UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

LUCAS PETERNELLI CORRÊA DOS SANTOS

**Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de
macacos-prego: *Sapajus libidinosus* no ecótono
Cerrado/Caatinga e *Sapajus nigritus* na Mata Atlântica**

São Paulo

2015

LUCAS PETERNELLI CORRÊA DOS SANTOS

**Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de
macacos-prego: *Sapajus libidinosus* no ecótono
Cerrado/Caatinga e *Sapajus nigritus* na Mata Atlântica
(Versão original)**

Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo
para a obtenção do título de Doutor em
Psicologia.

Área de Concentração: Psicologia
Experimental – Comportamento Animal.
Orientadora: Profa. Dr. Patrícia Izar

São Paulo
2015

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Santos, Lucas Peternelli Corrêa dos.

Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: *Sapajus libidinosus* em ecótono cerrado/caatinga e *sapajus nigritus* em área de Mata Atlântica. / Lucas Peternelli Corrêa dos Santos; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2015.

1090 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Ecologia nutricional 2. Dieta 3. Primatologia 4. Forrageamento
5. Macaco-prego 6. Nutrição I. Título.

QL751

FOLHA DE APROVAÇÃO

Nome: Lucas Peternelli Corrêa dos Santos

Título: Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: *Sapajus libidinosus* no ecótono Cerrado/Caatinga e *Sapajus nigritus* na Mata Atlântica

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Doutor em Psicologia.

Área de Concentração: Psicologia Experimental – Comportamento Animal.

Dissertação defendida e aprovada em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof.(a)Dr.(a) _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof.(a)Dr.(a) _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof.(a)Dr.(a) _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof.(a)Dr.(a) _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof.(a)Dr.(a) _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

*Ao meu pai, com todo amor e carinho, pelo ombro
sempre amigo e as palavras sempre sábias.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus familiares e amigos por todo o apoio que sempre me deram, e por estarem junto comigo em todos os momentos bons e ruins pelos quais passamos. Pela união que nos constitui e que me dá muito orgulho; e também pelo sacrifício que fizeram que para eu pudesse seguir em busca daquilo em que acredito.

Ao meu pai, Nelson, pelo apoio incondicional em todos os momentos da minha vida. Por me ensinar a ter esperança, nunca desistir de lutar, e de acreditar que tudo vai dar certo. Também por me mostrar desde muito cedo como o mundo funciona, e que não é preciso ter medo do que virá.

À minha mãe, Lúcia, pelo exemplo de coragem e perseverança que até hoje estão presentes na minha mente e no meu coração. Pelo amor com o qual me conduziu nos meus primeiros passos na vida e na profissão. Uma lembrança que o tempo não apagará jamais.

Às minhas irmãs, Tatiane e Cíntia, por todo o amor e carinho. Por estarem do meu lado me apoiando em todos os momentos das nossas vidas.

À Letícia, minha prima, irmã e companheira de tantas aventuras e de tantos sonhos. Por poder contar sempre com você para tudo. Pelo carinho e amor que fazem de nós amigos fiéis e inseparáveis. À Ane e Willian, primos queridos, por compartilharem comigo mais do que um lar, mas também momentos de alegria e de muita cumplicidade; e por poder contar com vocês nas idas e vindas dessa vida seminômade. A todos os tios, tias, primos, primas e avós que foram exemplos de união e carinho, em especial minha avó, Dora, que nos deixou a marca de quem tem a estranha mania de ter fé na vida.

À minha orientadora Dra. Patrícia Izar, por acreditar em mim mesmo quando eu duvidei. Por ser “minha orientadora preferida”. Pela confiança, pelo carinho e principalmente pelos “puxões de orelha” que me fazem crescer como profissional e como pessoa. Obrigado pela orientação sempre precisa e construtiva. Sinto-me muito honrado em ter você como orientadora.

À Fundação de Amparo e Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa (2011/11504-4) e do auxílio (2011/21032-2) que permitiram que esse trabalho fosse realizado.

À Dra. Dorothy Fragaszy e Dra. Elisabetha Visalberghi por toda ajuda e apoio durante a realização deste trabalho, especialmente durante os períodos de coleta de dados na Fazenda Boa Vista.

Ao professor Dr. Arrílton Araújo de Souza e ao Dr. Altay Lino de Souza (o Alta) pelas imprescindíveis sugestões no exame de qualificação.

À Dra. Jéssica Rothman por me receber em seu laboratório e por toda a ajuda com a análise de dados. Também à Dra. Caley Johnson que muito me ajudou nesse período.

Ao professor Dr. Paulo Meirelles por permitir que eu realizasse as análises nutricionais em seu laboratório e à Gisele Setznagl por toda ajuda durante as os longos períodos de análise.

A todos os professores do departamento, Briseida, Vera, Emma, Edu, Miriam, Nicolas e Jerry. Vocês me ensinaram muito mais do que imaginam. Obrigado também a todos os funcionários do Instituto de Psicologia, em especial à Sônia, Wilma e Vinícius.

Ao saudoso, e muito querido, professor Dr. César Ades. Obrigado pelo exemplo de bondade, humildade e amor pela ciência. A lembrança do seu sorriso já é suficiente para nos fazer sorrir também.

À Gisele Zago, por toda a ajuda com as questões “fapespianas” e pelos momentos de alegria e descontração enquanto estávamos às voltas com relatórios e prestações de contas. Obrigado pelo carinho.

Ao amigo Caio Moreira, pela amizade sincera e verdadeira. Pelas divertidas discussões que tivemos sobre qualquer assunto e pelas tantas que ainda teremos. Obrigado por me ensinar a tentar sempre ver as coisas de uma perspectiva diferente.

Aos amigos José Henrique, César, Raphael pela cumplicidade e pela amizade. Vocês são pessoas muito importantes e eu sou muito feliz de tê-los como amigos.

À Mirela Verdugo pela amizade e por sempre me ajudar nas minhas visitas à terra do saci. Por me receber em sua casa e me dar todo o apoio durante o período em que estive em Botucatu.

Aos meus queridos amigos Irene e Marcelo, obrigado por compartilhar comigo as angústias e as alegrias dessa jornada, sempre com uma palavra de carinho e de incentivo. Obrigado por todos os momentos que passamos juntos.

A todos os amigos do laboratório, Vítor, Mari Fogaça, Luiza, Andrés, Renata, Ana Karina, Olívia, Marcos Tokuda, Bia, Rachel, Michele, Tiago, Camila. Obrigado por compartilharem comigo tantos momentos bons durante a realização desta pesquisa. Também às estagiárias Daniele Cardoso e Júlia, que tanto me ajudaram.

Ao Instituto Florestal e ao José Carlos Maia por permitirem que eu realizasse o trabalho no Parque Estadual Carlos Botelho. Obrigado também a todos os funcionários do parque que sempre estiveram dispostos a ajudar, em especial ao Sr. Natanael.

Ao Eraldo Vieira que me ensinou a percorrer os caminhos tortuosos do PECB ainda durante o mestrado; e por ter me ajudado nos momentos em que mais precisei.

A todos os membros da Fundação Ethocebus que me permitiram realizar a coleta de dados na Fazenda Boa Vista.

Aos meus companheiros de campo, Jéssica, Natalie, Leigh Anna, Kellie, Yonat, especialmente ao amigo Alessandro Albani, obrigado pela amizade pelas conversas naquele “pé de serra”.

À minha querida Maria, obrigado por cuidar de mim como uma mãe. Você é uma pessoa muito especial para mim e um exemplo de sabedoria e de coragem. Com você os dias na Boa Vista foram quentes, mas as noites nunca foram solitárias.

Aos meus amigos e assistentes de campo (*fields*), Marcos, Cláudio e Arizomar, muito obrigado por toda a ajuda na coleta de dados. Obrigado também pelas horas de

descontração que fizeram do campo uma experiência ainda mais prazerosa. Muito obrigado também ao Júnior, ao Marcinho, Josimar, e a todo o pessoal da Boa Vista pela amizade e companheirismo. Sinto-me privilegiado por tê-los conhecido e compartilhado com vocês um pedaço da minha história.

Obrigado à Fazenda Boa Vista, onde encontrei uma das coisas mais preciosas que uma pessoa pode ter.

À Noemi, pela paciência, pelo amor e pelo carinho, e também por estar sempre ao meu lado durante a realização deste trabalho. Obrigado por fazer parte da minha.

Obrigado a todos os amigos que estiveram direta ou indiretamente envolvidos com este trabalho. Sempre vou guardar “as recordações das terras onde passei andando pelos sertões e dos amigos que lá deixei...”

“The whole of nature is a conjugation of the verb to eat, in the active and passive...” – William Ralph Inge.

RESUMO

Santos, L. P. C. (2015). *Parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego: Sapajus libidinosus no ecótono Cerrado/Caatinga e Sapajus nigritus na Mata Atlântica*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

A sobrevivência e o sucesso reprodutivo de um indivíduo estão diretamente relacionados à sua capacidade de atender à demanda por nutrientes e energia. Estudos em Ecologia Nutricional, que adotam o Modelo Geométrico para nutrição, evidenciam que, mais do que maximizar a ingestão de energia, os animais procuram regular a ingestão de múltiplos nutrientes de maneira independente, almejando um balanço específico entre esses nutrientes. Neste trabalho, empregamos análises de conteúdo nutricional e o Modelo Geométrico para investigar os parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego (*Sapajus* spp.), em dois biomas distintos: *Sapajus libidinosus*, numa área de ecótono Cerrado/Caatinga, a Fazenda Boa Vista (FBV), no Estado do Piauí; e *Sapajus nigritus*, numa área de Mata Atlântica, o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), no Estado de São Paulo. Estudos anteriores sugeriram que a qualidade e a disponibilidade dos alimentos explorados por *S. libidinosus* no semi-árido são superiores aos dos explorados por *S. nigritus* na Mata Atlântica. Porém, afirmações sobre a qualidade de dieta dependem de investigações sobre o balanço nutricional obtido pelo organismo e quais as estratégias nutricionais adotadas para atingir esse balanço. Assim, os objetivos desta tese foram (1) analisar as estratégias nutricionais de um grupo de *Sapajus libidinosus* na FBV e (2) comparar a qualidade nutricional da dieta dessa população com a da população de *Sapajus nigritus* do PECB. Foram analisadas amostras de 176 itens alimentares. Para estimar o consumo de nutrientes, foram realizados 134 focais contínuos diários em que foram registrados os itens alimentares consumidos pelo indivíduo e a quantidade ingerida. Os macacos da FBV regulam a ingestão de um balanço específico entre energia proteica e energia não proteica (advinda de lipídeos e/ou carboidratos), priorizando a ingestão de energia não proteica quando a disponibilidade desse nutriente nos itens alimentares diminui. Assumindo que o objetivo nutricional de *S. nigritus* é o mesmo de *S. libidinosus*, os resultados confirmaram a hipótese de que a qualidade da dieta na FBV é superior à do PECB, área em que os alimentos dos macacos apresentam menores concentrações de energia não proteica. O Modelo Geométrico para nutrição permitiu rever afirmações feitas em estudos anteriores de que na FBV a sazonalidade dos recursos mais consumidos não é um fator limitante para esses animais. Neste estudo, mostramos que há variações sazonais na qualidade nutricional dos alimentos, o que tem um impacto na ingestão de nutrientes pelos macacos da FBV.

Palavras-chave: Ecologia Nutricional, Dieta, Primatologia, Forrageamento, Macaco-prego; Nutrição

ABSTRACT

Santos, L. P. C. (2015). *Diet nutritional parameters of two populations of capuchin monkeys: Sapajus libidinosus in the ecotone Cerrado/Caatinga and Sapajus nigritus in an Atlantic Forest area*. Doctoral Thesis, Psicologia Institute, University of São Paulo, São Paulo.

The survival and reproductive success of an individual are directly related to its ability to meet the demand for nutrients and energy. Studies in Nutritional Ecology, adopting the Geometric Framework for Nutrition, show that more than maximize energy intake, the animals seek to regulate the intake of multiple nutrients independently, targeting a specific balance between these nutrients. In this study, we used nutritional content analysis and the Geometric Framework to investigate the diet nutritional parameters of two populations of capuchin monkeys (*Sapajus* spp.) in two different biomes: *Sapajus libidinosus* in the ecotone Cerrado/Caatinga, at Fazenda Boa Vista (FBV) in Piauí state; and *Sapajus nigritus* in an Atlantic Forest area, at Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), in São Paulo state. Previous studies suggest that the quality and availability of food exploited by *S. libidinosus* in the semi-arid region are higher than those of the exploited by *S. nigritus* in the Atlantic Forest. However, statements about diet quality depend on investigating the nutrient balance obtained by individuals and which nutrition strategies are adopted to achieve this balance. Therefore, the aims of this thesis were (1) to analyze the nutritional strategies of a group of *Sapajus libidinosus* in the FBV and (2) to compare the nutritional quality of the diet of this population with that of *Sapajus nigritus* in PECB. We analyzed samples of 176 food items eaten by the animals. To estimate nutrient daily intake, we conducted 134 continuous focal follows recording the item consumed and the amount ingested by individuals. The monkeys in FBV regulate the intake of a specific balance between protein energy and non-protein energy (lipids and / or carbohydrates), and prioritize non-protein energy intake when the availability of this nutrient in food items decreases. Assuming that the nutritional goal of *S. nigritus* is the same as *S. libidinosus*, the results confirmed the hypothesis that diet quality in FBV is superior than in PECB, where foods contain lower non-protein energy concentrations. The Geometric Framework allowed to review previous studies claims that in FBV seasonality of resources availability is not a limiting factor for these animals. In this study we have shown seasonal variations in the nutritional quality of foods, which impact nutrient intake by monkeys in FBV.

Keywords: Nutritional Ecology; Diet; Foraging; Primatology; Capuchin monkeys; Nutrition.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1 – À esquerda localização do município de Gilbués, PI. À direita, fotografia da cobertura vegetal na Fazenda Boa Vista.....27

Figura 2 – À esquerda, localização do município de São Miguel Arcanjo, SP. À direita, fotografia da cobertura vegetal do Parque Estadual Carlos Botelho.....28

Figura 3 – (A) Macho adulto da espécie *Sapajus libidinosus* na Fazenda Boa Vista. (B) Jovem da espécie *Sapajus nigritus* no Parque Estadual Carlos Botelho (fotografia: Marcos Tokuda).....29

Figura 4 – (A) Procedimento de pesagem e acondicionamento das amostras. (B) Procedimento de secagem das amostras dos itens alimentares coletados (Fotografias: Noemi Spagnoletti).....31

CAPÍTULO I - Estratégias nutricionais de *Sapajus libidinosus* no ecótono Cerrado/Caatinga: efeitos sexo/etários e sazonais nos objetivos nutricionais

Figura 1.1 – Porcentagem dos diferentes itens alimentares ingeridos pelos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014.....44

Figura 1.2 – Composição da dieta das diferentes categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014 (Legenda: ad= adulto; jov= jovem; Polpa_fru= Polpa de frutos).....46

Figura 1.3 – Consumo médio de macronutrientes em gramas por quilo de massa corporal metabólica para os macacos-prego da FBV nas estações do ano.....47

Figura 1.4 – Consumo médio de macronutrientes por grama de massa corporal metabólica das diferentes categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV (Legenda: ad= adulto; jov= jovem).....47

- Figura 1.5** – Porcentagens de macronutrientes presentes na dieta dos macacos-prego da FBV nas estações chuvosa e seca.....48
- Figura 1.6** – Porcentagens de macronutrientes presentes na dieta dos macacos-prego da FBV das diferentes categorias sexo/etárias (Legenda: ad= adulto; jov= jovem).....49
- Figura 1.7** – Ingestão das diferentes fontes de energia pelos macacos-prego da FBV nas estações chuvosa e seca (Legenda: ENP= energia não proteica; Prot. En.= energia proteica; Carb. En.= energia de carboidratos; Lip. En.= energia de lipídeos).....50
- Figura 1.8** – Ingestão das diferentes fontes de energia pelas categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV (Legenda: Kcal= quilocalorias totais, ENP= energia não proteica, PE= energia proteica, CE= energia de carboidratos, LE= energia de lipídeos; Legenda: ad= adulto; jov= jovem).....51
- Figura 1.9** – Razão EP:ENP ingerida pelos macacos-prego da FBV nas estações seca e chuvosa. Cada ponto representa a quantidade de energia ingerida em um dia de um único indivíduo, totalizando 109 dias de observação.....52
- Figura 1.10** – Ingestão média diária das diferentes categorias sexo/etárias da razão entre calorias proteicas e calorias não proteicas. A área sombreada indica as razões mínima e máxima ingeridas pelos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014. As linhas indicam a razão EP:ENP ingerida por cada categoria sexo/etária.....52
- Figura 1.11** – *Right-angled mixture triangle* (RMT) mostrando a contribuição relativa de carboidratos (PC), lipídeos (PL) e proteínas (PP), para o total diário de energia ingerida pelos macacos-prego da FBV entre as estações seca e chuvosa. PP é o eixo implícito na diagonal. Cada ponto representa uma composição nutricional, por exemplo, o ponto destacado (triângulo amarelo) representa a ingestão proporcional de 0,87 de calorias derivadas de carboidratos, 0,08 de lipídeos e 0,05 de proteínas (segundo o cálculo: $1-0,87-0,08=0,05$) em um dia de observação durante a estação chuvosa. A linha pontilhada representa a regressão linear dos dias observados durante a estação seca ($R^2= 0,7989$), e a linha sólida durante a estação chuvosa ($R^2= 0,8686$).....
- Figura 1.12** – RMT mostrando a diferenças no balanço energético entre os itens alimentares consumidos e o balanço ingerido pelos macacos-prego da FBV. Cada ponto em verde representa um item alimentar e cada ponto em marrom representa a proporção ingerida pelos macacos de energia proveniente de carboidratos

(PC), lipídeos (PL) e proteínas (PP). A linha pontilhada mostra a regressão linear para os itens alimentares e a sólida, para a ingestão.....54

CAPÍTULO II - Qualidade nutricional da dieta vegetal de macacos-prego (*Sapajus spp.*) na Mata Atlântica e no ecótono Cerrado/Caatinga.

Figura 2.1 – Composição centesimal de macronutrientes dos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV e do PECB.....74

Figura 2.2 - Razão Energia Proteica/Energia não proteica (EP:ENP – kcal/grama) dos itens alimentares consumidos na FBV e no PECB.....75

Figura 2.3 – RMT (*Right-angled mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de energia de carboidratos (PC), energia de lipídeos (PL) e energia proteica (PP – linha implícita) para os itens alimentares consumidos na FBV e no PECB. Cada ponto representa um item alimentar. Pode se notar que os itens consumidos pelos animais da FBV possuem maiores proporções de energia carboidratos pela maior concentração de pontos no canto superior esquerdo do gráfico. A diferença na angulação das linhas de regressão mostra que os itens consumidos na FBV contêm maiores proporções de energia proteica. Já a maior concentração de pontos do PECB na parte inferior direita mostra que os itens consumidos nessa área contêm maiores proporções de energia de lipídeos.....75

APÊNDICE 2 – Caracterização nutricional dos itens alimentares consumidos na Fazenda Boa Vista (FBV) e no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

Figura A.1 – Composição centesimal de macronutrientes presentes nos itens alimentares consumidos na FBV.....100

Figura A.2 – Composição centesimal dos macronutrientes presentes nos itens alimentares da FBV entre as estações chuvosa e seca.....

Figura A.3 – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV entre as estações seca e chuvosa.....101

- Figura A.4** – Razão Energia Proteica (EP):Energia não Proteica (ENP) para os itens alimentares consumidos na FBV entre as estações chuvosa e seca.....102
- Figura A.5** – RMT (*Right-angle mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de carboidratos, lipídeos e proteínas (eixo implícito) para o total de energia presente nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV. Cada ponto representa um item alimentar.....102
- Figura A.6** - Orçamento de atividades do grupo “Chicão”. Foram encontradas diferenças significativas entre as categorias sexo/etáras para o tempo investido em comer (Kruskal-Wallis, $t= 12,919$, $p=0,005$) descansar (Kruskal-Wallis, $t= 12,768$, $p=0,005$), forragear (Kruskal-Wallis, $t= 13,949$, $p<0,005$) e socializar (Kruskal-Wallis, $t= 14,050$, $p=0,005$).....103
- Figura A.7** – Composição centesimal de macronutrientes presentes nos itens alimentares consumidos no PECB.....106
- Figura A.8** – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV entre as estações seca e chuvosa.....106
- Figura A.9** – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB entre as estações seca e chuvosa.....107
- Figura A.10** – Razão Energia Proteica(EP) : Energia não Proteica (ENP) para os itens alimentares consumidos na FBV entre as estações chuvosa e seca.....108
- Figura A.11** – RMT (*Right-angle mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de carboidratos, lipídeos e proteínas (eixo implícito) para o total de energia presente nos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB. Cada ponto representa um item alimentar.....108

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1 – Resumo da composição dos grupos, período amostrado e total de itens amostrados.....	32
---	----

CAPÍTULO I - Estratégias nutricionais de *Sapajus libidinosus* no ecótono Cerrado/Caatinga: efeitos sexo/etários e sazonais nos objetivos nutricionais.

Tabela 1.1 – Focais por indivíduo realizados na FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014.....	40
--	----

CAPÍTULO II - Qualidade nutricional da dieta vegetal de macacos-prego (*Sapajus spp.*) na Mata Atlântica e no ecótono Cerrado/Caatinga.

Tabela 2.1 – Principais diferenças encontradas entre a Fazenda Boa Vista (FBV) e o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) em relação à disponibilidade de alimento e ao comportamento dos animais (adaptado de Izar et al., 2012).....	67
--	----

Tabela 2.2 – Comparação do conteúdo de macronutrientes entre as categorias de itens alimentares consumidos na FBV e no PECB.....	73
---	----

Tabela 2.3 – Comparação do conteúdo energético das categorias de item alimentar consumidos pelos animais da FBV e do PECB.....	73
---	----

APÊNDICE 1 – Tabela da composição nutricional das espécies consumidas pelos animais da Fazenda Boa Vista (FBV) e do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).....	95
---	----

APÊNDICE 2 – Caracterização nutricional dos itens alimentares consumidos na Fazenda Boa Vista (FBV) e no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

Tabela A.1 – Composição de macronutrientes das categorias de itens alimentares consumidos pelos animais da FBV.....	97
--	----

Tabela A.2 – Composição energética das categorias dos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV.....	99
---	----

Tabela A.3 – Composição de macronutrientes das categorias de itens alimentares consumidos pelos animais do PECB.....	104
---	-----

Tabela A.4 – Composição energética das categorias dos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB.....	105
--	-----

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL

1 – O estudo da dieta: uma breve revisão.....	19
1.2 – Os nutrientes.....	20
1.3 – Ecologia Nutricional.....	23
2 – MÉTODOS.....	27
2.1 – Áreas de estudo.....	27
2.1.1 – A Fazenda Boa Vista (FBV) – <i>Sapajus libidinosus</i>	27
2.1.2 – O Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) – <i>Sapajus nigrinus</i>	27
2.2 – Sujeitos.....	28
2.2.1 – O gênero <i>Sapajus</i>	28
2.2.2 – Grupos de estudo.....	30
2.3 – Coleta de amostras.....	30
2.4 – Análises laboratoriais.....	32

CAPÍTULO I - Estratégias nutricionais de *Sapajus libidinosus* no ecótono Cerrado/Caatinga: efeitos sexo/etários e sazonais nos objetivos nutricionais.....33

1 – INTRODUÇÃO.....	34
2 – MÉTODOS.....	39
2.1 – Locais de estudo.....	39
2.2 – Sujeitos.....	39
2.3 – Coleta de dados comportamentais.....	39
2.4 – Consumo alimentar.....	40
2.5 – Análise de dados.....	41
3 – RESULTADOS.....	44
3.1 – Composição da dieta – Categorias de itens alimentares.....	44
3.2 – Composição da dieta – Macronutrientes absolutos (g/kg ^{mcm}).....	46
3.3 – Composição da dieta – Porcentagem de Macronutrientes.....	48

3.4 – Energia – Geometria da nutrição.....	49
4 – DISCUSSÃO.....	55
4.1 – Hipótese I: <i>O consumo de nutrientes e o balanço nutricional são diferentes entre as categorias sexo/etárias.....</i>	55
4.2 – Hipóteses II, III, IV e V: <i>Balanço de nutrientes e estratégias nutricionais.....</i>	59
4.3 – Contribuições do Modelo Geométrico para a compreensão da ecologia dos macacos-prego da FBV.....	62
5 – CONCLUSÕES.....	64
 CAPÍTULO II - Qualidade nutricional da dieta vegetal de macacos-prego (<i>Sapajus</i> spp.) na Mata Atlântica e no ecótono Cerrado/Caatinga.....	
1 – INTRODUÇÃO.....	66
2 – MÉTODOS.....	70
2.1 – Locais de estudo.....	70
2.2 – Sujeitos.....	70
2.3 – Coleta de dados.....	70
2.3.1 – Dados comportamentais.....	70
2.3.2 – Coleta de amostras e análises laboratoriais.....	70
2.4 – Análise de dados.....	71
3 – RESULTADOS.....	72
3.1 – Categorias alimentares.....	72
3.2 – Macronutrientes.....	74
3.3 – Energia.....	74
3.4 – Geometria da Nutrição.....	74
4 – DISCUSSÃO.....	77
4.1 – Considerações finais.....	79
5 – CONCLUSÕES.....	81
 CONCLUSÃO GERAL.....	 82

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	84
APÊNDICE 1.....	95
APÊNDICE 2.....	97

INTRODUÇÃO GERAL

1 – O estudo da dieta: uma breve revisão

Quatro anos após a publicação por Charles Darwin de *A Origem das Espécies* (1859), apresentando a Teoria da Seleção Natural, Thomas Huxley publicou, em 1863, *Evidência Sobre o Lugar do Homem na Natureza*. Essas publicações despertaram o interesse da comunidade científica pelos primatas não humanos, especialmente por conta do potencial que esses animais oferecem para entender questões relacionadas à evolução humana (Sussman, 2011). No que se refere à dieta, porém, os estudos de campo com primatas só passaram a ser sistematizados a partir de 1968 (Gartlan & Brain, 1968).

Atualmente, após cinco décadas de pesquisa, é bastante evidente que não se pode responder a praticamente nenhuma questão sobre o comportamento ou a evolução dos primatas - ou de qualquer outro animal - sem antes entender as características da sua dieta. Desse modo, a dieta passou a ocupar uma posição central na pesquisa com primatas. Os nutrientes e a energia obtidos através da alimentação constituem os tecidos do organismo e servem como combustível para seu funcionamento. Por conta disso todos os aspectos da biologia animal estão relacionados à nutrição (Simpson & Raubenheimer, 2012). A energia e os nutrientes são os principais determinantes da sobrevivência e reprodução dos seres vivos, do seu crescimento populacional, dos padrões de atividades e dos ciclos de vida (Raubenheimer, 2010). Alguns estudos apresentam evidências de que a própria evolução da inteligência humana está diretamente relacionada à qualidade da dieta (Leonard et al, 2007).

Por conta do seu impacto direto na saúde pública e na produção de alimento, a nutrição tem sido tradicionalmente considerada domínio das ciências médicas e agrárias (Simpson & Raubenheimer, 2012). Através de parâmetros detalhados de mensuração e experimentação, essas áreas têm feito grandes avanços para a compreensão da nutrição de espécies de interesse econômico, sobretudo quanto ao papel específico que cada nutriente tem na fisiologia desses animais, e também na otimização da produção (por ex. Rodrigues et al., 2007; Navarro et al., 2007; Detmann et al., 2004). Já no campo das ciências biológicas e da natureza, a nutrição normalmente é abordada de uma maneira mais geral (Simpson & Raubenheimer, 2012). São adotadas medidas mais simples, como a maximização de energia

ou de algum nutriente específico, que são analisadas sob uma perspectiva de relações entre custo e benefício oriunda da Teoria do Forrageamento Ótimo (Pyke et al., 1977; Stephens & Krebs, 1986).

O conceito de maximização de energia, e/ou de um nutriente específico, embora seja amplamente utilizado, tem sido criticado por não considerar o papel da interação de múltiplos nutrientes na alimentação (Houston et al., 2011; Simpson et al., 2004). Levando-se em conta que os primatas se alimentam de uma grande variedade de itens com diferentes valores energéticos e nutricionais, torna-se necessário um aprofundamento nos estudos sobre o papel dos nutrientes na sua ecologia, comportamento e evolução. Mais do que considerar a maximização de energia, é preciso desmembrar a contribuição dos diferentes componentes nutricionais da dieta na aquisição de energia, detalhando as relações que os nutrientes têm com o comportamento e a ecologia. Desse modo, será possível avançar na construção e no refinamento de modelos para explicar diferentes fenômenos da vida animal (Simpson et al., 2012; Felton et al., 2009a).

1.2 – Os nutrientes

Os nutrientes contidos nos alimentos, necessários para todos os vertebrados, são divididos em seis categorias: carboidratos, proteínas, lipídeos, minerais, vitaminas e água. Os carboidratos, as proteínas e os lipídeos são chamados de macronutrientes. Os macronutrientes compõem a energia presente nos alimentos e são consumidos em grandes quantidades. Já as vitaminas e minerais são chamados de micronutrientes e, embora presentes em baixas concentrações nos alimentos, são fundamentais para o funcionamento do organismo (Barboza et al., 2009).

Os carboidratos são os açúcares, classificados em monossacarídeos, dissacarídeos e polissacarídeos. Os polissacarídeos são divididos em polissacarídeos de reserva energética (amido) e polissacarídeos estruturais (fibras). As fibras, por sua vez, são classificadas em solúveis e não solúveis (celulose, hemicelulose e lignina) (National Research Council, 2003; Barboza, 2009). A digestão das fibras depende de adaptações no sistema digestivo do animal para a fermentação através da ação de bactérias simbiotes em compartimentos específicos do intestino. No caso dos primatas, essas adaptações são encontradas em algumas espécies folívoras, como bugios (*Alouatta* spp.) e colobíneos (Milton, 1998). Já os primatas predominantemente frugívoros ou onívoros, como os macacos-prego (*Sapajus* spp.), não

possuem essas adaptações e, portanto, apresentam uma capacidade bastante limitada para a digestão das fibras (National Research Council, 2003). Os carboidratos são de rápida absorção e sua principal função é fornecer energia, sendo que cada grama de carboidrato equivale a quatro quilocalorias (Barboza et al., 2009; Lambert, 2011). As principais fontes de carboidratos para os primatas são os frutos, que são ricos em mono e dissacarídeos, e as raízes ricas em amido (National Research Council, 2003).

As proteínas são compostas por aminoácidos, os quais são classificados em essenciais e não essenciais. Os aminoácidos essenciais não são sintetizados pelos vertebrados, a única forma de consegui-los é pela alimentação. Além de fornecer energia (4 kcal/grama), as proteínas são responsáveis pelo crescimento e substituição dos tecidos corporais, de modo que as necessidades proteicas são maiores durante o crescimento e reprodução, sendo que nestas fases, a demanda de proteínas pode aumentar cerca de 30% (Lee, 1987, Oftedal, 1991; Altman, 1998). As principais fontes de proteínas para os primatas são as folhas, invertebrados e os vertebrados (Lambert, 2011). Diversos estudos afirmam que as proteínas são um dos maiores limitantes para diversas populações de animais selvagens, inclusive primatas (Barboza et al., 2009). Alguns autores afirmam que a razão proteína:fibra das folhas é uma boa medida para a qualidade da dieta de primatas folívoros, e preditora de sua abundância e distribuição (Milton, 1979; Champan & Chapman, 2002).

Os lipídeos, compostos pelos ácidos graxos, são os nutrientes de maior concentração de energia, fornecendo mais que o dobro da energia contida nos carboidratos e nas proteínas (9 kcal/grama). Além de fornecer energia, os ácidos graxos têm um importante papel estrutural no organismo, constituindo parte das membranas das células, e também como tecidos de reserva energética. Além disso, são importantes reguladores da produção de hormônios reprodutivos, sendo que o consumo insuficiente pode resultar em problemas de fertilidade (Robbins, 1993, National Research Council, 2003). As principais fontes de lipídeos para os primatas são as sementes, insetos e vertebrados, além da polpa de algumas espécies de frutos (Lambert, 2011).

Os minerais são classificados em macroelementos e microelementos. Os macroelementos são: cálcio, fósforo, magnésio, potássio, sódio, cloro e enxofre. Já os microelementos são: ferro, cobre, manganês, zinco, iodo, selênio, cromo e cobalto. Os minerais possuem uma importante função estrutural, como componentes de diversas moléculas, como o ferro na hemoglobina. Além disso, agem como ativadores hormonais e

enzimáticos, como reguladores da atividade celular e são componentes de fluidos corporais (National Research Council, 2003). O cálcio e o sódio, por exemplo, são especialmente importantes para fêmeas lactantes, e o consumo insuficiente desses nutrientes pode resultar em baixas taxas de crescimento e altas taxas de mortalidade de infantes (Buss & Cooper, 1970; Power et al., 1999). Embora pouco se saiba sobre o papel dos minerais na dieta de primatas, estudos sugerem que algumas populações são limitadas pela sua disponibilidade. Por exemplo, Oates (1978) sugere que a alta densidade de *Colobus guereza* em áreas alagadas no Parque Nacional de Kibale ocorre por conta do alto teor de sódio presente nas plantas dessas regiões. As principais fontes de minerais para os primatas são as folhas e galhos, mas o consumo de solo (geofagia) também foi relatado para algumas espécies (Krishnamani & Mahaney, 2000).

As vitaminas são classificadas em hidrossolúveis (B e C) e lipossolúveis (A, D, E, K). Apesar de essenciais para o funcionamento do corpo, sabe-se muito pouco sobre sua distribuição na dieta dos primatas. A vitamina B12 pode ser encontrada em insetos e vertebrados (Milton, 1999). Já as vitaminas E, K e as do complexo B podem ser encontradas nas sementes e nas folhas, enquanto A e C são encontradas nas folhas e na polpa dos frutos (Waterman, 1984, Lambert, 2011).

Com raras exceções, todos esses nutrientes são obtidos em “pacotes” com diferentes concentrações de cada um deles, que são os alimentos. Tanto déficits, quanto excessos, na ingestão de alguns nutrientes, podem surtir efeitos deletérios ao organismo. Por exemplo, a ingestão excessiva de proteínas está relacionada à perda das funções renais (Burek et al., 1998) e à perda de cálcio em humanos e primatas (National Research Council, 2003). Já a deficiência de cálcio pode retardar o crescimento além de causar problemas ósseos como a osteoporose (National Research Council, 2003). Isso representa um dilema para o forrageador, já que, ao buscar determinado nutriente em um item alimentar, ele pode acabar ingerindo outros nutrientes em excesso. Isso é ainda mais problemático para espécies generalistas como muitos primatas, que possuem uma dieta composta por diversos itens alimentares com diferentes concentrações de nutrientes (Garber, 1987). Desse modo, hipotetiza-se que a seleção natural tenha atuado sobre mecanismos reguladores para a ingestão desses nutrientes e que esses efeitos sejam levados em conta nas escolhas alimentares dos animais. Sendo assim, adotar uma única medida nutricional (por ex. maximização de energia) nem sempre é a melhor abordagem metodológica, tendo em vista

a complexidade de nutrientes que compõem a dieta e o papel de cada um deles tem de garantir a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos (Simpson & Raubenheimer, 2012; Simpson & Raubenheimer, 2009; Felton et al., 2009a).

1.3 – Ecologia Nutricional

A Ecologia Nutricional é uma disciplina que tem por objetivo analisar as interações entre os organismos e o ambiente através da nutrição (Raubenheimer et al., 2009; Lambert, 2011; Milton, 2006). No caso dos primatas, essa área de pesquisa busca compreender como os nutrientes estão envolvidos nas características de distribuição e abundância de espécies, seus ciclos de vida e seu comportamento social (Rothman et al., 2012).

Esse tipo de estudo pode fornecer pistas importantes para responder a diversas questões em primatologia. Por exemplo, num estudo sobre a formação de hierarquia e competição por alimento entre fêmeas de *Lophocebus albigena*, Chancellor & Isbell (2009) verificaram que, dentre todos os recursos alimentares, cascas de árvores geraram a maior frequência de interações agonísticas entre os animais do que os frutos, que são tradicionalmente vistos como recursos que geram competição por alimento. No entanto, isso ocorre porque os galhos são ricos em sódio, um micronutriente raro nos demais itens alimentares consumidos por esses animais, inclusive os frutos pelos quais se esperava haver maior competição (Rothman et al., 2012; Chancellor & Isbell, 2009; Rode et al., 2003).

Já Ganzhorn e colaboradores (2009), num estudo tentando entender por que primatas neotropicais apresentam elevado grau de frugivoria, enquanto os de Madagascar são essencialmente folívoros, constataram que os frutos neotropicais possuem maiores concentrações de proteínas quando comparado aos frutos de Madagascar. Os autores sugerem que, ao longo da evolução, essa característica contribuiu para a maior incidência de folivoria entre os primatas de Madagascar, já que os frutos ofertados naquela região não seriam suficientes para atender as necessidades proteicas dos animais.

Estudos recentes em Ecologia Nutricional têm mostrado evidências de que, mais do que maximizar a ingestão de energia, os animais são capazes de regular a ingestão de múltiplos nutrientes de maneira independente e, além disso, buscam atingir a ingestão de um balanço específico entre esses nutrientes (Raubenheimer & Simpson, 1997; Simpson et al., 2004; Mayntz et al., 2005; Felton et al., 2009b; Rothman et al., 2011; Johnson et al., 2013). Para isso, esses estudos têm adotado um modelo de análise mais abrangente e mais

“explícito” em relação à composição nutricional, chamado Modelo Geométrico para Nutrição (*Geometrical Framework for Nutrition*).

O Modelo Geométrico para Nutrição, proposto por Raubenheimer & Simpson (1993), visa a analisar a interação entre os diferentes nutrientes que compõem a dieta no comportamento alimentar. O modelo parte do princípio de que os animais necessitam consumir múltiplos nutrientes em diferentes quantidades e balanço; não atingir esse balanço, seja ingerindo quantidades excessivas, ou insuficientes, de determinados nutrientes, pode ter efeitos deletérios no fitness do indivíduo. Na prática, esse modelo propõe representar graficamente as variáveis consideradas relevantes (geralmente nutrientes) dentro de um espaço geométrico multidimensional, através do qual é possível visualizar as estratégias nutricionais dos animais. Esse espaço nutricional é composto por dois ou mais eixos que representam um parâmetro nutricional que, por hipótese do pesquisador, pode ter alguma influência sobre o comportamento alimentar observado nos indivíduos, por exemplo, energia proteica e energia não proteica (carboidrato + lipídeo) (Raubenheimer & Simpson, 2012).

O uso desse modelo tem gerado importantes *insights* no estudo dos mais variados taxa, permitindo uma melhor compreensão de diversos fenômenos relacionados ao comportamento alimentar, como, por exemplo, a relação entre restrição calórica e longevidade (Massoro, 2005; Sinclair, 2005). Existem evidências bem documentadas em diversas espécies de animais, incluindo primatas, de que determinados níveis de restrição calórica podem prolongar a vida dos indivíduos e diminuir a susceptibilidade a doenças (por ex. Colman e al., 2009). Utilizando o modelo geométrico, Lee e colaboradores (2008) testaram essa suposição em um estudo com *Drosophilas*. Os pesquisadores verificaram que esse efeito não é necessariamente atribuído à restrição calórica, mas na verdade varia de acordo com a razão entre proteínas e carboidratos consumidos pelos animais. O tempo de vida das moscas foi mais longo ao se alimentaram de proteínas e carboidratos em uma razão de 1:16, sendo que o tempo de vida diminuiu progressivamente quando essa razão se aproximava de zero.

Apesar dos recentes avanços no estudo da ecologia nutricional dos primatas, os dados ainda são escassos e inconclusivos (mas veja Milton, 1979; Milton, 1998; Champan et al, 2004; Chapman et al., 2003). Isso ocorre, principalmente, por conta das dificuldades na obtenção de dados mais precisos sobre o consumo alimentar (Nakagawa, 2009; Rothman et

al., 2011). A maneira ideal de medir a ingestão diária de nutrientes é a observação contínua pelo maior tempo possível (de preferência o dia todo) de um mesmo indivíduo (Felton et al., 2009a, Rothman et al., 2011), o que é particularmente difícil em se tratando de primatas de vida livre. Além disso, são necessárias informações detalhadas sobre o conteúdo nutricional dos itens alimentares consumidos, que são obtidas através de análises químicas de um considerável volume de amostras; o que envolve questões logísticas para o armazenamento e transporte do campo para o laboratório (Chivers, 1998; Nakagawa, 2009; Rothman et al., 2011).

Neste trabalho utilizamos análises de conteúdo nutricional e o Modelo Geométrico para investigar os parâmetros nutricionais da dieta de duas populações de macacos-prego (*Sapajus* spp.) em dois biomas bastante distintos: *Sapajus libidinosus*, numa área de ecótono Cerrado/Caatinga localizada na Fazenda Boa Vista (FBV), no município de Gilbués, sudeste do Piauí; e *Sapajus nigritus*, numa área de Mata Atlântica localizada no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), que fica no município de São Miguel Arcanjo, sudeste de São Paulo.

Estudos comparativos prévios realizados nessas duas áreas sugerem que, ao contrário do que se imaginava, a qualidade e a disponibilidade dos alimentos explorados por *S. libidinosus* no semi-árido são superiores aos explorados por *S. nigritus* na Mata Atlântica (Izar et al., 2012). *S. nigritus* apresenta um grau mais elevado de folivoria, ingerindo a base da roseta de bromélias e meristema apical de palmeiras, que são itens relativamente pobres em nutrientes, em períodos de baixa disponibilidade de frutos (Taira, 2007); enquanto *S. libidinosus* alimenta-se majoritariamente de frutos, incluindo de muitas espécies de palmeiras (Verderane et al, 2013). Tem sido sugerido que as diferenças na dieta são relacionadas às diferenças observadas no sistema social entre as populações (Izar et al., 2012). Embora as diferenças na disponibilidade e nos tipos de alimentos consumidos pelos macacos-prego nas duas áreas sejam bem documentadas, pouco se sabe sobre as diferenças das características nutricionais dos alimentos explorados. Como já evidenciado anteriormente, para melhor compreender as diferenças na qualidade da dieta entre essas duas populações é necessário investigar o que representa uma dieta de qualidade para esses animais, ou seja, quais são os seus objetivos nutricionais em relação ao balanço nutricional ingerido, e quais as estratégias nutricionais adotadas.

Assim, o objetivo desta tese foi analisar (1) as estratégias nutricionais de um grupo de *Sapajus libidinosus* no semi-árido em uma área de transição Cerrado-Caatinga, e (2)

comparar a qualidade nutricional da dieta dessa população com a de uma população de *Sapajus nigritus* em uma área de Mata Atlântica, no sudeste de São Paulo. No Capítulo I apresentamos um panorama do consumo nutricional do grupo de *S. libidinosus*, investigando diferenças sexo/etárias e sazonais na ingestão e no balanço de nutrientes, buscando definir os padrões de consumo desses animais. A partir disso, no Capítulo II comparamos a qualidade nutricional das diferentes categorias alimentares (frutos, folhas, sementes, etc.) consumidas pelos animais nas duas áreas.

Esta pesquisa pode fornecer contribuições para o estudo da ecologia comportamental e para um melhor entendimento da ecologia nutricional de primatas em geral. Compreender as necessidades nutricionais e os itens alimentares mais importantes na dieta, não só de primatas, mas de outros animais, é fundamental para o entendimento da sua abundância e distribuição nos mais diversos ecossistemas. O gênero *Sapajus* é particularmente interessante para a realização desses estudos por apresentar uma ampla distribuição geográfica, ocupando diversos ecossistemas, graças à sua alta adaptabilidade e plasticidade comportamental (Mittermier & Coimbra-Filho, 1982; Brown & Colillas, 1983; Fragaszy *et al.* 1990), além de dieta onívora que inclui polpa de frutos maduros, folhas, brotos, seiva, sementes, néctar, ovos, invertebrados e pequenos vertebrados, como aves e roedores (Ferreira *et al.*, 2002; Izar, 2004; Janson, 1990; Resende *et al.*, 2003).

2 – MÉTODOS

2.1 – Áreas de estudo

2.1.1 – A Fazenda Boa Vista (FBV) – *Sapajus libidinosus*

A Fazenda Boa Vista (FBV) é uma área de ecótono Cerrado/Caatinga, com cerca de 1.250 ha, localizada entre as coordenadas 9° 49' 55" S e 45° 20' 38" W, no município de Gilbués, sudeste do Piauí. A vegetação é heterogênea, com o predomínio de árvores e arbustos de médio porte (por ex. sapucaia: *Eschweilera nana*, pequi: *Caryocar brasiliense* e jatobá: *Hymenaea courbari*), com abundância de palmeiras rasteiras, além de forrageiras exóticas (Visalberghi et al., 2007) (Figura 1).

Figura 1 – À esquerda localização do município de Gilbués, PI. À direita, fotografia da cobertura vegetal na Fazenda Boa Vista.

O regime de chuvas no local é de marcada sazonalidade e claro déficit hídrico, sendo possível definir duas estações bem distintas: uma estação seca (de maio a setembro, com precipitação média de 10 mm) e uma estação chuvosa (de outubro a abril, com precipitação média de 155 mm). A temperatura média durante a estação seca é de 26,7°C (máxima de 33,6°C e mínima de 20,4°C) e 27,5°C durante a estação chuvosa (máxima de 27,5°C e mínima de 22,4°C) (Verderane, 2010).

2.1.2 – O Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) – *Sapajus nigrurus*

O Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) é uma área de 380 Km² localizada na Serra de Paranapiacaba, entre as coordenadas 24°00' a 24°15' Sul e 47°45' a 48°10' Oeste, que, juntamente com outros parques, forma um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica

contínua, totalizando mais de 1.200 Km² de área protegida. A cobertura vegetal do PECB é formada por “Floresta Latifoliada Pluvial Tropical” (Negreiros *et al.*, 1995), sendo em sua maior parte representada por floresta não perturbada, porém, com alguns trechos pequenos de vegetação secundária (Instituto Florestal, 2008) (Figura 2).

Figura 2 – À esquerda, localização do município de São Miguel Arcanjo, SP. À direita, fotografia da cobertura vegetal do Parque Estadual Carlos Botelho.

A disponibilidade de frutos ao longo do ano segue o perfil de distribuição de chuvas, com tendência a maior abundância entre os meses de setembro e março (Izar, 2004; Izar et al, 2012). A temperatura média é de 22°C nos meses quentes e de 15°C durante os meses frios, com uma média anual de 19°C. O diagrama climático revela a ausência de déficit hídrico com altos níveis de precipitação entre os meses de setembro e março (Santos, 2010).

2.2 – Sujeitos

2.2.1 – O gênero *Sapajus*

Anteriormente, os macacos-prego e caiararas compunham um único gênero, *Cebus*. Atualmente, de acordo com recentes revisões na taxonomia (Lynch Alfaro et al., 2012a; Lynch Alfaro, Silva Jr & Rylands, 2012b; Silva Jr, 2001), as espécies de macacos-prego foram agrupadas em um novo gênero, *Sapajus*, e as espécies de caiararas mantidas no gênero *Cebus*. Os macacos do gênero *Sapajus* são caracterizados pela presença de tufos na cabeça e uma anatomia corporal mais robusta, sendo estas as principais características anatômicas que os diferenciam do gênero *Cebus* (Lynch Alfaro et al., 2012b; Silva Jr, 2001). O gênero *Sapajus* apresenta uma ampla distribuição geográfica, estendendo-se por toda a região Neotropical (Fragaszy et al., 2004) e é encontrado em praticamente em todo território

brasileiro, nos países da região amazônica, Bolívia, sul do Paraguai e noroeste da Argentina. O gênero *Sapajus* é composto por oito espécies (Oliveira & Langguth, 2006; Silva Jr, 2001): *S. apella*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosus*, *S. nigritus*, *S. xanthosternus*, *S. robustus*, *S. cay* e *S. flavius*.

S. nigritus ocorre em áreas de Mata Atlântica das regiões sul e sudeste do Brasil e no noroeste da Argentina. São macacos caracterizados pela cor marrom bem escura, com a face branca contrastando com o restante do corpo, e tufo bem evidentes (Rylands *et al*, 2005; Fragaszy *et al*, 2004). *S. libidinosus* (na FBV) ocorre nos estados do nordeste brasileiro (Bahia, Sergipe, Piauí, Pernambuco, Rio Grande do Norte, Ceará, Maranhão), e também em Minas Gerais, no Pantanal Mato-Grossense e em países fronteiriços: Paraguai, Bolívia e Peru. São macacos caracterizados pela pelagem de cor marrom clara, com tufo de pelos mais escuros na cabeça (Rylands *et al.*, 2005) (Figura 3).

Os macacos do gênero *Sapajus* são essencialmente frugívoro-insetívoros, porém podem ser considerados generalistas e apresentam grande flexibilidade em seus hábitos alimentares, consumindo os mais diversos itens, tais como folhas, frutos, sementes e raízes (Fragaszy *et al.*, 2004). Além disso, devido à sua grande habilidade manipulativa, são capazes de explorar recursos alimentares que requerem complexas técnicas extrativas, por exemplo, cerne de palmeiras em *S. nigritus*, ou o uso de ferramentas em *S. libidinosus* (Fragaszy *et al.*, 2004; Taira, 2007).

Figura 3 – (A) Macho adulto da espécie *Sapajus libidinosus* na Fazenda Boa Vista. (B) Jovem da espécie *Sapajus nigritus* no Parque Estadual Carlos Botelho (fotografia: Marcos Tokuda).

2.2.2 – Grupos de estudo

Na FBV, foram acompanhados dois grupos de *S. libidinosus* já habituados à presença de observadores, cujos indivíduos eram reconhecidos individualmente. O grupo denominado “Chicão” era composto por 23 indivíduos, sendo 3 machos adultos, 5 fêmeas adultas, 6 juvenis machos, 4 juvenis fêmeas, 3 infantes machos e 2 infantes fêmeas, sendo que 4 dos infantes nasceram durante o período de coleta. O grupo denominado “Zangado” era composto por 11 indivíduos, sendo 2 machos adultos, 3 fêmeas adultas, 4 jovens machos, 1 juvenil fêmea e 1 infante fêmea. Na FBV foi empreendido um esforço de campo de cerca de 3.300 horas, divididos entre coleta de dados comportamentais e de amostras, que resultou em cerca de 2.800 horas de observação dos grupos com rendimento de 86%.

No PECB, foram acompanhados três grupos de *S. nigritus*, porém, dois deles não eram completamente habituados à presença de observadores e apenas alguns indivíduos eram reconhecidos individualmente. O grupo denominado “Pitoco” era composto por 13 a 16 indivíduos, sendo 3 machos adultos, 4-5 fêmeas adultas, 5-7 juvenis e 1 infante. Esse grupo era reconhecido pela presença de duas fêmeas sem cauda. O grupo denominado “Índio” era composto por 2-3 machos adultos, 3-5 fêmeas adultas, 4-5 jovens. O grupo denominado “Pitoco 2” era composto por 2-3 machos adultos, 4-5 fêmeas adultas, 6-7 jovens e 1 infante. No PECB foi empreendido um esforço de campo de cerca de 800 horas entre coleta de dados comportamentais e coleta de amostras, que resultou em cerca de 150 horas de contato com os animais (rendimento 19%).

2.3 – Coleta de Amostras

A coleta de dados no PECB ocorreu de julho de 2011 a maio de 2012, e entre setembro de 2013 e fevereiro de 2014. Na FBV, a coleta ocorreu entre setembro de 2012 e março de 2014. No total, foram analisadas 169 amostras de 69 espécies vegetais consumidas pelos macacos-prego nas duas áreas, sendo 39 para a FBV e 30 para o PECB. Na FBV foram coletados ainda 6 espécies de invertebrados e 1 de vertebrado (APÊNDICE 1). Em ambas as áreas, foram coletadas apenas as partes ingeridas dos itens alimentares mais frequentemente consumidos pelos animais tanto na estação chuvosa, quanto na estação seca durante o período de observação (por ex. polpa de frutos, sementes, base da roseta de bromélias, etc.). No PECB também foram coletadas amostras de itens alimentares consumidos pelos animais durante o estudo, além de itens já reconhecidos como parte da

sua dieta em estudos prévios realizados na área. Sempre que possível, as amostras foram coletadas da mesma fonte visitada pelos grupos, e no mesmo período quinzenal em que os itens foram consumidos para evitar vieses em relação à maturação dos frutos. No caso dos itens já reconhecidos como parte da dieta dos animais do PECB, foram coletados apenas os itens maduros, sendo que a maturação foi estimada com base em características como a coloração e a consistência dos itens. Preferencialmente, foram coletadas amostras de múltiplas fontes de cada item alimentar, ou seja, de mais de uma árvore de cada espécie, sempre dentro da área de uso dos animais para anular efeitos de variação intraespecífica no conteúdo nutricional de cada espécie.

As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas até a base de pesquisa de cada área, onde foram pesadas e desidratadas por 48 horas em uma estufa a 55°C, seguindo os procedimentos recomendados por Rothman e colaboradores (2012). Após a desidratação, as amostras foram novamente pesadas para calcular o volume de água perdido subtraindo o peso inicial do peso final (Figura 4).

Figura 4 – (A) Procedimento de pesagem e acondicionamento das amostras. (B) Procedimento de secagem das amostras dos itens alimentares coletados (Fotografias: Noemi Spagnoletti).

Tabela 1 – Resumo da composição dos grupos, período amostrado e total de itens amostrados.

Área	Grupo	Composição	Período amostrado	Total itens
FBV	- Chicão	3 MA, 5 FA, 10 J, 5 I	Setembro 2012 – Março 2014	39
	- Zangado	2 MA, 3 FA, 5 J, 1 I		
PECB	- Pitoco	3 MA, 4-5 FA, 5-7 J, 1I	Julho 2011 – Maio 2012	30
	- Índio	2-3 MA, 3-5 FA, 4-5 J	Setembro 2013 – Fevereiro 2014	
	- Pitoco 2	2-3 MA, 4-5 FA, 6-7 J, 1 I		

Legenda: MA= macho adulto, FA= fêmea adulta, J= jovem, I= infante.

2.4 – Análises laboratoriais

A análise da composição centesimal de macronutrientes dos itens alimentares coletados foi feita no Laboratório de Bromatologia da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da UNESP – Botucatu, sob supervisão do professor Paulo Meirelles.

Para determinação das porcentagens de Matéria Seca (MS), Proteína Bruta (PB), Extrato Etéreo (EE - lipídeos), Fibra Bruta (FB) e Matéria Mineral (MM) foi adotado o método de Weende (AOAC, 1997). Para o cálculo da proteína bruta, foi utilizado um fator de 6,25. As frações de Fibra em Detergente Neutro (FDN) e Fibra em Detergente Ácido (FDA) foram determinadas através do método de Van Soest (1963). As porcentagens de Carboidratos Totais (CT) foram calculadas a partir da fórmula: $CT = 100 - (\%PB + \%EE + \%FB + \%MM)$ (Sniffen et al., 1992). As porcentagens de Carboidratos Não Estruturais (CNE) foram calculadas a partir da fórmula: $CNE = 100 - (\%PB + \%EE + \%FB + \%MM + FDN)$ (Conklin-Brittain et al., 1998). A Energia Bruta (kcal/grama) foi calculada a partir de fatores de conversão padrão de 4kcal/g para PB, CT e CNE, e 9kcal/g para EE. A descrição detalhada dos procedimentos laboratoriais pode ser encontrada em AOAC (1990) e em Rodrigues (2010).

Capítulo I

**Estratégias nutricionais de *Sapajus libidinosus* no ecótono
Cerrado/Caatinga: efeitos sexo/etários e sazonais nos
objetivos nutricionais**

1 – INTRODUÇÃO

A sobrevivência e o sucesso reprodutivo de um indivíduo estão diretamente relacionados à sua capacidade de atender à demanda por nutrientes e energia, que são obtidos através dos alimentos. Os alimentos consumidos pelos primatas normalmente sofrem flutuações sazonais na oferta, distribuição e na qualidade nutricional (Garber, 1989; Jaman et al., 2010). Esses fatores afetam diversas características das populações animais, tais como densidade e distribuição (Raichlen et al., 2011; Chapmann et al., 2004), taxas de mortalidade (Gogarten et al., 2012), uso do espaço (Overdorff, 1993; Presotto & Izar, 2010), crescimento (Altmann, 1998; Ganzhorn et al., 2002), além de sua socialidade (Sterck et al., 1997; Isbell, 1991, Wranghan, 1980) e padrões de atividades (Ménard et al., 2013, Hanya, 2004).

Com a variação espaço/temporal na quantidade e na qualidade dos alimentos ofertados, os primatas podem ajustar sua dieta e o tempo dedicado à alimentação para atender às suas necessidades nutricionais (Rothman et al., 2008). Essa demanda varia de acordo com fatores como a espécie, tamanho e peso corporal, padrões de atividades, custos de termorregulação (Hanya, 2004), sistema digestivo (Milton, 1998), idade e estado reprodutivo dos indivíduos (Altman, 1998). Por exemplo, Lee (1997) afirma que a demanda por proteínas durante períodos de gravidez e lactação pode aumentar em até 30%. A demanda por proteínas também é maior durante períodos de crescimento dos indivíduos (National Research Council, 2003; Barboza et al., 2009).

Como abordado na Introdução geral, um crescente número de estudos em Ecologia Nutricional, utilizando o Modelo Geométrico, tem demonstrado que diversas espécies de animais, inclusive primatas (Felton et al., 2009b; Felton et al., 2009c; Rothman, et al., 2011; Johnson et al., 2013), procuram ingerir parâmetros específicos em relação ao balanço de nutrientes. Essas características determinam a escolha do alimento e a quantidade ingerida de cada item alimentar, consequentemente afetando muitos dos aspectos da vida dos animais relacionados à alimentação (revisado em Simpson & Raubenheimer, 2012). A regulação da ingestão desses parâmetros nutricionais específicos é chamada de “objetivos, ou alvos nutricionais” (Felton et al., 2009a).

Quando variações sazonais na disponibilidade e na qualidade nutricional dos alimentos ofertados impedem que esse balanço seja atingido, os animais podem adotar

diferentes estratégias nutricionais, priorizando a ingestão mínima de determinados nutrientes, mesmo que para isso o indivíduo tenha que ingerir quantidades variáveis de outros. Por exemplo, utilizando o Modelo Geométrico, Felton e colaboradores (2009b) verificaram que macacos aranha (*Ateles chamek*) priorizam a ingestão de proteínas porque os animais ingeriram quantidades constantes desse nutriente, enquanto a ingestão de Carboidratos e Lipídeos variou ao longo dos dias, em função dos itens alimentares consumidos.

Já Rothman e colaboradores (2011), utilizando a mesma abordagem, encontraram estratégias opostas em gorilas (*Gorilla beringei*): os animais priorizam a ingestão de energia de carboidratos e lipídeos, ingerindo diariamente maiores quantidades de energia proteica durante períodos de escassez de frutos e abundância de folhas, para atingir ingestões constantes de carboidratos e lipídeos. Esses resultados são instigantes, pois, por conta da elevada concentração de proteínas nas folhas, diversos estudos sugerem que a dieta de primatas folívoros é caracterizada pela priorização de proteínas (Milton, 1979; Rogers et al., 1990; Chapman & Chapman, 2002; Chapman et al., 2004; Ganas et al., 2008). Sendo assim, considerando que os gorilas apresentam elevado grau de folivoria, era de se esperar que esses animais priorizassem o consumo de proteínas, porém, foi encontrado o contrário.

Esses estudos mostram a importância de analisar a ingestão de nutrientes sob uma perspectiva mais abrangente que considere o papel da interação entre eles no consumo alimentar dos animais. Nesse sentido, o Modelo Geométrico é uma importante ferramenta para realizar esse tipo de estudo, e sua aplicação em estudos com primatas permite compreender melhor as prioridades nutricionais dos animais, e como isso afeta sua dieta e seu comportamento (Simpson & Raubenheimer, 2012; Raubenheimer et al., 2014).

Os objetivos deste capítulo foram estimar o consumo nutricional de uma população de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em uma área de ecótono Cerrado/Caatinga, e utilizar o Modelo Geométrico para investigar as estratégias nutricionais adotadas pelos animais, analisando a contribuição de proteínas, carboidratos e lipídeos para o total de energia ingerida pelos indivíduos, e considerando efeitos da estação do ano e das categorias sexo/etárias.

Estudos prévios realizados nessa área sugerem que, apesar do regime sazonal de chuvas, com déficit hídrico durante a estação seca, não há sazonalidade na oferta de frutos (Izar et al., 2012; Verderane, 2010). No entanto, esses estudos também verificaram que os

animais dedicam mais tempo ao consumo de frutos na estação chuvosa e mais tempo ao consumo de sementes na estação seca. Também foram encontrados efeitos de sexo e idade no tempo dedicado ao consumo dos diferentes itens alimentares: de modo geral, os adultos dedicam mais tempo ao consumo de frutos e endosperma (cocos) do que os juvenis, sendo que estes consomem mais invertebrados (Verderane, 2010). Contudo, não se sabe se as diferenças entre estações e entre indivíduos de diferentes categorias sexo/etárias, no tempo dedicado ao consumo dos itens alimentares, representam diferenças no consumo real de alimento (gramas), no consumo de nutrientes, e também no balanço nutricional ingerido pelos animais.

Variações temporais na disponibilidade de nutrientes e no consumo de diferentes itens alimentares não necessariamente correspondem a variações no consumo nutricional e nem no balanço dos nutrientes, uma vez que os animais podem ingerir diferentes quantidades de diferentes itens para manter a ingestão do mesmo balanço de nutrientes (Irwin et al., 2014). Diante disso, neste capítulo buscamos responder se: (1) existem diferenças entre as estações seca e chuvosa no consumo de nutrientes; (2) existem diferenças entre as categorias sexo/etárias no consumo de nutrientes; (3) a dieta dos animais é caracterizada por um balanço específico de nutrientes; (4) existe interação entre as variáveis “estação” e “categoria sexo/etária” no balanço de nutrientes ingerido pelos animais; e (5) qual a estratégia nutricional adotada por eles.

Para isso foram medidas as diferenças entre estações e entre as categorias sexo/etárias nas seguintes variáveis: (a) porcentagem do peso total ingerido de cada categoria de item alimentar (polpa de frutos, folhas, sementes, flores, raízes, vertebrados e invertebrados); (b) total ingerido de macronutrientes (proteína, carboidrato, lipídeo, fibras e minerais) em gramas/quilo de massa corporal metabólica (g/kg^{mcm}); (c) porcentagem de proteínas, carboidratos não estruturais, lipídeos, fibras e minerais do total de macronutrientes ingeridos; (d) contribuição energética de proteínas, carboidratos não estruturais e lipídeos para o total de quilocalorias ingeridas por quilo de massa corporal metabólica ($\text{kcal/kg}^{\text{mcm}}$); (e) contribuição de energia proteica (EP) e energia não proteica (ENP = energia de carboidratos não estruturais e energia lipídeos) para o total de quilocalorias ingeridas ($\text{kcal/kg}^{\text{mcm}}$); (f) contribuição proporcional de quilocalorias de proteínas (PP), carboidratos (PC) e lipídeos (PL) para o total de energia ingerido.

A partir dessas medidas, foram testadas as seguintes hipóteses:

I – O consumo de nutrientes e o balanço nutricional são diferentes entre as categorias sexo/etárias.

Por esta hipótese, devido aos diferentes custos associados ao crescimento e à reprodução, esperávamos encontrar diferenças entre as categorias sexo/etárias no consumo absoluto e no balanço nutricional ingerido pelos animais, principalmente em relação à ingestão de proteínas.

II – Os animais da Fazenda Boa Vista (FBV) são capazes de regular a ingestão de um balanço específico de macronutrientes.

Por esta hipótese, esperávamos encontrar um padrão na ingestão do balanço de EP e ENP ao longo dos dias, com valores significativos de R^2 mostrando a força da correlação entre essas duas fontes de energia. Esperávamos ainda, encontrar diferenças sexo/etárias relacionadas às diferentes demandas nutricionais de cada categoria.

III – Os animais da FBV priorizam a ingestão de proteínas.

Por esta hipótese, esperávamos que, diante de diferenças sazonais no consumo nutricional, os animais mantenham a ingestão constante de EP e da proporção de energia derivada de proteínas, enquanto que as ingestões de ENP e das proporções de energia derivada de carboidratos e lipídeos variem ao longo dos dias. Não esperávamos encontrar diferenças sexo/etárias nas estratégias nutricionais por entender que diferenças sazonais no balanço de nutrientes dos itens alimentares afetam todas as categorias.

IV – Os animais da FBV priorizam a ingestão de carboidratos e lipídeos.

Se essa hipótese fosse verdadeira esperávamos que, diante de diferenças sazonais no consumo nutricional, os animais mantivessem a ingestão constante de ENP e das proporções de energia derivada de carboidratos e lipídeos, enquanto que as ingestões de EP e da proporção de energia derivada de proteínas variariam ao longo dos dias. Não esperávamos encontrar diferenças sexo/etárias nas estratégias nutricionais por entender que diferenças sazonais no balanço de nutrientes dos itens alimentares afetam todas as categorias.

V – Os animais da FBV priorizam a ingestão balanceada de proteínas, carboidratos e lipídeos.

Como alternativa às hipóteses II e III, se essa hipótese fosse verdadeira, não seriam encontradas diferenças sazonais no consumo das diferentes fontes de energia (proteínas, carboidratos e lipídeos), sendo que o balanço entre os nutrientes seria constante ao longo dos dias. Também não esperávamos encontrar diferenças sexo/etárias nas estratégias nutricionais por entender que diferenças sazonais no balanço de nutrientes dos itens alimentares afetam todas as categorias.

2 – MÉTODOS

2.1 – Locais de Estudo

Este estudo foi feito na Fazenda Boa Vista (FBV), cuja descrição foi apresentada na Introdução Geral (parágrafo 1, pp. 27).

2.2 – Sujeitos

Este estudo foi feito com o grupo Chicão, cuja composição foi descrita na Introdução Geral (parágrafo 1, pp. 30).

2.3 – Coleta de dados comportamentais

Os dados comportamentais e da dieta foram coletados mensalmente (10 – 15 dias por mês) entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014 com o auxílio de dois assistentes de campo previamente treinados pelo pesquisador, até concordância de 90%. A coleta de dados foi realizada pelo método “animal focal” (Altmann, 1974). Os registros foram realizados com o auxílio do software “Noldus Observer 11” instalados em computadores de mão (PSION Workabout PRO).

Foram conduzidos focais contínuos de dias inteiros (do amanhecer ao por do sol) com um único indivíduo por dia. Em cada rodada de coleta, ao início do primeiro contato com o grupo, era escolhido um indivíduo representante de uma categoria sexo/etária (macho adulto, fêmea adulta, macho jovem, fêmea jovem e infante), sendo que no próximo dia era escolhido um representante de outra categoria e assim sucessivamente até que fosse amostrado um representante de cada categoria.

Ao término de cada rodada de coleta (a cada 4-5 dias quando todas as categorias já tinham sido amostradas), era iniciada uma segunda rodada com indivíduos diferentes dos amostrados na rodada anterior. Por exemplo, se a rodada de observações mensais iniciasse com um macho adulto, nos dias seguintes eram amostradas fêmeas adultas, em seguida machos jovens, fêmeas jovens e infantes. Na próxima rodada, era escolhido um representante diferente da categoria macho adulto amostrado na rodada anterior. Desse modo foi possível amostrar todos os indivíduos do grupo com exceção dos infantes em período de amamentação, que foram excluídos já que suas habilidades de forrageamento são limitadas e sua alimentação é dependente do aleitamento materno. No entanto, foram

realizadas observações de um dos infantes que estava no fim do período de amamentação. Cada indivíduo amostrado era seguido durante todo o dia, e quando perdido de vista a observação era interrompida até que o contato fosse retomado, independente da duração da interrupção.

Foram coletados ao todo 134 dias de focais contínuos que totalizaram 814 horas de observação direta dos indivíduos. No entanto, para a análise de dados foram utilizados apenas os dias em que as observações tiveram duração de no mínimo 4 horas (correspondente a 1/3 do período de atividades dos animais). Esse procedimento serviu para diminuir as chances de ocorrerem vieses causados pelo consumo de uma baixa variedade de itens alimentares. Foram analisados 109 dias de observação individual com duração média de 6,86 horas (máximo 10,32; mínimo 4,5) totalizando 747,63 horas analisadas (Tabela 1.1).

Tabela 1.1 – Focais por indivíduo realizados na FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014.

Categoria	Indivíduo	Horas obs.	Dias obs.
Macho adulto	JAT	71,00	10
	MAN	49,52	7
	TEI	41,93	6
Fêmea adulta	PIA	50,27	7
	DIT	46,99	8
	CHU	42,51	6
	TEM	57,41	6
	DOR	12,78	2
Macho jovem	CAT	26,64	4
	CAN	21,07	3
	TOM	29,50	4
	PAT	39,62	6
	COC	34,99	6
	PRE	34,26	5
Fêmea jovem	PAM	36,38	6
	PAC	38,80	6
	TAI	52,71	7
	CHA	25,75	5
Macho infante	CAC	35,43	5

2.4 – Consumo alimentar

Durante os focais foram registradas a frequência e a duração dos comportamentos (deslocar, forragear, comer, socializar) e dos eventos de alimentação. Para os eventos de alimentação foram registrados o item alimentar consumido e estimada a quantidade ingerida de cada um (gramas de matéria seca). A quantidade ingerida de cada item alimentar foi estimada a partir do peso médio de cada unidade alimentar em gramas de matéria seca.

Uma unidade alimentar, ou porção alimentar, refere-se ao peso das partes ingeridas de cada item alimentar (por ex. uma unidade de castanha de caju). Para estimar o consumo nutricional diário dos indivíduos, foi calculada a ingestão diária total de cada item alimentar, e multiplicado pelo seu valor nutricional correspondente. Assim, se o animal ingeriu 100 unidades de um determinado alimento que corresponde a 100 gramas de matéria seca, e esse alimento contém 10% de proteína, significa que o indivíduo ingeriu 10 gramas de proteína.

Como não foi possível observar todos os eventos de alimentação ao longo de cada dia, o consumo alimentar foi calculado para um período de 12 horas, assumindo que este é o período luminoso do dia e também o de maior atividade dos animais. Desse modo, se em 4 horas de observação o animal ingeriu 100 gramas de carboidratos, em 12 horas ele teria ingerido 300 gramas. Procedimentos semelhantes também foram adotados em estudos similares (por ex. Rothman et al., 2008).

Como as taxas metabólicas dos animais variam de acordo com o seu tamanho corporal em uma taxa de 0,75 em relação ao peso do indivíduo, sendo mais elevada nos indivíduos menores (Kleiber, 1961; Harvey et al, 1987), o consumo alimentar foi dividido pela média da massa corporal metabólica de cada indivíduo ($mcm = \text{Peso}^{0,75}$) no início e no fim da coleta de dados. Os dados sobre o peso dos indivíduos foram gentilmente cedidos por D. Fragaszy (Fragaszy et al, submetido). Desse modo foi possível comparar o consumo nutricional entre as diferentes categorias sexo/etárias controlando para o peso dos indivíduos.

2.5 – Análises de Dados

Para verificar os padrões de ingestão de macronutrientes e assim determinar as prioridades nutricionais dos animais em relação à EP e ENP, utilizamos o Modelo Geométrico para nutrição, uma modelagem gráfica de estado-espço na qual cada eixo representa um nutriente específico. Foram construídos modelos bidimensionais nos quais foram plotadas a contribuição diária de EP no eixo x e de ENP no eixo y. Desse modo, as composições diárias dos nutrientes ingeridos foram representadas em pontos Cartesianos mostrando a quantidade de EP e ENP ingeridas, e também como linhas irradiando do ponto de origem com ângulos específicos indicando o balanço entre esses nutrientes. Foram utilizadas regressões lineares e o coeficiente de determinação (R^2) para determinar o balanço de

EP:ENP ingerido pelos indivíduos e a força da correlação entre esses nutrientes. Assim, pudemos observar quais parâmetros nutricionais os animais priorizam e quais eles permitiram variar.

Também foram plotados *Right-angled mixture triangle* (RMT) para observar a contribuição relativa de proteínas (PP), carboidratos não estruturais (PC) e lipídeos (PL) no total de energia ingerida pelos animais, e para comparar com os valores de PP, PC e PL dos itens alimentares consumidos. Os RMT's são uma extensão da Abordagem Geométrica e têm sido utilizados para fazer comparações do balanço nutricional com mais de duas variáveis (mais de dois eixos) com diferentes ordens de grandeza, nesse caso, o balanço dos itens alimentares consumidos e os padrões de ingestão apresentados pelos animais (Raubenheimer et al., 2014).

Para verificar o efeito das estações e das categorias sexo/etárias na composição da dieta em termos de porcentagem de cada categoria alimentar (frutos, folhas, sementes, flores, raízes, vertebrados e invertebrados) no total diário ingerido pelos animais ($\text{gramas/kg}^{\text{mcm}}$), foram realizadas análises de modelos mistos (*Generalized Linear Mixed Models* - GzLMM) utilizando o software IBM – SPSS 20. Como fatores fixos foram definidas as variáveis: estação, categoria sexo/etária e interação estação/categoria. Como fatores aleatórios foram consideradas as variáveis: identidade do indivíduo e a ordem da observação (1 – 109). Os mesmos procedimentos de análise foram adotados para verificar o efeito da estação e da categoria sexo/etária no consumo nutricional absoluto de macronutrientes (g/kg^{mcm}), na porcentagem de cada macronutriente ingerida, no total de EP, ENP, na razão EP:ENP e nas proporções de PP (proporção de energia de proteínas, PC (proporção de energia de carboidratos) e PL (proporção de energia de lipídeos) no total de energia ingerida pelos animais. Para as comparações múltiplas foram utilizadas correções sequenciais de Sidak.

Embora bastante similares, as medidas de porcentagem de macronutrientes e de conteúdo por porção fornecem diferentes tipos de informação. A ingestão de nutrientes em g/kg^{mcm} serve para determinar a quantidade isolada de cada macronutriente em relação às necessidades dos indivíduos. As porcentagens de macronutrientes servem para determinar o balanço desses macronutrientes. Já as razões e proporções servem para determinar o balanço de macronutrientes em relação à energia ingerida pelos animais, e a interação dos macronutrientes que compõem a energia (proteínas, carboidratos e lipídeos). Esse

procedimento foi adotado, pois é possível, por exemplo, que mesmo ingerindo quantidades diferentes de um nutriente isoladamente, os indivíduos estejam ingerindo o mesmo balanço nutricional. Como evidenciado na Introdução Geral, os animais regulam não apenas a ingestão de uma determinada quantidade de nutrientes, mas também o balanço entre eles.

Como a distribuição dos dados não foi paramétrica (*Kolmogorov–Smirnov*, $p < 0,05$), os dados foram normalizados utilizando transformações logarítmicas.

Para comparar as proporções de PP, PC e PL e o balanço EP:ENP dos itens alimentares consumidos com a ingestão diária desses nutrientes pelos animais, Foram utilizadas análises de modelos mistos (GzLMM). A categoria “item vs. consumo” foi utilizada como fator fixo. Como fator aleatório foi utilizada a variável “estação”. Para comparações múltiplas foi utilizada correções sequenciais de Sidak (*Sidak sequential*).

Os dados sobre o infante (CAC) foram excluídos das análises estatísticas, pois, como sua nutrição dependia ainda do leite materno, os dados sobre a alimentação dele poderiam gerar vieses sobre os demais. Desse modo, foram apresentados apenas os dados descritivos dos seus padrões de ingestão.

3 – RESULTADOS

3.1 – Composição da dieta – Categorias de Itens alimentares

Nos 109 dias de focais contínuos analisados, a dieta dos animais do grupo Chicão foi composta em média por 55,59% ($\pm 31,82$) de polpa de frutos, 20,60% ($\pm 30,02$) de sementes, 18,65% ($\pm 16,79$) de invertebrados, 1,81% ($\pm 7,83$) de raízes, 1,64% ($\pm 8,17$) de flores, 1,33% ($\pm 2,77$) de folhas e 0,37% ($\pm 1,09$) de vertebrados. Os frutos foram mais consumidos durante a estação chuvosa (GzLMM, $F = 6,185$, $p < 0,05$), e as sementes foram mais consumidas durante a estação seca (GzLMM, $F = 12,932$, $p < 0,001$) (Figura 1.1).

Figura 1.1 – Porcentagem dos diferentes itens alimentares ingeridos pelos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014.

Não foram encontradas diferenças significativas entre as estações para os demais itens alimentares. A ingestão de frutos correlacionou-se negativamente com a ingestão de sementes ($p = -0,642$, $p < 0,001$), de flores ($p = -0,277$, $p < 0,005$) e invertebrados ($p = -0,332$, $p < 0,001$). A ingestão de sementes correlacionou-se positivamente com a ingestão de flores ($p = 0,224$, $p < 0,05$) e negativamente com a ingestão de invertebrados ($p = -0,269$, $p = 0,005$).

Em relação ao consumo de frutos, não foram encontradas diferenças significativas entre as categorias sexo/etárias. No entanto, foi encontrado efeito de interação entre as variáveis “estação” e “categoria sexo/etária” (GzLMM, $F = 3,254$, $p < 0,05$). De acordo com a análise dos contrastes, somente os machos adultos consumiram mais frutos na estação chuvosa do que na estação seca ($t = 3,370$, $p = 0,001$).

Em relação ao consumo de sementes, foram encontrados efeitos de categoria sexo/etária (GzLMM, $F= 5,661$, $p=0,001$) e da interação entre categoria sexo/etária e estação (GzLMM, $F=4,917$, $p<0,005$). Considerando ambas as estações, a análise dos contrastes mostra que os machos adultos consumiram mais sementes do que as fêmeas adultas ($t=3,925$, $p=0,001$) e fêmeas jovens ($t=2,575$, $p<0,05$); e que os jovens machos consumiram mais sementes do que as fêmeas adultas ($t=7,533$, $p<0,05$). Para o efeito de interação entre categoria sexo/etária e estação, a análise dos contrastes mostrou não existirem diferenças sexo/etárias no consumo de sementes durante a estação chuvosa. Já durante a estação seca as fêmeas adultas consumiram menos sementes do que os machos adultos ($t=-4,392$, $p<0,001$) e os jovens machos ($t=-3,377$, $p=0,005$).

Houve efeito da categoria sexo/etária sobre o consumo de cocos (GzLMM, $F=5,901$, $p=0,001$). A análise dos contrastes mostrou que os machos adultos consumiram mais cocos do que as fêmeas adultas ($t=3,759$, $p<0,005$), jovens machos ($t=3,132$, $p<0,01$) e as jovens fêmeas ($t=3,714$, $p<0,01$). Também foram encontrados efeitos da categoria sexo/etária no consumo de raízes (GzLMM, $F=3,726$, $p<0,05$). A análise dos contrastes mostrou que as fêmeas jovens consumiram mais raízes do que os machos adultos ($t=2,651$, $p<0,05$), os machos jovens ($t=2,931$, $p<0,05$), e as fêmeas adultas ($t=2,527$, $p<0,05$). A categoria sexo/etária também afetou o consumo de invertebrados (GzLMM, $F=4,148$, $p<0,01$), sendo que a análise dos contrastes mostrou que os machos adultos consumiram menos invertebrados do que as fêmeas adultas ($t=-2,900$, $p= 0,005$) e as jovens fêmeas ($t= -3,147$, $p<0,005$) (Figura 1.2).

Figura 1.2 – Composição da dieta das diferentes categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014 (Legenda: ad= adulto; jov= jovem; Polpa_fru= Polpa de frutos).

3.2 – Composição da dieta – Macronutrientes absolutos (g/kg^{mcm})

Em relação à ingestão de macronutrientes em termos absolutos (gramas/kg massa corporal metabólica), os macacos-prego da FBV consumiram em média $62,72 \text{ g/kg}^{\text{mcm}}$ ($N=109, \pm 54,34$) de carboidratos não estruturais, $13,89 \text{ g/kg}^{\text{mcm}}$ ($N=109, \pm 10,98$) de proteínas, $11,25 \text{ g/kg}^{\text{mcm}}$ ($N=109, \pm 15,70$) de fibras, $10,27 \text{ g/kg}^{\text{mcm}}$ ($N=109, \pm 11,95$) de lipídeos, e $4,5 \text{ g/kg}^{\text{mcm}}$ ($N=109, \pm 3,40$) de minerais. Não foram encontradas diferenças significativas no consumo de macronutrientes entre as estações chuvosa e seca (Figura 1.3).

Figura 1.3 – Consumo médio de macronutrientes em gramas por quilo de massa corporal metabólica para os macacos-prego da FBV nas estações do ano.

No entanto, foram encontradas diferenças sexo/etárias no consumo de minerais (GzLMM, $F=5,937$, $p=0,001$), proteínas (GzLMM, $F=7,238$, $p<0,001$), carboidratos não estruturais (GzLMM, $4,164$, $p<0,01$) e no total de macronutrientes ingeridos (GzLMM, $F=2,924$, $p<0,05$). A análise dos contrastes mostrou que os machos adultos consumiram menos minerais do que as fêmeas adultas ($t=-3,713$, $p<0,005$), os machos jovens ($t=-3,863$, $p=0,001$) e as fêmeas jovens ($t=-2,958$, $p<0,05$). Os machos adultos também consumiram menos proteínas do que as fêmeas adultas ($t=4,264$, $p<0,001$), os machos jovens ($t=-4,109$, $p<0,001$) e as fêmeas jovens ($t=-3,155$, $p<0,01$). Além disso, os machos adultos também consumiram menos carboidratos não estruturais do que as fêmeas adultas ($t=-3,061$, $p<0,05$) e os jovens machos ($t=-3,272$, $p<0,01$); e também menos macronutrientes no total do que as fêmeas adultas ($t=-2,301$, $p<0,05$) e os jovens machos ($t=-0,658$, $p<0,05$) (Figura 1.4).

Figura 1.4 – Consumo médio de macronutrientes por grama de massa corporal metabólica das diferentes categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV (Legenda: ad= adulto; jov= jovem).

O consumo de frutos correlacionou-se positivamente com o consumo de carboidratos não estruturais ($\rho=0,408$, $p<0,001$), e negativamente com o consumo de proteínas ($\rho=-0,254$, $p<0,01$) e lipídeos ($\rho=-0,361$, $p<0,001$). O consumo de sementes foi positivamente correlacionado com o consumo de fibras ($\rho=0,2844$, $p<0,01$) e lipídeos ($\rho=0,430$, $p<0,001$). O consumo de flores foi correlacionado positivamente com o consumo de fibras ($\rho=0,269$, $p<0,01$) e negativamente com o consumo de proteínas ($\rho=-0,247$, $p<0,05$) e lipídeos ($\rho=0,221$, $p<0,05$). Já o consumo de invertebrados foi positivamente

correlacionado com o consumo de proteínas ($p=0,209$, $p<0,05$) e negativamente com o consumo de fibras ($p=-0,373$, $p<0,001$) e carboidratos não estruturais ($p=-0,302$, $p<0,005$).

3.3 – Composição da dieta – Porcentagem de Macronutrientes

Em relação às porcentagens de macronutrientes ingeridos, a dieta dos macacos-prego da FBV foi composta por, em média, 57,08% ($N=109$, $\pm 22,93$) de carboidratos não estruturais, 15,85% ($N=109$, $\pm 10,72$) de proteínas, 12,30% ($N=109$, $\pm 11,84$) de lipídeos, 9,94% ($N=109$, $\pm 6,74$) de fibra bruta, e 4,83% ($N=109$, $\pm 2,18$) de minerais. Foram encontradas diferenças entre as estações do ano para a porcentagem ingerida de proteínas, sendo que esta foi maior na estação seca (18,01%) do que na chuvosa (14,79%) (GzLMM, $F=5,023$, $p<0,05$) (Figura 1.5).

Figura 1.5 – Porcentagens de macronutrientes presentes na dieta dos macacos-prego da FBV nas estações chuvosa e seca.

Também foram encontradas diferenças entre as categorias sexo/etárias para as porcentagens consumidas de proteínas (GzLMM, $F=3,286$, $p<0,05$) e minerais (GzLMM, $F=3,350$, $p<0,05$). De acordo com a análise dos contrastes, os machos adultos consumiram menor porcentagem de proteínas do que os machos jovens ($t=-2,787$, $p<0,05$); e menores porcentagens de minerais do que as fêmeas jovens ($t=-2,897$, $p<0,05$) (Figura 1.6).

Figura 1.6 – Porcentagens de macronutrientes presentes na dieta dos macacos-prego da FBV das diferentes categorias sexo/etárias (Legenda: ad= adulto; jov= jovem).

3.4 – Energia – Geometria da nutrição

Os macacos-prego da FBV ingeriram, em média, $398,88 \pm 304,79$ quilocalorias por quilo de massa corporal metabólica ($\text{kcal/kg}^{\text{mcm}}$) ($N=109$), sendo que $343,49 \pm 272,49$ ($N=109$) foram de quilocalorias não proteicas (ENP) e $55,55 \pm 43,91$ ($N=109$) de quilocalorias proteicas (EP). Das calorias não proteicas (ENP), em média, $250,92 \pm 217,37$ ($N=109$) foram provenientes de carboidratos e $92,40 \pm 107,51$ ($N=109$) de lipídeos. Não foram encontrados efeitos de estação no consumo de quilocalorias totais e de quilocalorias não proteicas. Foi encontrada tendência de consumo de EP maior durante a estação seca (GzLMM, $F=3,379$, $p=0,069$) (Figura 1.7).

Figura 1.7 – Ingestão das diferentes fontes de energia pelos macacos-prego da FBV nas estações chuvosa e seca (Legenda: ENP= energia não proteica; Prot. En.= energia proteica; Carb. En.= energia de carboidratos; Lip. En.= energia de lipídeos).

Foram encontradas diferenças sexo/etárias no consumo de quilocalorias totais (GzLMM, $F=3,087$, $p<0,05$), de quilocalorias de carboidratos (GzLMM, $F=3,726$, $p<0,05$) e quilocalorias de proteínas (GzLMM, $F=7,240$, $p<0,001$). A análise dos contrastes mostrou que houve tendência para que os machos adultos consumissem menos quilocalorias do que os machos jovens ($t=-2,646$, $p=0,056$). A análise também mostrou que os machos adultos ingeriram menos quilocalorias de carboidratos do que as fêmeas adultas ($t=-1,188$, $p<0,05$), e jovens machos ($t=-1,317$, $p<0,05$); e menos quilocalorias de proteínas do que as fêmeas adultas ($t=-0,996$, $p<0,001$), jovens machos ($t=-0,923$, $p<0,001$) e jovens fêmeas ($t=-0,744$, $p<0,01$) (Figura 1.8).

Figura 1.8 – Ingestão das diferentes fontes de energia pelas categorias sexo/etárias dos macacos-prego da FBV (Legenda: Kcal= quilocalorias totais, ENP= energia não proteica, PE= energia proteica, CE= energia de carboidratos, LE= energia de lipídeos; Legenda: ad= adulto; jov= jovem).

A razão de ingestão diária de EP:ENP variou durante o período de coleta de dados entre 0,04 e 1,34. Durante a estação chuvosa, os macacos consumiram, em média, 4,03 quilocalorias não proteicas para 1 quilocaloria proteica. Na estação seca, os macacos consumiram 2,72 quilocalorias não proteicas para 1 quilocaloria proteica (Figura 1.9). Embora tenha havido apenas tendência para efeitos da estação do ano na ingestão de EP, foram encontradas diferenças significativas no balanço EP:ENP entre as estações do ano (GzLMM, $F=6,213$, $p<0,05$). Como mostra a angulação das linhas na Figura 2.15, a razão EP:ENP foi menor durante a estação chuvosa do que na estação seca. Também foram encontradas diferenças sexo etárias na razão EP:ENP ingerida pelos animais da FBV (GzLMM, $F=4,885$, $p<0,01$). A análise dos contrastes mostrou que os machos adultos ingeriram menores razões EP:ENP do que as fêmeas adultas ($t=-0,608$, $p<0,05$) e as fêmeas jovens ($t=-0,740$, $p<0,01$) (Figura 1.10).

Figura 1.9 – Razão EP:ENP ingerida pelos macacos-prego da FBV nas estações seca e chuvosa. Cada ponto representa a quantidade de energia ingerida em um dia de um único indivíduo, totalizando 109 dias de observação.

Figura 1.10 – Ingestão média diária das diferentes categorias sexo/etárias da razão entre calorias proteicas e calorias não proteicas. A área sombreada indica as razões mínima e máxima ingeridas pelos macacos-prego da FBV entre setembro de 2012 e fevereiro de 2014. As linhas indicam a razão EP:ENP ingerida por cada categoria sexo/etária.

Os macacos-prego da FBV mantiveram a ingestão proporcional de PP:PC:PL utilizando carboidratos e lipídeos alternadamente (correlação negativa, $\rho = -0,919$, $p < 0,001$), e ingerindo

maiores quantidades de proteínas durante a estação seca (Figura 2.17). Foram encontrados efeitos da estação do ano na proporção de PP ingerida pelos animais (GzLMM, $F=6,346$, $p<0,05$), sendo maior na estação seca (média= $0,19 \pm 9,5$) do que na estação chuvosa (média= $0,14 \pm 11$). Foi encontrado efeito da categoria sexo/etária na proporção ingerida de EP (GzLMM, $F= 4,745$, $p<0,01$), sendo que os machos adultos também ingeriram menores proporções do que as fêmeas adultas ($t=-0,512$, $p<0,05$) e fêmeas jovens ($t=-0,572$, $p<0,01$) (Figura 1.11). Não foram encontrados efeitos significativos para estação, categoria sexo/etária, e interação entre essas duas variáveis, nas proporções de PC e PL.

Figura 1.11 – *Right-angled mixture triangle* (RMT) mostrando a contribuição relativa de carboidratos (PC), lipídeos (PL) e proteínas (PP), para o total diário de energia ingerida pelos macacos-prego da FBV entre as estações seca e chuvosa. PP é o eixo implícito na diagonal. Cada ponto representa uma composição nutricional, por exemplo, o ponto destacado (triângulo amarelo) representa a ingestão proporcional de 0,87 de calorias derivadas de carboidratos, 0,08 de lipídeos e 0,05 de proteínas (segundo o cálculo: $1-0,87-0,08=0,05$) em um dia de observação durante a estação chuvosa. A linha pontilhada representa a regressão linear dos dias observados durante a estação seca ($R^2= 0,7989$), e a linha sólida durante a estação chuvosa ($R^2= 0,8686$).

O balanço EP:ENP ingerido pelos animais foi diferente do balanço dos itens alimentares consumidos por eles (GzLMM, $F= 34,448$, $p<0,001$), sendo que os alimentos apresentaram menor relação EP:ENP do que o ingerido pelos animais. Os itens alimentares apresentaram menores proporções de PL (GzLMM, $F= 9,781$, $p<0,005$) e PP (GzLMM, $F= 24,829$ $p<0,001$). Além disso, houve tendência para que os itens alimentares apresentassem

maiores proporções de PC do que o ingerido pelos animais (GzLMM, $F= 2,583$, $p=0,110$) (Figura 1.12).

Figura 1.12 – RMT mostrando a diferenças no balanço energético entre os itens alimentares consumidos e o balanço ingerido pelos macacos-prego da FBV. Cada ponto em verde representa um item alimentar e cada ponto em marrom representa a proporção ingerida pelos macacos de energia proveniente de carboidratos (PC), lipídeos (PL) e proteínas (PP). A linha pontilhada mostra a regressão linear para os itens alimentares e a sólida, para a ingestão.

4 – DISCUSSÃO

O objetivo desse capítulo foi analisar as estratégias nutricionais dos macacos-prego da FBV, verificando possíveis diferenças entre estações e entre categorias sexo/etárias nos padrões de consumo diário de nutrientes.

Nesse estudo adotamos diferentes medidas: a composição da dieta em relação às porcentagens de cada categoria de item alimentar para o total de alimento ingerido, a ingestão absoluta de macronutrientes em gramas por quilo de massa corporal metabólica, as porcentagens ingeridas de cada nutriente em relação ao total de macronutrientes, a contribuição de energia proteica e energia não proteica em relação ao total de calorias, razão entre energia proteica e energia não proteica ingerida, e a contribuição proporcional de energia proteica (PP), energia de carboidratos (PC) e energia de lipídeos (PL) para o total de energia ingerida. Com isso, foi possível testar hipóteses acerca das prioridades nutricionais dos animais a partir da Abordagem Geométrica.

4.1 – Hipótese I: *O consumo de nutrientes e o balanço nutricional são diferentes entre as categorias sexo/etárias.*

Nossa hipótese de que os diferentes custos de crescimento e reprodução inerentes à cada categoria de sexo e idade levariam a diferenças no consumo de nutrientes e no balanço nutricional foi confirmada.

Machos adultos consumiram menores quantidades de macronutrientes do que as demais categorias mesmo controlando para o peso dos indivíduos. Especificamente, os machos adultos consumiram menores quantidades de minerais, carboidratos e proteínas. Consequentemente, também consumiram menores quantidades de quilocalorias totais em relação aos machos jovens; de quilocalorias provenientes de carboidratos em relação a machos jovens e fêmeas adultas, e de proteínas em relação a todas as outras categorias sexo/etárias. Esses resultados sugerem que os machos adultos possuem uma menor demanda nutricional em relação às demais categorias sexo/etárias. Dois fatores, não necessariamente exclusivos, podem estar relacionados a esse fenômeno.

Primeiro, é possível que a demanda nutricional das fêmeas adultas e dos jovens seja maior que a dos machos adultos por conta dos custos de gravidez e lactação, no primeiro caso, e crescimento e maturação, no segundo. No início da coleta de dados desse estudo,

das cinco fêmeas do grupo, quatro estavam grávidas (PIA, DIT, TEN e DOR), sendo que a fêmea adulta CHU estava no fim do período de lactação. Os filhotes das quatro fêmeas nasceram no início de 2013, de modo que elas eram lactantes durante praticamente todo o período de coleta de dados. Durante o período de lactação, a demanda das fêmeas por energia e principalmente proteína pode aumentar em até 30% (Lee, 1987). Essa demanda também é maior durante períodos de crescimento dos jovens (National Research Council, 2003). Em um estudo de longo prazo sobre o forrageamento de babuínos, em que foi medido o consumo nutricional dos imaturos, Altmann (1998) verificou que a capacidade de obter itens ricos em energia e proteínas teve um papel determinante na sobrevivência e no posterior sucesso reprodutivo dos imaturos. Desse modo, o maior consumo nutricional das fêmeas jovens e adultas e dos jovens machos seria por conta de uma demanda nutricional maior dessas categorias em relação aos machos adultos. Resultados similares foram encontrados por Rothman e colaboradores (2008) em gorilas. Os pesquisadores encontraram que, embora os *silverbacks* (machos dominantes) consumissem maiores quantidades de macronutrientes em termos absolutos do que as demais categorias de sexo e idade, essas diferenças desapareceram quando considerado o peso dos indivíduos, sendo que os jovens machos consumiram maiores quantidades de nutrientes em relação ao peso do que os machos. Os autores também atribuíram essas diferenças à maior demanda nutricional para o crescimento dos jovens.

Segundo, também é possível que os machos estejam ingerindo menos nutrientes porque apresentam diferente padrão de atividades em relação às demais categorias. O orçamento de atividades (APÊNDICE 2) mostra que os machos adultos passaram mais tempo descansando e menos tempo deslocando do que as outras categorias sexo/etárias, sendo que resultados similares foram encontrados em estudos anteriores com mesmo grupo mas estudado (Verderane, 2010). Desse modo, é possível que os machos adultos ingiram menos quantidades de nutrientes e energia do que as demais categorias sexo/etárias não só por conta dos altos custos de gravidez, lactação e crescimento destas, mas também por passarem mais tempo descansando e consequentemente gastando menos nutrientes.

A princípio essa afirmação parece contraditória se considerarmos que os machos possuem maiores níveis de testosterona (Mendonça-Furtado et al., 2014), e que estudos indicam que o aumento nos níveis desse hormônio acelera as taxas metabólicas basais e consequentemente aumenta o gasto energético (Roskaft et al., 1986; Buchanan et al., 2001).

Desse modo, era de se esperar que os machos adultos ingerissem maiores quantidades de kcal/kg^{mcm}. Porém, em um estudo com pássaros, Wikelski e colaboradores (1999) constataram que elevados níveis de testosterona estavam relacionados com maiores taxas metabólicas durante o período de atividades dos animais, mas também estavam associados a taxas metabólicas mais baixas durante o descanso. Embora não se saiba ao certo se isso pode ser generalizado para mamíferos ou para primatas, tendo em vista que alguns processos fisiológicos são comuns em diferentes taxa, é possível que os machos adultos do grupo aumentam o tempo em descanso para compensar suas elevadas taxas metabólicas causadas pelo elevado nível de testosterona, diminuindo o gasto energético dos indivíduos.

Apesar das diferenças encontradas, é possível que, mesmo ingerindo quantidades diferentes de nutrientes em termos absolutos (g/kg^{mcm}), as diferentes categorias sexo/etárias possam ingerir o mesmo balanço específico. Portanto, para melhor compreender as diferenças sexo/etárias na dieta dos animais é preciso considerar o também balanço e as porcentagens dos nutrientes consumidos.

Quando consideradas as porcentagens de macronutrientes, as diferenças sexo/etárias foram mais discretas e estiveram mais relacionadas às proteínas. Os machos adultos ingeriram menores porcentagens de proteínas do que os machos jovens, e menores porcentagens de minerais do que as fêmeas jovens. Quando considerada a razão energia proteica:energia não proteica (EP:ENP), os machos adultos ingeriram menores valores do que as fêmeas jovens e adultas como pode ser visto pela angulação das linhas nutricionais na Figura 2.10. A angulação das linhas nutricionais corresponde a uma razão constante entre os nutrientes plotados no gráfico, independente do quanto ela se distancia do ponto de partida. Se os ângulos são diferentes, significa que a razão dos nutrientes também é diferente. Nota-se inclusive um efeito de sexo considerando que a angulação das linhas nutricionais das fêmeas jovens e adultas (praticamente idênticas) com a dos machos jovens e adultos (diferente da angulação das fêmeas)

É possível também que esse efeito de sexo esteja relacionado não apenas aos custos de gravidez, lactação e crescimento já mencionados, mas também à fertilidade das fêmeas. Machos e fêmeas enfrentam diferentes custos reprodutivos antes mesmo da concepção, que ocorrem já na produção e maturação dos gametas, sendo que estes são mais custosos para as fêmeas do que para os machos (Trivers, 1972). Estudos com diversos animais (por ex. ovelhas: Scaramuzzi et al., 2006; vacas: Diskin et al., 2003) têm demonstrado que a nutrição

está diretamente relacionada à produção de folículo ovariano e fertilidade. Lee e colaboradores (2008), por exemplo, verificaram que o aumento da ingestão de EP:ENP aumentou a produção de ovos e consequentemente a fertilidade das fêmeas de *Drosophila melanogaster*. Podemos supor que o mesmo acontece para a produção de óvulos. No entanto, pode se perguntar por que a angulação da linha das fêmeas jovens se assemelha à das fêmeas adultas e não à dos machos jovens?

Pelo menos duas das quatro fêmeas jovens observadas (PAM e PAC) estavam em fase pré-reprodutiva durante o período de coleta de dados, com 4,5 anos em média, sendo que macacos-prego concebem pela primeira vez em média aos 5,2 anos de idade (Fragaszy & Bard, 1997). Essas duas fêmeas jovens foram vistas copulando pela primeira vez logo após o fim da coleta de dados, e tiveram filhote no fim de 2014 (Marcos Fonseca de Oliveira, comunicação pessoal). Isso significa que essas duas fêmeas jovens estavam sob uma demanda por proteínas comparável à das fêmeas adultas grávidas ou lactantes, por conta da maturação sexual, o que pode explicar o efeito de sexo encontrado na proporção de PP (energia de proteínas).

As diferenças na ingestão de nutrientes entre as categorias sexo/etárias refletiram as diferenças na composição da dieta em relação às categorias dos itens alimentares. Os resultados mostraram que as fêmeas jovens e adultas ingeriram maiores quantidades de invertebrados do que os machos adultos, e que a ingestão de proteínas está positivamente correlacionada ao consumo de invertebrados. Esses resultados corroboram diversos estudos que apontam que os invertebrados são fontes de proteínas para primatas (Raubenheimer & Rothman, 2013; MacGrew, 2001; Garber, 1987), e são usados como alimentos complementares, especialmente quando há baixa concentração de proteínas nos demais itens (Rothman, et al., 2014).

Um dado que chama a atenção é que, tendo em vista que os machos adultos ingeriram menores quantidades de carboidratos, minerais, proteínas e macronutrientes totais do que algumas categorias sexo/etárias, era de se esperar que eles também ingerissem menos lipídeos e fibras. No entanto, essas diferenças não foram encontradas, o que pode estar relacionado ao fato dos machos consumirem mais sementes do que as fêmeas. Isso fica mais evidente se considerarmos o fato de que o consumo de sementes é positivamente correlacionado à ingestão de lipídeos e fibras; e que o acesso às sementes, especialmente aquelas em que é necessário o uso de ferramentas (por ex. os cocos), está

diretamente ligado às habilidades e força física dos animais na FBV, sendo mais frequente em machos adultos (Spagnoletti et al., 2011).

Além do acesso ao recurso, o fato dos machos adultos ingerirem quantidades de lipídeos equivalentes às ingeridas pelas demais categorias, mesmo ingerindo menores quantidades de praticamente todos os outros macronutrientes, pode estar relacionado à produção de testosterona. Conforme evidenciado na Introdução geral, a deficiência na ingestão de ácidos graxos está relacionada a problemas de fertilidade. Por exemplo, Portman e colaboradores (1959, 1961) demonstraram que a deficiência de ácido linoleico (um ácido graxo essencial) em macacos do gênero *Cebus*, que anteriormente incluía o gênero *Sapajus*, está relacionada a diversas patologias, entre elas o subdesenvolvimento dos testículos. Sendo assim, é indispensável para o sucesso reprodutivo dos machos adultos e imaturos, que eles ingiram quantidades suficientes de lipídeos. No caso dos animais da FBV, seria vantajoso consumir maiores quantidades de sementes que são fontes desse nutriente (ver Capítulo II).

4.2 – Hipóteses II, III, IV e V: *Balanço de nutrientes e estratégias nutricionais*

Os resultados encontrados também levam à confirmação das hipóteses II e III, de que os animais regulam a ingestão de um balanço específico de macronutrientes, e que priorizam a ingestão de ENP quando a disponibilidade de nutrientes impede que esse balanço seja atingido. Além disso, podemos afirmar que não há diferenças sexo etárias quanto às estratégias nutricionais dos animais em relação ao balanço EP:ENP, já que não foram encontrados efeitos de interação entre categoria sexo/etária e estação tanto para a razão EP:ENP, quanto nas proporções de PP, PC e PL no total de energia ingerido pelos indivíduos.

Foram encontradas diferenças sazonais nas porcentagens ingeridas de proteínas, na razão EP:ENP e na proporção de energia proteica, que foram maiores durante a estação seca, em que também houve maior consumo de sementes. Essas diferenças não foram encontradas para carboidratos e lipídeos.

A razão EP:ENP apresentada na Figura 2.9 indica que os macacos-prego da FBV procuram manter a ingestão de um balanço específico entre energia proteica e energia não proteica. Isso pode ser verificado porque há uma correlação linear entre as duas variáveis acima de 40% (Simpson & Raubenheimer, 2012). Quando a disponibilidade de nutrientes

presentes nos itens ofertados impede que esse balanço seja mantido, os animais ingerem quantidades extras de proteínas. Isso pode ser visto pela angulação diferente das linhas de regressão, que mostra um aumento da quantidade de energia proteica ingerida pelos animais.

Os resultados também mostraram que os animais priorizam a ingestão de energia não proteica (ENP), mantendo a ingestão constante desse tipo de energia e variando a ingestão de energia não proteica (EP). Isso pode ser verificado na Figura 1.9 pela concentração de pontos relativamente constante para ENP, enquanto a de EP é mais variável. Essa priorização também pode ser confirmada por não ter sido encontrada diferença significativa para a ingestão de ENP entre as estações, enquanto a ingestão de EP foi maior durante a estação seca.

Essa diferença não pode ser atribuída à composição nutricional dos alimentos, pois, a contribuição relativa de PP, PC e PL para a o total de energia ingerida pelos animais foi diferente da distribuição desses nutrientes em cada item alimentar. O balanço nutricional ingerido pelos animais depende da sua capacidade de incluir diferentes itens alimentares na dieta. De fato, tendo em vista que os animais usam alternadamente energia de carboidratos e energia de lipídeos como fontes de ENP, quase nenhum item alimentar isoladamente fornece o balanço EP:ENP ingerido por eles. A proporção EP:ENP média ingerida pelos animais foi de 0,19:0,81, sendo que um dos únicos itens similares foi a castanha de caju (*Anacardium* spp. – EP:ENP= 0,17:0,83).

Provavelmente a diferença sazonal na estratégia nutricional se dá por conta da maior ingestão de sementes durante a estação seca. Em outras palavras, durante a estação seca, os macacos-prego encontram uma diminuição na disponibilidade de energia não proteica. Para obter as quantidades mínimas necessárias dessa energia, consomem mais sementes, que são como “pacotes” muito ricos em energia não proteica, mas também muito ricos em energia proteica, portanto num balanço superior ao alvo nutricional dos animais. Com isso, os macacos acabam ingerindo quantidades extras de energia proteica (EP) para conseguir manter a ingestão de energia não proteica (ENP).

Felton e colaboradores (2009b) encontraram, para macacos aranha (*Ateles chamek*), um padrão oposto ao encontrado nessa pesquisa: os animais priorizaram a ingestão de proteínas, consumindo maiores quantidades de carboidratos e lipídeos em função de diferenças sazonais no balanço nutricional dos itens alimentares. Já Rothman e

colaboradores (2011) encontraram em gorilas resultados semelhantes aos encontrados para os macacos da FBV, ou seja, que os animais priorizaram a ingestão de ENP, ingerindo quantidades mais elevadas de EP durante o período em que houve maior consumo de folhas.

A comparação desses resultados é surpreendente, pois, embora os macacos-prego sejam animais onívoros, eles também apresentam elevado grau de frugivoria. Desse modo era de se esperar que o balanço de nutrientes ingeridos e priorizados por eles fosse semelhante aos encontrados para macacos aranha, que são predominantemente frugívoros. No entanto, os resultados se assemelharam mais aos encontrados para gorilas, que por outro lado, apresentam elevado grau de folivoria.

Uma explicação provável é a de que os animais irão priorizar a ingestão do nutriente que sofrer maior flutuação sazonal na oferta em relação aos outros. Com a diminuição na oferta de frutos que são ricos em carboidratos, e aumento do consumo de sementes que são ricas em proteínas, os animais enfrentam escassez de ENP, que é então priorizada. O mesmo se aplica aos outros dois estudos citados acima, considerando que os gorilas, ao enfrentar uma diminuição da oferta de frutos, priorizam a ingestão de ENP; e que os macacos-aranha priorizam a ingestão de proteína ao enfrentar uma diminuição da disponibilidade desse nutriente nos itens que compõem sua dieta.

A maneira como os animais lidam com o desbalanceamento nutricional dos itens alimentares em relação ao seu alvo nutricional, ou seja, quais nutrientes eles permitem variar, para que sejam consumidas quantidades constantes de outros, depende de sua capacidade de lidar com essa variação; isso está ligado aos seus hábitos alimentares e à sua fisiologia (Simpson & Raubenheimer, 2012). Por exemplo, uma dieta hiperproteica, e com restrição de carboidratos, está associada à perda de peso em humanos e também pode causar também a perda excessiva de cálcio, além problemas renais em humanos e outros animais (Jeor et al., 2001). No entanto, esse efeito é mais raro de se observar em primatas não humanos, o que sugere que provavelmente a maioria desses animais seja capaz de ingerir quantidades de proteínas maiores do que sua necessidade, sem sofrer os efeitos deletérios relacionados ao consumo em excesso desse nutriente (National Research Council, 2003).

Além disso, a plasticidade alimentar dos macacos-prego também tem um papel importante na sua capacidade de ingerir quantidades extras de proteínas. Existem

evidências de que animais generalistas lidam melhor com excesso de proteína e com o desbalanceamento na dieta do que animais especialistas, por serem mais eficazes em excretar o nitrogênio excedente (Simpson & Raubenheimer, 2012; Lee et al., 2003, Lee et al., 2004). Com isso podemos supor que, embora os animais da FBV estejam consumindo quantidades extras de proteína, isso não representa nenhum risco à saúde dos animais.

A ingestão de proteínas pelos macacos da FBV correspondeu a 19% da energia ingerida durante a estação seca, e 14% durante a estação chuvosa. Embora esses valores estejam acima do recomendado para *Cebus* em cativeiro (7-10% - National Research Council, 2003), eles são próximos ao ingerido por humanos em um experimento de livre escolha de alimento (17%) (Simpson & Raubenheimer, 2005), e também próximos do recomendado para humanos pela American Heart Association (15%).

4.3 – Contribuições do Modelo Geométrico para a compreensão da ecologia dos macacos-prego da FBV

Os trabalhos anteriores realizados na FBV, tanto relacionados ao uso de ferramentas, quanto ao comportamento social, têm salientado que os macacos-prego da FBV não enfrentam uma redução sazonal drástica na oferta de frutos durante a estação seca. Essa constatação tem levado à afirmação de que a oferta de frutos não é limitante do sucesso reprodutivo de fêmeas na FBV (Verderane et al., 2013; Izar et al., 2012), e que o uso de ferramentas não é uma estratégia para lidar com a diminuição da oferta de alimento, mas sim consequência das oportunidades relacionadas à oferta de cocos e pedras (Spagnoletti et al., 2012).

O presente trabalho, analisando o conteúdo nutricional da dieta dos macacos a partir do Modelo Geométrico, oferece uma nova perspectiva a esses estudos. Aqui encontramos uma diferença sazonal nas estratégias nutricionais dos macacos, tendo sido observado um aumento na ingestão de energia proteica para que fosse mantida uma ingestão constante de energia não proteica durante a estação seca. A mudança na estratégia nutricional parece ser reflexo da variação do conteúdo nutricional dos itens alimentares entre as estações. Na estação chuvosa, os frutos fornecem quantidade suficiente de ENP aos macacos, o que não ocorre na estação seca. Os macacos, então, aumentam o consumo de sementes, que, embora ricas em proteína, são muito ricas também em lipídios, permitindo atingir um mínimo de ENP, com aumento de EP.

Evidências de que as sementes são o recurso chave para a manutenção do objetivo nutricional dos macacos na estação seca são: (1) Sementes foram consumidas em 75% (N= 54) dos dias de observação na estação seca; nestas sementes contribuíram em média com cerca de 40% da energia não proteica ingerida diariamente pelos animais, mas também com cerca de 30% da energia proteica; (2) as sementes são mais ricas em energia proteica do que os frutos (APÊNDICE 2), (3) a contribuição de energia proteica dos invertebrados é constante entre as estações.

Como as sementes são os itens que mais exigem processamento para serem obtidos, inclusive o uso de pedras como martelos e bigornas (Lambert, 2007), talvez o uso de ferramentas seja importante para que os macacos-prego da FBV consigam manter uma ingestão mínima de energia não proteica na estação seca, atingindo seu objetivo nutricional.

Este trabalho é um dos poucos na literatura que analisam a dieta e a ingestão nutricional de primatas através do modelo Geométrico. Além disso, é o primeiro a realizar este tipo de estudo com macacos-prego, que são animais com uma grande flexibilidade no consumo de itens alimentares e que, apesar da complexidade implícita nessa característica, os torna sujeitos especialmente interessantes para investigar estratégias nutricionais.

Esse estudo serve como primeiro passo no entendimento dos aspectos nutricionais da dieta de macacos-prego e suscita outras questões relacionadas à relação desses animais com o ambiente. Para estudos futuros é interessante o refinamento das análises dos itens alimentares no que diz respeito à energia metabolizável e a absorção de carboidratos presentes nas fibras, que podem ser obtidas através de testes de digestibilidade *in vitro* e *in vivo*, medindo a energia e as fibras ingeridas e excretadas (Rodrigues, 2010). Também são necessárias medições mais precisas da digestibilidade de proteínas, quantificando o teor de nitratos inorgânicos que não podem ser aproveitados pelos animais. Além disso, questões relacionadas à composição ao conteúdo de micronutrientes, ao conteúdo de aminoácidos e ao perfil de ácidos graxos, podem fornecer importantes *insights* para melhor compreender os objetivos nutricionais desses animais. Alguns aminoácidos e ácidos graxos essenciais para o bom funcionamento do organismo e para a saúde, não são produzidos pelo organismo e só podem ser obtidos através da alimentação. É possível que eles também influenciem nos processos de escolha de alimentos e nos objetivos nutricionais. Também é necessário compreender questões relacionadas à presença de toxinas e compostos secundários nos itens alimentares que podem atuar como fatores limitantes da dieta.

5 – CONCLUSÕES

Os resultados encontrados sobre os padrões de ingestão de nutrientes pelos animais da FBV mostram que: (1) as diferenças sexo/etárias na alimentação estão relacionadas a uma maior demanda de proteínas relacionadas à maturação, gravidez e lactação das fêmeas e ao crescimento dos imaturos; (2) os animais da FBV regulam a ingestão de um balanço específico de EP:ENP utilizando carboidratos e lipídeos alternadamente como fontes de ENP; (3) quando impedidos de atingir esse balanço em função da variação dos itens alimentares consumidos, os animais priorizam a ingestão de ENP demonstrando que esse é um fator limitante da dieta dos animais; (4) a regulação desse balanço de macronutrientes depende da inclusão de diversos itens alimentares na dieta, já que a distribuição de PP, PC e PL nos itens é diferente da distribuição desses nutrientes na ingestão regulada pelos animais.

Capítulo II

**Qualidade nutricional da dieta vegetal de macacos-prego
(*Sapajus* spp.) na Mata Atlântica e no ecótono
Cerrado/Caatinga.**

1 – INTRODUÇÃO

A qualidade do hábitat tem um papel determinante no sucesso reprodutivo dos indivíduos, afetando comunidades e populações de diversas espécies de animais, inclusive primatas (Ménard et al, 2013; Agestuna & Nakagawa, 1998).

Dois dos principais fatores que determinam a qualidade do hábitat são a disponibilidade espaço/temporal e a qualidade nutricional dos alimentos disponíveis. Diferentes combinações desses dois fatores podem determinar a qualidade de um determinado ambiente no nível individual, ou populacional. Por exemplo, se a disponibilidade de alimento é relativamente baixa, porém a qualidade é alta, esse ambiente oferecerá o maior potencial para crescimento populacional por favorecer o fitness individual. Por outro lado, se o alimento é abundante, porém, de baixa qualidade, o ambiente terá maior potencial de sustentar uma população (*carrying capacity*) relativamente estável (revisado em Johnson, 2007).

O efeito da qualidade do hábitat, especialmente da disponibilidade de alimento, tem sido amplamente utilizado como base para a formulação e teste de diversas hipóteses a respeito da evolução dos ciclos de vida, comportamento e socioecologia dos primatas (Ganzhorn et al, 2003). Diversos estudos demonstram que, para primatas, a distribuição espaço-temporal do alimento afeta a densidade populacional, as taxas reprodutivas (Janson & Chapman, 2004; Chapman et al., 2003), o regime de competição por alimento e as relações sociais entre fêmeas (Izar et al., 2012; Izar, 2004; Sterck *et al.*, 1997; Isbell, 1991; van Schaik, 1989; Wrangham 1980), além do orçamento de atividades e de toda a dinâmica das interações entre esses animais e o ambiente (Ménard et al, 2013; Santos, 2010; Lambert, 2007).

Embora o foco na disponibilidade de alimento traga importantes contribuições para entender como a qualidade do hábitat molda os padrões de comportamento e das relações entre os primatas, a qualidade nutricional da dieta muitas vezes é abordada de forma qualitativa, com base em medidas indiretas. Por exemplo, assume-se que frutos são itens energéticos e de fácil digestão, mas difíceis de obter, e que as folhas são itens mais pobres, porém abundantes (Hanya & Chapman, 2013; Altman, 1998; Oftedal, 1991; Milton, 1979). No entanto, essa generalização pode subestimar a complexidade da dieta e das escolhas alimentares dos primatas (Amato & Garber, 2014).

A Fazenda Boa Vista (FBV) e o Parque Estadual Carlos Botelho abordados nos Capítulos I e II, apresentam marcadas diferenças em relação à estrutura da floresta e à oferta de recursos alimentares para os macacos-prego. Os resultados encontrados sobre a biomassa de frutos, e sobre o comportamento dos animais nas duas áreas indicam que a oferta de alimentos é maior na FBV do que no PECB, apesar da forte influência antrópica e do déficit hídrico sazonal na FBV (Izar et al., 2012).

Na FBV, o tempo de depleção das fontes alimentares é superior ao do PECB, o que indica que as fontes têm maior capacidade de sustentar os grupos. Os animais da FBV também passam mais tempo descansando, e menos tempo forrageando e deslocando do que os animais do PECB (Izar et al., 2012). Além disso, não foram encontradas diferenças significativas no orçamento de atividades dos animais da FBV que indiquem algum déficit sazonal na oferta ou na qualidade de alimento, como por exemplo, aumento da área de uso, ou maior tempo dedicado à alimentação (Verderane, 2010). Já no PECB os animais aumentam o investimento em forrageamento durante períodos de escassez de frutos (Santos, 2010, Nakai, 2007; Izar, 2004). As áreas ainda diferem quanto ao tipo de alimento de reserva explorado durante períodos de diminuição da oferta de frutos (Verderane et al., 2013) (Tabela 2.1).

Tabela 2.1 – Principais diferenças encontradas entre a Fazenda Boa Vista (FBV) e o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) em relação à disponibilidade de alimento e ao comportamento dos animais (adaptado de Izar et al., 2012).

Diferenças	FBV	PECB
Disponibilidade de frutos: (média anual de biomassa)	3.818 ±1.079 kg/ha	2.682 ± 949 kg/ha
Orçamento de atividades		
Forrageamento:	- 46 ±7%	- 58 ±12%
Deslocamento:	- 32 ±11%	- 36 ±11%
Descanso:	- 8± 5%	- 4 ±4%
Sazonalidade:	- Não	- Maior tempo investido em forrageamento durante a escassez de frutos.
Dieta:		
Frutos:	- 47 ±13%	- 35 ±16%
Folhas:	- 4 ±2%	- 36 ±23%
Sazonalidade:	- Alterna frutos com sementes	- Alterna frutos com folhas
Área de uso (média)	- 300 ±50 ha	- 484 ±25 ha
Intervalo entre partos	- 22,2 ±1,48 meses	- 30,22 ±6,43 meses

Pelo fato dos animais do PECB incluírem maiores porcentagens de folhas na dieta (consumidas principalmente durante períodos de escassez de frutos), enquanto os animais da FBV maiores porcentagens de frutos (que são alternados com sementes); tem se assumido que a qualidade da dieta na FBV é maior que a do PECB (e.g. Verderane et al, 2013). Isso porque as folhas, especialmente as bromélias que são as mais consumidas pelos animais do PECB, são vistas como recursos pobres energeticamente, porém abundantes (Taira, 2007; Izar, 2004; Brown & Zunino, 1990). Já as sementes são vistas como recursos com alta densidade energética e proteica (Verderane et al., 2013; National Research Council, 2003). Embora as diferenças sobre a oferta de frutos entre essas duas áreas sejam bem documentadas, muito pouco se sabe, de fato, sobre as diferenças na qualidade da dieta desses animais.

Apesar de diferenças na composição da dieta, a qualidade dos itens alimentares nem sempre é diferente entre áreas (Conklin-Brittain et al., 1998). Por exemplo, Rothman e colaboradores (2007) não encontraram diferenças significativas no conteúdo nutricional da dieta de duas populações de gorilas (*Gorilla beringei beringei*) em ambientes com características de altitude e de estrutura da floresta diferentes, apesar de terem sido encontradas diferenças marcantes nos itens alimentares incluídos na dieta dos gorilas. Hohman e colaboradores (2010) também não encontraram diferenças significativas no conteúdo nutricional da dieta entre populações de chimpanzés (*Pan troglodytes*) e de bonobos (*Pan paniscus*), apesar de diferirem quanto aos tipos de recursos alimentares explorados.

Nos últimos anos, os estudos que avaliam diretamente a qualidade da dieta, antes focados principalmente em primatas folívoros (por ex. Chapman et al., 2004; Milton, 1979), vêm aumentando, o que tem permitido a revisão de alguns pressupostos sobre a qualidade nutricional do alimento como fator limitante da dieta dos primatas (por ex. Rothman, et al, 2011). Investigar os aspectos nutricionais da dieta é fundamental para entender a ecologia alimentar dos primatas e o papel dos nutrientes como limitantes de populações, além de ajudar no planejamento de ações de recuperação de áreas degradadas para preservação de espécies ameaçadas (Felton et al., 2010; Rode et al., 2006; Chapman et al., 2004; Chapman et al., 2002).

Contudo, para entender o que define uma dieta de qualidade, devem ser levadas em consideração as necessidades nutricionais e a fisiologia de cada espécie (Lambert, 2007; Milton, 2006). Diversos estudos sugerem que, pelo menos para primatas folívoros, a qualidade da dieta pode ser determinada pela razão proteína:fibra, de modo que os animais estariam maximizando a ingestão de proteínas e minimizando a ingestão de fibras (Chapman & Chapman, 2002; Waterman et al., 1998; Milton, 1979). Já no caso dos primatas frugívoros, como os frutos são itens ricos em carboidratos e energia, uma dieta de qualidade deve ser aquela que contenha maiores quantidades desses componentes; nesse caso os animais estariam maximizando a ingestão de energia (por ex. Laska et al., 2000). No entanto, conforme evidenciado nos capítulos anteriores, o balanço de macronutrientes tem sido considerado mais importante do que a maximização de um único componente (Johnson, 2013; Huston et al., 2011; Felton et al., 2009a; Simpson et al., 2004; Concklin & Brittain, 1998).

O objetivo deste capítulo foi estudar a Ecologia Nutricional das populações de macacos-prego da FBV e do PECB, e comparar a qualidade da dieta dessas duas populações em relação ao conteúdo nutricional e ao balanço de macronutrientes que compõem a energia presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais. Neste estudo procuramos responder: (1) se existem diferenças entre as áreas no conteúdo nutricional das categorias de itens alimentares (polpa de frutos, folhas, sementes, raízes e flores); (2) se existem, e quais são, as diferenças no conteúdo nutricional da dieta entre as duas áreas; (3) e se existem diferenças no balanço de macronutrientes dos itens alimentares das duas áreas.

Para isso, foi analisada a composição centesimal de macronutrientes, o total de quilocalorias por grama, e o balanço dos macronutrientes que compõem a energia dos itens alimentares consumidos nas duas áreas. Diante das diferenças encontradas por Izar e colaboradores (2012), foi testada a hipótese de que a qualidade nutricional dos alimentos da FBV é superior à dos alimentos do PECB. De acordo com os resultados encontrados no Capítulo II, os macacos prego priorizam a ingestão de Energia não Proteica (ENP), consumindo maiores quantidades de Energia proteica (EP). Desse modo, assumindo que este tipo de energia é importante para os macacos-prego, prevemos que as diferenças na qualidade da dieta será determinada por maiores quantidades de ENP nos itens da FBV do que nos do PECB.

2 – MÉTODOS

2.1 - Locais de estudo.

A Fazenda Boa Vista (FBV) e o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) estão descritos na Introdução Geral (pp 27-28).

2.2 – Sujeitos

“Esse estudo foi realizado com os grupos “Chicão” e “Zangado” na FBV, e com os grupos “Pitoco”, Índio” e Pitoco 2” no PECB, também descritos no Capítulo I (pp. 30).

2.3 Coleta de dados

2.3.1 – Dados comportamentais

Para identificar os itens alimentares consumidos pelos animais nas duas áreas, os dados foram coletados pelo método de Varredura Instantânea (Altman, 1974), com 1 minuto de duração a intervalos de 5 minutos. Em cada varredura, eram registradas as atividades (descanso, deslocamento, forrageamento, ingerir alimento e comportamento social) e o item alimentar consumido pelos indivíduos visíveis. Esse procedimento foi adotado para identificar as espécies dos itens incluídos na dieta dos animais e determinar sua localização para realização da coleta de amostras. Neste capítulo não foram incluídos dados sobre a ingestão dos itens.

2.3.2 – Coleta de amostras e análises laboratoriais.

Os procedimentos para coleta das amostras dos itens alimentares, bem com das análises de conteúdo nutricional estão descritos na Introdução Geral (pp. 30-32). Para este capítulo, foram utilizados os dados sobre a composição centesimal de Fibra bruta, Minerais, Proteína bruta, Lipídeos e Carboidratos totais. Também foram utilizados os dados sobre Total de quilocalorias por grama de item alimentar (kcal/grama), de Energia Proteica (EP – kcal/grama), Energia Não Proteica (ENP= Energia de carboidratos + energia de lipídeos – kcal/grama); e da contribuição proporcional de proteínas (PP), carboidratos (PC) e lipídeos (PL) para o total de energia presente nos itens alimentares.

2.4 – Análise de dados

Para verificar as diferenças entre as áreas nas diferentes medidas citadas acima foram utilizadas análises de modelos mistos *Generalized Linear Mixed Models* (GzLMM). A área de estudo foi utilizada como efeito fixo. Já a categoria dos itens alimentares (polpa de frutos, folhas, sementes, raízes e flores) e a estação foram utilizadas como efeitos aleatórios. No modelo foi utilizada a aproximação de Satterthwaite utilizada para amostras pequenas e desequilibradas. Para o teste dos efeitos fixos foram utilizadas covariâncias robustas para tratar possíveis violações nas suposições do modelo. Também foram utilizados ajustes sequenciais de Sidak para comparações múltiplas.

Para comparar o valor nutricional das categorias dos itens alimentares em cada área foram utilizadas análises de modelos generalizados lineares mistos (GzLMM). Como fatores fixos foram utilizadas as variáveis “área de estudo”, “categoria do item” e a interação entre essas duas variáveis; sendo que a estação do ano foi utilizada como fator aleatório. No modelo também foi utilizada a aproximação de Satterthwaite, testes de covariância robusta, e ajuste sequenciais de Sidak.

Os dados foram normalizados através de transformações logarítmicas. A normalidade da distribuição foi verificada através da inspeção visual das curvas de distribuição e através do teste Shapiro-Wilk ($p > 0,05$).

Também foi utilizado o Modelo Geométrico para nutrição. Foram construídos modelos bidimensionais nos quais foram plotadas a contribuição diária de energia proteica (EP) no eixo x e de energia não proteica (ENP) no eixo y dos itens alimentares nas duas áreas. Desse modo, as composições dos nutrientes foram representadas em pontos Cartesianos mostrando a quantidade de EP e ENP de cada item, e também como linhas irradiando do ponto de origem com ângulos específicos indicando o balanço entre esses nutrientes. Também foram plotados *Right-angled mixture triangle* (RMT) para observar a contribuição relativa de proteínas (PP), carboidratos (PC) e lipídeos (PL) no total de energia presente nos itens alimentares.

Os invertebrados e os vertebrados foram excluídos das análises uma vez que esses itens só foram coletados na FBV. As concentrações de macronutrientes foram analisadas em relação às porcentagens de matéria seca (%/MS). Já os totais de quilocalorias, quilocalorias proteicas e quilocalorias não proteicas foram analisados segundo o total por grama (kcal/grama).

3 – RESULTADOS

Os itens alimentares consumidos pelos animais da FBV foram compostos, em média, por $76,45 \pm 20,03\%$ (N= 39) de carboidratos totais, $17,25 \pm 11,20\%$ (N= 37) de fibra bruta, $11,43 \pm 18,25\%$ (N= 39) de lipídeos, $8,57 \pm 4,98\%$ (N= 39) de proteínas e $3,75 \pm 2,37\%$ (N= 37) de minerais. Em relação à energia, os itens alimentares consumidos pelos animais da FBV tiveram em média, $4,43 \pm 0,94$ (N=39) quilocalorias por grama (kcal/g), das quais $4,09 \pm 0,90$ (N=39) kcal/g foram de energia não proteica (ENP), e $0,34 \pm 0,2$ (N=39) de energia proteica (EP).

Já os itens alimentares consumidos pelos animais do PECB foram compostos, em média, por $42,93 \pm 29,39\%$ (N= 30) de carboidratos totais, $22,04 \pm 12,19\%$ de lipídeos (N=30), $21,22 \pm 10,21\%$ (N= 30) de fibra bruta, $15,28 \pm 9,95\%$ de proteínas (N=30) e $5,37 \pm 2,40\%$ (N= 30) de minerais. Em relação à energia, os itens alimentares consumidos pelos animais do PECB tiveram em média, $4,31 \pm 1,00$ (N= 30) quilocalorias por grama (kcal/g), das quais $3,70 \pm 0,84$ (N= 30) kcal/g foram de energia não proteica (ENP), e $0,61 \pm 0,40$ (N=30) kcal/g de energia proteica (EP).

Nesse capítulo são apresentados apenas os resultados da comparação entre as áreas. A análise descritiva dos resultados obtidos para cada uma das áreas em relação às diferenças entre estações e entre as categorias dos itens alimentares estão disponíveis no APÊNDICE 2.

3.1 – Categorias dos itens alimentares

Foi encontrado efeito da interação entre área de estudo e categoria de item alimentar apenas em relação às porcentagens de fibras (GzLMM, $F= 3,403$, $p<0,05$), sendo que os frutos do PECB contêm maiores porcentagens de fibras do que os frutos da FBV ($t= 2,373$, $p<0,05$) (Tabela 2.2). Não foram encontradas diferenças entre as categorias dos itens em relação à energia e às diferentes fontes de energia (Tabela 2.3).

Tabela 2.2 – Comparação do conteúdo de macronutrientes entre as categorias de itens alimentares consumidos na FBV e no PECB.

Categorias itens		% Minerais		% Fibra Bruta		% Proteína Bruta		% Lipídeos		% Carboidratos totais	
		FBV	PECB	FBV	PECB	FBV	PECB	FBV	PECB	FBV	PECB
Polpa de frutos	Média	2,96	4,57	15,79	20,91*	6,87	15,53	10,23	23,67	79,94	36,74
	N	20	22	20	22	20	22	20	22	20	22
	DP	1,90	1,59	12,05	10,18	3,70	10,14	16,93	11,48	17,47	29,22
Folhas	Média	6,02	8,35	25,46	26,36	6,52	11,07	2,10	12,33	87,37	68,25
	N	4	6	4	6	6	6	6	6	6	6
	DP	2,13	3,00	5,21	7,86	1,53	7,03	3,00	1,14	4,16	10,43
Sementes	Média	3,50	5,20	19,15	9,25	13,10	25,17	24,68	33,19	58,72	35,04
	N	9	2	9	2	9	2	9	2	9	2
	DP	0,92	1,46	11,77	9,61	5,52	12,69	24,09	25,78	25,23	41,92
Flores	Média	4,03	-	9,78	-	11,01	-	1,84	-	83,11	-
	N	3	-	3	-	3	-	3	-	3	-
	DP	2,79	-	5,21	-	8,36	-	1,80	-	12,82	-
Raízes	Média	11,72	-	18,95	-	6,86	-	0,90	-	80,52	-
	N	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-
	DP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabela 2.3 – Comparação do conteúdo energético das categorias de item alimentar consumidos pelos animais da FBV e do PECB.

Categorias itens		Total kcal		EP kcal		ENP kcal		E.Prot prop		E.Carb prop		E.Lip prop	
		FBV	PECB.	FBV	PECB	FBV	PECB	FBV	PECB.	FBV	PECB	FBV	PECB
Polpa de frutos	Média	4,39	4,22	0,27	0,62	4,12	3,60	0,06	0,14	0,77	0,34	0,17	0,51
	N	20	22	20	22	20	22	20	22	20	22	20	22
	DP	0,86	1,10	0,15	0,41	0,86	0,93	0,04	0,07	0,23	0,26	0,23	0,22
Folhas	Média	3,94	4,28	0,26	0,44	3,68	3,84	0,07	0,10	0,89	0,64	0,05	0,26
	N	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	DP	0,17	0,11	0,06	0,28	0,18	0,38	0,02	0,07	0,06	0,09	0,06	0,02
Sementes	Média	5,09	5,40	0,52	1,01	4,57	4,39	0,11	0,18	0,53	0,30	0,37	0,52
	N	9	2	9	2	9	2	9	2	9	2	9	2
	DP	1,23	1,15	0,22	0,51	1,21	0,64	0,04	0,06	0,31	0,37	0,32	0,32
Flores	Média	3,93	-	0,44	-	3,49	-	0,11	-	0,85	-	0,04	-
	N	3	-	3	-	3	-	3	-	3	-	3	-
	DP	0,03	-	0,33	-	0,35	-	0,09	-	0,13	-	0,04	-
Raízes	Média	3,58	-	0,27	-	3,30	-	0,08	-	0,90	-	0,02	-
	N	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-
	DP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Legenda: Total kcal= total de quilocalorias por grama; EP kcal= total de quilocalorias proteicas; ENP kcal= total de quilocalorias não proteicas; E.Prot prop= proporção de energia proteica; E.Carb prop= proporção de energia de carboidratos; E.Lip prop= proporção de energia de lipídeos.

3.2 – Macronutrientes

Em relação à composição centesimal de macronutrientes, os itens alimentares consumidos pelos animais do PECB tiveram maiores concentrações de minerais (GzLMM, $F=14,177$, $p<0,001$), de proteína bruta (GzLMM, $F=20,674$, $p<0,001$) e lipídeos (GzLMM, $F=42,168$, $p<0,001$). Também foi encontrada tendência para que os itens consumidos no PECB tivessem maiores porcentagens de fibras (GzLMM, $F=2,936$, $p=0,091$). Já os itens consumidos pelos animais da FBV tiveram maiores porcentagens de carboidratos totais do que os itens consumidos no PECB (GzLMM, $F=39,480$, $p<0,001$) (Figura 2.1).

Figura 2.1 – Composição centesimal de macronutrientes dos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV e do PECB.

3.3 – Energia

Os itens consumidos na FBV e no PECB analisados forneceram praticamente o mesmo total de quilocalorias por grama (FBV: 4,43 kcal/g; PECB: 4,30 kcal/g).

No entanto, os itens consumidos no PECB apresentaram maiores quantidades de energia proteica (EP – kcal/grama) do que os itens consumidos na FBV (GzLMM, $F=20,417$, $p<0,001$). Já os itens consumidos pelos animais da FBV tiveram maiores quantidades de energia de carboidratos (ENP – kcal/grama) (GzLMM, $F=4,320$, $p<0,05$).

3.4 – Geometria da nutrição

Houve efeito de área (GzLMM, $F=22,920$, $p<0,001$) na razão entre energia proteica e energia não proteica (EP:ENP), que foi maior no PECB do que na FBV (Figura 2.2).

Figura 2.2 - Razão Energia Proteica/Energia não proteica (EP:ENP – kcal/grama) dos itens alimentares consumidos na FBV e no PECB.

Em relação à contribuição relativa dos diferentes nutrientes para o total de energia presente nos itens alimentares, foram encontradas diferenças entre as áreas na proporção de energia de carboidratos (PC) (GzLMM, $F = 57,587$, $p < 0,001$), energia de lipídeos (PL) (GzLMM, $F = 57,152$, $p < 0,001$) e energia de proteínas (PP) (GzLMM, $F = 24,665$, $p < 0,001$). Os itens alimentares consumidos pelos animais da FBV contêm maiores proporções de PC do que os itens consumidos pelos animais do PECB. Já os itens consumidos pelos animais do PECB contêm maiores proporções de PL e PP (Figura 2.3).

Figura 2.3 – RMT (*Right-angled mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de energia de carboidratos (PC), energia de lipídeos (PL) e energia proteica (PP – linha implícita) para os itens alimentares consumidos na FBV e no PECB. Cada ponto representa um item alimentar. Pode se notar que os itens consumidos pelos animais da FBV possuem maiores proporções de energia carboidratos pela maior concentração de pontos no canto superior esquerdo do gráfico. A

diferença na angulação das linhas de regressão mostra que os itens consumidos na FBV contêm maiores proporções de energia proteica. Já a maior concentração de pontos do PECB na parte inferior direita mostra que os itens consumidos nessa área contêm maiores proporções de energia de lipídeos.

4 – DISCUSSÃO

Neste trabalho, comparamos a qualidade da dieta das populações de macacos-prego da FBV e do PECB em relação ao conteúdo nutricional e ao balanço de macronutrientes que compõem a energia presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais, a fim de testar a hipótese de que a qualidade da dieta dos animais da FBV é superior àquelas dos animais do PECB (Izar et al., 2012; Verderane et al., 2013).

A análise geométrica do conteúdo nutricional dos itens alimentares do PECB e da FBV mostrou diferenças na razão entre energia proteica e energia não proteica (EP:ENP), que foi maior nos itens consumidos no PECB. Essas diferenças se deram, principalmente, por conta da maior concentração de carboidratos nos itens da FBV, e maior concentração de proteínas nos do PECB. Além do balanço EP:ENP, essas diferenças se refletiram também proporção de energia de carboidratos (E.Carb prop) e de energia proteica (PP) em relação ao total de energia presente nos alimentos. Considerando que: (1) os animais da FBV priorizam a ingestão de ENP (Capítulo II) quando os recursos apresentam baixa disponibilidade desse tipo de energia; e (2) assumindo que o mesmo pode ser aplicado ao PECB, o fato da razão EP:ENP ser maior para os itens consumidos no PECB nos permite confirmar hipótese de que a qualidade da dieta dos animais da FBV é superior à do PECB.

Com base nos trabalhos sobre as estratégias nutricionais dos primatas (Capítulo II; Rothman et al., 2011; Felton et al, 2009), é possível dizer que os animais priorizam o tipo de energia (ou nutriente) menos disponível durante flutuações sazonais na oferta dos recursos preferidos. Tendo em vista que os animais da FBV priorizam a ingestão de ENP, e que os itens da FBV apresentam quantidades maiores de ENP do que os do PECB, podemos dizer que é muito provável que os animais do PECB apresentem as mesmas estratégias nutricionais encontradas na FBV. Porém, eles encontram dificuldades ainda maiores em regular seu balanço energético.

Estudando a mesma população de macacos prego da FBV, Verderane e colaboradores (2013), e Izar e colaboradores (2012), verificaram que na FBV a disponibilidade de alimento não é um fator limitante do sucesso reprodutivo das fêmeas. Com base em indicativos indiretos, Verderane e colaboradores (2013) sugerem ainda, que a dieta da FBV é de alta qualidade energética. Embora não tenhamos encontrado diferenças

entre a FBV e o PECB no total de quilocalorias presentes nos itens alimentares, os resultados encontrados sobre o balanço EP:ENP confirmam o que foi sugerido pelas autoras.

Desse modo, a combinação dos resultados encontrados em estudos anteriores com os encontrados nesse estudo, sugere que os animais da FBV não são limitados pela disponibilidade e nem pela qualidade do alimento, enquanto os do PECB seriam limitados, tanto pela disponibilidade, quanto pela qualidade dos itens ofertados.

Nesse sentido, de acordo com os cenários propostos por Johnson (2007), a FBV tem um grande potencial de crescimento populacional, enquanto o PECB tem uma maior capacidade de sustentar uma população estável. De fato, Izar e colaboradores (2012) encontraram que o intervalo entre partos na FBV é significativamente menor do que no PECB, o que indica que as fêmeas se reproduzem mais do que no PECB. O intervalo entre partos no PECB é oito meses mais longo do que o da FBV, sendo um dos maiores já relatados para macaco-prego. Além disso, foram relatados dois nascimentos de gêmeos na FBV, o que é mais um indicativo do potencial de crescimento populacional na área. Embora os autores não tenham encontrado diferenças significativas entre as duas áreas na densidade populacional de macacos-prego, isso foi atribuído ao maior risco de predação na FBV (incluindo pressão de caça).

Apesar dos itens do PECB terem maiores porcentagens de lipídeos e maiores proporções de energia de lipídeos (PL) do que os itens da FBV, essas quantidades não foram suficientes para que os itens do PECB se equiparassem aos da FBV em relação à quantidade de energia não proteica. Como foram analisados apenas os alimentos de origem vegetal, é provável que as maiores concentrações de lipídeos nos itens do PECB, e de carboidratos na FBV, estejam relacionadas às estratégias adotadas pelas plantas em cada área para dispersão de sementes e defesa contra herbivoria (Izar, 1999; Stiles, 1993). Por exemplo, Herrera (1982) verificou que os frutos consumidos por pássaros durante estações secas eram mais carnosos e com maiores quantidades de água e carboidratos, enquanto os frutos ofertados em períodos de inverno prolongado eram menos carnosos, com menores quantidades de água, e maiores quantidades de lipídeos. Considerando as características climáticas e o regime de chuvas em cada área, é possível que as plantas estejam adotando estratégias semelhantes.

Os resultados sobre a composição centesimal dos itens sugerem que a dieta dos animais do PECB é limitada também pela quantidade de fibras. Embora tenha sido

encontrada apenas tendência para maiores porcentagens de fibras no total dos itens, os frutos do PECB apresentaram quantidades de fibras significativamente maiores do que os da FBV. A digestão das fibras exige um lento tempo de passagem do alimento pelo sistema digestivo, ao mesmo tempo em que ocorre a ação de bactérias específicas na fermentação desses compostos em compartimentos especializados no intestino, o que limita a capacidade de ingestão e absorção de nutrientes (Lambert, 1998; Milton, 1979). Existem evidências de que mesmo primatas folívoros selecionam as folhas de forma a evitar a ingestão excessiva de fibras (Chapman et al., 2004; Chapman & Chapman 2002; Milton, 1998). Por exemplo, Irwin e colaboradores (2014) verificaram que é possível que o efeito das fibras e de compostos secundários presentes nos alimentos podem ser ainda mais importantes do que a disponibilidade de nutrientes para lêmures (*Propithecus diadema*).

4.1 – Considerações finais

Os resultados encontrados neste estudo são importantes para a compreensão da ecologia alimentar dos primatas, especialmente por considerar o balanço entre os nutrientes e os objetivos nutricionais como determinantes da qualidade da dieta desses animais. Contudo é necessário expandir a coleta de dados nas duas áreas para abranger um maior número de itens alimentares coletados. A frutificação de algumas espécies de frutos na Mata Atlântica ocorre em intervalos de até quatro anos. Sendo assim, é importante manter uma coleta sistemática de dados de longo prazo nessa área para dar conta dessa variabilidade de espécies ofertadas.

Além disso, é necessário desenvolver uma metodologia que permita estimar o consumo alimentar dos animais do PECB de maneira semelhante ao método empregado na FBV. Com isso seria possível entender as estratégias nutricionais dos animais do PECB e confirmar o que foi sugerido neste capítulo. As dificuldades de observar a ingestão alimentar de primatas são relatadas em diversos estudos, sendo esta uma das principais causas da escassez de dados sobre o consumo nutricional dos primatas. No PECB, com a alta densidade de árvores e com a altura das copas, não foi possível aplicar os mesmos métodos de estimação do consumo alimentar utilizados na FBV.

Também são necessárias análises nutricionais mais detalhadas sobre a digestibilidade das fibras e sobre os carboidratos não estruturais nos alimentos do PECB. Não foi possível analisar o conteúdo de carboidratos não estruturais para todos os itens do PECB por conta

do volume insuficiente de amostras para algumas espécies. Embora as medidas de carboidratos totais possam superestimar o conteúdo de carboidratos disponíveis para os animais, por não descontar os carboidratos estruturais presentes nas fibras, isso não desqualifica os resultados encontrados neste estudo. Mesmo que esteja superestimado, se fossem descontadas as frações não digeríveis dos carboidratos presentes nas fibras, as diferenças encontradas entre as duas áreas em relação aos carboidratos seriam ainda mais significativas, tendo em vista que os itens do PECB apresentaram maiores porcentagens de fibras do que os da FBV.

De acordo com as características nutricionais da dieta dos animais do PECB, com uma alta razão EP:ENP e tendo em vista a qualidade nutricional das folhas, é possível que este ambiente seja mais propício para a ocorrência de primatas folívoros. De fato, o PECB abriga duas espécies de primatas com elevado grau de folivoria: bugios (*Alouatta clamitans*) e o miqui do sul (*Brachyteles aracnoides*) (mas veja Talebi et al., 2005), sendo esta última, uma espécie ameaçada.

Seria interessante verificar a competição por alimento entre os macacos prego do PECB com essas espécies simpátricas. Frequentemente são observados encontros de grupos de macacos prego com grupos de miqui, o que indica a sobreposição da área de uso dessas duas espécies. Os grupos de miqui do PECB são os que apresentam maior grau de frugivoria entre os grupos já estudados em outras áreas, e essa diferença é atribuída à maior disponibilidade e qualidade dos alimentos consumidos pelos miquis do PECB (Talebi et al., 2005). Por conta do contraste desses resultados com os encontrados para os macacos prego deste estudo, é importante entender como essas espécies competem e quais as estratégias nutricionais adotadas por eles.

5 – CONCLUSÕES

Os resultados confirmaram que a qualidade da dieta dos animais da FBV é superior à dieta dos animais do PECB. O principal responsável pela qualidade da dieta foram a razão entre energia proteica e energia não proteica que foi menor para a FBV, devido às maiores concentrações de carboidratos nos itens alimentares. Além disso, a dieta da estação seca no PECB é limitada pela quantidade de fibras presentes nos itens alimentares. Este estudo contribui para a compreensão da ecologia nutricional dos macacos-prego do PECB, e também com os trabalhos de longo prazo sobre sua ecologia e o comportamento.

CONCLUSÃO GERAL

Nesta pesquisa utilizamos análises de conteúdo nutricional dos alimentos e o Modelo Geométrico para estudar as estratégias nutricionais de uma população de macacos-prego na Fazenda Boa Vista (FBV), uma área de ecótono Cerrado/Caatinga e para comparar a qualidade da dieta desses animais com a de uma população de macacos-prego no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma área de Mata Atlântica. Os resultados mostraram que os macacos da FBV adotam uma estratégia nutricional que prioriza a ingestão de energia não proteica, enquanto a ingestão de energia proteica varia de acordo com a disponibilidade dessa energia nos itens alimentares confirmada. A dieta da FBV apresentou maiores concentrações de carboidratos e de energia não proteica em relação à energia proteica do que a dieta do PECB.

O Modelo Geométrico tem se mostrado uma ferramenta bastante útil e de fácil aplicação para o estudo da Ecologia Nutricional dos mais diversos taxa. Uma de suas maiores contribuições para a compreensão dos aspectos nutricionais da dieta dos primatas está no fato de considerar não apenas a quantidade absoluta de nutrientes, mas também a interação entre eles. Isso é especialmente útil no caso dos primatas, por conta da grande variedade de itens incluídos na sua dieta, os quais apresentam diferentes concentrações e balanços entre os nutrientes. Embora o modelo não dispense testes estatísticos que confirmem a validade das suposições realizadas, a observação das variáveis dentro do espaço nutricional (gráficos) já é suficiente para extrair informações importantes sobre como os animais lidam com a variabilidade no conteúdo nutricional da dieta.

Neste estudo, o uso do Modelo Geométrico contribuiu para a melhor compreensão da ecologia de uma população de macacos-prego que utiliza ferramentas para obter alimento. Os trabalhos anteriores afirmavam que os macacos da FBV não enfrentam uma sazonalidade significativa na oferta dos principais recursos explorados, os frutos, e que o uso de ferramentas, portanto, não seria uma resposta à escassez de alimento. No entanto, o presente estudo mostrou que há uma sazonalidade na oferta de energia não proteica que coincide com o aumento do consumo de sementes. Considerando que as sementes geralmente exigem técnicas de processamento mais elaboradas, pode ser que o uso de ferramentas seja necessário para que os animais consigam ingerir quantidades de energia não proteica suficientes. Para estudos futuros, é importante aprofundar a investigação sobre

a contribuição de cada item alimentar para a aquisição de energia e para o balanço nutricional diário dos indivíduos, em especial, dos alimentos que necessitam de maior processamento para serem obtidos, como por exemplo, o uso de ferramentas. Também é interessante investigar relação entre o balanço nutricional ingerido com questões relacionadas ao desenvolvimento dos animais, como por exemplo, as taxas de crescimento e o período de desmame.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agetsuma, N., & Nakagawa, N. (1998). Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates*, 39(3), 275-289.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 223 - 265.
- Altmann, S. A. (1998). *Foraging for survival: yearling baboons in Africa*. University of Chicago Press.
- Amato, K. R., & Garber, P. A. (2014). Nutrition and foraging strategies of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Palenque National Park, Mexico. *American journal of primatology*, 76(8), 774-787.
- AOAC (1990). *Official methods of analysis*, 15th ed. Association of Analytical Chemists.
- Barboza, P. S. & Parker, K., Hume D. (2009). *Integrative wildlife nutrition*. Verlag Berlin Heidelberg: Springer.
- Brown, A.D.; Colillas, O.J. (1983). Ecologia de *Cebus apella*. In: *Anais do 1o Congresso Brasileiro de Primatologia*. Belo Horizonte.
- Brown, A. D., & Zunino, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia primatologica*, 54(3-4), 187-195.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Bryant, D. M., & Rowe, L. V. (2001). Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1474), 1337-1344.
- Burek, J. D., Duprat, P., Owen, R., Peter, C. P., & Van Zwieten, M. J. (1988). Spontaneous renal disease in laboratory animals. *International review of experimental pathology*, 30, 231.
- Buss, D.H. & Cooper, R.W. (1970). Composition of milk from Talapoin monkeys. *Folia Primatologica*. 13:196-206.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2002). Foraging challenges of red colobus monkeys: Influence of nutrients and secondary compounds. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* (Vol. 133, pp. 861-875).

- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Rode, K. D., Hauck, E. M., & McDowell, L. R. (2003). Variation in the nutritional value of primate foods: Among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology*, 24(2), 317-333.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Naughton-Treves, L., Lawes, M. J., & McDowell, L. R. (2004). Predicting folivorous primate abundance: Validation of a nutritional model. *American Journal of Primatology*, 62(2), 55-69.
- Chivers, D. J. (1998). Measuring food intake in wild animals: primates. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 57(2), 321-332.
- Colman R. J., Anderson, R. M., Johnson, S. C., Kastman, E. K., Kosmatka, K. J., Beasley, T. M., Allison, D. B., Cruzen, C., Simmons, H. A., Kemnitz, J. W., Weindruch, R. (2009). Caloric restriction delays disease onset and mortality in rhesus monkeys. *Science*. 325:201- 204.
- Conklin-Brittain, N. L., Wrangham, R. W., & Hunt, K. D. (1998). Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *International Journal of Primatology*, 19(6), 971-998.
- Detmann, E., Paulino, M. F., Zervoudakis, J. T., Cecon, P. R., VALADARES FILHO, S. D. C., Gonçalves, L. C., Cabral, L. S. & Melo, A. J. N. (2004). Níveis de proteína bruta em suplementos múltiplos para terminação de novilhos mestiços em pastejo durante a época seca: desempenho produtivo e características de carcaça. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 33(1), 169-180.
- Diskin, M. G., Mackey, D. R., Roche, J. F., & Sreenan, J. M. (2003). Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. *Animal Reproduction Science*, 78(3), 345-370.
- Felton, A. M., Felton, A., Lindenmayer, D. B., & Foley, W. J. (2009a). Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology*.
- Felton, A. M., Felton, A., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., Foley, W. J., Wood, J. T., Wallis, I. R., et al. (2009b). Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology*, 20(4), 685-690.
- Felton, A. M., Felton, A., Wood, J. T., Foley, W. J., Raubenheimer, D., Wallis, I. R., & Lindenmayer, D. B. (2009c). Nutritional ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: How macronutrient balancing influences food choices. *International Journal of Primatology*, 30(5), 675-696.
- Felton, A. M., Felton, A., Foley, W. J., & Lindenmayer, D. B. (2010). The role of timber tree species in the nutritional ecology of spider monkeys in a certified logging concession, Bolivia. *Forest ecology and management*, 259(8), 1642-1649.

- Ferreira, R. G., Izar, P., Lee, P. (2006). Exchange, Afiliation, and Protective Interventions in Semifree-ranging Brown Capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 68: 765-776.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., & Robinson, J. G. (1990). Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatol*, 54(3-4), 113-118.
- Fragaszy, D. M., & Bard, K. (1997). Comparison of development and life history in Pan and Cebus. *International Journal of Primatology*, 18(5), 683-701.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. M & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ganas, J., Ortmann, S., & Robbins, M. M. (2008). Food preferences of wild mountain gorillas. *American Journal of Primatology*, 70(10), 927-938.
- Ganzhorn, J. U., Arrigo-Nelson, S., Boinski, S., Bollen, A., Carrai, V., Derby, A., Donati, G., et al. (2009). Possible fruit protein effects on primate communities in madagascar and the neotropics. *PLoS ONE*, 4(12).
- Garber, P. (1987). Foraging Strategies Among Living Primates. *Annual Review of Anthropology*. 16, 339-384.
- Gartlan, J. S., & Brain, C. K. (1968). Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops*, 253-292.
- Hanya, G. (2004). Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *American Journal of Primatology*, 63(3), 165-177.
- Hanya, G., & Chapman, C. A. (2013). Linking feeding ecology and population abundance: a review of food resource limitation on primates. *Ecological research*, 28(2), 183-190.
- Harvey, P. H., Martin, R. D., & Clutton-Brock, T. H. (1987). Life histories in comparative perspective. In *Primate societies* (ed. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struthsaker). Chicago, IL: University of Chicago.
- Herrera, C. M. (1982). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 773-785.
- Hohmann, G., Potts, K., N'Guessan, A., Fowler, A., Mundry, R., Ganzhorn, J. U., & Ortmann, S. (2010). Plant foods consumed by Pan: exploring the variation of nutritional ecology across Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(3), 476-485.

- Houston, A. I., Higginson, A. D., & McNamara, J. M. (2011). Optimal foraging for multiple nutrients in an unpredictable environment. *Ecology letters*, 14(11), 1101-1107.
- Instituto Florestal (2008). *Parque Estadual Carlos Botelho: plano de manejo*. São Paulo: Instituto Florestal.
- Irwin, M. T., Raharison, J. L., Raubenheimer, D., , C. A., & Rothman, J. M. (2014). Nutritional correlates of the “lean season”: effects of seasonality and frugivory on the nutritional ecology of diademed sifakas. *American journal of physical anthropology*, 153(1), 78-91.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior in primates. *Behavioral Ecology*; 2, p. 143-155.
- Isbell, L. A., Young, T. P., Jaffe, K. E., Carlson, A. A., & Chancellor, R. L. (2009). Demography and life histories of sympatric patas monkeys, *Erythrocebus patas*, and vervets, *Cercopithecus aethiops*, in Laikipia, Kenya. *International Journal of Primatology*, 30(1), 103-124.
- Izar, P. (1999). *Aspectos de Ecologia e Comportamento de um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em área de Mata Atlântica, São Paulo*. Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Izar, P. (2004). Female social relationship of *Cebus apella nigrinus* in a Southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour*, 141: 71 - 99.
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., et al. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigrinus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315-331.
- Jaman, M. F., Huffman, M. A., & Takemoto, H. (2010). The foraging behavior of Japanese macaques *Macaca fuscata* in a forested enclosure: Effects of nutrient composition, energy and its seasonal variation on the consumption of natural plant foods. *Current Zoology*, 55(2):198-208.
- Janson, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*., 40: 910-921.
- Jeor, S. T. S., Howard, B. V., Prewitt, T. E., Bovee, V., Bazzarre, T., & Eckel, R. H. (2001). Dietary protein and weight reduction a statement for healthcare professionals from the nutrition committee of the council on nutrition, physical activity, and metabolism of the American Heart Association. *Circulation*, 104(15), 1869-1874.

- Johnson, C. A., Raubenheimer, D., Rothman, J. M., Clarke, D., & Swedell, L. (2013). 30 Days in the Life: Daily Nutrient Balancing in a Wild Chacma Baboon. *PLoS ONE*, 8(7).
- Johnson, M. D. (2007). Measuring habitat quality: a review. *The Condor*, 109(3), 489-504.
- Kleiber, M. (1961). *The fire of life. An introduction to animal energetics*. Wiley Press, New York.
- Krishnamani R., Mahaney W. C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal Behavior* 59:899–915.
- Lambert, J. E. (1998). Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews*, (7), 8-20.
- Lambert J.E. (2011). Primate nutritional ecology: feeding biology and diet at ecological and evolutionary scales. In: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. 2nd edition. New York: Oxford University Press. p 512–522.
- Laska, M.; Freist, P.; Krause, S. (2007). Which Senses Play a Role in Nonhuman Primate Food Selection? A Comparison Between Squirrel Monkeys and Spider Monkeys. *American Journal of Primatology* 69:282-294.
- Lee, K. P., Raubenheimer, D., Behmer, S. T., & Simpson, S. J. (2003). A correlation between macronutrient balancing and insect host-plant range: evidence from the specialist caterpillar *Spodoptera exempta* (Walker). *Journal of Insect Physiology*, 49(12), 1161-1171.
- Lee, K. P., Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2004). A comparison of nutrient regulation between solitary and gregarious phases of the specialist caterpillar, *Spodoptera exempta* (Walker). *Journal of Insect Physiology*, 50(12), 1171-1180.
- Lee, K. P., Simpson, S. J., Clissold, F. J., Brooks, R., Ballard, J. W. O., Taylor, P. W., Soran, N., et al. (2008). Lifespan and reproduction in *Drosophila*: New insights from nutritional geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(7), 2498-2503.
- Lee, P. C. (1987). Nutrition, fertility and maternal investment in primates. *Journal of Zoology*, 213(3), 409-422.
- Leonard, W. R., Snodgrass, J. J., & Robertson, M. L. (2007). Effects of brain evolution on human nutrition and metabolism. *Annu. Rev. Nutr.*, 27, 311-327.
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., Chiou, K. L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M. T., Farias, I.,

- Janson, C. H. & Alfaro, M. E. (2012a). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39(2): 272-288.
- Lynch Alfaro, J. W., Silva Jr., J. S. & Rylands, A. B. (2012b). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology* 74: 273-286.
- Massoro, E. J. (2006). Caloric restriction and aging: controversial issues. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 61(1), 14-19.
- Mayntz, D., Raubenheimer, D., Salomon, M., Toft, S. & Simpson, S. J. (2005). Nutrient-specific foraging in invertebrate predators. *Science*, 307: 111–113.
- McGrew WC. (2001). The other faunivory: primate insectivory and early human diet. In *Meat- Eating and Human Evolution*, ed. CB Stanford, HTBunn, pp. 160–78. Oxford, UK:Oxford Univ. Press. 384 pp.59.
- Ménard, N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvianne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., et al. (2013). Effect of habitat quality on the ecological behaviour of a temperate-living primate: Time-budget adjustments. *Primates*, 54(3), 217-228.
- Mendonça-Furtado, O., Edaes, M., Palme, R., Rodrigues, A., Siqueira, J., & Izar, P. (2014). Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural processes*, 109, 79-88.
- Milton, K. (1979). Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist*, 362-378.
- Milton, K. (1998). Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology*, 19(3), 513-548.
- Milton, K. (1999). Nutritional characteristics of wild primate foods: Do the diets of our closest living relatives have lessons for us? *Nutrition* 15:488-498.
- Milton, K. (2006). Analyzing nutritional ecology: picking up the pace: nutritional ecology as assential research tool in primatology. In Hohmann, G., Robbins, M. M., & Boesch, C. (Eds.). (2006). *Feeding ecology in apes and other primates*. pp. 381-393. Cambridge University Press, UK.
- Mittermeier, R.A.; Coimbra-Filho, A.C. (1982). Distribution and Conservation of New World Primate Species used in Biomedical Research. In: *Reproduction in New World Primates*. J. Hearn, ed. MTP Press, Hingham.

- Nakagawa, N. (2009). Feeding rate as valuable information in primate feeding ecology. *Primates*, 50:131-141.
- Nakai, E. S. (2007). *Fissão-fusão em Cebus nigritus: flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes*. Dissertação de mestrado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- National Research Council (2003) *Nutrient requirements of nonhuman primates*. 2nd ed. Washington, DC: The National Academic Press.
- Navarro, R. D., Lanna, E. A. T., Donzele, J. L., da Matta, S. L. P., & de Souza, M. A. (2007). Níveis de energia digestível da dieta sobre o desempenho de piauçu (*Leporinus macrocephalus*) em fase pós-larval. *Acta Scientiarum Animal Sciences*, 29(1), 109-114.
- Oates, J. F. (1978). Water, plant and soil consumption by guereza monkeys (*Colobus guereza*): Relationship with minerals and toxins in the diet. *Biotropica*, 10, 241–253.
- Oftedal, O. T. (1991). The nutritional consequences of foraging in primates: the relationship of nutrient intakes to nutrient requirements. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 334(1270), 161-169, discussion 169-170.
- Oliveira, M. M. & Langguth, A. (2006). *Rediscovery of Marcgrave's capuchin monkey and designation of a neotype for Simia flavia Schreber 1774 (Primates, Cebidae)*. Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro: Zoologia 523: 1–16.
- Overdorff, D. J. (1993). Similarities, differences, and seasonal patterns in the diets of *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in the Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 14(5), 721-753.
- Power, M.L., S.D. Tardif, D.G. Layne, and J. Schulkin. 1999. Ingestion of calcium solutions by common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*. 47:255-261.
- Portman, O. W., Pinter, K., & Hayashida, T. (1959). Dietary Fat and Hypercholesteremia in the *Cebus* Monkey III. Serum Polyunsaturated Fatty Acids. *The American journal of clinical nutrition*, 7(1), 63-69.
- Portman, O. W., Andrus, S. B., Pollard, D., & Bruno, D. (1961). Effects of long-term feeding of fat-free diets to *Cebus* monkeys. *The Journal of Nutrition*, 74(4), 429-440.
- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: Egocentric or allocentric? *Animal Behaviour*, 80(1), 125-132.

- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 137-154.
- Raichlen, D. A., Gordon, A. D., & Sechrest, W. (2011). Bioenergetic Constraints on Primate Abundance. *International Journal of Primatology*, 32(1), 118-133.
- Raubenheimer, D. (2010). Foraging models. In *Encyclopedia of animal behavior*, vol. 1, ed. M. D. Breed and J. Moore, pp. 749-758. Oxford: Academic Press.
- Raubenheimer, D. & Simpson, S.J. (1993). The geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour*, 45, 953-964.
- Raubenheimer, D. & Simpson, S. J. (1997). Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. *Nutrition Research Reviews*, 10:1-29.
- Raubenheimer, D., Simpson, S. J., & Mayntz, D. (2009). Nutrition, ecology and nutritional ecology: Toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 23(1), 4-16.
- Raubenheimer, D., & Rothman, J. M. (2013). Nutritional ecology of entomophagy in humans and other primates. *Annual review of entomology*, 58, 141-160.
- Raubenheimer, D., Machovsky-Capuska, G. E., Chapman, C. A., & Rothman, J. M. (2014). Geometry of nutrition in field studies: an illustration using wild primates. *Oecologia*, 177(1), 223-234.
- Resende, B. D.; Izar, P.; Ottoni, E. B. (2004). Social play and spatial tolerance in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, v. 6, n. 1, p. 55-61, 2004.
- Robbins, C. T. (1993). Wildlife feeding and nutrition. San Diego, CA: Academic Press
- Rode, K., Chapman, C. A., Chapman, L. J. & McDowell, L. R. (2003). Mineral resource availability and consumption by colobus in Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 24:541-573.
- Rodrigues, R.C. (2010). *Métodos de Análises Bromatológicas de Alimentos: Métodos Físicos, Químicos e Bromatológicos*. Documento 306, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Pelotas, RS.
- Rodrigues, C. A. F., Rodrigues, M. T., Branco, R. H., Silva, M. M. C. D., Torres Filho, R. D. A., & Queiroz, A. C. D. (2007). Consumo, digestibilidade e produção de leite de cabras leiteiras alimentadas com dietas contendo diferentes níveis de proteína bruta e energia líquida. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 36(5), 1658-1665.

- Rogers, M. E., Maisels, F., Williamson, E. A., Fernandez, M., & Tutin, C. E. (1990). Gorilla diet in the Iope reserve, Gabon. *Oecologia*, 84(3), 326-339.
- Røskaft, E., Järvi, T., Bakken, M., Bech, C., & Reinertsen, R. E. (1986). The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Animal Behaviour*, 34(3), 838-842.
- Rothman, J. M., Plumptre, A. J., Dierenfeld, E. S., & Pell, A. N. (2007). Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): a comparison between two montane habitats. *Journal of tropical ecology*, 23(06), 673-682.
- Rothman, J. M., Dierenfeld, E. S., Hintz, H. F., & Pell, A. N. (2008). Nutritional quality of gorilla diets: Consequences of age, sex, and season. *Oecologia*, 155(1), 111-122.
- Rothman, J. M., Raubenheimer, D., & Chapman, C. A. (2011). Nutritional geometry: gorillas prioritize non-protein energy while consuming surplus protein. *Biology Letters*, 7:847-849.
- Rothman, J. M., Chapman, C. A., & Soest, P. J. van. (2012). Methods in Primate Nutritional Ecology: A User's Guide. *International Journal of Primatology*, 33(3), 542-566.
- Rothman, J. M., Raubenheimer, D., Bryer, M. A. H., Takahashi, M., & Gilbert, C. C. (2014). Nutritional contributions of insects to primate diets: Implications for primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 71, 59-69. Academic Press.
- Rylands, A. B., Kierulff, M. C. M. & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Lundiana* 6(supplement): 97-110.
- Santos, L.P.C. (2010). *Diferenças sexo/etárias no forrageamento de Cebus nigritus em área de Mata Atlântica*. Dissertação de Mestrado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Scaramuzzi, R. J., Campbell, B. K., Downing, J. A., Kendall, N. R., Khalid, M., Muñoz-Gutiérrez, M., & Somchit, A. (2006). A review of the effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. *Reproduction Nutrition Development*, 46(4), 339-354.
- Silva, J. de S., Jr (2001). *Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)*. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- Simpson, S. J., Sibly, R. M., Lee, K. P., Behmer, S. T., & Raubenheimer, D. (2004). Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behaviour*, 68(6), 1299-1311.
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2005). Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity reviews*, 6(2), 133-142.
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2009). Macronutrient balance and lifespan. *Aging*, 1(10), 875-880.
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2012). *The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity*. Princeton University Press.
- Sinclair, D. A. (2005). Toward a unified theory of caloric restriction and longevity regulation. *Mechanisms of ageing and development*, 126(9), 987-1002.
- Sniffen, C. J., O'Connor, J. D., Van Soest, P. J., Fox, D. G., & Russell, J. B. (1992). A net carbohydrate and protein system for evaluating cattle diets: II. Carbohydrate and protein availability. *Journal of Animal science*, 70(11), 3562-3577.
- van Soest P.J. (1963). Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of Association of Official Agriculture Chemists* 46:829–835.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E., Izar, P., & Frigaszy, D. (2011). Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of Human Evolution*, 61(1), 97-107.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M. P., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity?. *Animal Behaviour*, 83(5), 1285-1294.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). Foraging theory: monographs in behavior and ecology. *Foraging Thoery: Monographs in Behavior and Ecology*.
- Sterck E.H.M., Watts D.P., van Schaik C.P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 291–310.
- Stiles, E. W. (1993). The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio*, 107(1), 227-235.
- Sussman, R. W. (2011). A Brief History of Primate Field Studies. In: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. 2nd edition. pp 6–11. New York: Oxford University Press..

- Taira, J. T. (2007). *Consumo do palmito Jussara (Euterpe edulis) por macacos-prego (Cebus nigritus): Estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet?* Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Talebi, M., Bastos, A., & Lee, P. C. (2005). Diet of southern muriquis in continuous Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1175-1187.
- Trivers, R. L. (1972). Parental Investment and Sexual Selection. In: *Sexual selection and the descent of man: 1871-1971* (B. Campbell, ed.). Heinemann, London, p. 136-179.
- Verderane, M. P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono Cerrado/Caatinga*. Tese de Doutorado apresentado ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Verderane, M. P., Izar, P., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. M. (2013). Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, 150(6), 659-689.
- Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E., Izar, P., de Oliveira, M. G., & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, 132(3), 426-444.
- Waterman, P. G. (1984). Food acquisition and processing as a function of plant leaf chemistry. In Chivers, D. J., Wood, B. A., and Bilsborough, A. (eds.), *Food Acquisition and Processing in Primates*, Plenum Press, New York, pp. 177-211.
- Waterman, P. G., Ross, J. A., Bennett, E. L., & Davies, A. (1988). A comparison of the floristics and leaf chemistry of the tree flora in two Malaysian rain forests and the influence of leaf chemistry on populations of colobine monkeys in the Old World. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34(1), 1-32.
- Wikelski, M., Lynn, S., Breuner, J. C., Wingfield, J. C., & Kenagy, G. J. (1999). Energy metabolism, testosterone and corticosterone in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative Physiology A*, 185(5), 463-470.
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, p. 262-300.

APÊNDICE 1 – Tabela da composição nutricional das espécies consumidas pelos animais da Fazenda Boa Vista (FBV) e do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

	Nome científico (nome popular)	Categoria Item	Estação	Porção (gramas)	% Minerais	% Fibra Bruta	% Proteína Bruta	FDN	% Lipídeos	% Carboidratos Totais	% Carboidratos Não Estruturais
FBV	Bromeliaceae (Croatá)	Folha	Seca	0,25	6,10	20,17	5,90	36,34	0,73	87,27	50,93
	<i>Tabebuia ochracea</i> (Ipê amarelo)	Polpa Fruto	Seca	-	0,00	24,56	14,18	42,09	1,39	84,43	42,34
	<i>Tabebuia ochracea</i> (Ipê amarelo)	Flor	Seca	-	7,22	15,61	20,43	37,56	3,92	68,42	30,87
	<i>Anacardium</i> spp. (Caju)	Semente	Seca	0,29	3,27	12,83	24,88	30,87	38,62	33,22	2,36
	<i>Anacardium</i> spp. (Caju)	Polpa Fruto	Seca	1,96	2,39	6,57	7,49	17,02	2,29	87,84	70,81
	<i>Mangifera</i> spp. (Manga)	Polpa Fruto	Chuvosa	7,07	2,50	5,30	3,07	6,85	1,48	92,95	86,10
	Bromeliaceae (Croatá)	Polpa Fruto	Seca	0,84	4,30	6,26	10,44	21,07	3,22	82,05	60,97
	Bromeliaceae (Ananás-de-raposa)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,27	9,92	25,49	8,65	45,49	0,00	81,43	35,95
	Não identificado (Fruta-d'anta)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,73	2,81	5,43	1,80	23,22	4,59	90,80	67,58
	<i>Mauritia flexuosa</i> (Buriti)	Polpa Fruto	Chuvosa	2,23	2,72	36,91	4,07	45,41	48,62	44,60	0,00
	Orchidaceae (Orquídea não indentificada)	Folha	Chuvosa	-	-	-	8,79	57,95	0,00	91,21	33,26
	<i>Caryocar brasiliense</i> (Pequi)	Polpa Fruto	Chuvosa	4,81	2,13	15,49	9,47	-	61,92	26,49	-
	<i>Orbignya</i> sp (Piaçava)	Polpa Fruto	Chuvosa	5,96	2,35	5,31	2,34	20,36	6,33	88,99	68,63
	Não identificado (Palmeira)	Polpa Fruto	Chuvosa	11,99	2,16	5,02	2,30	14,57	7,67	87,88	73,31
	Bromeliaceae (Ananás-de-raposa)	Folha	Chuvosa	0,25	4,99	24,82	4,65	43,67	7,83	82,53	38,86
	<i>Mouriri pusa</i> (Puçá)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,22	3,88	9,92	6,35	33,33	7,52	82,24	48,92
	Araceae	Folha	Chuvosa	0,06	-	-	6,64	46,19	0,00	93,36	47,17
	<i>Cecropia</i> sp (Embaúba)	Semente	Chuvosa	0,67	4,86	24,94	9,08	59,45	8,41	77,66	18,20
	<i>Hymenaea</i> sp (Jatobá)	Semente	Chuvosa	0,43	3,78	5,19	16,29	10,15	5,48	74,45	64,29
	Não identificada (Melastro)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,03	3,74	23,39	5,40	35,79	1,81	89,04	53,26
	<i>Astrocaryum huaimi</i> (Tucum)	Semente	Chuvosa	0,72	2,24	25,52	8,81	70,20	48,61	40,34	-
	<i>Diospyros hispida</i> (Olho-de-boi)	Polpa Fruto	Chuvosa	6,27	3,66	14,21	6,77	20,29	7,45	82,12	61,83
	Gramineae (Capim)	Folha	Chuvosa	0,05	4,03	32,64	7,72	71,59	2,90	85,35	13,76
	Não identificado (Maracujazinho)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,55	2,10	15,78	13,60	32,57	16,37	67,93	35,36
	Não identificado (Melaozinho)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,77	1,81	5,53	5,02	7,47	0,00	93,19	85,70
	<i>Orbignya</i> sp (Piaçava)	Semente	Seca	1,70	1,93	21,88	10,21	-	52,89	34,97	-
	<i>Lecythis pisonis</i> (Sapucaia)	Flor	Chuvosa	0,45	2,05	8,18	8,15	14,19	0,92	88,88	74,68
	<i>Psidium guajava</i> (Goiaba)	Polpa Fruto	Chuvosa	6,21	3,38	26,21	3,33	41,71	1,49	91,80	50,09
	<i>Mouriri pusa</i> (Puçá)	Flor	Seca	0,02	2,82	5,56	4,46	14,50	0,69	92,03	77,54
	Não identificado (Jenipapo-bravo)	Polpa Fruto	Seca	7,60	2,58	22,38	11,07	55,60	1,19	85,16	29,56
	<i>Lecythis pisonis</i> (Sapucaia)	Semente	Seca	1,36	3,70	7,15	15,44	22,60	3,56	77,30	54,71
	<i>Hymenaea</i> sp (Jatobá)	Semente	Seca	2,11	3,58	19,09	7,87	36,19	2,37	86,21	49,99
	<i>Bromelia laciniosa</i> (Macambira)	Folha	Seca	0,18	8,95	24,20	5,43	48,09	1,14	84,48	36,39
	<i>Mouriri pusa</i> (Puçá)	Semente	Seca	0,43	3,93	43,62	15,71	-	57,73	22,63	-
	Não identificado (Raiz-de-macaco)	Raiz	Chuvosa	0,66	11,72	18,95	6,86	30,47	0,90	80,52	50,05
	Não identificado (Pindaibinha)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,05	1,71	46,71	9,58	63,18	28,44	60,27	0,00
	<i>Qualea grandiflora</i> (Pau-de-terra)	Semente	Seca	4,06	4,25	12,12	9,57	16,26	4,44	81,74	65,48
	<i>Copaifera</i> sp (Pau-de-óleo)	Polpa Fruto	Seca	0,22	1,72	1,29	4,73	11,66	1,70	91,85	80,19
	<i>Brosimum conduru</i> (Candurú)	Polpa Fruto	Seca	0,10	3,27	14,04	7,77	33,37	1,15	87,81	54,44
	Gryllinae (Grilo)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,12	5,36	-	70,49	35,88	8,08	16,07	-
	Larva não identificada (Vespa)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,01	7,68	-	49,79	27,33	16,28	26,25	-
	<i>Apoica pallida</i> (Marimbondo de chapéu)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,02	4,78	-	65,24	33,94	12,17	17,81	-
	Larva coleóptera (Besouro)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,40	15,56	-	38,65	38,06	11,66	34,12	-
	Aranieda (Aranha)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,14	5,95	-	72,46	31,84	14,78	6,81	-
	Larva Hymenoptera (Formiga)	Invertebrado	Chuvosa/Seca	0,01	50,80	-	15,45	55,63	6,21	27,53	-
	Lagarto (calango-de-serra)	Vertebrado	Chuvosa/Seca	1,82	11,16	-	54,52	21,13	33,91	0,41	-

Apêndice 1 - Continua

	Nome científico (nome popular)	Categoria Item	Estação	Porção (gramas)	% Minerais	% Fibra Bruta	% Proteína Bruta	FDN	% Lipídeos	Carboidratos Totais	Carboidratos Não Estruturais
PECB	Euterpe edulis (Palmito Jussara)	Folha	Seca	3,24	7,52	34,67	10,28	-	12,47	69,73	-
	Geonoma schottiana (Palmito guaricana)	Folha	Seca	1,16	13,63	13,03	23,50	-	12,91	49,96	-
	Euterpe edulis (Pecíolo de Jussara)	Folha	Seca	1,26	4,90	29,20	3,19	-	10,30	81,61	-
	Astrocaryum sp (Palmito tucum)	Folha	Seca	-	9,40	30,44	8,97	-	12,47	69,16	-
	Bromeliaceae	Folha	Seca	0,47	6,50	29,62	6,76	-	13,73	73,01	-
	Dicksonia sellowiana (Broto samambaia)	Folha	Seca	0,55	8,15	21,18	13,73	-	12,07	66,05	-
	Fruto não identificado 1	Polpa Fruto	Seca	-	5,15	21,87	13,00	-	31,14	50,71	-
	Fruto não identificado 2	Polpa Fruto	Seca	0,13	4,85	20,23	21,63	-	17,82	55,70	-
	Inga sessilis (Ingá-ferradura)	Semente	Seca	1,64	4,17	2,45	16,19	18,61	14,96	64,68	-
	Eugenia Pyriformis (Orvalha)	Polpa Fruto	Seca	-	1,30	3,48	15,31	-	13,08	70,31	-
	Myrtaceae 1 (Grude)	Polpa Fruto	Seca	0,07	5,45	13,55	8,00	-	14,81	71,72	-
	Campomanesia sp (Gabirola)	Polpa Fruto	Seca	0,43	3,98	24,34	5,60	-	15,92	74,50	-
	Capsicodendrum dinisii (Pimenta)	Polpa Fruto	Seca	0,82	6,36	10,93	8,33	-	28,18	57,13	-
	Campomanesia sp (Gabirolinha)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,38	13,87	7,79	24,18	8,07	33,45	30,17	20,43
	Fruto não identificado 3	Polpa Fruto	Seca	-	2,76	42,36	5,13	-	12,99	79,12	-
	Fruto não identificado 4	Polpa Fruto	Seca	-	3,60	19,28	7,40	-	5,41	83,59	-
	Fruto não identificado 5	Polpa Fruto	Seca	-	4,25	7,76	18,44	-	15,03	62,28	-
	Myrtaceae 2	Polpa Fruto	Chuvosa	0,27	14,18	5,72	24,53	11,63	25,55	11,80	24,11
	Não identificado (Tapixiricão)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,03	26,20	5,83	32,60	8,36	39,33	5,05	0,00
	Não identificado (Murici)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,3	20,71	3,00	5,15	5,41	26,37	0,78	42,36
	Myrtaceae 3 (Azeitão)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,65	22,15	3,40	7,88	6,87	27,49	0,68	35,61
	Caesalpinia leiostachya (Pau-ferro)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,03	18,01	4,00	12,20	9,60	26,48	8,93	33,72
	Canelaceae (Canelinha rosa)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,13	21,57	6,51	12,23	14,52	17,09	28,84	34,59
	Não identificado (Massuarã)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,73	36,19	2,58	9,12	8,63	27,72	41,77	18,34
	Não identificado (Amorinha)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,07	17,03	5,78	40,12	-	48,04	9,20	-
	Sapotaceae sp (Guacá maçã)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,43	45,72	2,82	8,09	16,87	7,82	13,66	21,49
	Não identificada (Pindaúva)	Polpa Fruto	Chuvosa	0,17	18,10	3,89	19,66	7,58	34,78	5,22	19,88
	Orbignyea phalerata (Babaçu)	Polpa Fruto	Chuvosa	1,21	26,95	6,17	9,22	5,38	10,80	43,49	47,65
	Cecropia sp (Embaúba)	Semente	Chuvosa	2,95	16,04	6,23	34,14	-	51,42	5,40	-
	Não identificado (Pascoarê)	Polpa Fruto	Chuvosa	1,34	15,58	5,38	33,81	4,70	41,41	3,70	4,50

APÊNDICE 2 – Caracterização nutricional dos itens alimentares consumidos na Fazenda Boa Vista (FBV) e no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

1 – Caracterização das áreas – FBV

1.1 – Categorias dos itens alimentares

Em relação à composição centesimal de macronutrientes, foram encontradas diferenças entre as categorias de itens alimentares consumidos pelos animais da FBV (polpa de frutos, folhas, sementes flores e raízes) para minerais (GzLMM, $F = 8,056$, $p < 0,001$), proteínas (GzLMM, $F = 2,581$, $p < 0,05$), lipídeos (GzLMNN, $F = 6,056$, $p < 0,001$). A análise dos contrastes mostrou que as raízes são mais ricas em minerais do que os frutos ($t = 3,487$, $p < 0,001$) e as sementes ($t = 2,693$, $p < 0,05$); e que os frutos são mais ricos do que as folhas ($t = 3,258$, $p < 0,05$). Além disso, as sementes são mais ricas em proteínas do que os frutos ($t = 3,078$, $p < 0,05$). As sementes também são mais ricas em lipídeos do que os frutos ($t = 3,270$, $p < 0,05$), as folhas ($t = 4,349$, $p < 0,001$) e as flores ($t = 3,049$, $p < 0,05$).

Já em relação ao conteúdo nutricional por porção (g/porção), foram encontradas diferenças entre as categorias de itens alimentares para proteínas ($F = 4,643$, $p < 0,005$), e lipídeos (GzLMM, $F = 7,212$, $p < 0,001$). A análise dos contrastes mostrou que as sementes são mais ricas em proteínas do que as folhas ($t = 3,625$, $p < 0,01$) e as flores ($t = 2,862$, $p < 0,05$); e os frutos mais ricos do que as folhas ($t = 3,313$, $p < 0,05$). As sementes são mais ricas em lipídeos do que as folhas ($t = 3,846$, $p < 0,005$) e as flores ($t = 4,107$, $p < 0,005$). Já os frutos são mais ricos do que folhas ($t = 3,035$, $p < 0,05$) e flores ($t = 3,459$, $p < 0,01$) (Tabela A.1).

Tabela A.1 – Composição de macronutrientes das categorias de itens alimentares consumidos pelos animais da FBV.

Categorias itens		Minerais		Fibra Bruta		Proteína Bruta		Lipídeos		Carboidratos totais	
		%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)
Polpa de frutos	Média	2,96	0,08	15,79	0,40	6,87	0,16	10,23	0,33	79,94	2,47
	N	20	19	20	19	20	19	20	19	20	19
	DP	1,90	0,09	12,05	0,54	3,70	0,21	16,93	0,71	17,47	3,11
Folhas	Média	6,02	0,01	25,46	0,04	6,52	0,01	2,10	0,01	87,37	0,14
	N	4	4	4	4	6	5	6	5	6	5
	DP	2,13	0,01	5,21	0,02	1,53	0,00	3,00	0,01	4,16	0,08
Sementes	Média	3,50	0,05	19,15	0,22	13,10*	0,14*	24,68*	0,22*	58,72	0,90
	N	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	DP	0,92	0,05	11,77	0,17	5,52	0,11	24,09	0,28	25,23	1,06

Flores	Média	4,03	0,00	9,78	0,02	11,01	0,02	1,84	0,00	83,11	0,21
	N	3	2	3	2	3	2	3	2	3	2
	DP	2,79	0,01	5,21	0,03	8,36	0,03	1,80	0,00	12,82	0,27
Raízes	Média	11,72*	0,08	18,95	0,13	6,86	0,05	0,90	0,01	80,52	0,53
	N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	DP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Em relação ao valor energético por grama de alimento (kcal/grama), foram encontradas diferenças entre as categorias dos itens alimentares para a energia proteica (EP kcal/g) (GzLMM, $F= 2,675$, $p<0,05$), proporção de energia de carboidratos (CE) (GzLMM, $F= 4,638$, $p<0,005$) e proporção de energia de lipídeos (LE) (GzLMM, $F= 4,167$, $p=0,005$). A análise de contrastes mostrou que as sementes são mais ricas em EP (kcal/g) do que os frutos ($t= 3,153$, $p<0,05$). A proporção de energia de carboidratos foi menor das sementes do que nos frutos ($t= 3,539$, $p<0,01$) e nas folhas ($t= 3,713$, $p<0,005$). Já a proporção de energia de lipídeos (LE) foi maior nas sementes do que nos frutos ($t= 3,161$, $p<0,05$) e nas folhas ($t= 3,506$, $p<0,01$).

Já em relação ao conteúdo energético por porção, foram encontradas diferenças entre as categorias dos itens alimentares para: quilocalorias totais (kcal/porção) ($F= 3,833$, $p<0,001$), energia proteica (EP - kcal/porção) ($F= 4,643$, $p<0,005$), e energia não proteica (ENP - kcal/porção) (GzLMM, $F= 3,717$, $p=0,01$). Também foram encontradas diferenças nas proporções de LE (GzLMM, $F= 8,363$, $p< 0,001$). A análise dos contrastes mostrou que os frutos são mais ricos em quilocalorias totais kcal/porção do que as folhas ($t= 3,148$, $p<0,05$). As sementes são mais ricas em energia proteica (EP - kcal/porção) do que as folhas ($t= 3,625$, $p<0,01$) e as flores ($t= 2,862$, $p<0,05$); e os frutos são mais ricos do que as folhas ($t= 3,013$, $p<0,05$). As folhas também contêm menores quantidades de energia não proteica (ENP - kcal/porção) do que os frutos ($t= 3,122$, $p<0,05$), e houve tendência para menores quantidades de ENP do que as sementes ($t= 2,787$, $p=0,065$). A proporção de LE foi maior nas sementes do que nos frutos ($t= 3,336$, $p<0,05$), nas folhas ($t= 3,702$, $p<0,005$) e nas flores ($t= 4,472$, $p<0,001$) (Tabela A.2).

Tabela A.2 – Composição energética das categorias dos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV.

Categorias itens		Total kcal		EP kcal		ENP kcal		EP prop		CE prop		LE prop	
		Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/Gr.	Kcal/ Por.
Polpa de frutos	Média	4,39	13,53*	0,27	13,53	4,12	12,88*	0,06	0,06	0,77*	0,77	0,17	0,17
	N	20	19	20	19	20	19	20	19	20	19	20	19
	DP	0,86	15,35	0,15	15,35	0,86	14,75	0,04	0,03	0,23	0,23	0,23	0,23
Folhas	Média	3,94	0,62	0,26	0,62	3,68	0,59	0,07	0,07	0,89	0,88	0,05	0,06
	N	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5
	DP	0,17	0,39	0,06	0,39	0,18	0,37	0,02	0,01	0,06	0,06	0,06	6,72
Sementes	Média	5,09	6,14	0,52*	6,14	4,57	5,57*	0,11	0,11*	0,53	0,053	0,37*	0,37*
	N	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	DP	1,23	5,00	0,22	5,00	1,21	4,60	0,04	0,04	0,31	0,31	0,32	0,32
Flores	Média	3,93	0,93	0,44	0,93	3,49	0,86	0,11	0,06	0,85	0,92	0,04	0,02
	N	3	2	3	2	3	2	3	2	3	2	3	2
	DP	0,03	1,21	0,33	1,21	0,35	1,10	0,09	0,03	0,13	0,03	0,04	0,03
Raízes	Média	3,58	2,36	0,27	2,36	3,30	2,18	0,08	0,08	0,90	0,90	0,02	0,02
	N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	DP		.		.		.		.		.		.

1.2 – Macronutrientes – Composição centesimal

Os itens alimentares consumidos pelos animais da FBV são compostos, em média, por $76,45 \pm 20,03\%$ (N= 39) de carboidratos totais, $17,25 \pm 11,20\%$ (N= 37) de fibra bruta, $11,43 \pm 18,25\%$ (N= 39) de lipídeos, $8,57 \pm 4,98\%$ (N= 39) de proteínas e $3,75 \pm 2,37\%$ (N= 37) de minerais (Figura A.1). Não foram encontradas diferenças entre as estações chuvosa e seca nas porcentagens de macronutrientes presentes nos itens alimentares consumidos na FBV (Figura A.2).

Composição Centesimal - FBV

Figura A.1 – Composição centesimal de macronutrientes presentes nos itens alimentares consumidos na FBV.

Figura A.2 – Composição centesimal dos macronutrientes presentes nos itens alimentares da FBV entre as estações chuvosa e seca.

1.3 – Macronutrientes – Conteúdo por porção.

Quando considerado o tamanho das porções (gramas/matéria seca), os itens alimentares consumidos na FBV tiveram em média, $1,57 \pm 2,50$ (N= 36) gramas de carboidratos totais, $0,28 \pm 0,42$ (N= 35) gramas de fibra bruta, $0,23 \pm 0,55$ (N=36) gramas de lipídeos, $0,12 \pm 0,17$ (N=36) gramas de proteína bruta e $0,06 \pm 0,08$ (N=35) gramas de minerais. Foi encontrada apenas tendência (GzLMM, $F=3,658$, $p=0,061$) para que os itens consumidos na estação seca fossem mais ricos em lipídeos ($t=2,118$, $p<0,05$) (Figura A.3).

Figura A.3 – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV entre as estações seca e chuvosa.

1.4 – Energia – Quilocalorias por grama.

Os itens alimentares consumidos pelos animais da FBV tiveram em média, $4,43 \pm 0,94$ (N=39) quilocalorias por grama (kcal/g), das quais $4,09 \pm 0,90$ (N=39) kcal/g foram de energia não proteica (ENP) e $0,34 \pm 0,2$ (N=39) de energia proteica (EP). Não foram encontradas diferenças entre estações para o total de energia/grama (kcal/g) presente nos alimentos. No entanto, os itens consumidos durante a estação seca tiveram maiores quantidades de quilocalorias de EP por grama (kcal/g) do que os itens consumidos durante a estação chuvosa (GzLMM, $F = 9,119$, $p < 0,01$). Também foram encontradas diferenças na razão EP:ENP entre os itens consumidos nas estações chuvosa e seca, sendo maior durante a estação seca (GzLMM, $F = 19,369$, $p < 0,001$) (Figura A.4).

Figura A.4 – Razão Energia Proteica(EP) : Energia não Proteica (ENP) para os itens alimentares consumidos na FBV entre as estações chuvosa e seca.

Proporcionalmente, o total de energia presentes nos alimentos foi composto em média de $0,74 \pm 0,25$ de energia de carboidratos (CE), $0,18 \pm 0,25$ de energia de lipídeos (LE) e $0,08 \pm 0,04$ de energia proteica (EP) (Figura A.5). Foram encontradas diferenças entre estações para a contribuição relativa de EP (GzLMM, $F= 18,807$, $p<0,001$), LE (GzLMM, $F= 12,638$, $p=0,001$). Os itens alimentares consumidos durante a estação seca foram proporcionalmente mais ricos em EP do que os itens consumidos durante a estação chuvosa. Já os itens consumidos durante a estação chuvosa foram proporcionalmente mais ricos em LE do que os itens consumidos durante a estação seca.

Figura A.5 – RMT (*Right-angle mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de carboidratos, lipídeos e proteínas (eixo implícito) para o total de energia

presente nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV. Cada ponto representa um item alimentar.

1.5 – Energia – Quilocalorias por porção.

Em relação às porções alimentares, os itens consumidos na FBV tiveram em média, $8,88 \pm 12,46$ kcal/porção, sendo que $8,38 \pm 11,95$ kcal/porção de ENP e $0,50 \pm 0,69$ kcal/porção de EP. Não foram encontradas diferenças entre estações para o total de quilocalorias por porção, EP (kcal/porção), e ENP (kcal/porção). No entanto, a razão EP:ENP foi maior durante a estação seca (GzLMM, $F= 14,292$, $p<0,001$).

Proporcionalmente, o total de energia presentes nos alimentos foi composto em média de $0,73 \pm 0,26$ de energia de carboidratos (CE), $0,19 \pm 0,24$ de energia de lipídeos (LE) e $0,08 \pm 0,04$ de energia proteica (EP) (Figura 3.5). Os itens consumidos na estação seca tiveram maiores proporções de EP (GzLMM, $F= 14,017$, $p<0,001$) e menores proporções de LE (GzLMM, $F= 8,643$, $p=0,005$) do que os consumidos na estação chuvosa.

1.6 – Orçamento de atividades - FBV

Figura A.6 - Orçamento de atividades do grupo “Chicão”. Foram encontradas diferenças significativas entre as categorias sexo/etáras para o tempo investido em comer (Kruskal-Wallis, $t= 12,919$, $p=0,005$) descansar (Kruskal-Wallis, $t= 12,768$, $p=0,005$), forragear (Kruskal-Wallis, $t= 13,949$, $p<0,005$) e socializar (Kruskal-Wallis, $t= 14,050$, $p=0,005$).

2 – Caracterização das áreas – PECB

2.1 – Categorias dos itens alimentares

Em relação à composição centesimal, foram encontradas diferenças entre os itens consumidos no PECB para o conteúdo de minerais (GzLMM, $F = 8,056$, $p < 0,001$) e de fibra bruta (GzLMM, $F = 3,403$, $p < 0,05$). A análise dos contrastes mostrou que as folhas são mais ricas em minerais do que os frutos ($t = 3,391$, $p < 0,005$), e mais ricas em fibra bruta do que as sementes ($t = 2,689$, $p < 0,05$).

Em relação ao conteúdo por porção, foram encontradas diferentes para a quantidade de minerais (GzLMM, $F = 5,351$, $p < 0,01$), proteína bruta (GzLMM, $F = 4,442$, $p < 0,05$) e carboidratos totais (GzLMM, $F = 6,737$, $p < 0,005$). A análise dos contrastes mostrou que as folhas são mais ricas em minerais do que os frutos ($t = 2,741$, $p < 0,05$). As sementes são mais ricas em proteínas do que os frutos ($t = 2,742$, $p < 0,05$). As folhas são mais ricas em carboidratos totais do que os frutos ($t = 6,737$, $p < 0,005$) (Tabela A.3).

Tabela A.3 – Composição de macronutrientes das categorias de itens alimentares consumidos pelos animais do PECB.

Categorias itens		Minerais		Fibra Bruta		Proteína Bruta		Lipídeos		Carboidratos totais	
		%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)	%	Porção (g)
Polpa de frutos	Média	4,57	0,02	20,91	0,09	15,53	0,07	23,67	0,11	36,74	0,12
	N	22	17	22	17	22	17	22	17	22	17
	DP	1,59	0,02	10,18	0,10	10,14	0,10	11,48	0,13	29,22	0,17
Folhas	Média	8,35*	0,11*	26,36*	0,38	11,07	0,15	12,33	0,16	68,25	0,92*
	N	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5
	DP	3,00	0,09	7,86	0,43	7,03	0,14	1,14	0,14	10,43	0,80
Sementes	Média	5,20	0,13	9,25	0,26	25,17	0,64*	33,19	0,88	35,04	0,61
	N	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	DP	1,46	0,08	9,61	0,31	12,69	0,52	25,78	0,90	41,92	0,64

Também foram encontradas diferenças para quilocalorias totais (kcal/porção) (GzLMM, $F = 4,593$, $p < 0,05$), energia proteica (EP – kcal/porção) (GzLMM, $F = 4,442$, $p < 0,05$) e energia não proteica (ENP – kcal/porção). A análise também mostrou que houve tendência para que os frutos apresentem menores quantidades de quilocalorias por porção do que as sementes ($t = 2,415$, $p = 0,057$) e as folhas ($t = 2,182$, $p < 0,66$). As sementes foram mais ricas do que os frutos em relação às quantidades de EP (kcal/porção) ($t = 2,742$, $p < 0,05$), e tendência para ENP (kcal/porção) ($t = 2,369$, $p = 0,63$). Não foram encontradas diferenças

significativas na composição energética quando consideradas as quantidades de quilocalorias por grama (Tabela A.4).

Tabela A.4 – Composição energética das categorias dos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB.

Categorias itens		Total kcal		EP kcal		ENP kcal		EP prop		CE prop		LE prop	
		Kcal/Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/ Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/ Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/ Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/ Gr.	Kcal/ Por.	Kcal/ Gr.	Kcal/ Por.
Polpa de frutos	Média	4,22	1,72	0,62	0,26	3,60	1,46	0,14	15,77	0,34	26,51	0,51	57,73
	N	22	17	22	17	22	17	22	17	22	17	22	17
	DP	1,10	1,87	0,41	0,42	0,93	1,53	0,07	7,48	0,26	22,92	0,22	19,63
Folhas	Média	4,28	5,74	0,44	0,60	3,84	5,13	0,10	10,87	0,64	63,32	0,26	25,82
	N	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5	6	5
	DP	0,11	4,85	0,28	0,57	0,38	4,43	0,07	7,69	0,09	9,67	0,02	2,73
Sementes	Média	5,40	12,91*	1,01	2,54*	4,39*	10,37	0,18	18,06	0,30	29,98	0,52	51,96
	N	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	DP	1,15	7,64	0,51	2,10	0,64	5,54	0,06	5,56	0,37	37,47	0,32	31,92

2.2 – Macronutrientes – Composição centesimal

Os itens alimentares consumidos pelos animais do PECB são compostos, em média, por $42,93 \pm 29,39\%$ (N= 30) de carboidratos totais, $22,04 \pm 12,19\%$ de lipídeos (N=30), $21,22 \pm 10,21\%$ (N= 30) de fibra bruta, $15,28 \pm 9,95\%$ de proteínas (N=30) e $5,37 \pm 2,40\%$ (N= 30) de minerais (Figura A.7). Durante a estação chuvosa, os itens alimentares consumidos no PECB tiveram menores porcentagens de carboidratos totais (GzLMM, $F= 52,474$, $p<0,001$) e maiores porcentagens de proteínas (GzLMM, $F= 9,183$, $p<0,005$) (Figura A.8).

Figura A.7 – Composição centesimal de macronutrientes presentes nos itens alimentares consumidos no PECB.

Figura A.8 – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais da FBV entre as estações seca e chuvosa.

2.3 – Macronutrientes – Conteúdo por porção.

Quando considerado o tamanho das porções (gramas/matéria seca), os itens alimentares consumidos no PECB foram compostos em média por, $0,33 \pm 0,51$ (N= 24) gramas de carboidratos totais, $0,18 \pm 0,31$ (N= 24) gramas de lipídeos, $0,17 \pm 0,24$ (N=24) gramas de fibra bruta, $0,13 \pm 0,2$ (N=24) gramas de proteína bruta e $0,05 \pm 0,06$ (N=24) gramas de minerais. Durante a estação seca os itens alimentares consumidos pelos animais foram mais ricos em carboidratos totais do que os itens consumidos na estação chuvosa (GzLMM, $F= 11,276$, $p=0,001$) (Figura A.9).

Figura A.9 – Macronutrientes por porção presentes nos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB entre as estações seca e chuvosa.

2.4 – Energia – Quilocalorias por grama.

Os itens alimentares consumidos pelos animais do PECB tiveram em média, $4,31 \pm 1,00$ (N= 30) quilocalorias por grama (kcal/g), das quais $3,70 \pm 0,84$ (N= 30) kcal/g foram de energia não proteica (ENP) e $0,61 \pm 0,40$ (N=30) kcal/g de energia proteica (EP). Foram encontradas diferenças entre estações para o total de quilocalorias por grama (GzLMM, $F= 4,651$, $p<0,05$), EP (GzLMM, $F= 9,119$, $p<0,05$) e ENP (GzLMM, $F= 10,804$, $p<0,005$). Os itens consumidos durante a estação seca continham mais quilocalorias totais (kcal/g) e mais ENP (kcal/g) do que os itens consumidos durante a estação chuvosa, e menos EP. Também foram encontradas diferenças na razão EP:ENP entre os itens consumidos nas estações chuvosa e seca, sendo que a razão foi maior durante a estação chuvosa (GzLMM, $F= 19,369$, $p<0,001$) (Figura A.10).

Figura A.10 – Razão Energia Proteica(EP) : Energia não Proteica (ENP) para os itens alimentares consumidos na FBV entre as estações chuvosa e seca.

Proporcionalmente, o total de energia presentes nos alimentos foi composto em média de $0,40 \pm 0,26$ de energia de carboidratos (CE), $0,46 \pm 0,22$ de energia de lipídeos (LE) e $0,14 \pm 0,07$ de energia proteica (EP) (Figura A.11). Foram encontradas diferenças entre estações para a contribuição relativa de EP (GzLMM, $F = 18,807$, $p < 0,001$), LE (GzLMM, $F = 12,638$, $p = 0,001$) e CE (GzLMM, $F = 13,989$, $p < 0,001$). Os itens alimentares consumidos durante a estação seca foram proporcionalmente mais ricos em CE do que os itens consumidos durante a estação chuvosa. Já os itens consumidos durante a estação chuvosa foram proporcionalmente mais ricos em LE e EP do que os itens consumidos durante a estação seca.

Figura A.11 – RMT (*Right-angle mixture triangle*) mostrando a contribuição relativa de carboidratos, lipídeos e proteínas (eixo implícito) para o total de energia presente nos itens alimentares consumidos pelos animais do PECB. Cada ponto representa um item alimentar.

2.5 – Energia – Quilocalorias por porção.

Em relação às porções alimentares, os itens consumidos na FBV tiveram em média, $8,88 \pm 12,46$ kcal/porção, sendo que $8,38 \pm 11,95$ kcal/porção de ENP e $0,50 \pm 0,69$ kcal/porção de EP. Não foram encontradas diferenças entre estações para o total de quilocalorias por porção, nem de EP (kcal/porção). Houve apenas tendência para que a quantidade de ENP (kcal/porção) fosse maior durante a estação seca (GzLMM, $F= 3,110$, $p= 0,083$). Foram encontradas diferenças entre estações para a razão EP:ENP, que foi maior durante a estação chuvosa (GzLMM, $F= 14,292$, $p<0,001$).