de linearidade podem indicar lacuna de conhecimento do caminho percorrido, os altos valores, por si só, não são suficientes para se inferir que os animais estejam navegando de maneira planejada (Normand & Boesch, 2009). Uma alternativa seria que os animais explorem áreas maiores quando os índices de linearidades são menores e isso pode variar de acordo com o recurso oferecido ou com a disponibilidade de alimento (Presotto, 2009). O deslocamento em caminhos mais lineares também pode ser uma estratégia utilizada pelos animais para evitar a revisitação de recursos utilizados recentemente (Pyke, 1978).

Além disso, é possível que os valores altos no índice de linearidade ocorram apenas porque os animais estão seguindo características físicas da área em que vivem ou que o ambiente tenha uma distribuição homogênea dos recursos, em que o deslocamento em linha reta para qualquer direção teria uma probabilidade semelhante de encontrar uma fonte alimentar (Garber & Hannon, 1993; Menzel, 1997; Janson, 1998; Di Fiore & Suarez 2007; Janson & Byrne, 2007; Normand & Boesch, 2009). Boyer e colaboradores (2004), em seu estudo com macacos-aranha, concluíram que o uso de caminhos mais lineares, com mudanças angulares de no máximo 100° entre recursos é consistente com a presença de memória espacial nos primatas, já que evitaria a revisitação dos sítios alimentares utilizados recentemente. Entretanto, a mudança de ângulo na trajetória de navegação também pode ser uma forte indicação de que os animais conhecem a localização dos recursos no ambiente (Byrne *et al.*, 2009; Asensio, *et al.*, 2011).

Desvios angulares superiores a 60° acarretam mudanças na direção cardinal da navegação (Leste, Oeste, Norte, Sul), e quando são observados apenas em situações de navegação para recursos preferenciais, em distâncias superiores ao alcance visual do animal, podem ser consideradas como evidência de um movimento orientado para uma localidade previamente conhecida pelo animal (Janson & Byrne, 2007; Presotto *et al.*, em revisão).

O uso de apenas uma característica da navegação para inferir memória espacial pode apontar resultados equivocados, porém, quando mais de uma métrica é analisada em conjunto (p. ex. velocidade e linearidade) e ambas apresentam valores significativos é um indicativo de conhecimento espacial (Pochron, 2001).

É importante executar o cálculo dessas métricas considerando outras pistas externas sobre o ambiente que o animal pode obter e que podem indicar, equivocadamente, o uso da memória espacial, como informações olfativas, visuais e vocalizações de espécies que competem pelos mesmos recursos alimentares (Pochron 2001; Janmaat *et al.*, 2006).

Diante do exposto, vários questionamentos são apresentados em relação ao deslocamento dos muriquis-do-norte: 1) Sendo um primata folívoro-frugívoro, o muriqui-do-norte não apresenta diferença na velocidade e linearidade no deslocamento para alimentos com distribuições diferentes (agregadas e dispersas)? 2) O acesso a outras localidades importantes como sítios de dormida e descanso é feito de forma mais linear e veloz? 3) Os muriquis tendem a apresentar caminhos mais lineares e com menores desvios angulares, evitando a revisitação de fontes alimentares ou áreas previamente exploradas? 4) Quando os muriquis mudam bruscamente a direção de navegação (>60°), essa mudança está relacionada a algum recurso ou é apenas reflexo de uma navegação randômica?

## **Métodos**

### **Área de estudo**

Apresentado anteriormente no Capítulo 1.

### **Espécie e grupo de estudo**

Apresentado anteriormente no Capítulo 1.

### **Coleta de dados**

Apresentado anteriormente no Capítulo 1.

### **Análise dos dados**

### **Velocidade**

As velocidades diárias e entre recursos foram calculadas utilizando-se a fórmula  $V=d/t$  (onde:  $V$ =velocidade de deslocamento,  $d$ =distância percorrida,  $t$ =tempo), gerando os valores de velocidade em metros/minuto.

As velocidades de navegação entre dois recursos foram calculadas por meio das distâncias percorridas entre dois pontos em que os animais permaneceram por um período superior ao de duas varreduras (nos dados coletados em 2008-2009 o intervalo foi de 20 minutos e nos dados coletados em 2011-2012 o intervalo foi de 10 minutos) e o tempo que levaram para realizar esse deslocamento.

Os cálculos das velocidades nos segmentos foram analisados levando-se em consideração três campos visuais distintos: as distâncias superiores a 30 metros, as superiores a 50 metros e as distâncias visuais ou inferiores a 30 metros. Os valores de 30 e 50 metros são considerados os campos de detecção visual mínimos para parauacus (Cunningham & Janson, 2007) e macacos-prego (Janson & Di Bitetti, 1997), respectivamente, e foram utilizados nesse estudo pela ausência de dados sobre o campo visual em muriquis-do-norte.

As localidades onde os miquis permaneceram por esse intervalo foram identificadas e classificadas nas categorias: *Objetivo-Alimentação*, quando os miquis pararam para se alimentar de frutos, flores e folhas de árvores; *Objetivo-Descanso*, quando a parada foi realizada para repouso durante o dia; *Objetivo-Dormida*, quando os animais se recolhiam para dormir no fim do dia e *Sem Objetivo*, quando as paradas foram para alimentação em recursos dispersos (ex: taquara, bromélia, cipó, samambaia e folhas de arbusto) ou comportamentos sociais.

As velocidades médias diárias utilizadas pelos miquis nas estações seca e chuvosa foram comparadas, visando identificar se as diferenças sazonais influenciam na velocidade de navegação.

### **Linearidade e Desvio angular**

Para as análises dos índices de linearidade foram calculadas: a distância total percorrida no dia, a resultante (linha reta conectando o primeiro e o último registro do dia) e a razão entre o caminho percorrido.

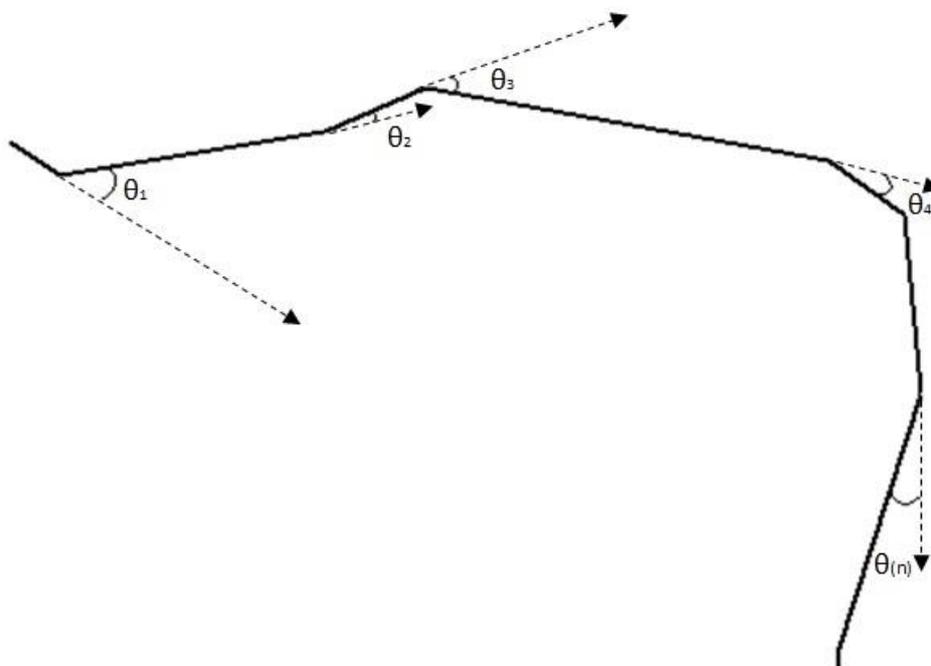
O índice de linearidade foi obtido pela fórmula  $L=D/R$ , onde D é a distância real percorrida e R é a resultante em linha reta entre o início e o fim do percurso. O valor de  $L=1$  indica que a rota foi a mais eficaz possível, já o valor de  $L=1.2$ , por exemplo, significa que o animal navegou um caminho 20% maior do que a rota mais curta entre as localidades.

Os índices de linearidade foram analisados para os trajetos diários e para os trajetos *Objetivo-Alimentação*, *Objetivo-Descanso*, *Objetivo-Dormida* e *Sem Objetivo*.

Os cálculos de desvio angular foram realizados utilizando-se a extensão *Hawth's tools* do ArcGIS 9.3. Essa extensão calcula os parâmetros do movimento e realiza o

cálculo da mudança de ângulo absoluta entre dois pontos ( $\theta-1$ ,  $\theta$ ,  $\theta+1$ ) por meio da vetorização dos segmentos da rota (Figura 1).

Posteriormente, as mudanças de ângulos foram classificadas de acordo com a atividade realizada pelos muriquis na parada seguinte ao desvio angular (Alimentação, Descanso, Dormida) e comparadas aos desvios angulares para localidades *Sem Objetivo*. As estatísticas circulares e os gráficos foram realizados utilizando-se o programa Oriana 4 (Kovach, 2011; Pereira, 2008; Presotto, 2009).



**Figura 1:** Ilustração da vetorização dos segmentos da rota utilizada pelos muriquis-do-norte para os cálculos de desvio angular, onde: a linha contínua representa a rota navegada pelos muriquis e as setas com linhas tracejadas representam os vetores criados pela extensão Hawth's tools (Baseada em Polansky & Wittemyer, 2010).

### **Retorno para área utilizada no dia anterior e inflexões angulares nas trajetórias de navegação**

Baseado na metodologia proposta por Strier (1987) e adaptada por Rímoli (1993) foram comparados os trajetos navegados em duplas de rotas diárias consecutivas (ex: 14/jan/09 e 15/jan/09) e foi verificado se os muriquis retornavam a algum trecho

utilizado no dia anterior ou se utilizavam áreas diferentes, sem repetir as áreas já exploradas.

Analisaram-se as rotas diárias isoladamente para identificar se os muriquis apresentavam desvios angulares maiores do que  $90^\circ$  nos seus trajetos e se retornavam às áreas exploradas previamente no mesmo dia.

Segundo Rímoli (1993), trajetos com inflexões de até  $15^\circ$  correspondem a trajetórias praticamente lineares, o que ele chamou de “andar pra frente”; entre  $15^\circ$  e  $90^\circ$  apresentam flexão angular, porém continuam com trajetórias para frente; inflexões acima de  $90^\circ$  geralmente refletem trajetórias de retorno.

### **Análises estatísticas**

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio dos programas Minitab 16.2.3 e BioStat 5.3. As variáveis foram testadas quanto à normalidade utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov. Para as comparações entre dados com distribuição normal foram aplicados teste *t* e para as variáveis em que os valores da distribuição diferiram significativamente da normalidade foi utilizado o teste não paramétrico U de Mann-Whitney. Para verificar a proporção dos dados qualitativos foi utilizado o teste Qui-quadrado.

## **Resultados**

### **Velocidade**

A velocidade média no percurso diário dos muriquis foi de 2,1 m/min ( $n=87$ ,  $SD= \pm 0,811$ ), variando de 0,57 a 4,72 m/min. Foram encontradas diferenças significativas para as velocidades nos percursos diários na estação seca e na estação chuvosa ( $U=1438,0$ ,  $p=0,0179$ ). Na estação chuvosa, a velocidade de navegação diária

foi em média de 2,36 m/min (n=48, SD=  $\pm 0.860$ ), enquanto na estação seca a velocidade média no percurso diário foi de 1,95 m/min (n=39, SD=  $\pm 0.696$ ) (Figura 2).

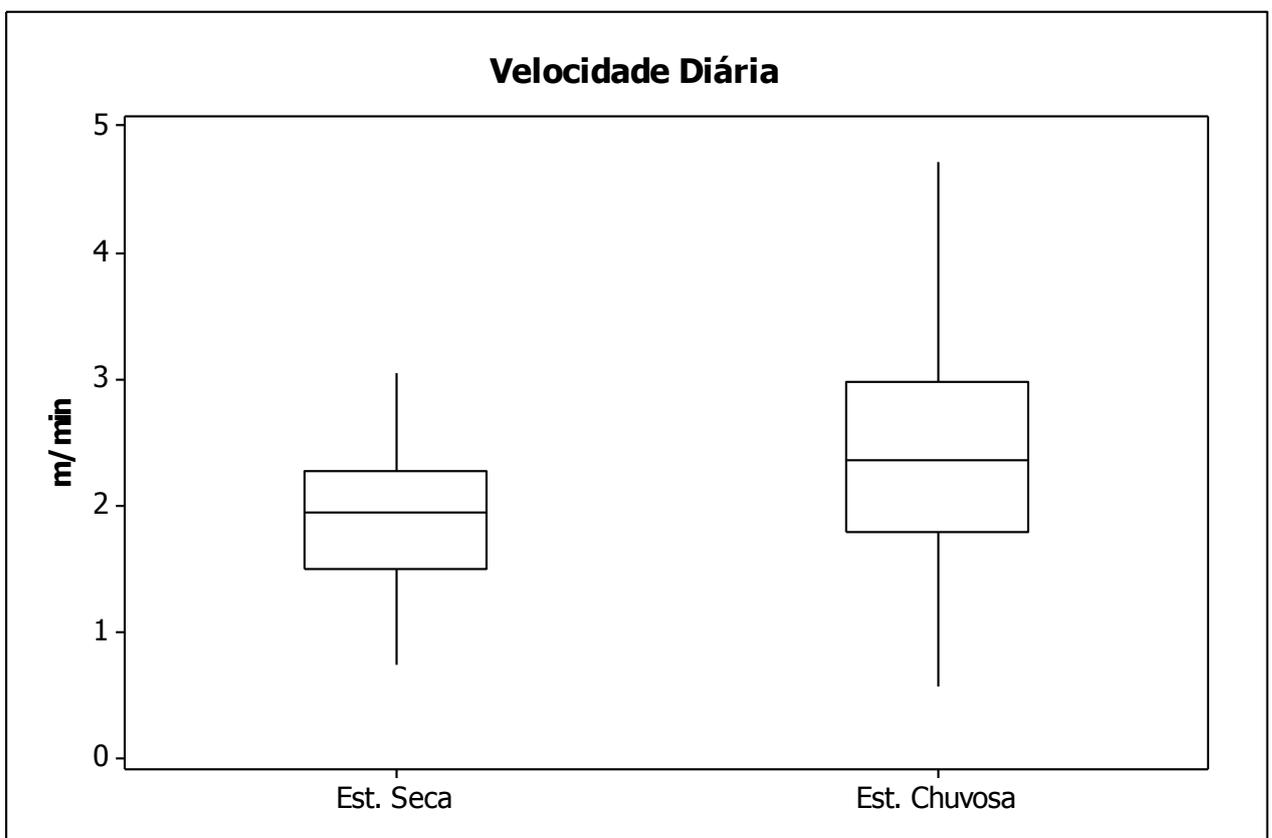
As velocidades de navegação para *Objetivo-Alimentação*, *Objetivo-Descanso* e *Objetivo-Dormida* foram estatisticamente diferentes das velocidades para locais classificados como *Sem Objetivo*. A velocidade *Objetivo-Alimentação* foi maior do que a velocidade *Sem Objetivo* tanto para as comparações com distância a 30 metros (U=42070.5,  $p < 0.0001$ ) quanto para as com 50 metros (U=30040.5,  $p < 0.0001$ ). A velocidade *Objetivo-Descanso* também foi maior quando comparada a velocidade *Sem Objetivo* para as duas distâncias, 30 metros (U=10544.0,  $p < 0.0001$ ) e 50 metros (U=5774.5,  $p < 0.0001$ ). Nas análises de comparação entre as velocidades para o *Objetivo-Dormida* e *Sem Objetivo*, tanto para 30 metros (U=25.12.0,  $p < 0.001$ ) quanto para 50 metros (U=1111.0,  $p = 0.020$ ), as velocidades para o *Objetivo-Dormida* foram maiores do que para *Sem Objetivo* (Figuras 3 e 4).

A velocidade para locais *Sem Objetivo* foi superior quando comparadas às velocidades para os *Objetivo-Alimentação* (U=5331.0,  $p < 0.0001$ ), *Objetivo-Descanso* (U=3362.5,  $p < 0.0001$ ) e *Objetivo-Dormida* (U=483.5,  $p = 0.003$ ) no campo visual (Figura 5).

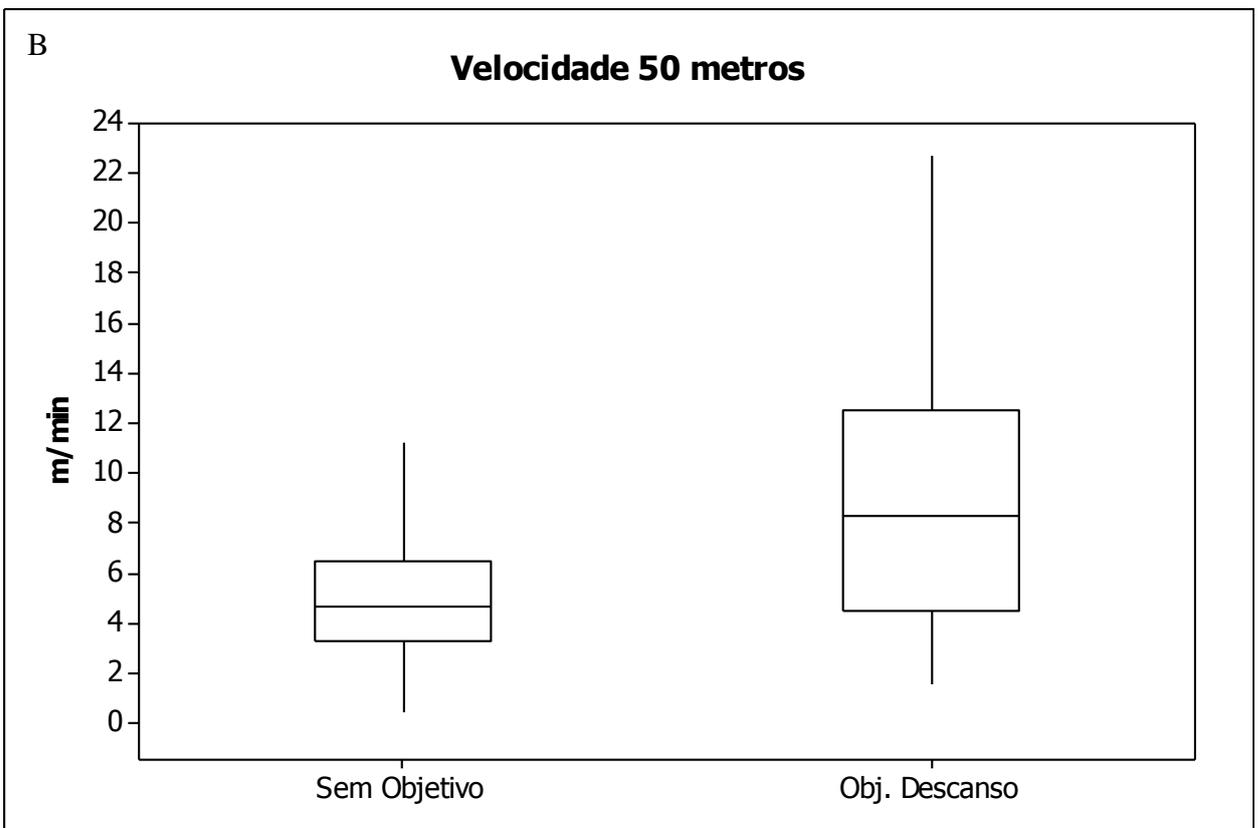
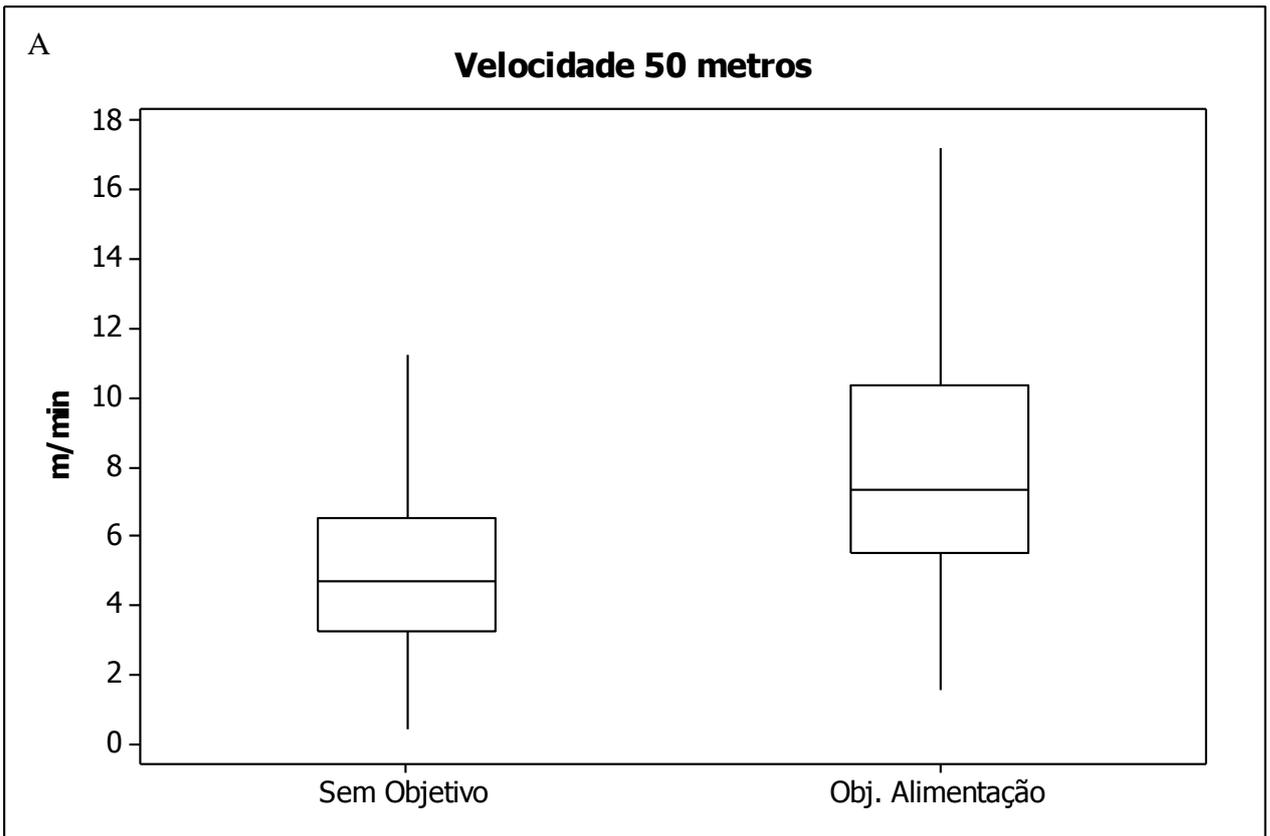
A média da velocidade quando o grupo de muriquis se deslocava para locais *Sem Objetivo* foi de 5.15 m/min (n=180, SD=  $\pm 2.91$ ). A média das velocidades quanto o grupo navegava para uma fonte alimentar foi de 7.2 m/min (n=180, SD=  $\pm 3.82$ ) no campo de 30 metros e 8.2 m/min (n=93, SD=  $\pm 4.78$ ) no campo de 50 metros. O deslocamento para sítios de descanso apresentou velocidade média de 7.6 m/min (n=84, SD=  $\pm 5.50$ ) no campo de 30 metros e 9.6 m/min (n=42, SD=  $\pm 7.05$ ) em distâncias superiores a 50 metros. Para sítios de dormida, os muriquis se deslocam com velocidade

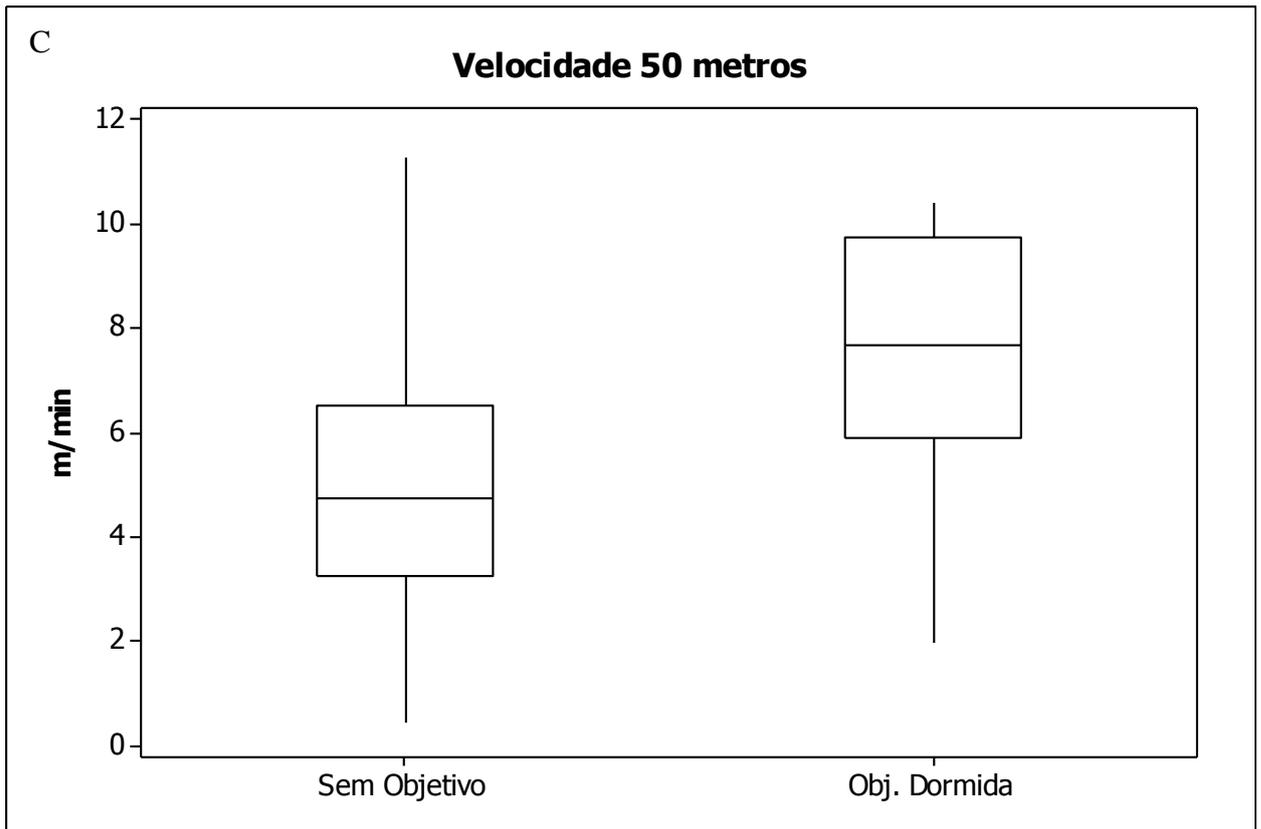
média de 6.9 m/min (n=18, SD=  $\pm 2.00$ ) no campo de 30 metros e 7.3 m/min (n=8, SD=  $\pm 2.78$ ) no campo de 50 metros.

Quando os muriquis navegaram para recursos dentro do campo visual, ou seja, em distâncias inferiores a 30 metros, as velocidades apresentadas foram reduzidas para 3 m/min para fontes alimentares (n=112, SD=  $\pm 1.38$ ) e sítios de descanso (n=73, SD=  $\pm 1.38$ ) e 2.8 m/min (n=11, SD=  $\pm 1.61$ ) para sítios de dormida.

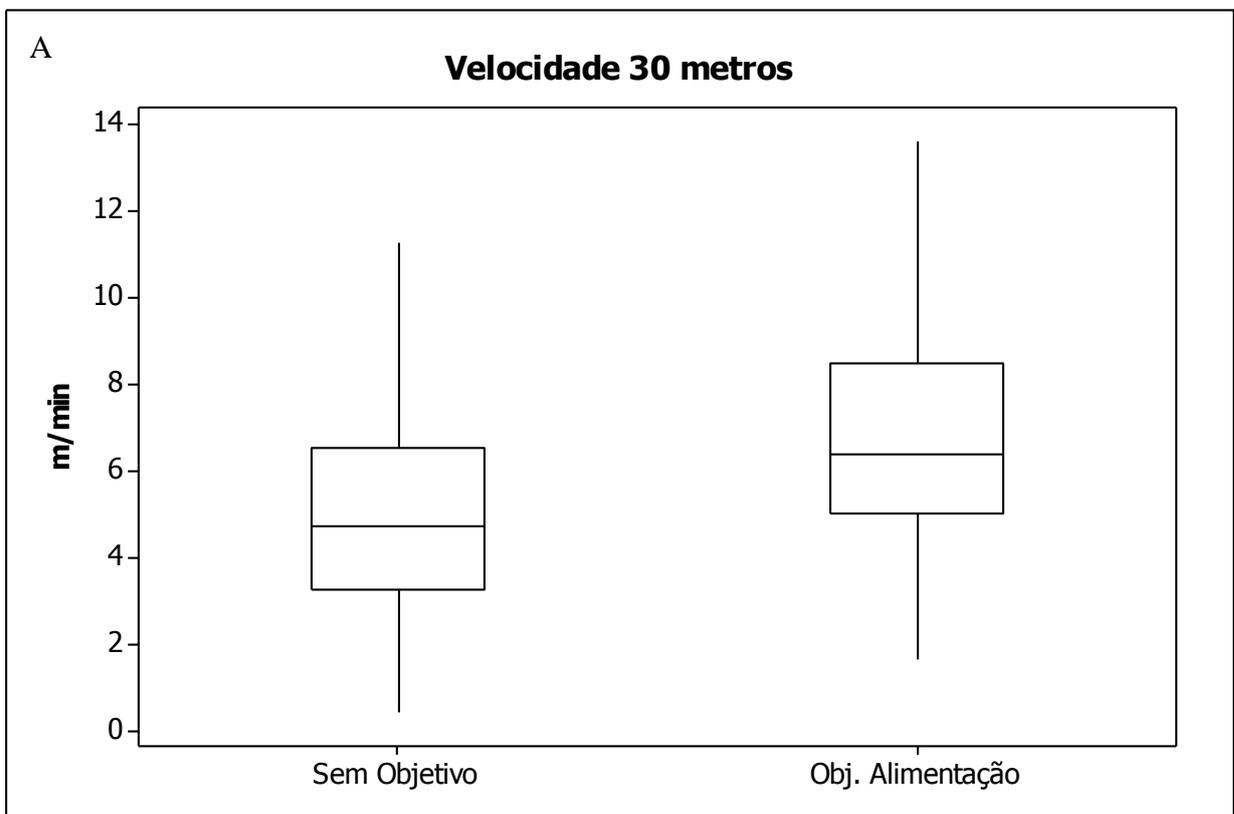


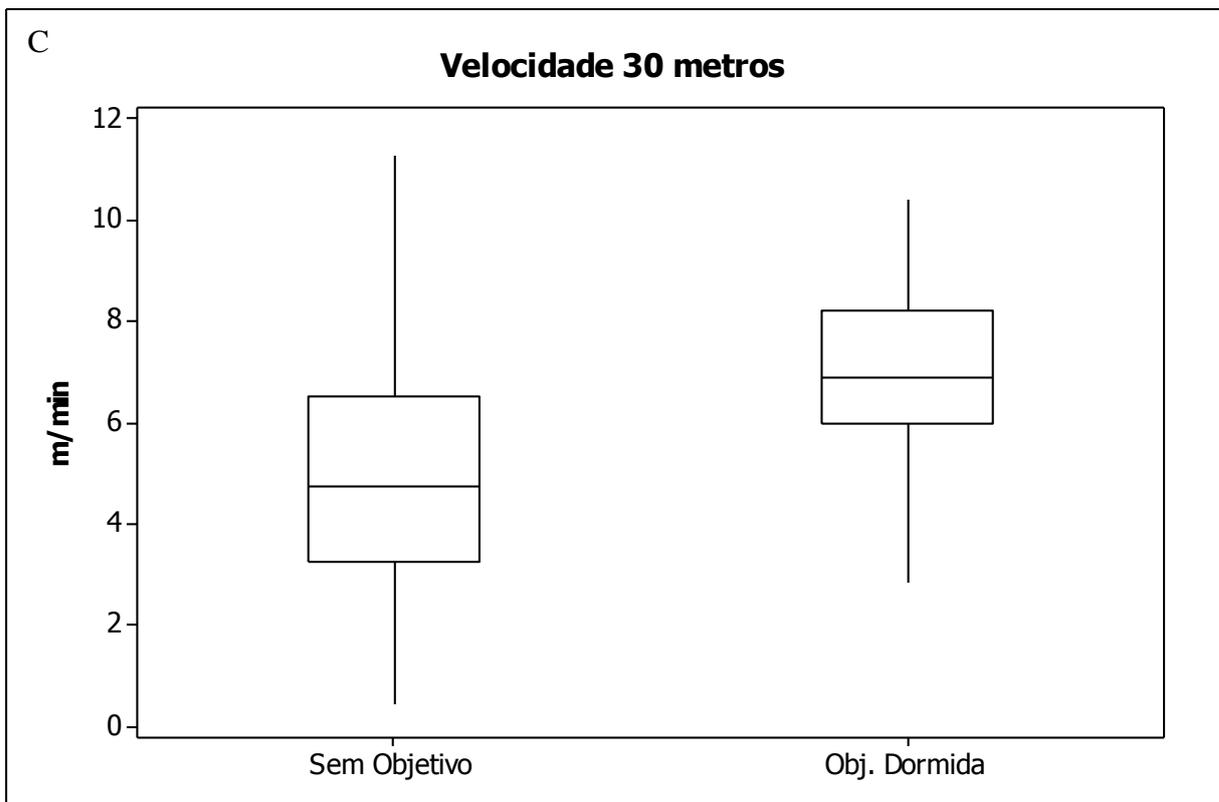
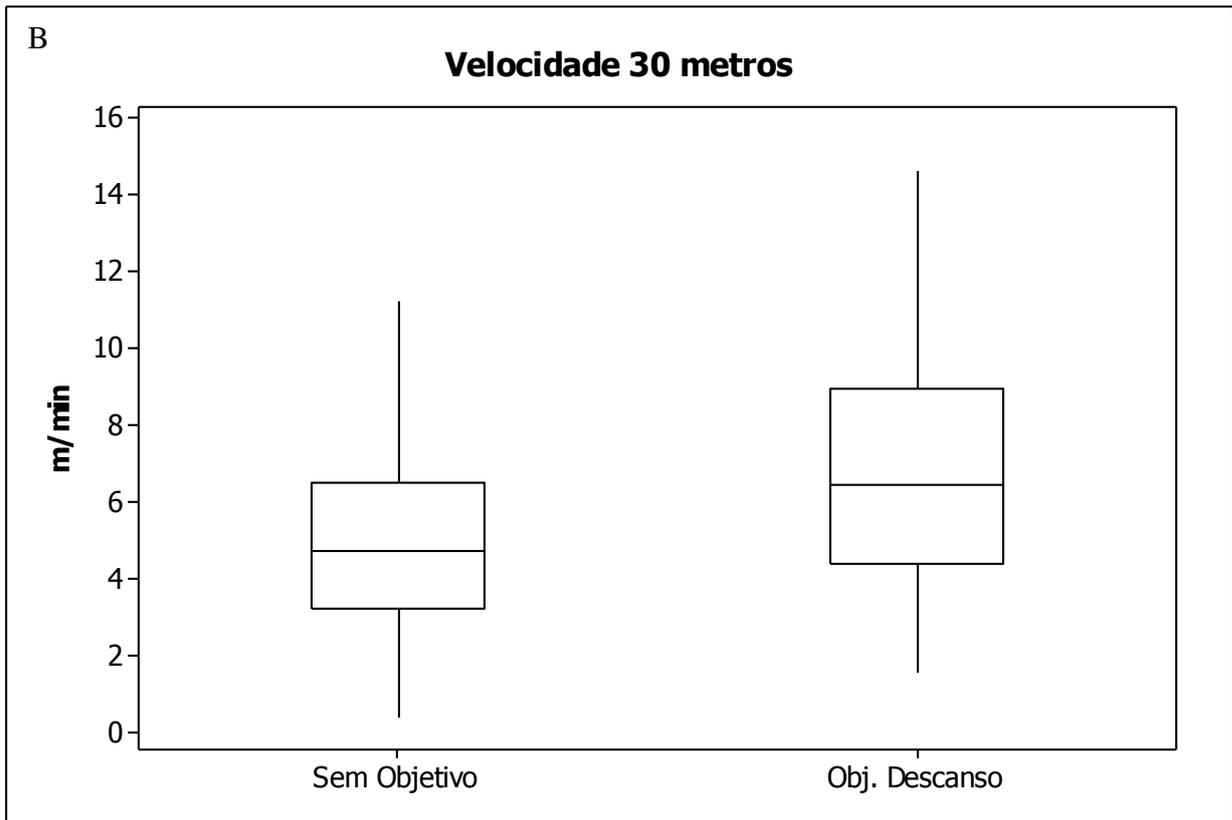
**Figura 2:** Velocidades diárias médias de deslocamento apresentadas pelos muriquis-do-norte nas estações seca e chuvosa.



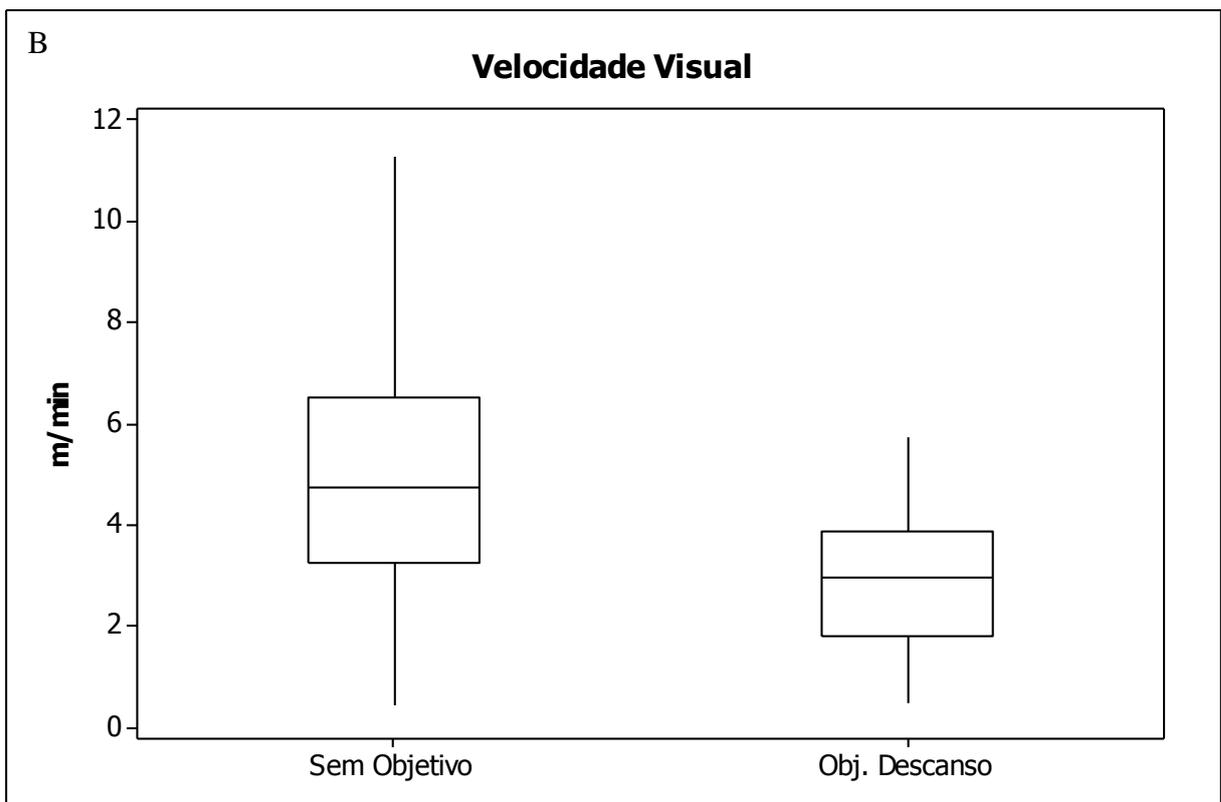
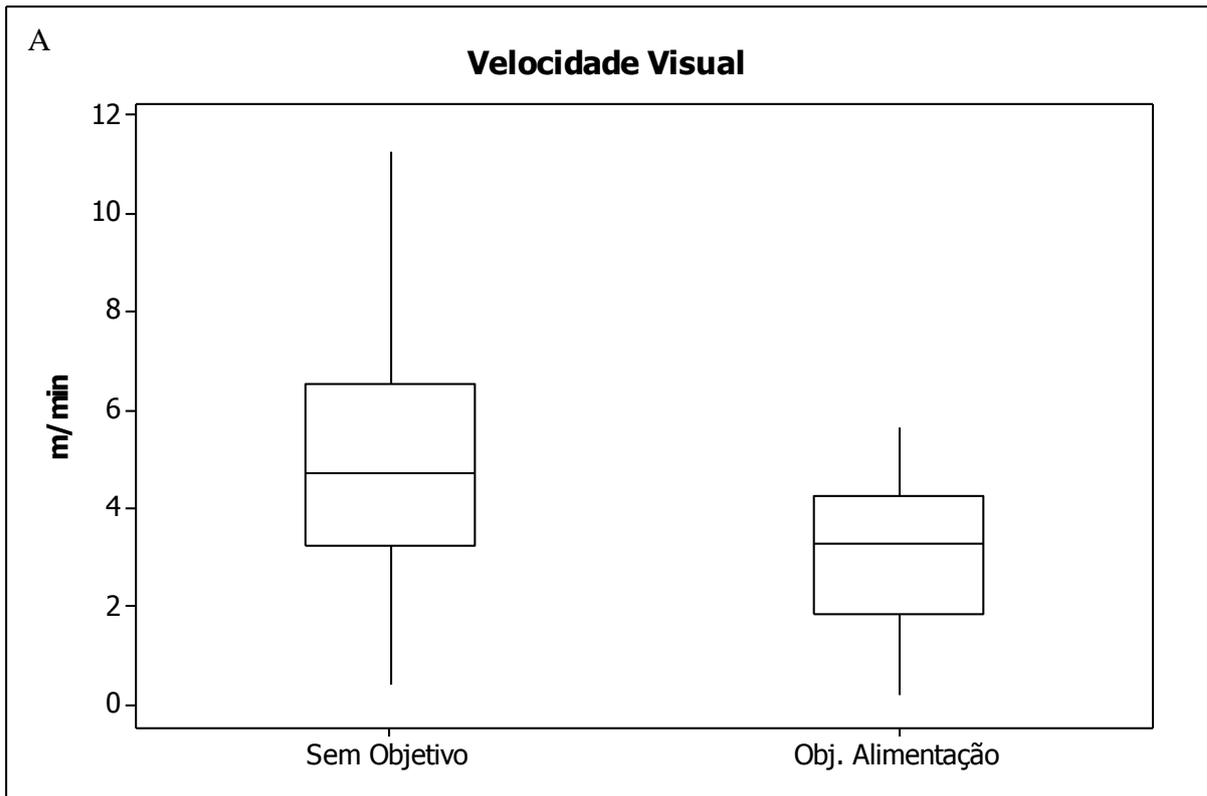


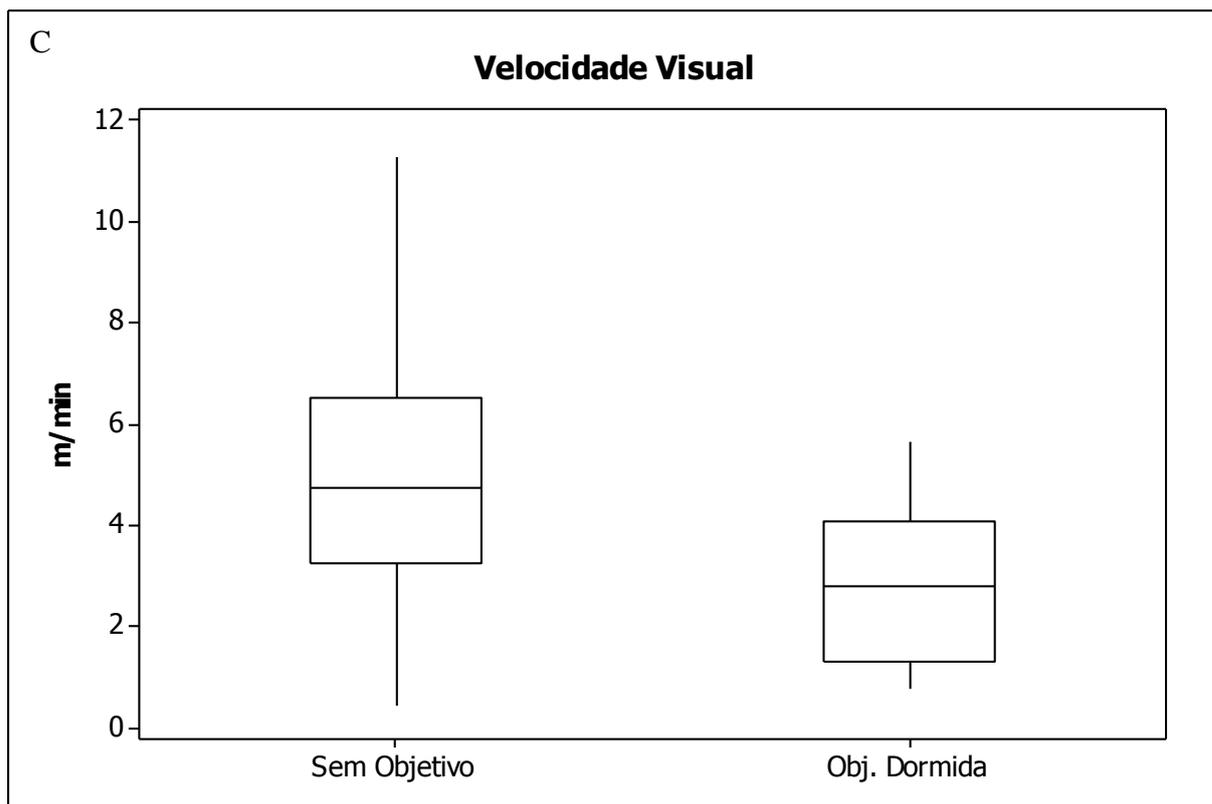
**Figura 3:** Velocidades de deslocamento dos muriquis-do-norte no campo visual de 50 metros. A: *Sem Objetivo x Objetivo-Alimentação*; B: *Sem Objetivo x Objetivo-Descanso*; C: *Sem Objetivo x Objetivo-Dormida*.





**Figura 4:** Velocidades de deslocamento dos muriquis-do-norte no campo visual de 30 metros. A: *Sem Objetivo x Objetivo-Alimentação*; B: *Sem Objetivo x Objetivo-Descanso*; C: *Sem Objetivo x Objetivo-Dormida*.





**Figura 5:** Velocidades de deslocamento dos muriquis-do-norte no campo Visual. A: *Sem Objetivo* x *Objetivo-Alimentação*; B: *Sem Objetivo* x *Objetivo-Descanso*; C: *Sem Objetivo* x *Objetivo-Dormida*.

### Linearidade

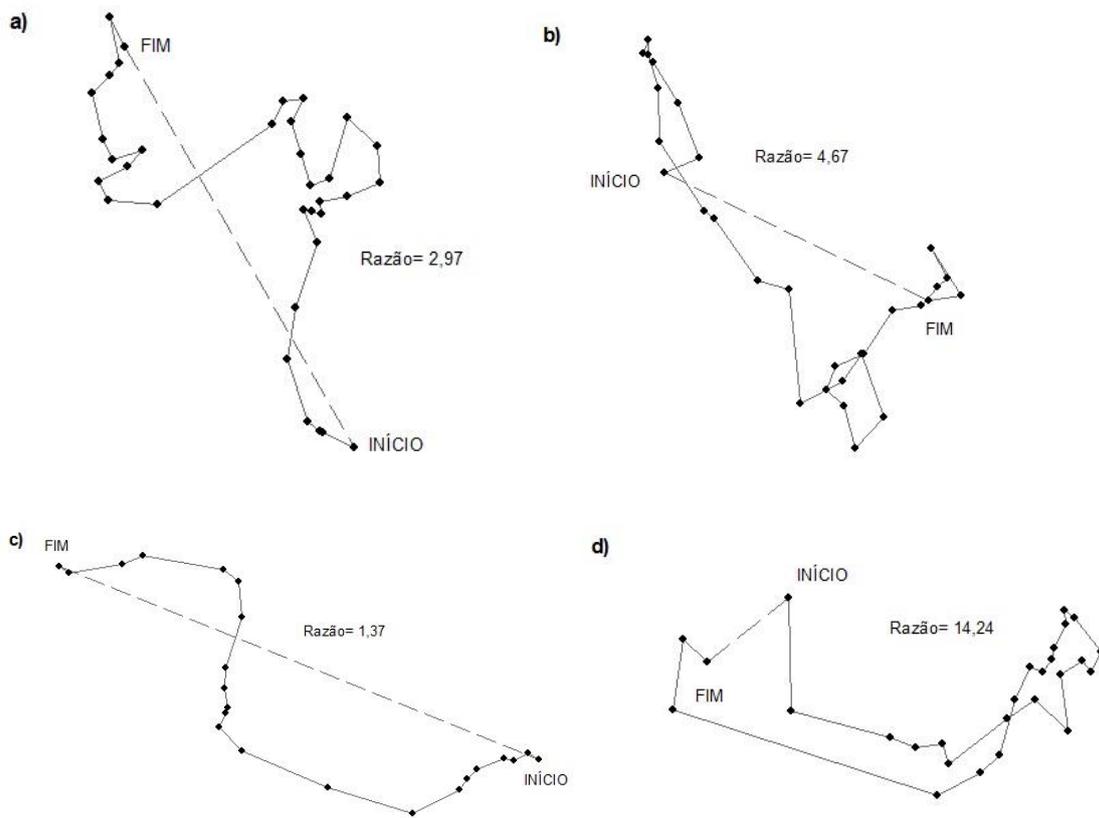
Os muriquis navegaram caminhos em média 4.8 vezes maiores do que as resultantes diárias, variando de 1,13 a 45,5 vezes ( $n=87$ ,  $SD= \pm 6.1$ ) (Figura 6). Durante a estação chuvosa, os muriquis navegaram caminhos 6.8 vezes maiores do que as resultantes das rotas diárias e na estação seca navegaram caminhos 4.5 vezes maiores do que as resultantes, porém essa diferença não se reflete estatisticamente ( $U=905.00$ ,  $p=0.3052$ ) (Figura 7).

Os percursos percorridos pelos muriquis para localidades *Sem Objetivo* foram, em média, 24% ( $n= 175$ ,  $SD= \pm 0.77$ ) maiores do que as resultantes. Os percursos para *Objetivo-Alimentação* foram 28% ( $n=131$ ,  $SD= \pm 0.48$ ) maiores do que as resultantes, já os caminhos percorridos pelos muriquis para *Objetivo-Descanso* foram 17% ( $n=190$ ,  $SD= \pm 0.47$ ) e para *Objetivo-Dormida* 15% ( $n=29$ ,  $SD= \pm 0.27$ ) maiores.

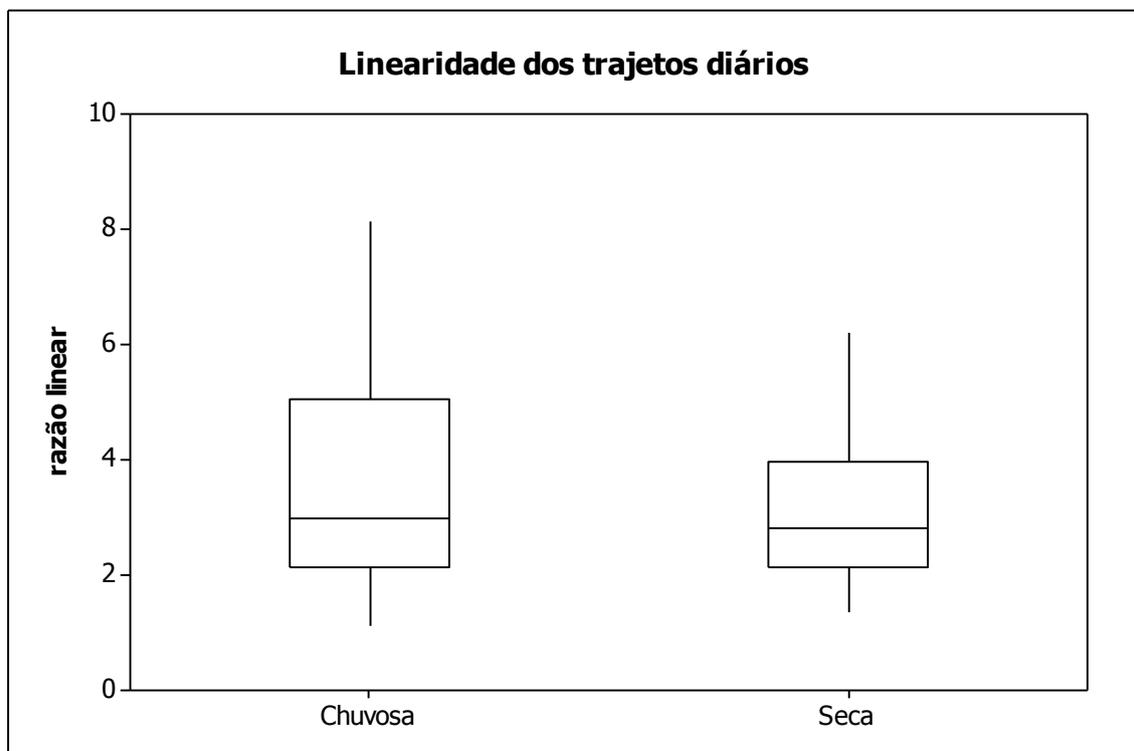
Não foram encontradas diferenças estatísticas entre as linearidades dos caminhos navegados para locais *Sem Objetivo* e *Objetivo-Alimentação* ( $t=-0.9813$ ,  $p=0.1642$ ,  $GL=305$ ), mesmo quando comparamos as classes de alimentos separadamente: Alimentação em fontes dispersas ( $t=-0.38$ ,  $p=0.704$ ,  $GL=273$ ) e em fontes agregadas ( $t=-1.09$ ,  $p=0.275$ ,  $GL=255$ ).

As comparações entre as linearidades nos caminhos para as localidades *Sem Objetivo* e *Objetivo-Descanso* ( $t=0.9966$ ,  $p=0.1605$ ,  $GL=283.09$ ), e *Sem Objetivo* e *Objetivo-Dormida* ( $t=1.1640$ ,  $p=0.1234$ ,  $GL=116.85$ ) também não apresentaram diferenças estatisticamente relevantes (Figura 8).

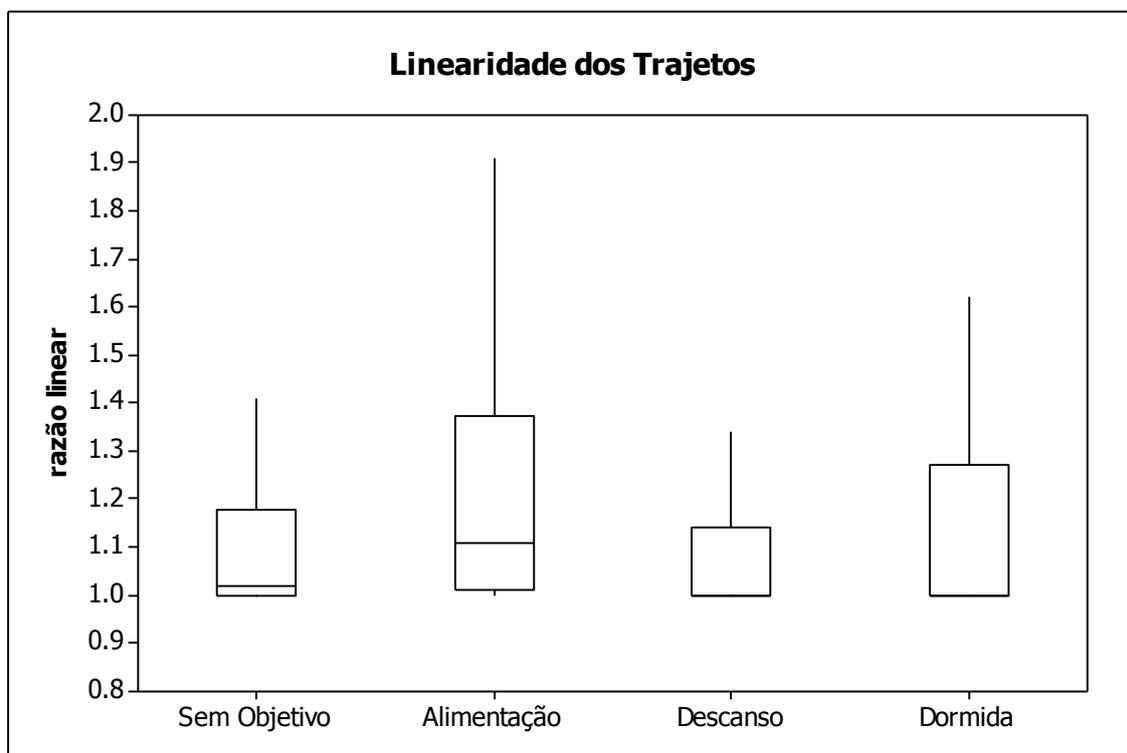
A relação entre a velocidade de navegação e a linearidade do percurso é significativa, sendo 15,5% ( $R^2=0.1546$ ,  $p=0.0001$ ,  $GL=205$ ) da variância na linearidade explicada pela velocidade (Figura 9).



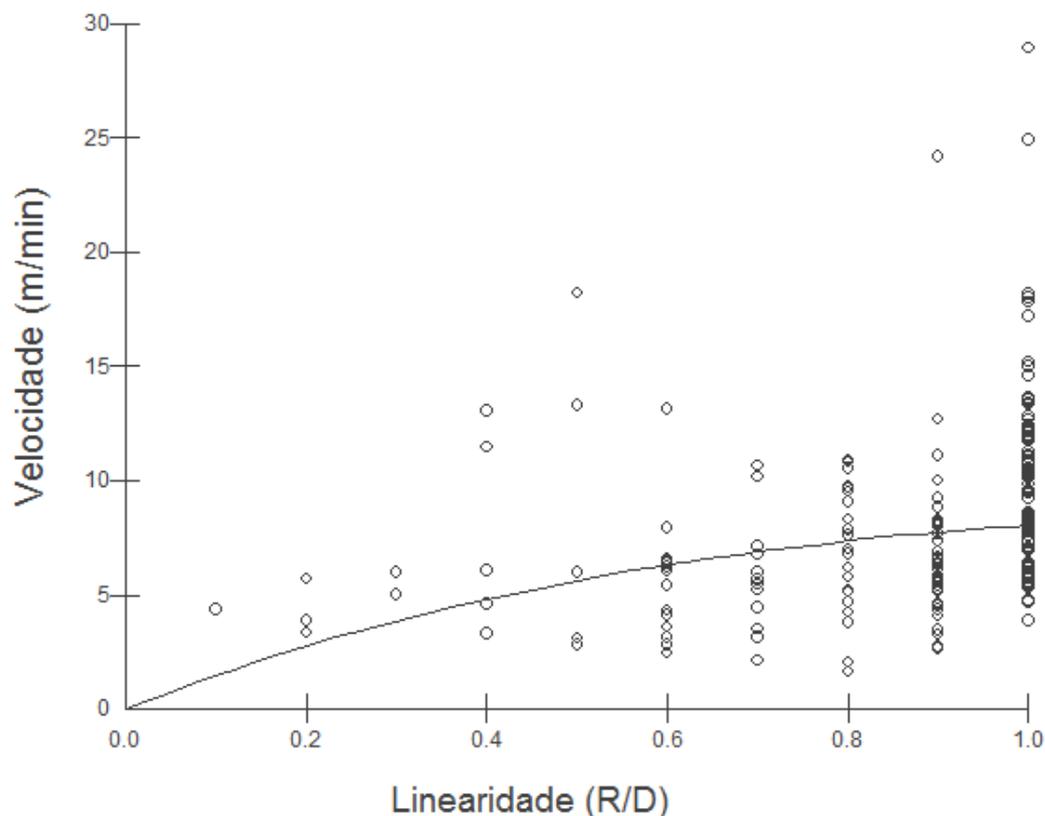
**Figura 6:** Exemplos de rotas percorridas pelos muriquis. Os trajetos percorridos estão traçados em linhas contínuas e as resultantes estão em linhas tracejadas.



**Figura 7:** Comparação entre os índices de linearidade média nos trajetos diários dos muriquis-do-norte nas estações seca e chuvosa.



**Figura 8:** Comparação entre os índices de linearidade média apresentados pelos muriquis-do-norte no deslocamento para os recursos *Objetivo-Alimentação*, *Objetivo-Descanso* e *Objetivo-Dormida* e para locais *Sem Objetivo*.



**Figura 9:** Regressão exponencial da relação entre as velocidades e as linearidades apresentadas nos trajetos percorridos pelos muriquis-do-norte ( $R$ =resultante e  $D$ =distância percorrida).  $Velocidade=3.1717 \cdot e^{(0.9706X)}$ .

### Desvio Angular

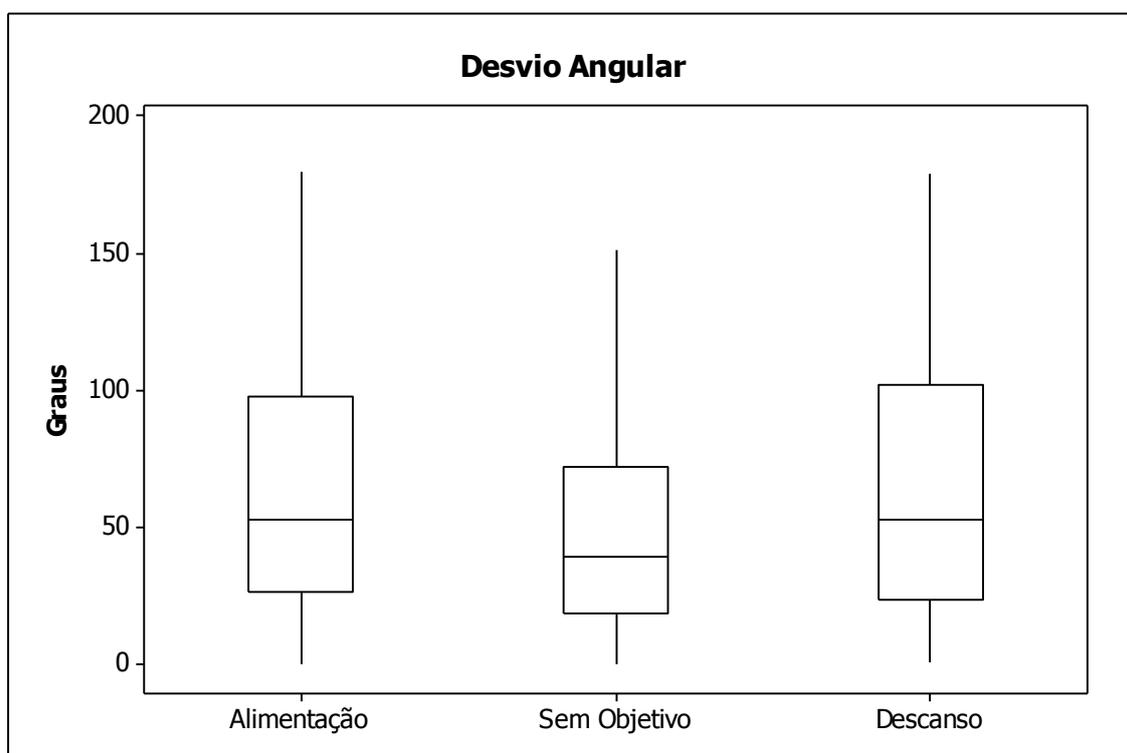
Dos 712 registros de desvio angular superiores a  $60^\circ$ , 64,2% são relacionados ao *Objetivo-Alimentação* e ao *Objetivo-Descanso*, e 35,8% dos registros são relacionados a outros fatores que não foram considerados como objetivo nesse estudo.

A mudança de ângulo apresentada pelos muriquis na navegação para locais *Sem Objetivo* foi estatisticamente diferente da apresentada para fontes alimentares ( $t=-5.92$ ,  $p=0.000$ ,  $GL=1577$ ) e para locais de descanso ( $t=4.16$ ,  $p=0.000$ ,  $GL=284$ ) (Figura 10). Para os locais *Sem Objetivo*, os muriquis apresentaram a média de  $52^\circ$  ( $n=771$ ) nos desvios angulares das rotas navegadas. Quando apresentaram desvios angulares maiores do que  $60^\circ$  ( $n=255$ ), em 59% dos registros a parada seguinte estava relacionada a sítios

de descanso ou alimento (11% e 48% , respectivamente). Apenas 17,5% dos registros de desvio angular para locais *Sem Objetivo* foram superiores a 90° (Figura 11).

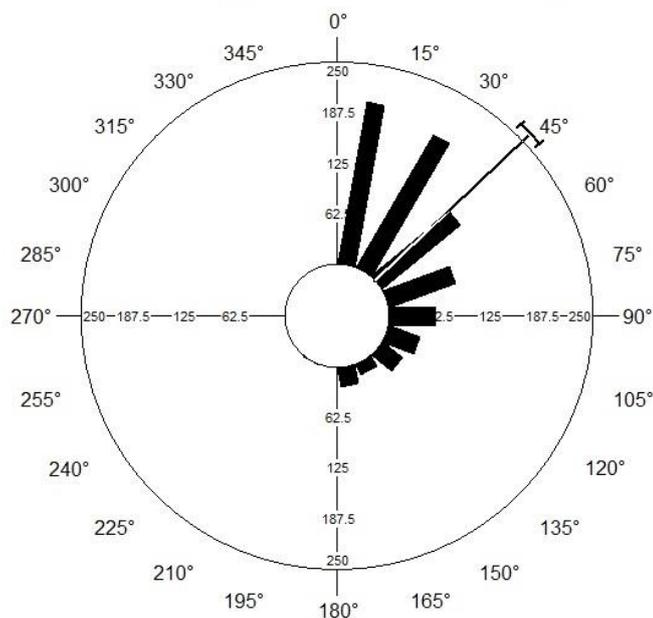
Os animais apresentaram desvios angulares maiores na navegação para *Objetivo-Descanso*, média de 67° (n=205), sendo que em cerca de 57% a mudança de direção foi realizada com ângulos superiores a 45° e em 47% com ângulos maiores que 60°. Em 30,2% dos registros, o desvio angular para o *Objetivo-Descanso* foi superior a 90° (Figura 12).

Na navegação para *Objetivo-Alimentação*, os muriquis apresentaram média de mudança de ângulo de 64° (n=810), sendo que em 58% das vezes a rotação foi superior a 45° e em 45% foi superior a 60°. Em 27,6% dos registros, o desvio angular para o *Objetivo-Alimentação* foi superior a 90° (Figura 13).



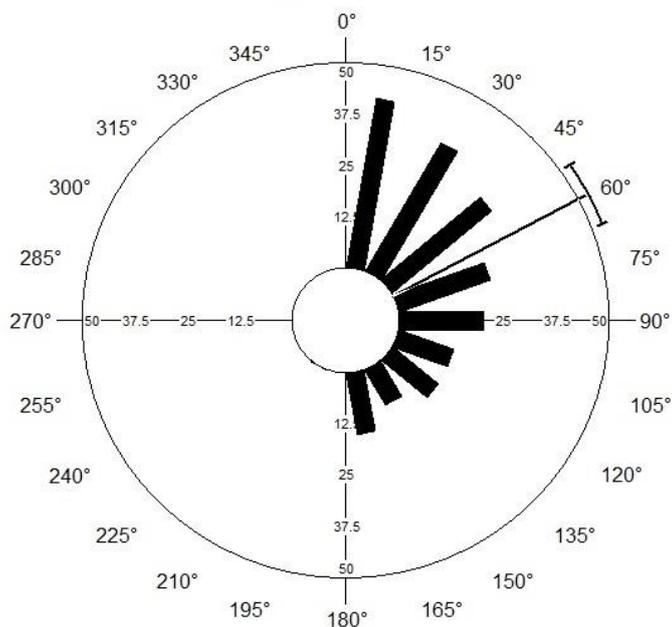
**Figura 10:** Comparação entre os desvios angulares na navegação dos muriquis-do-norte para locais com *Objetivo-Alimentação*, *Objetivo-Descanso* e *Sem Objetivo*.

## Desvio Angular - Sem Objetivo



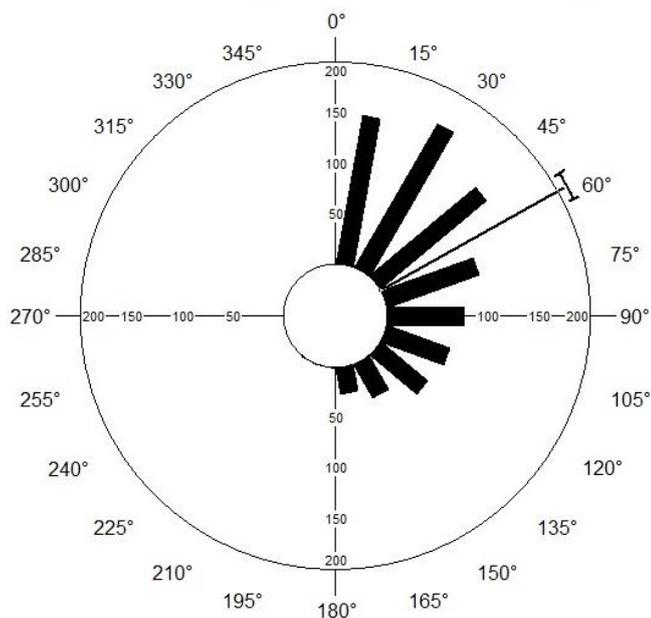
**Figura 11:** Desvios angulares nos trajetos navegados pelos muriquis-do-norte para locais *Sem Objetivo*. As colunas pretas indicam as direções dos ângulos, o vetor principal indica a direção média dos ângulos e os valores nos eixos indicam a quantidade de registros de cada desvio angular.

## Desvio Angular - Descanso



**Figura 12:** Desvios angulares nos trajetos navegados pelos muriquis-do-norte para locais *Objetivo-Descanso*. As colunas pretas indicam as direções dos ângulos, o vetor principal indica a direção média dos ângulos e os valores nos eixos indicam a quantidade de registros de cada desvio angular.

## Desvio Angular - Alimentação



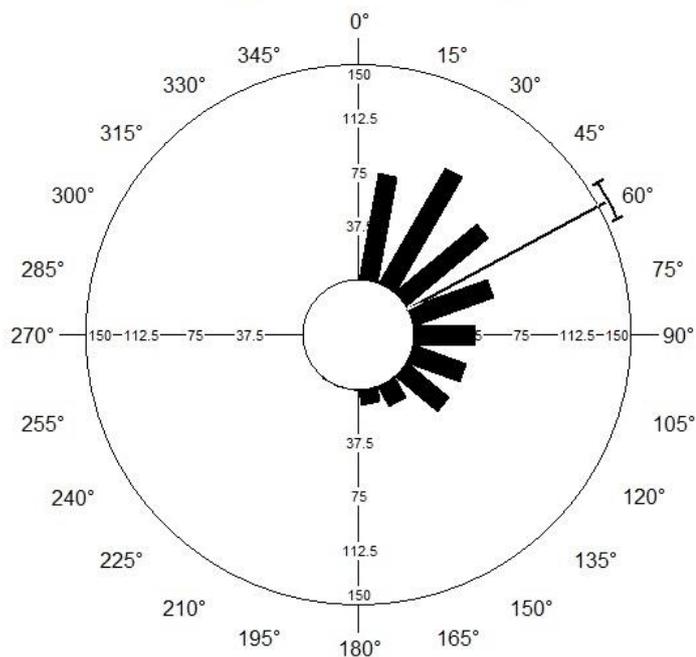
**Figura 13:** Desvios angulares nos trajetos navegados pelos muriquis-do-norte para locais *Objetivo-Alimentação*. As colunas pretas indicam as direções dos ângulos, o vetor principal indica a direção média dos ângulos e os valores nos eixos indicam a quantidade de registros de cada desvio angular.

O desvio angular para os locais com o *Objetivo-Alimentação* não apresentou diferença significativa entre as estações seca e chuvosa ( $t = -0.19$ ,  $p = 0.849$ ,  $GL = 753$ ).

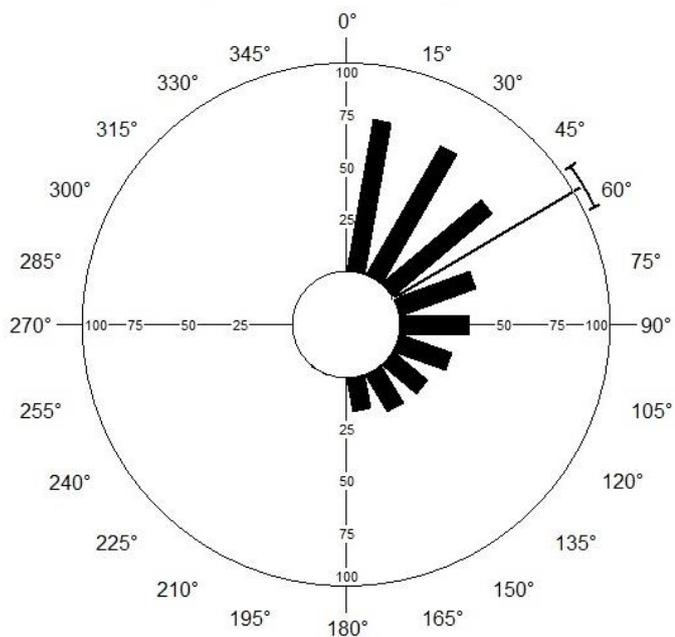
Na estação seca, 59% ( $n = 264$ ) dos desvios angulares para o *Objetivo-Alimentação* foram superiores a  $45^\circ$ . Aproximadamente 46% ( $n = 205$ ) foram maiores que  $60^\circ$  e foram contabilizados 28,4% dos desvios angulares superiores a  $90^\circ$  ( $n = 127$ ).

Na estação chuvosa, 57,3% ( $n = 208$ ) dos desvios angulares foram maiores do que  $45^\circ$  e 43% ( $n = 156$ ) superiores que  $60^\circ$ . Os registros com desvios angulares maiores do que  $90^\circ$  totalizam 27% ( $n = 98$ ) dos registros.

### A Desvio Angular - Estação Seca



### B Desvio Angular - Estação Chuvosa



**Figura 14:** Diferenças entre os desvios angulares nos trajetos navegados pelos muriquis-do-norte para localidades *Objetivo-Alimentação* nas estações: A) Seca; B) Chuvosa.

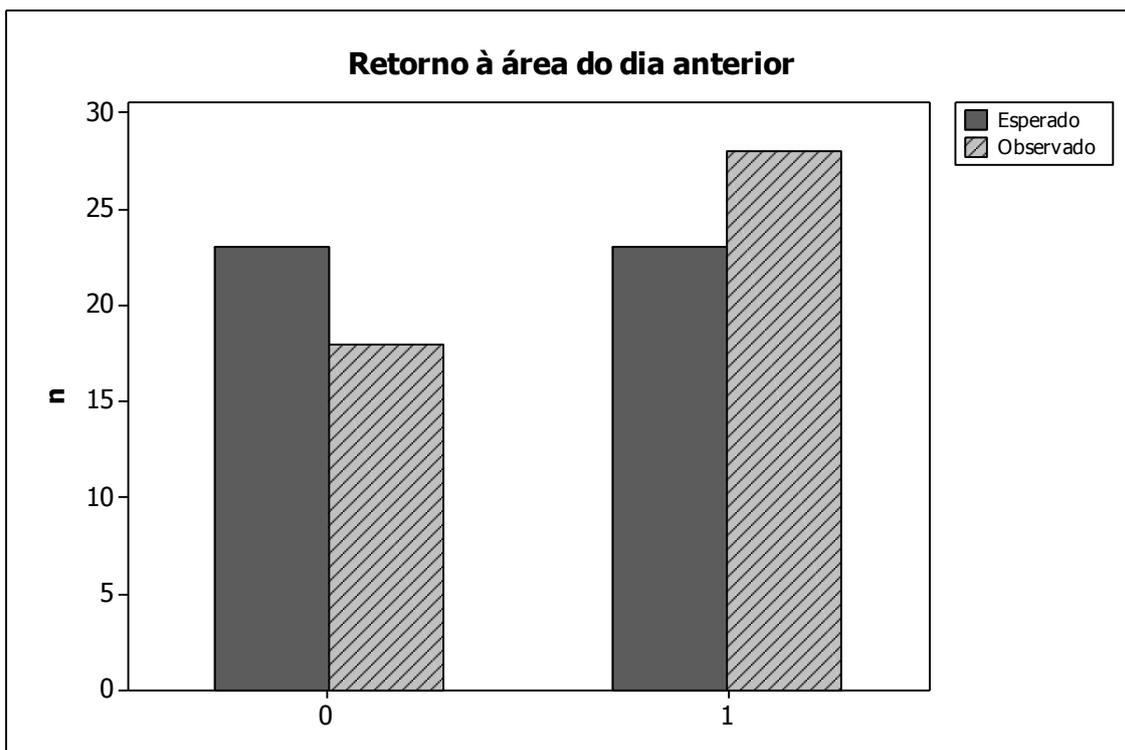
### **Retorno para área utilizada no dia anterior e inflexões angulares nas trajetórias de navegação**

Foram analisados 47 pares de dias e foi observado que em 60% dos pares de dias os miquis retornaram a trechos utilizados no dia anterior, e em 40% utilizaram somente áreas diferentes ( $n=47$ ,  $\chi^2=2.173$ ,  $p=0.140$ ,  $GL= 1$ ).

Dos 28 dias com retorno às áreas do dia anterior, 14 dias tiveram retorno para alimentação, cinco dias para alimentação e/ou dormida, um dia para alimentação e/ou descanso, dois dias somente para dormida e seis dias sem objetivo identificado.

Em 19 pares dos dias em que houve repetição das áreas previamente utilizadas, os miquis navegaram trajetos maiores do que 100 metros (média=294.3,  $SD= \pm 180.5$ ) antes de retornar às áreas exploradas no dia anterior, e em nove pares os miquis reutilizaram áreas que ficavam em até 100 metros de distância.

Das análises de retorno de sentido na rota diária, observou-se que em 87 rotas, 78% dos dias os miquis tiveram inflexões angulares maiores do que  $90^\circ$  em suas trajetórias, caracterizando um retorno no sentido de navegação e em apenas 22% dos dias os animais não apresentaram inflexões com ângulos superiores a  $90^\circ$  e nem retorno no sentido ( $n=87$ ,  $\chi^2=27.597$ ,  $p=0.000$ ,  $GL= 1$ ).



**Figura 15:** Retorno dos miquis-do-norte a áreas utilizadas no dia anterior, onde: 0= não houve retorno para áreas exploradas no dia anterior e 1= retornaram para alguma porção da área utilizada no dia anterior.



**Figura 16:** Retorno no sentido de navegação diária dos miquis-do-norte, onde 0= não houve inflexões angulares maiores  $> 90^\circ$  no deslocamento diário e 1= houve inflexões lineares  $> 90^\circ$  no deslocamento diário.

## Discussão

Os muriquis apresentaram diferenças sazonais nas velocidades e linearidades em seus trajetos diários. Os resultados indicam que na estação chuvosa, os animais navegaram trajetos mais extensos (Capítulo 1), com maiores velocidades, porém, menos lineares do que na estação seca. Esse comportamento parece estar relacionado à maior disponibilidade de itens agregados (frutos e flores), já que foi reportado, anteriormente, que os muriquis do grupo de estudo baseiam sua alimentação em 26,3% de folhas e 51,1% de frutos na estação chuvosa, em comparação aos 62,1% de folhas e 20,8% de frutos, na estação seca (Petri, 2010). Sendo assim, a energia gasta em trajetos mais longos durante a estação chuvosa é recompensada com a ingestão de itens de maior valor nutricional (Milton & May, 1976).

Semelhante ao que foi encontrado para outras espécies de primatas (macacos-prego (Janson & Di Bitetti, 1997; Janson, 1998; Presotto, 2009), babuínos (Sigg & Stolba, 1981; Prochron, 2001; Noser & Byrne, 2007a; Noser & Byrne, 2007b), mangabeys (Janmaat *et al.*, 2006), chimpanzés (Normand & Boesch, 2009), os muriquis-do-norte aumentam a velocidade de navegação quando se deslocam para recursos importantes como fontes alimentares, sítios de descanso e dormida.

O aumento da velocidade de navegação foi observado para os deslocamentos em trajetos fora do alcance visual dos muriquis, tanto para o campo visual de 30 metros quanto para o de 50 metros (Janson & Di Bitetti, 1997; Cunningham & Janson, 2007), indicando que os muriquis não estavam utilizando sinais visuais para alcançar o objetivo, estavam navegando de forma orientada e conheciam previamente a localização do recurso para o qual se deslocavam.

A desaceleração observada nos trajetos com distâncias inferiores a 30 metros, que foram consideradas nesse estudo como dentro do campo visual dos miquis, pode estar associada ao forrageio oportunístico em recursos dispersos próximos à fonte alimentar alvo, sítios de descanso e dormida. Além disso, quanto maior a velocidade com que o animal se desloca menor é seu campo de visão. Sendo assim, é possível que haja uma vantagem em diminuir a velocidade quando se aproxima de uma localidade para identificar se existem outros recursos disponíveis para forragear próximo ao recurso alvo (Gendron, 1986; Janson, 1996; Janson & Di Bitetti, 1997).

Essa estratégia de forrageio foi observada no grupo de estudo antes das paradas nos sítios de dormida. Os miquis se deslocavam em maior velocidade no último trajeto antes de chegar às proximidades do sítio de dormida, quando se aproximavam do local, diminuía a velocidade e forrageavam nos arredores das árvores de dormida até escurecer completamente.

Normand & Boesch (2009) observaram que os chimpanzés também diminuem a velocidade de navegação quando estão se aproximando de um sítio alimentar e justificam essa desaceleração como uma estratégia para evitar competição direta com outros animais que utilizam os mesmos recursos. No entanto, competição não parece ser o fator que induz os miquis a diminuírem a velocidade, já que, na área de estudo não existe outro grupo de miquis e as outras espécies de primatas são menores (*Alouatta guariba*, *Callicebus personatus* e *Callithrix flaviceps*) e não oferecem resistência na disputa por recursos.

O deslocamento utilizando trajetos mais lineares para recursos preferenciais (p. ex. fontes alimentares) foi observado em algumas espécies de primatas e tem sido interpretada pelos pesquisadores como indicação de conhecimento espacial (Garber, 1989; Janson, 1998; Pochron, 2001; Erhart & Overdorff, 2008). Garber (1989) mostrou

que os saguis deslocam-se em caminhos mais diretos para algumas fontes alimentares preferenciais, e Boesch & Boesch (1984) descobriram que os chimpanzés estudados por eles utilizavam caminhos mais lineares para os sítios de quebra de nozes do que o esperado, se o deslocamento fosse ao acaso.

Os resultados obtidos para os muriquis-do-norte não apontaram diferenças nas linearidades de navegação para recursos em comparação a outras localidades, todavia, os muriquis navegaram caminhos relativamente diretos quando comparados aos tamanhos das resultantes, não excedendo 30% no tamanho que seria o menor possível entre duas localidades.

A ausência de diferença nas linearidades entre objetivos e não objetivos não indica que os muriquis não tenham conhecimento dos recursos. O grupo pode estar otimizando a navegação, por exemplo, ao adotar o uso de trajetos baseados nas características topográficas do ambiente em que vivem, semelhante ao encontrado por Di Fiore & Suarez (2007) para macacos-barrigudos e macacos-aranha.

O uso de caminhos tortuosos (com desvios angulares acentuados) pode ser ocasionado por alguma barreira intransponível no ambiente, que deva ser contornada, pela chegada aos limites externos da área de vida, impedindo que o animal continue o caminho em linha reta (Byrne *et al.*, 2009) ou pela busca do animal por caminhos mais adequados para a locomoção arbórea, que não é homogênea em toda a floresta.

Dessa forma, a análise dos desvios angulares isoladamente não indica que os animais conheçam os recursos, a não ser que essas mudanças estejam, majoritariamente, relacionadas a algum objetivo como o observado em chimpanzés e babuínos (Byrne *et al.*, 2009; Noser & Byrne, 2014), orangotangos (Asensio *et al.*, 2011) e lêmures (Lürs, *et al.*, 2009; Joly & Zimmermann; 2011).

De acordo com Noser & Byrne (2014), a relação entre as mudanças de direção nas rotas navegadas e o comportamento dos indivíduos ou do grupo nesses locais pode fornecer uma visão importante sobre as estratégias de forrageio e os mecanismos cognitivos das espécies.

No caso dos miquis, aproximadamente 65% dos desvios angulares com mudança na direção cardinal do trajeto ( $>60^\circ$ ) foram observados para sítios de alimentação e descanso. Essa associação entre mudanças de ângulo bruscas e visitas a recursos preferenciais sequencialmente, pode ser uma evidência do movimento direcionado a um objetivo e do conhecimento espacial dos recursos (Janson & Byrne, 1997). Entretanto, mesmo que dessas associações sejam frequentes, são necessárias análises de visibilidade complementares para verificar se os animais mudam a direção por conhecerem a localização do recurso ou porque esse recurso é visível do local onde os miquis mudaram a direção.

O uso de caminhos mais lineares é indicado como uma estratégia adotada pelos animais para evitar a revisitação de recursos alimentares utilizados recentemente (Cody, 1971; Pyke, 1978). Se a aplicação dessa teoria fosse geral, os animais deveriam apresentar um padrão de exploração da área que não repetisse trechos visitados entre pares de dias, ou pelo menos durante o prazo de renovação dos recursos alimentares. Entretanto, os resultados obtidos com a análise das rotas do grupo de estudo indicam o oposto. Os miquis retornaram às áreas utilizadas no dia anterior em 60% dos dias analisados e na maioria das vezes em que houve retorno (70%) foi para forrageio em sítios alimentares utilizados anteriormente.

Strier (1987) observou que os miquis, da RPPN Feliciano Miguel Abdala, utilizavam áreas repetidas em pares de dias consecutivos, que continham recursos agregados importantes, e definiu essa estratégia de forrageio como “*camping*” ou

acampamento. O observado para os miquis da mata do Belém difere do padrão de acampamento definido pela pesquisadora, pois não foi observado nenhum dia em que os animais utilizassem toda a área do dia anterior ou ficassem acampados próximos a sítios de recursos agregados por dois dias. Os miquis do Belém foram observados retornando para a área de forrageio utilizada no dia precedente, mas, posteriormente, continuavam a rota diária para áreas que não tinham sido utilizadas no dia anterior.

Apenas em nove dias os miquis não se afastaram mais do que 100 metros antes de retornar às áreas previamente exploradas, nos demais dias analisados, os miquis navegaram cerca de 294 metros antes de retornarem às áreas utilizadas no dia anterior. Além da repetição das áreas exploradas no dia anterior, o grupo de estudo também apresentou inflexões angulares maiores do que 90° em suas trajetórias, ocasionando retorno no sentido da navegação, em 78% das rotas analisadas, diferente do encontrado por Rímoli (1993) para os miquis da RPPN Feliciano Miguel Abdala.

Os miquis da RPPN parecem ter um padrão de deslocamento mais linear e com menos desvios angulares do que os miquis da mata do Belém, ou como foi denominado pelo pesquisador, apresentam um “andar pra frente”, evitando retornar a áreas já exploradas no mesmo dia. Essa diferença no padrão de navegação pode ser imposta pelos diferentes formatos e recortes das áreas dos fragmentos e pela distribuição dos recursos alimentares utilizados pelos miquis em cada área.

Os resultados obtidos indicam que os miquis-do-norte alteram a velocidade e linearidade de seus trajetos de acordo com o objetivo da navegação. Além disso, as mudanças de direção em suas rotas estão diretamente ligadas à exploração de recursos fora do campo visual dos miquis, o que indica o conhecimento prévio da localização do objetivo. Esse conhecimento espacial deve ser adquirido pelos primatas, primeiramente, durante a sua longa infância, que no caso dos miquis chega a cinco

anos (Strier, *et al.*, 2006), e, posteriormente, devido à exposição diária a situações (p. ex. forrageio, encontro entre grupos), que permitem o acúmulo de informações detalhadas sobre a estrutura e as mudanças de sua área de vida ao longo dos anos.

Diante do exposto nesse estudo, podemos inferir que os muriquis-do-norte navegam de forma diferente da randômica, apresentando uma navegação orientada para os objetivos (*goal oriented*), o que indica que possuem conhecimento espacial dos recursos disponíveis em sua área de vida.

## Referências

- Asensio, N., Brockelman, W. Y., Malaivijitnond, S. & Reichard, U. H. 2011. Gibbon travel paths are goal oriented. *Animal Cognition*, 14: 395–405.
- Bicca-Marques, J. C. & Garber, P. A. 2003. An experimental field study of the relative costs and benefits to wild tamarins (*Saguinus imperator* and *S. fuscicollis*) of exploiting contestable food patches as single- and mixed species. *American Journal of Primatology*, 60 (4): 139-153.
- Boesch, C. & Boesch, H. 1984. Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 25: 160–170.
- Boyer, D., Miramontes, O., Ramos-Fernandez, G., Mateos, J. L., Cocho, G. 2004. Modeling the searching behavior of social monkeys. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 342: 329–335.
- Byrne, R. W., Noser, R., Bates, L. A & Jupp, P. E. 2009. How did they get here from there? Detecting changes of direction in terrestrial ranging. *Animal Behaviour*, 77: 619–631.
- Cody M. L. 1971. Finch flocks in the Mojave desert. *Theoretical Population Biology*, 2: 141–158.
- Cunningham, E. & Janson, C. 2007. Integrating information about location and value of resources by White. saki monkeys (*Pithecia pithecia*). *Animal Cognition*, 10:293-304.

- De-Raad, Anne Louise. 2012. Travel routes and spatial abilities in wild chacma baboons (*Papio ursinus*). *Tese de Doutorado do Departamento de Antropologia da Universidade de Durham*. Durham, Estados Unidos.
- 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.
- Erhart, E. M. & Overdorff, D. J. 2008. Spatial memory during foraging in prosimian primates: *Propithecus edwardsi* and *Eulemur fulvus rufus*. *Folia Primatologica*, 79:185-196.
- Garber, P. A. 1989. Role of spatial memory in primate foraging patterns in *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology*, 19: 203–216
- Garber, P. A. & Hannon, B. 1993. Modeling Monkeys: A Comparison of Computer-Generated and Naturally Occurring Foraging Patterns in Two Species of Neotropical Primates. *International Journal of Primatology*, 14(6): 827-852.
- Garber, P. A. & Jelinek, P. E. 2006. Travel patterns and spatial mapping in nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*), In: Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M. & Luecke, L. (Eds). *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates Developments in Primatology: Progress and Prospects*, p 287-309. Springer, Estados Unidos.
- Gendron, R. P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. *Animal Behaviour*, 34: 898–912.
- Janmaat, K. R. L., Byrne, R. W. & Zuberbühler, K. 2006. Evidence for spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72: 797-807.
- Janmaat, K. R. L., Ban, S. D. & Boesch, C. 2013. Chimpanzees use long-term spatial memory to monitor large fruit trees and remember feeding experiences across seasons. *Animal Behaviour*, 86: 1183–1205.
- Janson, C. H. 1996. Toward an experimental socioecology of primates: examples from Argentine brown capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). In: Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. & Garber, P. A., editors. *Adaptive radiations of Neotropical primates*. p 309–325. Plenum Press, New York, Estados Unidos.

- Janson, C. H. & Di Bitetti, M. S. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:17-24.
- Janson C. H. 1998. Experimental evidence for spatial memory in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Behaviour*, 55: 1129–1143.
- Janson, C. H. & Byrne, R. W. 2007. What wild primates know about resources: opening up the black box. *Animal Cognition*, 10:357–367.
- Janson, C. H. 2014. Death of the (Traveling) Salesman: Primates Do Not Show Clear Evidence of Multi-Step Route Planning. *American Journal of Primatology*, 76(5): 410–420.
- Joly, M. & Zimmermann, E. 2011. Do solitary foraging nocturnal mammals plan their routes? *Biology Letters*, 7:638–640.
- Kovach, W.L., 2011. Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 4. *Kovach Computing Services*, Pentraeth, Wales, U.K.
- Lüers, M. L., Dammhahn, M., Kappeler, P. M. & Fichtel, C. 2009. Spatial memory in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Animal Cognition*, 12:599–609.
- MacDonald, S. E. 1994. Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) Spatial Memory in a Foraging Task. *Journal of Comparative Psychology*, 108(2): 107-113.
- Marler, P. & Terrace, H. S. 1984. Introduction. In: Marler, P. & Terrace, H. S. (Eds.). *The Biology of Learning*, p.1–13. Springer-Verlag, Alemanha.
- Menzel, C. R. 1997. Primates' knowledge of their natural habitats: as indicated in foraging. In: Whiten, A. & Byrne, R. W. (eds) *Machiavellian Intelligence II: extensions and evaluations*. p. 207–223. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Milton K. 1981. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83:534–548.
- Milton, K. 2000. Quo vadis? Tactics of food search and group movement in primates and other animals, In: Boinski, S. & Garber, P. A. (Eds). *On the move: How and why animals travel in groups*, p. 375-417. The University of Chicago Press, Inglaterra.

- Milton, K. & May, M. L. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. *Nature*, 257(5543): 459–462.
- Normand, E. & Boesch, C. 2009. Sophisticated Euclidean maps in forest chimpanzees. *Animal Behaviour*, 77: 1195–1201.
- Normand, E., Ban, S. D. & Boesch, C. 2009. Forest chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) remember the location of numerous fruit trees. *Animal Cognition*, 12:797–807.
- Noser, R. & Byrne, R. W. 2007a. Travel routes and planning of visits to out-of-sight resources in wild chacma baboons, *Papio ursinus*. *Animal Behaviour*, 73: 257–266.
- Noser, R. & Byrne, R. W. 2007b. Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using intergroup encounters as a natural experiment. *Animal Cognition*, 10(3): 331–340.
- Noser, R. & Byrne, R. W. 2010. How do wild baboons (*Papio ursinus*) plan their routes? Travel among multiple high-quality food sources with inter-group competition. *Animal Cognition*, 13(1):145–155.
- Noser, R. & Byrne, R. W., 2014. Change point analysis of travel routes reveals novel insights into foraging strategies and cognitive maps of wild baboons. *American Journal of Primatology*, 76(5): 399–409.
- Olupot, W., Waser, P. M. & Chapman, C. A. 1998. Fruit finding by mangabeys (*Lophocebus albigena*): Are monitoring of fig trees and use of sympatric frugivore calls possible strategies? *International Journal of Primatology*, 19(2): 339–253.
- Pereira, T. S. 2008. Ecologia cognitiva e forrageamento de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: Os bugios ruivos possuem mapas mentais? *Dissertação de mestrado da Faculdade de Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil*.
- Petri, M. S. 2010. Estratégias de forrageamento do miquiqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) em um fragmento florestal em Santa Maria de Jetibá, ES. *Dissertação de mestrado do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil*.

- Pochron, S. T. 2001. Can concurrent speed and directness of travel indicate purposeful encounter in the yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) of Ruaha National Park, Tanzania? *International Journal of Primatology*, 22(5): 773-785.
- Pochron, S. T. 2005. Does relative economic value of food elicit purposeful encounter in the yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) of Ruaha National Park, Tanzania? *Primates*, 46:71-74.
- Polansky, L. & Wittemyer, G. 2010. A framework for understanding the architecture of collective movements using pairwise analyses of animal movement data. *Journal of the Royal Society Interface*, 8(56):322-333.
- Presotto, A. 2009. Mapas cognitivos de primatas: Análise de movimentos e rotas de *Cebus nigritus* apoiada por sistemas de informação geográfica. *Tese de doutorado do Departamento de Geografia da Universidade de São Paulo, Brasil*.
- Presotto, A., Izar, P., Velderane, M., Biondi, L., Mendonça-Furtado, O., Spagnoletti, N., Madden, M. & Fragaszy, D. Em revisão. *Sapajus libidinosus* use a network of habitual routes to navigate: evidence of flexibility in primate navigational strategies. *American Journal of Primatology*.
- Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology*, 13:72-97.
- Rímoli, J. 1993. Estratégias de forrageamento de um grupo de muriquis (*Brachyteles arachnoides*, Primates, Cebidae) da Estação Biológica de Caratinga/ MG. *Dissertação de mestrado do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, Brasil*.
- Shaffer, C. A. 2014. Spatial Foraging in Free Ranging Bearded Sakis: Traveling Salesmen or Lévy Walkers? *American Journal of Primatology*, 76: 472-484.
- Sigg, J. & Stolba, A. 1981. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*, 36: 40-75.
- Strier, K. B. 1987. Ranging Behavior of Woolly Spider Monkeys, or Muriquis, *Brachyteles arachnoides*. *International Journal of Primatology*, 8(6): 575-591.
- 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.

## CAPÍTULO 3

A ser submetido para: **Primates**

### **Relação entre a escolha dos sítios de dormida e o padrão de deslocamento diário dos miquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*)**

**Karoline Luiza Sarges Marques<sup>1</sup>; Andrea Presotto<sup>2</sup>, Mariana Petri<sup>3</sup>, Sérgio Lucena Mendes<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Universidade Federal do Espírito Santo

Departamento de Ciências Biológicas, Av. Marechal Campos 1468

CEP 29043-900 Vitória, ES, Brasil.

Telefone: 55 27 3335 7257 55 27 33760036

Email: kakasarges@gmail.com

<sup>2</sup> Center for Geospatial Research - Department of Geography

The University of Georgia, GA, USA.

<sup>3</sup> Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia

Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

#### **Resumo**

A escolha dos sítios de dormida por primatas pode ser baseada em características físicas da área, mas também em fatores como proteção contra predadores, conforto térmico, evitar infestação por parasitas, proximidade de sítios alimentares, entre outros fatores. Dessa forma, nós avaliamos a escolha dos sítios de dormida pela espécie *Brachyteles hypoxanthus* em um fragmento de Mata Atlântica, na região centro-serrana do Espírito Santo, Brasil. Os dados foram coletados em 96 noites e foram identificados 33 locais onde os miquis pernoveram, dos quais 21 foram usados mais de uma vez em noites não consecutivas, havendo uma alternância entre eles. Os sítios de dormida escolhidos pelos miquis estavam na maioria em topos de morro, na área central de uso dos miquis e com distâncias para os sítios alimentares inferiores a 50 metros.

Encontramos diferenças sazonais na escolha dos sítios de dormida quanto à altitude e quanto às orientações cardeais/colaterais, com a escolha de locais de menor altitude e orientação para sul e sudeste na estação seca e lugares mais elevados e com orientação para sudoeste na estação chuvosa. Os resultados obtidos apontam para a seletividade na escolha dos sítios de dormida pelos muriquis-do-norte, optando por locais próximos às conjunções da rota habitual que forneçam conforto térmico e facilidade no forrageio antes de dormir e pela manhã. São animais sensíveis às mudanças de clima sazonais, escolhendo seus sítios de dormida, principalmente, em locais que permitam maior exposição ao sol matinal, na estação seca, e onde a incidência de luz permaneça até mais tarde para continuarem forrageando, na estação chuvosa.

**Palavras-chave:** Sítios de dormida, Sazonalidade, Atelidae, Mata Atlântica.

## Introdução

Os sítios de dormida são locais onde os primatas permanecem para passar a noite até o amanhecer do dia seguinte (Buxton, 1951). Dependendo da espécie esses locais podem ser árvores (Baldwin & Baldwin, 1972; Kinzey *et al.*, 1977; Di Bitetti *et al.*, 2000; Liu & Zhao, 2004; Franklin *et al.*, 2007; Fogaça, 2009), cavernas (Huang *et al.*, 2003; Barret *et al.*, 2004) ou penhascos (Anderson, 1982; Schreier & Swedell, 2008).

O número de árvores/sítios de dormida utilizados pelas diferentes espécies de primatas pode variar bastante, existindo espécies que são fiéis a um ou poucos sítios de dormida – *Papio anubis doguera* (Rowell, 1966); *Saimiri oerstedii* (Baldwin & Baldwin, 1972); *Macaca arctoides* (Estrada & Estrada, 1976); *Cercopithecus sabaeus* (Harrison, 1983); *Lepilemur edwardsi* (Rasoloharijaona *et al.*, 2003) – e outras que podem chegar a utilizar dezenas de locais como sítios de dormida - *Callicebus torquatus* (Kinzey *et al.*, 1977); *Papio Cynocephalus* (Rasmussen, 1979); *Sapajus apella* (Zhang, 1995); *Rhinopithecus bieti* (Liu & Zhao, 2004); *Alouatta caraya* (Kowalewski & Zunino,

2005); *Leontopithecus rosalia*.(Franklin *et al.*, 2007); *Ateles geoffroyi* (González-Zamora *et al.*, 2012).

Espécies que vivem em áreas com abundância de locais que sejam adequadas para o uso como sítios de dormida seguros devem ser capazes de intercalar o uso entre essas áreas mais frequentemente do que espécies que vivem em habitats com escassez desse tipo de ambiente (Franklin *et al.*, 2007). Chapman e colaboradores (1989) defendem que existem duas estratégias básicas no uso da área de vida pelos animais, a primeira consiste em um ponto central, para onde o animal retornaria ao fim de suas atividades diariamente, e a segunda, com múltiplos pontos centrais, próximos a áreas estratégicas de forrageio.

O uso das duas estratégias apresentam vantagens e desvantagens, por exemplo: usando apenas um sítio de dormida, os animais precisam reduzir o tamanho do percurso diário (Liu & Zhao, 2004), diminuindo também sua extensão de forrageio, o que pode ocasionar a frequente revisitação de sítios alimentares, entretanto, esse tipo de estratégia tem como vantagem um maior conhecimento da área, permitindo reconhecer possíveis rotas de fuga para casos de ameaça (Struhsaker, 1967) e a facilidade para os indivíduos se reencontrarem no final do dia, após fissões em subgrupos (Anderson, 1984). O uso de múltiplos sítios de dormida reduz o custo da navegação (Rasmussen, 1979), permite o acesso a uma área de forrageio maior (Covich, 1976), diminui o risco de contaminação por parasitas (Kowalewski & Zunino, 2005) e a localização dos animais por predadores (Chapman *et al.*, 1989)

Inúmeros fatores podem influenciar a escolha dos sítios de dormida, mas o principal deles é a disponibilidade de áreas que possuam as características ideais para uso como sítio de dormida. As características principais na escolha do sítio de dormida pelos primatas parecem ser: altitude, relevo, orientação geográfica e a presença de

árvores com características particulares (copas altas e largas, presença de galhos grossos) (Anderson, 1984). Kowalewski & Zunino (2005) acrescentam que outro fator importante para a escolha do sítio de dormida é a proximidade às fontes alimentares.

As características do terreno – altitude, o relevo e a orientação geográfica – são importantes na escolha dos sítios de dormida devido às suas relações diretas com a temperatura da área, que por sua vez afeta a termorregulação dos animais (Bishop, 1979). A escolha de sítios de dormida em áreas que a altitude e relevo facilitem a termorregulação (p. ex. altitudes mais baixas, uma encosta que diminua incidência do vento) é importante, principalmente, para espécies que vivem em áreas com mudanças de temperatura severas entre as estações, pois é justamente na madrugada que os menores valores de temperatura são registrados (Liu & Zhao, 2004; Cui *et al.*, 2006). A orientação das encostas também parece ser um fator importante na termorregulação dos primatas. Pesquisadores observaram que áreas com o declive orientado para o Leste e Sudeste foram mais escolhidas pelas espécies *Presbytis entellus* (Bishop, 1979) e *Rhinopithecus bieti* (Liu & Zhao, 2004) como sítios de dormida, já que nessas áreas a incidência solar ocorre mais cedo pela manhã e permite que os animais fiquem expostos ao sol.

A estrutura das árvores é importante para a proteção e para o contato social (Anderson, 1984). Árvores altas, com copas largas, galhos grossos e rígidos diminuem o risco de queda devido à quebra de galhos e possibilitam que os primatas durmam nas porções terminais dos galhos, áreas menos acessíveis aos predadores. Além disso, permitem que um maior número de indivíduos possa dividir a mesma árvore de dormida, facilitando o contato social entre eles (Di Bitetti *et al.*, 2000).

Devido às especificidades necessárias para que uma localidade seja utilizada como sítio de dormida, alguns pesquisadores acreditam que a disponibilidade e a

distribuição dessas localidades determina, pelo menos até certo ponto, a área de vida utilizada pelos primatas, o tamanho dos grupos que podem utilizá-la e a forma e extensão de suas rotas diárias, funcionando como fator regulatório na dispersão por algumas espécies (Washburn & DeVore, 1961; Altmann, 1974; Carpenter, 1935).

Anderson (1984) acrescenta que sítios de dormida adequados podem ser tão importantes quanto os recursos alimentares e a água e que, em consequência dessa importância, devem ser localizados, preferencialmente, na área central da área de vida utilizada pelos animais (*core area*), ou dentro dos limites do território, para aqueles animais que defendem porções de sua área de vida.

Considerando a importância dos sítios de dormida como um fator limitante no uso da área de vida, o objetivo desta pesquisa foi investigar os padrões de uso dos sítios de dormida pelos muriquis-do-norte, visando identificar os principais requisitos para a escolha dessas áreas, além de averiguar se existem diferenças sazonais na utilização desses sítios e se as localizações dos sítios de dormida estão relacionadas às rotas diárias utilizadas pela espécie.

## **Métodos**

### **Área de estudo**

Apresentado anteriormente no Capítulo 1.

### **Espécie e grupo de estudo**

Apresentado anteriormente no Capítulo 1.

### **Coleta de dados**

Os registros correspondem ao conjunto de “Dados 1”, coletado entre dezembro de 2008 e agosto de 2009, pela bióloga Mariana Petri e ao conjunto de “Dados 2” que ocorreu entre novembro de 2011 e janeiro de 2013, pela bióloga Karoline Marques. Todos os dados foram coletados utilizando-se o sistema de projeção Universal Transversa de Mecator (UTM), Datum WGS84, Zona 24S.

As árvores de dormida foram mapeadas para todos os dias em que os animais foram encontrados antes de acordar e/ou quando foram acompanhados até se recolherem para dormir. Para todas essas localidades foram registradas as coordenadas geográficas, o número e identidade dos indivíduos e a altura dos animais em relação ao solo, além do horário da chegada à árvore de dormida e o horário de saída da árvore de dormida pela manhã.

Foram registradas as seguintes informações sobre a última fonte alimentar antes da árvore de dormida e sobre a primeira fonte utilizada após a saída da árvore de dormida: coordenada geográfica, item alimentar, número de animais se alimentando e tempo gasto na alimentação.

### **Análise dos dados**

Os locais onde os miquis paravam suas atividades e permaneciam para dormir durante a noite foram consideradas dormidas.

Foram criadas camadas com as coordenadas geográficas diárias das árvores de dormida no ArcGIS 10 e essas camadas foram sobrepostas entre pares de dias consecutivos – para averiguar se os miquis utilizam a mesma área em noites consecutivas – e entre todos os locais utilizados, para verificar se os miquis apresentam fidelidade aos locais onde dormem. Os locais onde foram contabilizados mais de um registro de dormida num raio de 50 metros foram classificados como sítios

de dormida. Essa distância foi escolhida, pois se refere ao campo visual de *Sapajus nigritus* (Janson & Di Bitetti, 1997) e será utilizada como referência, na ausência de dados sobre o alcance visual de *Brachyteles hypoxanthus*.

A camada com os sítios de dormida foi sobreposta a um Raster de declividade da área de estudo (NASA, 2014) no ArcGIS 10 e foram registrados para cada localidade: a altitude, a orientação cardinal/colateral e o declive do terreno. A orientação foi registrada nas direções Norte, Sul, Leste, Oeste, Sudeste, Sudoeste, Nordeste e Noroeste e os registros de declives dos terrenos foram agrupados nas classes: A – de 0° a 10°; B – 11° a 20°; C – 21° a 30°; D – 31° a 40°; E – 41° a 50° e G - >50°. Posteriormente, foram realizadas análises para verificar se existem diferenças sazonais entre as estações seca e chuvosa na altitude e orientação cardinal/colateral dos sítios de dormida escolhidos pelos muriquis.

A altura onde os animais dormiram foi registrada em classes com cinco metros de intervalo. Foram elas: 0-5 metros, 5-10 metros, 10-15 metros, 15-20 metros, 20-25 metros, 25-30 metros e 30-35 metros.

A análise conjunta da camada com os sítios de dormida e da camada com as fontes alimentares foi usada para o cálculo das distâncias: a) da última fonte alimentar consumida pelos muriquis até o sítio de dormida e b) do sítio de dormida até a primeira fonte alimentar utilizada no dia seguinte. As distâncias obtidas para a estação seca e para a estação chuvosa foram analisadas separadamente e comparadas entre si.

Os horários de início e término de atividades dos muriquis e o tempo gasto na alimentação, tanto na primeira quanto na última fonte do dia, também foram analisados.

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio dos programas Minitab 16.2.3 e BioStat 5.3. As variáveis foram testadas quanto à normalidade utilizando-se o

teste de Kolmogorov-Smirnov. Para as comparações entre dados com distribuição normal foram aplicados teste *t* e para as variáveis em que os valores da distribuição diferiram significativamente da normalidade foi utilizado o teste não paramétrico U de Mann-Whitney. Para verificar a proporção dos dados qualitativos foi utilizado o teste Qui-quadrado.

## Resultados

Foram analisadas 96 noites e registrados 33 locais que os muriquis utilizaram para dormida, desses, 12 foram utilizados apenas uma vez e 21 foram utilizadas entre duas a oito noites, sendo classificadas como sítios de dormida ( $n=21$ , MED= 4.19, SD=  $\pm 1.77$ ) (Figura 1 e 2). Das áreas utilizadas apenas uma vez pelos animais como dormida, seis estavam em distâncias inferiores a 50 metros de sítios de fruto ou flores.

Dos sítios de dormida utilizados repetidamente, 14 (67%) estavam na área central de uso dos muriquis (*core area*) e 15 (71%) estavam a distâncias inferiores a 50 metros das conjunções na rota habitual (descritas no capítulo 1). As áreas utilizadas apenas uma vez para dormida foram localizadas em porções mais periféricas do fragmento e em oito registros os muriquis dormiram próximo às bordas do fragmento.

Dos 43 pares de dias que foram comparados, em 86% dos registros os muriquis escolheram áreas diferentes das utilizadas no dia anterior como sítio de dormida, em 5% usaram a mesma área do dia anterior e em 9% utilizaram a mesma área que tinham utilizado dois dias antes como sítio de dormida. Uma das localidades que os animais utilizaram dois dias consecutivos era sítio de *Tibouchina* sp., a outra localidade não estava próxima a nenhum sítio alimentar e não foi possível identificar a causa da repetição do sítio de dormida. Os sítios que os animais repetiram intercalando um dia

eram próximos a sítios de *Pourouma guianensis*, *Miconia cinnamomifolia* e *Helicostylis tomentosa*.

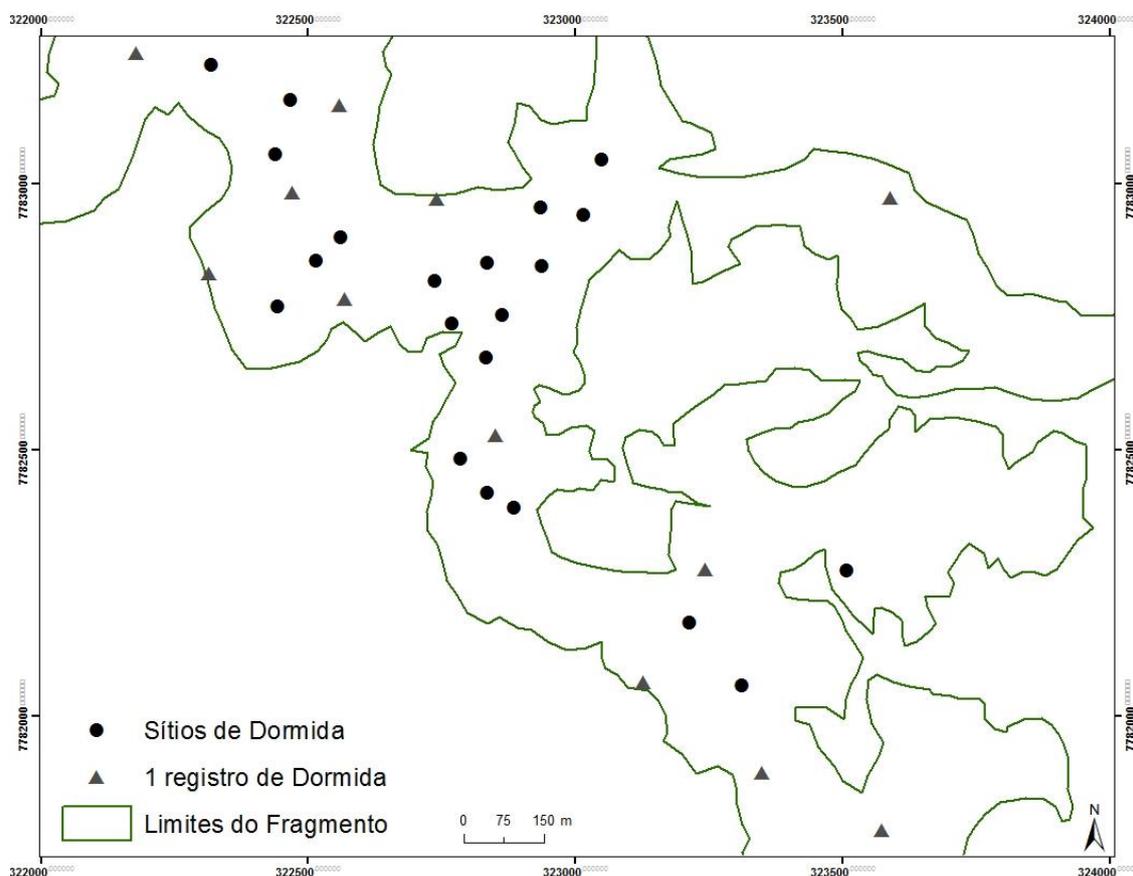
Essas localidades não foram homoganeamente distribuídas em todos os tipos de relevo, sendo que 59 dos registros foram realizados em encostas, 31 em topos de morro e não foi obtido nenhum registro em fundos de vales ( $n=90$ ,  $\chi^2=10$ ,  $p=0.002$ ,  $GL=1$ ) (Figura 3). Ademais, foram observadas diferenças na altitude dos sítios de dormida entre as estações, sendo que, na estação seca os sítios de dormida escolhidos estavam em altitude média de 754 metros ( $n=42$ ,  $SD= \pm 27.0$ ) e na estação chuvosa a altitude média foi de 766 metros ( $n=49$ ,  $SD= \pm 20.0$ ) (Figura 4).

A escolha da localização dos sítios de dormida também apresentou diferenças em relação à declividade do terreno, sendo que, 34% foram localizados em topo de morro ( $0^\circ$ ), 15,5% em áreas com o declive entre  $11-20^\circ$ , 33,3% em locais com declive entre  $21-30^\circ$ , 13,3% em declividades entre  $31-40^\circ$  e apenas 3% em declividades acima de  $41^\circ$  (Tabela 1 e Figura 5).

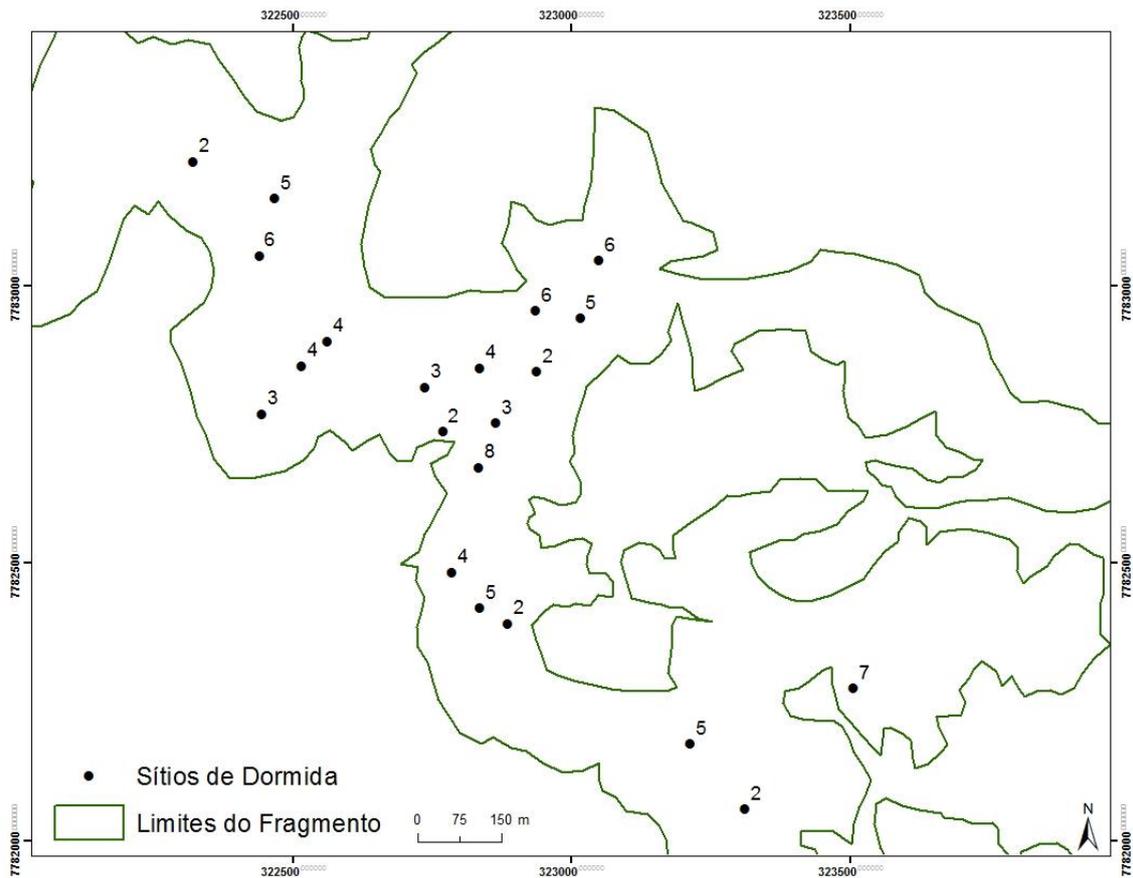
As orientações cardeais e colaterais dos sítios dormida estão apresentadas na figura 6, que demonstra que os 95 registros dos sítios de dormida tiveram a seguinte distribuição: 21 para o sentido Sudoeste, 17 orientados para o Sul, 14 com orientação para o Sudeste, 12 orientados para o Leste, 11 com orientação para o Nordeste, 10 eram orientados para o Noroeste, sete com orientação para o Oeste e três com orientação para o Norte.

A distribuição dos sítios de dormida nas orientações cardeais e colaterais foi diferente entre as estações seca e chuvosa. Na estação seca, a maioria dos sítios foi registrada com orientação para o sul ( $n=9$ ) e sudeste ( $n=9$ ), na estação chuvosa a orientação mais registrada foi para o Sudoeste ( $n=14$ ), entretanto, nas duas estações o

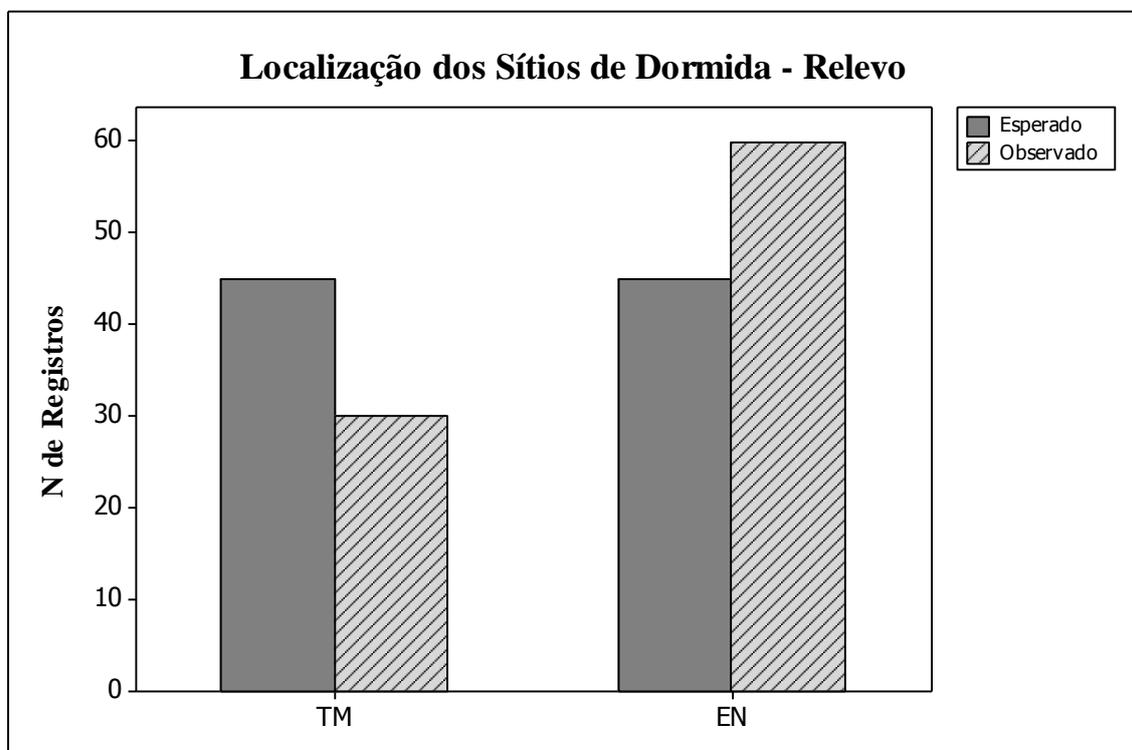
menor registro foi para a orientação Norte (um registro na estação seca e dois registros na estação chuvosa) (Figura 7 e tabela 2).



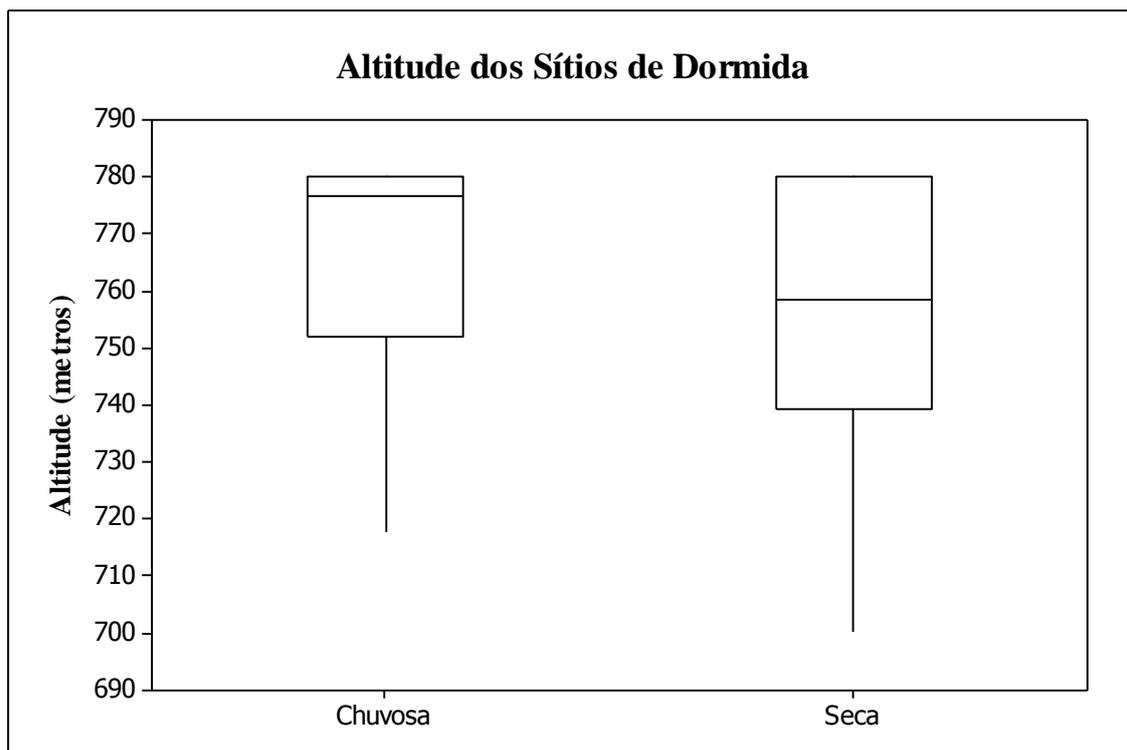
**Figura 1:** Localidades utilizadas pelos muriquis para dormida na área de estudo.



**Figura 2:** Localização dos sítios de dormida utilizados pelos muriquis-do-norte dentro da área de estudo e o número de vezes que foram utilizados.



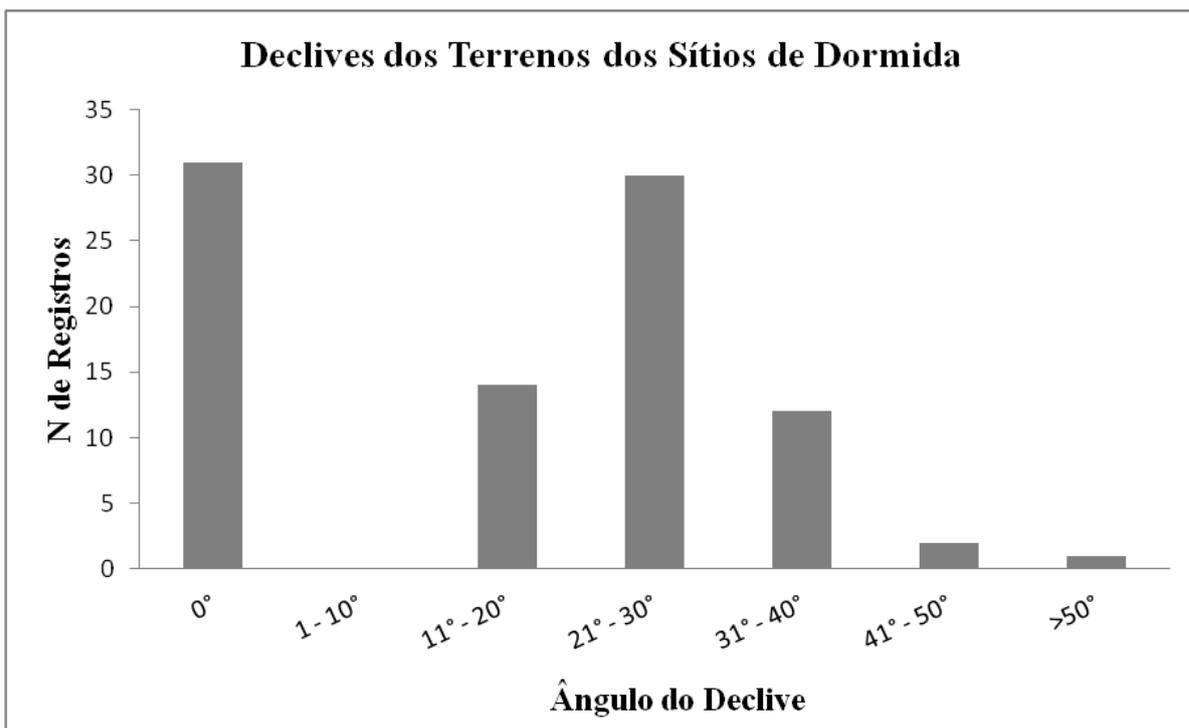
**Figura 315:** Localização dos Sítios de Alimentação dos muriquis-do-norte quanto ao relevo, onde TM= Topo de morro e EM = encosta.



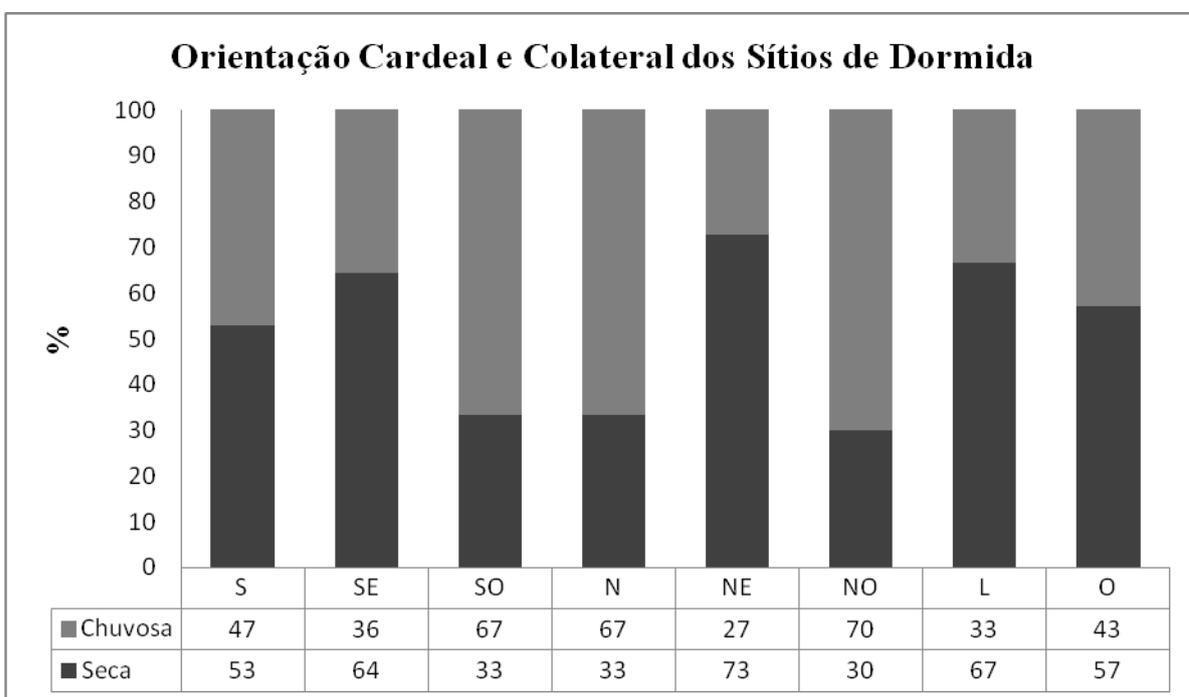
**Figura 416:** Altitude dos sítios de dormida na estação seca e na estação chuvosa.

**Tabela 1:** Declividade dos terrenos dos sítios de dormida dos muriquis-do-norte

Classe	Esperado	Observado	$\chi^2$
<b>A (0°)</b>	12.857	31	25.6
<b>B (1–10°)</b>	12.857	0	00.0
<b>C (11–20°)</b>	12.857	14	0.1
<b>D (21–30°)</b>	12.857	30	22.8
<b>E (31–40°)</b>	12.857	12	0.05
<b>F (41–50°)</b>	12.857	2	9.17
<b>G (+50°)</b>	12.857	1	10.9



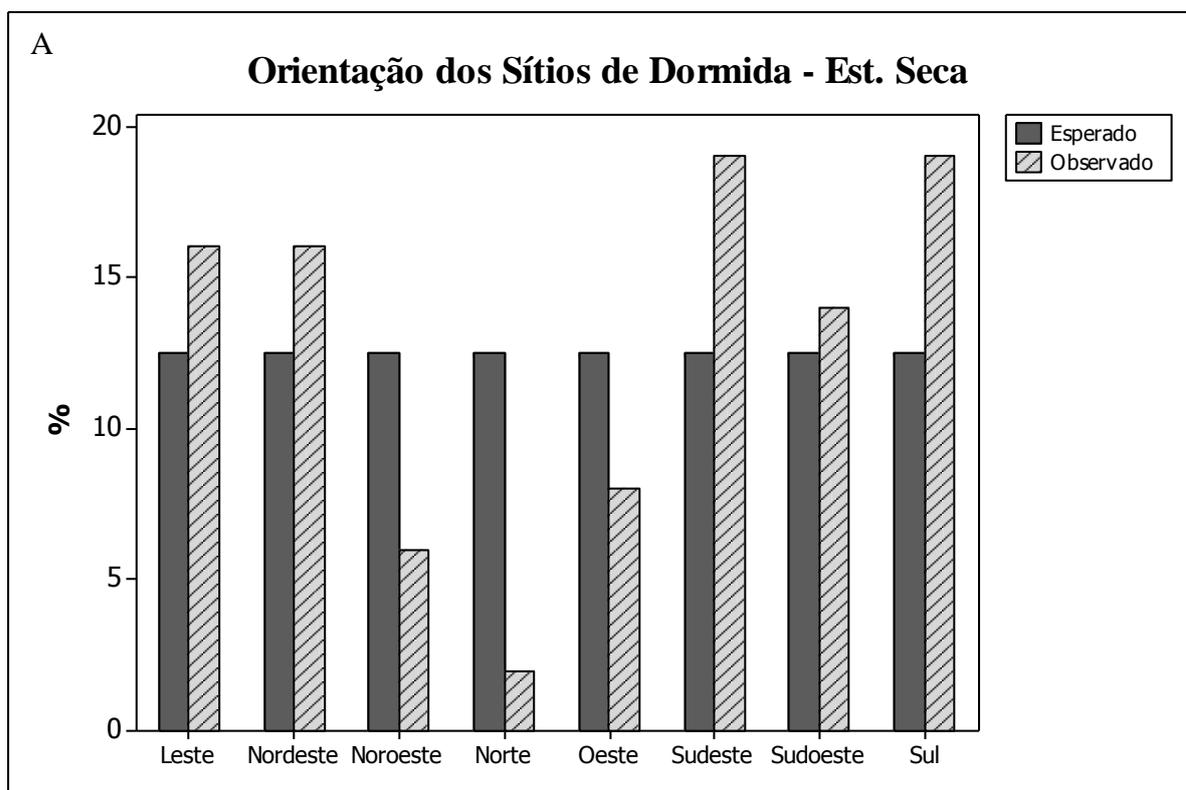
**Figura 5:** Distribuição dos sítios de dormida em diferentes declives na área de estudo, onde 0° corresponde às áreas de topo de morro e os demais valores estão relacionados aos ângulos de declive dos terrenos.

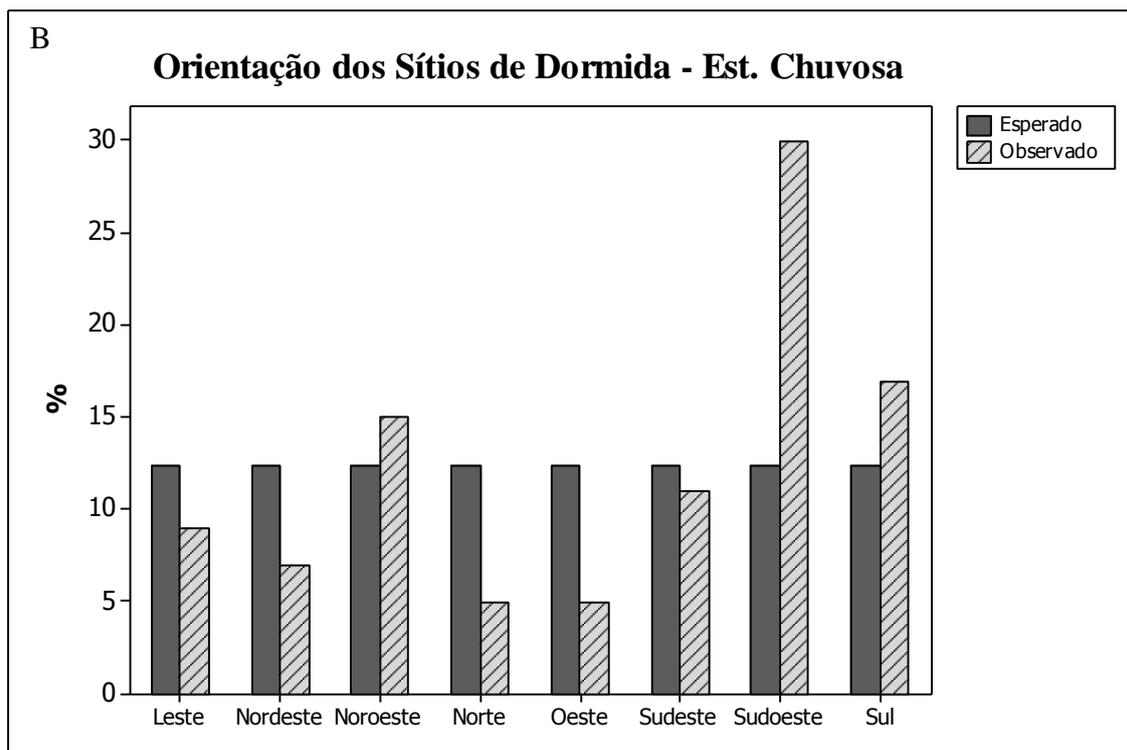


**Figura 6:** Orientação Cardeal e Colateral dos Sítios de Dormida na Área de Estudo.

**Tabela 2:** Orientação Cardeal e Colateral dos Sítios de Dormida na Área de Estudo.

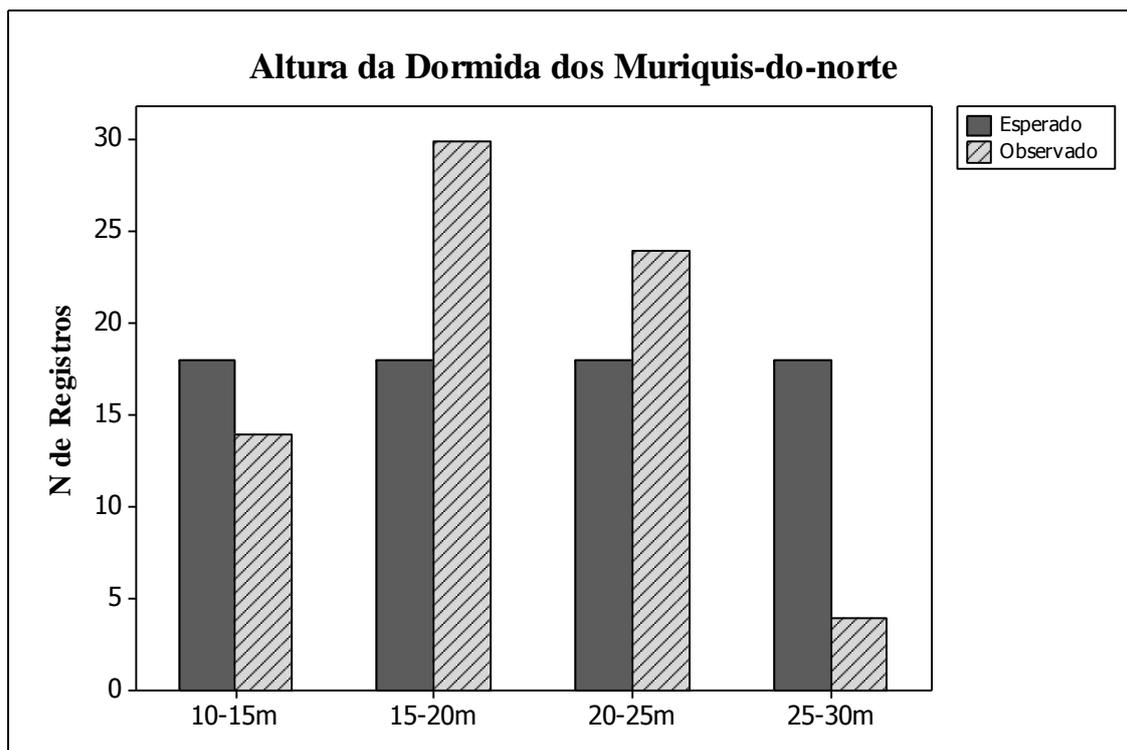
Orientação	Seca			Chuvosa		
	Esperado	Observado	$\chi^2$	Esperado	Observado	$\chi^2$
<b>SUL</b>	12.5	19	3.38	12.37	18	1.72
<b>NORTE</b>	12.5	2	8.82	12.37	5	4.39
<b>SUDESTE</b>	12.5	19	3.38	12.37	11	0.15
<b>SUDOESTE</b>	12.5	14	0.18	12.37	30	25.10
<b>NORDESTE</b>	12.5	16	0.98	12.37	7	2.33
<b>NOROESTE</b>	12.5	6	3.38	12.37	15	0.55
<b>LESTE</b>	12.5	16	0.98	12.37	9	0.92
<b>OESTE</b>	12.5	8	1.62	12.37	5	4.39





**Figura 7:** Orientação Cardeal e Colateral dos Sítios de Dormida nas Estações a) Seca e b) Chuvosa.

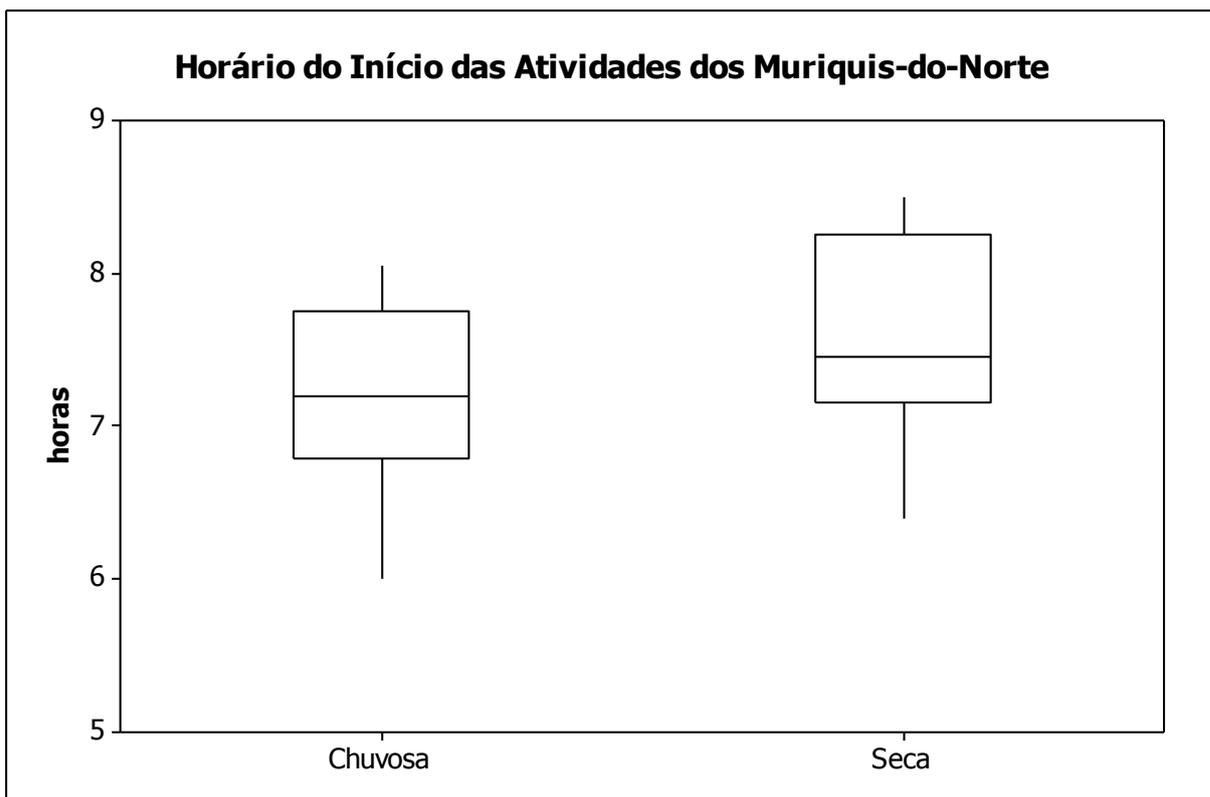
A altura em que os animais dormiram variou de 10 a 30 metros em relação ao solo ( $n=72$ ,  $\chi^2 = 21.77$ ,  $p=0.000$ ). Em 41,6% dos registros, os miquis dormiram entre 15 e 20 metros de altura, em 33,3% eles dormiram entre 20 e 25 metros, em 19,4% dormiram entre 10 e 15 metros e em 5,5% dormiram entre 25 e 30 metros. Não foram registradas dormidas em alturas inferiores a 10 metros e superiores a 30 metros (Figura 8).



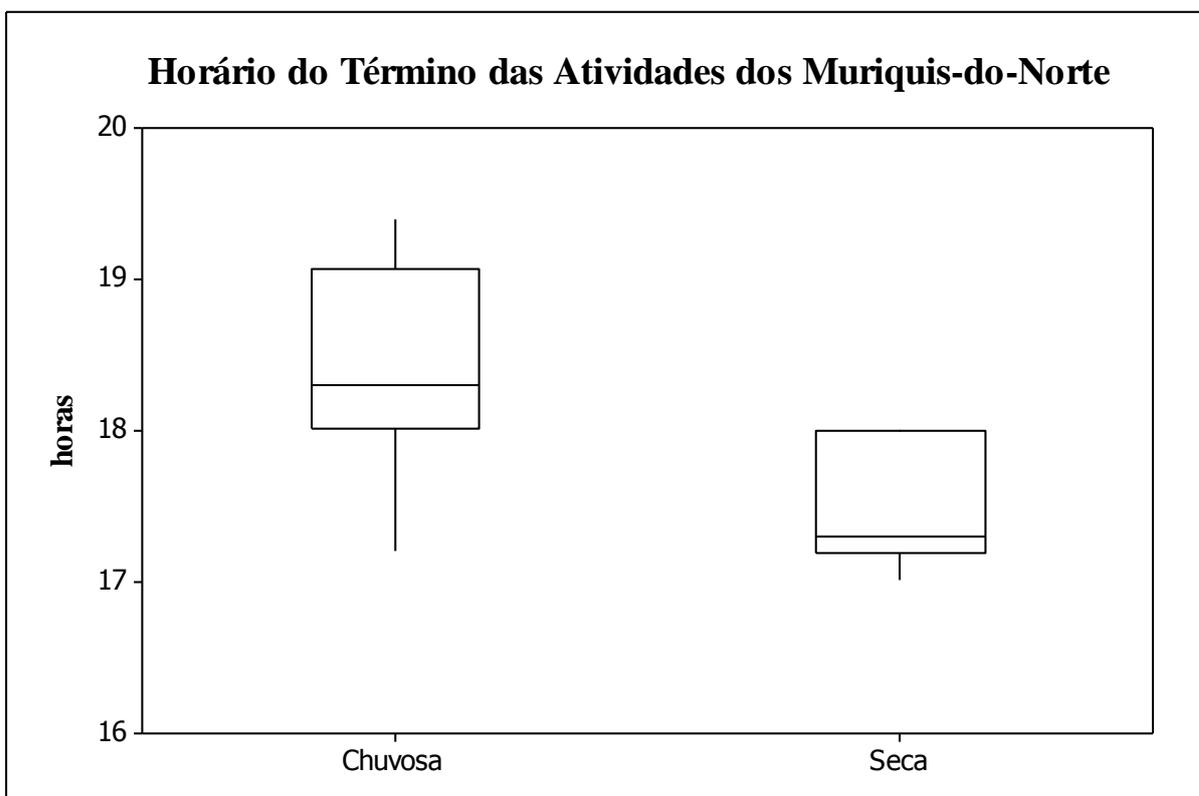
**Figura 8:** Altura da dormida dos muriquis-do-norte na área de estudo.

Na estação seca, os muriquis deixaram os sítios de dormida e iniciaram suas atividades em média às 07h45min ( $n=20$ ,  $SD= \pm 0.614$ ) e na estação chuvosa, às 07h20min ( $n=21$ ,  $SD= \pm 0.631$ ), essa diferença foi estatisticamente significativa ( $U=403.5$ ,  $p= 0.0352$ ) (Figura 9).

O horário em que os muriquis pararam suas atividades apresentou diferença entre as estações ( $t=6.20$ ,  $p=0.000$ ,  $GL= 43$ ). Na estação seca, os muriquis pararam suas atividades em média às 17h50min ( $n=26$ ,  $SD= \pm 0.390$ ) e na estação chuvosa, às 18h42min (0.680) (Figura 10).



**Figura 9:** Horário do início das atividades dos muriquis-do-norte nas estações seca e chuvosa.

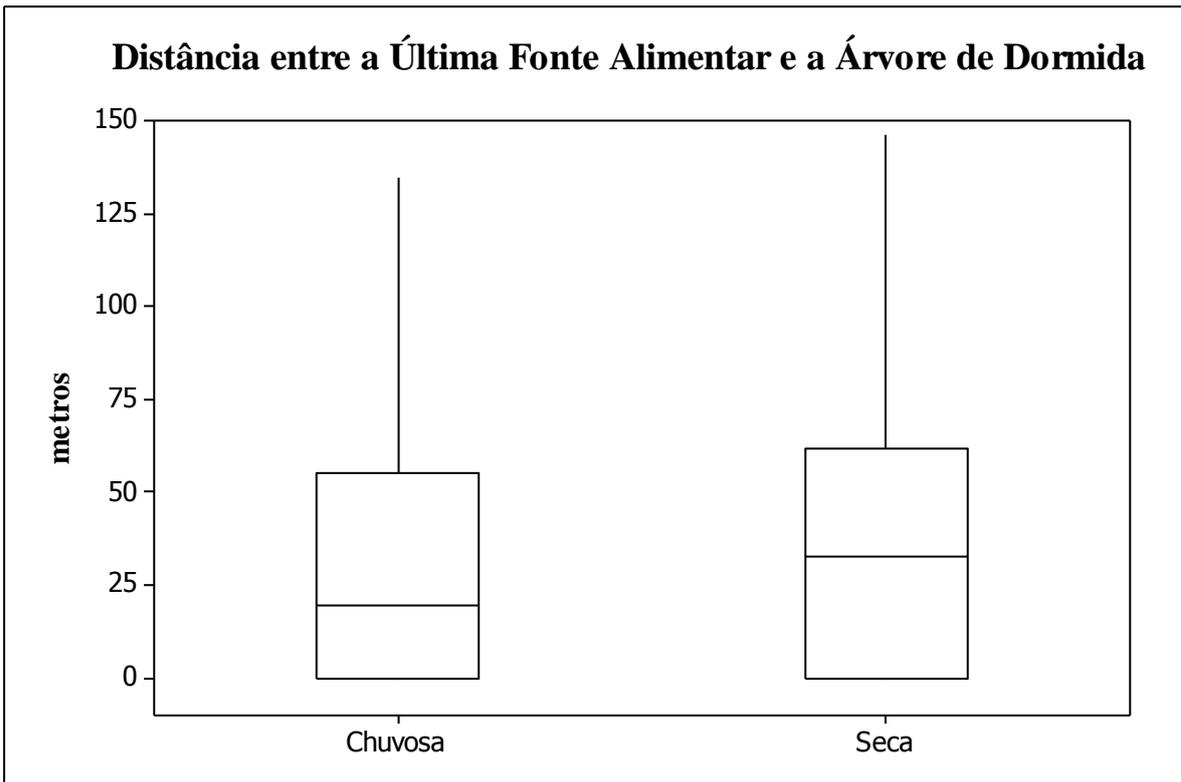


**Figura 10:** Horário do término das atividades dos muriquis-do-norte nas estações seca e chuvosa.

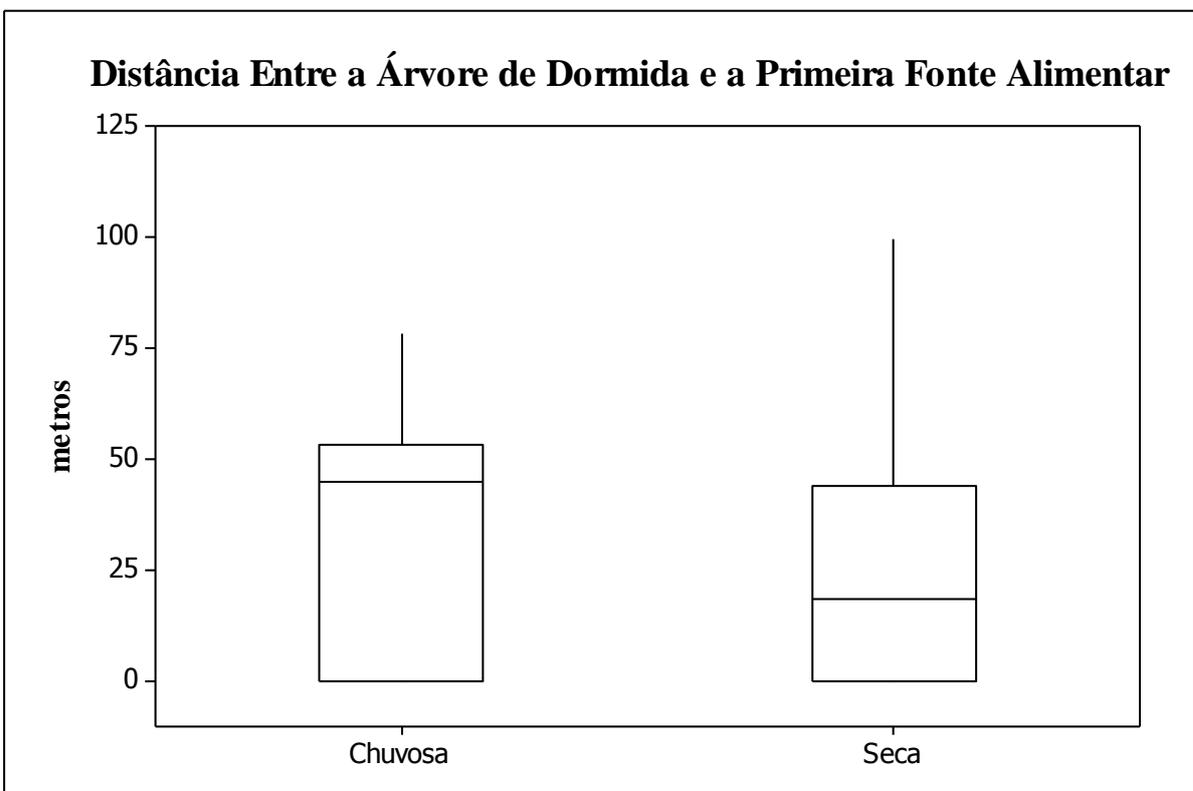
A média da distância entre a última fonte alimentar e o sítio de dormida foi de 44,6 metros ( $n=54$ ,  $SD= \pm 55.2$ ), sendo que em 21 registros a última fonte alimentar foi

utilizada como árvore de dormida. Não foram observadas diferenças sazonais na distância entre a última fonte alimentar e o sítio de dormida ( $t = -0.18$ ,  $p = 0.859$ ,  $GL = 51$ ), na estação seca a distância média foi de 46 metros e na estação chuvosa de 43.3 metros (Figura 11).

As distâncias entre os sítios de dormida escolhidos pelos miquis e as primeiras fontes alimentares utilizadas no dia seguinte tiveram distância média de 40.3 metros ( $n = 42$ ,  $SD = \pm 57.45$ ), sendo que em 17 registros os miquis se alimentaram na mesma árvore que utilizaram como árvore de dormida. Na estação seca a média da distância foi de 32.9 metros e na estação chuvosa 48.4 metros, entretanto, essa diferença de 15.3 metros não foi estatisticamente significativa ( $t = 0.84$ ,  $p = 0.404$ ,  $GL = 33$ ) (Figura 12).

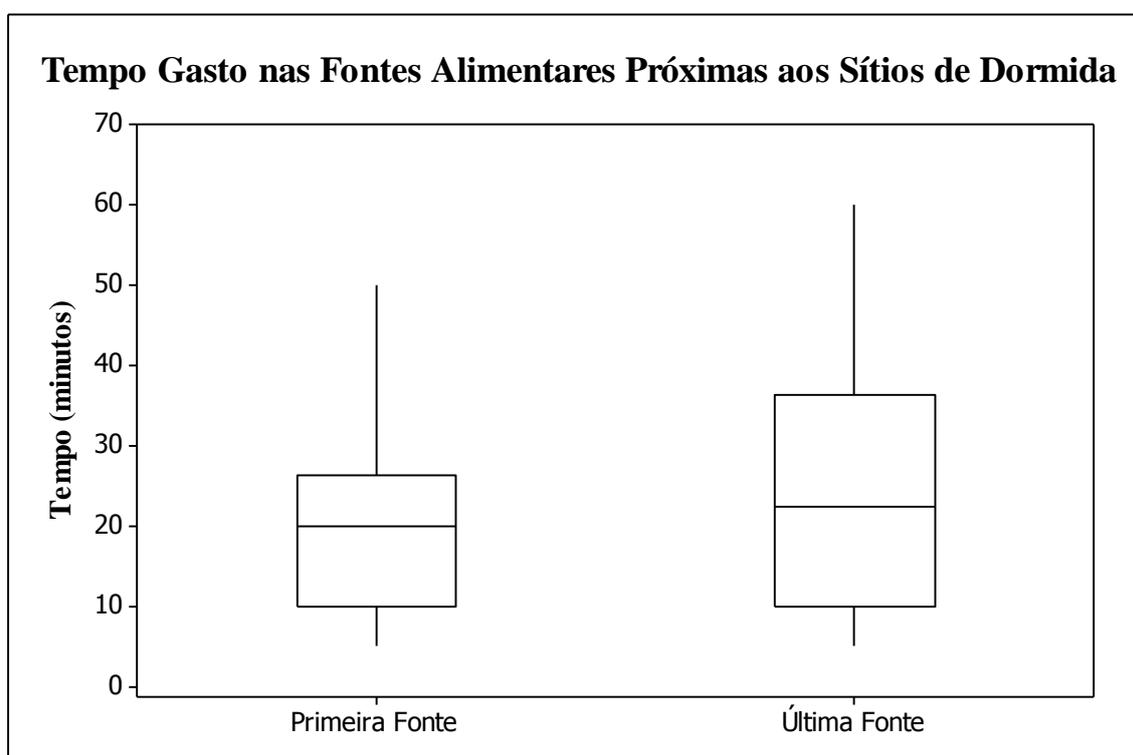


**Figura 11:** Distância entre a última fonte alimentar utilizada e a árvore de dormida escolhida pelos muriquis-do-norte.



**Figura 12:** Distância entre a árvore de dormida e a primeira fonte alimentar utilizada pelos muriquis-do-norte.

Os miquis gastaram mais tempo se alimentando na última fonte antes da árvore de dormida do que na primeira fonte após a árvore de dormida ( $t = -2.16$ ,  $p = 0.033$ ,  $GL = 93$ ) (Figura 13). Os animais permaneceram em média 27.2 minutos ( $n = 54$ ,  $SD = \pm 17.61$ ) na última fonte alimentar antes de se deslocarem para os sítios de dormida e em média 20.1 minutos ( $n = 42$ ,  $SD = \pm 14.55$ ) na primeira fonte alimentar do dia, logo após deixarem a árvore de dormida.



**Figura 13:** Tempo gasto na alimentação na última fonte antes da árvore de dormida e na primeira fonte após a árvore de dormida.

## Discussão

O padrão de uso da área pelos miquis-do-norte é compatível com o que Chapman e colaboradores (1989) definiram como múltiplos pontos centrais de forrageio. Com essa estratégia, os miquis usam algumas áreas chaves como sítios de dormida ( $n = 21$ ), localizadas próximas aos recursos alimentares, ampliando sua área de

fORAGEIO e diminuindo o gasto energético diário, já que podem escolher um sítio de dormida próximo de onde estão forrageando e não precisam voltar todo o percurso para um único ponto central.

A alternância entre os sítios de dormida pode ser explicada por alguns fatores ecológico-comportamentais, porém dois deles são os principais apontados pelos primatólogos: A segurança contra predadores e evitar a contaminação por parasitas (Anderson, 1984).

Mesmo que predadores naturais da espécie não ocorram em grande número na área de estudo, espécies como *Puma concolor* e *Leopardus pardalis* representam riscos de predação e o uso intercalado dos sítios de dormida pode ser uma estratégia anti-predação. A escolha de locais seguros para dormida em áreas onde a ameaça de predação é baixa ou inexistente também foi observada em *Macaca arctoides* (Estrada & Estrada, 1976) e *Macaca mulatta* (Vessey, 1973).

Os muriquis, assim como a maioria dos primatas, defecam nos locais onde dormem durante a noite ou começo da manhã, e o uso contínuo dessas localidades facilita o contato dos animais com as fezes e os parasitas contidos nelas, sendo assim, evitar utilizá-las em dias consecutivos é uma estratégia contra a contaminação por parasitas. Outras espécies de primatas já foram observadas intercalando o uso nos sítios de dormida para evitar a contaminação por parasitas, entre elas: *Pongo pygmaeus* (Mackinnon, 1974); *Cercocebus albigena* (Freeland, 1980) *Papio cynocephalus* (Hausfater & Meade, 1982); *Colobus guereza* (Von Hippel, 1998); *Alouatta caraya* (Kowalewski & Zunino, 2005).

Quando houve repetição dos sítios de dormida em dias consecutivos – dois registros – parece ter sido ocasionada pela disponibilidade de itens alimentares

importantes para a espécie como *Pourouma guianensis*, *Miconia cinnamomifolia*, *Helicostylis tomentosa* e *Tibouchina* sp. nas proximidades do sítio.

As diferenças sazonais na altitude e orientação cardeal/colateral das áreas utilizadas como sítios de dormida indicam que a escolha dos sítios de dormida pelos muriquis também é influenciada pelo conforto térmico. A escolha dos muriquis por localidades orientadas para o Leste e Sudeste como sítios de dormida na estação seca pode estar relacionado à estratégia de termorregulação, já que nessas localidades a incidência solar começa mais cedo pela manhã e permite maior tempo de acesso à luz solar pelos animais. Essa estratégia foi observada em algumas espécies de primatas que vivem em climas temperados, como é o caso das espécies *Presbytis entellus* (Bishop, 1979) e *Rhinopithecus bieti* (Liu & Zhao, 2004; Cui *et al.*, 2006) e também em uma espécie que ocorre na Mata Atlântica, *Sapajus nigritus* (Fogaça, 2009).

Na estação chuvosa, os muriquis navegam percursos maiores e gastam mais tempo forrageando em itens agregados e de maior valor nutricional, como flores e frutos (Milton, 1984; Strier, 1991; Petri, 2010) e a escolha majoritária dos sítios de dormida orientados para o Sudoeste nessa estação pode estar associada ao comportamento de forrageio, já que nessas áreas o pôr-do-sol tardio permite que os animais forrageiem por períodos mais longos do que se estivessem em áreas orientadas para o Leste.

Os muriquis escolheram sítios de dormida em altitudes menores durante a estação seca, quando a temperatura é mais baixa, em relação à estação chuvosa. A diferença de apenas 12 metros é pequena para resultar em diferenças de temperatura e a escolha de locais de altitude mais baixa parece estar mais direcionada a evitar a exposição ao vento, que é maior em áreas de topo de morro, do que buscar locais com a temperatura mais elevada (Cui *et al.*, 2006).

Apesar de não termos realizado análises sobre a estrutura das árvores utilizadas pelos muriquis como dormida, foi possível observar que os muriquis preferem dormir em estratos entre 15 e 25 metros de altura. O uso de árvores mais altas para a dormida é uma tática anti-predação utilizada por muitas espécies de primatas, como: *Callicebus torquatus* (Kinzey *et al.*, 1977); *Alouatta seniculus* (Braza *et al.*, 1981); *Sapajus nigritus* (Di Bitetti *et al.*, 2000); *Papio cynocephalus cynocephalus* e *Cercocebus galeritus galeritus* (Wahungu, 2001); *Rhinopithecus bieti* (Cui *et al.* 2006); *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan & Jiang, 2008); *Hylobates pileatus* (Phoonjampa *et al.*, 2010); *Macaca leonina* (Albert *et al.*, 2011).

Em geral, os muriquis acordavam pela manhã e iam para o dossel das árvores onde a radiação solar era maior, principalmente em dias com neblina pela manhã ou quando tinha chovido na noite anterior. O início das atividades na estação chuvosa foi em média 25 minutos mais cedo do que na estação seca, isso pode ter sido ocasionado por, pelo menos, dois fatores: 1. Evitar a competição com outros animais pelos itens alimentares agregados de alto valor nutricional (frutos e flores) que tem maior disponibilidade na estação chuvosa, chegando mais cedo à fonte alimentar e 2. Como na estação chuvosa a temperatura é mais elevada, os muriquis precisavam de menos tempo expostos ao sol matinal e podiam começar suas atividades sem custos de energia adicional devido à termorregulação. O término das atividades e chegada aos sítios de dormida também foi diferente entre as estações, sendo que na estação chuvosa, os animais pararam nos sítios de dormida em média uma hora mais tarde do que na estação seca, fato que deve ser ocasionado devido à incidência de luz solar por períodos mais longos na estação chuvosa.

Independente da época do ano (estação seca ou chuvosa), os muriquis nunca se deslocavam diretamente para a árvore de dormida, sempre chegavam às proximidades

do local escolhido para dormir antes e ficavam forrageando nas redondezas, tanto que as últimas fontes alimentares utilizadas antes da árvore de dormida e as primeiras fontes alimentares do dia seguinte estavam a uma distância média inferior a 50 metros das árvores onde os muriquis dormiram. Esse comportamento é indicativo de que os animais escolhem os sítios onde vão dormir também baseados na oferta de alimentos nos arredores, o que permite que eles se alimentem antes de dormir e logo pela manhã, ao acordar.

Além da proximidade aos sítios alimentares, os sítios de dormida também estavam a distâncias inferiores a 50 metros das conjunções da rota habitual, que são locais que servem para tomadas de decisões durante a navegação (ver Di Fiore & Suarez, 2007). A escolha de sítios próximos às conjunções pode facilitar que os animais se reúnam durante o anoitecer, depois de fissões e que decidam a direção da rota do dia seguinte.

Com os resultados obtidos nesse estudo podemos inferir que os muriquis-do-norte apresentam seletividade na escolha dos seus sítios de dormida, optando por locais próximos à rota habitual que forneçam proteção contra predadores, conforto térmico e facilidade na obtenção de alimento. São animais sensíveis às mudanças de clima sazonais, escolhendo seus sítios de dormida, majoritariamente, em locais que permitam maior exposição ao sol matinal, na estação seca, e onde a incidência de luz permaneça até mais tarde para continuarem forrageando, na estação chuvosa. Também é possível inferir que os animais conhecem a localização dos sítios de dormida, tendo em vista que utilizam rotas quase lineares e aumentam a velocidade de 5.15 m/min para 7.3 m/min (Capítulo 2) até se aproximarem do local onde vão dormir.

Pesquisas sobre sítios de dormida em primatas neotropicais ainda são pontuais, nos restando muitas perguntas sobre como os primatas escolhem essas localidades tão

importantes, dessa forma, esse estudo é uma contribuição inicial para que os padrões na escolha e uso dos sítios de dormida pelos muriquis-do-norte sejam elucidados.

## Referências

- Albert, A., Savini, T. & Huynen, M. C. 2011. Sleeping site selection and presleep behavior in wild pigtailed macaques. *American Journal of Primatology*, 73:1222–1230.
- Altmann, S. A. 1974. Baboons. space. time. and energy. *American Zoologist*, 14(1): 221-248.
- Anderson, C. M. 1982. Baboons below the tropic of capricorn. *Journal of Human Evolution*, 11: 205–217.
- Anderson, J. R. 1984. Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. *Advances in the Study of Behavior*, 14:165–229.
- Baldwin, J. D. & Baldwin, J. 1972. The ecology and behavior of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in a natural forest in western panama. *Folia Primatologica*, 18: 161–184.
- Barret, L., Gaynor, D., Rendall, D., Mitchell, D. & Henzi, S. P. 2004. Habitual cave use and thermoregulation in chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Journal of Human Evolution*, 46(2): 215–222.
- Bishop, N. H. 1979. Himalayan langurs: Temperate colobines. *Journal of Human Evolution*, 8: 251–281.
- Buxton, A. P. 1951. Further observations of the night-resting habits of monkeys in a small area on the edge of the Semliki Forest, Uganda. *Journal of Animal Ecology*, 20: 31–32.
- Braza, F., Alvarez, F. & Azcarate, T. 1981. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Primates*, 22(4): 459–473.
- Carpenter, C. R. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *Journal of Mammalogy*, 16: 171-180.

- Chapman, C. A., Chapman, L. J. & McLaughlin, R. L. 1989. Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia*, 79: 506–511.
- Covich, A. P. 1976. Analyzing shapes of foraging areas: some ecological and economic theories. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 7: 235–257.
- Cui, L. W., Quan, R. C. & Xiao, W. 2006. Sleeping sites of black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Baima Snow Mountain, China. *Journal of Zoology*, 270: 192–198.
- Di Bitetti, M. S., Vidal, E. M. L., Baldovino, M. C. & Benesovsky, V. 2000. Sleeping site preference in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). *American Journal of Primatology*, 50: 257–274.
- 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.
- Estrada, A. & Estrada R. 1976. Establishment of a free-ranging colony of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): relations to the ecology I. *Primates*, 17(3): 337–355.
- Fan, P. F. & Jiang, A. L. 2008. Sleeping Sites, Sleeping Trees, and Sleep-related Behaviors of Black Crested Gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China. *American Journal of Primatology*, 70:153–160.
- Fogaça, M. D. 2009. Escolha de árvore e sítio de dormir e sua influência na rota diária de um grupo de *Cebus nigritus*, no Parque Estadual Carlos Botelho, SP. *Dissertação de mestrado do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo*, Brasil.
- Franklin, S. P., Hankerson, S. J., Baker, A. J. & Dietz, A. M. 2007. Golden lion tamarin sleeping-site use and pre-retirement behavior during intense predation. *American Journal of Primatology*, 69: 325–335.
- Freeland, W. J. 1980. Mangabey (*Cercocebus Albigena*) Movement patterns in relation to food availability and fecal contamination. *Ecology*, 61(6): 1297–1303.

- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Oyama, K., Sork, V., Chapman, C. A. & Stoner, K. E. 2012. Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: Implications for seed dispersal and forest regeneration. *Plos One*, 7(10): e46852.
- Harrison, M. J. S. 1983. Patterns of range use by the green monkey, *Cercopithecus sabaues*, at Mt. Assirik. Senegal. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 12: 85-94.
- Hausfater, G. & Meade, J. B. 1982. Alternation of sleeping groves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance. *Primates*, 23(2): 287-297.
- Huang, C., Wei, F., Li, M., Li, Y. & Sun, R. 2003. Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of white-headed langurs. *International Journal of Primatology*, 24(4): 813–824.
- Janson, C. H. & Di Bitetti, M. S. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:17-24.
- Kinzey, W. G., Rosenberger, A. L., Heisler, P. S., Prowse, D. L & Trilling, J. S. 1977. A preliminary field investigation of the yellow handed titi monkey, *Callicebus torquatus torquatus*, in northern Peru. *Primates*, 18(1): 159–181.
- Kowalewski, M. & Zunino, G. E. 2005. The parasite behavior hypothesis and the use of sleeping sites by black howler monkeys (*Alouatta caraya*) in a discontinuous forest. *Neotropical Primates*, 13(1): 22–26.
- Liu, Z. H. & Zhao, Q. K. 2004. Sleeping sites of *Rhinopithecus bieti* at Mt.Fuhe Yunnan. *Primates*, 45: 241–248.
- Mackinnon, J. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22, 3–74.
- Milton, K. 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *International Journal of Primatology*, 5(5): 491–514.
- NASA (2014). *Administração Nacional da Aeronáutica e do Espaço*. Disponível em: <https://earthdata.nasa.gov/data>. <Acessado em: 26 de julho de 2013>

- Petri, M. S. 2010. Estratégias de forrageamento do muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) em um fragmento florestal em Santa Maria de Jetibá, ES. *Dissertação de mestrado do Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil.*
- Phoonjampa, R., Koenig, A., Gale, G. A. & Savini, T. 2010. Selection of sleeping trees in pileated gibbons (*Hylobates pileatus*). *American Journal of Primatology*, 72:617–625.
- Rasmussen, D. A. 1979. Correlates of patterns of range use of a troop of yellow baboons (*Papio cynocephalus*). I. Sleeping sites, impregnable females, and male emigrations and immigrations. *Animal Behaviour*, 27: 1098 -1112.
- Rasoloharijaona, S., Rakotosamimanana, B., Randrianambinina, B. & Zimmermann, E. 2003. Pair-specific usage of sleeping sites and their implications for social organization in a nocturnal malagasy primate, the milne edwards' sportive lemur (*Lepilemur edwardsi*). *American journal of physical anthropology*, 122:251–258.
- Rowell, T. E. 1966. Forest living baboons in Uganda. *Journal of Zoology*, 149: 344–364.
- Schreirer, A. & Swedell, L. 2008. Use of palm trees as a sleeping site for hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) in Ethiopia. *American Journal of Primatology*, 70: 107–113.
- Strier, K. B. 1991. Diet in one group of woolly spider monkeys, or Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 23:113–126.
- Struhsaker, T. T. 1967. Ecology of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in the Masai-Amboseli Game Reserve, Kenya. *Ecology*, 48: 891–904
- Wahungu, G. M. 2001. Common use of sleeping sites by two primate species in Tana River, Kenya. *African Journal of Ecology*, 39: 18–23.
- Washburn, S. L. & DeVore, I. 1961. The social life of baboons. *Scientific American*, 204(6): 62-71.
- Vessey, S. H. 1973. Night observations of free-ranging rhesus Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 38: 613–620.

- von Hippel, F. A. 1998. Use of sleeping trees by black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*) in the Kakamega Forest, Kenya. *American Journal of Primatology*, 43(3): 281–290.
- Zhang, S. Y. 1995. Sleeping habits of brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in French Guiana. *American Journal of Primatology*, 36: 327–335.