

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DO BUGIO-RUIVO
(*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) EM FRAGMENTOS
FLORESTAIS NA DEPRESSÃO CENTRAL DO
RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.

Vanessa Barbisan Fortes

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DO BUGIO-RUIVO (*Alouatta guariba
clamitans* Cabrera, 1940) EM FRAGMENTOS FLORESTAIS NA
DEPRESSÃO CENTRAL DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.**

Vanessa Barbisan Fortes

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2008



Quando comecei esse trabalho, pensava em finalmente “desvendar os segredos dos bugios”. Uma ampla e exaustiva coleta de dados, sobre diferentes aspectos ecológicos e comportamentais (quisera, ainda, incluir aspectos genéticos...). Sim, certamente saberia, enfim, como pode um primata arborícola sobreviver em um hábitat fragmentado. Agora, ao final dessa etapa, vejo que obtive muitas respostas, algumas a questões que sequer tinham sido formuladas previamente. Muito foi esclarecido, e vejo que consigo compreender ao menos uma parte desse quebra-cabeça. Entretanto, muitas dúvidas mais surgiram no decorrer da pesquisa. Se isso me desestimula? Pelo contrário, creio que é isso que me atrai na Ciência. O trabalho nunca pode ser dado por completo, e sempre nos desafia a continuar...

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	1
CAPÍTULO 1. Limitações Sócio-Ecológicas ao Tamanho, Composição e Sucesso Reprodutivo de Grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em Fragmentos de Floresta Estacional Decidual.....	6
Resumo	7
Introdução	8
Métodos	12
Levantamento Populacional	12
Análise dos Dados	13
Resultados	17
Densidade Populacional, Tamanho e Composição dos Grupos.....	17
Sucesso Reprodutivo dos Grupos	22
Comparação com Outros Estudos sobre <i>Alouatta guariba clamitans</i>	25
Discussão	28
Densidade Populacional, Tamanho e Composição dos Grupos	28
Sucesso Reprodutivo dos Grupos	31
Comparação com Outros Estudos sobre <i>Alouatta guariba clamitans</i>	34
Comparação com Colobíneos Africanos	35
Agradecimentos	38
Referências	38
CAPÍTULO 2. Abundância, Densidade e Tamanho de Grupo de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em Fragmentos Florestais: Influências da Paisagem e da Vegetação.....	48
Resumo	49
Introdução	50
Métodos	54
Resultados	58
Variáveis Ambientais	58
Características Demográficas	59
Discussão	61
Agradecimentos	68

Referências	68
CAPÍTULO 3. Dieta, Padrão de Atividades e Uso do Espaço por <i>Alouatta guariba clamitans</i> em Uma Paisagem Fragmentada: O Que Muda Com o Tamanho do Fragmento?	78
Resumo	79
Introdução	80
Métodos	84
Resultados	87
Discussão	101
Agradecimentos	108
Referências	108
CAPÍTULO 4. Abnormal Pelage Color in na Isolated Brown Howler Monkey (<i>Alouatta guariba clamitans</i> Cabrera, 1940) Population in South Brazil.....	116
Abstract	117
Introduction	118
Methods	119
Results	120
Discussion	121
Acknowledgements	123
References	124
CONCLUSÕES GERAIS	127
REFERÊNCIAS GERAIS	129

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1. Limitações Sócio-Ecológicas ao Tamanho, Composição e Sucesso Reprodutivo de Grupos de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos de Floresta Estacional Decidual.

Tabela I. Classificação dos fragmentos do Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), resultante da análise de agrupamentos segundo o tamanho (área) e a distância média de isolamento (DMI).....	13
Tabela II. Hipóteses e predições sobre a influência da composição dos grupos no sucesso reprodutivo, de acordo com Horwich <i>et al.</i> (2001) e Treves (2001).....	16
Tabela III. Tamanho e composição de grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....	18
Tabela IV. Variáveis demográficas de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....	22
Tabela V. Sucesso reprodutivo relativo de grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....	23
Tabela VI. Tamanho e composição de grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> em diferentes áreas de estudo.	48

CAPÍTULO 2. Abundância, Densidade e Tamanho de Grupo de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos Florestais: Influências da Paisagem e da Vegetação.

Tabela I. Variáveis populacionais de <i>Alouatta guariba clamitans</i> nos 20 fragmentos estudados, em ordem decrescente de tamanho dos mesmos.	61
Apêndice I. Características da vegetação e da paisagem relativas aos 20 fragmentos estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....	76

CAPÍTULO 3. Dieta, Padrão de Atividades e Uso do Espaço por *Alouatta guariba clamitans* em Uma Paisagem Fragmentada: O Que Muda Com o Tamanho do Fragmento?

Tabela I. Comparação entre as principais características fitossociológicas dos fragmentos e da dieta dos três grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> estudados no	
--	--

Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.	88
Tabela II. Espécies que somam 80% da dieta dos três grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (valores mais altos em negrito e sublinhados).....	91
Tabela III. Percentual de espécies das principais famílias botânicas incluídas na dieta dos três grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.	92
Tabela IV. Participação dos diferentes itens alimentares na dieta dos três grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (valores mais altos em negrito e mais baixos em itálico e sublinhados).....	93
Tabela V. Média e desvio padrão mensais dos percursos diários dos três grupos de <i>Alouatta guariba clamitans</i> estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.	100

CAPÍTULO 4. Abnormal Pelage Color in an Isolated Brown Howler Monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) Population in South Brazil.

Table I. Description of normally colored and abnormally colored brown howler monkeys.	121
--	-----

LISTA DE FIGURAS

APRESENTAÇÃO

Figura 1. Localização do Campo de Instrução de Santa Maria.....5

CAPÍTULO 1. Limitações Sócio-Ecológicas ao Tamanho, Composição e Sucesso Reprodutivo de Grupos de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos de Floresta Estacional Decidual.

Figura 1. Tamanho de grupo de *Alouatta guariba clamitans* no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P=fragmentos pequenos/próximos; M=fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande).....19

Figura 2. Percentual de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo um a quatro machos adultos (a) e uma a quatro fêmeas adultas (b) no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P=fragmentos pequenos/próximos; M=fragmentos médios/distantes; G=fragmento grande).....20

Figura 3. Proporção de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo diferentes números de imaturos no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P=fragmentos pequenos/próximos; M=fragmentos médios/distantes; G=fragmento grande).....21

Figura 4. Proporção de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo zero a três infantes (a) e zero a quatro juvenis (b) no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P=fragmentos pequenos/próximos; M=fragmentos médios/distantes; G=fragmento grande.21

Figura 5. Relação entre o número de fêmeas adultas e a produtividade do grupo (INF) nos fragmentos da Classe P no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....24

Figura 6. Relação entre o número de fêmeas adultas e a produtividade do grupo (JUV) nos fragmentos da Classe G no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....24

Figura 7. Relação entre o resíduo da razão sexual (S) e a produtividade do grupo (JUV) nos fragmentos da Classe M no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).....25

CAPÍTULO 2. Abundância, Densidade e Tamanho de Grupo de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos Florestais: Influências da Paisagem e da Vegetação.

Figura 1. Localização da área de estudo (CISM) e dos fragmentos florestais amostrados (Fonte: Imagem LANDSAT 5 TM bandas 3, 4 e 5; carta topográfica fornecida pelo Ministério do Exército, Divisão de Engenharia e Comunicações, em escala 1:50.000).
.....56

CAPÍTULO 3. Dieta, Padrão de Atividades e Uso do Espaço por *Alouatta guariba clamitans* em Uma Paisagem Fragmentada: O Que Muda Com o Tamanho do Fragmento?

Figura 1. Número de espécies vegetais utilizadas por dia pelos três grupos de bugios estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).....89

Figura 2. Variação mensal no tempo dedicado ao repouso nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.....95

Figura 3. Variação mensal no tempo dedicado à viagem nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.....96

Figura 4. Percursos diários médios mensais dos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.....96

Figura 5. Variação mensal no tempo dedicado à alimentação nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.....97

Figura 6. Variação mensal no tempo dedicados à movimentação nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.....97

Figura 7. Percentual de tempo dedicado à alimentação pelos três grupos de bugios estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a

dezembro de 2005 (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).	98
Figura 8. Percentual de tempo dedicado à movimentação pelos três grupos de bugios estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).	98

**CAPÍTULO 4. Abnormal Pelage Color in na Isolated Brown Howler Monkey
(*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) Population in South Brazil.**

Figure 1. Distribution of <i>A. g. clamitans</i> (dashed line, adapted from Gregorin, 2006) illustrating the latitudinal trends in adult male and female fur color (arrows), and the location of the study site (star).	119
---	-----

Dedicatória

*À minha mãe, Maria Ilma,
exemplo de força, coragem,
determinação, alegria e fé.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques, pela expectativa e pela confiança que sempre depositou em mim e em meu trabalho, que foram grandes estímulos. Pela amizade. Pela sabedoria, que foi sempre o meu Norte. Por insistir que eu “focasse” sempre que começava a “viajar” nos resultados. E por sempre me perguntar: “Quais são as hipóteses?”

Aos Drs. Nelson Ferreira Fontoura, Sandra Maria Hartz e Ana Alice Biedzicki de Marques, pelas valiosas contribuições ao delineamento desse projeto na etapa de qualificação.

À Maria Luiza, secretária do Programa, pela amizade e pelo sorriso, pela ajuda fundamental com as questões do curso, e pelo pronto atendimento todas as vezes que precisei de um atestado (que não foram poucas...).

À minha família, que soube compreender minhas ausências e sempre me deu apoio incondicional. Em especial, à minha mãe, que acompanhou com ansiedade todo esse processo, especialmente no final (durante as minhas “férias”), e que pretende dormir 15 dias sem parar quando terminar o “nosso doutorado”.

Ao meu namorado Sergio (Peixe), pelo amor, compreensão e paciência (embora dessa vez não tenha ido pro mato!).

Ao meu sobrinho Mateus, que esperou metade da sua vida (tem apenas nove anos) para que eu pudesse novamente passear com ele nos finais de semana. E dizia que quando eu terminasse esse trabalho estaria “muito velhinha” pra fazer isso.

Ao Dr. Régis Alexandre Lahm, e ao funcionário Roger Santos, do Laboratório de Tratamento de Imagens e Geoprocessamento da PUCRS, pelo trabalho de medida das áreas e distâncias dos fragmentos.

À Catiússia e ao Marcelo, cuja ajuda e companhia durante o levantamento fitossociológico foram fundamentais.

Às minhas colegas Gilza, Eliara e Elaine, pela amizade e parceria, e pelo tempo que dedicaram às nossas intermináveis conversas sobre tratamento estatístico e análises ecológicas.

Aos colegas do Laboratório de Primatologia, especialmente à Helissandra, à Daniela, à Flávia, à Carina, ao Thiago e à Sabine, com quem convivi mais diretamente. Pela amizade, embora eu não tenha estado muito presente a maior parte do tempo.

Aos meus alunos, da Universidade Comunitária Regional de Chapecó, que confiam no meu trabalho e por quem, também, busco me aperfeiçoar.

A todos os amigos que sempre me deram força nessa “empreitada”.

RESUMO

Os bugios (gênero *Alouatta*) estão entre as espécies de primatas mais frequentemente encontradas em habitats fragmentados. Sua dieta folívora e sua capacidade de usar áreas domiciliares pequenas favorecem a sobrevivência em tais habitats. Todavia, sabe-se que a fragmentação pode ter efeitos deletérios sobre populações pequenas e isoladas, comprometendo, dessa forma, sua conservação. Esse trabalho teve como objetivos analisar os efeitos da fragmentação do habitat sobre aspectos da ecologia e do comportamento do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*). Foi realizado no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), no município de Santa Maria (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'W), RS, Brasil. No período de março a dezembro de 2004, realizou-se um levantamento populacional em 20 fragmentos florestais. Foram identificados 378 indivíduos (63 grupos bissexuais, dois grupos unissexuais e oito indivíduos solitários) em 18 fragmentos. O tamanho médio de grupo foi semelhante ao observado para a espécie em grandes áreas contínuas: 5,8 indivíduos. Os grupos continham, em média, 1,4 machos adultos e subadultos, 2,5 fêmeas adultas e 1,9 imaturos (IFR= 0,7). Adicionalmente, analisou-se a influência das características da paisagem (área e distâncias de isolamento dos fragmentos) e da vegetação (riqueza e diversidade florísticas, altura, densidade e DAP médios das espécies arbóreas, densidade de árvores mortas, IVI, densidade e dominância totais das espécies alimentares, e densidade de *Ficus* spp.) sobre as variáveis demográficas (abundância, densidade e tamanho de grupo) dos bugios. A abundância de bugios foi positivamente relacionada à área do fragmento ($r=0,78$; $p<0,001$), à distância média de isolamento ($r=0,56$; $p<0,05$) e à distância para o fragmento mais próximo ($r=0,70$; $p<0,01$). A densidade populacional foi inversamente relacionada à área ($r=-0,52$; $p<0,05$) e diretamente relacionada à área basal total das espécies alimentares ($r=0,52$; $p<0,05$). O tamanho de grupo não mostrou relação com quaisquer das variáveis analisadas. No período de janeiro a dezembro de 2005, estudou-se o padrão de atividades, o uso do espaço e a dieta de três grupos de bugios (P: 7 indivíduos; M: 6 indivíduos; G: 5 indivíduos), habitantes de fragmentos com 1,8, 20 e 977 ha, respectivamente. O método utilizado foi a amostragem de varredura instantânea, e o tempo total de acompanhamento foi de 54 dias (577 horas) para o grupo G, 58 dias (623 horas) para o grupo M e 59 dias (654 horas) para o grupo P. Os grupos G e M consumiram itens provenientes de 48 espécies (29 e 24 famílias, respectivamente) e o grupo P 52 espécies (27 famílias). A composição da dieta foi mais semelhante entre os grupos G e M (Índice de Horn $R_o=0,61$), cujos fragmentos também apresentaram a maior similaridade florística ($R_o=0,60$). Folhas compreenderam 78% dos registros alimentares do grupo G, 59% do M e 67% do P. Os frutos foram mais importantes na dieta do grupo M (35%) do que no G (9%) ou no P (18%). Os percentuais de alimentação (G=23%, M=19%, P=24%) e movimentação (G=6%, M=8%, P=5%) diferiram entre os grupos, ao passo que os percentuais de repouso (G=55%, M=58%, P=58%) e viagem (G=11%, M=9%, P=9%) não diferiram. O grupo M apresentou o maior (1.463 m) e o menor (92 m) percursos diários. O tamanho da área domiciliar não diferiu entre os grupos (G=4,9 ha; M=5,0 ha; P=1,8 ha). O grupo M continha uma fêmea adulta de coloração excepcionalmente clara. No mesmo fragmento, outros três indivíduos (em dois outros grupos) também apresentaram coloração anormal, sendo esse um possível efeito do isolamento, a ser investigado. Esse estudo representa a maior base de dados sobre populações de *A. g. clamitans* vivendo em fragmentos em uma mesma microrregião. Os resultados sugerem que a área dos fragmentos e a qualidade da vegetação (disponibilidade alimentar) são os fatores mais influentes sobre a dinâmica da metapopulação de bugios no CISM.

ABSTRACT

Howler monkeys (genus *Alouatta*) are known for their ability to live in fragmented habitats. Their folivorous diet and capacity to use small home ranges play an important role in this adaptability. However, habitat fragmentation may hamper long-term persistence of small and isolated populations through deleterious effects. This study aimed at evaluating the effects of habitat fragmentation on the ecology and behavior of brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) at the Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), Santa Maria (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'W), State of Rio Grande do Sul, Brazil. A population survey conducted from March to December 2004 recorded 378 individuals (63 bisexual groups, two unisexual groups and eight solitary individuals) living in 18 out of 20 forest fragments. Mean group size (5.8 individuals) was similar to that observed in brown howler populations living in continuous forests. Groups contained on average 1.4 adult and subadult males, 2.5 adult females and 1.9 immature individuals (IFR=0.7). Analyses of the influence of landscape (fragment size and isolating distances) and vegetation (species richness and diversity, tree height, density and mean DBH, dead trees density, total IVI, density and dominance of food sources, and density of *Ficus* spp.) characteristics on howler monkey demographic variables (abundance, density and group size) indicated howler monkey abundance was positively related to fragment size ($r=0.78$, $p<0.001$), mean isolating distance ($r=0.56$, $p<0.05$) and distance to the nearest fragment ($r=0.70$, $p<0.01$). Population density was inversely related to fragment size ($r=-0.52$, $p<0.05$) and directly related to total basal area of food sources ($r=0.52$, $p<0.05$). On the other hand, there was no relationship between group size and any variable. From January to December 2005, the activity budget, use of space and diet of three social groups inhabiting fragments varying in size were studied by the instantaneous scan sampling method. Group P (7 individuals) was studied during 59 days (654 hours) in a 1.8 ha fragment, group M (6 individuals) was studied during 58 days (623 hours) in a 20 ha fragment, whereas group G (5 individuals) inhabited the largest forest tract at the study site (977 ha) and was followed for 54 days (577 hours). Both groups G and M fed on 48 plant species belonging, respectively, to 29 and 24 families, whereas group P used 52 species (27 families) as food sources. Diet similarity was highest between groups G and M (Horn index, $R_o=0.61$), whose fragments also showed more similar plant compositions ($R_o=0.60$). Leaves composed the bulk of the diet of all groups (G: 78%; M: 59%; P: 67%), whereas fruit showed the greatest contribution to the diet of group M (35%) compared to P (18%) and G (9%). Feeding (G: 23%; M: 19%; P: 24%) and moving (G: 6%; M: 8%; P: 5%) differed among groups, whereas resting (G: 55%; M: 58%; P: 58%) and travel (G: 11%; M: 9%; P: 9%) did not. The longest (1,463 m) and shortest (92 m) day ranges were performed by group M. Home range was similar among all groups (G: 4.9 ha; M: 5.0 ha; P: 1.8 ha). Group M contained an adult female showing an uncommonly lighter pelage color. Three other howler monkeys belonging to two additional groups inhabiting the same fragment also showed abnormal pelage colors. The spatial isolation of this population is a putative cause of this trait that requires further investigation. The present research represents the largest database of *A. g. clamitans* populations inhabiting fragments within the same microregion. Fragment size and vegetation quality (related to food availability) are suggested as the most important environmental variables affecting brown howler monkey metapopulation dynamics at the study area.

APRESENTAÇÃO

A eliminação, fragmentação e descaracterização dos habitats naturais constituem severas ameaças à sobrevivência da fauna na atualidade (Laurance *et al.*, 1997; Cuarón, 2000). O rápido e desordenado crescimento populacional humano em muitas regiões do planeta tem levado à aceleração destes processos, já que, acompanhando o crescimento da população, vem o aumento no consumo dos recursos naturais e na pressão para que cada vez mais áreas de vida silvestre sejam convertidas para uso humano. Dessa forma, florestas previamente contínuas têm sido convertidas em mosaicos de fragmentos florestais, vegetação secundária e campos de cultivo ou pastagens. Essa diminuição de áreas nativas faz com que as populações de animais se concentrem em áreas pequenas, cujo tamanho é muitas vezes fator limitante para sua sobrevivência (Cowlshaw, 1999).

A fragmentação introduz uma série de novos fatores na história evolutiva de populações naturais de plantas e animais. Com relação à fauna, são especialmente evidentes a diminuição da área de habitat disponível e a redução da probabilidade dos animais moverem-se entre os fragmentos, dependendo de seu grau de dispersão espacial (Chiarello, 2000). Além disso, pequenos fragmentos geralmente suportam pequenas populações e estas, por sua vez, têm maior probabilidade de extinção (Bowers e Matter, 1997; Hanski, 1999). O isolamento reduz o fluxo gênico e promove o aumento no grau de parentesco entre os animais habitantes de um mesmo fragmento, deixando a população suscetível a problemas de consangüinidade, que podem levar ao seu desaparecimento (Oliveira e Oliveira, 1993). Outra mudança é o surgimento dos chamados efeitos de borda, que incluem uma maior mortalidade de árvores devido à maior incidência de ventos, mudanças microclimáticas e de disponibilidade hídrica, predomínio de espécies vegetais pioneiras e maior densidade de trepadeiras em decorrência do aumento na incidência de radiação solar (Laurance *et al.*, 1997). O efeito sinérgico de todos estes fatores, potencializado, ainda, pela presença humana nos fragmentos e na matriz (Tabarelli *et al.*, 2004) pode dificultar ou inviabilizar a permanência de muitas espécies animais.

O Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (Figura 1), local onde foi conduzido esse estudo, é uma área com 5.876 ha, onde a paisagem original é um mosaico de fragmentos florestais e campos nativos. Isso porque a região localiza-se em uma área de transição entre a Savana e a Floresta estacional Decidual, onde os campos

nativos predominam nos interflúvios de relevo conservado e solos rasos (“coxilhas”), e a floresta reveste os vales encaixados e as encostas das vertentes, formadas por drenagens menores (Teixeira *et al.*, 1986). Entretanto, a atividade econômica predominante na região é a pecuária extensiva, uma atividade capaz de comprometer a regeneração natural dessa floresta, através do que Marsh (2003) denomina “fragmentação intrusiva”. Por esse processo ocorrem a redução das áreas florestadas e o aumento do isolamento dos fragmentos. Um estudo realizado no CISM com mamíferos terrestres (Senra, 2006) mostrou que os fragmentos pequenos e as áreas de campo são usados com elevada frequência apenas por espécies generalistas de hábitat, tais como os canídeos, enquanto que outras, como os cervídeos, usam com maior frequência apenas os fragmentos maiores. Os efeitos da fragmentação sobre espécies arborícolas podem ser ainda mais severos.

O bugio-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, é uma espécie dependente das florestas, embora possa eventualmente deslocar-se por curtas distâncias em áreas abertas (Galetti *et al.*, 1987). Essa espécie se encontra sob ameaça (Vulnerável) no estado do Rio Grande do Sul devido, principalmente, à destruição e à fragmentação de seus habitats (Marques, 2004). Sua conservação, portanto, depende criticamente de uma melhor compreensão dos fatores que determinam sua permanência ou extinção em paisagens fragmentadas. Dessa forma, esse estudo teve como objetivo analisar aspectos da ecologia (demografia, ecologia de paisagem) e do comportamento de *Alouatta guariba clamitans* em fragmentos de floresta estacional decidual, localizados no município de Santa Maria, RS, Brasil. Representa o primeiro estudo dessa natureza que compara populações de *A. g. clamitans* em um grande número de fragmentos florestais de diferentes tamanhos em uma mesma região, portanto, minimizando as diferenças entre localidades quanto a fatores não mensurados (produtividade do hábitat, grau de impacto antrópico, composição da comunidade de predadores e coexistência com outras espécies de primatas, por exemplo).

O estudo de campo compreendeu um levantamento das populações de bugios e levantamento fitossociológico em 20 fragmentos florestais localizados no CISM, realizados no período de março a dezembro de 2004, e um estudo comportamental de três grupos de bugios, habitantes de fragmentos com diferentes tamanhos, realizado no período de janeiro a dezembro de 2005. Os resultados são apresentados e discutidos na forma de quatro artigos científicos, redigidos segundo as normas do periódico *International Journal of Primatology*. O primeiro artigo intitula-se “**Limitações Sócio-**

Ecológicas ao Tamanho, Composição e Sucesso Reprodutivo de Grupos de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos de Floresta Estacional Decidual.”

Realizou-se um levantamento extensivo das populações de bugios em 20 fragmentos florestais de diferentes tamanhos, registrando-se 378 indivíduos distribuídos em 18 fragmentos. Os fragmentos foram agrupados em classes de acordo com seu tamanho e isolamento, e as variáveis demográficas (tamanho e composição de grupos, razão sexual, proporção de imaturos por fêmea e outros indicadores do sucesso reprodutivo dos grupos) foram analisadas segundo tais classes, buscando identificar possíveis influências da configuração da paisagem sobre as populações.

O segundo artigo inclui aspectos de ecologia da paisagem, e intitula-se **“Abundância, Densidade e Tamanho de Grupo de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos Florestais: Influências da Paisagem e da Vegetação.”** Nesse artigo são analisadas as relações entre variáveis fitossociológicas (altura, diâmetro à altura do peito e densidade médios, densidade de árvores mortas, densidade total e dominância por área das espécies que servem de alimento, densidade de *Ficus* spp. e índice de valor de importância acumulado das espécies que constituem 80% da dieta) e descritores da paisagem (área e grau de isolamento dos fragmentos) e as características das populações de bugios que habitam os 20 fragmentos acima mencionados.

O terceiro artigo trata de aspectos comportamentais. Intitula-se **“Dieta, Padrão de Atividades e Uso do Espaço por *Alouatta guariba clamitans* em uma Paisagem Fragmentada: O Que Muda Com o Tamanho do Fragmento?”** Três grupos de bugios foram estudados por 12 meses consecutivos (janeiro a dezembro de 2005) em fragmentos florestais com 1,8, 20 e 977 ha. Teve como objetivo identificar possíveis influências do tamanho dos fragmentos sobre o padrão de atividades, a dieta e o uso do espaço desses grupos, testando as previsões apresentadas por Bicca-Marques (2003) e Cristóbal-Azkarate e Arroyo-Rodríguez (2007).

O quarto artigo, intitulado **“Abnormal Pelage Color in an Isolated Brown Howler Monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) Population in South Brazil”**, encontra-se no prelo (International Journal of Primatology). Trata-se do registro de quatro indivíduos (um macho adulto, duas fêmeas adultas e um macho jovem) de bugio-ruivo com coloração excepcionalmente clara, observados em um fragmento com 20 ha. Os indivíduos com coloração anormal constituem aproximadamente 10% da população desse fragmento. Discutem-se as possíveis influências do tamanho populacional e do isolamento desse fragmento sobre a

ocorrência de endocruzamentos, que levariam à elevada frequência do caráter anormal observado.

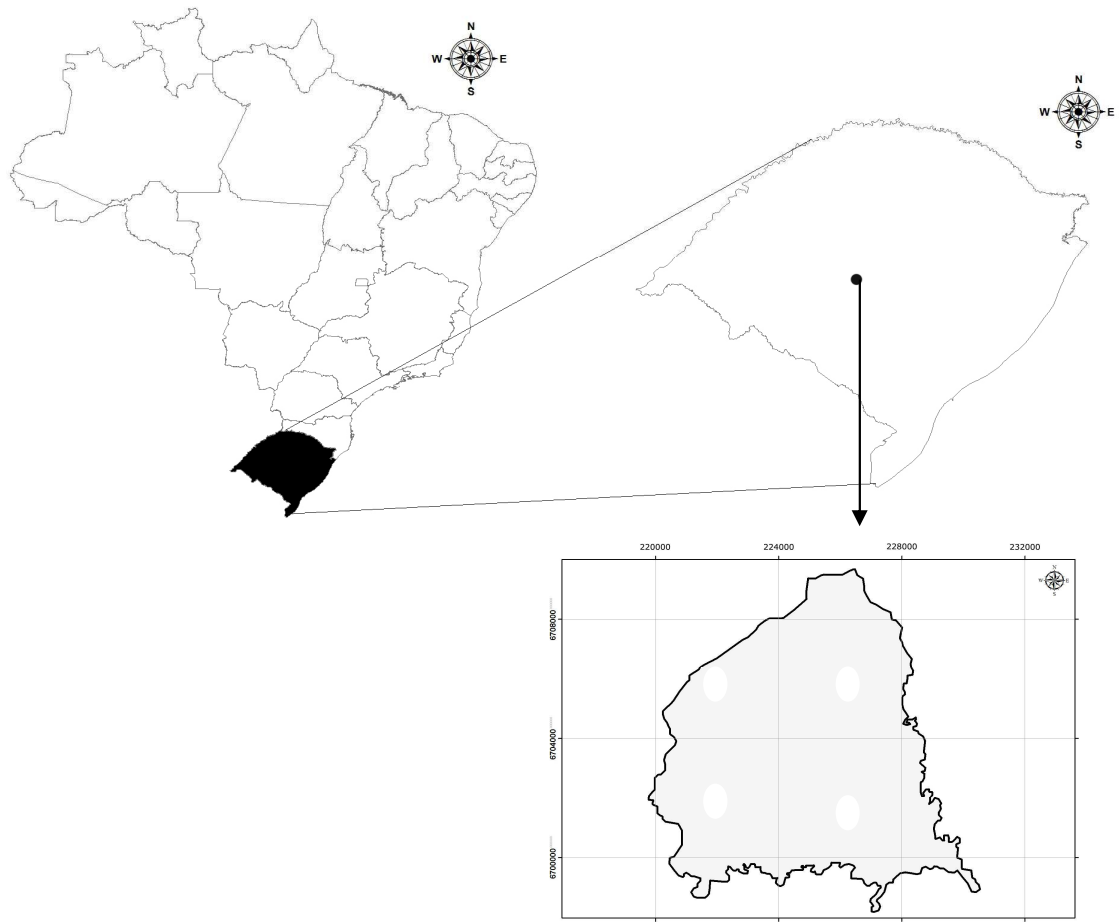


Figura 1. Localização do Campo de Instrução de Santa Maria.

CAPÍTULO 1

Limitações Sócio-Ecológicas ao Tamanho, Composição e Sucesso Reprodutivo de Grupos de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos de Floresta Estacional Decidual.

Vanessa B. Fortes e Júlio César Bicca-Marques

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Correspondência: Vanessa Barbisan Fortes; Universidade Comunitária Regional de Chapecó, Rua Senador Atilio Fontana, 591 E, Chapecó, 89.809-000, Santa Catarina, Brazil; e-mail: vanessa@unochapeco.edu.br

março de 2008

Resumo

A fragmentação florestal modifica a qualidade do hábitat para os primatas e pode influenciar o tamanho e a composição de seus grupos, alterando as taxas de nascimento e sobrevivência. Nesse estudo foram analisadas características demográficas (tamanho e composição de grupos, sucesso reprodutivo e densidade) das populações de *Alouatta guariba clamitans* que habitam fragmentos florestais no Campo de Instrução de Santa Maria (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'O), Rio Grande do Sul, Brasil. Os fragmentos, cujas áreas variaram entre 0,5 e 977 ha, foram divididos em três classes, com base em seu tamanho e distâncias de isolamento: P (pequenos/próximos), com tamanho médio de 11 (± 24) ha e isolamento médio 154 (± 111) m; M (médios/distantes), com tamanho médio de 14 (± 12) ha e isolamento médio 594 (± 160) m; G (grande), com 977 ha e isolamento médio de 198 m. Avaliaram-se as diferenças entre as classes quanto às características demográficas dos bugios e às possíveis influências de fatores sócio-ecológicos. Sessenta e três grupos foram localizados em 18 fragmentos (378 indivíduos). O tamanho médio de grupo (5,8 indivíduos), a proporção de imaturos por fêmea (0,8) e de imaturos por adulto (0,5) estão entre os valores mais baixos já registrados para essa espécie. Os grupos continham, em média, 1,4 machos adultos e subadultos, 2,5 fêmeas adultas e 1,9 imaturos. O tamanho de grupo não diferiu entre as classes de fragmento, assim como o número de adultos por grupo, a proporção de grupos multi-macho, o tamanho de grupo de fêmeas e a razão sexual. A classe G teve o menor número de imaturos por grupo ($1,3 \pm 0,6$) e o menor IFR ($0,6 \pm 0,4$). A relação entre a produtividade dos grupos e o tamanho de grupo de fêmeas foi positiva na classe P e negativa na classe G. Na classe M, apenas a proporção relativa de machos adultos por grupo esteve relacionada à produtividade. Embora a maior parte das características demográficas analisadas não tenha diferido entre as classes de fragmento, não se

descartam as influências da configuração da paisagem (tamanho e grau de isolamento dos fragmentos), visto que as diferenças entre as classes quanto ao número ou à proporção de juvenis por grupo tem sua explicação mais provavelmente relacionada às chances de dispersão.

Palavras-Chave: bugio-ruivo, demografia, fragmentação, conservação, Brasil.

Introdução

O tamanho e a composição dos grupos sociais dos primatas variam inter- e intra-especificamente. Os tamanhos de grupo possíveis para uma dada espécie sob determinadas condições ambientais representam um equilíbrio entre a maximização dos benefícios da vida em grupo (e.g. menor risco de predação e maior eficiência na defesa de recursos) e a minimização de seus custos (e.g. aumento na competição intra-grupo e restrições na alocação do tempo) (Terborgh e Janson, 1986; Williamson e Dunbar, 1999; Boinski *et al.*, 2000; Chapman e Chapman, 2000a; Cowlshaw e Dunbar, 2000). Os tamanhos de grupo também são parcialmente limitados pela filogenia, bem como por restrições cognitivas impostas pelas habilidades espécie-específicas de estabelecer e manter a coesão social (Williamson e Dunbar, 1999; Cowlshaw e Dunbar, 2000).

A competição intra-grupo por alimento é um fator freqüentemente evocado para explicar as variações no tamanho de grupo (Chapman, 1990; Wrangham *et al.*, 1993; Chapman *et al.*, 1995; Gillespie e Chapman, 2001; Snaith e Chapman, 2005), e é o aspecto central do chamado “modelo de limitações ecológicas” (Chapman e Chapman, 2000a). A aceitação desse modelo de forma generalizada tem sido questionada, especialmente para espécies folívoras, cujas fontes alimentares não ocorrem em manchas esgotáveis (Isbell, 1991; Chapman e Chapman, 2000b; Chapman e Pavelka,

2005). Desta forma, tem sido sugerido que o tamanho de grupo em primatas folívoros seja limitado principalmente por fatores sociais, tais como a agressão dos machos ou o risco de infanticídio (Treves e Chapman, 1996; Crockett e Janson, 2000; Steenbeek e van Schaik, 2001; Chapman e Pavelka, 2005; Knopff e Pavelka, 2006).

Segundo Sussman e Garber (2007), as baixas frequências de agonismo, a relação fraca ou inexistente entre tamanho de grupo e distâncias de deslocamento e o baixo custo de viagem, demonstrados para várias espécies de primatas, contrariam os modelos sócio-ecológicos vigentes. Estes autores propõem um modelo alternativo, que leva em conta outros aspectos ecológicos, tais como a distribuição espacial das fontes alimentares, a amplitude e a flexibilidade da dieta e a demografia, destacando os benefícios da vida em grupo (a cooperação, por exemplo) como forças importantes que modelam o tamanho e a composição dos grupos.

Variações intra-específicas no tamanho dos grupos também podem ser reflexos de eventos demográficos recentes na história das populações (Crockett e Eisenberg, 1987; Rumiz, 1990; Crockett, 1996; Chapman e Balcomb, 1998) desencadeados, por exemplo, pela fragmentação de seu hábitat (Horwich *et al.*, 2001). Mudanças na densidade populacional, assim como na abundância e na disponibilidade de recursos podem levar à desestabilização dos grupos sociais (Johns, 1991; Thoisy e Richard-Hansen, 1997; Cowlshaw e Dunbar 2000), refletindo-se em alterações na razão sexual, nas taxas de nascimento e de sobrevivência (Silver *et al.*, 1998; Singh *et al.*, 2000; Umapathy e Kumar, 2000). Dessa forma, parâmetros tais como o tamanho de grupo e a proporção de imaturos por grupo são importantes indicadores do *status* de uma população (Crockett, 1996; Chapman e Balcomb, 1998; Fedigan *et al.*, 1998; Ostro *et al.*, 2001; Clarke *et al.*, 2002; Rudran e Fernandez-Duque, 2003; Zucker e Clarke,

2003). Eles também permitem avaliar como uma espécie está respondendo às alterações em seu hábitat e qual sua probabilidade de persistência em longo prazo (Jardim, 2005).

O tamanho e a composição dos grupos variam consideravelmente entre as espécies de bugios (*Alouatta* spp.) (2 a 45 indivíduos; Crockett e Eisenberg, 1987). A maioria das espécies é caracterizada como poligínica (Groves, 2001) e está estruturada em grupos com tamanho ≤ 15 indivíduos contendo, em geral, um a três machos adultos (Di Fiore e Campbell, 2007). Grupos contendo um único macho adulto são mais freqüentes, enquanto a ocorrência de grupos multi-macho tem sido associada a altas densidades populacionais (Crockett e Eisenberg, 1987; Crockett, 1996; Ostro *et al.*, 2001). O número de fêmeas adultas por grupo parece estar limitado a quatro, exceto em *Alouatta palliata* (Neville *et al.*, 1988, Calegaro-Marques e Bicca-Marques, 1996; Di Fiore e Campbell, 2007). Em *Alouatta guariba clamitans* o tamanho de grupo varia de dois (Silva Jr., 1981) a 13 (Marques, 2001; Jardim, 2005) indivíduos, com uma média de 6,2 indivíduos (N=72 grupos de várias áreas de estudo; Miranda e Passos, 2005).

O tamanho e a composição podem influenciar diretamente o desempenho reprodutivo dos grupos (produtividade *sensu* Horwich *et al.*, 2001). Analisando dados provenientes de 20 anos de levantamentos populacionais de *Alouatta pigra*, Horwich *et al.* (2001) constataram que o sucesso reprodutivo relativo nessa espécie é inversamente relacionado ao tamanho dos grupos de fêmeas, um fato que pode ser atribuído à redução de sua fecundidade (van Noordwijk e van Schaik, 1999) ou ao aumento da mortalidade de imaturos (Crockett e Janson, 2000; Steenbeek e van Schaik, 2001). O número de machos adultos por grupo também pode influenciar sua produtividade, mas a relação não é tão clara: grupos com mais machos podem ser mais eficientes em evitar invasões de outros machos, resultando na melhor sobrevivência dos imaturos (Treves, 2001),

embora a alternância de dominância entre machos de um mesmo grupo possa também ser causa de infanticídios, portanto, com efeito contrário (Crockett e Janson, 2000).

Nesse capítulo são apresentadas informações sobre a densidade populacional, o tamanho e a composição sexo-etária e o sucesso reprodutivo de grupos de bugios que habitam fragmentos de Floresta Estacional Decidual no sul do Brasil. Buscando identificar efeitos da configuração da paisagem sobre as populações, os fragmentos habitados por bugios foram agrupados em classes, de acordo com seu tamanho e grau de isolamento (principais fatores que controlam a dinâmica das metapopulações, segundo Hanski, 1999). As hipóteses investigadas foram: (1) as densidades populacionais diferem entre as classes, esperando-se encontrar maiores densidades nos fragmentos menores e mais isolados (Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; van Belle e Estrada, 2005, 2006); (2) o tamanho de grupo difere entre as classes, esperando-se encontrar grupos maiores nos fragmentos menores e mais isolados (Jardim, 2005); (3) a composição dos grupos difere entre as classes, esperando-se encontrar grupos com maior proporção relativa de machos adultos nos fragmentos menores e mais isolados (Crockett e Eisenberg, 1987; Crockett, 1996; Ostro *et al.*, 2001). Além disso, se o tamanho e a composição dos grupos variam entre as classes de fragmento, o mesmo deve ocorrer com a produtividade dos grupos, esperando-se (4) uma relação inversa com o tamanho de grupo de fêmeas (Horwich *et al.*, 2001) e (5) uma relação direta com a proporção relativa de machos adultos por grupo (Treves, 2001).

Os resultados são comparados com dados de literatura sobre populações de bugios-ruivos e de seus equivalentes ecológicos colobíneos (subfamília Colobinae) que habitam florestas contínuas e florestas fragmentadas.

Métodos

Levantamento Populacional

No período de março a dezembro de 2004, realizou-se um levantamento das populações de *Alouatta guariba clamitans* em 20 fragmentos florestais no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'O), uma área com 5.876 ha pertencente ao Ministério da Defesa – Exército Brasileiro, localizada em Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A área de estudo caracteriza-se por ser uma região de transição entre a savana e a floresta estacional decidual (Teixeira *et al.*, 1986). Essa é uma paisagem em mosaico, onde existem fragmentos florestais com diferentes tamanhos e graus de isolamento, entremeados por uma matriz de campos nativos. Tais campos são utilizados para a criação extensiva de gado, uma atividade que pode comprometer a regeneração natural dos fragmentos (Marsh, 2003). A presença humana na área de estudo é limitada principalmente aos períodos de manobras militares e, ocasionalmente, às atividades de manejo do gado.

Todos os fragmentos do CISM, exceto uma faixa de floresta ciliar parcialmente alagada, foram amostrados. As amostragens foram realizadas pela manhã (com início às 8:00 horas) e à tarde (com início às 13:30 horas), percorrendo-se as trilhas pré-existentes nos fragmentos (levantamento extensivo; NRC, 1981). O tempo despendido em cada fragmento variou de uma a 8 horas/dia, dependendo do tamanho do fragmento. Todos os fragmentos foram amostrados de duas (fragmentos menores) a seis vezes (fragmento maior), totalizando 47 dias (aproximadamente 200 horas) de trabalho de campo. Uma vez avistados, os grupos foram acompanhados durante 30 a 60 minutos para realizar a contagem e a identificação precisa de todos os seus membros. A classificação sexo-etária segue Mendes (1989).

A localização, contagem e determinação da composição dos grupos nos fragmentos pequenos foram realizadas, com alto grau de confiabilidade, em uma a duas horas de levantamento. Os bugios são raramente caçados ou perseguidos por humanos na área de estudo e mostraram-se pouco amedrontados com a presença do pesquisador.

Análise dos Dados

Os fragmentos habitados por bugios foram agrupados em três classes por meio de uma análise de agrupamentos (*K-means clustering*; Hair *et al.*, 2005). As variáveis utilizadas para agrupá-los foram a área e a distância média de isolamento (média das distâncias de todos os fragmentos do entorno num raio de 1.000 m), e os grupos formados são apresentados na tabela I.

Tabela I. Classificação dos fragmentos do Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), resultante de análise de agrupamentos segundo o tamanho (área) e a distância média de isolamento (DMI).

	Fragmento	Área (ha)	DMI (m)
P	MCI	73,6	310
	TAP	14	73,5
	REG	5,7	73
	RE1	4,2	134
	SD1	0,5	76
	SD2	1,1	54
	RE2	1,3	88
	SAP	1,2	334
	BAP	1,1	241
Média (DP)		11,4 (±23,7)	153,7 (±110,8)
M	PIQ	38,3	897
	INF	20,2	547
	BOM	16,9	481
	GR2	15,7	705
	GR1	12,1	698
	POG	3,9	484
	MC2	2,4	531
	MC1	0,9	410
Média		13,8 (±12,3)	594,1 (±160,3)
G	SAR	977,3	197,6

Em todos os fragmentos, exceto os dois maiores, foi possível contar todos os grupos, de modo que suas densidades populacionais foram calculadas dividindo-se o tamanho da população pela área do fragmento (medida em uma imagem de satélite LANDSAT 5 TM, com auxílio do *software* CartaLinx 1.1). Apesar da impossibilidade de contar e mapear a localização de todos os grupos no maior fragmento, sua densidade populacional foi estimada com base no tamanho médio (com base em dados desse estudo) e área domiciliar de grupos monitorados. Dados sobre a área domiciliar provêm de dois grupos estudados por 12 meses consecutivos nesse fragmento: um grupo contendo sete a nove indivíduos (7,2 ha; Fortes, 1999) e outro grupo contendo quatro a cinco indivíduos (4,9 ha; Fortes e Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 3).

As variáveis demográficas foram calculadas incluindo somente os grupos que continham indivíduos de ambos os sexos, já que grupos unissexuais são atípicos e representam uma condição transitória. Além das variáveis tradicionalmente mencionadas em estudos populacionais, que são a razão sexual operacional (M:F) e sociométrica (RSS), a proporção de imaturos por fêmea (IFR) e a proporção de imaturos por adulto (IAR), foram também calculados o sucesso reprodutivo relativo (SRR), que corresponde ao sucesso reprodutivo (número médio de infantes por fêmea) por tamanho de grupo de fêmeas (Jones, 1996), e duas variáveis propostas por Treves (2001): INF e JUV. Os valores de INF e JUV foram obtidos subtraindo-se o número observado do número esperado de indivíduos em cada classe etária (infantes e juvenis). Os valores esperados foram obtidos multiplicando-se o número de fêmeas adultas em cada grupo pelo número médio de infantes ou juvenis por fêmea na metapopulação. As relações entre as variáveis populacionais foram testadas através de regressão linear, tendo-se como variáveis dependentes os índices da produtividade dos grupos (INF e JUV), e

como variáveis preditoras o número de machos adultos e subadultos (M), o número de fêmeas adultas (F), e uma medida da proporção relativa de machos adultos por grupo (S= resíduo da regressão de M em F ou resíduo da razão sexual) sugerida por Treves (2001). As hipóteses e as previsões para essas análises são apresentadas na tabela II.

Dados de literatura sobre o tamanho e a composição de grupos de *Alouatta guariba clamitans* foram utilizados para comparação entre florestas contínuas e fragmentadas. Apenas dados de estudos comportamentais e de levantamentos populacionais com contagem completa foram incluídos nas análises, devido à acurácia de tais métodos na estimativa da composição sexo-etária (Pinto *et al.*, 1993). Dados obtidos pelos dois métodos foram analisados separadamente para evitar vieses nos resultados, conforme sugerido por Pinto *et al.* (1993). Nos casos em que um grupo foi estudado por mais de um ano, a composição final foi incluída na análise. Os testes estatísticos foram realizados no *software* Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

Tabela II. Hipóteses e predições sobre a influência da composição dos grupos no sucesso reprodutivo, de acordo com Horwich *et al.* (2001) e Treves (2001).

Hipóteses	Predições	Teste (regressão)
1) A densidade populacional pode influenciar a sobrevivência e/ou a fecundidade das fêmeas (Horwich <i>et al.</i> , 2001)	Altas densidades populacionais afetam negativamente a sobrevivência e/ou fecundidade das fêmeas, devido à competição por recursos.	Inclinação da reta de regressão (b) b \approx 1 independência da densidade b>1 viver em grupos com maior TGF é vantajoso b<1 dependência da densidade
2) O tamanho de grupo de fêmeas influencia a fecundidade das fêmeas (Horwich <i>et al.</i> , 2001)	Fêmeas em grupos com maior número de fêmeas estão em desvantagem, presumivelmente por causa do decréscimo na fecundidade e/ou na sobrevivência de imaturos, possivelmente devido à competição por alimento.	TGF vs. SRR (não testado nesse estudo)
3) A composição dos grupos explica a variação no número de imaturos por grupo (Treves, 2001)		
a) O número de infantes/juvenis é relacionado ao tamanho de grupo de fêmeas	Se todas as fêmeas adultas do grupo pudessem reproduzir com sucesso, então seria esperada uma relação positiva entre o número de infantes/juvenis por grupo e o número de fêmeas por grupo.	TGF vs. INF TGF vs. JUV
b) O número de infantes/juvenis é relacionado à proporção relativa de machos adultos	Se machos adultos oferecem maior proteção efetiva ao grupo, então seria esperada uma relação positiva entre o número de infantes/juvenis e a proporção relativa de machos adultos por grupo.	S vs. INF S vs. JUV

TGF=tamanho de grupo de fêmeas; SRR=sucesso reprodutivo relativo; INF=número observado menos número esperado de infantes; JUV=número observado menos número esperado de juvenis; S=resíduo da razão sexual.

Resultados

Densidade Populacional, Tamanho e Composição de Grupos

Um total de 378 indivíduos foi avistado, distribuídos em 18 fragmentos. Oito desses eram indivíduos solitários (cinco machos adultos, um macho subadulto e duas fêmeas subadultas), cinco faziam parte de grupos unissexuais (um composto por dois machos adultos e o outro composto por uma fêmea adulta e duas juvenis), enquanto os outros 365 indivíduos pertenciam a 63 grupos bissexuais. Apenas dois fragmentos não foram habitados por bugios.

O tamanho médio dos grupos foi de $5,8 \pm 2,2$ indivíduos (variação: 2 a 11), compreendendo $1,4 \pm 0,7$ machos adultos e subadultos, $2,5 \pm 0,9$ fêmeas adultas e $1,9 \pm 1,2$ imaturos (Tabela III). O tamanho de grupo foi mais variável nas Classes M (2 a 11 indivíduos, $\text{Var}=6,4$) e P (3 a 9 indivíduos, $\text{Var}=5,9$) (Figura 1). No maior fragmento (Classe G), com exceção de um grupo composto por dois e outro por oito indivíduos, todos os demais (20 grupos) continham quatro (23%), cinco (45%) ou seis (23%) indivíduos ($\text{Var}=1,3$). Contrariando as predições, o tamanho de grupo não diferiu entre as classes de fragmento (Kruskal-Wallis; $H=3,2$; g.l.=2; $p=0,20$; $N=63$). A diferença aproximou-se da significância apenas quando contrastadas as classes M e G ($H=3,3$; g.l.=1; $p=0,07$; $N=51$). O tamanho dos grupos foi positivamente correlacionado com o número de adultos, especialmente de fêmeas, e de imaturos (fêmeas adultas: $r=0,80$; machos adultos: $r=0,50$; imaturos: $r=0,89$; $N=63$; todos $p<0,01$).

As maiores densidades foram registradas nos fragmentos da Classe P ($3,3 \pm 2,0$ ind./ha; variação=1,4-7,1; $N=9$), enquanto os da Classe M mostraram densidades intermediárias ($1,8 \pm 0,6$ ind./ha; variação=1,0-2,6; $N=8$). Uma população de 161 grupos foi estimada para o maior fragmento. Com base em um tamanho médio de grupo de 5,8 indivíduos, estima-se que o maior fragmento seja habitado por 937 bugios. Este

valor é similar aos 997 e 949 indivíduos obtidos com base nas áreas de uso “individuais” para os dois grupos monitorados (0,98 e 1,03 ha/ind. para o menor e o maior grupo, respectivamente). Conseqüentemente, a Classe G mostrou uma das menores densidades (1,0 ind./ha) do CISM. Da mesma forma, a densidade de grupos foi maior na Classe P ($0,6 \pm 0,3$ grupos/ha; variação=0,2-0,9; N=7) do que na Classe M ($0,4 \pm 0,3$ grupos/ha; variação=0,1-1,1; N=8). A densidade de grupos para o fragmento maior foi estimada em 0,2 grupos/ha. A densidade de indivíduos (Kruskal-Wallis; $H=9,9$; g.l.=1; $p<0,01$; N=16) e de grupos ($H=9,8$; g.l.=1; $p<0,01$; N=16) diferiu entre as classes M e P. Não foi possível testar as diferenças em relação ao fragmento G pois tem-se apenas um valor de densidade (embora visivelmente menor).

Tabela III. Tamanho e composição de grupos de *Alouatta guariba clamitans* em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

Classe	N	NG	TG	MoTG	MA	MAS	FA	JU	IN
P	9	12	5,9±2,4	3	1,2±0,6	0,1±0,3	2,7±1,0	0,9±0,5	1,2±1,1
M	8	29	6,3±2,5	8	1,6±0,8	0,3±0,6	2,5±1,0	1,2±1,1	1,0±1,0
G	1	22	5,0±1,2	5	1,1±0,6	0,2±0,4	2,4±0,7	0,3±0,5	1,0±0,8
Total	18	63	5,8±2,2	5	1,2±0,6	0,2±0,5	2,5±0,9	0,9±0,9	1,0±0,9

P= fragmentos pequenos/próximos; M= fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande; N= número de fragmentos; NG= número de grupos; TG= tamanho médio de grupo; MoTG= tamanho modal de grupo; MA= número de machos adultos; MSA= número de machos subadultos; FA= número de fêmeas adultas; JU= número de juvenis; IN= número de infantes.

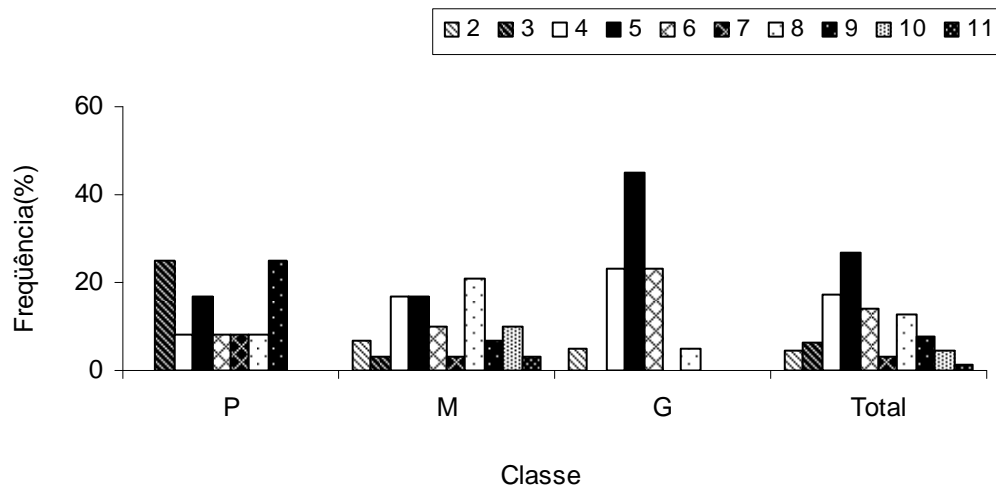


Figura 1. Tamanho de grupo de *Alouatta guariba clamitans* no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P= fragmentos pequenos/próximos; M= fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande).

A maioria dos grupos incluiu apenas um (62%) ou dois (29%) machos adultos e também duas (46%) ou três (28%) fêmeas adultas (Figura 2). O percentual de grupos uni- e multi-macho (Figura 2a) não diferiu entre as classes ($\chi^2=1,78$; g.l.=2; $p=0,05$), assim como o tamanho de grupo de fêmeas (Kruskal-Wallis; $H=0,7$; g.l.=2; $p=0,70$; $N=63$). O número de indivíduos adultos por grupo ($H=1,0$; g.l.=2; $p=0,60$; $N=63$) e a razão sexual (M:F) ($H=3,2$; g.l.=2; $p=0,20$; $N=63$) também não diferiram entre as classes de fragmento, e nenhuma relação foi encontrada entre o número de machos e de fêmeas (adultos) por grupo ($r=0,13$; $p=0,30$; $N=63$).

O número de indivíduos imaturos por grupo diferiu entre as classes (Kruskal-Wallis; $H=7,7$; g.l.=2; $p<0,05$; $N=63$; Figura 3), resultado que pode ser atribuído à diferença entre M e G (Teste de Dunn; z calc.=2,6; z crít.=2,4; $p<0,05$). Embora o percentual de grupos sem imaturos ($\chi^2=0,31$; g.l.=2; $p=0,05$) e sem infantes ($\chi^2=0,62$; g.l.=2; $p=0,05$) tenha sido semelhante nas três classes de fragmento, o percentual de grupos sem juvenis ($\chi^2=8,07$; g.l.=2; $p=0,05$) diferiu entre elas. O maior percentual de grupos sem infantes foi observado na classe P (60%) (Figura 4). No fragmento G a

maior parte dos grupos continha infantes, mas 64% não continha juvenis, e os restantes (36%) continham apenas um. Analisando-se separadamente o número de juvenis e infantes, o primeiro diferiu entre as classes de fragmento ($H=10,0$; g.l.=2; $p<0,01$; $N=63$), enquanto o segundo não diferiu ($H=0,3$; g.l.=2; $p=0,85$; $N=63$). Novamente, a diferença no número de juvenis deve-se aos fragmentos M e G (Teste de Dunn; z calc.=3,0; z crít.=2,4; $p<0,05$).

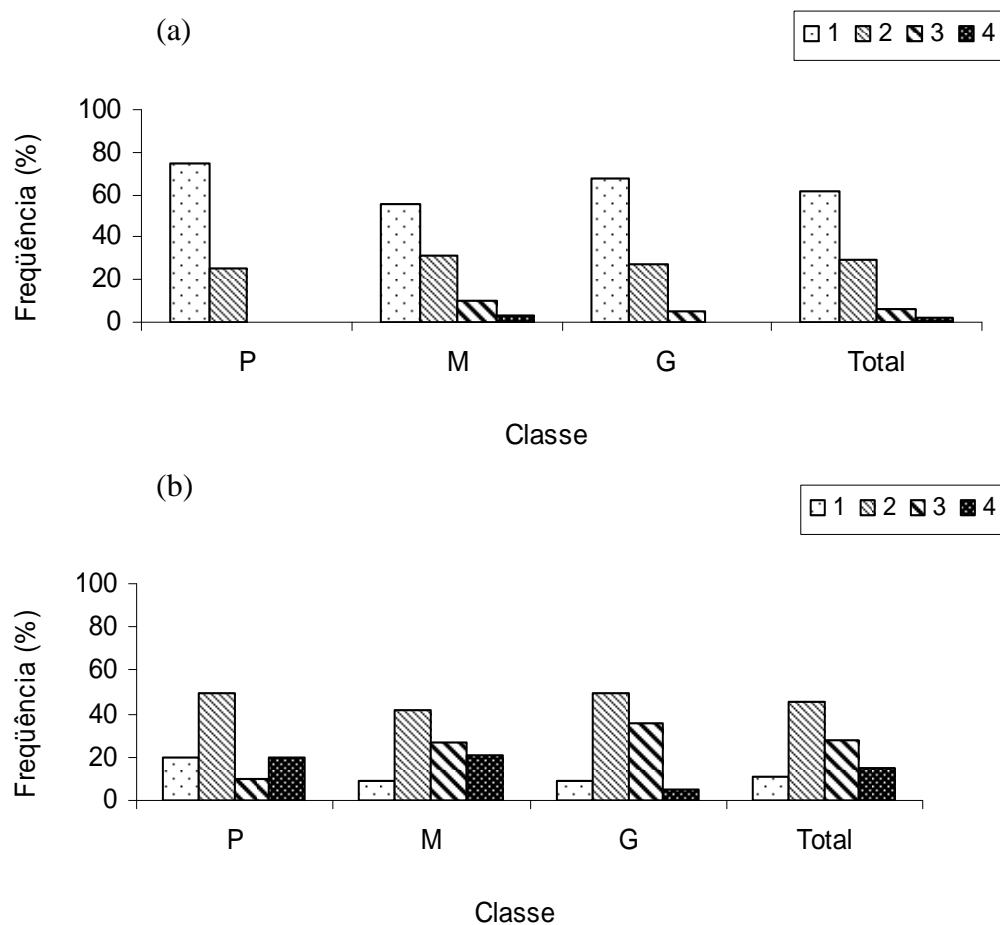


Figura 2. Percentual de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo um a quatro machos adultos (a) e uma a quatro fêmeas adultas (b) no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P= fragmentos pequenos/próximos; M= fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande).

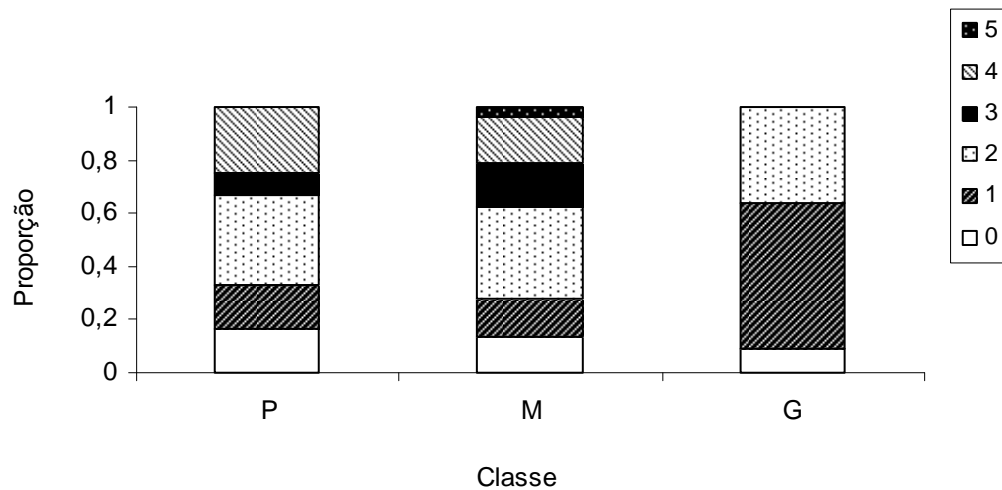


Figura 3. Proporção de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo diferentes números de imaturos no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P= fragmentos pequenos/próximos; M= fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande).

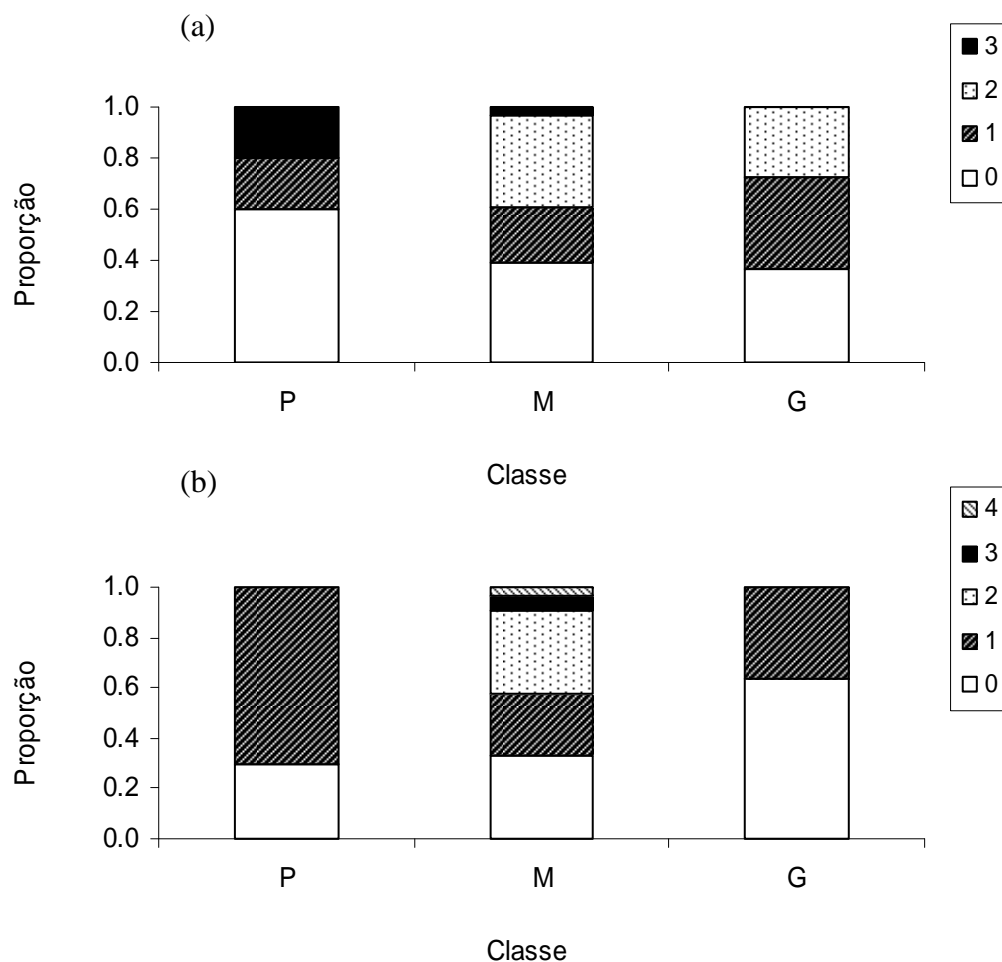


Figura 4. Proporção de grupos de *Alouatta guariba clamitans* contendo zero a três infantes (a) e zero a quatro juvenis (abaixo) no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (P= fragmentos pequenos/próximos; M= fragmentos médios/distantes; G= fragmento grande).

Sucesso Reprodutivo dos Grupos

Baixos valores de IFR ($0,7 \pm 0,5$) e IAR ($0,5 \pm 0,3$) foram obtidos para o conjunto da metapopulação (Tabela IV). Os menores valores foram obtidos no fragmento de Classe G ($0,6 \pm 0,4$) e os maiores na Classe M ($0,9 \pm 0,5$), e diferem significativamente (Kruskal-Wallis. IFR: $H=6,7$; g.l.=2; $p<0,05$; $N=63$. IAR: $H=6,0$; g.l.=2; $p=0,05$; $N=63$). O número médio de infantes por fêmea adulta (IN:F= $0,5 \pm 0,5$) excedeu o número de juvenis por fêmea (JU:F= $0,1 \pm 0,2$) apenas na classe G.

Tabela IV. Variáveis demográficas de *Alouatta guariba clamitans* em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

Classe	M:F	RSS	IFR	IAR	IN:F	JU:F
P	$0,5 \pm 0,3$	$2,4 \pm 1,1$	$0,7 \pm 0,4$	$0,5 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,3$
M	$0,7 \pm 0,4$	$1,8 \pm 1,0$	$0,9 \pm 0,5$	$0,5 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,4$	$0,5 \pm 0,5$
G	$0,7 \pm 0,4$	$2,0 \pm 0,8$	$0,6 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,5$	$0,1 \pm 0,2$
Total	$0,7 \pm 0,4$	$2,0 \pm 0,9$	$0,7 \pm 0,5$	$0,5 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,4$

M:F= razão sexual operacional; RSS= razão sexual socionômica; IFR= proporção de imaturos por fêmea adulta; IAR= proporção de imaturos por adulto de ambos os sexos; IN:F= proporção de infantes por fêmea adulta; JU:F= proporção de juvenis por fêmea adulta.

O número de imaturos foi positivamente relacionado ao número de fêmeas por grupo nas classes P ($r=0,85$; $p<0,001$; $N=12$) e M ($r=0,68$; $p<0,001$; $N=29$), e também quando todos os fragmentos foram analisados conjuntamente ($r=0,60$; $p<0,01$; $N=63$). Uma análise do sucesso reprodutivo relativo (SRR) por classe de fragmento, entretanto, mostra uma possível desvantagem para as fêmeas em grupos com mais fêmeas no fragmento maior (Classe G), assim como em grupos com menos fêmeas nos fragmentos pequenos (Classe P) (Tabela V). O IFR não mostrou relação com a densidade populacional ($r=0,07$; $N=63$; n.s.).

Tabela V. Sucesso reprodutivo relativo de grupos de *Alouatta guariba clamitans* em cada classe de fragmento no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

	Tamanho de Grupo de Fêmeas			
	1	2	3	4
Classe P (N=12)	1,00*	0,50	0,78	1,00
Classe M (N=29)	0,75	0,88	0,86	0,92
Classe G (N=22)	1,00	0,73	0,33	0,50*
Todos os fragmentos	0,86	0,75	0,61	0,90

P= fragmentos pequenos/isolados; M= fragmentos médios/isolados; G= fragmento grande; * um único grupo

Outra medida do desempenho reprodutivo, a variável INF (número observado menos número esperado de infantes por grupo), mostrou uma relação positiva com o número de fêmeas adultas por grupo na classe P ($r=0,75$; $N=12$; $p=0,005$; Figura 5) e uma relação negativa próxima da significância na classe G ($r=-0,36$; $N=22$; $p=0,10$), mas nenhuma relação foi encontrada na classe M ($r=0,11$; $N=29$; $p=0,57$). A variável JUV (número observado menos número esperado de juvenis por grupo) foi negativamente relacionada ao número de fêmeas adultas por grupo na classe G ($r=-0,50$; $N=22$; $p<0,005$; Figura 6), mas nas classes P ($r=-0,31$; $N=12$; $p=0,33$) e M ($r=0,05$; $N=29$; $p=0,79$) essa relação não foi significativa. Esses resultados sugerem um maior sucesso reprodutivo das fêmeas nos fragmentos pequenos/próximos (P) e um menor sucesso reprodutivo no fragmento grande (G). A produtividade dos grupos esteve relacionada ao resíduo da razão sexual (S) apenas na classe M, apresentando relação inversa com INF ($r=-0,39$; $N=29$; $p<0,05$) e direta com JUV ($r=0,54$; $N=22$; $p<0,005$; Figura 7).

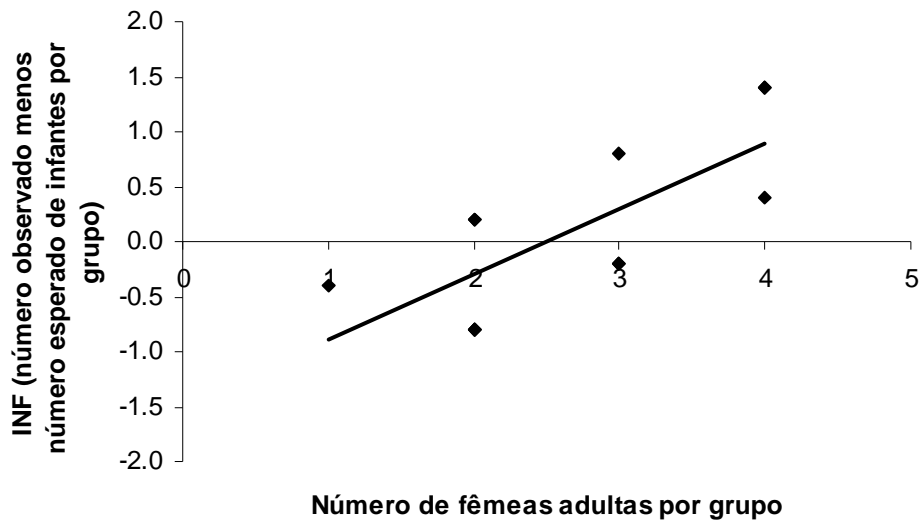


Figura 5. Relação entre o número de fêmeas adultas e a produtividade do grupo (INF) nos fragmentos da Classe P no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

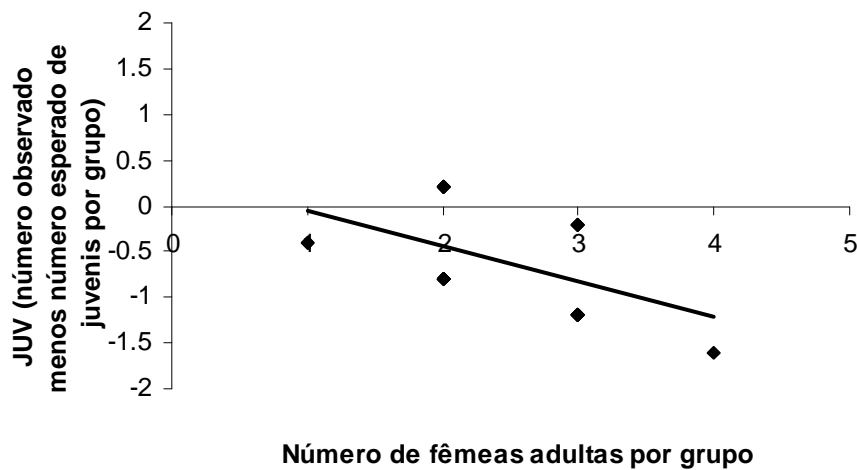


Figura 6. Relação entre o número de fêmeas adultas e a produtividade do grupo (JUV) nos fragmentos da Classe G no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

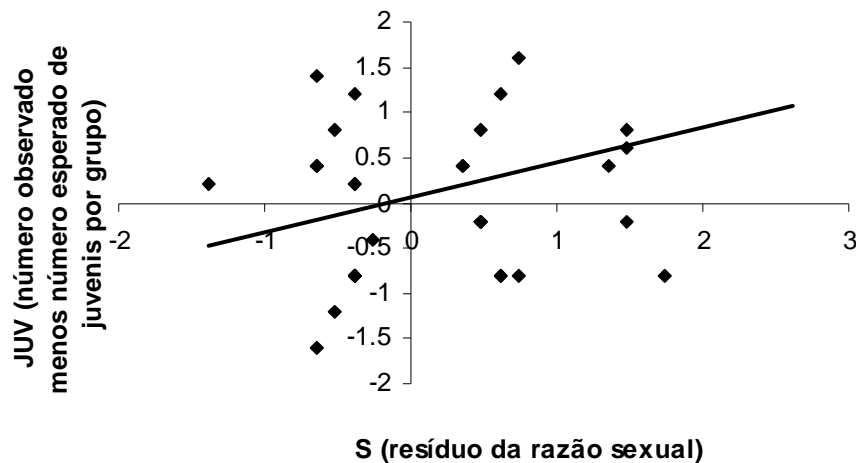


Figura 7. Relação entre o resíduo da razão sexual (S) e a produtividade do grupo (JUV) nos fragmentos da Classe M no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

Comparação com Outros Estudos sobre *Alouatta guariba clamitans*

A análise dos dados de literatura (Tabela VI) mostrou que o tamanho dos grupos sociais de *Alouatta guariba clamitans* difere entre as áreas de estudo (Kruskal-Wallis; $H=21,3$; g.l.=9; $p=0,01$; $N=86$), e que essa diferença não pode ser atribuída ao método de amostragem (levantamentos x estudos comportamentais) (Mann-Whitney; $Z=-0,97$; $p=0,32$). Outras fontes potenciais de variação, tais como sazonalidade e tipo de vegetação, não foram analisadas nesse estudo.

O tamanho médio dos grupos do CISM (5,8 indivíduos; $N=63$) foi um dos mais baixos já registrados para bugios-ruivos, ficando abaixo da média obtida a partir dos dados de literatura (6,9 indivíduos; $N=96$) (Mann-Whitney; $Z=3,06$; $p<0,01$) e da média para grupos que habitam fragmentos com menos de 1.000 ha (7,3 indivíduos; $N=47$) ($Z=-3,5$; $p<0,001$). Por outro lado, o tamanho de grupo no CISM foi igual ao registrado para grupos que habitam florestas contínuas (5,8 indivíduos; $N=37$), embora nos dados de literatura haja diferença no tamanho de grupo entre áreas contínuas e fragmentos ($Z=3,19$; $p<0,01$).

A despeito das diferenças no tamanho de grupo, o número de adultos nos grupos do CISM não difere do número registrado em outras áreas (Mann-Whitney; $Z=-0,80$; $p=0,44$). O número de imaturos por grupo, entretanto, foi significativamente menor nos grupos do CISM ($Z=2,99$; $p<0.01$). Além disso, os valores médios de IFR e IAR no CISM foram próximos ao limite inferior da variação registrada para *Alouatta guariba clamitans*.

Tabela VI. Tamanho e composição de grupos de *Alouatta guariba clamitans* em diferentes áreas de estudo.

	TG	MA	FA	MS	AD	JU	IN	IM	IFR	IAR	N	D	Referência
Contagem de Grupos	5,8	1,8	2,4	0,0	4,1	1,2	0,4	1,6	0,7	0,4	25	0,8	Silva (1981)
	7,5	1,2	2,3	0,4	3,8	2,7	0,9	3,6	1,6	0,9	19	1,2	Mendes (1989)
	5,9	1,2	2,2	0,4	3,8	1,4	0,8	2,2	1,1	0,6	12	0,2	Steinmetz (2001)
	6,9	1,1	1,9	0,5	3,5	3,1	0,3	3,4	1,9	1,0	10		Striet <i>et al.</i> (2001)
	8,3	1,3	2,3	0,0	3,5	3,5	1,3	4,8	2,3	1,4	4	1,0	Jardim (2005)*
	10,7	1,0	3,0	0,3	4,3	4,7	1,7	6,3	2,1	1,5	3	2,6	Jardim (2005)*
	7,3	1,0	2,7	0,0	3,7	3,7	0,0	3,7	1,4	1,0	3	1,1	Jardim (2005)*
	6,6	1,4	2,2	0,6	4,2	2	0,4	2,4	1,2	0,6	5	0,4	Miranda & Passos (2005)
MP	6,7	1,3	2,3	0,4	3,9	2,2	0,6	2,9	1,3	0,7	81		
Estudos Comportamentais	10	2	3	0	5	2	3	5	1,7	1,0	1		Cunha (1994)
	3	1	1	0	2	1	0	1	1,0	0,5	1		Martins (1997)
	8	1	3	1	5	3	0	3	1,0	0,6	1		Gaspar (1997)
	9	3	3	1	7	1	1	2	0,7	0,3	1		Fialho (2000)*
	8	2	3	2	7	0	1	1	0,3	0,1	1		Fialho (2000)*
	9	2	3	1	6	1	2	3	1,0	0,5	1		Lunardelli (2000)
	13	3	3	1	7	3	3	6	2,0	0,9	1		Marques (2001)*
	9	1	3	1	5	2	2	4	1,3	0,8	1		Marques (2001)*
	9,5	1,5	3,0	1,5	6,0	2,5	1,0	3,5	1,2	0,6	2		Fortes (2002)
	4,3	1,0	1,7	0,0	2,7	1,0	0,7	1,7	1,0	0,6	3		Aguiar <i>et al.</i> (2003)
	7	1	2	2	5	1	1	2	1,0	0,4	1		Oliveira (2003)
	4	1	2	1	4	0	0	0	0,0	0,0	1		Limeira (2006)
MP	7,5	1,5	2,5	0,9	4,9	1,5	1,1	2,6	1,0	0,5	15		
MG	6,9	1,4	2,3	0,5	4,0	2,1	0,7	2,8	1,2	0,7	96		
CISM	5,8	1,2	2,5	0,2	3,9	0,9	1,0	1,9	0,7	0,5	63	2,5	

TG= tamanho de grupo, MA= número de machos adultos, FA= número de fêmeas adultas, MS= número de machos subadultos, AD= número de adultos (machos + fêmeas), JU= número de juvenis, IN= número de infantes, IM= número de imaturos, N= número de grupos, D= densidade populacional, MP= média parcial, MG= média geral (* Consideradas separadamente por representarem diferentes áreas de estudo).

Discussão

Levantamentos populacionais envolvendo a identificação e a determinação da composição sexo-etária de um grande número de grupos habitantes de uma mesma microrregião fornecem informações importantes sobre a ecologia populacional de uma espécie sob condições ambientais específicas e são essenciais para avaliar seu *status* de conservação. Esse estudo produziu a maior base de dados sobre tamanho, composição e sucesso reprodutivo de grupos de *Alouatta guariba clamitans*. O fato de não terem sido realizadas múltiplas contagens ao longo de um ciclo anual provavelmente teve pouca influência sobre os dados, visto que os bugios-ruivos não apresentam sazonalidade reprodutiva no sentido estrito (Strier *et al.*, 2001), embora um pico de nascimentos tenha sido observado nos meses de inverno na região sul do Brasil (Jardim, 2005).

Densidade Populacional, Tamanho e Composição de Grupos

A metapopulação de *Alouatta guariba clamitans* do CISM é composta por grupos sociais cujo tamanho é inferior à média citada por Miranda e Passos (2005). O tamanho de grupo é influenciado, entre outros fatores, pelo estágio de crescimento da população. Em fases de expansão populacional encontram-se muitos grupos recém-fundados, portanto, tipicamente pequenos (Crockett e Eisenberg, 1987; Crockett, 1996; Rudran e Fernandez-Duque, 2003). Tais grupos freqüentemente contêm apenas um casal de adultos, ou poucos indivíduos reprodutivos, e sua prole. Considerando-se que o número de adultos por grupo no CISM é similar ao número encontrado em grupos maiores em outras áreas de estudo ao longo da distribuição geográfica da espécie, a hipótese de grupos recém-formados não é capaz de explicar o menor tamanho de grupo registrado nesse estudo. Pelo contrário, o principal determinante do pequeno tamanho médio de grupo no CISM foi o número de imaturos (infantes + juvenis), de modo que as

hipóteses explicativas devem estar relacionadas a menores taxas de nascimento, maiores taxas de mortalidade e/ou maiores taxas de imigração nessa classe etária.

Essas taxas podem ser estimadas com base em índices instantâneos, tais como a proporção de imaturos por fêmea (IFR) e a proporção de imaturos por adulto (IAR), os quais são freqüentemente usados como indicadores do *status* das populações (Rumiz, 1990; Clarke *et al.*, 2002). Valores baixos indicam que a população enfrenta dificuldades (Zucker e Clarke, 2003) ou está em declínio (Rudran e Fernandez-Duque, 2003), enquanto valores altos indicam grupos ou populações mais viáveis (Zucker e Clarke, 2003). Embora Heltne *et al.* (1975, citado por Zucker e Clarke, 2003) tenham sugerido que um IFR abaixo de 1,5 seria crítico para a sobrevivência de uma população, valores mais baixos foram registrados para uma população de *Alouatta palliata* na Costa Rica em diferentes períodos, sem evidências de declínio (0,75: Clarke *et al.*, 2002. 0,62: Zucker e Clarke, 2003). Conseqüentemente, os resultados desse estudo podem sugerir uma relativa estabilidade da metapopulação de *Alouatta guariba clamitans* no CISM.

Os menores valores médios de IFR e IAR e a maior proporção de grupos sem juvenis no CISM foram registrados no maior fragmento (Classe G), e são compatíveis com altas taxas de dispersão de indivíduos juvenis. Embora nesse fragmento haja uma aparente redução no sucesso reprodutivo relativo das fêmeas com o aumento do tamanho de grupo de fêmeas (hipótese sugerida por Horwich *et al.*, 2001), a relação entre o índice de infantes (INF) e o número de fêmeas adultas por grupo não foi significativa, e apenas o índice de juvenis (JUV) mostrou relação negativa com o número de fêmeas. Além disso, se o tamanho de grupo de fêmeas não difere entre as classes de fragmento, não haveria razão para que o mesmo influenciasse o sucesso reprodutivo das fêmeas apenas na classe G. Assim, a aparente redução do sucesso

reprodutivo das fêmeas mencionada acima pode estar relacionada ao fato de que a maior parte dos indivíduos juvenis não é recrutada em seus grupos natais quando os postos reprodutivos já estão ocupados e existe uma relativa facilidade de dispersão para novas áreas (Jones, 1999).

Estudos comportamentais de um grupo em cada classe de fragmento por um período de 12 meses consecutivos (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados) mostraram que a frequência de encontros agonísticos foi similar para os grupos que vivem nos fragmentos de classes G (0,13 eventos/hora ou 1,33 eventos/dia) e M (0,10 eventos/hora ou 1,05 eventos/dia). As taxas totais de encontro entre grupos, incluindo as circunstâncias em que nenhum comportamento agonístico foi observado, foram 1,68 encontros/dia (0,17 encontros/hora) para o grupo da Classe M e 1,77 encontros/dia (0,18 encontros/hora) para o grupo da Classe G. Todavia, embora os encontros agonísticos tenham ocorrido com uma frequência superior à registrada para os também folívoros colobíneos (subfamília Colobinae) - 0,008 a 0,12 encontros/hora (Fashing, 2007), a semelhança nas taxas entre as classes G e M indica que esse não é um fator capaz de explicar a menor proporção de juvenis na Classe G, cuja causa seria uma alta mortalidade (Crockett e Janson, 2000; Chapman e Pavelka, 2005). Estudos futuros deveriam testar a influência de maiores taxas de predação (González-Solís *et al.* 2002) ou maior incidência de doenças e parasitos (Chapman e Greiner, 2005; Chapman *et al.*, 2005a, 2006a; Gillespie *et al.*, 2005a, 2005b; Gillespie e Chapman, 2006) sobre essas variáveis demográficas.

De acordo com Rudran e Fernandez-Duque (2003), os machos procuram monopolizar um grupo sempre que possível, porém o recrutamento interno e as invasões podem levar à formação de grupos multi-macho. Uma elevada proporção de grupos multi-macho em uma população tem sido historicamente relacionada a fatores como a

alta densidade populacional (Crockett e Eisenberg, 1987; Crockett, 1996; Ostro *et al.*, 2001) ou a alta produtividade do hábitat (Rumiz, 1990). Van Belle e Estrada (2005, 2006) registraram, recentemente, que grupos de *Alouatta pigra* que habitam florestas extensas são freqüentemente multi-macho, enquanto grupos uni-macho são a norma em fragmentos. Estes autores sugerem que a formação de grupos uni-macho seja uma estratégia adaptativa para enfrentar a redução do hábitat, mas tal situação é oposta à observada nesse estudo.

Machos podem aumentar seu sucesso reprodutivo permanecendo em ou imigrando para grupos que contenham um maior número de fêmeas reprodutivas (Nunn, 1999), porque o acesso médio às fêmeas tende a ser reduzido em grupos multi-macho (Rudran e Fernandez-Duque, 2003). A ausência de relação significativa entre o número de machos adultos e de fêmeas adultas por grupo mostra que esse não é o principal fator determinante da ocorrência de grupos multi-macho no CISM. Além disso, o predomínio de tais grupos nos fragmentos mais isolados (Classe M) sugere que o grau de isolamento esteja desempenhando um papel importante, limitando a dispersão.

Sucesso Reprodutivo dos Grupos

É natural esperar-se que grupos contendo mais fêmeas também contenham mais imaturos. Entretanto, quando indicadores padronizados do sucesso reprodutivo são analisados ao invés dos dados brutos, relações distintas podem ser evidenciadas. No CISM a forte relação entre o número de imaturos (especialmente infantes) e o número de fêmeas adultas por grupo observada nos fragmentos menores (classes P e M) sugere que as fêmeas em tais hábitats estejam superando os efeitos negativos da fragmentação e alcançando um maior sucesso reprodutivo em comparação à classe G, onde nenhuma relação entre o número de fêmeas e de imaturos por grupo foi observada. Visto que a

maioria dos fragmentos da Classe P abriga um único grupo de bugios, a importância dos conflitos entre grupos como causa de ferimentos (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2004) e de possíveis mortes virtualmente desaparece, contribuindo para explicar o (possivelmente) maior sucesso reprodutivo. Mas esse não é o caso nos fragmentos de Classe M, que abrigam entre dois e nove grupos.

O elevado sucesso reprodutivo, entretanto, pode ser apenas aparente, possível artefato de uma elevada taxa de mortalidade de infantes, que levaria à redução do intervalo entre nascimentos (Siex e Struhsaker, 1999). Corrobora essa hipótese a relação mais forte (regressão) do número de fêmeas adultas com a variável que expressa a proporção de infantes por grupo (INF), mais diretamente relacionada aos nascimentos, do que com a medida da proporção de juvenis (JUV).

O pequeno tamanho de alguns fragmentos da Classe P pode obrigar certos grupos a usar mais de um fragmento. Esse padrão de uso do habitat requer uma alta frequência de deslocamentos no chão (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados), que expõe os indivíduos – especialmente os menos experientes e mais vulneráveis imaturos – a cães domésticos, provavelmente os maiores predadores de bugios em paisagens agrícolas fragmentadas (Chiarello, 2003). Canídeos (*Cerdocyon thous* e *Pseudalopex gymnocercus*) são também os predadores silvestres mais comuns nos pequenos fragmentos (Senra, 2006), e poderiam, eventualmente, pregar infantes de bugios durante deslocamentos terrestres.

A relação positiva observada entre S e JUV nos fragmentos da Classe M sugere que a maior proporção relativa de machos adultos por grupo possa favorecer a sobrevivência dos juvenis (Treves, 2001). Grupos com maior número de machos adultos podem ser mais eficientes na defesa de seus recursos frente a outros grupos ou indivíduos, assim como em evitar a tomada de seus grupos por outros machos (Crockett

e Janson, 2000; van Schaik, 2000; Treves, 2001; van Schaik *et al.*, 2004). Portanto, a sobrevivência dos imaturos pode ser aumentada pela maior proteção oferecida pelos machos adultos (Bolin, 1981). Ela poderia também ser favorecida indiretamente, como resultado do acesso a mais e/ou melhores recursos em uma área domiciliar defendida ativamente pelos machos adultos. A viabilidade dessa hipótese da proteção para explicar o cenário encontrado no CISM, entretanto, é enfraquecida pela relação inversa entre INF e o número de machos adultos. Se os machos adultos oferecem alguma forma de proteção à prole, é pouco provável que tal proteção fosse aproveitada exclusivamente pelos juvenis. Além disso, uma defesa mais eficiente dos recursos deveria, provavelmente, favorecer a sobrevivência dos infantes, por melhorar o estado nutricional das fêmeas lactantes. Maiores taxas de infanticídio provocadas pela alternância de dominância entre machos adultos do próprio grupo (Crockett e Janson, 2000; Janson e van Schaik, 2000; van Schaik, 2000) podem resultar em uma relação negativa entre S e INF, mas nesse caso, uma relação similar seria esperada também com a proporção de juvenis.

Além disso, o fato de que S e JUV estão relacionados não implica, necessariamente, em uma relação de causa e efeito, mas pode resultar de uma resposta similar de ambos a uma terceira variável. De acordo com as evidências discutidas acima, as distâncias de isolamento dos fragmentos poderiam estar influenciando o tamanho e outros aspectos da composição dos grupos de *Alouatta guariba clamitans*. Assim, a maior proporção de juvenis e de machos adultos por grupo nos fragmentos da Classe M seria produto de seu isolamento, que restringe a dispersão. Isso também ajudaria a explicar a aparente contradição de haver um maior número de juvenis do que de infantes em tais grupos. Uma regressão entre o grau de isolamento do fragmento e o

tamanho médio de grupo (N=17), entretanto, não evidenciou tal relação (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 2).

Comparação com outros estudos sobre *Alouatta guariba clamitans*

O tamanho médio de grupos e o número médio de imaturos por grupo no CISM são similares aos registrados para bugios-ruivos que habitam florestas contínuas, tais como o Parque Estadual da Cantareira (5.647 ha; Silva Jr., 1981) e o Parque Estadual Intervales (49.888 ha; Steinmetz, 2001). As médias observadas no CISM são fortemente influenciadas pelo elevado percentual de grupos com menos de cinco indivíduos (73%) registrados no fragmento maior (977 ha), que se localiza próximo a uma grande faixa de floresta ciliar. Somando-se aos levantamentos populacionais conduzidos em outras áreas de estudo, verifica-se uma tendência de encontrar grupos maiores em fragmentos menores (Silva, 1981; Mendes, 1989; Steinmetz, 2001; Strier *et al.*, 2001; Jardim, 2005; Miranda e Passos, 2005). Embora a causa possa ser a facilidade de avistamento dos animais em fragmentos pequenos (Pinto *et al.*, 1993; Steinmetz, 2001), esse padrão tem sido atribuído ao isolamento, aos maiores riscos para a dispersão ou à saturação dos habitats (Clarke *et al.*, 2002; Jardim, 2005), assim como à baixa abundância e diversidade de potenciais competidores e predadores em tais fragmentos (González-Solís *et al.*, 2002). Esse último fator pode aumentar as chances de recrutamento em populações de espécies mais capazes de lidar com os efeitos negativos da fragmentação, tais como os bugios-ruivos (Bicca-Marques, 2003).

Embora a maior parte das características demográficas analisadas nesse estudo não tenha diferido entre as classes de fragmento, não se descartam as influências da configuração da paisagem (tamanho e grau de isolamento dos fragmentos), visto que as diferenças quanto ao número ou à proporção de juvenis por grupo tem sua explicação

mais provavelmente relacionada às chances de dispersão. Todavia, deve-se ter cuidado em formular conclusões com base em resultados de estudos de curto prazo, tais como esse. Estudos de longa duração têm mostrado amplas variações nas variáveis demográficas de populações de *Alouatta* ao longo do tempo (Rumiz, 1990; Fedigan e Jack, 2001; Clarke *et al.*, 2002; Zucker e Clarke, 2003; Rudran e Fernandez-Duque, 2003). Assim, embora informações obtidas em um levantamento “instantâneo” possam servir como indicadores do *status* de conservação de uma população, (Treves, 2001), previsões mais seguras dependerão, necessariamente, do estudo de várias gerações (Rumiz, 1990; Rudran e Fernandez-Duque, 2003; Jardim, 2005; Strier e Mendes, *in press*).

Comparação com Colobíneos Africanos

Assim como o gênero neotropical *Alouatta*, a subfamília Colobinae, do Velho Mundo, compreende espécies frequentemente encontradas em habitats antropizados e em pequenos fragmentos florestais (Siex e Struhsaker, 1999; Chapman e Lambert, 2000; Onderdonk e Chapman, 2000; Chapman *et al.*, 2005b; Lwanga, 2006). Espécies pertencentes a ambos os táxons compartilham uma característica considerada crucial para sua sobrevivência em fragmentos: a habilidade de subsistir com uma dieta rica em folhas (Bicca-Marques, 2003; Fashing, 2007). Se a similaridade de nicho trófico entre esses equivalentes ecológicos é capaz de modelar ou está associada a aspectos demográficos, tais como densidade populacional, tamanho e composição de grupos, então seria possível esperar que as populações de colobíneos e de *Alouatta* spp. respondessem de forma semelhante à fragmentação do habitat.

Os efeitos do tamanho e da qualidade do habitat sobre as populações de duas espécies de colobíneos (colobos preto-e-branco, *Colobus guereza*, e colobos vermelhos,

Ptilocolobus tephrosceles) têm sido extensivamente estudados no Parque Nacional de Kibale, em Uganda (revisões em Chapman e Lambert, 2000; Chapman *et al.*, 2000; Mitani *et al.*, 2000; Chapman *et al.*, 2005b). Esses estudos identificaram os fatores que influenciam a abundância das espécies (Wasserman e Chapman, 2003) e sua probabilidade de ocorrência em fragmentos florestais (Onderdonk e Chapman, 2000).

Os colobos preto-e-branco são comumente encontrados em fragmentos florestais (Onderdonk e Chapman, 2000), onde as maiores densidades populacionais foram registradas (Plumptre e Reynolds, 1994; Krüger *et al.*, 1998; Chapman *et al.*, 2000). Esse padrão foi também registrado para *Alouatta guariba clamitans* (Chiarello, 1993; Pinto *et al.*, 1993; Gonzáles-Solís *et al.*, 2001; Jardim, 2005). Ao contrário dos bugios, entretanto, os grupos de colobos preto-e-branco que habitam fragmentos são significativamente menores do que aqueles encontrados em florestas contínuas (Onderdonk e Chapman, 2000), o que é compatível com o declínio populacional da espécie em tais habitats (Chapman *et al.*, 2005b).

A despeito de serem igualmente folívoros, os colobos vermelhos vivem em grupos maiores e ocupam maiores áreas domiciliares do que os preto-e-branco (revisão em Fashing, 2007). Essa espécie é também comumente encontrada em fragmentos. Esteve presente em oito de 20 fragmentos amostrados por Onderdonk e Chapman (2000) e, cinco anos mais tarde, sua presença foi ampliada para 11 daqueles fragmentos (Chapman *et al.*, 2005b). Entretanto, estudos quantitativos realizados em diferentes locais em Kibale detectaram o declínio populacional dessa espécie até mesmo em áreas com baixa intensidade de perturbação (Mitani *et al.*, 2000; Teelen, 2007). Sua presença freqüente em fragmentos pode estar relacionada à sua habilidade de dispersar de áreas habitadas por populações maiores ou mais estáveis para colonizá-los, como foi sugerido para *Procolobus kirkii* em Zanzibar (Siex e Struhsaker, 1999).

Os estudos com colobíneos indicam que a simples presença ou a alta densidade de uma espécie em habitats fragmentados não pode ser tomada como uma garantia de seu sucesso ou persistência em longo prazo. Altas densidades podem ser apenas conseqüências do pequeno tamanho dos fragmentos e não resultado de uma “preferência” da espécie por tais habitats. Isso é particularmente verdadeiro para as espécies capazes de sobreviver em áreas domiciliares muito pequenas (*Colobus guereza*: 1,7 ha, Krüger *et al.*, 1998; *Alouatta guariba clamitans*: 3,4 ha, Cunha, 1994; 1,8 ha, V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 3). Além disso, embora a presença freqüente de uma espécie em fragmentos esteja diretamente relacionada à sua habilidade de atravessar a matriz, essa presença não implica na estabilidade das populações locais nos fragmentos, podendo ocorrer uma dinâmica baseada em processos de extinção-recolonização, especialmente em manchas isoladas de habitat (Hanski, 1999).

Informações sobre variáveis demográficas tais como o tamanho de grupo e a proporção de imaturos por grupo podem ser valiosas para interpretar os efeitos da fragmentação do habitat. Os estudos com colobíneos têm demonstrado que fatores como a presença de predadores (Krüger *et al.*, 1998; Mitani *et al.*, 2000; Teelen, 2007) ou a composição química das plantas (razão proteína/fibra, Wasserman e Chapman, 2003) variam entre as áreas e afetam o tamanho dos grupos, a densidade populacional e a biomassa de indivíduos. Também mostram que maiores valores de IFR podem resultar de altas taxas de mortalidade de imaturos (Siex e Struhsaker, 1999). Perturbações do habitat que afetam a incidência e prevalência de parasitos intestinais (Gillespie e Chapman, 2006; Gillespie *et al.*, 2005a; Chapman *et al.*, 2006a) são também potenciais fontes de variação no tamanho e na composição dos grupos sociais (Chapman *et al.*, 2005a, 2006b; Gillespie *et al.*, 2005a). Tais estudos com colobíneos africanos servem de

base para a pesquisa sobre os efeitos da fragmentação do hábitat em seus equivalentes ecológicos do Novo Mundo, os bugios.

Estudos sobre a influência das características da paisagem sobre a probabilidade de permanência ou de extinção de *Alouatta guariba clamitans* em fragmentos florestais são recentes. Assim como para os colobíneos, as distâncias de isolamento (Ribeiro e Bicca-Marques, 2005) e a composição florística dos fragmentos (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 2) parecem desempenhar um importante papel para explicar a ocorrência do bugio-ruivo em manchas isoladas de hábitat. Apesar disso, o monitoramento dessas populações é necessário para entender como as variáveis demográficas mudam ao longo do tempo, e os índices discutidos nesse trabalho são úteis para prever as mudanças futuras nas populações.

Agradecimentos

Agradecemos ao Cel. Aluísio Santiago Ramos Filho, Comandante do Campo de Instrução de Santa Maria, pelo apoio logístico e permissão para realizar essa pesquisa; também aos Drs. Paul A. Garber e Alejandro Estrada pelos valiosos comentários e sugestões a uma primeira versão desse manuscrito.

Referências

- Aguiar, L. M., Reis, N. R., Ludwig, G. & Rocha, V. P. (2003). Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no Norte do estado do Paraná. *Neotropical Primates*, 11, 78-86.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27, 1079-1096.
- Bicca-Marques, J.C. (2003). How do Howler Monkeys Cope with Habitat fragmentation? In Marsh, L.K. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 283-303). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

- Boinski, S., Treves, A. & Chapman, C. A. (2000). A Critical Evaluation of the Influence of Predators on Primates: Effects on Group Travel. In Boinski, S. & Garber, P. (Eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* (pp. 43-72). Chicago, University of Chicago Press.
- Bolin, I. (1981). Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates*, 22, 34-360.
- Calegario-Marques, C. & Bicca-Marques, J.C. (1996). Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology*, 17, 229-237.
- Chapman, C. A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55, 1-9.
- Chapman, C. A. & Balcomb, S. R. (1998). Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology*, 19, 385-403.
- Chapman, C. A. & Chapman, L. J. (2000a). Determinants of Group Size in Primates: the Importance of Travel Costs. In Boinski, S. & Garber, P. (Eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* (pp. 24-42). Chicago, University of Chicago Press.
- Chapman, C. A. & Chapman, L. J. (2000b). Constraints on group size in red colobus and red-tailed guenons: examining the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology*, 21, 565-585.
- Chapman, C. A. & Lambert, J. E. (2000). Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*, 50, 169-185.
- Chapman, C. A. & Pavelka, M. S. M. (2005). Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates*, 46, 1-9.
- Chapman, C. A.; Gillespie, T. R. & Speirs, M. L. (2005a). Parasite prevalence and richness in sympatric colobines: effects of host density. *American Journal of Primatology*, 67: 259-266.
- Chapman, C. E., Struhsaker, T. T. & Lambert, J. E. (2005b). Thirty years of research in Kibale National Park, Uganda, reveals a complex picture for conservation. *International Journal of Primatology*, 26, 539-555.
- Chapman, C. A., Wrangham, R. W. & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.

- Chapman, C. A., Balcomb, S. R., Gillespie, T. R., Skorupa, J. P. & Struhsaker, T. T. (2000). Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology*, 14, 207-217.
- Chapman, C. A.; Speirs, M. L.; Gillespie, T. R.; Holland, T. & Austad, K. M. (2006a). Life on the edge: gastrointestinal parasites from the forest edge and interior primate groups. *American Journal of Primatology*, 68, 397-409.
- Chapman, C. A.; Wasserman, M. D.; Gillespie, T. R.; Speirs, M. L.; Lawes, M. J.; Saj, T. L. & Ziegler, T. E. (2006b). Do food availability, parasitism and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *American Journal of Physical Anthropology*, 131, 525-534.
- Chiarello, A. G. (2003). Primates of the Brazilian Atlantic Forest. In Marsh, L.K. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 99-121). New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Clarke, M. R., Crockett, C., Zucker, E. L. & Zaldivar, M. (2002). Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: effects of deforestation. *American Journal of Primatology*, 56, 155-163.
- Cowlishaw, G. & Dunbar, R. (2000). *Primate Conservation Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cristóbal-Azkarate, J.; Dias, P. A. D. & Veà, J. J. (2004). Causes of intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology*, 25, 939-953.
- Crockett, C. (1996). The Relation Between Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) Troop Size and Population Growth in Two Habitats. In Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. & Garber, P. (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 489-510). New York, Plenum Press.
- Crockett, C. & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: Variations in Group Size and Demography. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (Eds.), *Primate Societies* (pp. 54-68). Chicago, University of Chicago Press.
- Crockett, C. M. & Janson, C. H. (2000). Infanticide in Red Howlers: Female Group Size, Male Membership, and a Possible Link to Folivory. In Van Schaik, C. P. & Janson, C. H. (Eds.), *Infanticide by Males and its Implications* (pp. 75-98). Cambridge, Cambridge University Press.

- Cunha, A. S. (1994). Aspectos sócio-ecológicos de um grupo de bugios (*Alouatta fusca clamitans*) no Parque Estadual de Itapuã, RS. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Di Fiore, A. & Campbell, C. J. (2007). The Atelines. In Campbell, J. C., Fuentes, A., McKinnon, K. C., Panger, M., & Bearder, S. K. (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 155-185). New York, Oxford University Press.
- Fashing, P. J. (2007). African Colobine Monkeys: Patterns of Between-Group Interactions. In Campbell, J. C., Fuentes, A., McKinnon, K. C., Panger, M. & Bearder, S. K. (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 201-224). New York, Oxford University Press.
- Fedigan, L. M. & Jack, K. M. (2001). Neotropical primates in a regenerating Costa Rican dry forest: a comparison of howler and capuchin population patterns. *International Journal of Primatology*, 22, 689-713.
- Fedigan, L. M., Rose, L. M. & Avila, R. M. (1998). Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. *International Journal of Primatology*, 19, 405-432.
- Fialho, M. S. (2000). Ecologia de *Alouatta guariba* em Floresta de Encosta e de Restinga no Sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Fortes, V. B. (1999). *Dieta, atividades e uso do espaço por Alouatta fusca clamitans (Cabrera, 1940) (Primates: Cebidae) na Depressão Central do Rio Grande do Sul*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Fortes, V. B. (2002). Um caso de rapto ou transferência acidental de um infante entre bandos vizinhos de *Alouatta guariba clamitans*. *Neotropical Primates*, 10, 122-124.
- Gaspar, D. A. (1997). Ecologia e comportamento do bugio-ruivo, *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) (Primates: Cebidae) em um fragmento de mata de Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Gillespie, T. R. & Chapman, C. A. (2001). Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 50, 329-338.
- Gillespie, T. R. & Chapman, C. A. (2006). Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation Biology*, 20, 441-448.

- Gillespie, T. R.; Chapman, C. A. & Greiner, E. C. (2005a). Effects of logging on gastrointestinal parasite infections and infection risk in African primates. *Journal of Applied Ecology*, 42, 699-707.
- Gillespie, T. R.; Greiner, E. C. & Chapman, C. A. (2005b). Gastrointestinal parasites of the colobus monkeys of Uganda. *Journal of Parasitology*, 91, 569-573.
- González-Solís, J., Guix, J. C., Mateos, E. e Llorens, L. (2001). Population density of primates in a large fragment of the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1267-1282.
- González-Solís, J., Guix, J. C., Mateos, E. & Llorens, L. (2002). Density estimates, group size and habitat use of monkeys (Mammals: Cebidae). In Mateos, E., Guix, J. C., Serra, A. & Pisciotta, K. (Eds.), *Censuses of vertebrates in a Brazilian Atlantic rainforest area: the Paranapiacaba fragment* (pp. 111-125). Barcelona, Universitat de Barcelona.
- Groves, C. P. (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hair, J. F.; Anderon, R. E.; Tatham, R. L. & Black, W. C. (2005). *Análise multivariada de dados*. Porto Alegre, Bookman.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York.
- Horwich, R. H., Brockett, R. C., James, R. A. & Jones, C. B. (2001). Population structure of the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*): implications for female socioecology. *Primate Report*, 61, 47-65.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behaviour among primates. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 2, 143-155.
- Janson, C. H. & van Schaik, C. P. (2000). The Behavioral Ecology of Infanticide by Males. In van Schaik, C. P. & Janson, C. H. (Eds.), *Infanticide by Males and its Implications* (pp. 469-494). Cambridge, Cambridge University Press.
- Jardim, M. M. A. (2005). Ecologia populacional de bugios-ruivos (*Alouatta guariba*) nos municípios de Porto Alegre e Viamão, RS, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas,SP.
- Johns, A. D. (1991). Forest disturbance and Amazonian Primates. In Box, H. O. (Ed.), *Primate Responses to Environmental Change* (pp. 115-135). London, Chapman & Hall.

- Jones, C. B. (1996). Relative reproductive success in the mantled howler monkey: implications for conservation. *Neotropical Primates*, 4, 21-23.
- Jones, C. B. (1999). Why both sexes leave: effects of habitat fragmentation on dispersal behavior. *Endangered Species Update*, 16, 70-73.
- Knopff, K. H. & Pavelka, M. S. M. (2006). Feeding competition and group size in *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology*, 27, 1059-1078.
- Kowalewski, M. M. & Zunino, G. E. (1999). Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *Folia Primatologica*, 170, 163-166.
- Krüger, O., Affeldt, E., Brackmann, M. & Milhahn, K. (1998). Group size and composition of *Colobus guereza* in Kyambura Gorge, Southwest Uganda, in relation to chimpanzee activity. *International Journal of Primatology*, 19, 287-297.
- Limeira, V. L. A. G. (2000). Uso do espaço por um grupo de *Alouatta fusca clamitans* em um fragmento degradado de Floresta Atlântica. In Alonso, C. & Langguth, A. (Eds.), *A Primatologia no Brasil 7* (pp. 181-196). João Pessoa, Editora Universitária UFPB.
- Lunardelli, M. C. (2000). Padrões de atividade e efeitos de compostos fenólicos na ecologia alimentar de um grupo de bugios-ruivos (*Alouatta fusca*) no sudeste brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Lwanga, J. S. (2006). Spatial distribution of primates in a mosaic of colonizing and old growth forest at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 47, 230-238.
- Mandujano, S. & Estrada, A. (2005). Detección de umbrales de área y distancia de aislamiento para la ocupación de fragmentos de selva por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia, número especial II*, 11-21.
- Marques, A. A. B. (2001). Estratégias de uso do espaço por *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 em habitats Temperado e Subtropical no Sul do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- Marsh, L. K. (2003). The Nature of Fragmentation. In Marsh, L.K. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 1-10). New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Martins, C. S. (1997). Uso de habitat pelo bugio-ruivo, *Alouatta fusca clamitans*, em um fragmento florestal em Lençóis Paulista, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Mendes, S. L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates, Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*, 6, 71-104.
- Miranda, J. M. D. & Passos, F. C. (2005). Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22, 99-106.
- Mitani, J. C., Struhsaker, T. T. & Lwanga, J. S. (2000). Primate community dynamics in old growth forest over 23.5 years at Ngogo, Kibale National Park, Uganda: implications for conservation and census methods. *International Journal of Primatology*, 21, 269-286.
- Neville, M. K.; Glander, K. E.; Braza, F. & Rylands, A. B. (1988). The howling monkeys, genus *Alouatta*. In Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B.; Coimbra-Filho, A. F & Fonseca, G. A. B. (Eds.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (pp. 349-453). Washington, WWF.
- NRC (National Research Council). (1981). *Techniques for the study of primate population ecology*. Washington, National Academy Press.
- Nunn, C. L. (1999). The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 46, 1-13.
- Oliveira, E. M. (2003). Ecologia de *Alouatta guariba clamitans* (Humboldt, 1812 – Primates, Atelidae), em Mata Estacional Semidecídua no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG.
- Onderdonk, D. A. & Chapman, C. A. (2000). Coping with forest fragmentation: the primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 21, 587-611.
- Ostro, L. E. T., Silver, S. C., Koontz, F. W., Horwich, R. H. & Brockett, R. (2001). Shifts in social structure of black howler (*Alouatta pigra*) groups associated with natural and experimental variation in population density. *International Journal of Primatology*, 22, 733-748.
- Pinto, L. P. S., Costa, C. M. R., Strier, K. B. & Fonseca, G. A. B. (1993). Habitat, density and group size of primates in a Brazilian tropical forest. *Folia Primatologica*, 61, 135-143.
- Plumptre, A. J. & Reynolds, V. (1994). The effect of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology*, 31, 631-641.

- Ribeiro, S. & Bicca-Marques, J. C. (2005). Características da paisagem e sua relação com a ocorrência de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940; Primates, Atelidae) em fragmentos florestais no Vale do Taquari, RS. *Natureza & Conservação*, 3, 65-78.
- Rudran, R. & Fernandez-Duque, E. (2003). Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *International Journal of Primatology*, 24, 925-947.
- Rumiz, D. I. (1990). *Alouatta caraya*: population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 21, 279-294.
- Siex, K. S. & Struhsaker, T. T. (1999). Ecology of the Zanzibar red colobus monkey: demographic variability and habitat stability. *International Journal of Primatology*, 20: 163-192.
- Silva Jr., E. C. (1981). A preliminary survey of brown howler monkeys (*Alouatta fusca*) at the Cantareira Reserve (São Paulo, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, 41, 897-909.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P. & Horwich, R. (1998). Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology*, 45, 263-279.
- Singh, M., Kumara, H. N., Kumar, M. A. & Sharma, A. K. (2000). Behavioural responses of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) to a changing habitat in a tropical rainforest fragment in the Western Ghats, India. *Folia Primatologica*, 72, 278-291.
- Snaithe, T. V. & Chapman, C. A. (2005). Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Ptilocolobus tephrosceles*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 59, 185-190.
- StatSoft, Inc. (2004). Statistica for Windows [computer program manual]. Tulsa: UK.
- Steenbek, R., & van Schaik, C. P. (2001). Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the folivore paradox revisited. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 49, 100-110.
- Steinmetz, S. (2001). Densidade e conservação do bugio (*Alouatta fusca*) no Parque Estadual Intervales. *Neotropical Primates*, 9, 69-73.
- Strier, K. B. & Mendes, S. L. (In press). Long-term field studies of South American primates. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J. C.; Heyman, E. W. &

- Strier, K. B. (Eds.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York.
- Strier, K. B., Mendes, S. L. & Santos, R. R. (2001). Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, 55, 87-100.
- Teelen, S. (2007). Primate abundance along five transect lines at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 69: 1-15.
- Teixeira, M. B.; Coura-Neto, A. B.; Pastore, U. & Rangel-Filho, A. L. (1986). Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. In Veloso, H. P. & Goés-Filho, L. (Eds.), *Projeto RADAM BRASIL. Levantamento de Recursos Naturais* (pp. 541-632). v. 33. Rio de Janeiro, IBGE.
- Terborgh, J. & Janson, C. H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 111-135.
- Thoisy, B. & Richard-Hansen, C. (1997). Diet and social behavior changes in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. *Folia Primatologica*, 68, 357-361.
- Treves, A. (2001). Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta* spp.) groups. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 50, 61-71.
- Treves, A. & Chapman, C. A. (1996). Conspecific threat, predation avoidance, and resource defense: implications for grouping in langurs. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 39, 43-53.
- Umapathy, G. E. & Kumar, A. (2000). The demography of lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in rain forest fragments of Anamalai Hills, South India. *Primates*, 41, 119-126.
- van Belle, S. & Estrada, A. (2005). Cambios demograficos en poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentacion del habitat. *Universidad y Ciencia, número especial II*: 1-9.
- van Belle, S. & Estrada, A. (2006). Demographic Features of *Alouatta pigra* Populations in Extensive and Fragmented Forests. In Estrada, A.; Garber, P. A.; Pavelka, M. & Luecke, L. (Eds.), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican*

- Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation* (pp. 121-142). Chicago, Springer.
- van Schaik, C. P. (2000). Infanticide by Primates: the Sexual Selection Hypothesis Revisited. In van Schaik, C. P. & Janson, C. H. (Eds.), *Infanticide by Males and its Implications* (pp. 27-60). Cambridge, Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., Pradhan, G. R. & van Noordwijk, M. A. V. (2004). Mating Conflict in Primates: Infanticide, Sexual Harassment and Female Sexuality. In Kappeler, P. & van Schaik, C. P. (Eds.), *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives* (pp. 131-150). Cambridge, Cambridge University Press.
- Wasserman, M. D. & Chapman, C. A. (2003). Determinants of colobine monkey abundance: the importance of food energy, protein and fibre content. *Journal of African Ecology*, 72, 650-659.
- Williamson, D. K. & Dunbar, R. (1999). Energetics, Time Budgets and Group Size. In Lee, P. C. (ed.), *Comparative Primate Socioecology* (pp. 320-338). Cambridge, Cambridge University Press.
- Wrangham, R. W, Gittleman, J. L. & Chapman, C. A. (1993). Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day range as assays of exploitation competition. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 32, 199-209.
- Zucker, E. L. & Clarke, M. R. (2003). Longitudinal assessment of immature-to-adult ratios in two groups of Costa Rican *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 24, 87-101.

CAPÍTULO 2

Abundância, Densidade e Tamanho de Grupo de *Alouatta guariba clamitans* em Fragmentos Florestais: Influências da Paisagem e da Vegetação.

Vanessa B. Fortes e Júlio César Bicca-Marques

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Correspondência: Vanessa Barbisan Fortes; Universidade Comunitária Regional de Chapecó, Rua Senador Atílio Fontana, 591 E, Chapecó, 89.809-000, Santa Catarina, Brazil; e-mail: vanessa@unochapeco.edu.br

março de 2008

Resumo

A destruição e a fragmentação das florestas ameaçam os primatas no mundo inteiro. As alterações na configuração da paisagem e na qualidade dos fragmentos remanescentes podem ter reflexos sobre as características das populações de primatas e sua probabilidade de persistência nesse tipo de hábitat. Esse trabalho teve como objetivo analisar os efeitos da configuração da paisagem (área e grau de isolamento dos fragmentos) e da estrutura e composição florística do hábitat (altura, DAP e densidade médios das árvores, densidade de árvores mortas, densidade total e dominância por área das espécies que servem de alimento, densidade de *Ficus* spp., IVI acumulado das espécies que constituem 80% da dieta, riqueza e diversidade de espécies) sobre variáveis demográficas de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) que habitam fragmentos de Floresta Estacional Decidual localizados no Campo de Instrução de Santa Maria, município de Santa Maria (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'O), RS, Brasil. A área do fragmento foi a variável mais fortemente relacionada à abundância de bugios, mas as distâncias de isolamento (distância do fragmento mais próximo e distância média de todos os fragmentos do entorno) também se mostraram relacionadas (positivamente) a essa variável. Já a densidade populacional foi influenciada tanto pela área do fragmento quanto pela dominância das espécies alimentares. Conclui-se que a abundância e a densidade de bugios nos fragmentos do CISM podem ser consistentemente explicadas pela área do fragmento. A relação positiva (contrária ao esperado) entre abundância e distância de isolamento pode indicar que a emigração dos indivíduos é limitada pelo isolamento dos fragmentos, entretanto, as populações isoladas se encontram na capacidade de suporte do hábitat. Corroborar essa hipótese o fato de que a densidade não foi influenciada pelo grau de isolamento e sim pela dominância das espécies alimentares. Tais informações são de grande importância para a conservação de

Alouatta guariba clamitans em paisagens fragmentadas, pois indicam que o manejo do hábitat para essa espécie deverá assegurar a manutenção da integridade da vegetação ou seu enriquecimento, quando for o caso, o que promove o aumento da capacidade de suporte dos remanescentes florestais e contribui para a viabilidade das populações.

Palavras-chave: bugio-ruivo, ecologia de paisagem, fragmentação, demografia, conservação

Introdução

A destruição e a fragmentação das florestas causadas pela ação humana estão entre as mais sérias ameaças à conservação dos primatas no mundo inteiro (Rylands *et al.*, 1999; Cowlshaw e Dunbar, 2000; Cuarón, 2000a, 2000b; Marsh, 2003), pois alteram a quantidade e a qualidade dos hábitats disponíveis. Quando as florestas são fragmentadas, uma série de fatores (incluindo os efeitos de borda) atuam sinergicamente (Tabarelli *et al.*, 2004) promovendo mudanças nos padrões fenológicos (Norconk e Grafton, 2003), na estrutura (Schwarzkopf e Rylands, 1989; Laurance *et al.*, 2000) e na composição florística (Kowalewski e Zunino, 1999; Arroyo-Rodriguez e Mandujano, 2006) dos remanescentes. Os primatas neotropicais dependem das florestas e têm suas populações fortemente afetadas quando elas são reduzidas e os fragmentos se tornam isolados por pastagens e plantações (Chiarello, 1999, 2000, 2003; Chiarello e Mello, 2001).

A distribuição e a abundância de primatas arborícolas em fragmentos florestais são influenciadas por fatores que atuam tanto em escala local (em cada fragmento) quanto em escala de paisagem (Anzures-Dadda e Manson, 2007) e podem estar relacionados às características do hábitat e/ou das próprias espécies. Em escala local, a

estrutura da floresta (Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2005; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005), a diversidade botânica (Estrada e Coates-Estrada, 1996; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005) e a qualidade nutricional da vegetação (Chapman *et al.*, 2005) têm se mostrado importantes preditores da presença, abundância e/ou densidade de algumas espécies de primatas em fragmentos. Já em escala de paisagem, os fatores mais relacionados à ocupação dos fragmentos são seu tamanho e as distâncias de isolamento em relação a áreas que possam servir como fonte de indivíduos (Estrada e Coates-Estrada, 1996; Onderdonk e Chapman, 2000; Estrada *et al.*, 2002; Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Umapathy e Kumar, 2003; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2005; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Mandujano e Estrada, 2005; Ribeiro e Bicca-Marques, 2005). O tipo e a intensidade de perturbação a que os fragmentos estão sujeitos e o tipo de matriz também são fatores relevantes (Marsh, 2003).

Por outro lado, o tamanho da área domiciliar e o grau de frugivoria (Johns e Skorupa, 1987; Chivers, 1991; Estrada e Coates-Estrada, 1996), a plasticidade comportamental e alimentar (Rylands e Keuroghlian, 1988; Schwarzkopf e Rylands, 1989; Estrada e Coates-Estrada, 1996; Onderdonk e Chapman, 2000; Gilbert e Setz, 2001) e a capacidade de usar a matriz (Siex e Struhsaker, 1999; Tutin, 1999; Onderdonk e Chapman, 2000) são características que podem influenciar a capacidade dos primatas de sobreviver em habitats fragmentados. A capacidade de usar a matriz é particularmente importante, pois permite que os indivíduos ou grupos utilizem mais de um fragmento para obter os recursos de que necessitam (Tutin, 1999; Onderdonk e Chapman, 2000; Chapman *et al.*, 2003), além de facilitar a colonização/recolonização de áreas e o aumento/manutenção da variabilidade genética (Marsh, 2003), minimizando as extinções locais.

Devido a esta multiplicidade de fatores, as respostas dos primatas à fragmentação do hábitat têm se mostrado complexas e variáveis (Marsh, 2003; Chapman *et al.*, 2005). Uma importante contribuição à compreensão de tais respostas em nível de paisagem vem sendo provida pela aplicação da teoria das metapopulações, a qual aborda, essencialmente, os efeitos da área do fragmento na probabilidade de extinção e do seu isolamento na colonização, chamados efeitos “de primeira ordem” (Hanski, 1999, p. 160). A utilidade dessa teoria provém do fato de que, para muitas espécies, a fragmentação dificulta a dispersão de indivíduos entre as áreas remanescentes e cria dinâmicas locais assíncronas e dependentes da densidade (Hanski, 1999), fazendo com que populações originalmente contínuas passem a apresentar características de metapopulações (Chapman *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2006). Desta forma, a descrição da estrutura da paisagem, da ocupação dos fragmentos e respectivos tamanhos/densidades populacionais, da dinâmica das populações e do movimento dos indivíduos entre os fragmentos são essenciais para determinar se populações de uma dada espécie se configuram como metapopulações e, se necessário, para manejá-las adequadamente (Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2006).

Tais informações também são importantes para se avaliar as chances de persistência dessas populações em hábitats fragmentados. Em alguns casos, a presença em um grande número de fragmentos tem sido considerada um bom indicativo de sucesso, porém, sabe-se que apenas estudos demográficos de longo prazo que acompanhem as mudanças na abundância, densidade e no tamanho dos grupos poderão indicar a estabilidade dessa presença (Onderdonk e Chapman, 2000; Chapman *et al.*, 2003; Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Chapman *et al.*, 2005; Mandujano e Estrada, 2005). Nesse sentido, a demonstração das relações funcionais entre as características

dos fragmentos e o tamanho dos grupos é o primeiro passo para se compreender como a fragmentação afeta a dinâmica populacional (Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003).

Quanto a esse aspecto, diferenças inter- e intra-específicas têm sido observadas. O tamanho dos grupos pode mostrar relação direta, inversa ou, ainda, nenhuma relação com a área do fragmento em diferentes espécies. Em *Alouatta palliata*, a maior parte dos estudos encontrou grupos menores em fragmentos do que em grandes áreas contínuas (Rodríguez-Luna *et al.*, 1987; Silva-Lopez *et al.*, 1988; Estrada *et al.*, 1999, 2002a, 2002b), mas Rodríguez-Toledo *et al.* (2003) registraram um padrão inverso. Em *Alouatta pigra*, diferenças interpopulacionais quanto ao tamanho dos grupos têm sido observadas até mesmo entre áreas contínuas (Van Belle e Estrada, 2006). Já as densidades populacionais são, em geral, maiores nos fragmentos do que em florestas contínuas, mesmo que em alguns casos a abundância da espécie mostre relação direta com a área (Anderson *et al.*, 2007). Esse efeito é atribuído principalmente ao pequeno tamanho de muitos fragmentos (Anderson *et al.*, 2007).

Em fragmentos pequenos também têm sido observados, em média, os maiores grupos e as mais altas densidades populacionais do bugio-ruivo, *Alouatta guariba clamitans* (Fialho, 2000; Jardim, 2005), o que evidencia sua tolerância e adaptabilidade a um moderado grau de impacto antrópico (Bicca-Marques, 2003). Todavia, o ritmo atual de desmatamento de seu hábitat, a Floresta Atlântica Brasileira, e a pequena fração da mesma que se encontra protegida (Tabarelli *et al.*, 2005) o põem sob risco (Dias e Ojeda, 2000; Margarido e Braga, 2004; Marques, 2004). Torna-se essencial, portanto, o conhecimento das variáveis ambientais responsáveis pela ocorrência do táxon em áreas fragmentadas, a fim de que se possam adotar as estratégias mais adequadas à sua conservação e/ou manejo (Ribeiro e Bicca-Marques, 2003). Esse estudo visou investigar características populacionais, tais como densidade populacional e tamanho de grupos,

do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) em uma paisagem fragmentada, a fim de determinar se (e como) elas são influenciadas por características da paisagem e da vegetação dos fragmentos.

Métodos

Esse estudo foi realizado no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'O) (Figura 1), uma área com 5.876 ha pertencente ao Ministério da Defesa localizada em Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A área de estudo situa-se em uma região de transição entre a Savana e a Floresta Estacional Decidual (Teixeira *et al.*, 1986), onde a fisionomia natural da vegetação é representada por fragmentos florestais entremeados por campos nativos. A principal atividade econômica da área é a criação extensiva de gado, a qual dificulta a regeneração da vegetação florestal e contribui para a diminuição da conectividade entre os fragmentos, conforme mencionado por Marsh (2003). A densidade humana na área é baixa e limitada, principalmente, aos períodos de manobras militares e ao manejo do gado.

Vinte fragmentos com áreas que variam entre 0,5 e 977 ha foram amostrados nesse estudo. No período de março a dezembro de 2004 realizou-se o levantamento das populações de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) e o estudo florístico/fitossociológico destes fragmentos. Para o levantamento populacional utilizou-se o método de levantamento extensivo (NRC, 1981). Foram percorridas trilhas pré-existentes nos fragmentos no período matutino (iniciando-se às 8:00 horas) ou vespertino (iniciando-se às 13:30 horas) registrando-se, a cada avistamento, o número de indivíduos e sua classificação sexo-etária segundo Mendes (1989). O esforço amostral para a etapa de levantamento populacional foi de 47 dias (cerca de 200 horas),

com o tempo total de amostragem por fragmento variando de acordo com o seu tamanho (1h30min no menor fragmento a 24h no maior). Cada grupo avistado foi acompanhado por um período de 30 a 60 minutos a fim de assegurar a contagem completa e a identificação precisa de seus membros. O número e a composição dos grupos puderam ser determinados acuradamente em uma única contagem nos fragmentos menores que 6 ha (N=12), enquanto contagens múltiplas foram necessárias nos fragmentos maiores que 10 ha (N=8).

As características do hábitat foram avaliadas em dois níveis. Em nível de paisagem foram medidos a área do fragmento, a distância do fragmento mais próximo (DFP) e a distância média de todos os fragmentos do entorno num raio de 1.000 m (DMI), obtidas a partir de uma imagem de satélite (LANDSAT 5 TM), processadas no software CartaLinx 1.1. Em nível de fragmento foram avaliadas a altura média da vegetação, a densidade total de árvores, o diâmetro à altura do peito (DAP) médio, a densidade de árvores mortas, a riqueza e a diversidade de espécies e a importância das espécies fontes de alimento na comunidade. As O estudo fitossociológico foi realizado através do método de quadrantes (Cottam e Curtis, 1956; Martins, 1993), com pontos amostrais distantes 20 m entre si e dispostos em transecções paralelas. O número de pontos amostrados variou entre os fragmentos, de acordo com o necessário para atingir a suficiência amostral (estimada visualmente). A importância das diferentes espécies na comunidade foi expressa através do índice de valor de importância (IVI), obtido pela soma dos valores de frequência, densidade e dominância relativas (Martins, 1993). Para analisar as relações entre a importância das fontes alimentares e as características das populações de bugios empregou-se um índice denominado IVI_{18} . Esse foi composto pelo somatório do IVI das espécies cujos percentuais de consumo anual somam 80% da dieta dos bugios (18 espécies) no estudo realizado por Fortes (1999) na mesma região.

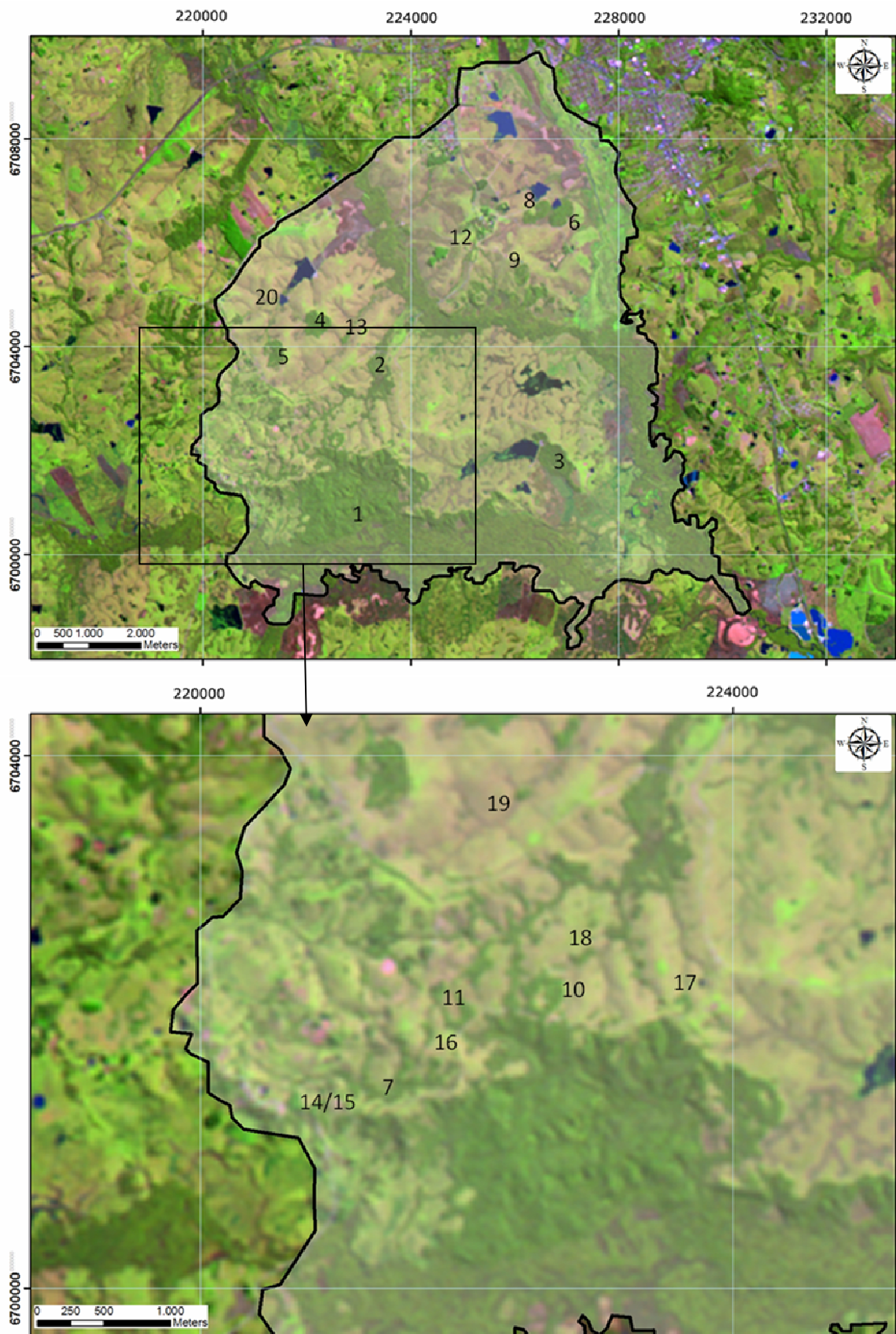


Figura 1. Localização da área de estudo (CISM) e dos fragmentos florestais amostrados (Fonte: Imagem LANDSAT 5 TM bandas 3, 4 e 5; carta topográfica fornecida pelo Ministério do Exército, Divisão de Engenharia e Comunicações, em escala 1:50.000). 1=SAR; 2=MAC; 3=PIQ; 4=INF; 5=BON; 6=GR2; 7=TAP; 8=GR1; 9=LIT; 10=REG; 11=RE1; 12=POG; 13=MC2; 14/15=SD1 e 2; 16=RE2; 17=SAP; 18=BAP; 19=MC1; 20=ALA.

Calculou-se também a dominância por área (produto da densidade pela área basal média) (Martins, 1993) das espécies alimentares, incluindo todas as espécies que compreenderam mais de 1% da dieta de *Alouatta guariba clamitans* segundo Fortes (1999) (20 espécies; DoA) e em todos os estudos com a espécie realizados no sul do Brasil (34 espécies; DoA_t) (Prates *et al.*, 1990; Cunha, 1994; Marques, 1996; Fortes, 1999; Fialho, 2000; Jardim e Oliveira, 2000).

As densidades populacionais em 18 dos 20 fragmentos foram calculadas dividindo-se o número total de indivíduos avistados pela área dos fragmentos. No maior fragmento (977 ha) a densidade populacional foi estimada a partir das áreas domiciliares conhecidas de dois grupos: um grupo contendo sete a nove indivíduos (7,2 ha; Fortes, 1999) e outro contendo quatro a cinco indivíduos (4,9 ha; Fortes e Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 3). Esse método fornece uma estimativa conservadora, já que a sobreposição entre áreas domiciliares de grupos vizinhos, não avaliada, permite a coexistência de um maior número de grupos. A densidade não foi estimada em um dos fragmentos devido ao pequeno número de avistamentos.

Para a análise das relações entre as características do hábitat e as variáveis demográficas de *Alouatta guariba clamitans* (tamanho da população, densidade de indivíduos, densidade de grupos e tamanho dos grupos) utilizou-se a análise de regressão simples (Hair *et al.*, 2005). Os dados foram normalizados por transformação logarítmica quando necessário. A colinearidade entre as variáveis independentes foi avaliada pelo coeficiente de correlação de Spearman, e no caso de haver variáveis correlacionadas, apenas uma delas foi usada na regressão. As áreas dos fragmentos SD1 (1,1 ha) e SD2 (0,5 ha), usados por um único grupo, foram somadas e as características da vegetação analisadas em conjunto no teste de regressão com as variáveis

demográficas. Todas as análises foram realizadas nos *softwares* Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004) e BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2005).

Resultados

Variáveis Ambientais

As distâncias do fragmento mais próximo variaram entre 20 e 876 m, sendo inferiores a 100 m em 37% dos fragmentos. Apenas dois fragmentos estavam isolados por distâncias superiores a 500 m. A distância média entre cada fragmento e todos os fragmentos do seu entorno variou de 51 a 897 m, com 63% das distâncias inferiores a 500 m. Os descritores da vegetação e da paisagem para cada fragmento são apresentados no Apêndice I.

Pela compilação de dados sobre a dieta dos bugios no Rio Grande do Sul obteve-se uma lista com 127 espécies alimentares. Assim, na composição florística de cada um dos 20 fragmentos tem-se entre oito e 22 espécies que constituem fontes alimentares potenciais dos bugios. Considerando apenas as espécies que totalizam individualmente mais de 1% da dieta anual dos bugios em outras áreas do estado (14 espécies), elas correspondem a um percentual entre 15% e 27% da riqueza total de cada fragmento.

Não houve correlação entre a área do fragmento e a distância do fragmento mais próximo ($r=0,26$; n.s.; $N=15$) ou a distância média de isolamento ($r=0,44$; n.s.; $N=15$). Quanto às características da vegetação, a área apresentou uma correlação positiva com a altura média ($r=0,59$; $p<0,01$), a riqueza ($r=0,65$; $p<0,01$) e a diversidade ($r=0,48$; $p<0,05$) de espécies e negativa com a densidade total de árvores ($r=-0,49$; $p<0,05$) (todos $N=20$). A densidade de árvores mortas foi positivamente correlacionada à densidade total de árvores ($r=0,59$; $p=0,01$; $N=17$), mas não à área ($r=-0,36$; n.s.; $N=17$). Por outro lado, o diâmetro à altura do peito ($r=-0,06$), o IVI_{18} ($r=0,09$), a

dominância das espécies alimentares (DoA: $r=-0,31$; DoA_t: $r=-0,32$) e a densidade de *Ficus* spp. ($r=0,07$) também não mostraram correlação com a área do fragmento (todos N=20).

A riqueza de espécies arbóreas foi positivamente relacionada à distância média de isolamento do fragmento ($r=0,62$; $p=0,01$; N=16), mas não à distância para o fragmento mais próximo ($r=0,46$; $p=0,07$; N=16). A diversidade esteve positivamente relacionada a ambas as medidas (DFP: $r=0,50$; $p=0,05$; N=16. DMI: $r=0,56$; $p<0,05$; N=16).

Características Demográficas

Um total 65 grupos e oito indivíduos solitários (cinco machos adultos, um macho subadulto e duas fêmeas subadultas), totalizando 378 indivíduos, foram identificados em 18 fragmentos (Tabela II). Vinte e dois grupos foram avistados no fragmento maior, enquanto os demais fragmentos abrigaram de um a nove grupos. Apenas nos dois maiores fragmentos (SAR e MAC) não foi possível contar todos os grupos. Estima-se que o fragmento maior contenha entre 136 e 199 grupos.

Os tamanhos populacionais variaram entre dois e 64 indivíduos nos fragmentos em que foi possível fazer a contagem total. No fragmento maior, as estimativas variam entre 949 e 997 indivíduos. Essa variável esteve relacionada apenas às características da paisagem, área ($r=0,78$; $p<0,001$; N=16), distância do fragmento mais próximo ($r=0,70$; $p<0,01$; N=15) e distância média dos fragmentos do entorno ($r=0,56$; $p<0,05$; N=15).

As densidades populacionais variaram entre 1,0 e 7,1 indivíduos por hectare (Tabela I) e foram inversamente relacionadas à área do fragmento ($r=-0,52$; $p<0,05$; N=16), enquanto a relação com a distância média de isolamento do fragmento foi próxima da significância ($r=-0,47$; $p=0,08$; N=16). Dentre as variáveis ambientais

testadas, apenas a dominância das espécies alimentares (DoA_t) mostrou relação com a densidade de indivíduos ($r=0,52$; $p<0,05$; $N=16$). Por outro lado, a densidade de grupos se mostrou relacionada apenas à área do fragmento ($r=-0,72$; $p<0,01$; $N=16$). A relação dessa variável com a dominância das espécies alimentares (DoA_t) foi próxima da significância ($r=0,45$; $p=0,08$; $N=16$).

O tamanho dos grupos variou entre dois e 11 indivíduos (Tabela I). Grupos compostos por dois (provavelmente recém-formados, $N=3$) e três ($N=5$) indivíduos foram raros e observados em fragmentos de diferentes tamanhos. Os maiores grupos (11 indivíduos, $N=1$; 10 indivíduos, $N=3$) foram registrados em fragmentos de tamanho médio e mais isolados (PIQ, INF e BON). A média de tamanho dos grupos não mostrou relação com a densidade de indivíduos ($r=0,25$; n.s.; $N=17$) ou grupos ($r=-0,43$; $p=0,08$; $N=17$). Também não houve relação entre o tamanho dos grupos e o grau de isolamento dos fragmentos (TG x DFP: $r=-0,38$; TG x DMI: $r=-0,08$; $N=17$). Nenhuma das variáveis ambientais analisadas mostrou-se capaz de prever o tamanho dos grupos (todas n.s.; $N=17$).

Tabela I. Variáveis populacionais de *Alouatta guariba clamitans* nos 20 fragmentos estudados, em ordem decrescente de tamanho dos mesmos.

	Area (ha)	TP	DG	DI	TG
SAR	977,3	937**	0,2 **	1,1**	5,0±1,2
MAC	73,6				5,5±3,5
PIQ	38,2	64	0,2	1,7	6,9±2,4
INF	20,2	45	0,3	2,2	7,3±2,8
BON	16,9	44	0,5	2,6	5,5±2,5
GR2	15,7	21	0,2	1,3	7,0±4,4
TAP	14,0	20	0,2	1,4	6,7±2,5
GR1	12,1	13	0,2	1,1	6,5±2,1
LIT	10,1	-	-	-	-
REG	5,7	9	0,2	1,6	9
RE1	4,2	10	0,5	2,4	3,3±1,5
POG	3,9	4	0,3	1,0	3
MC2	2,4	5	0,4	2,1	4
SD (tot)*	1,8	6	0,6	3,3	6
RE2	1,3	9	0,8	7,1	9
SAP	1,2	3	0,9	2,6	3
BAP	1,1	5	0,9	4,6	5
MC1	0,9	2	1,1	2,2	2
ALA	0,8	-	-	-	-

TP= tamanho da população; DG= densidade de grupos; DI= densidade de indivíduos; TG= tamanho de grupos; * dois fragmentos vizinhos usados por um mesmo grupo; ** valores estimados.

Discussão

O percentual de ocupação dos fragmentos no CISM é o maior já registrado em estudos populacionais de *Alouatta* em paisagens fragmentadas. Tais estudos incluem *Alouatta palliata* (Estrada e Coates-Estrada, 1996: 60%; Mandujano e Estrada, 2005: 20 a 55%; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2005: 9 a 26%; Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003: 25%; Anzures-Dadda e Manson, 2007: 19%) e *Alouatta pigra* (Estrada *et al.*, 2002b: 50%) no México, e *Alouatta guariba clamitans* (Ribeiro e Bicca-Marques, 2005: 60%) no sul do Brasil. Para as espécies estudadas no México, diversas características da paisagem (área do fragmento, distâncias de isolamento) e da vegetação (altura, densidade, área basal, riqueza, diversidade, proporção de espécies alimentares) se mostraram importantes para

explicar a presença/ausência de bugios nos fragmentos (Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Mandujano e Estrada, 2005). Por outro lado, no único trabalho dessa natureza realizado com *Alouatta guariba clamitans*, apenas a distância da floresta ciliar mais próxima mostrou-se importante para explicar o padrão de ocorrência de bugios (Ribeiro e Bicca-Marques, 2005).

Apesar das diferenças existentes entre os fragmentos do CISM quanto à sua área e às distâncias de isolamento, a presença de bugios na maior parte deles pode ser favorecida pela baixa presença humana e atividades pouco impactantes (pelo menos em curto prazo) nos fragmentos e na matriz, um aspecto também destacado por Ribeiro e Bicca-Marques (2005) e Vieira *et al.* (2003). Visto que apenas dois fragmentos não eram habitados por bugios, não foi possível testar estatisticamente aspectos envolvidos na presença/ausência da espécie. Área e distâncias de isolamento de ambos se encontram dentro da amplitude de variação dos fragmentos habitados. Apesar disso, podem-se buscar explicações particulares para a ausência de bugios em cada um deles, baseadas em uma possível combinação de fatores. O fragmento ALA (0,8 ha) foi um dos menores e mais isolados e apresentou a segunda menor dominância das espécies alimentares, podendo ser considerado o menos propício à colonização e à sobrevivência dos bugios. O outro fragmento (LIT, 10,1 ha) assemelha-se aos demais quanto às características da paisagem e da vegetação, mas destaca-se pela menor dominância das espécies alimentares. É possível que a ausência de registros visuais ou mesmo de vestígios de bugios durante o levantamento populacional nesse fragmento esteja relacionada à sua localização nas proximidades da área de treinamento de tiro, o que comprometeria a permanência dos indivíduos devido ao intenso barulho ou mesmo ao risco de morte. De fato, em período de recesso dos treinamentos militares (janeiro de 2006) constatou-se a presença de um casal de adultos neste fragmento.

O elevado percentual de ocupação dos fragmentos do CISM é um bom indicativo do sucesso de *Alouatta guariba clamitans* nessa paisagem (Onderdonk e Chapman, 2000; Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Mandujano e Estrada, 2005). Apesar disso, uma avaliação mais acurada dos efeitos antrópicos e da capacidade de suporte das diferentes áreas para essa espécie depende, necessariamente, da compreensão dos fatores que influenciam a abundância/densidade de suas populações (Vieira *et al.*, 2003). No presente estudo, o tamanho e as densidades (de indivíduos e de grupos) das populações locais de bugios foram mais fortemente relacionados à área do fragmento. Essa é uma relação esperada tomando-se por base as predições da teoria das metapopulações (Hanski, 1999), segundo a qual áreas maiores suportam maior número de indivíduos. Essa previsão é especialmente válida para mamíferos de maior porte, como os primatas, que possuem maiores exigências de área (Vieira *et al.*, 2003).

A relação inversa entre área e densidade era esperada, visto que o aumento dos tamanhos populacionais não é, geralmente, proporcional ao aumento da área dos fragmentos (*Alouatta palliata*: Estrada e Coates-Estrada, 1996; Estrada *et al.*, 1999; Rodriguez-Toledo *et al.*, 2003; Anzures-Dadda e Manson, 2007; *Cercocebus galeritus*: Wieczkowski, 2004; *Colobus angolensis palliatus*: Anderson *et al.*, 2007). Todavia, a relação positiva observada entre os tamanhos populacionais e as distâncias de isolamento contraria as predições da teoria de metapopulações. É possível que a ocorrência de um maior número de indivíduos em alguns dos fragmentos mais isolados (INF, BON) esteja sendo favorecida por sua maior área e pela alta dominância de espécies alimentares (DoA_t), além da dificuldade para emigrar desses fragmentos em razão de seu isolamento.

Contudo, a área do fragmento não é a única característica capaz de influenciar a abundância dos primatas em fragmentos. Fatores que descrevem a “qualidade do

hábitat”, tais como os atributos da vegetação, são também relevantes (Vieira *et al.*, 2003). No CISM, porém, ao contrário de outras áreas onde foram realizados estudos com bugios (Estrada e Coates-Estrada, 1996; Wieczkowski, 2004; Anzures-Dadda e Manson, 2007), as características que descrevem a estrutura espacial da vegetação (altura, DAP, densidade) não se mostraram boas preditoras das variáveis demográficas, assim como a maior parte das variáveis que descrevem a disponibilidade de alimento para a espécie (IVI₁₈, densidade de árvores alimentares e densidade de *Ficus* spp.). Tais resultados chamam a atenção, especialmente, pelo fato de que algumas dessas características (altura, riqueza, diversidade e densidade de árvores) foram significativamente relacionadas à área do fragmento que, por sua vez, esteve relacionada à abundância e à densidade de bugios. Estrada e Coates-Estrada (1986) encontraram relação entre diversidade florística e número de bugios nos fragmentos, sendo a diversidade florística positivamente relacionada à área dos mesmos. Por sua vez, a única característica significativamente relacionada às variáveis demográficas no CISM (DoA_t) não mostrou relação com a área do fragmento.

Tratando-se de uma espécie folívoro-frugívora e dependente das florestas, seria esperado que a estrutura das mesmas influenciasse de forma marcante as características demográficas (Wieczkowski, 2004; Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2006; Worman e Chapman, 2006). Relações ainda mais estreitas seriam esperadas quando se tratam de espécies alimentares. Na Amazônia (*Alouatta seniculus*: Mendes-Pontes, 1999) e em Barro Colorado (*Alouatta palliata*: Gaulin *et al.*, 1980), por exemplo, as densidades de bugios foram mais elevadas nos tipos florestais onde há maior abundância de espécies vegetais que são importantes em sua dieta. Uma ressalva, entretanto, deve ser feita a respeito dos índices empregados para expressar a disponibilidade de alimento. Embora o IVI seja o índice que expressa melhor a importância das diferentes espécies vegetais

na comunidade, pois considera conjuntamente sua densidade, dominância e frequência (Martins, 1993), é uma medida relativa. Dentre os índices testados, a dominância por área talvez seja o que melhor se relaciona com a abundância de alimento, pois considera a área basal além da densidade das espécies e é expresso de forma padronizada (m^2/ha). Quando medidas baseadas na área basal ou no DAP das espécies alimentares (usualmente correlacionadas com produtividade) foram utilizadas, outros estudos também evidenciaram a sua importância sobre as densidades de primatas (*Alouatta palliata*: Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007; *Cercopithecus mitis*: Worman e Chapman, 2006; *Ptilocolobus tephrosceles*: Chapman e Chapman, 1999; *Procolobus rufomitatus*: Mborá e Meikle, 2004).

A partir dos resultados obtidos no presente estudo, espera-se encontrar maiores densidades populacionais de *Alouatta guariba clamitans* em áreas onde há maior disponibilidade potencial de alimento. Quando apenas as espécies alimentares registradas por Fortes (1999) foram incluídas no cálculo (DoA), a relação não foi significativa, o que indica que a dominância de um número limitado de espécies não é capaz de explicar as variações nas densidades populacionais. As espécies que constituem fontes potenciais de alimentos para os bugios (incluindo aquelas consumidas em outras áreas no Rio Grande do Sul) compreendem uma grande proporção das espécies vegetais existentes em cada fragmento. Isso significa que os bugios têm amplas possibilidades de escolha da dieta nos fragmentos, mas não que se alimentem de todas as espécies disponíveis. Tal fato ilustra a amplitude e a flexibilidade da dieta dessa espécie, considerada uma das chaves para sua sobrevivência bem-sucedida em fragmentos (Bicca-Marques, 2003). Várias espécies não consumidas ou com baixíssimo percentual de consumo pelos bugios no CISM (Fortes, 1999) são consideradas fontes alimentares potenciais (Prates *et al.*, 1990; Cunha, 1994; Marques, 1996; Fialho, 2000;

Jardim e Oliveira, 2000), duas das quais estão entre as mais importantes da associação vegetal na área de estudo (Farias *et al.*, 1994; V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados). A combinação entre a oferta de uma ampla gama de recursos alimentares potenciais e a capacidade dos bugios de incluir diferentes espécies na dieta conforme a necessidade e a disponibilidade (Silver e Marsh, 2003; Rivera e Calmé, 2006) explica a relação positiva entre a dominância por área de todas as potenciais fontes alimentares (DoAt) e a densidade de bugios.

A disponibilidade alimentar pode influenciar também o tamanho dos grupos (*Alouatta palliata*: Gaulin *et al.*, 1980. *Procolobus rufomitatus*: Mhora e Meikle, 2004), uma relação esperada com base nas predições do modelo de limitações ecológicas (Chapman, 1990; Chapman e Chapman, 2000a, 2000b). Grupos que habitam fragmentos pequenos podem ser menores do que os encontrados em florestas contínuas (Estrada *et al.*, 2002a, 2002b) o que tem sido interpretado como uma resposta adaptativa à escassez de recursos em tais habitats (Onderdonk e Chapman, 2000; VanBelle e Estrada, 2006).

Por outro lado, alguns dos maiores tamanhos de grupo de *Alouatta guariba clamitans* foram registrados em fragmentos pequenos (Fialho, 2000; Jardim, 2005), de forma que se esperaria encontrar na área de estudo uma relação inversa entre o tamanho de grupo e a área do fragmento. Se o isolamento reduz as oportunidades de emigração, então grupos maiores do que o normal poderiam ser formados nos fragmentos, ocasionando um aumento na tensão intra-grupo e no número de interações sociais (Vieira *et al.*, 2003), com reflexos sobre a própria estrutura e composição dos grupos e o comportamento social dos indivíduos. Contudo, o fato de que os fragmentos menores estão relativamente próximos entre si e a uma possível área fonte talvez explique a ausência de relação entre área e tamanho de grupo.

Entretanto, o tamanho de grupo de bugios no CISM não pôde ser previsto a partir de nenhum dos descritores ambientais utilizados. Nem mesmo a relação com a densidade de figueiras (*Ficus* spp.), recurso de extrema importância para os bugios em algumas áreas (Serio-Silva *et al.*, 2002; Asensio *et al.*, 2007) foi significativa. Fica claro, portanto, que embora *Alouatta guariba clamitans* utilize diferentes espécies de *Ficus* como fontes de alimento (talvez principais) quando presentes (Fialho, 2000; Bicca-Marques, 2003; Fortes e Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 3) a espécie não apresenta dependência desse recurso na área de estudo. A ausência de relação do tamanho de grupo com a densidade populacional e com a área do fragmento concorda com Jardim (2005).

Em resumo, a abundância (tamanho das populações) e a densidade de bugios nos fragmentos do CISM podem ser consistentemente explicadas pela área do fragmento, seu isolamento e disponibilidade de alimento. A relação positiva entre a abundância de indivíduos e as distâncias de isolamento, contrária ao esperado, poderia sugerir que a configuração da paisagem oferece poucas restrições à dispersão. Contudo, quando se observa que a densidade de indivíduos está relacionada à dominância por área das espécies alimentares, pode-se interpretar o contrário. É possível que as distâncias de isolamento estejam realmente influenciando de forma negativa a dispersão (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 1), e que as populações isoladas nos fragmentos onde há maior abundância de alimento alcancem maiores densidades, ou seja, que as populações locais se encontrem na capacidade de suporte dos fragmentos. Por fim, conclui-se que o tamanho de grupos de bugios do CISM não parece estar sob influência dos fatores ambientais avaliados. Essa conclusão é suportada pela semelhança no tamanho médio dos grupos que habitam fragmentos em diferentes

classes de tamanho e isolamento (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não-publicados, capítulo 1).

Tais conclusões são de grande importância para a conservação de *Alouatta guariba clamitans* em paisagens fragmentadas. Elas ressaltam que a qualidade do hábitat em cada mancha é primordial, portanto, devendo-se favorecer estratégias de manejo que assegurem a integridade da vegetação ou o seu enriquecimento, quando for o caso. Essa estratégia promove o aumento da capacidade de suporte dos remanescentes florestais, contribuindo para a viabilidade das populações.

Agradecimentos

À Catiússia Gabriel e ao Marcelo Weber, pela ajuda nas amostragens fitossociológicas. Ao Prof. Dr. Régis Alexandre Lahm, e ao funcionário Roger Santos, do Laboratório de Tratamento de Imagens e Geoprocessamento da PUCRS, pelas medidas da paisagem.

Referências

- Anderson, J.; Cowlshaw, G. & Rowcliffe, J. M. (2007). Effects of forest fragmentation on the abundance of *Colobus angolensis palliatus* in Kenya's coastal forests. *International Journal of Primatology*, 28, 637-655.
- Anzures-Dadda, A. & Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*, 10, 69-76.
- Arroyo-Rodríguez V. & Mandujano, S. (2006). The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 4159-4179.
- Arroyo-Rodríguez, V.; Mandujano, S. & Cuende-Fanton, C. (2005). Ocupación de perches de selva por monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* em tres paisajes com diferente grado de fragmentación em Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia, Número Especial II*, 23-34.

- Asensio, N.; Cristobal-Azkarate, J.; Dias, P. A. D.; Veá, J. J. & Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78: 141-153.
- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D.L. & Santos, A.A.S. (2005). *BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Bio-médicas*. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT, Imprensa Oficial do Estado do Pará. 324 pp.
- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with forest fragmentation? In: Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 283-303). New York, Kluwer.
- Chapman, C. A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55, 1-9.
- Chapman, C. A. & Chapman, L. J. (1999). Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates*, 40, 215-231.
- Chapman, C. A., and Chapman, L. J. (2000a). Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski, S., and Garber, P. (Eds.) *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* (pp. 24-42). Chicago, The University of Chicago Press,.
- Chapman, C. A., and Chapman, L. J. (2000b). Constraints on group size in red colobus and red-tailed guenons: examining the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology*, 21, 565-585.
- Chapman, C. A.; Lawes, M. J.; Naughton-Treves, L. & Gillespie, T. (2003). Primate survival in community owned forest fragments: are metapopulation models useful amidst intensive use? In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 63-78). New York, Kluwer.
- Chapman, C. E., Struhsaker, T. T. & Lambert, J. E. (2005). Thirty years of research in Kibale National Park, Uganda, reveals a complex picture for conservation. *International Journal of Primatology*, 26, 539-555.
- Chiarello, A. G. (1999). Effects of fragmentation of the Atlantic Forest on mammal communities in southeastern Brazil. *Biological Conservation*, 89, 71-82.
- Chiarello, A. G. (2000). Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, 14, 1649-1657.

- Chiarello, A. G. (2003). Primates of the Brazilian Atlantic Forest: the influence of forest fragmentation on survival. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 99-121). New York, Kluwer.
- Chiarello, A. G. & Mello, F. R. de (2001). Primate population densities and sizes in Atlantic Forest remnants of Northern Espírito Santo, Brazil. *International Journal of Primatology*, 22, 379-396.
- Chivers, D. J. (1991). Species differences in tolerance to environmental change. In: *Primate responses to environmental change* (pp. 5-37). London: Chapman and Hall.
- Cottam, G. & Curtis, J. T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37, 451-460.
- Cowlishaw, G & Dunbar, R. (2000). Habitat disturbance. In ... *Primate Conservation Biology* (pp. 191-241). Chicago, University of Chicago Press.
- Cristóbal-Azkarate, J.; Veá, J. J.; Asensio, N. & Rodríguez-Luna, E. (2005). Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 67, 209–222.
- Cuarón, A. D. (2000a). A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology*, 14, 1574-1579.
- Cuarón, A. D. (2000b). Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology*, 14, 1676–1692.
- Cunha, A. S. 1994. Aspectos sócio-ecológicos de um grupo de bugios (*Alouatta fusca clamitans*) no Parque Estadual de Itapuã, RS. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 75 p.
- Diaz, G. B. & Ojeda, R. A. (2000). *Libro rojo de mamíferos amenazados de La Argentina*. Buenos Aires, SAREM.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populatios of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 17, 759-783.
- Estrada, A.; Anzures, D. A. & Coates-Estrada, R. (1999). Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 253-262.
- Estrada, A.; Castellanos, L.; García, Y.; Franco, B.; Muñoz, D.; Ibarra, A.; Rivera, A.; Fuentes, E. & Jimenez, C. (2002a). Survey of the Black howler monkey, *Alouatta*

- pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, México. *Primates*, 43, 51-58.
- Estrada, A.; Mendoza, A.; Castellanos, L.; Pacheco, R.; Van Belle, S.; García, Y & Muñoz, D. (2002b). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, México. *American Journal of Primatology*, 58, 45-55.
- Farias, J. A. C.; Teixeira, I. F.; Pes, L. & Alvarez-Filho, A. (1994). Estrutura fitossociológica de uma floresta estacional decidual na região de Santa Maria, RS. *Ciência Florestal*, 4, 109-128.
- Fialho, M. S. (2000). Ecologia do *Alouatta fusca* em floresta de encosta e de restinga no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Fortes, V. B. (1999). Dieta, atividades e uso do espaço por *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) (Primates: Cebidae) na Depressão Central do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Gaulin, S. J. C.; Knight, D. H. & Gaulin, C. K. (1980). Local variance in *Alouatta* group size and food availability on Barro Colorado Island. *Biotropica*, 12, 137-143.
- Gilbert, K. & Setz, E. Z. F. (2001). Primates in a fragmented landscape, six species in Central Amazon. In: Bierregaard, R.O.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E.; Mesquita, R.C.G.. (Eds.). *Lessons from Amazonia, the ecology and conservation of a fragmented forest* (PP. 262-279). New Haven, Yale University Press.
- Hair, J. F.; Anderon, R. E.; Tatham, R. L. & Black, W. C. (2005). *Análise multivariada de dados*. Porto Alegre, Bookman.
- Hanski, I. (1999). Mapping species occurrence and habitat availability. In Hanski, I., *Metapopulation Ecology* (pp. 158-178). Oxford, Oxford University Press.
- Jardim, M. M. & Oliveira, L. F. B. (1992). Aspectos ecológicos e do comportamento de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil. In Alonso, C. & Langguth, A. (Eds.), *A Primatologia no Brasil 7* (pp. 151-169). João Pessoa, SBPR e Editora Universitária.
- Jardim, M. M. A. (2005). Ecologia populacional de bugios-ruivos (*Alouatta guariba*) nos municípios de Porto Alegre e Viamão, RS, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Johns, A. D. & Skorupa, J. P. (1987). Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: a review. *International Journal of Primatology*, 8, 157-191.
- Kowalewski, M. M. e Zunino, G. E. (1999). Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *Folia Primatologica*, 70, 163-166.
- Laurance, W. F.; Delamônica, P.; Laurance, S. G.; Vasconcelos, H. L. & Lovejoy, T. E. (2000). Forest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Mandujano, S. & Estrada, A. (2005). Detección de umbrales de área y distancia de aislamiento para la ocupación de fragmentos de selva por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia, Número Especial II*, 11-21.
- Mandujano, S.; Escobedo-Morales, L. A.; Palacios-Silva, R.; Arroyo-Rodríguez, V. & Rodríguez-Toledo, E. M. (2006). A metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluëcke, L. (Eds), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp. 513-538). New York, Springer.
- Margarido, T. C. C. & Braga, F. G. (2004) Mamíferos. In S. B. Mikich & R. S. Bérnils (Eds.), *Livro vermelho da fauna ameaçada no Estado do Paraná* (pp. 27-142). Curitiba, Governo do Paraná/SEMA/IAP.
- Marques, A. A. B. (1996). *O bugio ruivo Alouatta fusca clamitans (Cabrera, 1940) (Primates, Cebidae) na Estação Ecológica de Aracuri, RS: variações sazonais de forrageamento*. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Marques, A. A. B. (2004). Primatas. In Fontana, C. S.; Bencke, G. A. & Reis, R. E. (Eds.). *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul* (pp. 499-506). Porto Alegre, EDIPUCRS.
- Marsh, L. (2003). The nature of fragmentation. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 1-10). New York, Kluwer.
- Martins, F. R. (1993). *Estrutura de uma floresta mesófila*. Campinas, UNICAMP.
- Mbora, D. N. M. & Meikle, D. B. (2004). Forest fragmentation and the distribution, abundance and conservation of the Tana river red colobus (*Procolobus rufomitratu*s). *Biological Conservation*, 118: 67-77.
- Mendes, S. L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates-Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*, 6, 71-104.

- Mendes-Pontes, A. R. (1999). Environmental determinants of primate abundance in Maracá island, Roraima, Brazilian Amazonia. *Journal of Zoology*, 247, 189-199.
- Norconk, M. A. & Grafton, B. W. (2003). Changes in forest composition and potential feeding tree availability on a small land-bridge island in Lago Guri, Venezuela. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 211-227). New York, Kluwer.
- NRC (National Research Council). (1981). *Techniques for the study of primate population ecology*. Washington, National Academy Press.
- Onderdonk, D. A. & Chapman, C. A. (2000). Coping with forest fragmentation: the primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 21, 587-611.
- Prates, J. C.; Gayer, S. M. P.; Kunz Jr., L. F.; Buss, G. (1990). Feeding habits of the brown howler monkey *Alouatta guariba clamitans* (Cabrera, 1940) (Cebidae, Alouattinae) in the Itapuã State Park – a preliminary report. *Acta Biologica Leopoldensia* 12, 175-188.
- Ribeiro, S. & Bicca-Marques, J. C. (2005). Características da paisagem e sua relação com a ocorrência de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940; Primates, Atelidae) em fragmentos florestais no Vale do Taquari, RS. *Natureza & Conservação*, 3, 65-78.
- Rivera, A. & Calmé, S. (2006). Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluëcke, L. (Eds), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp. 189-213). New York, Springer.
- Rodríguez-Toledo, E. M.; Mandujano, S. & García-Orduña, F. (2003). Relationships between Forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in Southern Veracruz, Mexico. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 79-97). New York, Kluwer.
- Rylands, A. B. & Keuroghlian, A. (1988). Primate populations in continuous forest fragments in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 18, 291-307.
- Rylands, A. B.; Mittermeir, R. A.; & Rodriguez-Luna, E. (1999). Conservation of neotropical primates: threatened species and an analysis of primate diversity by country and by region. *Folia Primatologica*, 8, 134–160.

- Schwarzkopf, L. & Rylands, A. B. (1989). Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation*, 48, 1-12.
- Serio-Silva, J. C.; Rico-Gray, V.; Hernández-Salazar, L. T. e Espinosa-Gómez, R. (2002). The role of *Ficus* (Moraceae) in the diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 913-928.
- Siex, K. S. & Struhsaker, T. T. (1999). Ecology of the Zanzibar red colobus monkey: demographic variability and habitat stability. *International Journal of Primatology*, 20, 163-192.
- Silver, S. C. & Marsh, L. (2003). Dietary flexibility, behavioral plasticity, and survival in fragments: lessons from translocated howlers. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 251-265). New York, Kluwer.
- Singh, M.; Singh, M.; Kumar, M. A.; Kumara, H. N.; Sharma, A. K. & Kaumanns, W. (2002). Distribution, population structure, and conservation of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Anaimalai Hills, Western Ghats, India. *American Journal of Primatology*, 57, 91-102.
- StatSoft, Inc. (2004). Statistica for Windows [computer program manual]. Tulsa: UK.
- Swart, J. & Lawes, M. J. (1996). The effect of habitat patch connectivity on samango monkey (*Cercopithecus mitis*) metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, 93, 57-74.
- Tabarelli, M. da Silva, J. M. C. & Gascon, C. (2004). Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1419-1425.
- Tabarelli, M.; Pinto, L. P.; da Silva, J. M. C.; Hirota, M. M. & Bedê, L. C. (2005). Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*, 1, 132-138.
- Teixeira, M. B.; Coura-Neto, A. B.; Pastore, U. & Rangel-Filho, A. L. (1986). Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. In Veloso, H. P. & Goés-Filho, L. (Eds.), *Projeto RADAM BRASIL. Levantamento de Recursos Naturais* (pp. 541-632). v. 33. Rio de Janeiro, IBGE.
- Tutin, C. E. G. (1999). Fragmented living: behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*, 40, 249-265.

- Umaphy, G. & Kumar, A. (2003). Impacts of forest fragmentation on Lion-tailed macaque and Nilgiri langur in Western Ghats, South India. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 163-189). New York, Kluwer.
- Umaphy, G. e Kumar, A. (2000). The demography of Lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in rain forest fragments in the Anamalai hills, South India. *Primates*, 41, 119-126.
- Van Belle, S. & Estrada, A. (2005). Cambios demográficos em poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentación del hábitat. *Universidad y Ciencia, Número Especial II*, 1-9.
- Van Belle, S. & Estrada, A. (2006). Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluécke, L. (Eds), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp. 121-142). New York, Springer.
- Vieira, M. V.; Faria, D. M.; Fernandez, F. A. S.; Ferrari, S. F.; Freitas, S. R.; Gaspar, D. A.; Moura, R. T.; Olifiers, N.; Oliveira, P. P.; Pardini, R.; Pires, A. S.; Ravetta, A; Mello, M. A. R.; Ruiz, C. R. & Setz, E. Z. F. Mamíferos. In MMA. Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas (pp.125-151). Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Wieczkowski, J. (2004). Ecological correlates of abundance in the Tana mangabey (*Cercocebus galeritus*). *American Journal of Primatology*, 63, 125–138.
- Worman, C. O. & Chapman, C. A. (2006). Densities of two frugivorous primates with respect to forest and fragment tree species composition and fruit availability. *International Journal of Primatology*, 27, 203-225.

Tabela I. Características da vegetação e da paisagem relativas aos 20 fragmentos estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM).

Fragmento	Área*	DFP (m)*	DMI (m)*	ALT (m)	DAP (cm)	D _{tot} (ind/ha)*	D _{alt} (ind/ha)*	DoA (m ² /ha)*	D _m (ind/ha)*	D _{fic} (ind/ha)*	IVI ₁₈ *	R	H'
SAR	977.3			13.7±5,1	28.0±21,6	472.3	142	13.4	20.7	2.9	82.9	37	3.18
MAC	73.6	20	310±222	12.6±4,3	20.7±9,7	575.9	162	14.3	18.0	3.6	79.3	37	3.02
PIQ	38.3	876	897±29	12.6±4,4	28.4±20,4	423.2	158	21.8	6.2	2.1	120.4	38	3.15
INF	20.2	267	547±278	11.9±4,1	30.5±23,4	464.8	134	83.7	10.9	18.2	52.3	39	3.39
BON	16.9	487	481±41	12.9±5,0	36.6±30,2	328.3	50	81.2	9.9	14.9	42.5	34	3.20
GR2	15.7	130	705±517	10.8±4,3	27.9±18,3	475.2	91	9.2	4.0	4.0	42.4	37	3.29
TAP	14.0	57	73±19	14.0±4,9	27.7±25,0	795.0	132	20.2	19.9	6.6	50.5	29	2.78
GR1	12.1	130	698±541	11.2±4,3	34.1±29,5	434.5	101	10.8	5.3	15.9	62.2	36	3.01
LIT	10.1	74	537±458	10.1±3,0	25.8±16,0	588.1	90	4.2	11.3	11.3	46.5	27	2.92
REG	5.7	20	73±79	12.5±4,3	26.6±18,8	672.0	136	27.1	45.2	0.0	77.5	33	3.23
RE1	4.2	90	134±32	12.1±3,5	28.7±16,9	531.1	133	19.7	13.3	0.0	81.5	24	2.79
POG	3.9	335	484±211	10.5±3,8	31.9±20,3	770.3	274	37.1	7.4	29.6	103	27	2.98
MC2	2.4	267	531±305	10.0±3,0	23.3±10,6	589.1	107	76.7	33.5	0.0	52.6	34	3.30
SD1	0.5	47	147±102	11.7±3,2	24.4±19,0	946.7	103	29.7	74.0	10.3	73.0	17	2.43
SD2	1.1	47	147±48	10.1±2,7	26.2±16,7	660.2	423	37.6	92.8	0.0	60.3	23	2.60
SD (tot)*	1.8	52	87±61	10.7±3,0	25.6±17,5	741.1	556	65.5	161.1	11.6	57.7	30	2.88
RE2	1.3	53	88±71	12.0±3,8	29.7±16,5	703.5	284	29.5	40.6	11.5	121.8	30	3.00
SAP	1.2	110	334±317	10.7±3,7	28.8±25,0	598.5	251	41.8	16.0	5.3	128.5	37	3.13
BAP	1.1	129	241±168	12.4±4,7	29.6±24,5	613.9	93	30.9	20.0	0.0	60.1	27	2.84
MC1	0.9	366	410±38	10.9±3,1	24.4±15,7	749.3	179	11.6	31.2	0.0	60.7	30	3.17
ALA	0.8	519	948±613	9.0±1,8	29.7±21,1	433.6	94	5.1	57.8	0.0	48.2	17	2.36
Média	60	212	401	11.6	28.1	591.3	156.9	30.3	26.9	6.8	72.3	30.7	3.0
DP	217	223	283	1.3	3.6	152.8	88.6	24.2	24.3	8.1	27.1	6.7	0.3

DFP= distância para o fragmento mais próximo; DMI= distância média de isolamento; ALT= altura média; DAP= diâmetro à altura do peito (média); D_{tot} = densidade total de árvores; D_{ali} = densidade de árvores alimentares; DoA= dominância por área das árvores alimentares; D_{Fic} = densidade de *Ficus* spp.; IVI 18= índice valor de importância das 18 espécies alimentares que constituem 80% da dieta; R= riqueza de espécies; H' = índice de diversidade de Shannon; * valores calculados conjuntamente para os dois fragmentos.

CAPÍTULO 3

Dieta, Padrão de Atividades e Uso do Espaço por *Alouatta guariba clamitans* em Uma Paisagem Fragmentada: O Que Muda Com o Tamanho do Fragmento?

Vanessa Barbisan Fortes e Júlio César Bicca-Marques

Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Correspondência: Vanessa Barbisan Fortes; Universidade Comunitária Regional de Chapecó, Rua Senador Atílio Fontana, 591 E, Chapecó, 89.809-000, Santa Catarina, Brazil; e-mail: vanessa@unochapeco.edu.br

março de 2008

Resumo

A fragmentação do hábitat representa apenas a primeira etapa de uma série de alterações causadas pelo homem nas paisagens naturais. Seus efeitos em cascata podem afetar os padrões comportamentais dos primatas que vivem nos fragmentos. Esse estudo teve como objetivo analisar a influência do tamanho do fragmento sobre o padrão diário de atividades, a dieta e o uso do espaço de três grupos de bugios vivendo em fragmentos com 1,8 (P), 20 (M) e 977 (G) ha. Foi realizado no período de janeiro a dezembro de 2005, no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), no município de Santa Maria, RS, Brasil. A riqueza da dieta foi semelhante entre os grupos, (cerca de 50 espécies), rejeitando-se a predição de que o tamanho do fragmento afetaria o número de espécies utilizadas como alimento. Os itens não-arbóreos constituíram parte importante da dieta dos três grupos, porém com maior importância para o grupo P (40%). Os três grupos foram fortemente folívoros (59 a 78% do consumo anual). A proporção de consumo de folhas e flores não diferiu entre os grupos, porém houve diferença na proporção de consumo de frutos, que foram mais importantes na dieta do grupo M (35% do consumo anual). Conforme esperado, o percentual de consumo dos diferentes itens não foi afetado pelo tamanho do fragmento, assim como a riqueza de espécies utilizadas como fontes de folhas, flores e frutos. Os percentuais de repouso e viagem foram semelhantes entre os grupos, mas houve diferença nos percentuais de alimentação e movimentação. Contudo, o padrão de atividades não varia segundo o gradiente de tamanho do fragmento. Os percursos diários foram semelhantes entre os grupos (conforme o esperado), assim como o tamanho de suas áreas domiciliares (contrariando as predições). De modo geral, os resultados mostraram que o tamanho do fragmento teve pouca influência sobre os padrões de dieta, atividades e uso do espaço dos bugios no CISM, apontando para possíveis influências da estrutura e composição da comunidade

vegetal e da fenologia, que determinam a disponibilidade de alimento em cada fragmento.

Palavras-chave: bugio-ruivo, comportamento, ecologia, fragmentação, conservação

Introdução

No mundo todo, as florestas vêm sendo derrubadas e fragmentadas a um ritmo alarmante. Essa fragmentação representa apenas a primeira etapa de uma ampla modificação causada pelo homem nas paisagens naturais (Tabarelli *et al.*, 2004; Tabarelli e Gascon, 2005), pois promove alterações em cascata que incluem os efeitos de borda (Kapos *et al.*, 1997; Viana *et al.*, 1997), a intensificação da pressão de caça e de extração de produtos florestais (pela facilitação do acesso ao interior dos fragmentos) (Chiarello, 2000; Cullen Jr. *et al.*, 2000; Michalski e Peres, 2005), culminando com a perda de biodiversidade. As modificações no meio biótico e abiótico causadas pela fragmentação podem ter conseqüências em curto prazo sobre as espécies animais, promovendo alterações em seus padrões comportamentais.

Entre os primatas, o gênero *Alouatta* é um dos mais tolerantes às mudanças provocadas pela fragmentação, às quais parece estar pré-adaptado (Jones, 1995; Bicca-Marques, 2003). O elevado grau de folivoria e a capacidade de ocupar áreas domiciliares relativamente pequenas permite aos bugios sobreviverem em fragmentos florestais de tamanho reduzido (Neves e Rylands, 1991; Bicca-Marques, 1993; Estrada e Coates-Estrada, 1996; Juan *et al.*, 2000; Pozo-Montuy e Serio-Silva, 2007), onde podem alcançar altas densidades populacionais (Marsh *et al.*, 2003; Van Belle e Estrada, 2006). Contribuem para sua sobrevivência em habitats degradados e fragmentados a ampla flexibilidade na seleção das espécies alimentares (Kowalewski e

Zunino, 1999; Silver e Marsh, 2003; Rivera e Calmé, 2006), a capacidade de incluir regularmente espécies exóticas na dieta (Bicca-Marques e Calegari-Marques, 1994; Fuentes *et al.*, 2003; Miranda e Passos, 2004) e de subsistir com elevado percentual de consumo de lianas (Chiarello, 1994; Galetti *et al.*, 1994; Estrada *et al.*, 1999; Rodriguez-Luna *et al.*, 2003). Recentemente, o estudo de populações de bugios vivendo em agroflorestas (McCann *et al.*, 2003; Estrada *et al.*, 2006; Muñoz *et al.*, 2006; Williams-Guillén *et al.*, 2006) evidencia ainda mais sua flexibilidade ecológica e capacidade de adaptação. Apesar disso, seria esperado que alguns aspectos de seu comportamento e ecologia alimentar fossem modificados em habitats fragmentados, visto que o tamanho, a forma, o grau de isolamento, o tipo e a intensidade de perturbação a que os fragmentos estão sujeitos podem afetar a quantidade e a qualidade dos recursos disponíveis (Marsh, 2003; Arroyo-Rodríguez e Mandujano, 2006).

Alterações dessa natureza vêm sendo documentadas nos últimos anos em populações de diferentes espécies que habitam fragmentos florestais. Os itens alimentares passam a ser consumidos em proporções diferentes daquelas observadas em habitats íntegros, destacando-se a redução do consumo de frutos (*Macaca silenus*: Menon e Poirier, 1986; Umapathy e Kumar, 2000; *Cercopithecus cephus* e *C. nictitans*: Tutin, 1999) e o aumento da participação de frutos imaturos (*M. silenus*: Umapathy e Kumar, 2000) e lianas (*Colobus vellerosus*: Wong *et al.*, 2006) na dieta. A composição específica da dieta também é afetada (*Colobus vellerosus*: Wong *et al.*, 2006; *C. satanus*: Onderdonk e Chapman, 2000), embora não haja um padrão único de resposta. O número de espécies vegetais consumidas em fragmentos pode ser maior (*Colobus vellerosus*: Wong e Sicotte, 2007) ou menor (*Macaca silenus*: Umapathy e Kumar, 2000) do que em florestas contínuas. Entre as alterações no padrão de atividades destacam-se a redução do tempo gasto em movimentação e o aumento do repouso

(*Colobus vellerosus*: Wong e Sicotte, 2007) e o aumento da proporção de atividades desenvolvidas no chão (*Macaca silenus*: Singh *et al.*, 2001). Como adaptações para enfrentar as restrições de área e a escassez alimentar tem-se a redução dos percursos diários (*Macaca silenus*: Umapathy e Kumar, 2000) e da coesão dos grupos (*Propithecus diadema*: Irwin, 2007) e mudanças na estratégia de forrageio, pela adoção de uma organização social atípica de fusão-fissão (*Cercopithecus cephus*: Tutin, 1999).

Respostas semelhantes são conhecidas em grupos de *Alouatta* spp. que vivem em paisagens fragmentadas ou em ilhas (Neves e Rylands, 1991; Estrada *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000; González-Picazo *et al.*, 2001; Asensio *et al.*, 2007). Por outro lado, embora a vida em um ambiente fragmentado possa ser impositiva de uma dieta menos nutritiva ou mal equilibrada, um estudo com o bugio-ruivo em fragmentos de Mata Atlântica com tamanho entre 40 e 380 ha não evidenciou nenhuma correlação entre o estado nutricional dos animais e o tamanho do fragmento (Vieira *et al.*, 2003).

Em uma análise interespecífica, Bicca-Marques (2003) avaliou os efeitos do tamanho do fragmento sobre aspectos da ecologia e comportamento de *Alouatta* spp., encontrando relação significativa direta com as dimensões da área domiciliar, o número de espécies vegetais incluídas na dieta e a diversidade de frutos consumidos. Por outro lado, verificou que os percursos diários, o percentual de utilização de folhas, frutos e flores, o número médio de espécies vegetais exploradas por dia, o número de espécies que constituem 80% da dieta e o orçamento diário de atividades não são afetados pelo tamanho do fragmento. Cristóbal-Azkarate e Arroyo-Rodríguez (2007) conduziram uma análise semelhante exclusivamente com *Alouatta palliata* vivendo na região de Los Tuxtlas, México. Alguns dos resultados obtidos corroboram Bicca-Marques (2003), enquanto o percurso diário médio contraria Bicca-Marques (2003). Uma variável não analisada por Bicca-Marques(2003), o percentual de consumo de itens não-arbóreos,

também foi positivamente relacionado à área do fragmento. Também corroborando Bicca-Marques (2003), o padrão de atividades não foi afetado pela área do fragmento.

Contudo, é possível que as diferentes espécies de bugios respondam de forma distinta à fragmentação do hábitat (Bicca-Marques, 2003) e o bugio-ruivo é uma espécie pouco estudada sob esse enfoque. Estrada *et al.* (1999) e Bicca-Marques (2003) salientam a necessidade de estudos que analisem o comportamento de uma mesma espécie sob graus variados de fragmentação, preferencialmente em uma mesma microrregião, minimizando as influências de variações na composição florística dos hábitats. Assim, esse estudo teve como objetivo descrever a dieta, o padrão de atividades e o uso do espaço de três grupos de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) habitando fragmentos florestais com diferentes tamanhos, ao longo de um ano. Ele avalia a relação entre o tamanho do fragmento e a disponibilidade de alimento e testa as seguintes predições, com base em Bicca-Marques (2003) e Cristóbal-Azkarate e Arroyo-Rodríguez (2007): (1) a riqueza da dieta mostra relação positiva com a área do fragmento; (2) o número de espécies vegetais exploradas por dia não mostra relação com o tamanho do fragmento; (3) a participação dos diferentes itens (folhas, flores e frutos) na dieta não mostra relação com tamanho do fragmento; (4) o consumo de itens não-arbóreos mostra relação inversa com o tamanho do fragmento; (5) a riqueza de espécies que fornecem folhas mostra relação inversa com o tamanho do fragmento e o padrão contrário é esperado para a riqueza de espécies usadas como fontes de frutos; (6) o tempo dedicado às diferentes atividades (repouso, alimentação, movimentação e viagem) não é afetado pelo tamanho do fragmento; (7) os percursos diários não são afetados pelo tamanho do fragmento; e (8) o tamanho da área domiciliar mostra relação direta com o tamanho do fragmento.

Métodos

Esse estudo foi realizado no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) (29°43'-29°44'S; 53°42'-53°44'O), uma área com 5.876 ha pertencente ao Ministério da Defesa, localizada em Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Localiza-se em uma zona de contato entre as formações vegetais de Savana Gramíneo-Lenhosa (com florestas de galeria) e Floresta Estacional Decidual, sendo classificada como Área de Tensão Ecológica (Teixeira *et al.*, 1986). Dessa forma, os fragmentos florestais fazem parte da paisagem original da área de estudo e são entremeados por uma matriz de campos nativos. O tamanho dos fragmentos do CISM varia de <1 a cerca de 977 ha. A maioria possui menos de 30 ha de área.

A riqueza florística em um destes fragmentos foi estudada por Farias *et al.* (1994), que identificaram 51 espécies vegetais distribuídas em 45 gêneros e 26 famílias. Foram encontrados até 400 indivíduos arbóreos (com DAP igual ou superior a 15 cm) por hectare, dos quais cerca de 46% pertenciam a apenas cinco espécies: *Cupania vernalis* (camboatá-vermelho, Sapindaceae), *Trichilia clausenii* (catiguá, Meliaceae), *Myrcianthes pungens* (guabiju, Myrtaceae), *Nectandra megapotamica* (canela-fedorenta, Lauraceae) e *Matayba eleagnoides* (camboatá-branco, Sapindaceae). Segundo Teixeira *et al.* (1986), a região foi muito alterada pela ação antrópica no passado, através da contínua extração de madeira e lenha. Atualmente, as principais atividades humanas no CISM são as manobras militares e a criação extensiva de gado. Essa última é potencialmente prejudicial à regeneração natural da floresta (Marsh, 2003).

Três grupos de bugios foram estudados pelo período de doze meses (janeiro a dezembro de 2005) em fragmentos de diferentes tamanhos (1,8, 20 e 977 ha). No fragmento maior, o grupo (G) era composto por cinco indivíduos adultos (dois machos e

três fêmeas) no início do estudo. No fragmento de tamanho intermediário, o grupo (M) continha seis indivíduos, sendo três adultos (um macho e duas fêmeas), dois juvenis (um macho e uma fêmea) e um infante (macho). No fragmento menor, o grupo (P) era composto por sete indivíduos, dos quais cinco adultos (um macho e quatro fêmeas), um juvenil (macho) e um infante (macho). Esse grupo foi localizado inicialmente em um fragmento com apenas 0,5 ha, mas também utilizou outros dois fragmentos próximos, com 1,1 e 0,2 ha. Cada grupo foi acompanhado durante 3 a 5 dias completos por mês para registro dos dados comportamentais. O tempo total de acompanhamento foi de 54 dias (577 horas) para o grupo G, 58 dias (623 horas) para o grupo M e 59 dias (654 horas) para o grupo P. As diferenças no número de dias de observação dos três grupos devem-se às condições climáticas, as quais algumas vezes impossibilitaram a conclusão das observações diárias.

O método utilizado foi a amostragem de varredura instantânea (Altmann, 1974, Martin e Bateson, 1993), com unidades amostrais de 5 minutos e intervalos de 10 minutos. Os comportamentos foram categorizados em repouso, movimentação, viagem (deslocamento em grupo entre árvores), alimentação, catação, brincadeira, briga, vocalização, dessedentação, cópula e defecação. Para fins de análise no presente trabalho consideram-se apenas as quatro primeiras categorias, cuja contribuição mensal para o padrão de atividades de cada grupo é igual ou superior a 92%. As demais categorias são agrupadas em “outros comportamentos”. O padrão diário de atividades foi calculado pelo método das proporções (Martin e Bateson, 1993).

Nos eventos de alimentação registrou-se a espécie vegetal, a estrutura consumida e, sempre que possível, seu estado de desenvolvimento (folhas novas ou maduras, botões florais ou flores abertas, frutos imaturos ou maduros).

Os percursos diários foram medidos registrando-se a posição do grupo com auxílio de GPS (Garmin® III Plus) a cada unidade amostral de varredura ou a, aproximadamente, cada 50 m no caso de viagem (inclusive nos intervalos entre unidades amostrais). As medidas dos percursos diários e o mapeamento das áreas domiciliares dos grupos foram feitos no *software* TrackMaker Pro 3.8. A delimitação das áreas domiciliares seguiu o método do mínimo polígono convexo (MPC) (NRC, 1981) nos fragmentos médio e grande. No fragmento pequeno o método foi adaptado, calculando-se separadamente a área domiciliar usada em cada fragmento, sem considerar as áreas correspondentes à matriz.

A disponibilidade de alimento para cada grupo foi avaliada através de inventário fitossociológico e levantamento fenológico mensal. Através do método de quadrantes (Cottam e Curtis, 1956; Martins, 1993) amostrou-se a comunidade vegetal até a estabilização (estimada visualmente) da curva de suficiência amostral. Foram identificados e medidos 160 indivíduos arbóreos ($DAP \geq 10$ cm) no fragmento grande, 128 no médio e 188 em dois dos três fragmentos pequenos (avaliados conjuntamente). Os indicadores fitossociológicos utilizados para expressar a disponibilidade alimentar foram riqueza e diversidade florísticas, abundância, densidade e área basal das espécies alimentares (Chapman *et al.*, 1992). Foram consideradas espécies alimentares todas aquelas consumidas pelos bugios nesse estudo e em Fortes (1999). A abundância das espécies alimentares foi estimada multiplicando-se a densidade média pela área domiciliar de cada grupo. Em cada fragmento, cinco indivíduos de cada uma das espécies registradas tiveram sua fenologia acompanhada mensalmente (segundo Marchiori, 1995), imediatamente antes do início da amostragem comportamental. A disponibilidade de folhas (novas e total), flores e frutos em cada indivíduo recebeu um escore (0 a 4) para cálculo do percentual de intensidade de Fournier (Bencke e

Morellato, 2002). A disponibilidade total desses itens em cada fragmento foi representada pela intensidade média de cada fenofase.

A composição da dieta (riqueza de espécies, índice de diversidade de Shannon e percentual dos diferentes itens alimentares), o número de espécies vegetais utilizadas por dia e por mês, o padrão de atividades e os percursos diários dos grupos, e os percentuais de intensidade das diferentes fenofases foram comparados estatisticamente entre os fragmentos através dos testes não-paramétricos de Kruskal-Wallis (Student-Newman-Keuls como teste *post-hoc*) e Wilcoxon para dados pareados (todos bilaterais). O índice de diversidade de Shannon (florístico e da dieta dos bugios) foi comparado através do teste t de Hutcheson (Zar, 1996). O teste das predições apresentadas baseou-se na existência de diferenças entre os grupos bem como de uma tendência de variação que acompanhasse a ordem de tamanho dos fragmentos. O índice de Horn (Krebs, 1999) foi utilizado para o cálculo da similaridade da dieta dos grupos, bem como da composição florística dos fragmentos. As relações entre a dieta, o padrão de atividades e os percursos diários foram analisadas através do coeficiente de correlação de Spearman, e entre a dieta e a disponibilidade alimentar (fitossociologia e fenologia) por análise de regressão linear. Todos os testes foram feitos nos *softwares* Statistica 7.0 (StatSoft Inc., 2004) e Bioestat 5.0 (Ayres *et al.*, 2005).

Resultados

A amostragem fitossociológica registrou a presença de 37 espécies vegetais no fragmento grande, 39 no médio e 30 no pequeno (Tabela I). A diversidade florística diferiu entre os fragmentos habitados pelos grupos M e P ($t=3,95$; g.l.=67; $p=0,05$) e ficou próxima da significância entre os fragmentos de G e P ($t=1,93$; g.l.=100; $p=0,05$). Os fragmentos habitados pelos grupos G e M não diferiram em sua diversidade

florística ($t=-1,75$; $g.l.=78$; $p=0,05$). A maior densidade de fontes alimentares ($64,1\pm 78,7$ ind./ha) foi registrada no fragmento pequeno, mas a área basal média das espécies alimentares foi similar entre os três fragmentos. A abundância total de espécies alimentares também foi maior no fragmento pequeno (115 espécies) em comparação com o médio (63 espécies) e o grande (66 espécies). A intensidade (%) de produção de folhas totais (Teste de Kruskal-Wallis. $H=1,2$; $g.l.=2$; n.s.; $N=36$), brotos+folhas novas ($H=1,3$; $g.l.=2$; n.s.; $N=36$), frutos ($H=1,1$; $g.l.=2$; n.s.; $N=36$) e flores ($H=2,0$; $g.l.=2$; n.s.; $N=36$) não diferiu entre as áreas.

Tabela I. Comparação entre as principais características fitossociológicas dos fragmentos e da dieta dos três grupos de *Alouatta guariba clamitans* estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

Variáveis	Grupo G	Grupo M	Grupo P
FITOSSOCIOLOGICAS			
Riqueza (número de espécies arbóreas)	37	39	30
Diversidade (H')	3.2	3.4	2.9
Similaridade (Ro)			
G		0.54	0.61
M			0.47
Densidade média de espécies alimentares (ind./ha)	13,4±14,2	12,6±11,4	64,1±78,7
Área basal média de espécies alimentares (m ² /ha)	0,08±0,08	0,09±0,14	0,08±0,07
DIETA			
Riqueza (número de espécies)	48	52	48
Diversidade (H')	2.9	2.8	3.1
Similaridade (Ro)			
G		0.44	0.60
M			0.55
Similaridade com a composição florística (Ro)	0,50	0,43	0,54
Similaridade com Fortes (1999)	0,64	0,39	0,66
N espécies que constituem 50% da dieta	5	3	6
N espécies que constituem 80% da dieta	15	15	17
Participação das lianas (% das espécies)	29.2	25	26.9
Participação das lianas (% de consumo)	24.8	21.6	39.6
Fontes de folhas (número de espécies)	42	42	44
Fontes de flores (número de espécies)	14	23	19
Fontes de frutos (número de espécies)	14	5	8

A dieta dos bugios no CISM foi composta por 76 espécies, pertencentes a 33 famílias botânicas. Os grupos G e M consumiram itens provenientes de 48 espécies (29 e 24 famílias, respectivamente), enquanto a dieta do grupo P foi composta por 52 espécies (27 famílias). A riqueza da dieta dos três grupos, portanto, foi semelhante, permitindo rejeitar a predição de que o tamanho do fragmento afetaria o número de espécies utilizadas como fonte de alimento. Por outro lado, contrariando as predições, o número de espécies utilizadas por dia diferiu entre os fragmentos (Kruskal-Wallis; $H=28,3$; g.l.=2; $p<0,0001$). O grupo P ($11,4 \pm 2,4$ espécies/dia) diferiu significativamente dos grupos G ($9,1 \pm 2,3$ espécies/dia; Student-Newman-Keuls: Dif= 43,3; $p<0,0001$) e M ($9,5 \pm 2,5$ espécies/dia; Student-Newman-Keuls: Dif= 37,3; $p<0,0001$) (Figura 1).

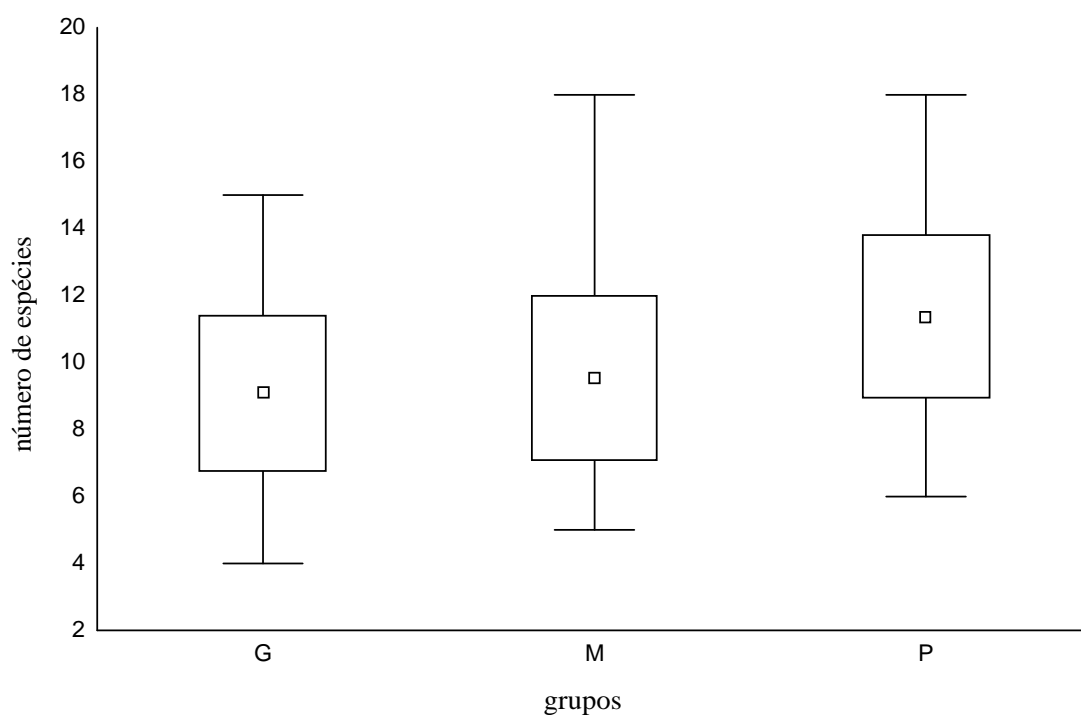


Figura 1. Número de espécies vegetais utilizadas por dia pelos três grupos de bugios estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).

A composição da dieta foi mais semelhante entre os grupos G e M (Índice de Horn; $R_o=0,61$), cujos fragmentos também apresentaram a maior similaridade florística ($R_o=0,60$) (Tabela I). Em consonância com esses resultados, a diversidade da dieta não diferiu entre os grupos G e M ($t=1,67$; g.l.=99; $p=0,05$) e G e P ($t=-1,67$; g.l.=101; $p=0,05$), coincidindo, portanto, com os resultados da diversidade florística. O número de espécies exclusivas (não consumidas pelos outros grupos) foi oito para os grupos G e M, e 12 para o grupo P. Por outro lado, 25 espécies (33%) foram usadas pelos três grupos. Se considerarmos apenas as 10 espécies mais importantes na dieta de cada grupo (Tabela II), entretanto, apenas duas foram comuns a todos (a liana *Dasyphyllum brasiliensis* e o coqueiro *Syagrus romanzoffiana*). Em comparação com a dieta de um grupo estudado anteriormente no CISM (Fortes, 1999), obteve-se maior semelhança para os grupos P ($R_o= 0,66$) e G ($R_o=0,64$), e menor para o grupo M ($R_o=0,39$). A proporção de consumo foi relacionada à área basal média das espécies alimentares nos grupos M ($r=0,83$; $p<0,001$; $N=39$) e P ($r=0,72$; $p<0,001$; $N=30$), mas não no G ($r=0,02$; n.s.; $N=37$). Não houve relação entre a proporção de consumo e a densidade das espécies vegetais (G: $r=0,17$; $N=34$. M: $r=0,08$; $N=52$. P: $r=0,10$; $N=44$. todos n.s.).

As famílias mais importantes (em número de espécies) na dieta do grupo G foram Leguminosae e Sapindaceae. Leguminosae aparece também entre as principais famílias na dieta do grupo M, para o qual Myrtaceae foi a mais importante. Bignoniaceae, que compreende o maior percentual de espécies na dieta do grupo P, também foi importante para os demais (Tabela III).

As lianas constituíram parte importante da dieta dos três grupos (Tabela I), com diferentes percentuais de consumo. Apesar disso, não é possível aceitar a predição de que a importância das lianas na dieta dos bugios aumenta em fragmentos pequenos, visto que o menor consumo ocorreu no fragmento médio, e que os percentuais foram

semelhantes entre os grupos P e G. O número de espécies que constituem 50% e 80% da dieta foram similares entre os grupos, dando suporte à predição de que tais variáveis independem do tamanho do fragmento.

Tabela II. Espécies que somam 80% da dieta dos três grupos de *Alouatta guariba clamitans* estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (valores mais altos em negrito e sublinhados).

Espécie (Família)	Grupo G		Grupo M		Grupo P	
	CONS (%)	ITEM	CONS (%)	ITEM	CONS (%)	ITEM
<i>Eugenia involucrata</i> (Myrtaceae)	<u>19.1</u>	BR, FO, FR	2.3	BR, FO, FR	2.7	BR, FO
<i>Dasyphyllum brasiliensis</i> (Compositae)	<u>12.1</u>	FO	<u>13.5</u>	FO	<u>19.1</u>	BR, FO
<i>Luehea divaricata</i> (Tiliaceae)	<u>7.9</u>	BR, FO, FL			<u>8.0</u>	BR, FO, FL
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Leguminosae)	6.8	BR, FO			2.1	BR, FO
<i>Lundia nitidula</i> (Bignoniaceae)	5.6	FO, FL	1.9	FO	4.4	BR, FO
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Leguminosae)	4.3	BR, FO, FR			1.6	BR, FO, FR
<i>Allophylus edulis</i> (Sapindaceae)	4.0	BR, FO, FR			4.0	BR, FO, FL
<i>Vitex megapotamica</i> (Verbenaceae)	3.9	FO, FR, FL	1.4	FO, FR	1.7	BR, FO, FR
<i>Seguiera guaranitica</i> (Phytolaccaceae)	3.2	FO				
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Palmae)	2.8	FR	1.9	FR	3.2	FR, FL
<i>Banara tomentosa</i> (Flacourtiaceae)	2.5	BR, FO				
<i>Myrsine umbellata</i> (Myrsinaceae)	2.3	FO				
<i>Myrcianthes pungens</i> (Myrtaceae)	2.2	FO, FR, FL				
<i>Phytolacca dioica</i> (Phytolaccaceae)	2.0	FR				
liana não identificada	1.5	FO				
<i>Ficus luschnatiana</i> (Moraceae)			<u>25.8</u>	BR, FO, FR	<u>7.8</u>	FO, FR
<i>Ficus organensis</i> (Moraceae)			<u>11.5</u>	FO, FR		
<i>Chrisophyllum gonocarpum</i> (Sapotaceae)			5.6	FO, FR		
<i>Nectandra lanceolata</i> (Lauraceae)			3.7	FO, FR		
<i>Sorocea bomplandii</i> (Moraceae)			3.6	FO, FR		
<i>Acacia tucumanensis</i> (Leguminosae)			2.5	FO	2.4	BR, FO
<i>Celtis iguanaea</i> (Ulmaceae)			2.3	BR, FO, FR		
<i>Myrsine ferruginea</i> (Myrsinaceae)			1.7	FO, FR		
<i>Sideroxyllum obtusifolium</i> (Sapotaceae)			1.5	BR, FO, FR		
<i>Erithroxylum argentinum</i> (Erythroxylaceae)			1.2	BR, FO		
<i>Forsteronia leptocarpa</i> (Apocynaceae)					7.0	BR, FO
<i>Lonchocarpus nitidus</i> (Leguminosae)					5.8	BR, FO
<i>Lithraea brasiliensis</i> (Anacardiaceae)					3.2	FO, FR
<i>Myrocarpus frondosus</i> (Leguminosae)					3.2	BR, FO, FL
<i>Eugenia uniflora</i> (Myrtaceae)					3.0	FO, FR
<i>Maba inconstans</i> (Celastraceae)					2.0	FO, FR

BR= brotos, FO= folhas, FR= frutos, FL= flores.

Tabela III. Percentual de espécies das principais famílias botânicas incluídas na dieta dos três grupos de *Alouatta guariba clamitans* estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

Família	Grupo G	Grupo M	Grupo P
Leguminosae	10,4	10,6	9,6
Sapindaceae	10,4		3,8
Myrtaceae	8,3	12,8	11,5
Bignoniaceae	8,3	8,5	5,8
Sapotaceae	4,2	6,4	5,8
Moraceae	4,2	6,4	3,8
Flacourtiaceae	4,2	4,3	3,8
Phytolaccaceae	4,2	4,3	
Meliaceae	4,2		
Rutaceae		6,4	15,8
Lauraceae		4,3	5,8
Compositae		4,3	1,9
Boraginaceae		4,3	
Anacardiaceae			3,8
Euphorbiaceae			3,8

Os três grupos foram fortemente folívoros (Tabela IV). A proporção de folhas na dieta compreendeu 78% dos registros alimentares do grupo G, 59% do M e 67% do P. A proporção mensal de consumo variou entre 29% (março, grupo M) e 100% (setembro, grupo G). O contraste entre os três grupos não mostrou diferença ($H=4,2$; $g.l.=2$, n.s.) no consumo desse item, porém o padrão temporal diferiu significativamente entre o grupo mais folívoro (G) e o menos (M) (Wilcoxon; $Z=2,6$; $p<0,01$; $N=12$). O primeiro teve o maior consumo de folhas em nove dos 12 meses de observação. Os frutos foram mais importantes na dieta do grupo M (35%) do que no G (9%) ou no P (18%), sendo o único item cujo consumo mensal diferiu entre os grupos ($H=10,0$; $g.l.=2$; $p<0,01$). A significância pode ser atribuída exclusivamente à diferença entre os grupos G e M (Student-Newman-Keuls: $Dif=13,6$; $p<0,005$). Esse resultado permite aceitar a predição de que o percentual de consumo dos diferentes itens alimentares não é influenciado pelo tamanho do fragmento, visto que o grupo que consumiu mais frutos (M) habita o fragmento médio. O percentual de consumo de folhas esteve associado ao

percentual de intensidade dessa fenofase apenas no grupo M ($r=0,67$; $P<0,05$; $n=12$). Entretanto, nos grupos G ($r=0,55$; $p=0,06$; $N=12$) e P ($r=0,48$; $p=0,07$; $N=12$) essa relação ficou próxima da significância. O percentual de consumo de frutos não foi relacionado ao percentual de intensidade desse item em nenhum dos grupos (P: $r=0,12$; M: $r=0,09$; G: $r=0,44$; todos n.s. e $N=12$).

Tabela IV. Participação dos diferentes itens alimentares na dieta dos três grupos de *Alouatta guariba clamitans* estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005 (valores mais altos em negrito e mais baixos em itálico e sublinhados).

	BR + FON			FOM			FOT			FR			FL		
	G	M	P	G	M	P	G	M	P	G	M	P	G	M	P
JAN	40,5	40,5	44,6	<u>1,2</u>	9,5	3,1	50,9	53,4	52,9	49,1	45,3	34,4	0,0	0,0	10,2
FEV	47,7	27,9	57,4	11,4	2,1	10,2	81,8	41,4	85,2	9,1	57,1	2,8	0,0	0,0	10,2
MAR	38,3	22,2	22,8	15,5	1,2	18,3	81,1	<u>28,7</u>	<u>50,3</u>	2,9	70,1	35,5	14,1	0,0	14,0
ABR	43,5	39,4	48,3	20,2	<u>1,0</u>	4,8	81,5	51,5	60,5	<u>1,2</u>	41,4	9,3	16,7	5,1	30,2
MAI	39,7	62,6	24,2	20,1	9,1	17,7	76,5	79,1	51,9	10,1	17,3	31,7	13,4	0,0	16,4
JUN	34,0	34,3	19,0	40,3	4,7	54,7	87,4	52,4	90,4	12,6	47,6	9,4	0,0	0,0	0,0
JUL	51,4	32,7	33,8	25,9	17,8	53,8	90,5	70,2	99,2	9,1	29,3	<u>0,5</u>	<u>0,5</u>	<u>0,5</u>	<u>0,3</u>
AGO	74,2	47,3	<u>10,7</u>	11,8	21,8	15,4	92,1	80,9	66,0	0,0	5,9	31,4	7,9	12,2	2,7
SET	84,0	69,0	68,2	8,5	17,9	6,6	100,0	93,0	94,0	0,0	<u>3,5</u>	4,7	0,0	3,5	1,3
OUT	80,9	89,9	56,4	8,1	2,1	<u>0,9</u>	92,6	94,5	81,1	7,4	4,2	18,6	0,0	0,0	0,0
NOV	72,3	51,2	64,0	0,0	0,4	1,7	76,5	51,6	70,9	1,8	47,7	23,9	21,1	0,0	4,2
DEZ	<u>30,3</u>	35,6	69,7	3,9	0,0	2,6	<u>42,1</u>	37,5	76,6	3,3	62,5	21,2	53,9	0,0	1,5
ANUAL	51,1	44,3	41,9	14,7	7,0	17,5	78,3	58,8	67,0	8,8	35,3	17,8	10,0	5,2	7,8

A= grupo do fragmento maior, B= grupo do fragmento médio, C= grupo do fragmento menor, BR= brotos, FON= folhas novas, FOM= folhas maduras, FOT= folhas totais, FR= frutos, FL= flores.

No grupo G, duas espécies (*Eugenia involucrata* e *Dasyphyllum brasiliensis*) dentre as três mais consumidas foram fontes de folhas, especialmente folhas novas, e a terceira (*Luehea divaricata*) forneceu principalmente flores. As fontes mais importantes de frutos para esse grupo (*Syagrus romanzoffiana*, *Myrcianthes pungens* e *Phytolacca*

dioica) obtiveram apenas a décima, décima terceira e décima quarta posição, respectivamente, no ranking de consumo. Situação oposta verificou-se no grupo M, onde duas espécies (*Ficus luschnatiana* e *F. organensis*) destacaram-se como fonte de frutos e uma (*Dasiphylum brasiliensis*) como fonte de folhas. No grupo P, a espécie mais consumida (*Dasiphylum brasiliensis*) foi importante fonte de folhas, seguida por duas espécies que forneceram principalmente flores (*Luehea divaricata*) e frutos (*Ficus luschnatiana*). O número de espécies que forneceram folhas, flores e frutos (Tabela I) não diferiu entre os grupos, contrariando a predição de que grupos em fragmentos pequenos consumiriam menor variedade de frutos.

O padrão de atividades também mostrou semelhança entre os grupos. O repouso foi a principal atividade dos três grupos estudados (G=55±4%, M=58±4, P=58±5%), variando mensalmente de 48,2% (junho, grupo G) a 67,6% (fevereiro, grupo P) (Figura 2). O tempo dedicado à viagem (G=11±2%, M=9±2%, P=9±2%) variou entre 6,0% (julho, grupo P) e 14,1% (janeiro, grupo G) (Figura 3). Os três grupos tiveram médias semelhantes para essas atividades e não diferiram estatisticamente no tempo dedicado por mês a cada uma delas (Repouso: H=3,1; Viagem: H=5,7; Ambos g.l.= 2, n.s., N=12). Os percursos diários dos três grupos (Figura 4) foram diretamente relacionados ao seu tempo dedicado à viagem (G: $r_s = 0,61$; M: $r_s = 0,64$; P: $r_s = 0,53$; todos N=12 e $p < 0,001$) e, em concordância com esse resultado, também não diferiram significativamente entre os grupos (médias mensais; H=1,9; N=12; g.l.= 2; n.s.), embora se observe que nos meses de agosto, setembro e outubro o tempo dedicado à viagem e os percursos diários do grupo M foram aparentemente inferiores aos dos outros grupos.

A alimentação ocupou em média 23±5% do tempo no grupo G, 19±3% no grupo M e 24±5% no P (Figura 5), enquanto que a movimentação compreendeu 6±2%, 8±1% e 5±1%, respectivamente (Figura 6). O tempo dedicado a essas atividades diferiu

entre os grupos (Kruskal-Wallis. Alimentação: $H=8,0$; $p<0,05$; Movimentação: $H=16,8$; $p<0,001$; ambos $g.l.= 2$ e $N=12$), pois o grupo M gastou menos tempo em alimentação (Student-Newman-Keuls. M x G: Dif= 9,8; $p<0,05$; M x P: Dif= 11,1; $p=0,001$. Figura 7) e mais tempo em movimentação (M x G: Dif= 12,3; $p<0,01$; M x P: Dif= 16,8; $p<0,0001$. Figura 8) que os outros. Os grupos diferem mesmo quando os percentuais de movimentação e viagem são tratados conjuntamente ($H=7,3$; $g.l.=2$; $p<0,05$; $N=12$). Assim, rejeita-se a predição de que o padrão de atividades não difere entre fragmentos de diferentes tamanhos. Contudo, estas diferenças não seguem um padrão relacionado ao tamanho dos fragmentos.

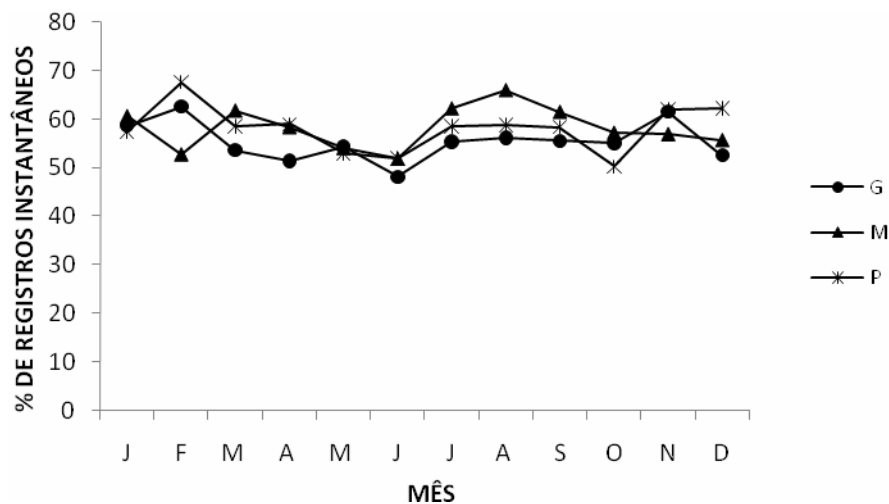


Figura 2. Variação mensal no tempo dedicados ao repouso nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

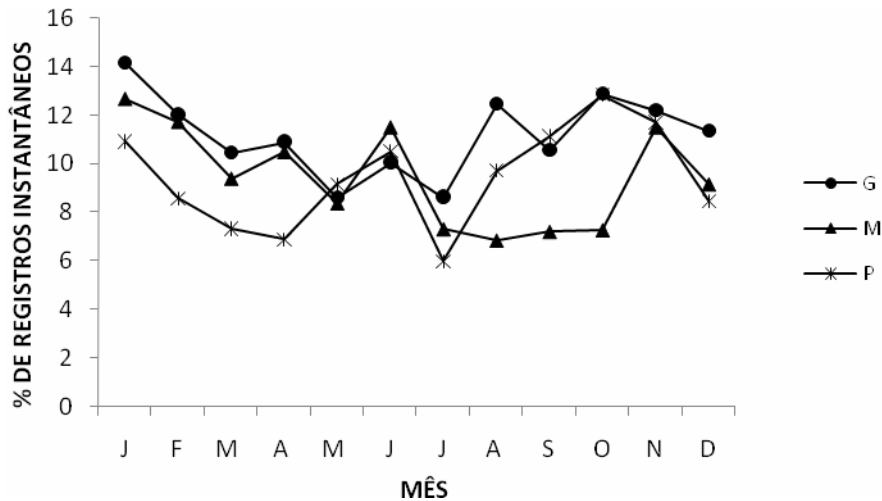


Figura 3. Variação mensal no tempo dedicados à viagem nos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

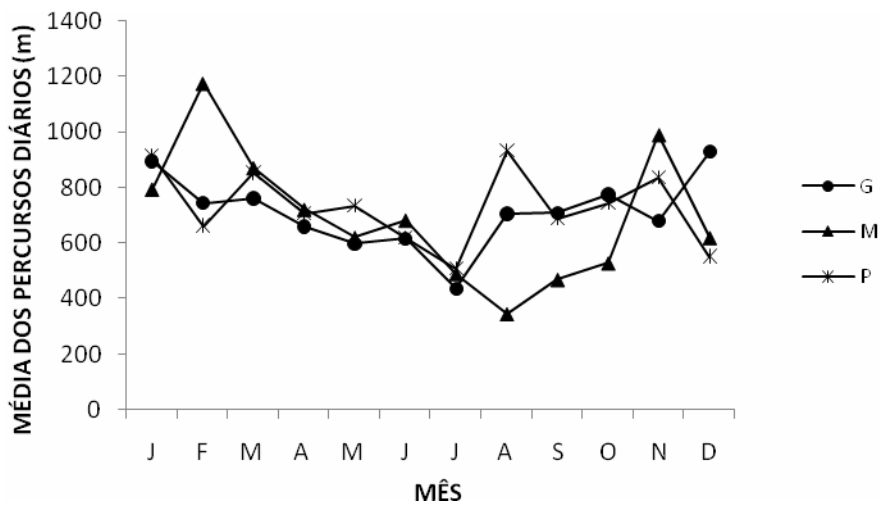


Figura 4. Percursos diários médios mensais dos três grupos de bugios (*Alouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

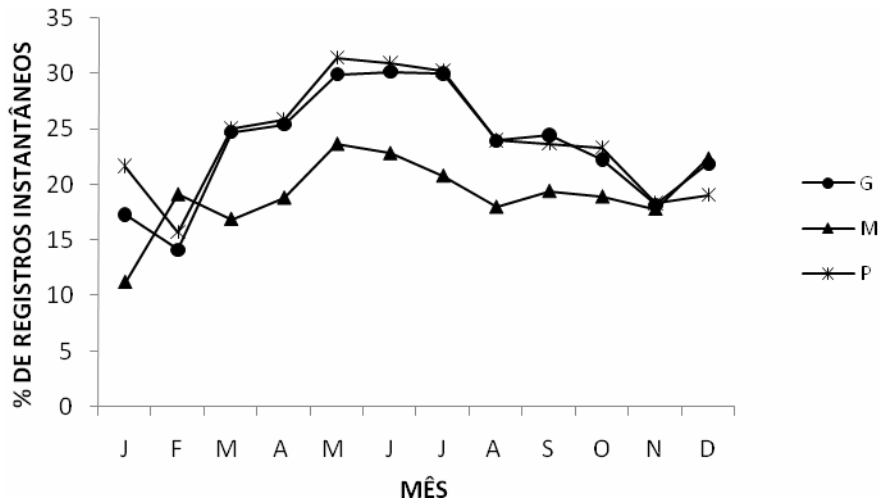


Figura 5. Variação mensal no tempo dedicados à alimentação nos três grupos de bugios (*Aouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

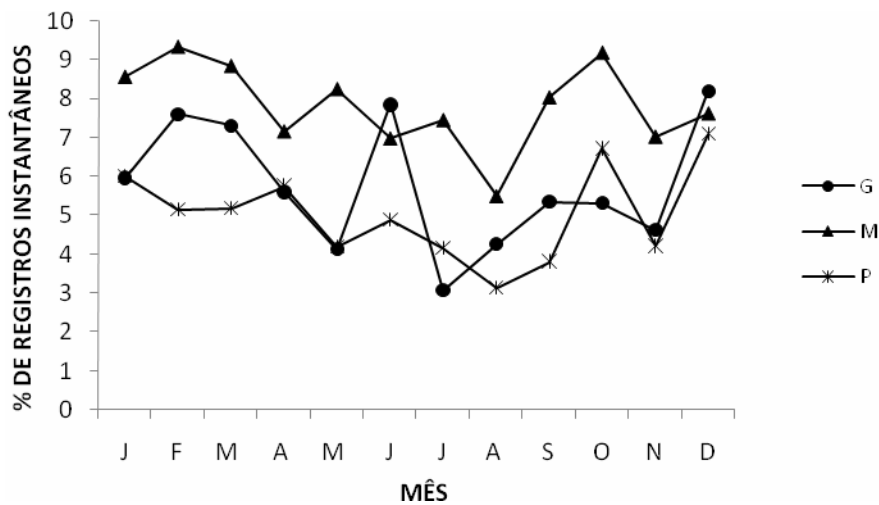


Figura 6. Variação mensal no tempo dedicados à movimentação nos três grupos de bugios (*Aouatta guariba clamitans*) estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

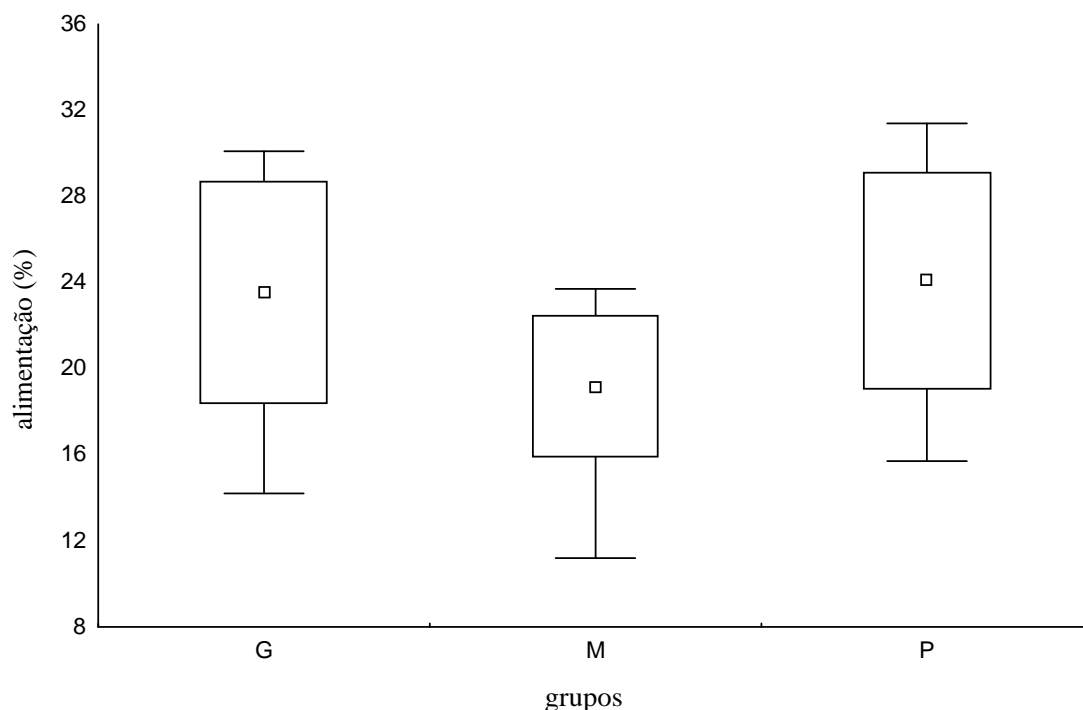


Figura 7. Percentual de tempo dedicado à alimentação pelos três grupos de bugios estudados no CISM (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).

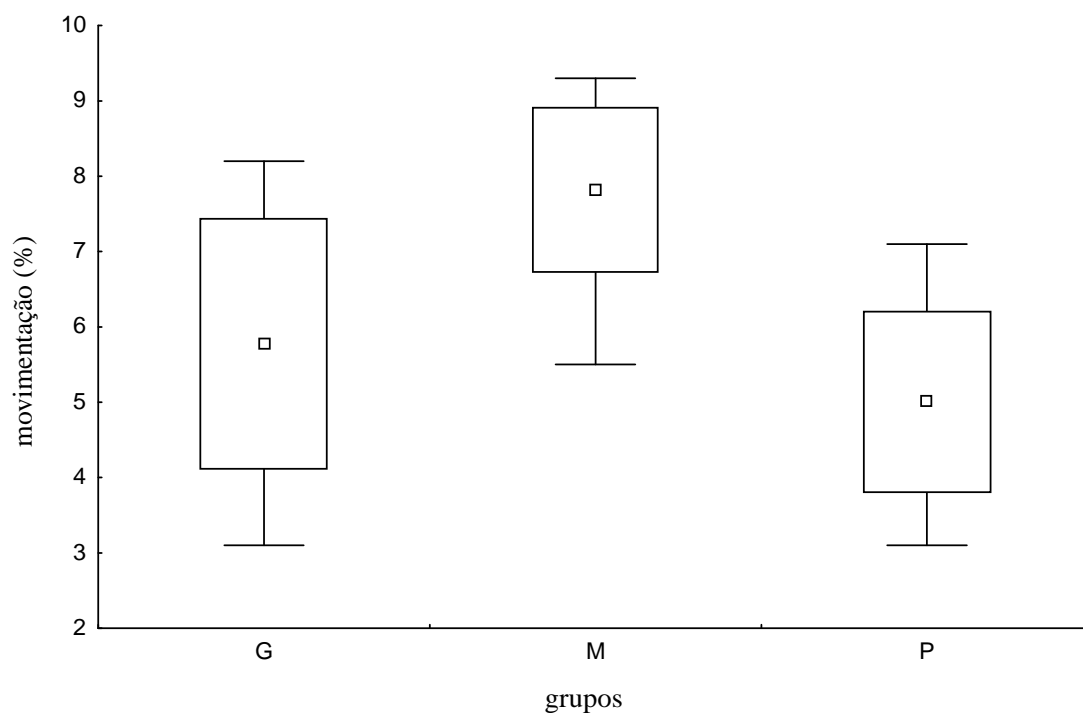


Figura 8. Percentual de tempo dedicado à movimentação pelos três grupos de bugios estudados no CISM (ponto= média, caixa= desvio-padrão, linha= valores extremos).

Apenas no grupo G o percentual de movimentação foi fortemente relacionado ao percentual de intensidade (fenologia) de frutos ($r=0,62$; $p<0,05$; $N=12$), indicando um

possível aumento na atividade de forrageio na busca por esse item. Entretanto, a disponibilidade desse item não influenciou os padrões de viagem ($r=0,18$; n.s.; $N=12$) ou os percursos diários ($r=0,24$; n.s.; $N=12$). Já no grupo P, os percursos diários foram positivamente relacionados à intensidade de folhas novas ($r=0,70$; $p<0,05$; $N=12$), embora essa variável pareça não ter influenciado os percursos diários ($r=0,16$; n.s.; $N=12$).

O grupo M apresentou o menor e o maior percurso diários (92 m em 16 de agosto e 1.463 m em 20 de fevereiro). Percursos acima de 1.000 m foram mais comuns no fragmento pequeno (grupo P), compreendendo 14% (oito dias), e mais raros no fragmento maior (grupo G), com 7% (quatro dias). Embora a média geral tenha sido menor para o grupo M (679 m), esse demonstrou também a maior variação ($DP=274$ m) (Tabela V). Conforme esperado, a extensão dos percursos diários não diferiu entre os fragmentos ($H=0,68$; g.l.=2; n.s.; $N=12$), visto que houve ampla variação nos percursos de cada grupo, inclusive dentro de um mesmo mês. Também em concordância com os percursos diários, a área domiciliar foi muito semelhante entre os grupos G (5,0 ha) e M (4,9 ha). O grupo do fragmento pequeno (P) usou toda a área florestal disponível nos três fragmentos utilizados ao longo do ano, de modo que os limites de sua área domiciliar coincidem quase exatamente com os limites da floresta. A área domiciliar desse grupo soma 1,8 ha. O tamanho da área domiciliar não diferiu entre os grupos G e M, contrariando a predição de que haveria uma relação direta entre essa variável e a área do fragmento.

Tabela V. Média e desvio padrão mensais dos percursos diários dos três grupos de *Alouatta guariba clamitans* estudados no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM), nos meses de janeiro a dezembro de 2005.

	PERCURSO DIÁRIO (m)		
	Grupo G	Grupo M	Grupo P
JAN	893 (± 118)	793 (± 109)	915 (± 168)
FEV	744 (± 99)	1175 (± 257)	663 (± 156)
MAR	761 (± 114)	871 (± 175)	853 (± 192)
ABR	657 (± 51)	721 (± 189)	709 (± 268)
MAI	596 (± 127)	620 (± 186)	736 (± 206)
JUN	616 (± 220)	682 (± 239)	620 (± 225)
JUL	435 (± 97)	489 (± 194)	509 (± 146)
AGO	704 (± 261)	344 (± 184)	934 (± 244)
SET	707 (± 241)	468 (± 159)	688 (± 263)
OUT	774 (± 156)	528 (± 211)	744 (± 182)
NOV	678 (± 196)	990 (± 261)	839 (± 185)
DEZ	928 (± 250)	619 (± 93)	552 (± 189)
ANUAL	709 (± 207)	679 (± 274)	734 (± 228)

Discussão

Os três grupos de bugios estudados no CISM utilizaram como alimento uma ampla variedade de espécies vegetais. Para os grupos M e P a riqueza da dieta foi superior à registrada por outros autores que estudaram *Alouatta guariba clamitans* em fragmentos pequenos (Cunha, 1994; Limeira, 1996, Marques, 1996) e também aos valores obtidos para *A. palliata* em regiões onde as comunidades vegetais são originalmente mais diversas (Estrada *et al.*, 1999; Juan-Solano *et al.*, 1999; González-Picazo *et al.*, 2001; Asensio *et al.*, 2006). Já para o grupo G, um maior número de espécies poderia ser esperado, visto que em áreas maiores a dieta de *Alouatta guariba clamitans* pode incluir até 95 espécies (Steinmetz, 2000). Outro grupo de bugios estudado no fragmento grande durante 69 dias (tempo equivalente ao do presente estudo) no ano de 1996 utilizou um número maior de espécies (64) como fonte alimentar (Fortes, 1999).

Segundo Bicca-Marques (2003), a riqueza da dieta é uma das características que pode ser prevista a partir da área do fragmento, porém a elevada semelhança entre a riqueza da dieta dos três grupos no presente estudo contraria essa previsão. A similaridade na composição da dieta dos três grupos é compatível com esse resultado. Desta forma, o pressuposto utilizado por Bicca-Marques (2003) de que áreas menores, especialmente fragmentos pequenos como o habitado pelo grupo P, teriam uma menor riqueza de espécies e, assim, afetariam a composição da dieta dos bugios, parece não se aplicar neste caso. Contudo, é importante ressaltar que foi encontrada relação negativa entre a área do fragmento e a riqueza de espécies de árvores nos fragmentos do CISM (V. B. Fortes e J. C. Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 2).

O grupo habitante do fragmento pequeno consumiu o maior número de espécies vegetais por dia. Com base na meta-análise de Bicca-Marques (2003) essa relação não

era esperada. Outros autores observaram uma maior restrição e não ampliação da dieta, devido a uma possível redução da riqueza de espécies em fragmentos (Kovalewski e Zunino, 1997; Gonzalez-Picazo *et al.*, 2001). Todavia, tal redução não se verifica no presente estudo. Por outro lado, a redução na abundância das diferentes espécies vegetais em fragmentos poderia obrigar os bugios ao consumo de um elevado número de espécies vegetais por dia devido à necessidade de minimizar (diversificar) a ingestão de compostos tóxicos (Chivers, 1991), visto que um número mais restrito de indivíduos de cada espécie seria utilizado como fonte de alimento. Franceschinelli *et al.* (2003) observaram que o teor de taninos condensados é maior em fragmentos menores, porém com relação às plantas disponíveis nos fragmentos e não propriamente àquelas incluídas na dieta dos bugios. Mesmo assim, esse é um indício de condições mais hostis para a sobrevivência desses animais em pequenos fragmentos.

Concordando com Bicca-Marques (2003), o número de espécies que constituem 50% e 80% da dieta não diferiu entre os fragmentos. A maior semelhança da dieta entre os grupos G e P encontra explicação na semelhança florística entre os fragmentos grande e pequeno. Corrobora essa hipótese, ainda, a semelhança observada entre a dieta dos grupos G e P e a dieta do grupo estudado por Fortes (1999), cuja área domiciliar localiza-se na borda do fragmento maior, a uma distância de cerca de 50 m do menor. Tais resultados atestam contra um possível “efeito do tamanho do fragmento”, sob o qual uma maior semelhança entre os fragmentos menores poderia ser esperada, em contraste com o fragmento grande.

As famílias que contribuem com maior número de espécies na dieta dos três grupos são as mesmas, com poucas exceções. A participação das espécies de Leguminosae e Sapindaceae na dieta do grupo G e de Leguminosae e Myrtaceae na dieta dos grupos P e M coincide com a importância que as mesmas detêm na

comunidade vegetal de cada fragmento. Esse resultado pode significar uma capacidade dos bugios de ajustar sua dieta conforme a disponibilidade alimentar (Kowalewski e Zunino, 1999; Rodriguez-Luna *et al.*, 2003; Silver e Marsh, 2003; Asensio *et al.*, 2006; Rivera e Calmé, 2006), e a relação entre essa característica e a sobrevivência de grupos em pequenos fragmentos. Nesse sentido, destaca-se ainda o maior consumo de lianas no fragmento pequeno, seguindo um padrão também encontrado por outros autores (Rodriguez-Luna *et al.*, 2003; Asensio *et al.*, 2006; Wong *et al.*, 2006). Esse padrão está associado às características secundárias da vegetação e à capacidade dos bugios de aproveitar tal recurso (Neves e Rylands, 1991; Chiarello, 1994; Galetti *et al.*, 1994; Gilbert, 2003).

Entretanto, a similaridade entre a composição florística e a composição da dieta dos três grupos foi apenas moderada, o que é esperado tratando-se de forrageadores seletivos (Rivera e Calmé, 2006). Mesmo sendo capazes de adequar o consumo às espécies vegetais disponíveis em diferentes áreas, a amplitude da dieta em cada área inclui apenas parte da diversidade florística disponível. Estes resultados permitem-nos concluir que, mesmo que esteja havendo uma maior flexibilização da dieta para o aproveitamento dos recursos disponíveis (especialmente no fragmento pequeno), um grau equivalente de seletividade mantém-se em todos os grupos, independente do tamanho do fragmento.

O consumo de folhas e flores não diferiu entre os grupos, ao passo que o consumo de frutos diferiu entre o grupo M e os outros dois. Contudo, a diferença evidenciada não segue um padrão linear, visto que o maior grau de frugivoria foi observado no grupo M. Esse padrão pode ser explicado principalmente pela abundância de figueiras (pelo menos 10 indivíduos de grande porte) na área domiciliar do grupo, as quais forneceram frutos em diferentes épocas. Folhas e frutos de figueiras constituíram

mais de 30% de seu consumo alimentar mensal nos meses de janeiro a abril, junho e dezembro. A restrição na amplitude da dieta, aproveitando um pequeno contingente de espécies que são abundantes e disponíveis por longo prazo concorda com Rivera e Calmé (2006). Essa estratégia ficou evidente no mês de março, quando metade (49,2%) da dieta do grupo foi composta por figos, e registrou-se o menor índice mensal de diversidade (1,48).

O extremo oposto se verifica no fragmento maior, onde se registrou a menor variedade de frutos consumidos. Esse baixo consumo pode estar relacionado a uma menor abundância total desse item (já que os padrões fenológicos não diferem dos demais fragmentos). No período final de frutificação do umbu (*Phytollacca dioica*), o grupo chegou a consumir frutos murchos caídos sobre os ramos de um arbusto no sub-bosque, ilustrando a possível escassez de outras fontes nutricionalmente equivalentes. A relação entre o percentual de movimentação e a intensidade fenológica de frutos reforça essa idéia. Por outro lado, no fragmento pequeno a presença de duas figueiras e 28 coqueiros assegurou um suprimento mais abundante e regular de frutos. É importante, então, ressaltar que a maior variedade de frutos consumidos e a alta concentração da dieta nesse item em determinados meses, observados no grupo M, não invalidam as conclusões de Bicca-Marques (2003), visto que a proporção de folhas, flores ou frutos na dieta dos bugios, assim como o número de espécies que forneceram frutos não mostram uma relação clara com o tamanho do fragmento. Resultados semelhantes são apresentados por Vieira *et al.* (2003), destacando que parece não haver uma relação simples entre a área do fragmento e a qualidade dos recursos disponíveis para os bugios.

Da mesma forma, as diferenças observadas no padrão de atividades não acompanham um gradiente de tamanho de fragmento, corroborando Bicca-Marques (2003). Os grupos que habitam os fragmentos de tamanhos mais extremos

comportaram-se de forma mais semelhante. Uma série de estudos com *Alouatta* spp. (Juan *et al.*, 2000; González-Picazo *et al.*, 2001; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003; Asensio *et al.*, 2006) e também com outras espécies (Riley, 2007; Wong e Sicotte, 2007) mostram alterações associadas à fragmentação e à degradação do hábitat, mas com padrões diferentes. São comuns a redução do tempo investido em alimentação e deslocamento e o aumento do repouso (Asensio *et al.*, 2006; Riley, 2007; Wong e Sicotte, 2007), uma estratégia que minimiza o gasto energético e pode compensar a menor qualidade da dieta. Contrastando com esses resultados, alguns estudos evidenciaram aumento na proporção de tempo dedicado à locomoção em áreas menores (González-Picazo *et al.*, 2001; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003), o que foi explicado pela maior dispersão dos recursos alimentares, necessitando um incremento no esforço de forrageio. Tal incremento só seria compensado pelo aumento da ingestão de alimento em habitats onde é possível encontrar os recursos preferidos, ainda que os mesmos se encontrem dispersos. Sob condições de grande escassez de recursos uma estratégia oposta seria mais vantajosa.

No presente estudo, os percentuais de repouso e viagem não diferiram entre os grupos, o que somado às semelhanças em sua dieta e percursos diários corrobora a hipótese de que os bugios ainda encontram suficientes recursos nesses fragmentos. O custo de manter tal padrão de atividades (sem aumento do repouso e com percentuais e distâncias de viagem similares aos dos outros grupos) deve, provavelmente, ser compensado pela ingestão alimentar. Da mesma forma, o maior tempo dedicado à alimentação pelo grupo M pode ser explicado pela elevada participação das figueiras em sua dieta. A área domiciliar do grupo incluiu pelo menos 10 indivíduos desse gênero (um de *Ficus organensis* e nove de *F. luschnatiana*). A grande produtividade de frutos dessas espécies fornece alimento em abundância para os bugios, de forma que os

maiores níveis de atividade e os menores percentuais de alimentação podem ser atribuídos à maior quantidade de energia e biomassa ingeridas.

A semelhança nos percursos diários entre os três grupos corrobora Bicca-Marques (2003). Tal resultado é concordante com as relações obtidas entre a dieta, o padrão de atividades e as medidas de disponibilidade alimentar, suportando a hipótese de que o percurso diário em primatas folívoros relaciona-se principalmente à distribuição espacial e à disponibilidade de recursos alimentares (Kaplin, 2001; Arrowood *et al.*, 2003; Harris e Chapman, 2007).

Quanto às áreas domiciliares, a hipótese inicial desse trabalho era de que diferenças marcantes seriam observadas entre os grupos, visto que essa é uma característica reconhecidamente influenciada pelo tamanho do fragmento (Onderdonk e Chapman, 2000; Bicca-Marques, 2003; Cristóbal-Azkarate e Arroyo-Rodríguez, 2007). A área usada pelo grupo P foi significativamente menor, apesar de o grupo ter utilizado mais de um fragmento. Surpreendentemente, porém, os grupos estudados nos fragmentos de 20 (M) e de 977 (G) ha tiveram áreas domiciliares de tamanho equivalente, contrariando as expectativas. Uma explicação baseada na densidade populacional (Bravo e Sallenave, 2003; Lopez *et al.*, 2005; Asensio *et al.*, 2006; Cristóbal-Azkarate e Arroyo-Rodríguez, 2007) não encontra suporte, visto que, dentre os fragmentos que abrigam mais de um grupo, aqueles habitados pelos grupos G e M têm, respectivamente, a menor e a segunda maior densidades (Fortes e Bicca-Marques, dados não publicados, capítulo 2). Por outro lado, tendo por base o modelo de limitações ecológicas (Chapman, 1990; Chapman e Chapman, 2000a, 2000b), a semelhança nas áreas domiciliares pode estar relacionada à semelhança no tamanho dos grupos G e M (Steenbeek e van Schaik, 2001), que continham, respectivamente, cinco e seis indivíduos. Todavia, Bicca-Marques (2003) não encontrou relação entre o tamanho

da área domiciliar e o tamanho do grupo em *Alouatta guariba clamitans*, o que enfraquece essa hipótese.

Recentemente, Harris e Chapman (2007) documentaram a existência de diferenças acentuadas na dieta e no uso do espaço entre oito grupos de *Colobus guereza* que vivem em fragmentos e borda de floresta em uma mesma microrregião e com sobreposição parcial de áreas domiciliares. Esses autores atribuem a existência de tais diferenças às variações na fenologia e na disponibilidade das espécies vegetais entre as áreas centrais de cada grupo. Vieira *et al.* (2003) também destacam que há grande variação na dieta dos bugios (*Alouatta guariba clamitans*) entre fragmentos de tamanhos semelhantes e entre anos e grupos de bugios habitando o mesmo fragmento, que podem ser atribuídas às amplas variações na fenologia das espécies vegetais nas pequenas áreas de vida dos bugios. Os resultados observados no CISM, ao mesmo tempo que descartam a influência do tamanho do fragmento, são consistentes com essa explicação, pois as diferenças observadas não seguem um gradiente de tamanho de fragmento, mas parecem estar mais associadas a medidas da disponibilidade alimentar.

Em resumo, foram corroboradas as seguintes predições: A participação dos diferentes itens alimentares na dieta de *Alouatta guariba clamitans* não mostra relação com o tamanho do fragmento, apesar do maior consumo de frutos pelo grupo M; o percentual de consumo de itens não-arbóreos foi significativamente maior no grupo P; o padrão de atividades não mostra relação consistente com o tamanho do fragmento, visto que os grupos P e G tiveram o padrão mais semelhante; os percursos diários não são afetados pelo tamanho do fragmento. Por sua vez, a estrutura e composição da comunidade vegetal e os padrões fenológicos fornecem explicação consistente para os padrões de variação (ou inércia) observados na dieta, no padrão de atividades e no uso do espaço pelos três grupos, de forma independente do tamanho do fragmento.

Agradecimentos

Agradecemos ao Comandante do Campo de Instrução de Santa Maria, Cel. Aluísio Santiago Ramos Filho, pela permissão para realizar essa pesquisa no CISM, bem como pelo apoio logístico.

Referências

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-247.
- Arrowood, H. C.; Treves, A. & Mathews, N. E. (2000). Determinants of day-range length in the black howler monkey at Lamanai, Belize. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 591-594.
- Arroyo-Rodríguez V. & Mandujano, S. (2006). The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 4159-4179.
- Asensio, N.; Cristobal-Azkarate, J.; Dias, P. A. D.; Veá, J. J. & Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78: 141-153.
- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D.L. & Santos, A.A.S. (2005). *BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Bio-médicas*. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT, Imprensa Oficial do Estado do Pará. 324 pp.
- Bencke, C. S. C. & Morellato, L. P. C. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 269-275.
- Bicca-Marques, J. C. & Calegari-Marques, C. (1994). Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica*, 63, 209–211.
- Bicca-Marques, J. C. (1993). Padrão de atividades diárias do bugio-preto *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae): Uma análise temporal e bioenergética. In Yamamoto, M. E. & Cordeiro de Souza, M. B. (Eds.), *A Primatologia no Brasil 4* (pp. 35–49). Natal, Editora Universitária-UFRN.
- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with forest fragmentation? In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 283-303). New York, Kluwer.

- Bravo, S. P. & Sallenave, A. (2003). Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. *International Journal of Primatology*, 24, 825-846.
- Chapman, C. A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55, 1-9.
- Chapman, C. A., and Chapman, L. J. (2000a). Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In Boinski, S., and Garber, P. (Eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups* (pp. 24-42). Chicago, University of Chicago Press.
- Chapman, C. A., and Chapman, L. J. (2000b). Constraints on group size in red colobus and red-tailed guenons: examining the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology*, 21, 565-585.
- Chapman, C. A.; Chapman, L. J.; Wrangham, R.; Hunt, K.; Gebo, D. & Gardner, L. (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, 24, 527-531.
- Chiarello, A. G. (1994). Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a semi-deciduous forest fragment of Southeastern Brazil. *Primates*, 35, 25-34.
- Chiarello, A. G. (2000). Influência da caça ilegal sobre mamíferos e aves das matas de tabuleiro do norte do estado do Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12, 229-247.
- Chivers, D. J. (1991). Species differences in tolerance to environmental change. In Box, H. O. (Ed.), *Primate Responses to Environmental Change* (pp. 5-37). London, Chapman & Hall.
- Cottam, G. & Curtis, J. T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37, 451-460.
- Cristóbal-Azkarate, J. & Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico. Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69, 1013-1029.
- Cullen Jr., L.; Bodmer, R. E. & Pádua, C. V. (2000). Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic Forest, Brazil. *Biological Conservation*, 95, 49-56.
- Cunha, A. S. (1994). *Aspectos sócio-ecológicos de um grupo de bugios (Alouatta fusca clamitans) no Parque Estadual de Itapuã, RS*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain Forest fragmentation and wild populatios of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 17, 759-783.
- Estrada, A.; Anzures, D. A. & Coates-Estrada, R. (1999). Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 253-262.
- Estrada, A.; Saenz, J.; Harvey, C.; Naranjo, E.; Muñoz, D. & Rosales-Meda, M. (2006). Primates in agroecosystems: conservation value of some agricultural practices in Mesoamerican landscapes. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluécke, L. (Eds), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp 437-470). New York, Springer.
- Farias, J. A. C.; Teixeira, I. F.; Pes, L. & Alvarez-Filho, A. (1994). Estrutura fitossociológica de uma floresta estacional decidual na região de Santa Maria, RS. *Ciência Florestal*, 4, 109-128.
- Fortes, V. B. (1999). *Dieta, atividades e uso do espaço por Alouatta fusca clamitans (Cabrera, 1940) (Primates: Cebidae) na Depressão Central do Rio Grande do Sul*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Franceschinelli, E. V.; Almeida, E. A. B.; Antonini, Y. Cabral, B. C.; Carmo, R. M.; Damasceno, A.; Fontenelle, J. C. R.; Garcia, V. L. A.; Guilherme, M. S.; Laps, R. R.; Leitão, G. G.; Leitão, S. G.; Mikich, S. B.; Moreira, D. L.; Nascimento, M. T.; Nemésio, A.; Ribon, R.; Silveira, F. A. & Vidigal, T. H. D. A. (2003). Interações entre animais e plantas. In MMA. *Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas* (pp. 275-295). Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Fuentes, E.; Estrada, A.; Franco, B.; Magaña, M.; Dacena, Y.; Muñoz, D. & García, Y. (2003). Reporte preliminar sobre El uso de recursos alimentícios por una tropa de monos aulladores, *Alouatta palliata*, en el Parque La Venta, Tabasco, México. *Neotropical Primates*, 11, 24-29.
- Galetti, M.; Pedroni, F. & Morelatto, L. P. C. (1994). Diet of the Brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in Southeastern Brazil. *Mammalia*, 58, 111-118.
- Gilbert, K. A. (2003). Primates and fragmentation of the Amazon Forest. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 145-157). New York, Kluwer.

- González-Picazo, H.; Estrada, A. & Ortiz-Martinez, T. (2001). Consistencias e variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del habitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, 17, 27-36.
- Harris, T. R. & Chapman, C. A. (2007). Variation in diet and ranging of black and white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 48, 208-221.
- Irwin, M. T. (2007). Living in forest fragments reduces group cohesion in diademed sifakas (*Propithecus diadema*) in Eastern Madagascar by reducing food patch size. *American Journal of Primatology*, 69, 434-447.
- Jones, C. B. (1995). Howler monkeys preadapted to cope with habitat fragmentation. *Endangered Species Update*, 12, 9-10.
- Juan, S.; Estrada, A & Coates-Estrada, R. (2000). Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades em tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) em fragmentos de selva em Los Tuxtlas, Mexico. *Neotropical Primates*, 8, 131-135.
- Juán-Solano, S.; Ortiz-Martínez, T. J.; Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1999). Uso de plantas como alimento por *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*, 7, 8-11.
- Kaplin, B. (2001). Ranging behavior of two species of guenons (*Cercopithecus lhoesti* and *C. mitis doggetti*) in the Nyungwe Forest Reserve, Rwanda. *International Journal of Primatology*, 22, 521-548.
- Kapos, V.; Wandelli, E.; Camargo, J. L. & Ganade, G. (1997). Edge-related changes in environment plant response due to forest fragmentation in Central Amazonia. In Laurance, W. F. & Bierregaard Jr., R. O. (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (pp. 33-44). Chicago, University of Chicago Press.
- Kowalewski, M. M. e Zunino, G. E. (1999). Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *Folia Primatologica*, 70, 163-166.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. 2th edn. California, Benjamin Cummings. 620pp.
- Limeira, V. L. A. G. (2000). Uso do espaço por um grupo de *Alouatta fusca clamitans* em um fragmento degradado de Floresta Atlântica. In Alonso, C. & Langguth, A. (Eds.) *A Primatologia no Brasil 7* (pp. 181-196). Editora Universitária UFPB, João Pessoa.

- Marchiori, J. N. C. (1995). *Elementos de Dendrologia*. Santa Maria, Editora da UFSM.
- Marques, A. A. B. (1996). *O bugio ruivo Alouatta fusca clamitans (Cabrera, 1940) (Primates, Cebidae) na Estação Ecológica de Aracuri, RS: variações sazonais de forrageamento*. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Marques, A. A. B. (2004). Primatas. In Fontana, C. S.; Bencke, G. A. & Reis, R. E. (Eds.). *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul* (pp. 499-506). Porto Alegre, EDIPUCRS.
- Martin, P. & Bateson, P. (1993). *Measuring behavior: an introductory guide*. 2. ed. Cambridge, Cambridge University Press. 222 p.
- Martins, F. R. (1993). *Estrutura de uma Floresta Mesófila*. Campinas, Editora da UNICAMP. 246 p.
- McCann, C., Williams-Guillen, K., Koontz, F., Espinoza, A. A. R., Sanchez, J. C. M., e Koontz, C. (2003). Shade coffee plantations as wildlife refuge for mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Nicaragua. In Marsh, L. K. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 321–341). New York, Kluwer Academic/Plenum.
- Menon, S., e Poirier, F. E. (1996). Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in a disturbed forest fragment: Activity patterns and time budget. *International Journal of Primatology*, 17, 969–985.
- Michalski, F. e Peres, C. (2005). Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Conservation Biology*, 124, 383-396.
- Miranda, J. M. D., and Passos, F. C. (2005). Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22, 99-106.
- Muñoz, D.; Estrada, A.; Naranjo, E. & Ochoa, S. (2006). Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology*, 68, 127–142.
- Neves, A. M. S. & Rylands, A. B. (1991). Diet of a group of howling monkeys, *Alouatta seniculus*, in an isolated forest patch in Central Amazonia. In Rylands, A. B. & Bernardes, A. T. (Eds.), *A Primatologia no Brasil 3* (pp. 263-274). Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.

- NRC (National Research Council). (1981). *Techniques for the study of primate population ecology*. Washington, National Academy Press.
- Onderdonk, D. A. & Chapman, C. A. (2000). Coping with forest fragmentation: the primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 21, 587-611.
- Pozo-Montuy, G. & Serio-Silva, J. C. (2007). Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primats*, 48, 102-107.
- Riley, E. P. (2007). Flexibility in diet and activity patterns of *Macaca tonkeana* in response to anthropogenic habitat alteration. *International Journal of Primatology*, 28, 107-133.
- Rivera, A. & Calmé, S. (2006). Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluëcke, L. (Eds), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp. 189-213). New York, Springer.
- Rodríguez-Luna, E.; Domínguez-Domínguez, L. E.; Morales-Mávil, J. E. & Martínez-Morales, M. (2003). Foraging strategy changes in na *Alouatta palliata mexicana* troop released on an island. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 229-247). New York, Kluwer.
- Silver, S. C. & Marsh, L. (2003). Dietary flexibility, behavioral plasticity, and survival in fragments: lessons from translocated howlers. In Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 251-265). New York, Kluwer.
- Singh, M., Kumara, H. N., Ananda Kumar, M., e Sharma, A. K. (2001). Behavioral responses of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) to a changing habitat in a tropical rain forest fragment in Western Ghats, India. *Folia Primatologica*, 72, 278-291.
- Singh, M.; Kumara, H. N.; Kumar, M. A. & Sharma, A. K. (2001). Behavioural responses of Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) to a changing habitat in a tropical rain forest fragment in the Western Ghats, India. *Folia Primatologica*, 72, 278-291.
- StatSoft, Inc. (2004). Statistica for Windows [computer program manual]. Tulsa: UK.
- Steenbek, R., and van Schaik, C. P. (2001). Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the folivore paradox revisited. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49, 100-110.

- Steinmetz, S. (2001). Densidade e conservação do bugio (*Alouatta fusca*) no Parque Estadual Intervales. *Neotropical Primates*, 9, 69-73.
- Tabarelli, M. & Gascon, C. (2005). Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade*, 1, 181-188.
- Tabarelli, M. da Silva, J. M. C. & Gascon, C. (2004). Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1419-1425.
- Teixeira, M. B.; Coura-neto, A. B.; Pastore, U. & Rangel-Filho, A. L. (1986). Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. In Veloso, H. P. & Goés-Filho, L. (Eds.), *Projeto RADAM BRASIL. Levantamento de Recursos Naturais* (pp. 541-632). v. 33. Rio de Janeiro, IBGE.
- Tutin, C. E. G. (1999). Fragmented living: behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*, 40, 249-265.
- Umapathy, G. & Kumar, A. (2000). Impacts of the habitat fragmentation on time-budget and feeding ecology of Lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in rain forest fragments of Anaimalai Hills, South India. *Primate Report*, 58, 67-82.
- Van Belle, S. & Estrada, A. (2006). Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. In Garber, P. A.; Estrada, A.; Pavelka, M. & Lluécke, L. (Eds.), *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* (pp. 121-142). New York, Springer.
- Viana, V. M.; Tabanez, A. A. & Batista, J. L. (1997). Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. In Laurance, W. F. & Bierregaard Jr., R. O. (Eds.), *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (pp. 351-365). Chicago, University of Chicago Press.
- Vieira, M. V.; Faria, D. M.; Fernandez, F. A. S.; Ferrari, S. F.; Freitas, S. R.; Gaspar, D. A.; Moura, R. T.; Olifiers, N.; Oliveira, P. P.; Pardini, R.; Pires, A. S.; Ravetta, A.; Mello, M. A. R.; Ruiz, C. R. & Setz, E. Z. F. Mamíferos. In MMA. *Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas* (pp.125-151). Brasília, Ministério do Meio Ambiente.

- Williams-Guillén, K.; McCann, C.; Martínez Sánchez, J. C. & Koontz, F. (2006). Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal Conservation*, 9, 331-338.
- Wong, S. N. P. & Sicotte, P. (2007). Activity budget and ranging patterns of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Central Ghana. *Folia Primatologica*, 78, 245-254.
- Wong, S. N. P.; Saj, T. L. & Sicotte, P. (2006). Comparison of habitat quality and diet of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Ghana. *Primates*, 47, 365-373.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. 3rd. edn. New Jersey, Prentice Hall.

CAPÍTULO 4

Abnormal Pelage Color in an Isolated Brown Howler Monkey

(*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) Population in South Brazil.

Vanessa B. Fortes^{1,3} and Júlio C. Bicca-Marques²

1. Universidade Comunitária Regional de Chapecó, Rua Senador Atílio Fontana, 591 E, Chapecó, 89.809-000, Santa Catarina, Brazil.
2. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga, 6681 Pd. 12A, Porto Alegre, 90619-900, Rio Grande do Sul, Brazil
3. Send correspondence to: vanessa@unochapeco.edu.br

Abstract

Four brown howler monkeys (one adult male, two adult females, and a juvenile male) showing an abnormally lighter pelage color were found in three social groups (composed of 5, 6 and 9 individuals) living in a 20 ha forest fragment in the State of Rio Grande do Sul, Brazil. This fragment also is inhabited by two additional groups composed only of normally colored individuals and is isolated from nearby fragments by 267 to 1,009 m. These were the only brown howlers showing an abnormal pelage color out of a total of 386 individuals belonging to 67 groups living in 21 fragments in the 5,876 ha study area. The isolation of this forest fragment, its high howler density (2.2 individuals/ha) and large group size (8.8 ± 2.4 individuals) may decrease the likelihood of successful immigration into the population leading to an increase in the probability of inbreeding that may facilitate the expression of rare alleles.

Key Words: Isolation, dispersal, gene flow, inbreeding, conservation.

Running Title: Abnormally colored howlers

Introduction

Brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) live in the Atlantic Forest of southeast and south Brazil from the State of Espírito Santo through the State of Rio Grande do Sul and in the Province of Misiones in Argentina (Hirsch et al., 1991). Gregorin (2006) argued convincingly that *A. clamitans* is in fact a species separate from *A. guariba*, but as still further taxonomic work is in progress (Rylands & Mittermeier, pers.comm.), we provisionally retain the conservative subspecific classification.

This taxon is among a handful of sexually dichromatic primates (Crockett, 1987). Adult males' pelage range from dark rufous to yellowish rufous dorsally, with darker arms, legs and tail, whereas adult females are fully dark brown or reddish brown (Gregorin, 2006). The reddish color is produced by a pigment secreted by an epidermal gland (the pigment production gland) and the sexual disparity in coloration (redder or rufous males) attributed mainly to differences in the quantity and location of these glands (Hirano *et al.*, 2003).

According to Gregorin (2006), adult male and female fur color patterns show a latitudinal gradient (Fig. 1). Adult males from southern populations are reddier than those from northern populations, whereas adult females show an opposite trend in which darker individuals are found at higher latitudes. These inverse trends result in a more striking dichromatism in those populations living near the southern limit of the species' range. Here we report the occurrence of individuals with abnormal pelage color living in an isolated population in south Brazil.

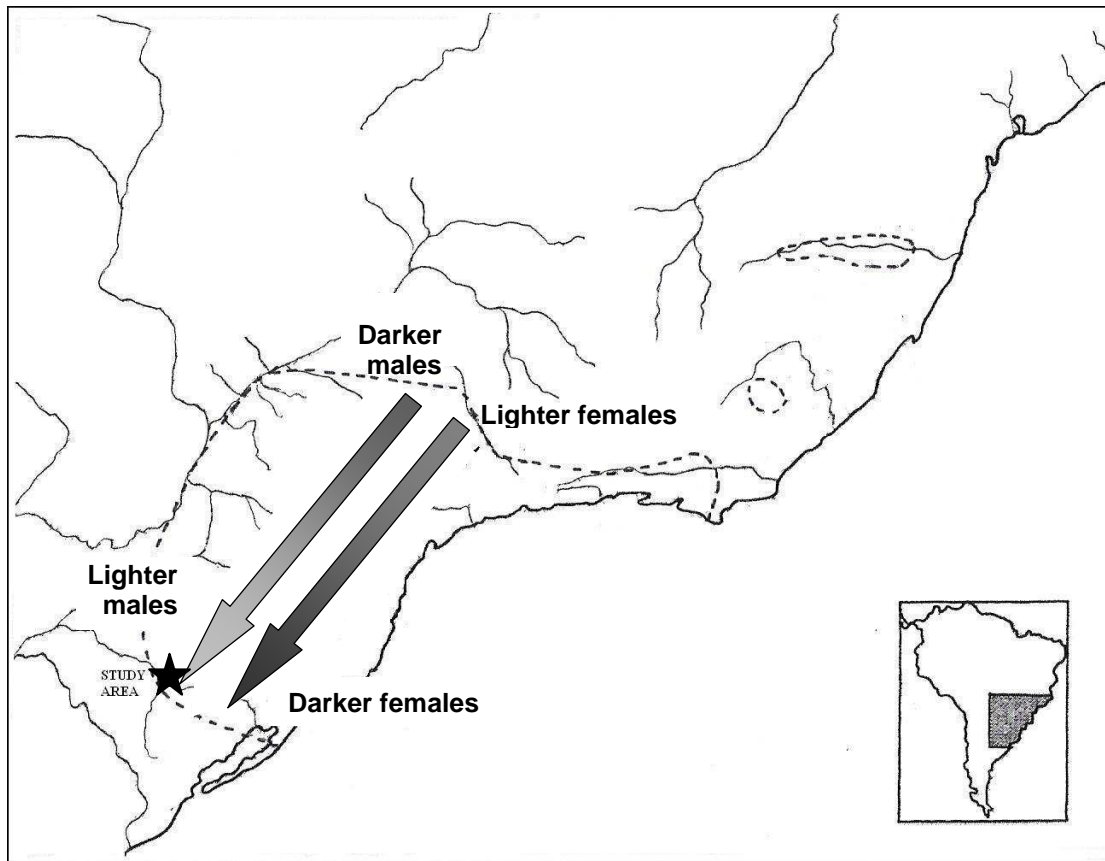


Figure 1. Distribution of *A. g. clamitans* (dashed line, adapted from Gregorin, 2006) illustrating the latitudinal trends in adult male and female fur color (arrows), and the location of the study site (star).

Methods

From March 2004 to January 2005 we conducted a survey on brown howler monkey populations living in a 5,876 ha area named Campo de Instrução de Santa Maria (hereafter CISM; 29°43'-29°44'S, 53°42'-53°44'W) located in the State of Rio Grande do Sul, Brazil. The vegetation of the study site is composed of a mixture of Deciduous Seasonal Forest fragments of varying sizes and degrees of isolation interspersed in a matrix of native grassland altered by human activities, especially cattle ranching.

Results

Two social groups (Groups 1 and 2) containing individuals showing abnormal pelage color were located in November 24th during an intergroup encounter in the forest fragment called Capão da Infancia (hereafter CIN). CIN is a 20 ha fragment isolated from nearby fragments by distances ranging from 267 to 1,009 m (mean=547 m, N=5). Both groups contained the same number of adults (one male and two females) and infants (one). Whereas Group 1 also contained a single juvenile, Group 2 contained two individuals in this age class. The adult male and the juvenile male of Group 1 and an adult female of Group 2 presented an abnormally lighter coloration.

A fourth individual (another adult female) showing a similar abnormal pelage color was found in January 3rd in a neighbor group (Group 3) of Group 2. This third group was composed of an adult male, four adult females, three juveniles and an infant. The fragment CIN also is inhabited by two additional bisexual groups (10 individuals each) composed only by normally colored howlers.

These were the only brown howlers showing an abnormal pelage color out of a total of 386 individuals belonging to 67 groups found in 21 fragments in the study area. All four individuals presented a lighter pelage color than normally found in *A. g. clamitans*, but the color of their naked skin and eyes did not differ from that of the other individuals in the population. Hairs were creamy colored, but showed interindividual hue differences. The adult male was reddish cream, whereas the adult females and the juvenile male were yellowish cream (Table I). Both females gave birth to normally colored singletons in 2005.

Table I. Description of normally colored and abnormally colored brown howler monkeys.

Age-sex class	Normal coloration	Abnormal coloration
Adult male	Dark rufous to yellowish rufous dorsally, with darker arms, legs and tail. Beard reddish brown to rufous, redder laterally in the neck and behind the ear.	Reddish cream. Beard, lateral of neck to ear and tail redder.
Adult female	Fully dark brown or reddish brown. Head dark brown to red.	Yellowish cream. Head, lateral of neck and limbs golden.
Juvenile male	Fully dark brown.	Yellowish cream.

Discussion

Lighter-colored individuals were reported for other primate species (*Colobus satanas*, Gonzalez-Kirchner, 1997; *Semnopithecus johnii*, Oates, 1982). However, the ‘aberrant pelage color’ reported by Oates (1982) was interpreted as a possible manifestation of a founder effect in supposed hybrids of *S. johnii* and *S. cf. entellus* rather than abnormally colored individuals of the first species (Hohman, 1988), an interpretation recently accepted by Brandon-Jones et al. (2004).

In the case of brown howlers reported here, the high frequency of this trait in the CIN population may be related to its isolation from other populations. The spatial isolation hampers dispersal, restricting gene flow between populations and increasing the likelihood of inbreeding (Van Vuren, 1998). The CIN isolating distances from nearer fragments may not represent effective dispersal barriers for howler monkeys. Individual black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*), for example, have been observed traversing open habitats on the ground for distances of about 1 km or more in the Brazilian Caatinga (Chame and Olmos, 1997) and Pampas (H.M. Prates, pers. comm.). But, according to van Belle and Estrada (2006) howler dispersal appears to be

limited in fragmented landscapes. Research on mantled howlers (*Alouatta palliata*) in an agricultural landscape in Mexico indicated 70% of dispersal events occurred between forest fragments <100 m distant, with a maximum dispersal distance of 656 m (Mandujano et al., 2004). In addition, Mandujano and Estrada (2005) cite a 200 m isolation threshold for effective howler monkey dispersal between fragments. This limitation is not related to an inability to travel on the ground, but to an increase in dispersal-induced mortality when howlers travel in open agricultural fields and cattle pastures (Rodriguez-Toledo et al., 2003).

Although there is no comparative data on the dispersal ability of *A. g. clamitans* through a non-forested matrix, isolation compromises both its immigration and emigration and dispersal will probably occur only if the conditions outside the natal group offer a greater chance of survival and reproductive success (Jones, 1999). Nevertheless, individuals living in isolated fragments may not be able to assess these conditions in distant areas and remain in their natal groups. According to Van Belle and Estrada (2006), the occurrence of a larger group of *A. pigra* (15 individuals) living in a 17 ha fragment in Palenque, Mexico (Estrada et al., 2002), was caused by isolation and the resulting dispersal difficulty.

Observations like this led Jones (1999) to suggest dispersal in fragmented landscapes may be influenced by habitat saturation. In this regard, data from 21 fragments surveyed indicate brown howler monkeys are highly dense (2.2 individuals/ha) and form the largest average species' group size (8.0 ± 2.4 individuals) at CIN (Fortes and Bicca-Marques, unpublished data). This saturation not only hampers dispersal but also probably reduces the likelihood of immigrating individuals of establishing new groups or being recruited in existing ones. Therefore, dispersal costs may become too high, increasing the potential for inbreeding depression (Van Belle and

Estrada, 2006). As a consequence, lower immigration rates decrease the arrival of alleles from other local populations.

Despite the complex genetic and physiological bases of mammalian (Jacobs et al., 1995; Rees, 2003), including primate (Mundy and Kelly, 2003; Schneider et al., 1991), hair color determination, it is possible to suggest that the alleles determining these anomalies are probably rare in the population, but had their expression magnified by the absence of immigration and the homozygosis resulting from inbreeding. In the case of the local population reported here, 10% of the brown howlers showed the abnormal phenotype. These hair color anomalies appear not to impose significant disadvantages to the individuals because three of them reached adulthood and both females bred, thus allowing the maintenance of this polymorphism in the population.

Notwithstanding, this report highlights some consequences of habitat fragmentation, seen as one of the major threats to the survival of *A. g. clamitans* (Bergallo et al., 2000; Diaz and Ojeda, 2000; Margarido and Braga, 2004; Marques, 2003): deleterious recessive alleles may have their frequencies increased in small, isolated populations, resulting in inbreeding depression when expressed in homozygosis (Lande, 1988; Primack and Rodrigues, 2001). Additionally, the loss of genetic diversity following fragmentation jeopardizes the long-term survival of populations facing climate or other environmental changes by reducing their adaptability and evolutionary flexibility (Amos and Harwood, 1998; Lande, 1988; O'Brien, 1994; Primack and Rodrigues, 2001).

Acknowledgements

We thank Cel. Aluísio Santiago Ramos Filho, Commander of the Campo de Instrução de Santa Maria, for logistical support and permission to conduct this research at CISM.

We also thank Colin Groves and an anonymous reviewer for critical comments on an earlier version of this manuscript.

References

- Amos, W., and Harwood, J. (1998). Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 353: 177-186.
- Bergallo, H.G., Geise, L., Bonvicino, C.R., Cerqueira, R., D'Andrea, P.S., Esberárd, C.E., Fernandez, F.A.S., Grelle, C.E., Peracchi, A., Siciliano, S., and Vaz, S.M. (2000). Mamíferos. In Bergallo, H.G., Rocha, C.F.D., Alves, M.A.S., and van Sluys, M. (eds.), *A Fauna Ameaçada de Extinção do Estado do Rio de Janeiro*. Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 125-135.
- Brandon-Jones, D., Eudey, A.A., Geissmann, T., Groves, C.P., Melnick, D.J., Morales, J.C., Shekelle, M., and Stewart, C.B. (2004). Asian primate classification. *Int. J. Primatol.* 25: 97-164.
- Chame, M., and Olmos, F. (1997). Two howler species in southern Piauí, Brazil? *Neotrop. Prim.* 5: 74-76.
- Crockett, C.M. (1987). Diet, dimorphism and demography: perspectives from howlers to hominids. In Kinzey, W.G. (ed.), *The Evolution of Human Behavior: Primate Models*. SUNY Press, New York, pp. 115–135.
- Diaz, G.B., and Ojeda, R.A. (2000). *Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina*. SAREM, Buenos Aires.
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., van Belle, S., Garcia, Y., and Muñoz, D. (2002). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, México. *Am. J. Primatol.* 58: 45-55.
- Gregorin, R. (2006). Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 23: 64-144.
- Hirano, Z.M.B., Tramonte, R., Silva, A.R.M., Rodrigues, R.B., and Santos, W.F. (2003). Morphology of epidermal glands responsible for the release of colored secretions in *Alouatta guariba clamitans*. *Lab. Prim. Newsl.* 42: 4-7.
- Hirsch, A., Landau, E.C., Tedeschi, A.C., and Meneguetti, J.O. (1991). Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. In Rylands, A.B., Bernardes, and

- A.T. (eds.), *A Primatologia no Brasil*. v. 3. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, pp. 239-262.
- Hohmann, G. (1988). Analysis of loud calls provides new evidence for hybridization between two Asian Leaf monkeys (*Presbytis johni*, *P. entellus*). *Folia Primatol.* 51: 209-213.
- Jacobs, S.C., Larson, A., and Cheverud, J.M. (1995). Phylogenetic relationships and orthogenetic evolution of coat color among tamarins (genus *Saguinus*). *Syst. Biol.* 44: 515-532.
- Jones, C.B. (1999). Why both sexes leave: effects of habitat fragmentation on dispersal behavior. *End. Spec. Update* 16: 70-73.
- Lande, R. (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- Mandujano, S., Escobedo-Morales, L.A., and Palacios-Silva, R. (2004). Movements of *Alouatta palliata* among forest fragments in Los Tuxtlas, Mexico. *Neotrop. Prim.* 12: 126-131.
- Mandujano, S., and Estrada, A. (2005). Detecção de umbrales de área y distancia de aislamiento para la ocupación de fragmentos de selva por monos aulladores, *Alouatta palliata*, em Los Tuxtlas, Mexico. *Universidad y Ciencia* Número Especial II: 11-21.
- Margarido, T.C.C., and Braga, F.G. (2004). Mamíferos. In Mikich, S. B., and Bérnils, R. S. (eds.), *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada no Estado do Paraná*. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, pp. 27-142.
- Marques, A.A.B. (2003). Primatas. In Fontana, C.S., Bencke, G.A., and Reis, R.E. (eds.), *Livro Vermelho da Fauna Ameaçada de Extinção no Rio Grande do Sul*. EDIPUCRS, Porto Alegre, pp. 499-506.
- Mundy, N.I., and Kelly, J. (2003). Evolution of a pigmentation gene, the Melanocortin-1 Receptor, in Primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 121: 67-80.
- Oates, J.F. (1982). Coat color aberration in *Presbytis johnii*: a founder effect? *Primates* 23: 307-311.
- O'Brien, S.J. (1994). A role for molecular genetics in Biological Conservation. *Proc. Natl Acad. Sci. U S A* 91: 5748-5755.
- Primack, R.B., and Rodrigues, E. (2001). *Biologia da Conservação*. E. Rodrigues, Londrina.
- Rees, J.L. (2003). Genetics of hair and skin color. *Ann. Rev. Gen.* 37: 67-90.

- Rodriguez-Toledo, E.M., Mandujano, S., and Garcia-Orduña, F. (2003). Relationships between forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico. In: Marsh, L.K. (ed.). *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 79-97.
- Schneider, H., Sampaio, M.I.C., Schneider, M.P.C., Ayres, J.M., Barroso, C.M.L., Hamel, A.R., Silva, B.T.F., and Salzano, F.M. (1991). Coat color and biochemical variation in Amazonian wild populations of *Alouatta belzebul*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 85: 85-93.
- Belle, S., and Estrada, A. (2006). Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. In: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M., and Luecke, L. (eds.). *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer, New York, pp. 121-142.
- van Vuren, D. (1998). Mammalian dispersal and reserve design. In Caro, T. (ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 369-393.

CONCLUSÕES GERAIS

O Campo de Instrução de Santa Maria, localizado em uma região de transição entre a Savana e a Floresta Estacional Decidual, apresenta uma paisagem onde predominam os fragmentos florestais, imersos em uma matriz de campos nativos. Embora os fragmentos façam parte da configuração original da paisagem, essa configuração foi e continua sendo alterada pelas atividades de agricultura e pecuária na região.

Os fragmentos do CISM são habitados por uma significativa (meta)população de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*), a qual se concentra principalmente na área denominada Fazenda Sarandi, com seus 977 ha, um dos maiores remanescentes florestais de toda a região.

O presente estudo evidenciou que o tamanho de grupo de bugios no CISM, é muito similar aos registrados em grandes áreas contínuas. Embora alguns dos maiores grupos tenham sido registrados em fragmentos pequenos, evidenciou-se que o tamanho de grupos é similar entre as áreas, e não é influenciado pelo tamanho do fragmento. Somando-se a isso a população estimada de cerca de 1.000 indivíduos apenas para o maior fragmento estudado, têm-se evidências do sucesso de sobrevivência de *A. g. clamitans* nesse hábitat. O elevado sucesso reprodutivo dos grupos nos fragmentos menores também corrobora essa afirmativa.

A metapopulação de bugios no CISM não parece ser afetada pelas distâncias de isolamento entre os fragmentos. Contudo, a maior parte dos fragmentos analisados são isolados por pequenas distâncias, inferiores à provável capacidade de dispersão dessa espécie. Uma exceção parece ser o fragmento denominado Capão da Infantaria (CIN), onde se registrou uma das maiores densidades populacionais e indivíduos com coloração aberrante, possíveis efeitos do isolamento. É possível que o isolamento desse fragmento esteja próximo do limiar além do qual a distância passa a restringir a dispersão. Todavia, também foi demonstrado que as densidades populacionais de bugios no CISM são positivamente influenciadas pela dominância de potenciais fontes alimentares, o que também poderia explicar a densidade encontrada no CIN.

Por fim, verificou-se que a área do fragmento não afeta significativamente o padrão de atividades, a dieta, ou o uso do espaço dos bugios no CISM. O padrão de atividades foi mais influenciado pela disposição espacial e disponibilidade temporal das

fontes alimentares do que pela área do fragmento. A elevada semelhança da dieta entre os grupos encontra suporte na similaridade florística entre os fragmentos, e ressalta a importância da disponibilidade alimentar para a estruturação dessa (meta)população. Além disso, este estudo comprova que os grupos de bugios do CISM podem utilizar mais de um fragmento para sua sobrevivência e deslocando-se com frequência por áreas abertas (no solo), o que tem implicações importantes para o manejo da paisagem.

A ausência de efeitos marcantes da área ou do isolamento dos fragmentos sobre a demografia das populações locais e o comportamento dos bugios indica que a configuração da paisagem (e, possivelmente, a permeabilidade da matriz) não oferece limitações severas à dispersão e/ou sobrevivência dos indivíduos dessa espécie na maior parte dos fragmentos estudados. Contudo, ainda que a disponibilidade alimentar nos fragmentos seja capaz de suportar populações significativas de bugios, a ponto dos mesmos alcançarem altas densidades e sucesso reprodutivo em tais áreas, a sobrevivência dos mesmos em alguns dos fragmentos mais isolados pode não ser assegurada em longo prazo, dadas as evidências de possíveis endocruzamentos (que levariam à perda da variabilidade genética) em um dos fragmentos mais isolados.

Esse trabalho representa a maior base de dados sobre a ecologia e o comportamento de *Alouatta guariba clamitans* em fragmentos florestais de uma mesma microrregião, e fornece importantes diretrizes para a conservação da espécie, evidenciando a importância dos padrões espaciais de disponibilidade alimentar para seu sucesso em paisagens fragmentadas.

REFERÊNCIAS GERAIS

- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with forest fragmentation? In: Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 283-303). New York, Kluwer.
- Bowers, M. A. & Matter, S. F. (1997). Landscape ecology of mammals: relationships between density and patch size. *Journal of Mammalogy*, 78, 999-1013.
- Chiarello, A. G. (2000). Conservation value of a native forest fragment in a region of extensive agriculture. *Revista Brasileira de Biologia*, 60, 237-247.
- Cowlishaw, G. (1999). Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation. *Conservation Biology*, 13, 1183-1193.
- Cristóbal-Azkarate, J. & Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico. Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69, 1013-1029.
- Cuarón, A. D. (2000). A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology*, 14, 1574-1579.
- Galetti, M.; Laps, R. e Pedroni, F. (1987). Feeding behaviour of the brown howler monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in a forest fragment in State of Sao Paulo, Brazil. *International Journal of Primatology*, 8, 542.
- Hanski, I. (1999). Mapping species occurrence on habitat availability. In Hanski, I., *Metapopulation Ecology* (pp. 158-178). Oxford, Oxford University Press.
- Laurance, W. F.; Bierregaard Jr., R. O.; Gascon, C.; Didham, R. K.; Smith, A. P.; Lynam, A. J.; Viana, V. M.; Lovejoy, T. E.; Sieving, K. E.; Sites Jr., J. W.; Andersen, M.; Tocher, M. D.; Kramer, E. A.; Restrepo, C. & Moritz, C. (1997). Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. In Bierregaard Jr., R. O. & Laurance, W. F. (Eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities* (pp. 502-514). Chicago, The University of Chicago Press.
- Marques, A. A. B. (2004). Primatas. In Fontana, C. S.; Bencke, G. A. & Reis, R. E. (Eds.). *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul* (pp. 499-506). Porto Alegre, EDIPUCRS.

- Marsh, L. K. (2003). The Nature of Fragmentation. In Marsh, L.K. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 1-10). New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Oliveira, M. M. de & Oliveira, J. C. C. (1993). A situação dos cebídeos como indicador do estado de conservação da Mata Atlântica no estado da Paraíba, Brasil. In Yamamoto, M. E. & Cordeiro de Souza, M. E. (Eds.), *A Primatologia no Brasil 4*, 155-167.
- Senra, A. (2006). *Uso de hábitat de mamíferos terrestres em fragmentos de Floresta Estacional Decidual*. Dissertação de Mestrado, Universidade do Rio dos Sinos, São Leopoldo, RS.
- Tabarelli, M., da Silva, J. M. C. & Gascon, C. (2004). Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1419–1425.
- Teixeira, M. B.; Coura-Neto, A. B.; Pastore, U. & Rangel-Filho, A. L. (1986). Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. In Veloso, H. P. & Goés-Filho, L. (Eds.), *Projeto RADAM BRASIL. Levantamento de Recursos Naturais* (pp. 541-632). v. 33. Rio de Janeiro, IBGE.