

**DIETA E COMPORTAMENTO
DE UM GRUPO DE
Alouatta guariba clamitans CABRERA, 1940:
UMA RELAÇÃO DE CAUSA E EFEITO?**

Flávia Koch

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**DIETA E COMPORTAMENTO
DE UM GRUPO DE
Alouatta guariba clamitans Cabrera, 1940:
UMA RELAÇÃO DE CAUSA E EFEITO?**

Flávia Koch
Orientador: Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE - RS - BRASIL
2008**

SUMÁRIO

| | |
|---------------------------|-------------|
| DEDICATÓRIA | iv |
| AGRADECIMENTOS | v |
| RESUMO | vii |
| ABSTRACT | viii |
| INTRODUÇÃO | 1 |
| MATERIAL E MÉTODOS | 8 |
| RESULTADOS | 16 |
| DISCUSSÃO | 30 |
| BIBLIOGRAFIA | 39 |

*Dedico esse trabalho a minha mãe, Ilka Koch
por tudo, sempre. Ao meu companheiro de campo e
melhor amigo, Thiago. E ao grupo de bugios-ruivos,
Wod, Rebordoza, Margô, Agostinho, Tuco, Ademar,
Joélson e Novato, que me fizeram sentir parte de algo
muito maior e mais belo do que o mundo abstrato de
concreto que nós, seres racionais, insistimos em criar
para nos refugiarmos a cada dia.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques por todo o auxílio para o desenvolvimento dessa pesquisa. Além disso, agradeço a ele por tudo que me ensinou nesses quase sete anos de orientação.

Agradeço ao Prof. Dr. Paul Garber por todo apoio, auxílio e principalmente pelas palavras de incentivo, que foram fundamentais para o desenvolvimento desse trabalho.

Agradeço a meus familiares, pelo suporte, pelo apoio e por entenderem e apoiarem sempre minhas decisões profissionais. Em especial, minha mãe, meu pai, minha irmã e minha tia Tetê, que são minha família de todos os dias e de todas as horas, as pessoas fundamentais que tenho a sorte de ter na minha vida. A minha mãe, agradeço por ter me ensinado a caminhar sem medo dos caminhos que desconheço, por ser a pessoa que mais admiro e que mais amo, meu exemplo de vida. Por todo tempo longe que passei no campo, agradeço a minha família também pela compreensão e tolerância com a minha constante ausência.

Agradeço aos meus amigos, aos biólogos, que entenderam de forma mais fácil minha opção de me enfurnar no meio do mato observando macacos, e aos não-biólogos que me consideram uma maluca, mas que nem por isso me abandonaram. Meu sincero obrigado aos biólogos loucos como eu, Thiago, Carina, Helissandra, Daniela, Renata, Sabine, Júlia, Fabiana, Gislene, Adriana, Felipe e Aline; e aos não-biólogos Ângela, Consuelo, Luísa, Juliana, Monique, Thiago, Rodrigo e Ísis. Em especial, agradeço a minha melhor amiga, bióloga maluca também, Carina, por todos os telefonemas durante dias intermináveis de campo e pelas festas que sempre fazíamos na volta.

Agradeço ao meu companheiro de campo e melhor amigo, Thiago, por todos os momentos que passamos juntos no campo e no galpão que dividimos durante todo esse trabalho. Acima disso, agradeço a ele por ser a pessoa fundamental na minha vida, por me apoiar sempre e pelo privilégio de ter a amizade sincera de uma pessoa tão especial.

Agradeço aos meus avós emprestados, proprietários da Fazenda São Jorge, Seu Adão e Dona Teresa, pela permissão para desenvolver a pesquisa em sua propriedade, mas principalmente por terem entrado na minha vida. À família Duarte, agradeço com especial carinho ao Carlos, Morgana, Rodrigo, Luana, Diogo, Estela, Guilherme e Talita. Não posso deixar de agradecer também a Tânia, figura única na fazenda e que sempre deixava o galpão limpinho. Sem dúvida, conquistei minha segunda família na Barra do Ribeiro, aprendi muito com cada uma dessas pessoas e pra sempre terei cada uma delas em meu coração.

Agradeço aos queridos e prestativos biólogos, Carina, Lucas, Felipe, Guilherme, Gabriela, Rodrigo Bergamin e Adri, por toda a ajuda que prestaram no campo e pelas risadas e longas conversas que foram fundamentais em momentos de trabalho árduo e pesado, nos longos dias de campo. Valeu a força!!!!!!!!!!

Agradeço aos bugios-ruivos Wod, Rebordosa, Margô, Agostinho, Tuco, Ademar, Joélson e Novato, que muito mais do que meus objetos de estudo, foram meus companheiros nessa jornada. Deles levo lições importantes e momentos únicos que guardarei sempre na memória.

Agradeço a CAPES pela bolsa de Mestrado, que possibilitou o desenvolvimento dessa pesquisa.

RESUMO

O presente investigou a ecologia e o comportamento de um grupo de bugios-ruibos (*Alouatta guariba clamitans*), enfatizando as possíveis alterações no seu padrão de atividades frente às variações na composição de sua dieta. O estudo foi desenvolvido em um fragmento de 5 ha no município de Barra do Ribeiro, RS, Brasil. O grupo de *A. g. clamitans* foi observado por 560 horas (9903 registros comportamentais) entre novembro de 2006 e outubro de 2007 (cinco dias/mês). O método utilizado para a coleta dos dados comportamentais foi o de varredura instantânea e para a análise dos dados foi utilizado o método da frequência. Um levantamento fitossociológico e acompanhamento fenológico mensal das espécies disponíveis no fragmento (69 espécies) permitiram verificar a disponibilidade de alimento. O padrão anual de atividades do grupo foi dominado pelo descanso (54%, n=5404 registros), seguido pela locomoção (20%, n=1952) e a alimentação (17%, n=1643). A dieta foi composta basicamente por folhas (52% = 34% de folhas novas e brotos de folhas + 18% de folhas maduras) e frutos (39% = 20% de frutos maduros + 19% de frutos verdes). Ao longo do ano, foram consumidos itens alimentares de 35 espécies, sendo *Coussapoa microcarpa*, *Ficus organensis*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Ficus insipida* e *Zanthoxylum hyemalis* as espécies mais consumidas. O tempo dedicado à alimentação e o percurso diário foram influenciados pela composição da dieta, o que parece estar relacionado a diferenças na disponibilidade e retorno nutricional e/ou energético de cada item alimentar e espécie consumida.

ABSTRACT

This study investigated the ecology and behavior of a group of brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*), focusing on the effects of a changing diet on their activity budget. The study was conducted in a 5-ha forest fragment at Barra do Ribeiro, State of Rio Grande do Sul, Brazil. The study group was observed during 560 hours (9903 behavioral records) between November 2006 and October 2007 (five days/month). Behavioral data were collected using the instantaneous scan sampling method and analyzed by the frequency method. A phytosociological survey and a monthly phenological survey of the plant species (69 spp.) allowed to assess resource availability. The annual activity budget was dominated by resting (54%, n=5404 records), followed by traveling (20%, n=1952) and feeding (17%, n=1643). The diet was based on leaves (52% = 34% young leaves and leaf buds + 18% mature leaves) and fruits (39% = 20% ripe fruits + 19% unripe fruits). A total of 35 plant species served as food sources during the study. *Coussapoa microcarpa*, *Ficus organensis*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Ficus insipida* and *Zanthoxylum hyemalis* were the most eaten species. Time spent feeding and day range were influenced by diet composition, a pattern likely related to differences in availability of and nutritional and/or energy gain from each food item and species eaten.

INTRODUÇÃO

O forrageio é um comportamento essencial na vida de um animal, pois é através dele que o indivíduo adquire energia e nutrientes para o desempenho de suas atividades (Kramer, 2001). Esse comportamento é composto pelos processos de localização, aquisição e assimilação do alimento (Cant & Temerin, 1984). A fim de maximizar o ganho líquido de energia durante o forrageio e garantir um alto retorno nutricional com o mínimo gasto energético (Charnov, 1976), os primatas não-humanos enfrentam uma série de desafios, tais como distinguir alimentos comestíveis e não-comestíveis e decidir a quantidade a ser ingerida de cada espécie e/ou item alimentar (Post, 1984).

A distribuição variável dos recursos no tempo e no espaço, principalmente em locais onde a sazonalidade é acentuada (Milton, 1980), é outro importante desafio enfrentado pelos primatas, visto que a oferta de determinados itens pode estar restrita a certas estações do ano. Além dessa disponibilidade, o retorno energético que cada alimento oferece costuma variar entre as espécies de plantas e suas estruturas reprodutivas e vegetativas. Por isso, frente às variações na disponibilidade e qualidade dos recursos, os primatas precisam se alimentar de forma seletiva (Garber, 1987), priorizando determinados habitats, áreas de alimentação, espécies e indivíduos que compõem sua dieta (Altmann, 1998).

Dessa forma, a disponibilidade de um determinado alimento não reflete, necessariamente, a sua importância e o seu consumo por primatas herbívoros, os quais selecionam seus recursos alimentares com base no retorno nutricional (proteínas, água e carboidratos) e na quantidade de compostos secundários que cada alimento contém (Begon et al., 1990; Norscia, et al., 2006; Waterman & Kool, 1994). Sendo assim, eles costumam se alimentar de itens com baixa disponibilidade, quando esses oferecem um

alto retorno energético, mas mudam sua dieta para itens menos energéticos e mais amplamente distribuídos, quando os primeiros se tornam muito escassos ou ausentes no ambiente (Hladik, 1977; Richard, 1985, Tutin et al., 1997).

Além disso, para atingir um balanço adequado entre a energia gasta e a energia obtida na alimentação, os primatas podem alterar o tempo que dedicam as suas atividades diárias, em especial o tempo dedicado ao forrageio (Clymer, 2006; McArthur & Pianka, 1966; Overdorff, 1996; Pavelka & Knopff, 2004; Post, 1984). Dessa forma, alguns primatas podem dedicar mais tempo à locomoção em períodos de baixa disponibilidade de alimentos energéticos, a fim de encontrar uma quantidade suficiente de tais recursos para compor sua dieta (Chapman, 1988; Rodríguez-Luna et al., 2003; Terborgh, 1983). Outros, por sua vez, podem adotar a estratégia oposta e locomover-se por menores distâncias nos períodos de escassez (Boinski, 1987; Dunbar, 1988) ou aumentar o tempo dedicado ao descanso (Silver & Marsh, 2003), a fim de reduzir o gasto energético (Milton, 1998). À semelhança de outros primatas frugívoros, o mangabeí africano (*Lophocebus albigena*), por exemplo, respondeu à variação na disponibilidade de frutos no ambiente aumentando o tempo dedicado a alimentação e diminuindo o tempo dedicado ao descanso (Poulsen et al., 2001). Boinski (1987) também observou que o macaco-de-cheiro (*Saimiri oerstedii*) dedica quantidades de tempo distintas para a alimentação em resposta à oferta de recursos.

Apesar da maior homogeneidade da oferta de folhas no tempo e no espaço (Glander, 1981; 1982; Oates, 1994), os primatas folívoros são seletivos na escolha das espécies que compõem sua dieta (Koenig et al., 1998; Oates, 1994; Oates & Davies, 1994; Yeager & Kirkpatrick, 1998). Em um estudo com sifakas folívoros (*Propithecus verreauxi*), Norscia et al. (2006) verificaram que esses prossímios apresentaram uma dieta amplamente seletiva, na qual a escolha do alimento foi direcionada principalmente

pela sua qualidade. Assim, eles apresentaram preferência por famílias de plantas menos abundantes na mata, priorizaram itens de maior retorno energético e consumiram folhas maduras apenas quando outros itens mais energéticos não estavam disponíveis. Além disso, estudos com outras espécies de indrídeos demonstraram que eles são capazes de adaptar seu padrão de atividades à oferta de alimentos, através de um aumento da inatividade em períodos de consumo de alimentos de baixo retorno nutricional, como uma estratégia para maximizar o ganho líquido de energia (Mutschler, 1999; Nash, 1998).

A seletividade na composição da dieta observada nos primatas folívoros ocorre porque, além de proteínas, fibras e minerais, as folhas contêm compostos secundários tóxicos (por exemplo, alcalóides) e inibidores de digestão (por exemplo, taninos) (Garber, 1987; Waterman & Kool, 1994). *Colobus guereza* é outro primata folívoro que compõe sua dieta de forma seletiva. Ele costuma dar preferência às folhas jovens em detrimento das maduras e ser seletivo em relação às espécies consumidas. Além disso, pode alterar sua área de uso para obter alimentos específicos e utilizar recursos com grande variedade nutricional, a fim de suprir suas necessidades diárias de energia e evitar a ingestão de grandes quantidades de compostos secundários (Harris, 2006). Essa complexa distribuição de nutrientes e compostos secundários presentes nas folhas, aliada à distribuição espacial das espécies vegetais na área de vida dos primatas folívoros faz com que eles tenham que tomar decisões sobre a direção, a distância e a velocidade de deslocamento necessárias para obter esse recurso (Garber, 1987). A observação da adoção de deslocamentos direcionais entre áreas de alimentação é uma evidência que sugere que esses animais utilizam complexos mapas mentais para aumentar a eficiência de seu forrageio (Oates, 1986).

O presente estudo foi realizado com o intuito de investigar a ecologia e o comportamento de um grupo de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*), enfatizando as possíveis alterações no seu padrão de atividades frente às variações na composição de sua dieta.

Os representantes do gênero *Alouatta*, conhecidos popularmente como bugios, barbados ou guaribas, possuem a dieta mais folívora entre os primatas Neotropicais (Rosenberger & Strier, 1989). Algumas espécies podem chegar a consumir mais de 90% de folhas em determinados ambientes ou épocas do ano (Bicca-Marques, 2003; Estrada 1984; Glander, 1975; Milton, 1982; Prates, 2007; Rodríguez-Luna et al., 2003; Rylands & Keuroghlian, 1988). São animais considerados colonizadores (Eisenberg, 1979) por apresentarem alta capacidade de adaptação a diferentes tipos de floresta (Neville et al., 1988; Johns & Skorupa, 1987), a qual está relacionada à estratégia de forrageio adotada (Chiarello, 1993; Estrada & Coates-Estrada, 1996; Gilbert, 2003; Gómez-Marín et al., 2001; Lovejoy et al., 1986; Marsh, 1999; Schwarzkopf & Rylands, 1989). Além da capacidade de incluir grande quantidade de folhas na dieta, os bugios são hábeis em adaptar sua alimentação à oferta de espécies de plantas existente em cada ambiente (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994; Rodríguez-Luna et al., 2003; Silver & Marsh, 2003) e, a fim de evitar a intoxicação por compostos secundários, consomem diariamente pequenas quantidades de folhas de uma ampla gama de espécies.

Os bugios podem apresentar preferência por certas espécies de plantas em detrimento de outras (Milton, 1980), dessa forma, algumas espécies podem ser consideradas como espécies-chaves para a composição da dieta desses primatas e esse parece ser o caso do gênero *Ficus* (Bicca-Marques, 2003; Milton, 1980; Rivera & Calmé, 2006; Serio-Silva et al., 2002). Esse gênero contribui em altas proporções de folhas novas e maduras além da importante contribuição de frutos para a dieta de muitos

primatas, entre eles para o gênero *Alouatta* (Milton, 1980; Serio-Silva, 1996; Silver et al., 1998). Essa importante relação estabelecida entre os bugios e as figueiras pode estar relacionada, entre outros fatores, à assincronia observada na frutificação das figueiras (Janzen, 1979), o que proporciona a oferta constante de alimentos e representaria uma fonte de recursos importante em períodos de escassez de recursos sazonais (Serio-Silva et al., 2002).

Além da seletividade na composição de sua dieta, outra característica que tem sido proposta como determinante da grande capacidade de adaptação das espécies do gênero *Alouatta*, refere-se à adoção de uma estratégia comportamental de economia de energia, na qual o tempo dedicado às atividades diárias pode variar em decorrência de alterações na oferta de recursos (Milton, 1978). Conforme descrito anteriormente para outros primatas, os bugios podem dedicar menos tempo à locomoção (Juan et al., 2000) ou aumentar o tempo de inatividade (Silver & Marsh, 2003) em períodos de baixa disponibilidade de alimento, a fim de economizar energia. Dessa forma, eles seriam capazes de adotar uma estratégia de baixo custo-baixa recompensa em períodos de baixa disponibilidade de recursos alimentares, na qual esses primatas economizariam energia dedicando mais tempo ao descanso e menos tempo a locomoção; ou uma estratégia de alto custo-alta recompensa em épocas de alta disponibilidade, na qual eles dedicariam mais tempo a locomoção e menos tempo ao descanso (Zunino, 1986).

O descanso é um comportamento que se destaca na estratégia comportamental dos bugios para economizar energia (Bicca-Marques, 2003). Milton (1978) sugere que a alta proporção de tempo alocada para esse comportamento seria uma estratégia para minimizar o gasto energético devido à grande proporção de folhas consumidas por esses animais. A adoção de uma estratégia comportamental seria justificada pelo fato dos bugios não possuírem adaptações anatômicas significativas para a digestão eficaz de

uma dieta rica em folhas (Milton, 1978). Por isso, Milton, (1978) os chamou de folívoros comportamentais.

Segundo Garber (1987), os folívoros comportamentais necessitam de uma alimentação mais diversa e mais selecionada do que os primatas folívoros anatômicos, como os colobíneos e indrídeos do Velho Mundo (Milton, 1978) para que evitem a intoxicação por compostos secundários e possam contar com todos os nutrientes necessários para compor sua dieta diária. Dessa forma, os bugios mostram preferência por alimentos sazonais (frutos, flores e folhas novas) (Juan et al., 2000; Milton, 1980; Rodríguez-Luna et al., 2003), os quais são mais energéticos e menos tóxicos do que os alimentos perenes (folhas maduras) (Milton, 1980).

Essas estratégias consideram a variação na demanda energética envolvida na obtenção de cada recurso alimentar, a qual é influenciada pelo padrão de disponibilidade espaço-temporal de cada recurso sazonal e não-sazonal. Pavelka & Knopff (2004), por exemplo, observaram que um grupo de *A. pigra* dedicou mais tempo à locomoção na estação em que consumiu grandes quantidades de frutos (alimento energético) do que na estação em que as folhas dominaram a dieta, dando suporte à hipótese de que a qualidade dos recursos que compõem a dieta dos bugios pode alterar seu padrão de atividades e/ou suas estratégias de forrageio (Pavelka & Knopff, 2004; Rodríguez-Luna et al., 2003).

Apesar de o gênero *Alouatta* ser amplamente distribuído, habitar diferentes formações florestais e com variados graus de perturbação, o tempo alocado a cada comportamento parece permanecer relativamente constante e costuma estar dentro de um padrão (Bicca-Marques, 2003; Crockett & Eisenberg, 1987), no qual o descanso representa mais da metade do orçamento diário de atividades, seguido pela alimentação e locomoção (Crockett & Eisenberg, 1987). No entanto, a influência da variação na

oferta de alimentos sazonais no tempo alocado às diferentes atividades ao longo do ano, especialmente em ambientes subtropicais com sazonalidade mais marcante, ainda é pouco entendida. Assim, no presente estudo são testadas as seguintes predições:

- 1) a contribuição de folhas na dieta do grupo de estudo é um bom preditor do tempo dedicado ao descanso;
- 2) o tempo dedicado à alimentação varia de acordo com o item que está sendo consumido;
- 3) a distância percorrida varia de acordo com o item que está sendo consumido;
- 4) os bugios procuram recursos específicos em partes específicas do fragmento;
- 5) as porções do fragmento que foram mais utilizadas para alimentação foram utilizadas, principalmente, para o consumo de folhas;
- 6) a composição da dieta varia ao longo do ano em resposta à disponibilidade dos recursos alimentares;
- 7) as espécies de figueiras têm grande destaque na composição da dieta do grupo de *Alouatta guariba clamitans* do presente estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em um fragmento de 5 ha (Figura 1) pertencente a uma propriedade particular rural no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil (30°22'29"-30°22'37"S, 51°27'25"-51°27'37"O). Nessa propriedade, há outros 10 fragmentos florestais com tamanhos que variam entre 1 e 75 ha, todos habitados por bugios. O único grupo de bugios-ruivos residente no fragmento de estudo foi acompanhado entre novembro de 2006 e outubro de 2007, após um período de habituação de quatro meses (agosto a novembro de 2006). O grupo era composto por 5-8 indivíduos (um macho adulto - Wod, duas fêmeas adultas – Rebordeza e Margô, 1-2 machos jovens - Agostinho e Tuco, 1-2 machos infantes independentes – Ademar e Joélson, 1 macho infante dependente - Novato), os quais foram identificados com base no tamanho corporal, na coloração e em marcas naturais. As classes sexo-etárias foram definidas conforme proposto por Mendes (1989). Durante o período de habituação do grupo, um macho subadulto foi expulso do grupo. Este macho foi visto isolado ou na periferia do grupo em três ocasiões durante a coleta de dados (março e julho de 2007). Seu destino é desconhecido.

A coleta de dados comportamentais foi realizada durante cinco dias por mês do amanhecer ao pôr-do-sol ao longo de todo o ano, exceto em julho (quatro dias). Todos os dias de coleta analisados tiveram no mínimo 8 horas de observação. O método de coleta de dados utilizado foi o de varredura instantânea (Altmann, 1974) com cinco minutos de amostragem e 10 minutos de intervalo. Foram observadas as seguintes categorias comportamentais:

DESCANSO: comportamento em que o animal não está em atividade física, pode estar somente parado ou dormindo;

LOCOMOÇÃO: comportamento de deslocamento dos animais; nessa categoria foram agrupados o movimento individual em uma mesma árvore e o deslocamento (viagem) em grupo entre árvores;

ALIMENTAÇÃO: comportamento de mastigação e ingestão de itens alimentares;

SOCIAL: comportamento que envolve a interação de dois ou mais indivíduos.

OUTROS: nessa categoria foram agrupados três comportamentos, explorar o ambiente, beber água e necessidades fisiológicas.

a) Explorar o ambiente: pendurados pela cauda explorando elementos do ambiente ou o seu próprio corpo com as mãos;

b) Beber água: ato de ingerir água acumulada em bromélias, no chão ou em ocos de árvore.

c) Necessidades fisiológicas: ato de defecar ou urinar.

A identidade de cada indivíduo avistado e seu comportamento foram registrados em cada unidade amostral de varredura. As árvores utilizadas para alimentação foram identificadas em nível de espécie e marcadas com um código. Durante a alimentação foram registrados o código da árvore utilizada e o item consumido. O método da frequência foi utilizado para a análise do padrão de atividades e da composição da dieta (Oates, 1977). A fim de verificar o padrão de uso do espaço pelos bugios, a área foi dividida em quadrantes de 25 m² (Figura 2), os quais foram demarcados por piquetes de madeira identificados com um código. Estes piquetes foram unidos por um barbante no nível do solo, para facilitar a localização dos quadrantes. Assim, a cada unidade amostral de varredura foi registrado o quadrante utilizado para, posteriormente, ser calculada a distância diária percorrida pelos bugios.



Figura 1. Fragmento de 5 ha em Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, habitado por um grupo de *Alouatta guariba clamitans* (Fonte: www.googleearth.com).

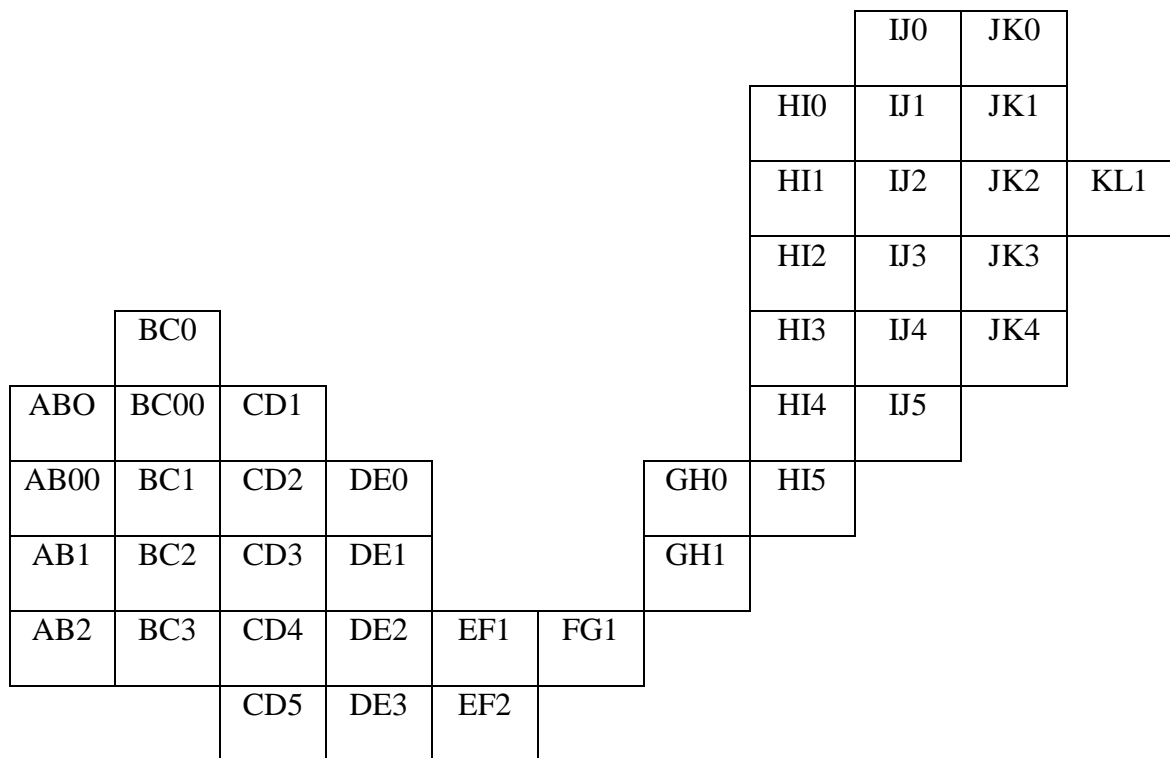


Figura 2. Quadrantes de 25 m² na área de estudo localizada no Município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

A composição da floresta foi estimada através de um levantamento fitossociológico pelo método do ponto centrado (Krebs, 1998), no qual a árvore com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm mais próxima do ponto em cada quadrante foi marcada, identificada e medida (DAP e altura). Cada ponto foi posicionado a 25 m de distância, a fim de evitar a sobreposição de árvores amostradas. Um total de 267 árvores pertencentes a 27 famílias, 45 gêneros e 65 espécies foram identificadas (Figura 3) em 77 pontos. Durante os primeiros meses de coleta foram encontradas mais quatro espécies de árvores, totalizando 69 espécies na área de estudo. O índice de valor de importância (IVI) de cada espécie foi calculado com base na densidade relativa, frequência relativa e dominância relativa (Krebs, 1998) (Tabela 1). As famílias mais representativas em relação ao IVI foram Euphorbiaceae, Myrtaceae e Moraceae, enquanto as mais diversas foram Myrtaceae, Meliaceae e Flacourtiaceae (Figura 3). (Krebs, 1998).

Todos os indivíduos de espécies com até cinco indivíduos na fitossociologia foram monitorados em um acompanhamento mensal da fenologia. Para as demais espécies encontradas no levantamento florístico foram sorteados cinco exemplares de cada para o estudo fenológico. Foi utilizado o método semi-quantitativo Índice de Fournier (1974), no qual a intensidade de cada item (broto de folha, folha nova, folha madura, fruto verde, fruto maduro, botão de flor e flor aberta) é dada por uma classificação que varia de 0 a 4. No entanto, para as análises do presente estudo foram utilizados apenas os dados de presença e ausência dos itens fenológicos e não os dados da classificação semi-quantitativa.

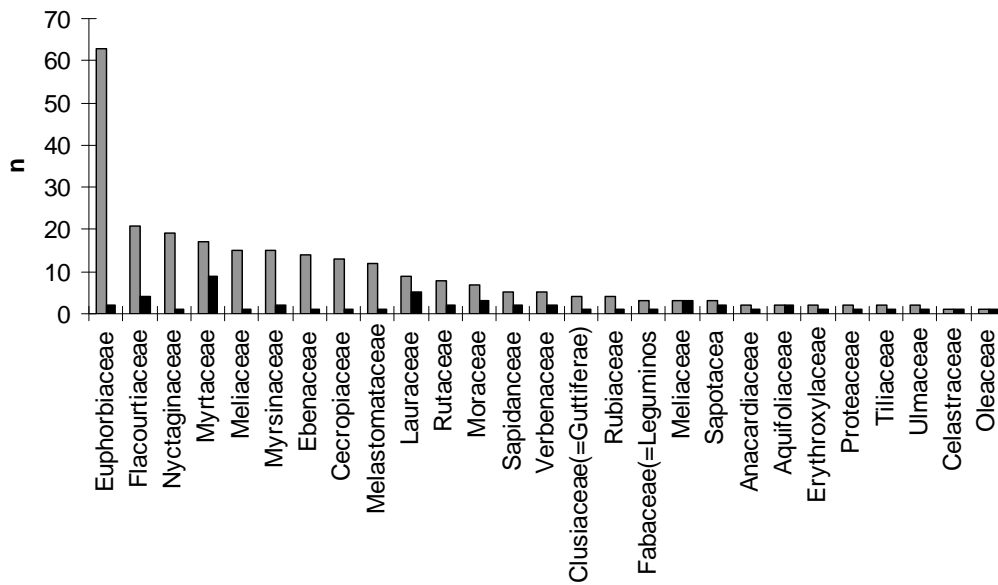


Figura 3. Representatividade das famílias presentes no levantamento florístico (em cinza é indicado o número de indivíduos amostrados e em preto o número de espécies por família).

Tabela 1. Lista das espécies com maior índice de valor de importância (IVI) na área de estudo. Também são apresentados os dados de número de indivíduos (n), frequência relativa (FR), densidade relativa (DR) e dominância relativa (DoR).

| Espécie | Família | n | FR | DR | DoR | IVI |
|-----------------------------|----------------|----------|-----------|-----------|------------|------------|
| <i>Sebastiania serrata</i> | Euphorbiaceae | 51 | 12,2 | 1,70 | 39,7 | 53,6 |
| <i>Coussapoa microcarpa</i> | Cecropiaceae | 18 | 5,9 | 1,31 | 17,7 | 24,9 |
| <i>Guapira opposita</i> | Nyctaginaceae | 22 | 6,7 | 1,33 | 13,7 | 21,8 |
| <i>Zanthoxylum hyemalis</i> | Rutaceae | 1 | 0,4 | 16,69 | 0,1 | 17,2 |
| <i>Trichilia clausenii</i> | Meliaceae | 19 | 6,3 | 1,53 | 4,1 | 11,9 |
| <i>Diospyros inconstans</i> | Ebenaceae | 17 | 6,3 | 1,12 | 3,3 | 10,7 |
| <i>Myrsine guianensis</i> | Myrsinaceae | 15 | 5,5 | 1,18 | 3,8 | 10,5 |
| <i>Cedrela fissilis</i> | Meliaceae | 1 | 0,4 | 7,89 | 0,1 | 8,3 |
| <i>Ficus organensis</i> | Moraceae | 4 | 1,6 | 0,69 | 5,9 | 8,2 |
| <i>Myrcia glabra</i> | Myrtaceae | 6 | 2,4 | 5,05 | 0,4 | 7,8 |

A fim de verificar se houve diferença entre os comportamentos no orçamento de atividades ou o consumo de itens alimentares foi utilizada análise de variância (ANOVA: um critério - Bonferroni).

A correlação entre o consumo de itens alimentares e o tempo alocado aos comportamentos foi realizada através de correlação de Pearson (para dados paramétricos) ou correlação de Spearman (para dados não-paramétricos). A comparação de uma variável independente, como a disponibilidade de estruturas vegetativas ou reprodutoras, com uma variável dependente, como o consumo desses itens, foi realizada através de regressão linear. Considerando-se que o número de espécies contendo frutos (verdes e/ou maduros) no levantamento fenológico apresentou forte correlação com o número de indivíduos que continham o item ($r_p = 0,9376$, $t = 8,5297$, $p < 0,0001$, $n(\text{pares}) = 12$) e o número de espécies contendo flores (botão e/ou abertas) também apresentou essa forte correlação ($r_p = 0,9490$, $t = 9,5142$, $p < 0,0001$, $n(\text{pares}) = 12$), a primeira variável foi utilizada como valor de disponibilidade no presente estudo. O programa utilizado para as análises estatísticas foi o Bio Estat 5.0 (Ayres et al., 2007).

RESULTADOS

Ao longo dos 59 dias de observação foram coletados 9903 registros de comportamento em 560 horas de observação. O padrão anual de atividades do grupo foi dominado pelo descanso (54%, n=5404 registros), seguido pela locomoção (20%, n=1952), alimentação (17%, n=1643), comportamento social (6%, n=584) e outros (beber água, explorar ambiente e necessidades fisiológicas, 3%, n=320) (Figura 4). A dieta foi composta basicamente por folhas (52% = 34% de folhas novas e brotos de folhas + 18% de folhas maduras) e frutos (39% = 20% de frutos maduros + 19% de frutos verdes) com um complemento de flores (9% = 6% de botões de flor + 3% de flores abertas). Não houve relação significativa ao longo dos meses entre o tempo dedicado ao descanso e o consumo de nenhum dos itens alimentares.

Ao longo do ano, foram consumidos itens alimentares de 35 (51%) das 69 espécies listadas para a área de estudo (Tabela 2). Dezesesseis espécies foram fonte de frutos (verdes e/ou maduros) ao longo do ano e 28 de folhas. Não houve relação significativa entre a disponibilidade e o consumo de flores e frutos (Figura 7 e 8). Houve relação significativa entre o consumo de frutos maduros e a disponibilidade de três espécies: *Banara parviflora* ($F=154,0833$, $gl=1$, $p < 0,0001$, $r^2=0,9330$), *Ficus insipida* ($F=23,0476$, $gl=1$, $p=0,001$, $r^2=0,6671$) e *Trichilia clausenii* ($F=128,0765$, $gl=1$, $p < 0,0001$, $r^2=0,9203$). Apenas sete espécies foram consumidas em todas as estações (Tabela 3). As cinco espécies mais consumidas ao longo do ano: *Coussapoa microcarpa*, *Ficus organensis*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Ficus insipida* e *Zanthoxylum hyemalis*, (Tabela 2) foram responsáveis por 52% dos registros de alimentação.

O presente estudo apresentou resultados com diferenças significativas entre os seis primeiros meses (novembro a abril) de coleta de dados e os seis últimos meses (maio a outubro), havendo assim, padrões distintos de comportamento e composição da dieta entre esses dois períodos. Dessa forma, no primeiro semestre de coleta de dados, o consumo de frutos (verdes e/ou maduros) ocupou 47% dos registros de alimentação, sendo 39% de consumo de figueiras e 8% de consumo de outras espécies (Figura 9). Durante esse período, os bugios consumiram significativamente mais frutos maduros do que no segundo ($H=32,4142$, $gl=1$, $p(KW) < 0,0001$) (Figura 7) e a disponibilidade desse item foi significativamente maior nesse período ($H=8,0208$, $gl=1$, $p(KW)=0,0046$).

Já no segundo semestre, os bugios dedicaram mais tempo à alimentação (1002 registros) do que no primeiro (641 registros) ($H=20,9522$, $gl=1$, $p(KW) < 0,0001$) (Figura 5). Durante esse período o percurso diário foi significativamente menor ($F=30,2642$, $gl=1$, $p < 0,0001$) (Figura 10) e o consumo de folhas novas foi maior ($F=6,3990$, $gl=1$, $p=0,0135$) (Figura 6). A disponibilidade de folhas novas não apresentou diferença significativa entre os semestres. Além disso, não houve diferença significativa entre esses períodos quanto ao consumo e disponibilidade de folhas maduras. Da mesma forma, não houve diferença significativa no consumo de frutos quando a análise foi feita incluindo frutos verdes e maduros. Assim, no segundo semestre o consumo de frutos (verdes e/ou maduros) ocupou 32% dos registros de alimentação, sendo 27% para o consumo de figueiras e 5% para o consumo de outras espécies (Figura 9). No entanto, o consumo de frutos nesse período foi significativamente mais direcionado para frutos verdes ($H=12,9626$, $gl=1$, $p(KW)=0,0003$), apesar da disponibilidade desse item ter sido significativamente maior no primeiro semestre ($F=6,9355$, $gl=1$, $p=0,024$). O consumo de flores (botão e/ou flor

aberta) também foi mais intenso nesse semestre ($H=20,7468$, $gl=1$, $p(KW) < 0,0001$), apesar da disponibilidade desse item não ter apresentado diferença significativa entre os dois semestres.

As três espécies de figueiras disponíveis na área de estudo foram consumidas pelos bugios. O consumo de itens de *Ficus insipida*, *Ficus organensis* e *Coussapoa microcarpa* foram responsáveis por 40% ($n=687$) dos registros de alimentação. Os frutos de figueiras foram significativamente mais consumidos do que o das outras espécies ($H=43,8132$, $gl=1$, $p(KW) < 0,0001$), sendo que em 23 dos 59 dias de coleta a totalidade de frutos consumidos foi das espécies de figueiras. O consumo de frutos das figueiras tanto no primeiro quanto no segundo semestre foi superior a 80% dos registros de alimentação para esse item.

O percurso diário ao longo dos meses apresentou relação significativa com o consumo de frutos maduros ($r_s=0,6455$, $t=2,5352$, $p=0,0319$, $n(\text{pares})=11$) e relação inversa com o consumo de frutos verdes ($r_p=-0,6389$, $t=-2,4917$, $p=-0,0343$, $gl=9$) e botões de flor ($r_s=-0,6770$, $t=-2,7593$, $p=0,0221$, $n(\text{pares})=11$). No entanto, não houve relação significativa entre esse comportamento e o consumo de folhas, tanto para folhas jovens e brotos quanto para folhas maduras.

Os bugios utilizaram toda a extensão do fragmento como área de vida. O uso da porção esquerda do fragmento totalizou 78% dos registros, enquanto o uso da porção direita ocupou 22% dos registros. O percurso diário teve variação anual de 75 m a 1187 m e foi significativamente menor em julho (293 m/ $F=3,4223$, $gl=10$, $p \leq 0,05$) e maior em abril (922 m/ $F=3,4223$, $gl=10$, $p \leq 0,05$). Os cinco quadrantes mais utilizados para alimentação foram responsáveis por 40% dos registros anuais para esse comportamento, enquanto que os cinco quadrantes mais utilizados para descanso foram responsáveis por 45% dos registros anuais para esse comportamento, sendo que AB0, AB00, BC0 e CD1

foram amplamente usados tanto para descanso quanto para alimentação (Figura 11). Além disso, nos quadrantes onde os bugios se alimentaram com maior frequência foram consumidos 56% de frutos (verdes e maduros) e 38% de folhas (novas e maduras), e apenas no quadrante “BC00” o consumo de folhas foi superior ao consumo de frutos (73% folhas e 23% frutos), sendo que nos outros quatro quadrantes destacados, o consumo de frutos foi equivalente ou maior do que o consumo de folhas (AB0 – 23% folhas e 70% frutos; AB00 – 41% folhas e 57% frutos; BC0 – 52% folhas e 52% frutos; CD1 – 24% folhas e 69% frutos).

Da mesma forma, outros quadrantes que foram amplamente visitados pelos bugios e onde eles também utilizaram predominantemente uma espécie para extração de recursos alimentares (Figura 12), como é o caso do quadrante BC1, onde eles consumiram basicamente folhas de apenas um indivíduo de *Ficus insipida*, DE1 onde o consumo concentrou-se em folhas novas e maduras de dois indivíduos de *Dasyphilum spineceis* e AB00 e HI2 onde eles consumiram basicamente frutos verdes e maduros de *Ficus organensis* (de um exemplar da espécie em cada quadrante). A espécie *Dasyphilum spineceis* não está entre as cinco espécies mais consumidas pelos bugios (Tabela 2), no entanto ela apresentou grande destaque nos registros de alimentação para o quadrante DE1.

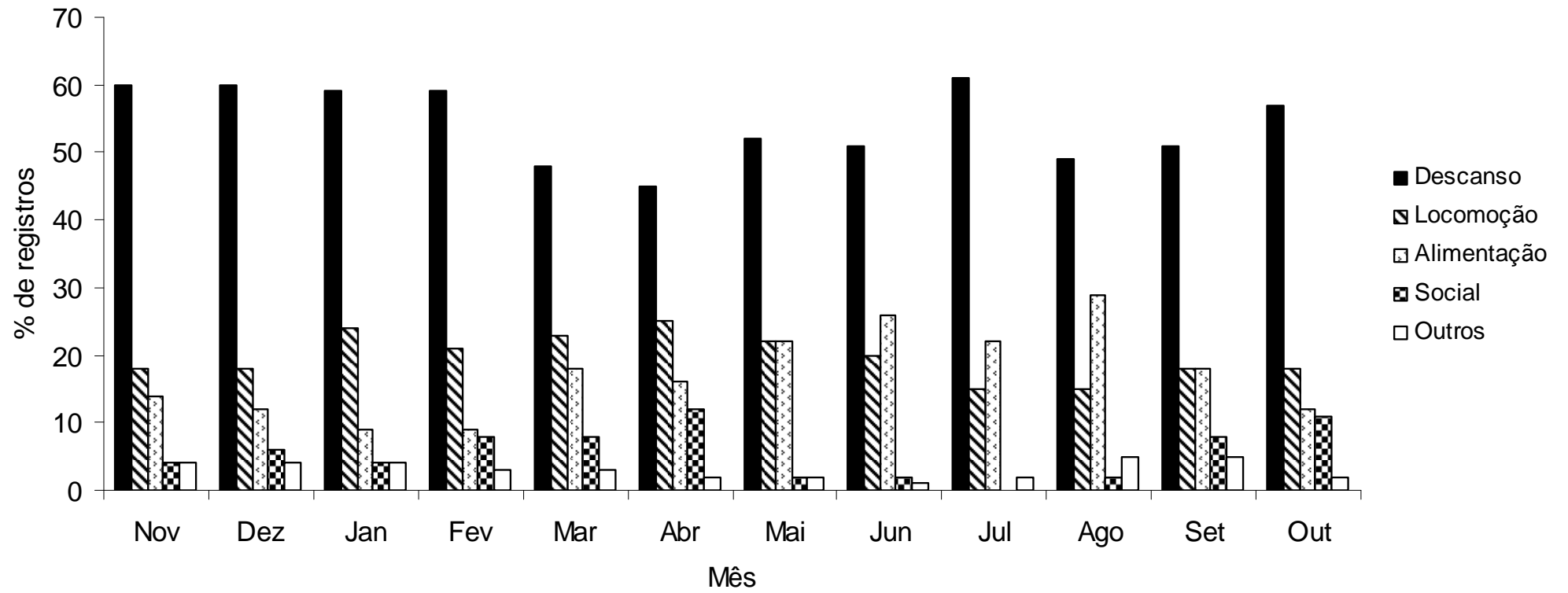


Figura 4. Padrão de atividades mensal do grupo de *Alouatta guariba clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

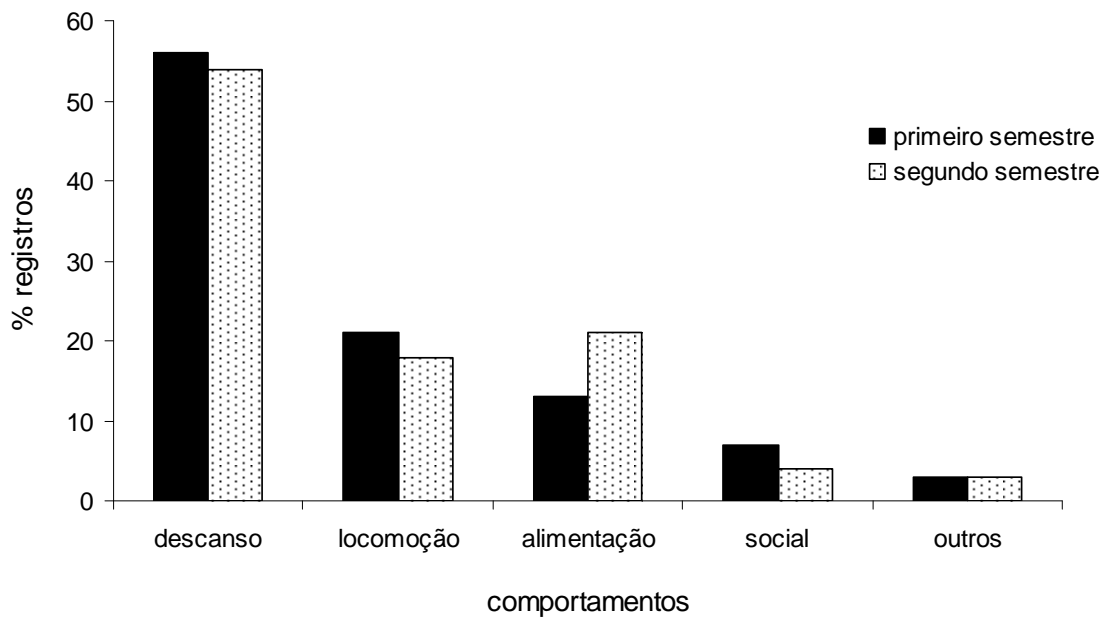


Figura 5. Padrão de atividades semestral do grupo de *Alouatta guariba clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

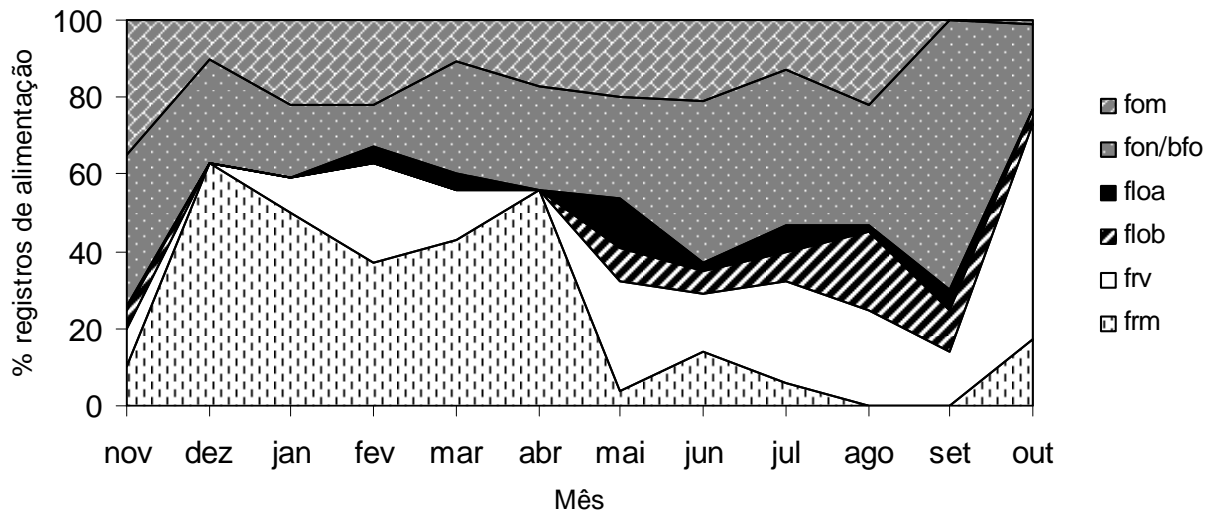


Figura 6. Consumo mensal dos itens alimentares (fom = folha madura, fon/bfo = folha nova + broto de folha, floa = flor aberta, flob = botão de flor, frv = fruto verde e frm = fruto maduro) pelo grupo de *Alouatta guariba clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

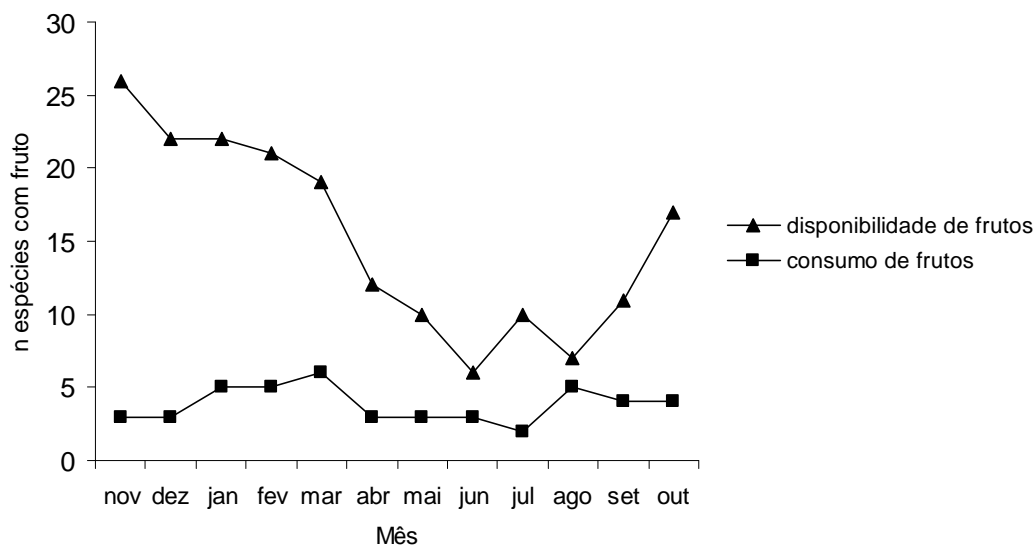


Figura 7. Número de espécies com disponibilidade de frutos (verdes e maduros) e número de espécies com consumo de frutos pelo grupo de *Alouatta guariba clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

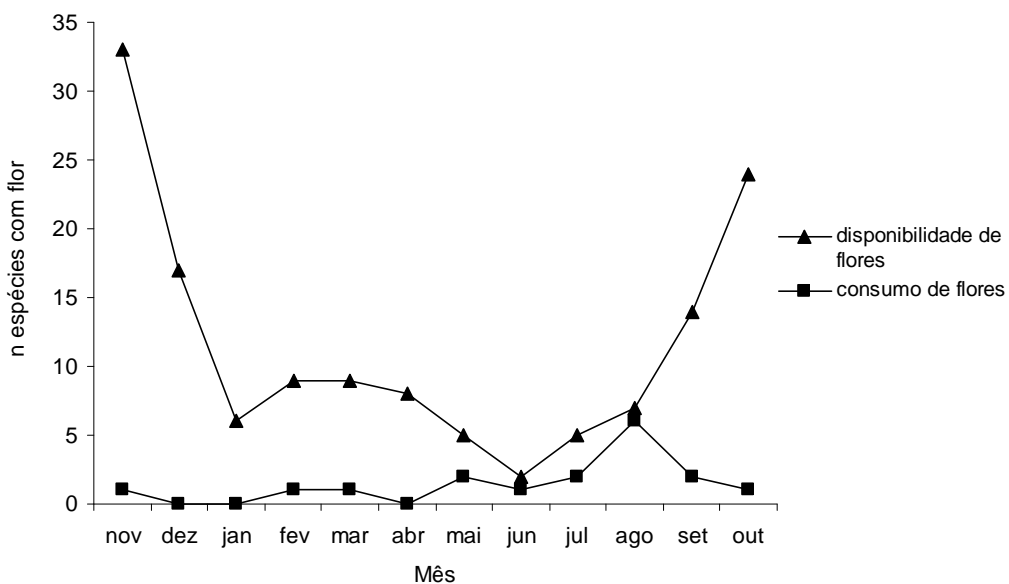


Figura 8. Número de espécies com disponibilidade de flores (botão e abertas) e número de espécies com consumo de flores pelo grupo de *Alouatta guariba clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

Tabela 2. Espécies e ítems (fom = folha madura, fon/bfo = folha nova + broto de folha, floa = flor aberta, flob = botão de flor, frv = fruto verde e frm = fruto maduro) consumidos pelos bugios (*Alouatta guariba clamitans*) ao longo das estações P = primavera, V = verão, O = outono e I = inverno (X = espécie consumida e 0 = espécie não consumida) no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

| <i>Espécie</i> | <i>registros de alimentação (n)</i> | <i>Árvores exploradas (n)</i> | <i>Floa (n)</i> | <i>Flob (n)</i> | <i>Fom (n)</i> | <i>Fon/Bfo (n)</i> | <i>Frv (n)</i> | <i>Frm (n)</i> | <i>P</i> | <i>V</i> | <i>O</i> | <i>I</i> |
|---------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|-----------------|-----------------|----------------|--------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|
| <i>Coussapoa microcarpa</i> | 267 | 18 | 0 | 0 | 10 | 20 | 68 | 171 | x | x | x | x |
| <i>Ficus organensis</i> | 266 | 12 | 0 | 0 | 4 | 4 | 178 | 81 | x | x | x | x |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | 133 | 3 | 0 | 0 | 38 | 104 | 0 | 0 | x | x | x | x |
| <i>Ficus insipida</i> | 109 | 9 | 0 | 0 | 19 | 81 | 7 | 3 | x | x | x | x |
| <i>Zanthoxylum hyemalis</i> | 89 | 14 | 0 | 0 | 43 | 55 | 0 | 0 | x | x | x | x |
| <i>Dasyphilum spineceis</i> | 76 | 6 | 0 | 0 | 43 | 33 | 0 | 0 | 0 | 0 | x | x |
| <i>Guapira opposita</i> | 70 | 15 | 1 | 60 | 2 | 1 | 2 | 5 | x | 0 | x | x |
| <i>Sorocea bonplandii</i> | 64 | 12 | 0 | 0 | 4 | 64 | 0 | 0 | x | 0 | x | 0 |
| <i>Diospyros inconstans</i> | 54 | 13 | 2 | 2 | 6 | 46 | 0 | 0 | x | 0 | x | x |
| <i>Myrsine guianensis</i> | 40 | 11 | 7 | 16 | 1 | 1 | 15 | 0 | 0 | 0 | x | x |
| <i>Banara parviflora</i> | 29 | 7 | 0 | 0 | 11 | 13 | 0 | 5 | x | x | 0 | x |
| <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> | 24 | 10 | 0 | 0 | 14 | 11 | 0 | 0 | x | x | x | x |
| <i>Trichilia clausenii</i> | 21 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | x | x | 0 |
| <i>Ilex brevicuspis</i> | 19 | 4 | 0 | 6 | 1 | 16 | 2 | 0 | x | 0 | 0 | x |
| <i>Ilex dumosa</i> | 18 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 | 0 | x | 0 | 0 | 0 |
| <i>Vitex megapotamica</i> | 16 | 6 | 0 | 0 | 0 | 16 | 0 | 0 | x | x | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|---|
| <i>Luehea divaricata</i> | 15 | 2 | 9 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | x | 0 | x | 0 |
| <i>Lithraea brasiliensis</i> | 13 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | x | 0 | 0 |
| <i>Nectandra megapotamica</i> | 8 | 4 | 0 | 2 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | X |
| <i>Xylosma pseudosalzmanii</i> | 8 | 3 | 3 | 0 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | x | x | X |
| <i>Casearia silvestris</i> | 7 | 5 | 0 | 1 | 4 | 2 | 0 | 0 | x | x | x | X |
| <i>Casearia decandra</i> | 5 | 3 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | x | 0 | 0 | X |
| <i>Eugenia rostrifolia</i> | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 | 0 | 0 | x | X |
| <i>Allophylus edulis</i> | 4 | 2 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | x |
| <i>Cytharexylum mirianthum</i> | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | x | 0 |
| <i>Eugenia uniflora</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | x | 0 | 0 | 0 |
| <i>Myrcianthes pungens</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | x | 0 | 0 |
| <i>Sebastiania serrata</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | X |
| <i>Campomanesia rhombea</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | x | 0 | 0 | 0 |
| <i>Cedrela fissilis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | x | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eugenia schuechiana</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | X |
| <i>Faramea montevidensis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | x | 0 | 0 |
| <i>Matayba elaeagnoides</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | x | 0 |
| <i>Blepharocalyx salicifolius</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | x | 0 |
| <i>Myrcia glabra</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | x | 0 | 0 | 0 |

Tabela 3. Diferentes intensidades (seletividade) do consumo das espécies de plantas pelo grupo de *Alouatta guariba clamitans* ao longo do ano no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

| <i>Plantas consumidas em todas as estações</i> | <i>Plantas consumidas apenas em uma estação</i> | <i>Espécies com mais de 50 registros de alimentação</i> | <i>Espécies com mais de 10 árvores consumidas</i> | <i>Espécies com menos de 3 árvores consumidas</i> |
|--|---|---|---|---|
| <i>Casearia silvestris</i> | <i>Lithraea brasiliensis</i> | <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | <i>Myrsine guianensis</i> | <i>Luehea divaricata</i> |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | <i>Campomanesia rhombea</i> | <i>Sorocea bonplandii</i> | <i>Sorocea bonplandi</i> | <i>Lithraea brasiliensis</i> |
| <i>Coussapoa microcarpa</i> | <i>Nectandra megapotamica</i> | <i>Coussapoa microcarpa</i> | <i>Coussapoa microcarpa</i> | <i>Campomanesia rhombea</i> |
| <i>Ficus insipida</i> | <i>Cedrela fissilis</i> | <i>Dasyphilum spineceis</i> | <i>Ficus organensis</i> | <i>Cedrela fissilis</i> |
| <i>Ficus organensis</i> | <i>Allophylus edulis</i> | <i>Ficus insipida</i> | <i>Zanthoxylum hyemalis</i> | <i>Allophylus edulis</i> |
| <i>Zanthoxylum hyemalis</i> | <i>Eugenia Schueschiana</i> | <i>Ficus organensis</i> | <i>Guapira opposita</i> | <i>Eugenia rostrifolia</i> |
| <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> | <i>Myrcianthes pungens</i> | <i>Zanthoxylum hyemalis</i> | <i>Diospyros inconstans</i> | <i>Eugenia schueschiana</i> |
| | <i>Campomanesia xanthocarpa</i> | <i>Guapira opposita</i> | | <i>Eugenia uniflora</i> |
| | <i>Matayba elaeagnoides</i> | <i>Diospyros inconstans</i> | | <i>Faramea montevidensis</i> |
| | <i>Ilex dumosa</i> | | | <i>Myrcianthes pungens</i> |
| | <i>Myrcia glabra</i> | | | <i>Campomanesia xanthocarpa</i> |
| | <i>Blepharocalyx salicifolius</i> | | | <i>Ilex dumosa</i> |
| | <i>Faramea montevidensis</i> | | | <i>Matayba elaeagnoides</i> |
| | <i>Cytherexylum mirianthum</i> | | | <i>Myrcia glabra</i> |
| | | | | <i>Blepharocalyx salicifolius</i> |
| | | | | <i>Sebastiania serrata</i> |

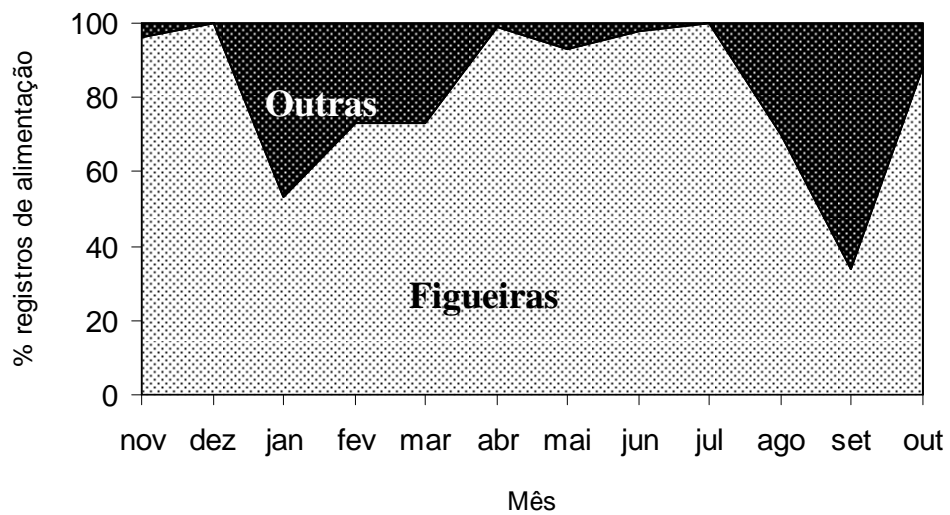


Figura 9. Consumo mensal de frutos (verdes e maduros) de figueiras e de outras espécies pelo grupo de *A. g. clamitans* no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

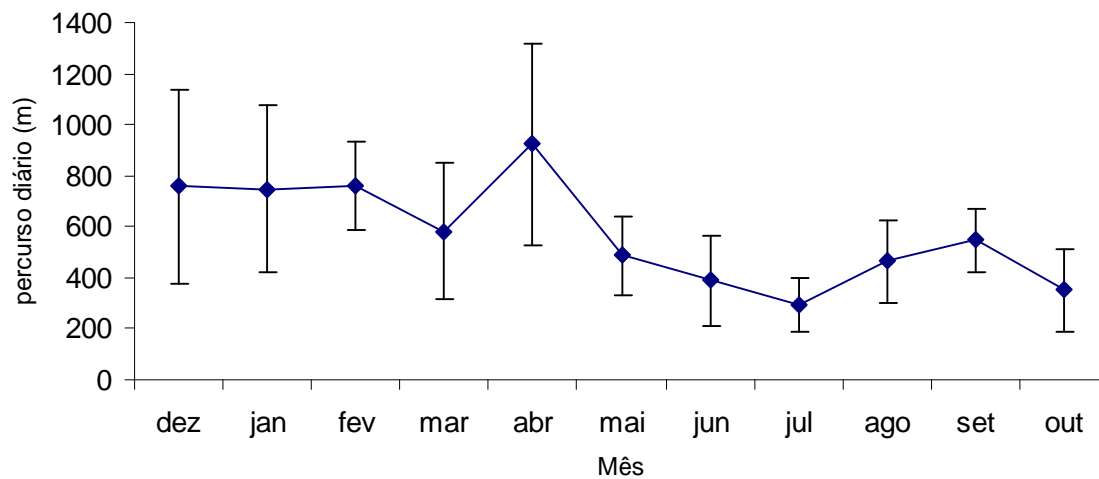


Figura 10. Médias mensais e desvio padrão das distâncias percorridas pelo grupo de *A. g. clamitans* ao longo do ano no município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

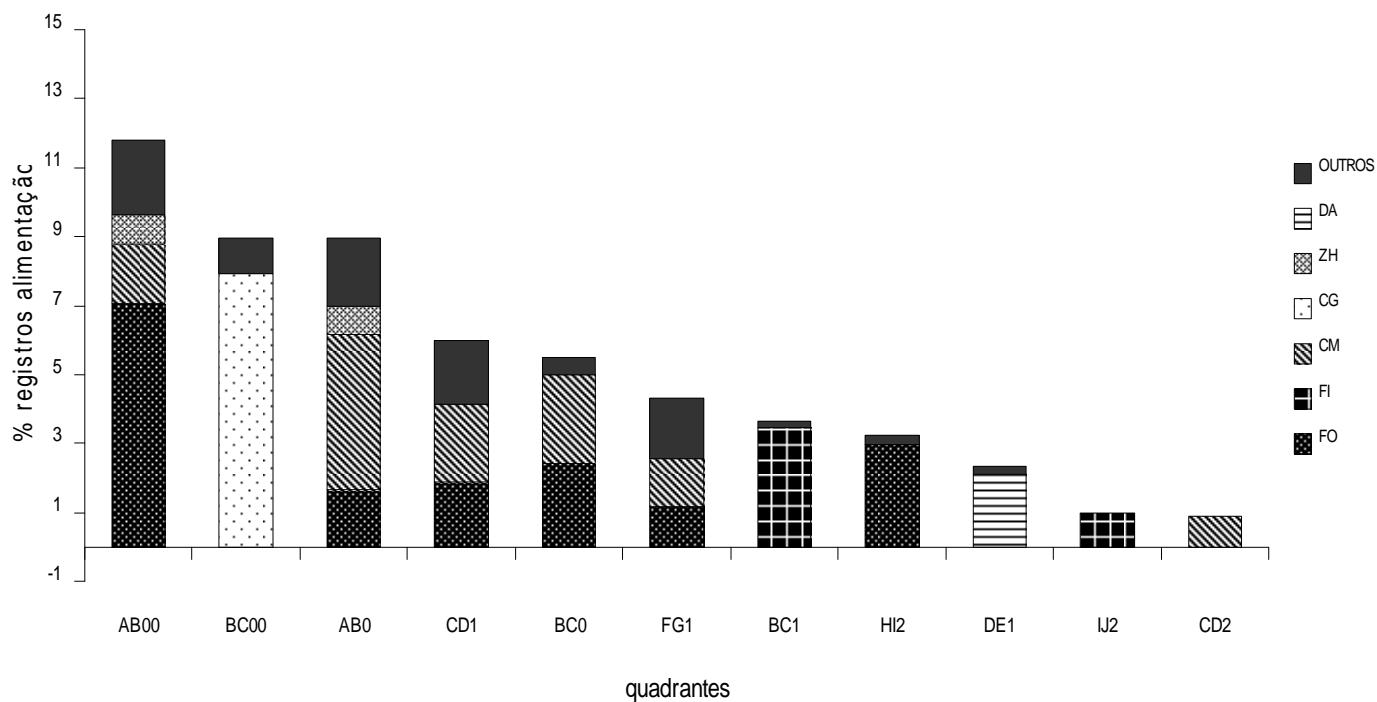


Figura 12. Porcentagem de registros anuais de alimentação para *Dasyphilum spineceis* (DA); *Zanthoxylum hyemalis* (ZH), *Chrysophyllum gonocarpum* (CG), *Coussapoa microcarpa* (CM), *Ficus insipida* (FI), *Ficus organensis* (FO) e espécies com baixa porcentagem de consumo (OUTROS), em quadrantes da área de vida utilizada pelo grupo de *Alouatta guariba clamitans* estudado no Município da Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil.

DISCUSSÃO

O padrão anual de atividades dos bugios se manteve dentro do que foi observado em trabalhos anteriores com *Alouatta* spp. (Bicca-Marques, 2003; Crockett & Eisenberg, 1987), nos quais o descanso foi o comportamento mais representativo. Esse alto índice de descanso costuma ser associado ao alto consumo de folhas (Milton, 1978). Contudo, no presente estudo, o consumo desse item não foi um bom preditor do tempo dedicado ao descanso, visto que esse comportamento manteve-se predominante mesmo nos períodos em que a dieta dos bugios foi composta, principalmente, por frutos. Dessa forma, os bugios demonstraram o uso de uma estratégia de minimizar o gasto energético, independente do item alimentar que predominou na sua dieta, não corroborando, assim, com a folivoria comportamental sugerida por Milton (1978), na qual os bugios dedicariam grandes quantidades de tempo ao descanso, a fim de alocar energia para a melhor extração de nutrientes de um alimento de difícil digestão, as folhas.

Da mesma forma, Pavelka & Knopff (2004) observaram que mesmo em períodos em que houve predomínio de frutos na dieta de *A. pigra*, eles mantiveram os altos índices de inatividade observados em outras épocas do ano. As autoras sugerem que nas espécies de *Alouatta* a dieta seria mais flexível e variável do que os padrões de comportamento, os quais seriam limitados filogeneticamente. Norscia et al. (2006) também não encontraram relação entre altas proporções de descanso e alto consumo de folhas em um estudo realizado com grupos de lêmures folívoros (*Propithecus verreauxi*), no qual o período em que o descanso se destacou não correspondeu ao período no qual o consumo de folhas maduras foi mais intenso.

O maior tempo dedicado à alimentação foi observado quando os bugios se alimentaram predominantemente de folhas. O baixo retorno energético desse recurso requer dos bugios maior tempo dedicado ao seu consumo, para suprir suas necessidades energéticas (Strier, 1992, *apud* Clymer, 2006). Assim, quando os bugios se alimentaram de outros itens tais como flores e frutos, o tempo dedicado à alimentação foi menor, provavelmente porque esses itens disponibilizam mais energia e nutrientes do que as folhas, e dessa forma permitem que os animais atinjam suas necessidades nutricionais mais rapidamente do que quando consomem grandes quantidades de folhas.

Por outro lado, as maiores distâncias percorridas ocorreram quando os bugios se alimentaram de frutos maduros e isso pode estar relacionado à distribuição espacial desse recurso no ambiente, visto que a distribuição das folhas é mais uniforme do que a distribuição de frutos (Milton, 1980). A quantidade de itens de baixo retorno energético, como as folhas, costuma ser inversamente proporcional ao percurso diário e área de vida dos primatas (Janson & Goldsmith, 1995, *apud* Buzzard, 2006). Isso também pode estar relacionado ao fato dos primatas folívoros do Novo Mundo apresentarem maior sensibilidade a problemas relacionados à toxicidade dos alimentos, pelo fato de não possuírem as adaptações anatômicas, já mencionadas anteriormente, para a digestão eficiente de grandes quantidades de folhas (Milton, 1978; Garber, 1987). Por isso, há limites de quantidades de compostos secundários que podem ser ingeridos por esses animais, havendo a necessidade de consumir pequenas quantidades de folhas de diferentes espécies e árvores, a fim de evitar intoxicação, o que justificaria o fato desses primatas interromperem seu percurso diário para se alimentar de folhas e não agirem da mesma forma quando estão consumindo outros itens, como frutos, por exemplo (Garber, 1987).

Assim, segundo Garber (1987), a distribuição espacial dos recursos alimentares possui grande influência nas pausas na locomoção apresentadas pelos primatas ao longo do seu percurso diário, visto que eles costumam locomover-se a fim de procurar alimento (Garber, 1987). Outra possível explicação para a relação positiva entre o percurso diário e o consumo de frutos seria que os bugios teriam mais energia para locomoção nos períodos em que o consumo de alimentos energéticos, como os frutos, era maior (Pavelka & Knopff, 2004).

A distribuição agregada dos frutos no fragmento estudado pode estar relacionada à forma com que os bugios buscaram esse alimento na sua área de vida. Assim, diferente do esperado, houve predomínio de frutos nos quadrantes mais visitados para alimentação. Sendo que apenas no quadrante BC00 houve predomínio do consumo de folhas. Esse alto consumo de frutos em determinadas porções (quadrantes) do fragmento, pode demonstrar a distribuição agregada do recurso, visto que para o forrageio de frutos os animais viajarão de um ponto ao outro com o objetivo de consumir esse recurso, diferente do que foi observado para o consumo de folhas, no qual os animais interrompem seu percurso para consumir folhas de árvores próximas. Além disso, nos quadrantes onde ocorreram as maiores proporções de comportamento alimentar, havia a presença de figueiras, as quais, segundo sua característica de frutificação assincrônica (O'Brien et al., 1998), teria garantido o fornecimento de frutos para esses primatas ao longo do ano, fazendo com que eles retornassem com maior frequência a esses quadrantes a fim de consumir esse recurso.

O grupo de bugios no presente estudo consumiu uma diversidade maior de espécies de folhas do que de frutos. Segundo Milton (1980), a necessidade de diversificar mais o consumo de folhas pode estar relacionada ao baixo retorno energético proporcionado por esse recurso, além da presença de compostos secundários,

já mencionados anteriormente, que variam entre as espécies de plantas e seus indivíduos.

Da mesma forma, Muñoz et al., (2002) encontraram uma estreita relação entre os padrões de uso do espaço, a disponibilidade dos recursos alimentares e a diversidade de alimentos que compuseram a dieta do grupo de *Alouatta palliata* estudado por eles, assim eles encontraram variações significativas entre o número de quadrantes utilizados assim como a proporção de uso de cada um desses quadrantes da área de uso dos primatas de acordo com o item alimentar consumido.

Quanto à exploração dos recursos alimentares, o grupo de *A. g. clamitans* demonstrou grande seletividade, consumindo um número restrito de espécies. Segundo Litvaitis et al. (1996), há grande distinção ecológica entre as palavras “uso” e “seleção” de determinado alimento. Sendo assim, o uso indicaria o consumo, enquanto a seleção seria a escolha de certo alimento entre as opções que o animal possui para seu forrageio. O uso será seletivo quando o consumo de determinado item ou espécie não for dependente da sua grande disponibilidade no ambiente (*apud* Rivera & Calmé, 2006).

Assim, as cinco espécies mais consumidas pelos bugios no presente estudo foram responsáveis por 52% dos registros totais de alimentação. Elas foram consumidas ao longo de todo período de coleta, sendo três espécies de figueiras (*Ficus organensis*, *F. insipida* e *Coussapoa microcarpa*), das quais os primatas consumiram principalmente frutos; e duas espécies *Chrysophyllum gonocarpum* e *Zanthoxylum hyemalis* das quais eles consumiram principalmente folhas. A disponibilidade de árvores de *Chrysophyllum gonocarpum*, mostrou-se baixa na área de vida dos bugios, havendo apenas três exemplares no fragmento, sendo que o consumo concentrou-se em apenas um exemplar, localizado no quadrante BC00. O consumo de folhas desse exemplar de *Chrysophyllum gonocarpum* foi responsável pelo destaque do quadrante

BC00 quanto aos registros de alimentação (Figura 12), o que demonstra também a importância da distribuição dos recursos alimentares no fragmento e a seletividade com que os bugios buscaram cada um deles foi um bom preditor para a maneira com que o espaço disponível foi utilizado por eles. Além disso, o caso particular da espécie de *Chrysophyllum gonocarpum* nesse fragmento (alto uso e baixa disponibilidade), a utilização de determinados quadrantes da área de uso para o consumo de somente uma ou poucas espécies de plantas e o fato de espécies com disponibilidade alta no fragmento terem sido utilizadas para alimentação poucas vezes e apenas em determinadas épocas do ano (por exemplo, *Sebastiania serrata* e *Myrcia glabra*), demonstram um importante refinamento no processo pelo qual um primata essencialmente folívoro seleciona a composição de sua dieta.

Rivera & Calmé (2006) observaram também grande importância de cinco espécies para a dieta de *A. pigra* em suas áreas de estudo, sendo que nos dois fragmentos estudados por elas essas cinco espécies foram responsáveis por mais de 80% dos registros de alimentação. Segundo as autoras essa seletividade indica que o forrageio dos bugios não está baseado na alta disponibilidade das espécies de plantas, e sim na preferência que dão por determinadas espécies em detrimento de outras e sugerem que esses primatas tendem a restringir a composição da sua dieta a poucas espécies, presentes em abundância suficiente e que sejam viáveis por longos períodos (Rivera & Calmé, 2006). Bicca-Marques (2003) verificou que grupos de bugios que vivem em pequenos fragmentos tendem a se alimentar de um número menor de espécies do que os que vivem em áreas maiores. Segundo o autor esse padrão está relacionado ao fato de muitas espécies de árvores tropicais estarem distribuídas de forma agrupada ou aleatória no fragmento e, como consequência, a fragmentação e o isolamento alteram a

diversidade de espécies em pequenas áreas. Assim, quanto menor o fragmento menor tende a ser a riqueza de espécies disponível para os bugios (Bicca-Marques, 2003).

Apesar do grupo de *A. g. clamitans* do presente estudo viver em um pequeno fragmento o consumo de frutos (verdes e/ou maduros) foi considerável, visto que de acordo com Bicca-Marques (2003), a proporção de frutos consumidos anualmente por *A. g. clamitans* costuma estar entre 5% e 36%. Esse recurso, quando disponível, parece ser o mais importante na composição da dieta dos bugios, provavelmente devido ao seu alto retorno energético, observado principalmente nos frutos maduros (Milton, 1980; Pavelka & Knopff, 2004; Rivera & Calmé, 2006). Então, apesar da capacidade desses primatas de consumir grandes quantidades de folhas, parece que é a disponibilidade dos frutos que determina a composição de sua dieta (Estrada & Coates-Estrada, 1984; Julliot & Sebatier, 1993). Dessa forma, o presente estudo corrobora com o que foi encontrado por Bicca-Marques (2003) que não encontrou relação entre o tamanho dos fragmentos analisados e os itens alimentares consumidos pelos bugios e não corrobora o que foi encontrado por Juan et al. (2000), no qual a presença de bugios em pequenos fragmentos estaria relacionada com o alto consumo de folhas.

Os resultados obtidos com o grupo de *A. g. clamitans* estudado estão de acordo com o observado por Silver et al. (1998) e Rivera & Calmé (2006), que também verificaram que o consumo de folhas (principalmente maduras) costuma ser secundário ou suplementar ao consumo de outros itens alimentares mais energéticos. Assim, enquanto as espécies utilizadas pelos bugios como alimento estavam frutificando, eles utilizaram os frutos maduros como principal componente da sua dieta e somente com a escassez desse recurso é que eles passaram a consumir maiores quantidades de outros itens alimentares, incluindo as folhas.

Dessa forma, o destaque dos frutos maduros na composição da dieta dos bugios no período de novembro a abril, pode ser explicado pela maior diversidade de plantas com o item nesse período. No entanto, a quantidade de espécies exploradas foi baixa, tanto no primeiro quanto no segundo semestre. Isso demonstra que não seria a quantidade de espécies frutificando que seria responsável pelo alto consumo, mas sim a importância das poucas espécies que fazem parte da dieta dos bugios e que estavam com fruto nesse período, o que está de acordo com o sugerido por Bicca-Marques (2003) e Rivera & Calmé (2006) quanto à seletividade da dieta pelos bugios.

No período de maio a outubro, os bugios acrescentaram mais folhas novas, frutos verdes e flores a sua dieta, provavelmente devido à queda da disponibilidade de frutos maduros. O fato desses primatas habitarem uma área fragmentada de mata secundária pode ter sido importante para essa alteração da composição da dieta, visto que esses ambientes costumam oferecer folhas novas de melhor qualidade do que florestas contínuas, nas quais a quantidade de fibras presente nas folhas é maior (Cristóbal-Azkarate et al., 2005). O aumento do consumo de frutos verdes observado nesse período reflete uma grande tolerância a alimentos fibrosos (Garber, 1987), os quais não são de fácil digestão. Essa característica que os frutos verdes apresentam pode justificar o fato dos bugios priorizarem o consumo desse item quando maduro (Garber, 1987).

Em ambos semestres, as espécies de figueiras contribuíram com mais de 80% dos registros de consumo de frutos para a dieta dos bugios (Figura 9). O gênero *Ficus* compreende mais de 750 espécies de figueiras (Berg, 1989), e sabe-se que há grande variação no valor energético entre essas espécies, suas partes reprodutivas e vegetativas e mesmo entre indivíduos de uma mesma espécie, visto que, alguns estudos verificaram baixo valor nutricional de algumas espécies e indivíduos do gênero (Wrangham et al.,

1996; Serio-Silva et al., 2002), sendo que outros trabalhos mostraram importância calórica desse recurso (Wrangham et al., 1993), além de importantes concentrações de cálcio em algumas espécies de *Ficus* (O'Brien et al., 1998). Ressaltando que no presente estudo não foi realizado nenhuma análise química, não podendo-se assim, afirmar o valor nutricional das figueiras utilizadas pelos bugios para alimentação no fragmento, e dessa forma, o retorno energético não pode ser excluído como uma possível explicação para o alto consumo de *Ficus*. Além disso, a possibilidade de oferta abundante e permanente de recursos, (acima do retorno nutricional), proporcionada pela frutificação assincrônica (Janzen, 1979); e a alta densidade na área de vida dos bugios, poderiam explicar também esse alto consumo (Serio-Silva et al., 2002).

Asensio et al. (2007) verificaram que as espécies de figueiras foram as mais consumidas pelos grupos de *A. palliata mexicana* nas três áreas que estudaram. Serio-Silva et al. (2002) sugerem que essa mesma subespécie poderia se alimentar de apenas uma ou poucas árvores de *Ficus* sp. e que desta maneira, reduziria o tempo e a energia gastos locomovendo à procura de outros alimentos e alocaria essa energia para a digestão de sua dieta rica em fibras. Rivera & Calmé (2006) verificaram que 50% do tempo dedicado à alimentação, em área de floresta contínua foi alocado para o consumo de espécies de figueiras. Bicca-Marques (2003) também verificou a grande importância das figueiras para a dieta das espécies do gênero *Alouatta*.

O presente trabalho demonstra que o tempo dedicado à alimentação e ao percurso diário variou de acordo com a composição da dieta do grupo de *A. g. clamitans*. Dessa forma, o maior tempo dedicado à alimentação, quando o consumo de folhas foi mais alto, e os percursos diários mais intensos, observados quando esses primatas utilizaram os frutos como principal componente de sua dieta, foram bons preditores para o tempo dedicado a essas atividades. A relação entre os comportamentos

e a composição da dieta apresentada nesse trabalho, permite inferir que a causa para o aumento de tempo dedicado a certa atividade seria a busca de determinado item ou espécie alimentar. No entanto, a análise química dos itens e espécies consumidos permitiria uma visualização mais clara dessa relação, visto que demonstraria as diferenças de retorno energético e nutricional presentes em cada item e/ou espécie de planta. O presente estudo demonstrou que o padrão de atividades dos bugios, foi influenciado pela disponibilidade e retorno nutricional/energético (partindo-se do princípio de que os frutos são alimentos mais energéticos do que as folhas) de cada item alimentar e de cada espécie consumida. Assim, a capacidade desses animais de adaptar sua dieta à disponibilidade de alimentos, compondo-a de forma seletiva, além da capacidade de adaptar seu padrão de atividades às possíveis variações dessa oferta de alimentos, são provavelmente as características que permitem a sua sobrevivência nesse fragmento.

É importante salientar que a análise química dos itens alimentares e das espécies de plantas utilizadas pelos primatas para a alimentação, poderia elucidar de forma mais eficiente o processo seletivo através do qual os bugios compõem sua dieta e, dessa forma, seria uma sugestão para futuros estudos.

BIBLIOGRAFIA

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 40: 227-267.
- Altmann, S.A. (1998). Why be choosy? In Altmann, S.A. (ed.), *Foraging for survival: yearling baboons in Africa*. Chicago University Press, Chicago, pp. 311-339.
- Asensio, N., Cristóbal-Azcarate, J., Dias, P.A., Veá, J.J., & Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica* 78(3): 141-153.
- Ayres, M., Ayres Jr, M., Ayres, D.L., & Santos, A.A.S. (2007). *Bio Estat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Sociedade Civil Mamirauá, MCT, Imprensa Oficial do Estado do Pará, Belém.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1990). *Ecology. individuals, populations and communities*. Blackwell Press, Oxford.
- Berg, C. C. (1989). Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45: 605-611.
- Bicca-Marques, J.C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In Marsh, L.K. (ed.), *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 283-303.
- 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.
- Boinski, S. (1987). Habitat use by squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia Primatologica* 49: 151-167.
- Buzzard, P.J. (2006). Ranging patterns in relation to seasonality and frugivory among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Ta'i Forest. *International Journal of Primatology*, 27(2): 559-573.

- Cant, J., & Temerin, A.L. (1984). A conceptual approach to foraging adaptations in primates. In Rodman, P.S., & Cant, J.G.H. (eds.), *Adaptations for foraging in nonhuman primates: contributions to an organismal biology of prossimians, monkeys, and apes*. Columbia University Press, New York.
- Chapman, C.A. (1988). Patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour* 105:99–116.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Chiarello, A.G. (1993). Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 34: 289-293.
- Clymer, G.A. (2006). *Foraging responses to nutritional pressures in two species of cercopithecines: Macaca mulatta and Papio ursinus*. Master dissertation, Georgia State University, Georgia.
- Cristóbal-Azkarate, J., Veà, 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.
- Crockett, C.M., & Eisenberg, J.F. (1987). Howlers: variations in group size and demography. In Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W., & Struhsaker, T.T. (eds.), *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 54-68.
- Dunbar, R. (1988). *Primate social system*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Eisenberg, J.F. (1979). Habitat, economy, and society: some correlations and hypothesis for the neotropical primates. In Bernstein, I.S., & Smith, E.O. (eds.), *Primate ecology and human origins*. Garland Press, New York.

- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *International Journal of Primatology* 5: 105-131.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1984). Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-92.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17: 759-783.
- Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Garber, P.A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Annual Reviews of Anthropology* 16: 339-364.
- Gilbert, K.A. (2003). Primates and the fragmentation of Amazon forest. In Marsh, L.K. (ed.), *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 145-157.
- Glander, K.E. (1975). Hábitat description and resource utilization: a preliminary report on mantled howling monkey ecology. In Tuttle, R.H. (ed.), *Socioecology and psychology of primates*. The Hague Press, Mouton, pp. 37-57.
- Glander, K.E. (1981). Feeding patterns in mantled howling monkeys. In Kamil, A.C., & Sargent, T.D. (eds.), *Foraging behavior*. Garland Press, New York, pp. 231-257.
- Glander, K.E. (1982). The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of Physical Anthropology* 25:1-18.
- Gómez-Marín, F., Veá, J.J., Rodríguez-Luna, E., García-Orduña, F., Canales-Espinosa, D., Escobar, M., & Asensio, N. (2001). Food resources and the survival of a group

- of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted hábitat at Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Neotropical Primates* 9: 60-66.
- Harris, T.R. (2006). Between-group contest competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:317–329.
- Hernandez-Fernandez, M, & Vrba, E. (2005). Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the resource-use hypothesis. *Evolutionary Ecology* 19:199-219.
- Hladik, C. (1977). A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. In Clutton-Brock, T. H. (ed.), *Primate ecology*, Academic Press, New York, pp. 324–353.
- Hladik, A. (1978). Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. In Montgomery, G. G. (ed.), *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institute Press, Washington, DC, pp. 51-72.
- Horwich, R.H., Koontz, F., Saqul, E., Saqul, H., & Glander, K. (1993). A reintroduction program for the conservation of the black howler monkey in Belize. *Endangered Species Update* 10: 1-6.
- Janzen, D. H. (1979). How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:13–51.
- Jonhs, A.D., & Skorupa, J.P. (1987). Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: a review. *International Journal of Primatology* 8: 157-191.
- Juan, S., Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2000). Contrastes y similitudes em el uso de recursos y patrón general de actividades em tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) em fragmentos de selva de Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* 8: 131-135.

- Julliot, C., & Sabatier, D. (1993). Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14: 527-550.
- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M.K., & Ganzhorn J.U. (1998). When females should contest for food-testing hypotheses about resource density, distribution, size and quality with hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 225–237.
- Kramer, D.L. (2001). Evolutionary ecology, concepts and case-studies. In Foxi, C.W., Roff, D.A., & Fairbairn, D.J. (eds.), *Foraging behavior*. Oxford University Press.
- Krebs, C. J. (1998). *Ecological methodology* (2 ed.). Harper Erow Press, Cambridge.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown, K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., & Hays, M.B. (1986). Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In Soulé, M.E. (ed.), *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Press, Sunderland, pp. 257-285.
- MacArthur, R., & Pianka, E. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603–609.
- Marsh, L.K. (1999). *Ecological effect of the black howler monkey (Alouatta pigra) on fragmented forest in the community baboon sanctuary, Belize*. PhD Dissertation, Washington University, St. Louis.
- Mendes, S.L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (PRIMATES: CEBIDAE) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia* 6(2): 71-104.
- Milton, K. (1978). Behavioral adaptations to leaf-eating by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). In Montgomery, G. G. (ed.), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Press, Washington, DC, pp. 535-550.

- Milton, K. (1980). *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. Columbia University Press, New York.
- Milton, K. (1982). Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. In Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S., & Windsor, D.M. (eds.), *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 273-289.
- Milton, K. (1998). Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* 19(3): 513-548.
- Muñoz, D., García del Valle, Y., Franco, B., Estrada, A., & Magaña, M.A. (2002). Estudio del patrón de actividad general de monos aulladores (*Alouatta palliata*) em El Parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates* 10(1): 11-17.
- Nash, L. T. (1998). Vertical clingers and sleepers: seasonal influences on the activities and substrate use of *Lepilemur leucopus* at Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. *Folia Primatologica*, 69: 204–217.
- 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*. Vol. 2. Belo Horizonte, pp. 349-453.
- Norscia, I., Carrai, V., & Borgognini-Tarli, S.M. (2006). Influence of dry season and food quality and quantity on behavior and feeding strategy of *Propithecus verreauxi* in Kirindy, Madagascar. *International Journal of Primatology* 27(4): 1001-1022.
- Oates, J.F. (1977). The guereza and its food. In Clutton-Brock, T.H. (ed.), *Primate ecology*. Academic Press, New York, pp. 275-321.

- Oates, J.F. (1986). Food distributions and foraging behavior. In Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W., & Struhsaker, T.T. (eds.), *Primate societies*. University Chicago Press, Chicago, pp. 197-209.
- Oates, J.F. (1994). The natural history of african colobines. In Davies, A.G., & Oates, J.F. (eds.), *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 75–128.
- Oates, J.F., & Davies, A.G. (1994). What are the colobines. In Oates, J.F., & Davies, A.G. (eds.), *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–10.
- O'Brien, T. G., Kinnaird, M. F., Dierenfeld, E. S., Conklin-Brittain, N. L., Wrangham, R. W., & Silver, S. C. (1998). What's so special about figs? *Nature* 392: 698.
- Overdorff, D.J. (1996). Ecological correlates to activity and habitat use of two prosimian primates: *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *American Journal of Primatology* 40: 327–342.
- Pavelka, S.M.M., & Knopff, K.H. (2004). Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) on southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-111.
- Post, D.G. 1984. Is Optimization the Optimal Approach to Primate Foraging? In Rodman & Cant (eds.), *Adaptations for foraging in nonhuman primates: contributions to an organismal biology of prosimians, monkeys, and apes*. Columbia University Press, New York, pp. 280-303.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., & Smith, T.B. (2001). Seasonal variation in the feeding ecology of the grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*) in Cameroon. *American Journal of Primatology* 54: 91-105.

- Prates, H.M. (2007). Ecologia e comportamento de um grupo de bugios-ruivos (*Alouatta caraya*) habitante de um pomar em Alegrete, RS, Brasil. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- 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 Estrada A., Garber, P.A., Pavelka, M., & Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer Press, New York, pp. 189-213.
- Rodriguez-Luna, E., Dominguez-Dominguez, L.E., Morales-Mavil, J.E., & Martinez-Morales, M. (2003). Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata mexicana* troop released on an island. In Marsh, L.K. (ed.), *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Press, New York, pp 229–247.
- Rosenberger, A. L., & Strier, K. B. (1989). Adaptive radiation of the ateline primates. *Journal of Human Evolution* 18: 717-750.
- Rylands, A.B., & Keuroghlian, A. (1988). Primate populations in continuous forest fragments in Central Amazonian. *Acta Amazonica* 18: 291-307.
- Schwarzkopf, L., & Rylands, A.B. (1989). Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rain forest fragments. *Biological Conservation* 48: 1-12.
- Serio-Silva, J.C., Rico-Gray, V., Hernández-Salazar, L.T., & 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.
- Silver, S.C., Ostro, L.E.T., Yeager, C.P., & Horwich, R.H. (1998). Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.

- Silver, S.C., & Marsh, L.K. (2003). Dietary flexibility, behavioral plasticity, and survival in fragments: lessons from translocated howlers. In Marsh, L.K. (ed.), *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 251-265.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Terborgh, J. (1986). Keystone plant resources in the tropical rain forest. In Soule, M. (ed.), *Conservation biology*. Sinauer Associates Press, Sunderland, pp. 330-344.
- Tutin, C.E.G., Ham, R.M., White, L.J.T., & Harrison, M.J.S. (1997). The primate community of the Lopé Reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. *American Journal of Primatology* 42:1-24.
- Waterman, P.G., & Kool, M.K. (1994). Colobine food selection and plant chemistry. In Davies, A.G., & Oates, J.F. (eds.), *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 251-284.
- Wrangham, R. W., Conklin, N.L., Etot, G., Obua, G.J., Hunt, K.D., Hauser, M.D., & Clark, A.P. (1993). The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14(2): 243-256
- Wrangham, R.W., Chapman, C.A., Clark-Arcadi, A.P., & Isabirye-Basuta, G. (1996). Social ecology of Kanyawara chimpanzees: implications for the cost of great ape groups. In McGrew, W. C., Marchant, L. F. & Nishida, T. (eds.) *The great ape societies*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 45-57.
- Yeager, C.P., & Kirkpatrick, C.R. (1998). Asian colobine social structure: ecological and evolutionary constraints. *Primates* 39:147-155.

Zunino, G.E. (1986). Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en habitat fragmentados. Doctoral thesis, Universidad de Buenos Aires.