

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**EXTENSÃO DA ZONA DE CONTATO E POTENCIAL HIBRIDAÇÃO ENTRE**

*Alouatta caraya* E *Alouatta guariba clamitans*

**NA REGIÃO DE SÃO FRANCISCO DE ASSIS, RS**

Autor: Felipe Ennes Silva

Orientador: Júlio César Bicca-Marques

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**PORTO ALEGRE - RS - BRASIL**

**2010**

## SUMÁRIO

<b>DEDICATÓRIA</b>	<b>ii</b>
<b>AGRADECIMENTOS</b>	<b>iv</b>
<b>RESUMO</b>	<b>vi</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>vii</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>viii</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>x</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Hibridação em primatas</b>	<b>3</b>
<b>1.2 Zona de contato e potencial hibridação entre <i>Alouatta</i> spp.</b>	<b>3</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>9</b>
<b>2.1 Áreas de estudo</b>	<b>11</b>
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>19</b>
<b>3.1 Cerro da Estância Monjolo</b>	<b>19</b>
<b>3.2 Cerro Agudo</b>	<b>22</b>
<b>3.3 Cerro do Loreto</b>	<b>23</b>
<b>3.4 Arroio Inhandijú</b>	<b>29</b>
<b>3.5 Toroquá e região</b>	<b>32</b>
<b>3.6 Comparação entre as áreas e as espécies em áreas de simpatria</b>	<b>33</b>
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>44</b>
<b>5. BIBLIOGRAFIA</b>	<b>52</b>
<b>6. ANEXO I</b>	<b>61</b>

## **DEDICATÓRIA**

**Ao meu pai e ao meu filho  
por me ensinarem aspectos diferentes  
de uma mesma realidade,  
descrita no seguinte provérbio Keniano:  
“Ame a Terra. Ela não lhe foi doada pelos seus pais.  
Ela foi-lhe emprestada pelos seus filhos.”**

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Professor Dr. Júlio César Bicca-Marques pela orientação, apoio e confiança na realização deste trabalho e, principalmente, por me ensinar o que é ser um cientista nos dias atuais.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de estudos concedida.

Aos membros da banca que contribuíram com importantes sugestões e críticas para o aprimoramento desta dissertação: Gabriel Zunino, Liliana Cortés-Ortiz e Lucas M. Aguiar.

Ao Donarte N. dos Santos Júnior e ao Professor Dr. Régis A. Lahm do Laboratório de Tratamento de Imagens e Geoprocessamento (LTIG/PUCRS) pelo tratamento das imagens da região de estudo.

Aos colegas de laboratório Danusa, David, Elenara e Guilherme pelas importantes dicas e conselhos sobre este trabalho e outros assuntos relacionados à ciência.

Ao Programa Macacos Urbanos pelos muitos ensinamentos sobre a Biologia da Conservação. Em especial ao André pela citação de Arsène Isabelle sobre os grupos mistos encontrados em São Francisco de Assis no século XIV, à Fernanda Teixeira, à Luiza e à Mariele pelos valiosos conselhos nas apresentações do XIII Congresso Brasileiro de Primatologia.

Ao biólogo Guilherme Santos Ramalho pela importante ajuda em campo e valiosa companhia no Cerro do Loreto e na Serra do Toroquá.

Ao Sr. Bozano por toda atenção e acolhimento sem os quais este trabalho seria muito mais difícil. Aos meus primos Rodrigo e Jorge Luís pela atenção e pelos contatos com os proprietários das áreas.

Ao meu primo Hélder e à sua família pela atenção, acolhimento e apoio logístico nas inúmeras idas e vindas à cidade. Também por permitir que o Rodrigo instalasse um estúdio caseiro em sua residência, o que nos possibilitou a gravação do funk “Bugio 40 °C”, alertando de forma lúdica para o problema da febre amarela silvestre na região.

Ao Rossano Reolon pelas valiosas caronas de São Francisco de Assis a Porto Alegre e pelo empréstimo das letras das músicas de todas as edições do festival “Querência do Bugio”.

Aos proprietários das áreas pela colaboração e atenção sem as quais seria impossível realizar este estudo. Em especial ao Sr. José Medeiros (Chimpanzé) e aos seus funcionários Antônio e Mico pelo suporte na Estância Monjolo, ao Alcimar e ao Sérgio Oliveira pelo apoio logístico no Cerro do Loreto e no Cerro Agudo. Na Serra do Toroquá o apoio da secretária de Agricultura Isabel, da direção e dos funcionários da Escola Estadual de Ensino Médio João Octávio Nogueira Leiria e da comunidade do Toroquá foi fundamental para a realização desta etapa do trabalho. No arroio Inhandijú, ao Mano e sua família pelo acolhimento e atenção nos dias mais frios da minha vida.

Aos meus familiares que sempre me apoiaram na minha carreira e em minhas expedições compreendendo a vida de um biólogo de campo. É difícil descrever o quão grato sou-lhes por tudo que representam. Em especial, agradeço a meus pais pelo apoio e incentivo nos momentos de maior dificuldade e a minha companheira Michele Barreto da Silva pela paciência, carinho e dedicação. Também ao meu filho Lucas Barreto Silva por dar um novo sentido a minha existência.

Aos voluntários da Evolucin (Associação Internacional de Ressomatologia e Evolução na Infância) pela compreensão, apoio e coleguismo durante esta etapa.

Aos meus grandes amigos Alexandre Naymayer, Tales Ibanez, Dante Z. e Rubens Camaratta pela amizade de longa data, pelo debate de ideias e pelos momentos de descontração tão importantes.

Por fim, aos bugios da zona de contato por me permitirem refletir sobre diversos aspectos da biologia que, até então, não havia pensado. Em especial, aos bugios com coloração em mosaico, pela sensação indescritível gerada no momento em que vi o primeiro deles!

## RESUMO

A ocorrência de zonas de contato da distribuição de espécies de *Alouatta* e sua provável hibridação foram recentemente descritos para *A. palliata* e *A. pigra* no México e *A. caraya* e *A. guariba clamitans* no sul do Brasil e nordeste da Argentina. O presente estudo avaliou a extensão de uma dessas zonas de contato e potencial hibridação (Cerro dos Negros) na região de São Francisco de Assis, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Foram realizados levantamentos populacionais em cinco áreas localizadas no entorno do Cerro dos Negros, onde foram obtidos 108 avistamentos durante 80 dias de campo e 387 km percorridos. Foram identificados 12 grupos de *A. caraya*, dos quais um continha indivíduos classificados como híbridos com base na coloração em mosaico de sua pelagem, e 17 grupos de *A. guariba clamitans*, dos quais sete continham indivíduos potencialmente híbridos. Também foram avistados cinco grupos mistos com híbridos e quatro grupos formados exclusivamente por indivíduos híbridos. Os indivíduos com pelagem em mosaico eram machos adultos, fêmeas adultas ou imaturos. Ao todo, 44,6% dos indivíduos avistados foram classificados como *A. guariba clamitans* puros, 30,8% como *A. caraya* puros e 24,5% como provavelmente híbridos. Apesar de *A. caraya* formar grupos maiores que *A. guariba clamitans* em alopatria, o tamanho dos grupos avistados nesse estudo foi semelhante, independente da área de estudo e de sua composição ser monoespecífica ou conter híbridos. A razão entre infantes e fêmeas adultas também foi semelhante entre esses tipos de grupos, o que permite sugerir que a hibridação não está comprometendo o processo reprodutivo. Embora análises genéticas sejam necessárias para confirmar o status de híbrido ou puro dos indivíduos dos grupos avistados, bem como sua fertilidade, o presente trabalho mostrou que a zona de contato é mais extensa e que a hibridação entre esses táxons parece ser comum nessas áreas de simpatria.

## ABSTRACT

The occurrence of contact zones of the distribution of *Alouatta* species and their likely hybridization were recently described for *A. palliata* and *A. pigra* in Mexico and *A. caraya* and *A. guariba clamitans* in south Brazil and northeast Argentina. The present study focused on determining the extension of one of these contact zones and potential hybridization (Cerro dos Negros) in São Francisco de Assis region, state of Rio Grande do Sul, Brazil. Population surveys were conducted in five sites in the neighborhood of Cerro dos Negros. A total of 108 howler monkey group sightings were obtained during 80 days of field research and 387 km of trails walked. Twelve groups of *A. caraya*, one containing individuals identified as hybrids on the basis of their mosaic pelage coloration, and 17 groups of *A. guariba clamitans*, seven containing putatively hybrid individuals, were identified. Five mixed-species groups containing hybrids and four groups composed exclusively by putative hybrids were also seen. The mosaic pelage coloration was seen in adult males, adult females and immature individuals. In sum, 44.6% of all individuals were identified as pure *A. guariba clamitans*, 30.8% as pure *A. caraya* and 24.5% as putative hybrids. Despite the fact that allopatric *A. caraya* forms larger groups than allopatric *A. guariba clamitans*, the sighted groups were similar in size, regardless of study site and group membership. The infant to adult female ratio also was similar among all types of groups, allowing to suggest that hybridization is not compromising the reproductive process. Although genetic analyses are required to confirm the hybrid or pure status, as well as the fertility, of the howlers from the surveyed populations, this study showed that the contact zone is wider and that hybridization between sympatric *A. caraya* and *A. guariba clamitans* is probably common.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Limite entre os biomas Campos Sulinos (cinza) e Mata Atlântica (branco) (adaptado de Overbeck et al., 2009) e a distribuição de *A. caraya* (pontos pretos) e *A. guariba clamitans* (pontos vermelhos) no Rio Grande do Sul (adaptado de Bicca-Marques et al., 2008). O círculo azul indica a região de São Francisco de Assis \_\_\_\_\_ 8
- Figura 2:** Região de estudo e as áreas amostradas no entorno do Cerro dos Negros (Fonte: Imagem LANDSAT 5, Falsa cor 1B2G3G, órbita ponto 224/80 de 02/04/2009, disponível em [www.dgi.inpe.br/CDSR](http://www.dgi.inpe.br/CDSR)) \_\_\_\_\_ 12
- Figura 3:** Mata de encosta do Cerro da Estância Monjolo \_\_\_\_\_ 13
- Figura 4:** Face norte (A) e vista da mata em direção ao rio Ibicuí (B) no Cerro Agudo \_\_\_\_\_ 14
- Figura 5:** Face norte (A) e face leste (B) do Cerro do Loreto \_\_\_\_\_ 15
- Figura 6:** Mata ciliar do arroio Inhandijú (A) com áreas adjacentes de cultivo de arroz irrigado (B) e pastagens (C) \_\_\_\_\_ 16
- Figura 7:** Mata de encosta de um dos fragmentos visitados na Serra do Toroquá (A) técnicos da Secretaria Municipal de Saúde coletando bugio (*A. caraya*) morto (B) e ossada de bugio encontrada em fragmento da região (C) \_\_\_\_\_ 18
- Figura 8:** Região de estudo e as áreas amostradas. (1) Grupos monoespecíficos de *A. caraya*. (2) Grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* sem híbridos, monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com híbridos, mistos e somente de híbridos (3) Grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com e sem híbridos, mistos e somente de híbridos (4) Grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com e sem híbridos, monoespecíficos de *A. caraya* com híbridos, mistos e somente de híbridos. Dados do Cerro dos Negros extraídos de Bicca-Marques et al. (2008). Os gráficos indicam a porcentagem de indivíduos em cada área. Preto=*Alouatta caraya*; Branco=*Alouatta guariba clamitans*; Hachurado=híbridos (Fonte: Imagem LANDSAT 5, Falsa cor 1B2G3G, órbita ponto 224/80 de 02/04/2009, disponível em [www.dgi.inpe.br/CDSR](http://www.dgi.inpe.br/CDSR)) \_\_\_\_\_ 20
- Figura 9:** Desenho esquemático dos morfotipos encontrados por Aguiar (2007 et al.) (A-G), Gregorin (2006) (H-J) e o presente estudo (K-T). Preto = marrom escuro tendendo ao preto; branco = marrom claro tendendo ao bege; cinza = transição gradual, mais homogênea entre as tonalidades clara e escura. Em G, coloração bege dourado intermediária das fêmeas \_\_\_\_\_ 25
- Figura 10:** Macho adulto híbrido do grupo MIS 2 do Cerro Agudo. Note a coloração preta na barba e braço e marrom claro na região dorsal, no topo da cabeça no antebraço \_\_\_\_\_ 26
- Figura 11:** Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Cerro Agudo. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; Juv=Juvenis; In=Infantes \_\_\_\_\_ 27

**Figura 12:** Ferimentos na cauda (A) e no membro anterior esquerdo (B) em macho subadulto após encontro agonístico entre grupos vizinhos no Cerro Agudo\_\_\_\_\_28

**Figura 13:** Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Cerro do Loreto. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; M Juv=Machos Juvenis; F Juv=Fêmeas Juvenis; In=Infantes\_\_\_\_\_31

**Figura 14:** Fêmea adulta híbrida do grupo “GUAH 6” do arroio Inhandijú \_\_\_\_\_35

**Figura 15:** Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Arroio Inhandijú. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; M Juv=Machos Juvenis; F Juv=Fêmeas Juvenis; In=Infantes\_\_\_\_\_36

**Figura 16:** Tamanho dos grupos na zona de contato de São Francisco de Assis (Neg= Cerro dos Negros, Mon= Cerro da Estância Monjolo, Agu= Cerro Agudo, Lor= Cerro do Loreto, Inh= Arroio Inhandijú) (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos)\_\_\_\_\_38

**Figura 17:** Tamanho dos grupos monoespecíficos sem híbridos (CAR= *A. caraya* e GUA= *A. guariba*) e dos grupos com híbridos (c/HIB) (monoespecíficos, mistos e somente híbridos) na zona de contato de São Francisco de Assis (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos)\_\_\_\_\_39

**Figura 18:** Tamanho dos grupos na zona de contato de São Francisco de Assis (SFA) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria segundo a literatura (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos)\_\_\_\_\_40

**Figura 19:** Razão entre infantes e fêmeas adultas nos grupos da zona de contato de São Francisco de Assis (SFA) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos)\_\_\_\_\_41

**Figura 20:** Razão entre infantes e fêmeas adultas dos grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* sem híbridos da zona de contato (car SFA e gua SFA) e em alopatria (car lit e gua lit) de acordo com a literatura (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos)\_\_\_\_\_42

**Figura 21:** Razão entre infantes e fêmeas adultas dos grupos com indivíduos híbridos (monoespecíficos, mistos e somente híbridos) da zona de contato de São Francisco de Assis (c/HIB) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos)\_\_\_\_\_43

**Figura 22:** Representatividade de indivíduos potencialmente puros de cada espécie e híbridos nas classes macho adulto (MA), fêmea adulta (FA) e imaturos (IM) nas populações de bugios estudados em São Francisco de Assis, RS, Brasil\_\_\_\_\_45

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Tamanho e composição dos grupos monoespecíficos de *A. caraya* no Cerro da Estância Monjolo\_\_\_\_\_21
- Tabela 2:** Tamanho e composição dos grupos de (*Alouatta* spp.) no Cerro Agudo\_\_\_\_\_24
- Tabela 3:** Tamanho e composição dos grupos de (*Alouatta* spp.) no Cerro do Loreto\_\_\_\_\_29
- Tabela 4:** Tamanho e composição dos grupos de (*Alouatta* spp.) no Arroio Inhandijú\_\_\_\_\_32
- Tabela 5:** Localidades visitadas na região do Toroquá e a tipologia dos indícios da presença de bugios\_\_\_\_\_37

## 1. INTRODUÇÃO

O padrão de distribuição de diferentes elementos da fauna e flora atuais deve-se à relação entre fatores históricos (e.g. deriva dos continentes, eventos glaciais) e contemporâneos (e.g. interações interespecíficas, distribuição de habitats) (Futuyma, 1986). Haffer (1969) considera todos os processos cíclicos que contribuem para a distribuição da biota atual numa escala de tempo. Nesta escala as perturbações ambientais como ciclos climáticos, glaciação e tectônica de placas geram respostas bióticas, tais como alterações na dinâmica populacional, extinções e especiação (Haffer, 1969). Os processos de dispersão, adaptação às variações ambientais e extinção também atuam na dinâmica da distribuição geográfica das espécies e na formação das diferentes comunidades no tempo e no espaço (Futuyma, 1986; Begon et al., 2007). A composição de espécies numa zona de transição (ecótono) entre duas comunidades muda de forma gradual uma vez que suas distribuições podem se sobrepor (Pianka, 1999).

Com esta mudança gradual ao longo de uma região, dois táxons anteriormente isolados podem se encontrar, acasalar e produzir híbridos mantendo uma zona de contato e hibridação (Hewitt, 1988). Nestes casos temos uma zona de contato originada pelo contato secundário entre estes táxons e sua extensão pode ser de poucos a centenas de quilômetros de largura ao longo da distribuição dos táxons envolvidos (Hewitt, 1988). Além disso, a estabilidade de uma zona de contato depende em grande parte dos mecanismos de seleção e dispersão. Onde não há seleção contra o genótipo híbrido, a extensão desta zona de sobreposição está relacionada ao processo de dispersão e ao número de gerações desde o contato inicial, podendo-se esperar uma ampliação desta zona com o tempo (Kuchta, 2007). Por outro lado, se há seleção contra o genótipo híbrido, sua extensão será o produto da taxa de dispersão e da força da seleção. Assim, o estudo da dinâmica de zonas de contato é importante para elucidar os mecanismos envolvidos nos processos evolutivos de formação de espécies e isolamento reprodutivo (Hewitt, 1988; Dowling & Secor, 1997; Kuchta, 2007).

Os efeitos da hibridação e conseqüente processo de introgressão têm sido analisados em plantas e animais para elucidar a importância destes processos na evolução das espécies (Arnold, 1992; Dowling & Secor, 1997; Rieseberg, 1997; Seehausen, 2004). Enquanto na Zoologia a hibridação tem sido relativamente pouco estudada por ser geralmente considerada um processo isolado, na Botânica ela é considerada um importante fator que influencia na diversidade de espécies (Dowling &

Secor, 1997; Genovart, 2009). À luz do conceito clássico de “espécie” (Mayr, 1991), a hibridação nunca deveria ocorrer. De acordo com Genovart (2009), a raiz desta discussão está no fato de considerar “espécie” um conceito estático ao invés de um processo dinâmico, uma vez que a especiação é um evento complexo e de longa duração. A especiação envolve o estabelecimento de muitas barreiras reprodutivas e quando ele é incompleto, o cruzamento entre táxons diferentes pode ocorrer (Genovart, 2009).

Assim, a hibridação pode ser vista como resultado da quebra de barreiras reprodutivas que, eventualmente, pode resultar na perda de espécies parentais puras e levar à formação de uma nova linhagem recombinante (Dowling & Secor, 1997; Mallet, 2005; Arnold & Mayer, 2006). Woodruff (1973) e Harrison (1993) propõem, ainda, uma definição de hibridação natural como sendo o intercruzamento entre duas populações ou grupos de populações que são distinguíveis com base em um ou mais caracteres. De acordo com Mayr (1991), estes caracteres incluem características morfológicas, genéticas, ecológicas e comportamentais. Assim, tal processo ocorre quando temos uma barreira reprodutiva incompleta entre os grupos taxonômicos parentais, mas o fluxo gênico entre estes grupos é muito baixo ou mesmo recente para homogeneizar o sistema híbrido fora da zona de contato (Evans et al., 2001). Alguns autores argumentam que a hibridação ocorre mais amplamente onde duas espécies proximamente relacionadas encontram-se e, uma delas tem menor incidência. Este processo, então, é estimulado devido à restrição ou escassez de parceiros da espécie mais rara (Princípio de Hubbs; Hubbs, 1955; Randler, 2002).

Os efeitos deste tipo de evento podem ser (1) a formação de uma nova linhagem de origem híbrida (e.g. subespécie, população), (2) a formação de uma espécie de origem híbrida ou (3) a hibridação sem mudanças significativas na estrutura genômica das espécies parentais (Arnold, 1992). Com isso, o estudo da hibridação é crucial para a compreensão das bases do isolamento reprodutivo e origem da biodiversidade (Coyne & Orr, 2004).

É importante salientar que estas classificações são realizadas com base, principalmente, em casos de hibridação vegetal. Neste sentido, o avanço nas áreas da Genética e da Biologia Molecular tem contribuído substancialmente para a compreensão da hibridação e dos mecanismos de isolamento reprodutivo que estão envolvidos no escopo do processo de especiação em outros grupos taxonômicos. Schewnk et al. (2008), por exemplo, consideram a integração entre estas áreas e a Ecologia e seus

métodos, um importante fator que contribui para o recente aumento do número de publicações que abordam a hibridação em diferentes táxons animais.

### **1.1 Hibridação em primatas**

A hibridação ocorre de forma natural em pelo menos 26 das 233 espécies de primatas do Velho Mundo em níveis subespecífico, específico ou genérico (e.g. *Eulemur albocollaris* x *E. fulvus rufus*; *Macaca mulatta* x *M. fascicularis*; *Theropithecus gelada* x *Papio anubis*) (Watanabe & Matsumura, 1991; Bynum et al., 1997; Evans et al., 2001; Wyner et al., 2002; Cortés-Ortiz et al., 2007). Entre os primatas do Novo Mundo, até recentemente havia registros confirmados de somente oito das 132 espécies formando híbridos na natureza (e.g. *Saimiri sciureus* x *S. boliviensis peruviansis*; *Callithrix penicillata* x *C. geoffroyi*) (Cortés-Ortiz et al., 2007). Apesar de ser estudado com mais ênfase apenas nas últimas décadas, o processo de hibridação parece ser comum em táxons relacionados encontrados na natureza em áreas de simpatria (Zinner et al., 2009).

### **1.2 Zona de contato e potencial hibridação entre *Alouatta* spp.**

O gênero *Alouatta* possui a maior distribuição geográfica entre os primatas neotropicais (Neville et al., 1988), ocorrendo do norte da Argentina e sul do Brasil ao sul do México (Groves, 2001). Sua dieta folívoro-frugívora é um dos fatores que contribui para sua ampla distribuição e para a relativa tolerância ao processo de fragmentação do habitat (Crockett & Eisenberg, 1987; Bicca-Marques, 2003). Os representantes deste gênero têm capacidade de viver em diferentes habitats (Jones, 1995; Bicca-Marques, 2003; Silver & Marsh, 2003) e em condições ambientais, como sazonalidade climática e distribuição espacial e temporal de alimento, variáveis (Jones, 1996, 1997).

A organização social, relacionada com a estrutura sexo-etária e o tamanho dos grupos (Kappeler & van Schaik, 2002), em *Alouatta* spp. é influenciada pelo padrão de dispersão de machos e fêmeas e interfere no seu sucesso reprodutivo (Pope 2000; Treves 2001). Normalmente, a proporção de fêmeas é maior em relação à de machos, ocorrendo um macho e várias fêmeas (“unimale”) ou vários machos e várias fêmeas (“multimale”). Neste caso, há um macho dominante ou alfa no grupo, e outros machos mais novos possuindo parentesco com o macho alfa (Crockett & Eisenberg, 1987; Neville et al., 1988; Rudran & Fernandez-Duque, 2003). De acordo com Chapman & Balcomb (1998), a proporção de machos adultos para fêmeas adultas pode variar de 1:0,7 a 1:4,1 e a proporção de imaturos por fêmeas adultas de 0:1 a 2:1, o que aponta o grau de

fecundidade em diferentes grupos e espécies. Os bugios geralmente formam sociedades monoespecíficas onde a organização social varia geograficamente de forma intraespecífica, interespecífica e dentro de um mesmo grupo ao longo do tempo (Treves, 2001). No entanto, estas proporções podem ser alteradas em casos onde a hibridação ocorre. Tal realidade pode estar relacionada à regra de Haldane, a qual postula que os indivíduos híbridos do sexo heterogamético (XY) seriam inférteis (Orr, 1997). Este padrão é obedecido em táxons onde o macho é o sexo heterogamético (e.g., insetos e mamíferos) e naqueles onde a fêmea é o sexo heterogamético (e.g. aves) (Orr, 1997), alterando, assim, a proporção sexual numa população.

Mesmo com a maioria das espécies do gênero *Alouatta* sendo alopátrica, existem casos de simpatria nas Américas Central e do Sul. De acordo com Aguiar et al. (2007), as espécies do gênero *Alouatta* (14 segundo Rylands & Mittermeier, 2009) encontram-se em parapatria com possíveis zonas de contato entre rios que representam o limite de suas distribuições. Zonas de contato têm sido registradas entre (1) *A. pigra* e *A. palliata* (Cortés-Ortiz et al., 2003; Baumgarten & Williamson, 2007) entre os rios Grijalva e Usumacinta no México, (2) *A. palliata* e *A. seniculus* entre os rios Atrato e Sinú na Colômbia (Defler, 2004), (3) *A. seniculus* e *A. belzebul* entre os rios Madeira e Tapajós (Hirsh et al., 1991; Pinto & Setz, 2000), (4) *A. seniculus* e *A. caraya* na região do rio Guaporé, sudoeste da Amazônia (Wallace et al., 2000; Iwanaga & Ferrari, 2002), (5) *A. belzebul* e *A. caraya* na cabeceira do rio Parnaíba (Chame & Olmos, 1997) e (6) *A. caraya* e *A. guariba clamitans* entre os rios Paraná e Uruguai (Hirsch et al., 1991; Di Bitetti et al., 1994; Gregorin, 2006; Aguiar et al., 2007, 2008; Passos et al., 2007; Agostini et al., 2008, 2009). Codenotti et al. (2002) salientam a ocorrência de áreas de simpatria no Rio Grande do Sul, sendo o limite leste da sobreposição destes táxons o Planalto Médio onde as duas espécies estão em simpatria ao longo do rio Jacuizinho, afluente da bacia do rio Jacuí entre os municípios de Espumoso e Campos Borges. Na região das Missões, as matas de galeria na porção oriental do rio Jaguarizinho, considerado um importante afluente do rio Jaguarí da bacia do rio Uruguai, são consideradas o limite oeste da sobreposição da distribuição destes táxons (Codenotti et al., 2002). Recentemente, *A. caraya* e *A. guariba clamitans* foram encontradas em simpatria na região centro-oeste do Rio Grande do Sul (Bicca-Marques et al., 2008).

Contudo, há confirmação de hibridação com base em dados genéticos e moleculares apenas entre *A. palliata* e *A. pigra* simpátricos na região de Tabasco, México (Cortés-Ortiz et al., 2007). Nos casos envolvendo *A. caraya* e *A. guariba*

*clamitans* a hibridação é inferida pela presença de indivíduos com uma coloração em mosaico de ambas as espécies (Gregorin, 2006; Aguiar et al., 2007, 2008; Agostini et al., 2008; Bicca-Marques et al., 2008).

Mesmo com a variabilidade e a diferença em características fenotípicas, tais como cor do pêlo, tamanho corporal e vocalização (Whitehead, 1995; Groves, 2001), os casos de hibridação confirmada ou potencial relatados no México (Cortés-Ortiz et al., 2007), na Argentina (Agostini et al., 2008) e no Brasil (Aguiar et al., 2007, 2008; Bicca-Marques et al., 2008), indicam que os mecanismos de isolamento reprodutivo em *Alouatta* spp. não evoluíram completamente.

*Alouatta caraya* e *A. guariba clamitans* são táxons válidos com base em caracteres morfológicos (Groves, 2001; Gregorin, 2006) e genéticos (Cortés-Ortiz et al., 2003) e seus clados separaram-se a cerca de 5,1 Ma (Cortés-Ortiz, 2003). Contudo, sua ecologia e comportamento permaneceram muito semelhantes (Bicca-Marques, 2003), mesmo em áreas de simpatria. Agostini et al. (2009) verificaram uma grande sobreposição na dieta de grupos simpátricos na Argentina, o que permite sugerir que estas espécies são potencialmente competidoras. Este estudo dá suporte à hipótese de Bicca-Marques et al. (2008) de que o uso do habitat e dos recursos não parece ser um mecanismo de segregação entre estas espécies, cuja dieta eclética apresenta uma grande variação intraespecífica em resposta à composição florística do habitat (Bicca-Marques, 2003).

Apesar de sua capacidade de sobreviver em pequenos remanescentes florestais (e.g. *A. caraya*: 0,3 ha, Bicca-Marques et al., 2009; *A. guariba clamitans*: 0,5 ha, Silva & Bicca-Marques, 2005) ambas as espécies são classificadas como Vulneráveis no Estado do Rio Grande do Sul (Marques, 2003) devido à fragmentação, à perda de habitat, à caça e à captura para o tráfico de animais de estimação. Além disso, algumas de suas populações têm sido seriamente reduzidas em consequência de surtos de febre amarela silvestre (Marques, 2003; Bicca-Marques, 2009; Bicca-Marques & Freitas, 2010). Nenhuma das espécies consta na Lista Vermelha da IUCN (IUCN, 2009), no entanto, Ruiz-Garcia et al. (2007) consideram que *A. caraya* esteja ameaçada devido à sua baixa diversidade genética decorrente, provavelmente, de um gargalo evolutivo.

Outro aspecto interessante destes dois táxons é que eles são os únicos do gênero que apresentam dicromatismo sexual (diferença na coloração da pelagem de machos e fêmeas adultas) característica incomum na ordem Primates (Crockett, 1987). Embora existam diferenças no padrão de coloração entre os sexos em alguns primatas, a maior

parte do conhecimento sobre este processo é de estudos com outros grupos taxonômicos e não com mamíferos (Gerald, 2003).

Em *A. caraya* os machos adultos são completamente pretos, enquanto as fêmeas adultas variam do bege ao marrom claro (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1998; Groves, 2001). Desta forma, machos e fêmeas adultos são facilmente distinguíveis. Já em *A. guariba clamitans*, os machos adultos são ruivos e as fêmeas são marrons (Gregorin, 2006). Groves (2001), no entanto, salienta que as variações na coloração de machos e fêmeas adultas dessa espécie são mais complexas (veja, também, Gregorin, 2006; Fortes & Bicca-Marques, 2008). Segundo Bicca-Marques & Calegari-Marques (1998), ainda não é possível determinar se o dicromatismo sexual em *A. caraya* evoluiu principalmente via seleção intrasexual (competição macho-macho) ou interssexual (escolha da fêmea). Estes autores reconstruíram um cenário no qual a determinação do sexo de um indivíduo adulto a longa distância pode ter favorecido a evolução desta característica em ambas as espécies de bugios (veja, também, Bicca-Marques & Azevedo, 2004; Bicca-Marques et al., 2008).

Enquanto *A. guariba clamitans* tem sua distribuição concordante com as florestas do estado do Rio Grande do Sul oriundas do ecossistema Mata Atlântica, *A. caraya* ocorre na região centro-oeste (Codonatti et al., 2002; Marques, 2003). As formações florestais que Rambo (1956) destaca como o encontro entre a Serra Geral e as coxilhas areníticas da campanha do RS, tem influência de elementos da Mata Atlântica culminando na região de São Francisco de Assis, a qual está próxima do limite oeste conhecido da sobreposição de *A. caraya* e *A. guariba clamitans*. Também há na região registros de hibridação entre pequenos felídeos (*Leopardus* spp.) (Trigo et al., 2008). É possível que os rios Ibicuí, Jaguarí e seus afluentes atuem como facilitadores da dispersão e contato das populações de formações distintas. Rambo (1956 p. 318) destaca os seguintes aspectos quanto à fisionomia vegetal da região:

“Na zona de São Francisco de Assis e Boqueirão, a serra entra em franco declínio. As ruínas de arenito com suas formas tabulares dominam a paisagem. Nelas, a vegetação em parte é campestre, em parte silvática; o mato, formando colares ao redor das elevações, é alto e denso, mas nas mesetas aparece um misto de parque de espinheiro e matinha xerófila.

É aqui mais do que em qualquer outro lugar que se pode constatar o nexos entre a Serra Geral e as coxilhas areníticas da campanha: os tabuleiros e as torres ruinosas que se destacam da serra prolongam-se em linha, freqüentes vezes interrompida, mas bem definida, até o Ibicuí, e além dele, até a Coxilha do Caverá.”

*Alouatta guariba clamitans* acompanha esta formação, o que torna categórico seu endemismo em relação a este ecossistema no Estado. Assim, a zona de contato entre estas espécies congênicas parece acompanhar o limite entre estas formações (Fig. 1).

Um levantamento realizado em 2007 pela equipe do Laboratório de Primatologia da PUCRS resultou na localização de grupos monoespecíficos de *A. caraya* e grupos de ambas as espécies com indivíduos potencialmente híbridos compartilhando uma porção do Cerro dos Negros, região montanhosa com cerca de 500 ha no município de São Francisco de Assis (Bicca-Marques et al., 2008). A observação e o registro fotográfico de indivíduos adultos com variações no padrão de coloração normal das espécies foi a evidência utilizada pelos autores para sugerir a ocorrência de hibridação entre *A. caraya* e *A. guariba clamitans*, à semelhança do proposto por Aguiar et al. (2007, 2008) no alto rio Paraná, estado do Paraná, Brasil.

Ao contrário do encontrado por Cortés-Ortiz (2007) e Aguiar et al (2007, 2008), os indivíduos com o padrão misto de coloração da pelagem encontrados no Cerro dos Negros eram, principalmente, machos adultos. Se tal característica for um indício confirmado por futuras análises genéticas da hibridação entre estas espécies, a proporção relativamente alta de machos adultos nestas condições suscita questões acerca da fertilidade e viabilidade destes indivíduos.

Os grupos mistos com indivíduos potencialmente híbridos observados por Aguiar et al. (2008) apresentaram tamanho médio dos grupos, proporção de fêmeas e razão entre indivíduos imaturos e fêmeas adultas menor que o registrado em outros trabalhos com estas espécies parentais (Rumiz, 1990; Miranda & Passos, 2005). Enquanto no Paraná houve um predomínio de grupos mistos com indivíduos potencialmente híbridos, Agostini et al. (2009) encontraram principalmente grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* na área de simpatria no nordeste da Argentina.

O objetivo do presente estudo foi determinar a extensão da zona de contato e potencial hibridação entre *A. caraya* e *A. guariba clamitans* na região de São Francisco de Assis e determinar a organização social das populações, em especial, o tamanho e a composição sexo-etária dos grupos como subsídio ao entendimento da possível influência do cruzamento interespecífico na dinâmica populacional e identidade das espécies na zona de contato. Tal informação possibilita a comparação com padrões encontrados em áreas de simpatria e alopatria para identificar diferenças nestes aspectos e como isso influencia a dinâmica da zona de contato.

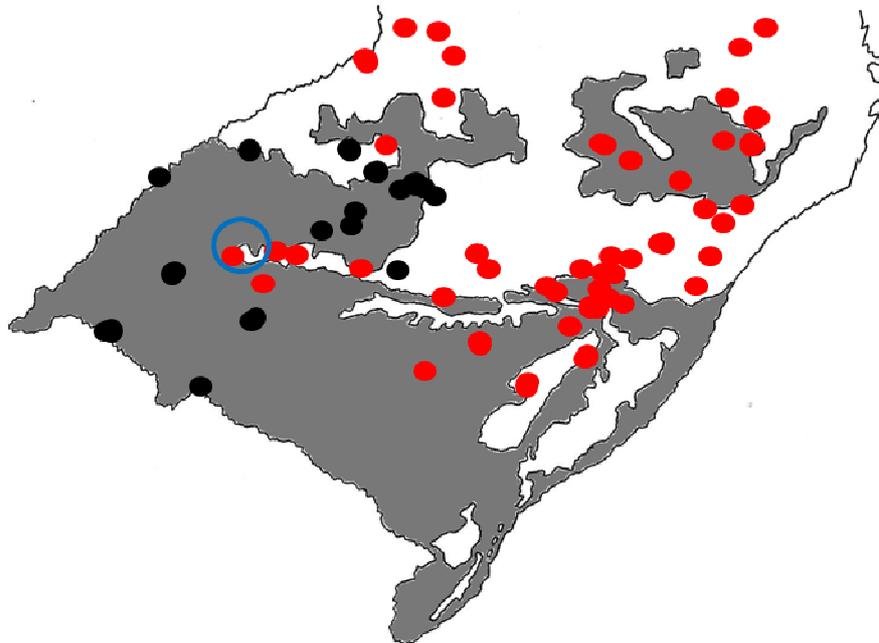


Figura 1. Limite entre os biomas Campos Sulinos (cinza) e Mata Atlântica (branco) (adaptado de Overbeck et al., 2009) e a distribuição de *A. caraya* (pontos pretos) e *A. guariba clamitans* (pontos vermelhos) no Rio Grande do Sul (adaptado de Bicca-Marques et al., 2008). O círculo azul indica a região de São Francisco de Assis.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

A região de São Francisco de Assis (29°35'S, 54°59'O), Rio Grande do Sul, Brasil, é caracterizada por um relevo ondulado coberto por um mosaico de pastagens, matas de galeria e cerros cobertos, parcial ou totalmente, por florestas (Behling et al., 2005; Bicca-Marques et al., 2008) na qual há uma longa tradição agropecuária (Bicca-Marques et al., 2008).

A extensão da zona de contato, o tamanho e a composição sexo-etária dos grupos foram estimados através de censos populacionais pelo método do transecto linear (National Research Council, 1981; Ross & Reeve, 2003) em quatro áreas, sendo uma a oeste (Cerro da Estância Monjolo), duas a sudeste (Cerro Agudo e Cerro do Loreto) e uma a leste (Arroio Inhandijú) do Cerro dos Negros (Fig. 2). Foi aberta uma trilha em cada área, cuja extensão variou de 3,0 a 4,35 km que foi percorrida pela manhã e à tarde a uma velocidade de aproximadamente 1,25 km/h. Uma quinta área, Serra do Toroquá (ao norte do Cerro dos Negros) foi visitada, mas não foram abertas trilhas devido à constatação a partir de relatos de moradores do desaparecimento recente dos bugios, provavelmente em decorrência da epizootia de febre amarela na região.

Durante cada avistamento de um grupo de macacos foram registradas as informações constantes na planilha em anexo (Anexo I). A localização de cada avistamento foi obtida com aparelho de GPS e plotada em uma imagem de satélite da área de estudo através do software Google Earth<sup>®</sup>. Estes dados, juntamente com informações de tamanho e composição de grupo e distribuição temporal dos avistamentos, auxiliaram na estimativa do número de grupos de cada espécie presente nas áreas de estudo. O observador permaneceu com cada grupo encontrado, sempre que possível, o tempo necessário para registrar sua composição sexo-etária, a cor do pêlo de cada indivíduo e comportamentos relevantes. Para a classificação sexo-etária dos indivíduos de ambas as espécies foram consideradas características morfológicas como o tamanho e a coloração dos indivíduos (Rumiz, 1990; Mendes, 1989).

A determinação da possível ocorrência de hibridação foi realizada em campo com base nos padrões de coloração dos componentes de cada grupo, conforme realizado por Aguiar et al. (2007, 2008) e Bicca-Marques et al. (2008). Os indivíduos potencialmente híbridos serão denominados apenas de “híbridos” no restante do trabalho. Conjectura-se, portanto, na ausência de um estudo genético, que a coloração da pelagem embasa a classificação dos indivíduos em “puros” ou “híbridos”. Os grupos avistados foram divididos em quatro tipos em relação à sua composição:

- 1 – **monoespecíficos** (*A. caraya*=CAR, *A. guariba clamitans*=GUA): grupos compostos por indivíduos com a coloração característica de apenas uma das espécies (puros);
- 2 – **monoespecíficos com híbridos** (*A. caraya* c/híbrido=CARH, *A. guariba clamitans* c/híbrido=GUAH): grupos compostos por indivíduos com a coloração característica de apenas uma das espécies e indivíduos com o padrão de coloração do pêlo em mosaico;
- 3 – **mistos com híbridos** (MIS): grupos compostos por indivíduos puros das duas espécies e indivíduos com o padrão de coloração do pêlo em mosaico;
- 4 – **híbridos** (HIB): grupos formados somente por indivíduos com o padrão de coloração do pêlo em mosaico.

Na análise dos dados foram considerados os grupos encontrados nas quatro áreas amostradas no presente estudo e os grupos identificados no levantamento realizado no Cerro dos Negros por Bicca-Marques et al. (2008). Assim, foi possível comparar os dados da zona de contato de São Francisco de Assis considerando o contexto da região. Para verificar se houve diferença no tamanho dos grupos entre as áreas de estudo foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis. Também foram considerados dados da literatura referentes ao tamanho e à composição de grupos monoespecíficos das duas espécies em alopatria extraídos exclusivamente de trabalhos sobre levantamentos populacionais. Tal critério visou a melhor comparação de informações uma vez que, em trabalhos de ecologia e comportamento que envolvem acompanhamento dos grupos de estudo por períodos prolongados de tempo, a determinação de suas composições é mais precisa.

O teste de Kruskal-Wallis também foi utilizado para comparar o tamanho e a razão entre infantes e fêmeas adultas dos grupos encontrados na zona de contato com grupos monoespecíficos das duas espécies (em alopatria) de acordo com os dados da literatura. A comparação desta razão visa estimar o sucesso reprodutivo dos grupos da zona de contato. Para comparar estas variáveis nos grupos monoespecíficos de ambas as espécies com os dados da literatura foi utilizado o teste de Mann-Whitney. Os testes estatísticos foram realizados utilizando o software BioEstat 5.0 (Ayres et al., 2007).

## 2.1 Áreas de Estudo

Cerro da Estância Monjolo: situa-se numa região dominada por latifúndios com intensa atividade pecuária, sendo as matas da região principalmente encontradas nas encostas íngremes dos cerros ou margeando córregos e arroios da bacia do rio Ibicuí. O fragmento visitado tem cerca de 210 ha de mata de encosta com afloramentos rochosos onde, além da pecuária, também há plantações de melancia (Fig. 3). Em 21 dias de

campo (22/janeiro – 3/março/2009) foram percorridos 121,8 km durante 28 caminhadas numa trilha com 4,35 km de extensão. Dentre as ameaças à biodiversidade na região estão a caça de aves e pequenos mamíferos, e o corte seletivo de árvores para produção de lenha (observação pessoal). Além disso, é possível que epizootias como a da febre amarela, notificada pela Secretaria Municipal de Saúde na região, influencie na sobrevivência destas populações.

Cerro Agudo: situado entre as bacias dos rios Ibicuí e Jaguari, pertence politicamente ao município de São Vicente do Sul. Tem como principais atividades a pecuária e a agricultura de subsistência. O fragmento florestal tem cerca de 400 ha e está distante cerca de 2 km da mata ciliar do rio Ibicuí (Fig. 4). Foram percorridos 97,5 km em 18 dias de campo (20/março – 28/abril/2009) durante 25 caminhadas numa trilha com 3,9 km de extensão. Os 2 km iniciais da trilha localizavam-se nas encostas norte/nordeste e leste do cerro e, o restante, na mata ciliar do rio Ibicuí. Entre os animais da fauna nativa avistados estão a paca (*Agouti paca*), o veado (*Mazama gouazoubira*), a siriema (*Cariama cristata*) e o jacu (*Penelope ochrogaster*). O corte seletivo de árvores para lenha e a presença do gado em algumas porções deste fragmento são pressões antrópicas nesta área (observação pessoal).

Cerro do Loreto: fragmento separado do Cerro Agudo pela rodovia RS-241. A mata do Cerro do Loreto possui 412 ha sendo, predominantemente, de encosta e distante em 1,5 km do rio Jaguari (Fig. 5). As principais atividades do entorno são a criação de gado e a agricultura de subsistência. Em 18 dias de campo (12 – 31/maio/2009) foram percorridos 72 km durante 24 caminhadas numa trilha de 3 km de extensão. Como no Cerro Agudo, nesta região pacas, veados, siriemas e jacus foram avistados além de indícios (pegadas) de pequenos felídeos. A caça de aves e pequenos mamíferos é uma prática comum na área segundo relato de moradores do entorno.

Arroio Inhandijú: a mata ciliar do arroio Inhandijú pertence à bacia do rio Jaguari e tem aproximadamente 1400 ha. As principais atividades econômicas do entorno são o cultivo de arroz irrigado, fumo e cana-de-açúcar e a criação de gado (Fig. 6). A trilha de 4 km de extensão localizada próxima à foz do arroio Inhandijú foi percorrida 27 vezes em 17 dias de campo (11 – 30/julho/2009), totalizando 108 km.

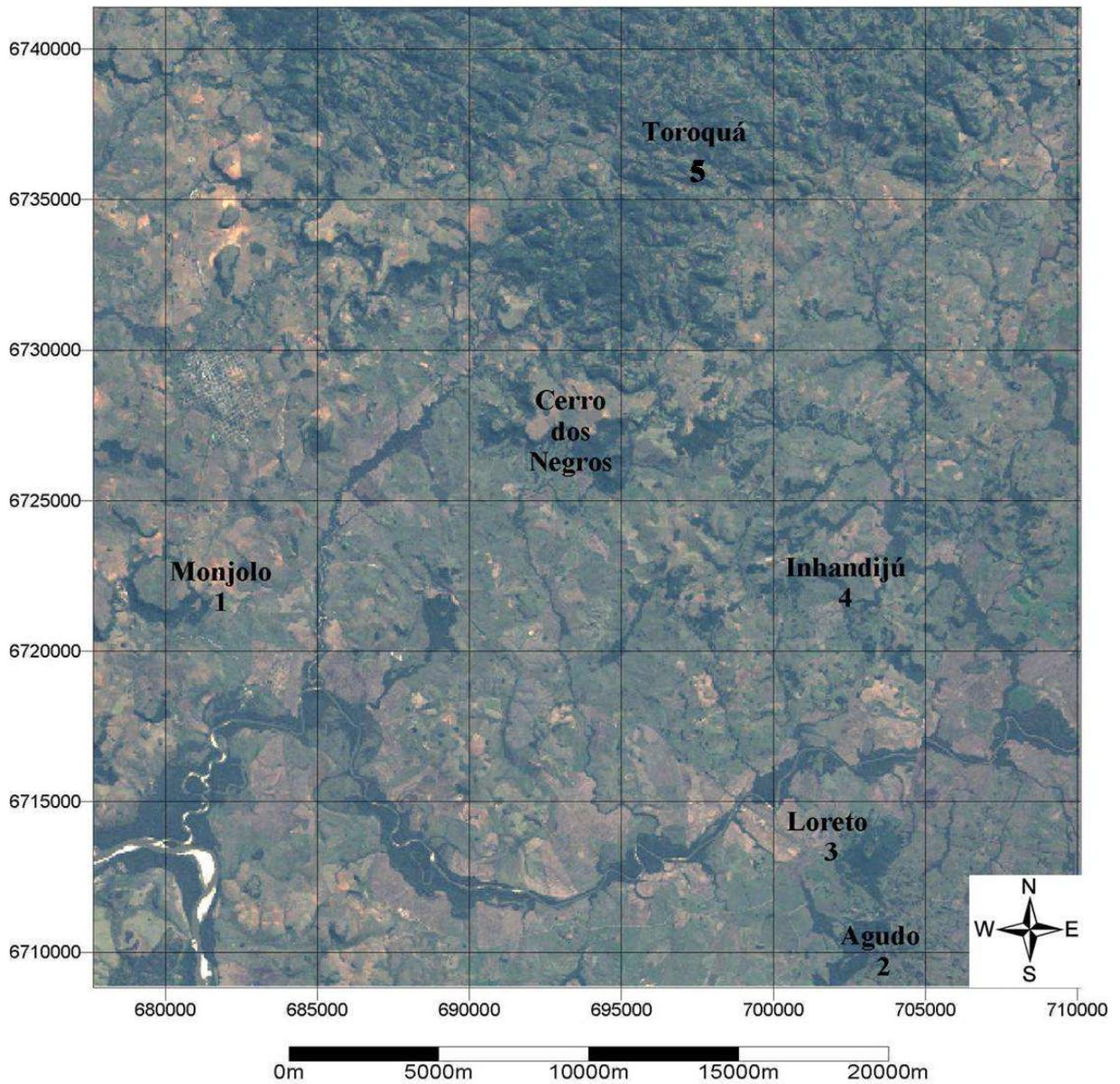


Figura 2. Região de estudo e as áreas amostradas no entorno do Cerro dos Negros (Fonte: Imagem LANDSAT 5, Falsa cor 1B2G3G, órbita ponto 224/80 de 02/04/2009, disponível em [www.dgi.inpe.br/CDSR](http://www.dgi.inpe.br/CDSR)).



Figura 3. Mata de encosta do Cerro da Estância Monjolo.

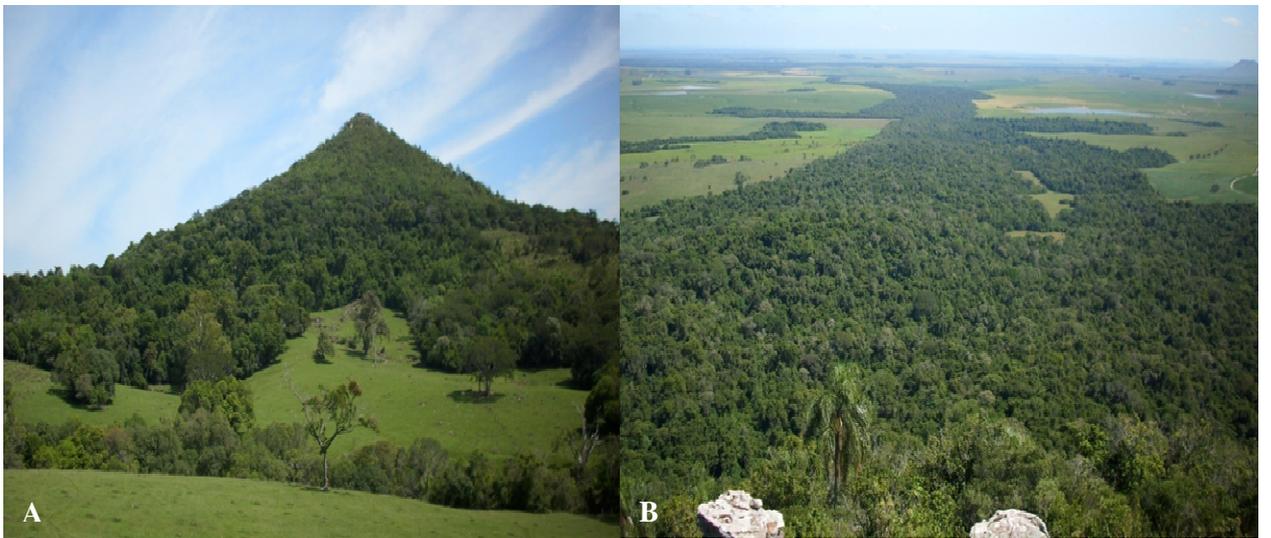


Figura 4. Face norte (A) e vista da mata em direção ao rio Ibicuí (B) no Cerro Agudo.



Figura 5. Face norte (A) e face leste (B) do Cerro do Loreto.



Figura 6. Mata ciliar do arroio Inhandijú (A) com áreas adjacentes de cultivo de arroz irrigado (B) e pastagens (C).

Além da influência de doenças nas populações de bugios, como a febre amarela silvestre, confirmada pelas notificações da Secretaria Municipal de Saúde, as ameaças à biodiversidade da região mais proeminentes são a caça com armadilhas, principalmente de aves e pequenos mamíferos, como a paca e a extração ilegal de madeira da mata ciliar (observação pessoal).

Serra do Toroquá: a região da serra do Toroquá abriga parte das nascentes de afluentes e subafluentes dos arroios pertencentes à bacia do rio Jaguari. Sua formação montanhosa e o solo rochoso influenciam as atividades econômicas do local, sendo predominantes as plantações de cana-de-açúcar para a produção artesanal de cachaça, de milho para alimentação de animais e de fumo (Fig. 7). Foram visitados nove fragmentos na região em 12 dias de campo, totalizando 55 horas na procura de bugios. Relatos de moradores indicam que a caça de aves e pequenos mamíferos com armadilhas é uma prática comum na região. Também foram notificados pela Secretaria Municipal de Saúde casos de morte de bugios por febre amarela silvestre nesta região (Fig. 7).



Figura 7. Mata de encosta de um dos fragmentos visitados na Serra do Toroquá (A) técnicos da Secretaria Municipal de Saúde coletando bugio (*A. caraya*) morto (B) e ossada de bugio encontrada em fragmento da região (C).

### 3. RESULTADOS

O padrão de distribuição encontrado ao longo desta zona de contato mostra uma transição da presença de *A. caraya* para *A. guariba clamitans* e híbridos no sentido oeste-leste. Foi encontrado apenas *A. caraya* a oeste do Cerro dos Negros. Grupos monoespecíficos das duas espécies com e sem híbridos, mistos e grupos formados exclusivamente por híbridos foram encontrados a sudeste, no Cerro Agudo, próximo ao rio Ibicuí. Ainda a sudeste, mas nas proximidades do rio Jaguari, no Cerro do Loreto, foram encontrados grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com e sem híbridos, monoespecíficos de *A. caraya* com híbridos, grupos mistos e grupos formados somente por híbridos. A leste, no arroio Inhandijú, encontrou-se o mesmo padrão do Cerro do Loreto, enquanto ao norte não houve registro visual de *Alouatta* spp. (Fig. 8).

Um total de 108 avistamentos provenientes de 35 grupos foi obtido durante os 80 dias de campo e 387 km percorridos nas áreas de estudo. Foi possível distinguir 12 grupos monoespecíficos de *A. caraya*, sendo um deles com indivíduos híbridos, e 17 grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans*, dos quais sete continham híbridos. Também foram encontrados cinco grupos mistos com híbridos e quatro grupos formados exclusivamente por híbridos.

#### 3.1 Cerro da Estância Monjolo

Nesta região foram encontrados somente indivíduos de *A. caraya* distribuídos em sete grupos (n=25 avistamentos). A composição destes grupos variou de 4 a 13 indivíduos, totalizando 57 animais (Tabela 1). A razão entre indivíduos imaturos e adultos foi de 0,7:1, enquanto a razão entre indivíduos imaturos e fêmeas adultas foi de 1,3:1 e entre infantes e fêmeas adultas foi de 0,4:1. A razão entre fêmeas e machos adultos foi de 1,2:1. Durante um encontro entre os grupos vizinhos CAR 3 e CAR 6 observou-se uma cópula entre um macho adulto do primeiro com uma fêmea adulta do segundo. Nesta mesma ocasião foi observado um indivíduo infante do grupo CAR 3 no chão com a base da cauda ferida, o qual foi resgatado por uma fêmea adulta do mesmo grupo que desceu próximo ao solo e o carregou nas costas até o final do encontro. A fêmea permaneceu por cerca de 20 minutos em postura de descanso, enquanto o infante emitia vocalizações (tipo choro).

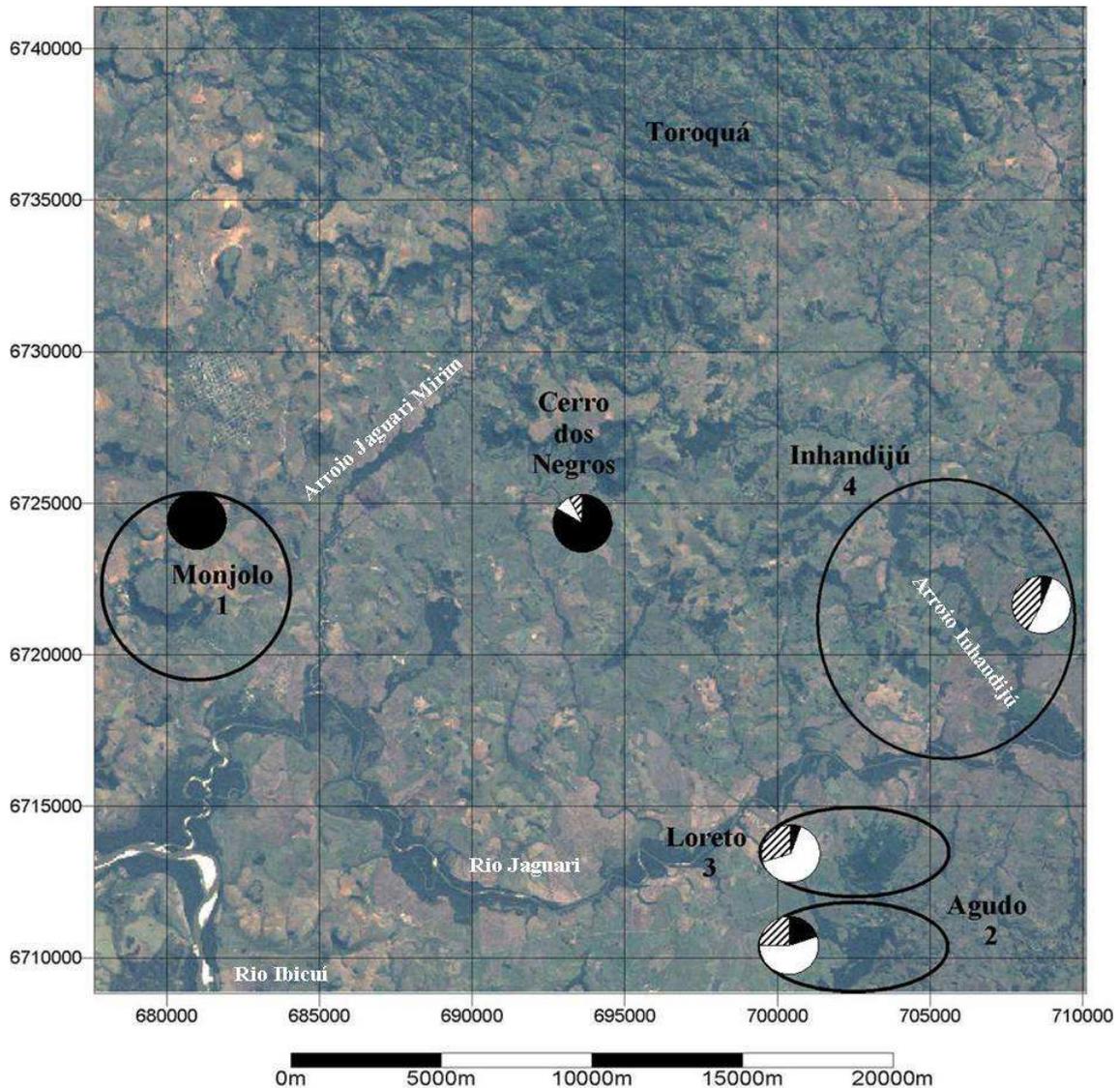


Figura 8. Região de estudo e as áreas amostradas. (1) Grupos monoespecíficos de *A. caraya*. (2) Grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* sem híbridos, monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com híbridos, mistos e somente de híbridos (3) Grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com e sem híbridos, mistos e somente de híbridos (4) Grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* com e sem híbridos, monoespecíficos de *A. caraya* com híbridos, mistos e somente de híbridos. Dados do Cerro dos Negros extraídos de Bicca-Marques et al. (2008). Os gráficos indicam a porcentagem de indivíduos em cada área. Preto=*Alouatta caraya*; Branco=*Alouatta guariba clamitans*; Hachurado=híbridos (Fonte: Imagem LANDSAT 5, Falsa cor 1B2G3G, órbita ponto 224/80 de 02/04/2009, disponível em [www.dgi.inpe.br/CDSR](http://www.dgi.inpe.br/CDSR)).

Tabela 1. Tamanho e composição dos grupos monoespecíficos de *A. caraya* no Cerro da Estância Monjolo.

Grupos	Adultos		Subadultos		Jovens		Infantes	Nº de Ind.
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas		
CAR 1	3	3	2	2	0	0	2	12
CAR 2	3	2	2	2	1	0	1	11
CAR 3	2	4	2	2	1	0	2	13
CAR 4	2	2	0	0	0	0	1	5
CAR 5	2	3	0	0	1	0	1	7
CAR 6	1	2	0	0	0	0	1	4
CAR 7	2	2	0	0	0	0	1	5
<b>Total</b>	<b>15</b>	<b>18</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>8</b>	<b>57</b>
<b>Média</b>	<b>2,1</b>	<b>2,6</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0</b>	<b>1,1</b>	<b>8,1</b>
<b>Razão</b>	<b>1</b>	<b>1,2</b>	<b>0,4</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>-</b>	<b>0,5</b>	<b>-</b>

### 3.2 Cerro Agudo

Foram avistados 10 grupos de bugios nas 25 caminhadas (n=32 avistamentos). Os grupos desta área variaram em tamanho de 3 a 15 indivíduos, totalizando 80 animais. Cinco destes grupos continham indivíduos com a coloração da pelagem em mosaico, enquanto quatro eram formados exclusivamente por *A. guariba clamitans* e um por *A. caraya* (Tabela 2).

O grupo MIS 1 tinha uma fêmea com o padrão de coloração ruiva clara, toda homogênea parecendo ser um intermediário entre as fêmeas das duas espécies (Fig. 9G, ver também em Aguiar et al., 2008). O grupo HIB 1 era formado somente por híbridos, nos quais a região dorsal e o topo da cabeça eram claros e a barba e a região ventral mais escuras, quase negras (Fig. 9K, M e R). O macho adulto do grupo GUAH 1 tinha o pêlo da região ventral, barba, cauda e membros inferiores bem escuro, quase preto, e o topo da cabeça, região dorsal e cotovelos marrom claros (Fig. 9K). Este grupo também continha duas fêmeas adultas com o pêlo no topo da cabeça, cauda e região do cotovelo e joelhos para baixo marrom bem claro, quase bege, assim como a mão (bege claro). Estes indivíduos continham também a barba, acima do cotovelo e a região ventral marrom bem escuro (Fig. 9P). A outra fêmea com o padrão diferenciado de coloração da pelagem era semelhante à do grupo MIS 1 (Fig. 9G). O macho adulto do grupo GUAH 2 tinha o pêlo marrom bem escuro quase preto com algumas tonalidades marrom escuro no topo da cabeça e na região dorsal (Fig. 9T), enquanto duas fêmeas adultas tinham o padrão de coloração da pelagem intermediária entre as duas espécies com uma tonalidade dourada (Fig. 9G). No grupo MIS 2, um dos machos adultos tinha o pêlo preto homogêneo, mas com a cauda clareando da base para a ponta. No topo da cabeça e no braço, da região do cotovelo para baixo, mais claro (Fig. 9S). Região ventral, peito e barba marrom bem escuro quase preto. O outro macho deste grupo possuía a pelagem da parte de baixo da barba preta e a região lateral e ventral do corpo e no alto da cabeça, cauda, braços (cotovelo para baixo) marrom com algumas tonalidades tendendo ao bege no dorso (Figs. 9P e 10).

A razão entre indivíduos imaturos e fêmeas adultas foi de 1,4:1, enquanto a razão entre infantes e fêmeas adultas foi de 0,3:1. A razão entre machos e fêmeas híbridos foi de 0,8:1 e entre machos e fêmeas adultos foi de 1:1,9. A razão de indivíduos com fenótipo das espécies parentais e híbridos foi de 1,0 *A. caraya* : 2,5 *A. guariba clamitans* : 1,3 híbridos (Fig. 11). Não foi possível identificar o sexo de seis indivíduos jovens nesta área, razão pela qual a categoria “jovens” compreende machos e fêmeas.

Em três ocasiões foram presenciados encontros entre grupos vizinhos. Os encontros ocorreram entre (1) o grupo CAR 8 e o grupo GUAH 2, (2) dois grupos formados exclusivamente por indivíduos de *A. guariba clamitans* (GUA 1 e GUA 2) e (3) um grupo monoespecífico de *A. guariba clamitans* (GUA 3) e um grupo misto (MIS 1). Após o último encontro, um macho subadulto de *A. guariba clamitans* foi encontrado gravemente ferido com mordidas na cauda e nos membros anteriores e posteriores, porém ainda vivo. Cerca de 30 minutos mais tarde o indivíduo veio a óbito (Fig. 12).

### 3.3 Cerro do Loreto

Foram identificados oito grupos que variaram de 4 a 12 indivíduos (n=54) nos 27 avistamentos. Cinco grupos eram monoespecíficos de *A. guariba clamitans* sendo dois destes com híbridos (Tabela 3). No grupo MIS 3 havia dois machos adultos com padrão misto de coloração da pelagem, na qual a região dorsal, cotovelos e o topo da cabeça eram marrons e o restante do corpo, preto (Fig. 9K). Duas fêmeas adultas apresentavam a região ventral e lateral próxima do tórax, o peito e o braço próximo ao bíceps, pretos. A região dorsal marrom clara contrastava com as regiões descritas anteriormente. Do cotovelo para baixo marrom e nos membros inferiores uma tonalidade marrom clara. Na cauda e nas mãos mais claro, tendendo ao bege (Fig. 9Q). O macho adulto do grupo MIS 4 tinha o pêlo preto com manchas de tonalidades mais claras no cotovelo, no braço e no topo da cabeça e o aspecto geral mais homogêneo (Fig. 9S). No grupo HIB 2 foi encontrado um macho adulto e um subadulto com o dorso marrom claro e o braço, o peito e a barba, pretos (Fig. 9N). Foram encontradas duas fêmeas adultas com o pêlo da cauda, costas e topo da cabeça, antebraço e abaixo dos joelhos marrom claro. As regiões ventral e lateral do corpo e a barba eram de coloração negra (Fig. 9P). Também neste grupo foi encontrada uma fêmea subadulta com a pelagem preta na região ventral, nos braços próximo ao bíceps e na lateral do tórax, sendo do cotovelo para baixo, marrom, enquanto as pernas apresentavam uma tonalidade marrom clara (Fig. 9Q). Os machos adultos dos grupos GUAH 3 e GUAH 4 tinham o aspecto geral mais homogêneo com o pêlo predominantemente preto, sendo o topo da cabeça e o dorso marrom claro (Fig. 9T).

Tabela 2. Tamanho e composição dos grupos de *Alouatta* spp. no Cerro Agudo.

Grupos	Adultos		Subadultos		Juvenis			Infantes	N° de Ind.
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Sexo ñ id.		
GUA 1	1	2	1	0	0	0	0	0	4
GUA 2	2	2	1	1	0	0	1	2	9
GUA 3	1	2	1	1	1	0	2	2	10
GUA 4	1	1	1	0	0	0	0	0	3
CAR 8	2	3	2	1	0	0	1	0	9
GUAH 1	1 <sup>h</sup>	4 <sup>3h</sup>	1	1	0	0	0	1	8 <sup>4h</sup>
GUAH 2	1 <sup>h</sup>	3 <sup>2h</sup>	2	0	2	1	0	1	10 <sup>3h</sup>
MIS 1	1 <sup>1c</sup>	2 <sup>1h1c</sup>	1 <sup>1g</sup>	0	0	0	1 <sup>1c</sup>	1 <sup>1g</sup>	6 <sup>1h2g3c</sup>
MIS 2	2 <sup>2h</sup>	6 <sup>3h1g2c</sup>	2 <sup>1h1g</sup>	3 <sup>2g1c</sup>	0	0	1 <sup>1g</sup>	1 <sup>1c</sup>	15 <sup>6h5g4c</sup>
HIB 1	2	2	1	1	0	0	0	0	6
<b>Total</b>	<b>14<sup>6h5g3c</sup></b>	<b>27<sup>9h8g5c</sup></b>	<b>13<sup>2h9g2c</sup></b>	<b>8<sup>1h5g2c</sup></b>	<b>3<sup>3g</sup></b>	<b>1<sup>1g</sup></b>	<b>6<sup>4g2c</sup></b>	<b>8<sup>7g1c</sup></b>	<b>80<sup>20h44g16c</sup></b>
<b>Média</b>	<b>1,4</b>	<b>2,7</b>	<b>1,3</b>	<b>0,8</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,6</b>	<b>0,8</b>	-
<b>Razão</b>	<b>1</b>	<b>1,9</b>	<b>0,9</b>	<b>0,6</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,6</b>	<b>0,4</b>	-

<sup>c</sup> Indivíduo com fenótipo de *A. caraya*. <sup>g</sup> Indivíduo com o fenótipo de *A. guariba clamitans*. <sup>h</sup> Indivíduo híbrido.

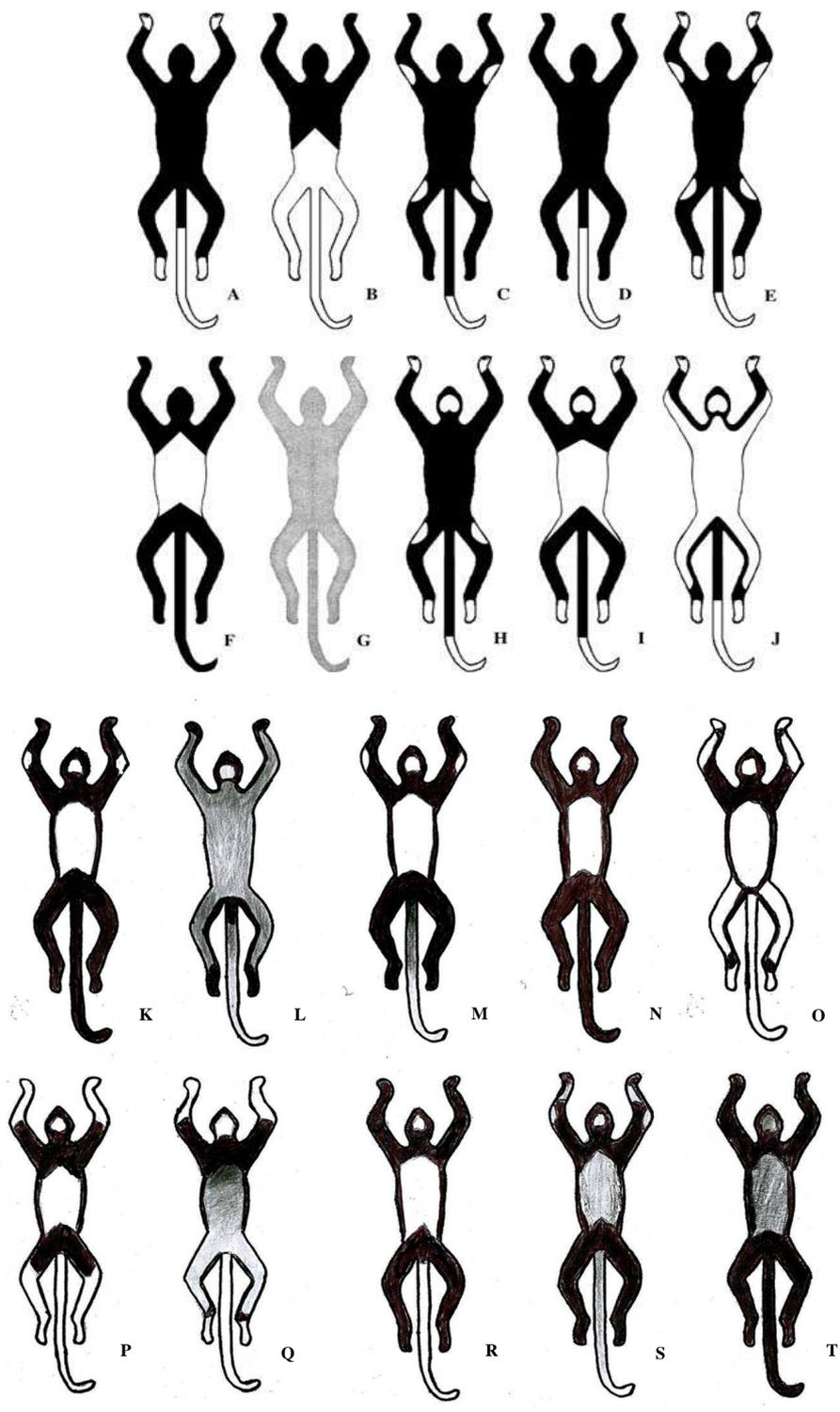


Figura 9. Desenho esquemático dos morfotipos encontrados por Aguiar (2007 et al.) (A-G), Gregorin (2006) (H-J) e o presente estudo (K-T). Preto = marrom escuro tendendo ao preto; branco = marrom claro tendendo ao bege; cinza = transição gradual, mais homogênea entre as tonalidades clara e escura. Em G, coloração bege dourado intermediária das fêmeas.



Figura 10. Macho adulto híbrido do grupo MIS 2 do Cerro Agudo. Note a coloração preta na barba e braço e marrom claro na região dorsal, no topo da cabeça e no antebraço.

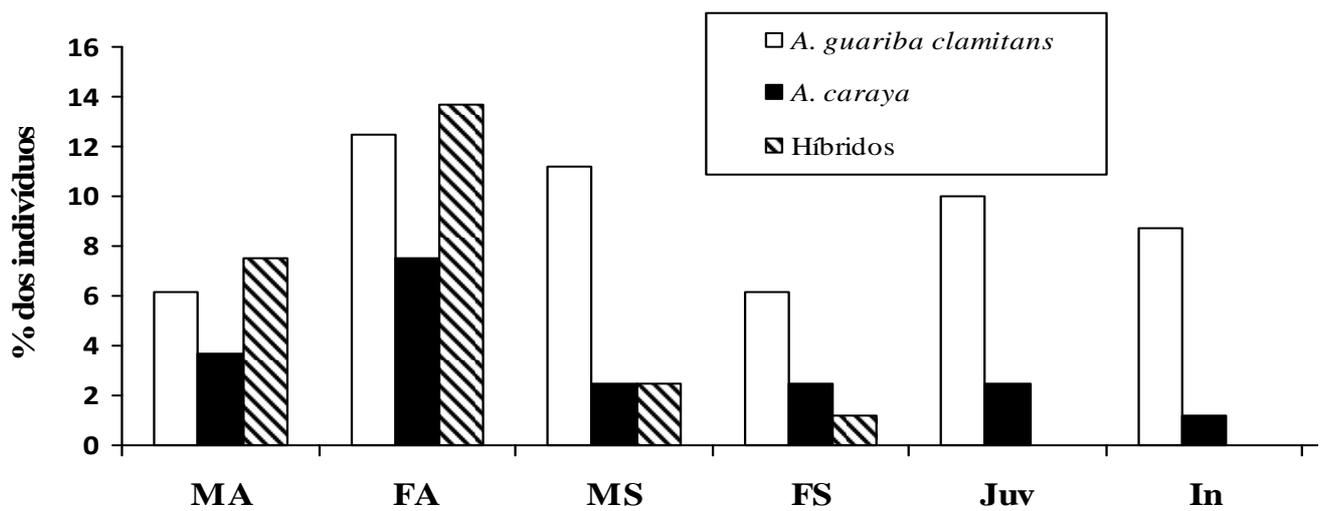


Figura 11. Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Cerro Agudo. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; Juv=Juvenis; In=Infantes.



Figura 12. Ferimentos na cauda (A) e no membro anterior esquerdo (B) em macho subadulto após encontro agonístico entre grupos vizinhos no Cerro Agudo.

Tabela 3. Tamanho e composição dos grupos de *Alouatta* spp. no Cerro do Loreto.

Grupos	Adultos		Subadultos		Jovens		Infantes	N° de Ind.
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas		
GUA 5	1	2	2	0	0	0	1	6
GUA 6	1	2	0	0	0	0	1	4
GUA 7	1	2	1	1	2	1	1	9
GUAH 3	1 <sup>h</sup>	2	1	1	0	0	1	6 <sup>h</sup>
GUAH 4	1 <sup>h</sup>	2	1	0	0	0	0	4 <sup>h</sup>
MIS 3	3 <sup>2h1g</sup>	4 <sup>2h2c</sup>	2 <sup>1h1g</sup>	0	1 <sup>1h</sup>	1 <sup>1g</sup>	1 <sup>1g</sup>	12 <sup>6h4g2c</sup>
MIS 4	1 <sup>1h</sup>	3 <sup>1h1g1c</sup>	1 <sup>1g</sup>	1 <sup>1g</sup>	0	0	1 <sup>1g</sup>	7 <sup>2h4g1c</sup>
HIB 2	1	3	1	1	0	0	0	6
<b>Total</b>	<b>10<sup>6h4g</sup></b>	<b>20<sup>6h11g3c</sup></b>	<b>9<sup>2h7g</sup></b>	<b>4<sup>1h3g</sup></b>	<b>3<sup>1h2g</sup></b>	<b>2<sup>2g</sup></b>	<b>6<sup>6g</sup></b>	<b>54<sup>16h35g3c</sup></b>
<b>Média</b>	<b>1,2</b>	<b>2,5</b>	<b>1,1</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,7</b>	-
<b>Razão</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>0,9</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,6</b>	-

<sup>c</sup> Indivíduo com fenótipo de *A. caraya*. <sup>g</sup> Indivíduo com o fenótipo de *A. guariba clamitans*. <sup>h</sup> Indivíduo híbrido.

A razão entre indivíduos imaturos e adultos foi de 0,9:1. A razão entre indivíduos imaturos e fêmeas adultas foi de 0,8:1 e entre infantes e fêmeas adultas foi de 0,3:1. Já a razão entre machos e fêmeas híbridos foi de 1:1, enquanto entre machos e fêmeas adultos foi de 1:2. No Cerro do Loreto foi encontrada uma razão entre *A. caraya*, *A. guariba clamitans* e híbridos de 1,0:11,6:5,3 (Fig. 13).

Encontros entre grupos vizinhos foram registrados em quatro ocasiões. Os encontros ocorreram em duas ocasiões entre um grupo misto com híbridos (MIS4) e um grupo formado exclusivamente por híbridos (H2). Nas outras duas ocasiões os encontros ocorreram entre um grupo monoespecífico de *A. guariba clamitans* (GUA 7) e um grupo misto (MIS 3). Estes grupos foram encontrados devido às vocalizações longas emitidas por machos adultos e a reação inicial dos animais foi de fuga, não sendo observado posteriormente conflitos entre seus integrantes.

### **3.4 Arroio Inhandijú**

Durante as 27 caminhadas foram avistados 10 grupos de bugios em 24 ocasiões. Foram encontrados seis grupos monoespecíficos de *A. guariba clamitans* (três com e três sem híbridos), um grupo monoespecífico de *A. caraya* com híbridos, um grupo misto com híbridos e dois grupos formados exclusivamente por híbridos, totalizando 51 indivíduos (Tabela 4).

No grupo GUAH 5 foi encontrado um macho subadulto híbrido com o pêlo marrom bem escuro na região ventral, enquanto o topo da cabeça, a cauda, a parte posterior dos membros e a região dorsal eram claros (Fig. 9L). A fêmea subadulta deste grupo possuía uma coloração caramelo dourada (Fig. 9G). No grupo MIS 5, o macho adulto possuía o pêlo marrom na região dorsal, topo da cabeça e cotovelos e na cauda gradativamente mais claro da base para a ponta. A barba, o restante do braço e a região ventral eram pretos (Fig. 9M). Uma fêmea juvenil híbrida tinha o pêlo marrom bem escuro na região ventral e, na região dorsal, já mais claro com a cauda bege (Fig. 9O). Também foi encontrada uma fêmea adulta com a coloração caramelo dourada (Fig. 9G). O macho adulto do grupo GUAH 6 tinha a cor da pelagem preta e apenas o topo da cabeça e o dorso, marrons (Fig. 9N). O mesmo padrão deste macho foi encontrado no macho adulto do grupo CARH 1. A fêmea adulta desse grupo tinha o pêlo todo marrom escuro e o topo da cabeça e a região dorsal mais claras, com a cauda bege contrastante com o padrão geral da coloração (Fig. 14).

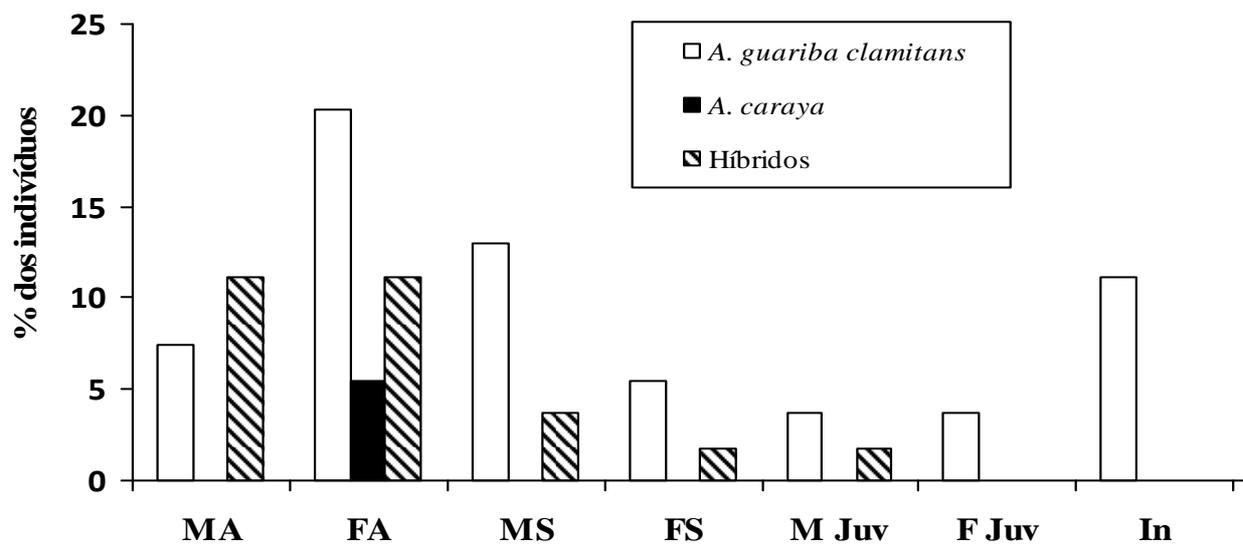


Figura 13. Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Cerro do Loreto. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; M Juv=Machos Juvenis; F Juv=Fêmeas Juvenis; In=Infantes.

Tabela 4. Tamanho e composição dos grupos de (*Alouatta* spp.) no Arroio Inhandijú.

Grupos	Adultos		Subadultos		Jovens		Infantes	Nº de Ind.
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas		
GUA 8	2	3	1	0	0	0	1	7
GUA 9	1	2	0	0	0	0	1	4
GUA 10	1	1	0	1	0	0	0	3
GUAH 5	1	2	1 <sup>h</sup>	1 <sup>h</sup>	2	0	1	8 <sup>2h</sup>
GUAH 6	1 <sup>h</sup>	1 <sup>h</sup>	1	1 <sup>h</sup>	2 <sup>h</sup>	0	0	6 <sup>4h</sup>
GUAH 7	1 <sup>h</sup>	2 <sup>h</sup>	1	2 <sup>h</sup>	0	0	0	6 <sup>5h</sup>
CARH 1	1 <sup>h</sup>	2 <sup>h</sup>	0	1	0	0	0	4 <sup>2h</sup>
MIS 5	1 <sup>h</sup>	2 <sup>1g1h</sup>	0	1 <sup>1c</sup>	1 <sup>1g</sup>	2 <sup>1g1h</sup>	0	7 <sup>3h3r1c</sup>
HIB 3	1 <sup>h</sup>	2 <sup>h</sup>	0	0	0	0	0	3 <sup>3h</sup>
HIB 4	1 <sup>h</sup>	1 <sup>h</sup>	0	0	0	0	0	2 <sup>2h</sup>
<b>Total</b>	<b>11<sup>6h5g</sup></b>	<b>19<sup>8h9g1c</sup></b>	<b>4<sup>1h3g</sup></b>	<b>7<sup>4h1g2c</sup></b>	<b>5<sup>1h4g</sup></b>	<b>2<sup>1h1g</sup></b>	<b>3<sup>3g</sup></b>	<b>50</b> <b>21<sup>h</sup>26<sup>g</sup>3<sup>c</sup></b>
<b>Média</b>	<b>1,2</b>	<b>2,5</b>	<b>1,1</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,7</b>	-
<b>Razão</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>0,9</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,6</b>	-

<sup>c</sup> Indivíduo com fenótipo de *A. caraya*. <sup>g</sup> Indivíduo com o fenótipo de *A. guariba clamitans*. <sup>h</sup> Indivíduo híbrido.

O macho do grupo HIB 4 apresentou um padrão de coloração homogêneo, mas com algumas tonalidades no dorso e próximo à base da cauda tendendo ao marrom avermelhado, contrastando com o preto do restante do corpo. Já a fêmea possuía a pelagem das mãos, pés e cauda bege, contrastando com o padrão geral marrom escuro (Fig. 9A). No grupo GUAH 7, o macho adulto apresentou a pelagem do topo da cabeça, dorso e abaixo do cotovelo marrom clara bem visível, enquanto a cauda apresentava uma coloração mais clara da base para a ponta (Fig. 9M).

A razão entre indivíduos imaturos e adultos foi de 0,7:1, enquanto a razão entre indivíduos imaturos e fêmeas adultas foi de 1,1:1 e entre infantes e fêmeas adultas foi de 0,2:1. Já a razão entre machos e fêmeas híbridos foi de 0,6:1 e de machos e fêmeas adultos foi de 1,7:1. A razão entre *A. caraya*, *A. guariba clamitans* e híbridos foi de 1,0:6,7:5,0 (Fig. 15). Apenas em uma ocasião foi registrado um encontro entre os grupos vizinhos HIB 4 e GUAH 5 no qual o macho subadulto do último foi ao encontro da fêmea do grupo HIB 4 com a qual copulou. Foram encontrados oito animais mortos em estado avançado de decomposição (ossos, partes de tecido muscular e pêlos) em locais distintos ao longo da trilha. É possível que estes animais tenham morrido no início do ano em decorrência do surto de febre amarela silvestre na região, fato corroborado pelas notificações realizadas pela Secretaria Municipal de Saúde de São Francisco de Assis.

### **3.5 Toroquá e região**

Conforme relato dos moradores, não foi constatada a presença de bugios nas matas da região do Toroquá. No entanto, foi informado que estes primatas habitavam tais matas até recentemente e, em algumas áreas, os moradores encontraram animais mortos próximo aos meses de abril e maio de 2009 (três meses antes do levantamento nesta região) (Tabela 5). De acordo com informações da Secretaria Municipal de Saúde, a região do Toroquá apresentou casos confirmados de morte de bugios por febre amarela silvestre em 2009. Além disso, foram relatados casos de morte de bugios por moradores da região. Tal fato decorre da desinformação sobre a forma de transmissão da febre amarela e a função destes primatas nos ecossistemas (Fig. 7).

### **3.6 Comparação entre as áreas e as espécies em áreas de simpatria**

O tamanho dos grupos avistados nas áreas de estudo deste trabalho (incluindo os dados do Cerro dos Negros de Bicca-Marques et al., 2008) foi semelhante ( $H=7,3029$ ,  $g.l.=4$ ,  $p=0,1207$ ) (Fig. 16), independente da composição ser monoespecífica com ou sem híbridos, mista ou somente híbridos ( $H=3,3896$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0,1836$ ) (Fig. 17). Esta

semelhança também foi observada quando o tamanho dos grupos da zona de contato (N=43) foi comparado com grupos monoespecíficos de *A. caraya* (N=120) e de *A. guariba clamitans* (N=66) citados na literatura (H= 9,4124, g.l.=2, p=0,009 (diferença significativa apenas entre os grupos de *A. guariba clamitans* e *A. caraya* da literatura)) (Fig. 18). A semelhança no tamanho dos grupos também foi verificada se considerados apenas os grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* da zona de contato e comparados com os grupos da literatura para cada espécie em alopatria (*A. caraya*: zona de contato: [n=11] vs. literatura: [n=120], U=607, p=0,6601; *A. guariba clamitans*: zona de contato: [n=10] vs. literatura: [n=66], U=263, p=0,3032). Quando comparado o tamanho dos grupos monoespecíficos com híbridos, mistos e somente com indivíduos híbridos com os grupos monoespecíficos de ambas as espécies da literatura não foi constatada diferença significativa (H=9, 5736, g.l.=2, p=0,0083 (diferença significativa apenas entre os grupos de *A. guariba clamitans* e *A. caraya* da literatura)).

A razão entre infantes e fêmeas adultas observada no conjunto de grupos da zona de contato também foi semelhante àquela de ambas as espécies em áreas de alopatria (H=1,2379, g.l.=2, p=0,5385) (Fig. 19). O mesmo foi encontrado na comparação entre os grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* da zona de contato com aqueles das respectivas espécies em alopatria (*A. caraya*: zona de contato [n=11] vs. alopatria [120], U=471, p=0,1168; *A. guariba clamitans*: zona de contato [n=10] vs. alopatria [n=66], U=271, p=0,3646) (Fig. 20), assim como na comparação entre os grupos monoespecíficos com híbridos, mistos e somente com indivíduos híbridos e os de ambas as espécies em alopatria (H=0,2904, g.l.=2, p=0,8649) (Fig. 21). Além disso, considerando a representatividade dos indivíduos com fenótipo puro, a razão entre machos adultos de *A. guariba clamitans* e de *A. caraya* foi de 0,8:1, enquanto entre as fêmeas destas espécies a razão foi de 1:1, respectivamente.

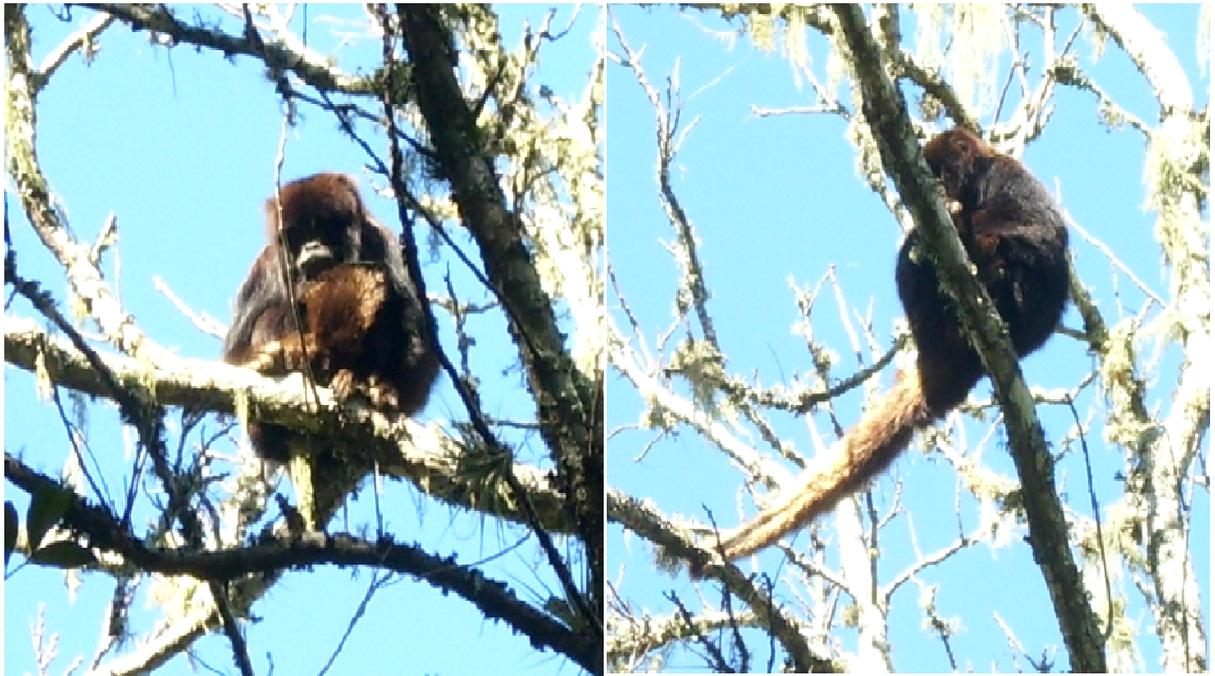


Figura 14. Fêmea adulta híbrida do grupo “GUAH 6” do arroio Inhandijú.

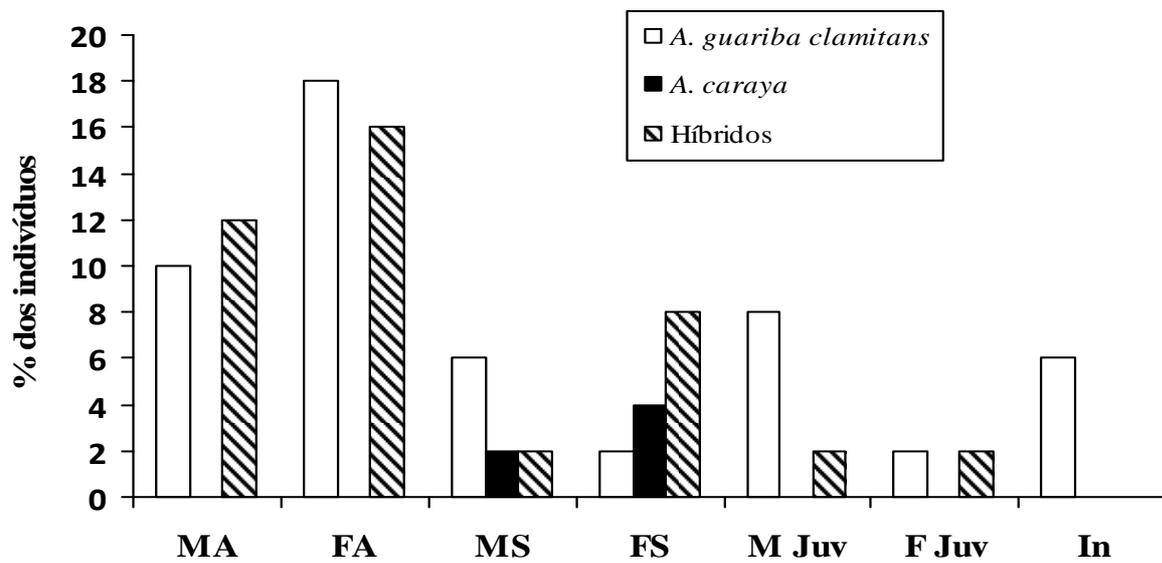


Figura 15. Representatividade das classes sexo-etárias dos indivíduos com fenótipo “puro” e “híbrido” do Arroio Inhandijú. MA=Machos Adultos; FA=Fêmeas Adultas; MS=Machos Subadultos; FS=Fêmeas Subadultas; M Juv=Machos Juvenis; F Juv=Fêmeas Juvenis; In=Infantes.

Tabela 5. Localidades visitadas na região do Toroquá e a tipologia dos indícios da presença de bugios.

<b>Localidade</b>	<b>Indícios</b>
Fragmento Escola	Comunicação verbal
Mata Ciliar Miro	Comunicação verbal
Rincão dos Dornelles	Comunicação verbal
Alambique	Comunicação verbal e ossadas
São José	Comunicação verbal, animal morto recente e ossadas
Bertasso	Comunicação verbal, animal morto recente e ossadas
Fragmento do Clube	Comunicação verbal, animal morto recente e ossadas
Encruzilhada 1	Comunicação verbal, animal morto recente e ossadas
Encruzilhada 2	Comunicação verbal, animal morto recente, ossadas e fezes

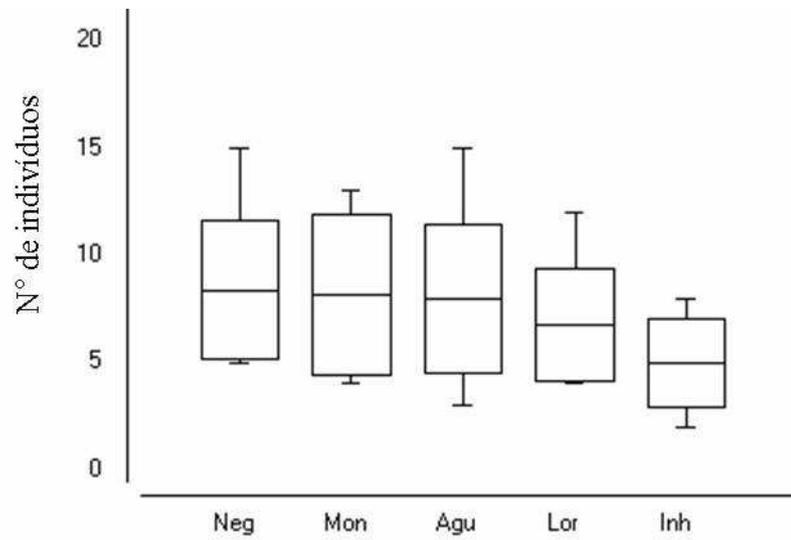


Figura 16. Tamanho dos grupos de bugios na zona de contato de São Francisco de Assis (Neg= Cerro dos Negros, Mon= Cerro da Estância Monjolo, Agu= Cerro Agudo, Lor= Cerro do Loreto, Inh= Arroio Inhandijú) (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos).

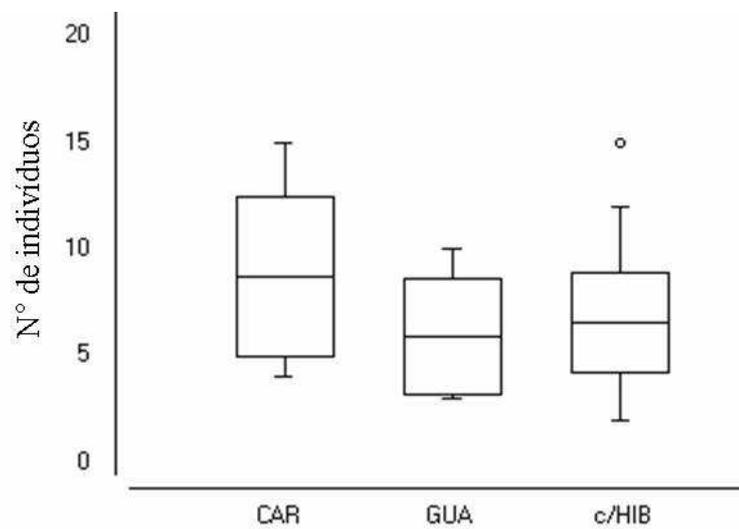


Figura 17. Tamanho dos grupos monoespecíficos sem híbridos (CAR= *A. caraya* e GUA= *A. guariba*) e dos grupos com híbridos (c/HIB) (monoespecíficos, mistos e somente híbridos) na zona de contato de São Francisco de Assis (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos).

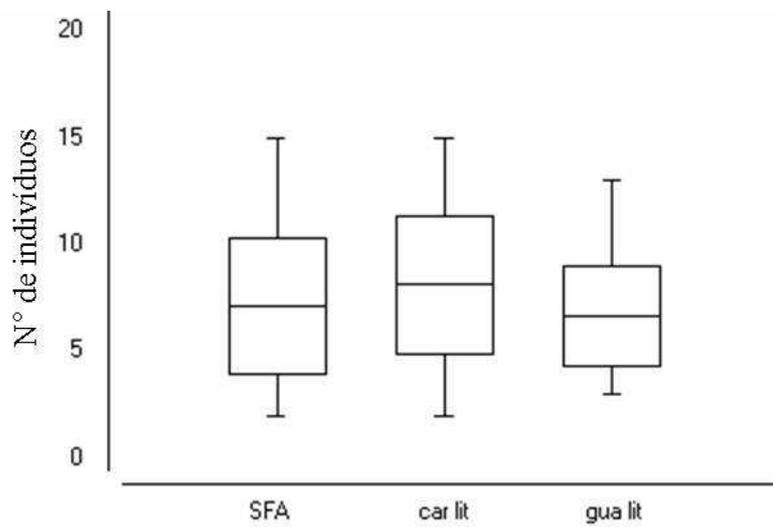


Figura 18. Tamanho dos grupos de bugios na zona de contato de São Francisco de Assis (SFA) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria segundo a literatura (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas externas= valores extremos).

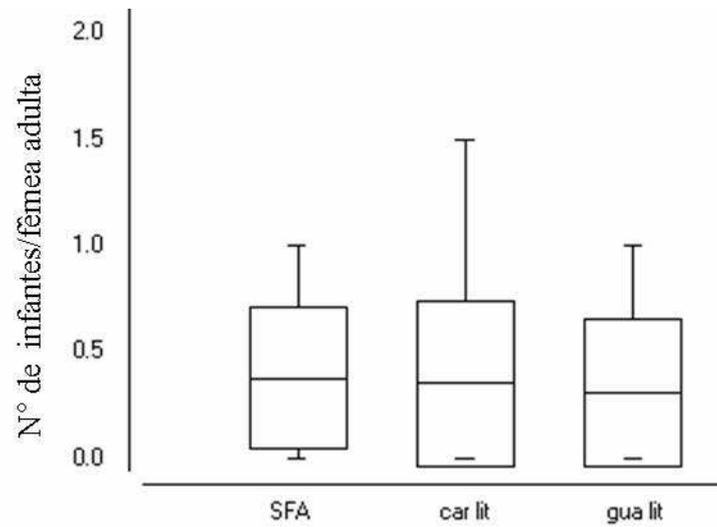


Figura 19. Razão entre infantes e fêmeas adultas nos grupos de bugios da zona de contato de São Francisco de Assis (SFA) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos).

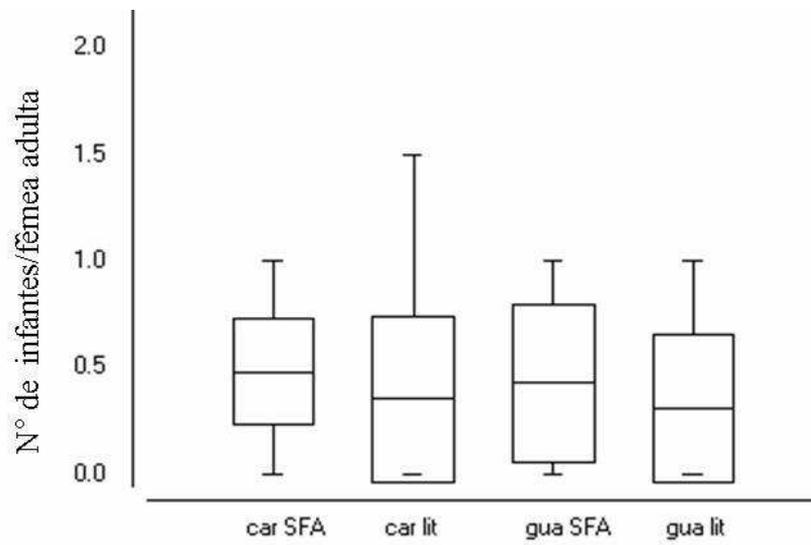


Figura 20. Razão entre infantes e fêmeas adultas dos grupos monoespecíficos de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* sem híbridos da zona de contato (car SFA e gua SFA) e em alopatria (car lit e gua lit) de acordo com a literatura (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos).

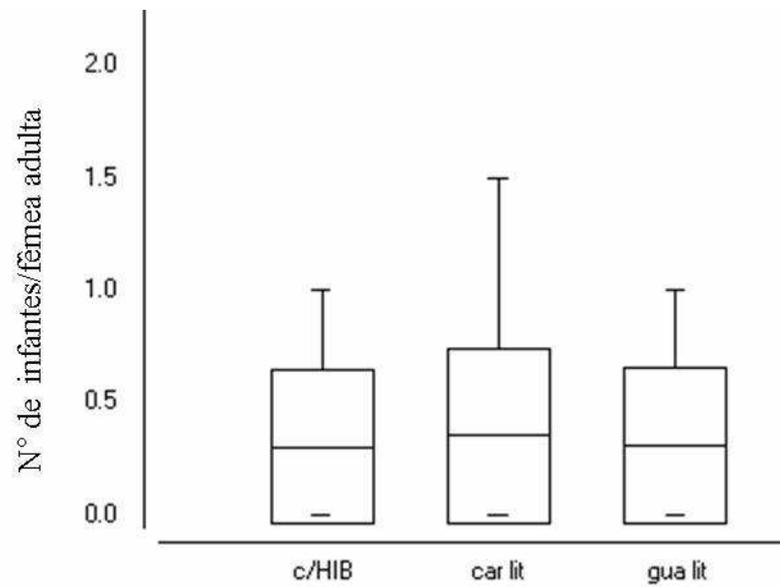


Figura 21. Razão entre infantes e fêmeas adultas dos grupos com indivíduos híbridos (monoespecíficos, mistos e somente híbridos) da zona de contato de São Francisco de Assis (c/HIB) e de *A. caraya* (car lit) e de *A. guariba clamitans* (gua lit) em alopatria (linha central= média; caixa= desvio padrão; linhas menores= valores extremos).

#### 4. DISCUSSÃO

A observação de bugios com o padrão em mosaico de coloração da pelagem na região de São Francisco de Assis é condizente com a proposição de que nesta zona de contato ocorre hibridação entre espécies pertencentes aos ecossistemas Pampa e Mata Atlântica (Rambo, 1956; Bicca-Marques et al., 2008; Trigo et al., 2008).

A representatividade de indivíduos potencialmente puros de *A. guariba clamitans* e *A. caraya* e híbridos encontrados nesse estudo incluindo o Cerro dos Negros (44,6%, 30,8% e 24,5%) foi semelhante à observada por Aguiar et al. (2008) no Paraná (respectivamente, 52,6%, 33,3% e 14,0%). Estas proporções, no entanto, variam entre as classes (Fig. 22). Enquanto houve um predomínio de fêmeas adultas e de imaturos com fenótipos sugestivos de indivíduos puros de *A. guariba clamitans*, houve também uma maior representatividade de machos adultos com coloração em mosaico na região de São Francisco de Assis.

Analisando a porcentagem de indivíduos com o fenótipo parental puro e comparando com a porcentagem de híbridos é possível verificar algumas variações em relação à distribuição na região. No Cerro da Estância Monjolo, a oeste do Cerro dos Negros, foram encontrados somente grupos de *A. caraya*. É importante salientar que o Cerro da Estância Monjolo fica a cerca de 2 km dos rios Ibicuí e Jaguari, sendo possível que estes animais usem estas matas ciliares no processo de dispersão (Fig. 8). O Cerro Agudo, situado mais ao sul, possui conectividade com o rio Ibicuí e apresentou semelhança na porcentagem de indivíduos adultos com fenótipo parental de ambas as espécies e o fenótipo híbrido. É possível que, neste contexto, o rio Ibicuí e seus afluentes sejam importantes elementos no processo de dispersão de indivíduos de ambas as espécies (Fig. 8). Por outro lado, o Cerro do Loreto fica próximo ao Cerro Agudo, mas está separado deste pela rodovia RS-241 ao sul e distante ao norte do rio Jaguari em aproximadamente 2 km. Nesta área foram encontradas semelhanças maiores nas porcentagens de indivíduos de *A. guariba clamitans* e híbridos. Padrão semelhante é verificado no arroio Inhandijú, situado a leste do Cerro dos Negros. Diante deste cenário, é possível que as matas ciliares do arroio Inhandijú e do rio Jaguari a leste, sejam importantes rotas de dispersão de *A. guariba clamitans*. Por outro lado, na porção oeste do rio Jaguari, bem como no arroio Jaguari-Mirim e no rio Ibicuí temos, possivelmente, rotas importantes de dispersão de *A. caraya* (Fig. 8).

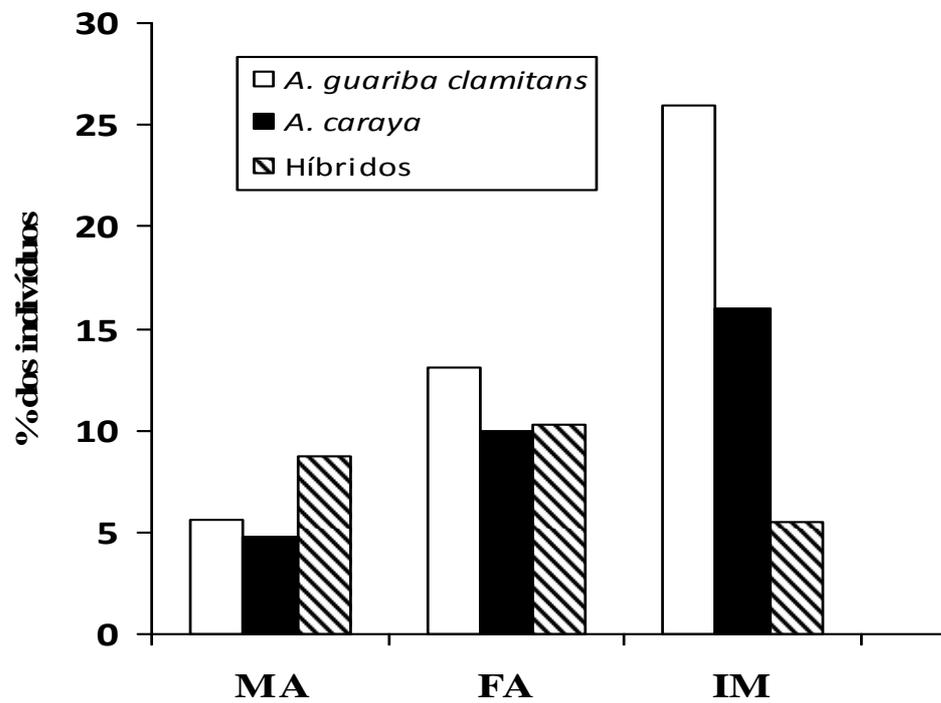


Figura 22. Representatividade de indivíduos potencialmente puros de cada espécie e híbridos nas classes macho adulto (MA), fêmea adulta (FA) e imaturos (IM) nas populações de bugios estudados em São Francisco de Assis, RS, Brasil.

Assim, a sobreposição na distribuição de táxons que são fisicamente distintos, mas não reprodutivamente isolados, pode estar relacionado com o ciclo de contração e expansão da distribuição geográfica de cada um, com subpopulações tornando-se isoladas, diferenciando-se, reencontrando-se e entrando em processo de hibridação nesta zona de contato (Hewitt, 2001). Diversos fatores influenciam neste ciclo de expansão e contração, tais como o avanço e o recuo dos ecossistemas em decorrência de mudanças climáticas, naturais ou antropogênicas. Fatores antrópicos como a fragmentação de habitats ou extinções de populações locais decorrentes de doenças (como a febre amarela na região de São Francisco de Assis) também são determinantes neste processo.

Segundo Bicca-Marques et al. (2008), esta zona de contato é, provavelmente, recente se consideradas as histórias evolutivas destas espécies. Behling et al. (2005) consideram que a região de São Francisco de Assis foi coberta essencialmente por campos nos últimos 22000 anos e que as matas de galeria com elementos mistos da flora de áreas típicas do habitat de *A. caraya* e de *A. guariba clamitans* começaram a se desenvolver há 5000 anos, sendo este processo acentuado nos últimos 1500 anos. O processo de dispersão destes primatas e a expansão das matas de galeria sobre os campos provavelmente proporcionou o contato entre estes e outros táxons (e.g. *Leopardus* spp.) na região (ver Behling et al., 2005; Bicca-Marques et al., 2008, Trigo et al., 2008).

Além disso, há registros de grupos mistos entre *A. caraya* e *A. guariba clamitans* da época (1834) em que o naturalista francês Arsène Isabelle esteve no Rio Grande do Sul:

“ ... Encontram-se nesta localidade muitos macacos do gênero alovatte, chamados bugios pelos brasileiros.<sup>35</sup>

Matamos um velho macho, muito barbudo, quase vermelho; a fêmea que ferimos tinha um pêlo esbranquiçado como o do uivador negro; quanto ao jovem macho de menos de dois anos, variava de cor desde o branco até o marrom vermelho.

Deparamos com eles freqüentemente, nos grandes matos, até Porto Alegre, pelos 30° de latitude, e posso afirmar positivamente que existem ao sul de *Caçapava*, sob o paralelo 31, contrário à opinião de um célebre viajante, que julga que o limite geográfico dos macacos é a 27°. graus, na parte austral do novo continente...” (Isabelle, 1983, p 28)

Assim, o histórico natural de sobreposição dos ecossistemas da região, a contração e expansão da distribuição destas espécies e aspectos demográficos como o processo de dispersão de indivíduos daquelas populações são fatores importantes na formação desta zona de contato e no processo de hibridação. Determinar o quanto as atividades antropogênicas estão interferindo neste processo e se estão incidindo na contração ou expansão desta zona de contato é fundamental na tomada de decisões para a conservação dos táxons envolvidos neste contexto. Apesar de ser considerada por alguns autores como um processo promovido e facilitado pela ação humana e, por isso, gerador de problemas como a perda gradual de características genéticas intrinsecamente adaptadas (Rhymer & Simberloff, 1996; Allendorf et al., 2001; Mallet, 2005), há casos em que a hibridação ocorre naturalmente entre os táxons, sendo parte de suas histórias evolutivas.

De acordo com Randler (2002; ver Hubb's principle, 1955), a hibridação ocorre mais amplamente onde dois táxons proximamente relacionados encontram-se e, um deles é “raro” (menor abundância), sendo este processo estimulado devido à restrição ou escassez de parceiros. Alguns autores propõem que a hibridação ocorre porque as fêmeas (da espécie “rara”) permanecem sem acesso a parceiros coespecíficos e escolhem machos heteroespecíficos. Wirtz (1999) usa o termo “hibridação unidirecional” para estes casos porque os cruzamentos híbridos ocorrem entre as fêmeas da espécie rara e os machos da espécie mais abundante na região, mas não o contrário.

No caso da zona de contato de São Francisco de Assis, a semelhança entre o tamanho dos grupos monoespecíficos de *A. caraya* (n=11) e de *A. guariba clamitans* (n=10) assim como a representatividade de indivíduos com fenótipo parental puro de cada espécie não permite afirmar se ocorre hibridação unidirecional. Além disso, conforme exposto anteriormente, a razão entre machos adultos de *A. guariba clamitans* e *A. caraya* foi de 0,8:1, enquanto entre as fêmeas destas espécies a razão foi de 1:1, respectivamente. Contudo, no Cerro do Loreto e no Arroio Inhandijú, além da baixa representatividade de *A. caraya*, não foram encontrados machos adultos com o fenótipo característico da espécie. Nestes casos, é possível que na ausência de parceiros coespecíficos, as fêmeas de *A. caraya* tenham se associado com machos de *A. guariba clamitans* ou ainda com machos híbridos. Com isso, estudos demográficos e comportamentais são importantes para identificarmos como as variáveis densidade populacional, tamanho da área de vida e competição interespecífica influenciam na direção das cópulas ao longo do gradiente de ocorrência e distribuição destas espécies

na região estudada. Por exemplo, estudos sobre a densidade populacional são importantes indicadores do status da população de uma espécie, sendo este fator relacionado com aspectos demográficos tais como nascimentos, mortes e migrações (Crockett & Eisenberg, 1987; Chapman & Balcomb, 1998; Zucker & Clarke 2003). Tais fatores podem ser determinantes na reprodução interespecífica quando parceiros coespecíficos são naturalmente “raros” ou sofreram uma diminuição brusca em suas populações (Wirtz, 1999; Seehausen, 2004; Lancaster et al., 2006) provocadas por alterações ambientais, como altos índices de pluviosidade ou secas, caça intensiva, desmatamentos, queimadas ou doenças (Bolin, 1981; Froehlich et al., 1981; Freese et al., 1982; Peres, 1997; Kanyamibwa, 1998).

Apesar de não haver diferenças significativas no tamanho dos grupos nas áreas estudadas, o surto de febre amarela na região, confirmado pelas notificações de morte de bugios pela Secretaria Municipal de Saúde, pode ter influenciado na estrutura das populações de *A. caraya* e *A. guariba clamitans*. Tais surtos epizooticos podem diminuir as populações destes primatas alterando a composição dos grupos ou promovendo sua fusão (Chapman & Balcomb, 1998; Pope, 1998, 2000; Agostini et al. 2008). É possível que diante deste fato a disponibilidade de parceiros coespecíficos seja alterada ou ainda a extinção local de populações promova o contato entre duas espécies de distribuições limítrofes em eventos futuros de recolonização.

É importante salientar que dos 16 grupos com indivíduos potencialmente híbridos, 13 possuíam machos adultos com o padrão misto de coloração, sendo a razão entre machos e fêmeas adultos destes grupos de aproximadamente 1:1. Contudo, a coloração ruiva de algumas fêmeas consideradas híbridas no presente estudo (Fig. 9G) pode ser decorrente de outros processos. Fortes & Bicca-Marques (2008), encontraram uma coloração semelhante em fêmeas de *A. guariba clamitans* num cenário onde os fragmentos estão mais isolados, com alta densidade e grupos grandes, diminuindo o sucesso no processo de imigração e aumentando a probabilidade de endocruzamento, que pode facilitar a expressão de genes deletérios (Fortes & Bicca-Marques, 2008; ver também Aguiar et al., 2008).

Considerando que esses padrões de coloração em mosaico evidenciados nos estudos de áreas de simpatria entre *A. caraya* e *A. guariba clamitans* sejam resultado do processo de hibridação, análises genéticas destes indivíduos podem fornecer importantes informações sobre o seu grau de hibridação, a viabilidade e fertilidade. Apesar de serem encontrados grupos com machos adultos híbridos é possível que estes

animais sejam inférteis ou inviáveis. Esta situação pode estar relacionada com a regra de Haldane descrita anteriormente como um dos fatores que influenciam na organização social em animais. Dados moleculares apontam que o cruzamento de fêmeas de *A. pigra* e machos de *A. palliata* resulta somente em fêmeas híbridas (Cortés-Ortiz et al., 2007). A lei de Haldane é usada para explicar a inviabilidade ou infertilidade de machos híbridos resultante deste cruzamento e daquele entre as fêmeas híbridas com os machos de *A. palliata* (Cortés-Ortiz et al., 2007).

Apesar de 16 dos 36 grupos encontrados na região de estudo (Cerro dos Negros, Cerro Agudo, Cerro do Loreto e Arroio Inhandijú) possuírem machos adultos híbridos, não foi possível definir se eles representam a F1 de acasalamentos heteroespecíficos, bem como sua fertilidade. Além disso, não é possível descartar a hipótese de que machos estéreis possam alcançar a posição de macho alfa nos grupos.

De acordo com Bergman & Beehner (2003), o *fitness* dos indivíduos híbridos influencia em grande parte a dinâmica da zona híbrida na qual estão inseridos, havendo casos onde a distinção entre parceiros coespecíficos e heteroespecíficos parece não ocorrer. Além disso, a dinâmica da zona híbrida é influenciada pelo comportamento dos táxons inseridos e há casos de evolução de mecanismos comportamentais, como a dispersão próxima à idade reprodutiva, que atuará na inibição do processo de endocruzamento (Alberts & Altmann, 2001). Assim, tais mecanismos que evoluíram para evitar o cruzamento de fêmeas com machos consanguíneos (prole adulta), podem favorecer a reprodução com machos reprodutores do grupo de origem ou de outros grupos. Contudo, não se sabe se esta preferência pode ser estendida para machos heteroespecíficos em zonas de contato (Bergman & Beehmer, 2003).

Outro aspecto importante na escolha de parceiros reprodutivos em *A. caraya* e *A. guariba clamitans* é que se a cor atraente for proporcionada por um genótipo de qualidade, as fêmeas podem beneficiar-se do uso da cor como critério para a escolha de parceiros para gerar descendentes de maior qualidade (Hamilton, 1990). Assim, a coloração preta dos machos de *A. caraya* pode ser percebida pelas fêmeas como um indício de boas condições de saúde, de agressividade, maturidade e identidade sexual. Já em *A. guariba clamitans*, a coloração ruiva dos machos adultos está relacionada a glândulas especializadas na liberação de secreções epidérmicas que geram esta coloração (Hirano et. al. 2003). Estas glândulas aumentam de tamanho e volume durante a puberdade como resultado da ação de hormônios sexuais dos machos. Assim, a diferenciação e atração sexual, além da comunicação social, podem estar relacionadas

com o papel destas glândulas na coloração de *A. guariba clamitans* (Hirano et. al., 2003). O encontro de animais com o padrão misto de coloração da pelagem, no entanto, nos sugere que o dicromatismo sexual não tem um papel fundamental como mecanismo de isolamento reprodutivo. Contudo, a hipótese proposta por Bicca-Marques & Calegari-Marques (1998) de competição intrasexual (macho-macho) permanece viável para explicar a evolução de tal característica em *Alouatta* spp..

Com isso, o estudo da seleção sexual em zonas híbridas é importante para o entendimento da relação deste processo com o mecanismo evolutivo da coloração em primatas. Entender como o dicromatismo sexual evoluiu em *A. caraya* e *A. guariba clamitans* é importante para a compreensão do papel desta característica no processo reprodutivo destes táxons em áreas de alopatria e de simpatria. Em zonas híbridas é esperada a ocorrência de alta variabilidade quanto à presença de parceiros reprodutivos e de competição por estes parceiros possibilitando verificar a seleção sexual e revelar mecanismos que são difíceis de averiguar em áreas de ocorrência de somente uma das espécies (Bergman & Beehmer, 2003). Além disso, as consequências da seleção sexual em zonas de hibridação podem ter profundos impactos na trajetória evolutiva dos táxons envolvidos, como no caso da seleção contra híbridos que gera uma preferência por parceiros coespecíficos para reprodução (ver Barton & Hewitt, 1989). A escolha de parceiros, um aspecto da seleção intersexual, tem exercido um importante papel na criação e manutenção da diversidade em muitos táxons hibridantes (Bergman & Beehmer, 2003).

Para melhor entendimento da formação desta zona híbrida estudos demográficos na região podem fornecer informações importantes da densidade e distribuição destes táxons, sobre a influência dos ciclos de surtos de febre amarela na dinâmica populacional dos bugios na região e se isso tem influência no processo de hibridação à medida que a zona de contato sofre variação com o processo de contração e expansão da sobreposição de suas distribuições. Outros levantamentos podem também contribuir para uma estimativa de uso dos componentes da paisagem (p. ex., matas ciliares) pelas duas espécies na região e de como isso contribui no processo de dispersão e na manutenção desta zona de contato e potencial hibridação.

Estudos sobre aspectos comportamentais e ecológicos destas espécies em zonas de contato contribuirão para o entendimento de quais fatores atuam na manutenção de uma distribuição essencialmente parapátrica. Agostini et al. (2009), por exemplo, identificaram um alto grau de sobreposição dos nichos de *A. caraya* e *A. guariba*

*clamitans*. Também aspectos relacionados com a estrutura social de grupos com indivíduos potencialmente híbridos são necessários para analisar o quanto este processo exerce influência no *fitness* e na posição social destes animais nos grupos em que estão inseridos. Análises genéticas são fundamentais para entender os efeitos da hibridação no status de espécie, o contexto histórico destes cruzamentos interespecíficos, a ocorrência de retrocruzamentos, a viabilidade e fertilidade dos híbridos e de seus descendentes e como estes fatores atuam no processo evolutivo de *Alouatta* spp..

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agoramoorthy G, Lohmann R (1999) Population and conservation status of the Black-and-gold howler monkeys *Alouatta caraya*, along the Riachuelo river, Argentina. *Neotrop Primates* 7 (2):43–44
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS (2008) Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *Primates* 49 (4):304–307
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS (2009) Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *Am J Primatol* 71:1–14
- Aguiar LM, Mellek DM, Abreu KC, Boscarato TG, Bernardi IP, Miranda, JMD, Passos FC (2007) Sympatry between *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in Southern Brazil. *Primates* 48:245–248
- Aguiar LM, Ludwig G, Passos FC (2009) Group size and composition of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) on the Upper Paraná River, Southern Brazil. *Primates* 50:74–77
- Aguiar LM, Pie MR, Passos FC (2008) Wild mixed groups of howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. *Primates* 49:149–152
- Alberts SC, Altmann J (2001) Immigration and hybridization patterns of yellow and anubis baboons in and around Amboseli, Kenya. *Am J Primatol* 53:139–154
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol* 16(11):613–622
- Arnold ML (1992) Natural hybridization as an evolutionary process. *Annu Rev Ecol Syst* 23:237–261
- Arnold ML, Meyer A (2006) Natural hybridization in primates: one evolutionary mechanism. *Zoology* 109:261–276

- Ayres M, Ayres Jr, M, Ayres DL, Santos AAS (2007) Bio Estat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biomédicas. Sociedade Civil Mamirauá, MCT, Imprensa Oficial do Estado do Pará, Belém
- Barton NH, Hewitt GM (1989) Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341:497–502
- Baumgarten A, Williamson GB (2007) The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *A. palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates* 48:310–315
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2007) *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed, Porto Alegre
- Behling H, Pillar VD, Bauermann SG (2005) Late quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Rev Palaeobot Palyno* 133:235–248
- Bergman TJ, Beehner JC (2003) Hybrid zones and sexual selection: insights from the awash baboon hybrid zone (*Papio hamadryas anubis* x *P.h. hamadryas*). In: Jones CB (ed) *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions*. Special Topics in Primatology, vol 3. American Society of Primatologists, Norman, OK, pp 141–171
- Bicca-Marques JC (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK (ed) *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer, New York, pp 283–303
- Bicca-Marques JC (2009) Outbreak of yellow fever affects howler monkeys in southern Brazil. *Oryx* 43(2):173
- Bicca-Marques JC, Azevedo RB (2004) The “thermoregulation hypothesis” does not explain the evolution of sexual dichromatism in the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*). *Folia Primatol* 75:236
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques, C (1998) Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *Am J Phys Anthropol* 106:533–546

- Bicca-Marques JC, Muhle CB, Prates HM, Oliveira SG, Calegario-Marques, C (2009) Habitat impoverishment and egg predation by *Alouatta caraya*. *Int J Primatol* 30: 743–748
- Bicca-Marques JC, Prates HM, Aguiar FRC, Jones CB (2008) Survey of *Alouatta caraya*, the black-and-gold howler monkey, and *A. guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates* 49:246–252
- Bolin I (1981) Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates* 22: 349–360
- Bynum EL, Bynum DZ, Supriatna J (1997) Confirmation and location of the hybrid zone between wild populations of *Macaca tonkeana* and *Macaca hecki* in Central Sulawesi, Indonesia. *Am J Primatol* 43:181–209
- Chame M, Olmos F (1997) Two howler species in Southern Piauí, Brazil? *Neotrop Primates* 5:74–77
- Chapman C, Balcomb S (1998) Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *Int J Primatol* 19: 385–403
- Codenotti TL, Silva VM, Albuquerque VJ, Camargo EV & Silveira RM (2002) Distribuição e situação atual de conservação de *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotrop Primates* 10:132–141
- Cortés-Ortiz L, Bermingham E, Rico C, Rodríguez-Luna E, Sampaio I & Ruiz-Garcia M (2003) Molecular systematics and biogeography of the neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Mol Phylogenet Evol* 26:64–81
- Cortés-Ortiz L, Duda Jr. TF, Canales-Espinosa D, García-Orduña F, Rodríguez-Luna E, Bermingham E (2007) Hybridization in large-bodied New World primates. *Genetics* 176: 2421–2425
- Coyne JA, Orr HA (2004) *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Crockett CM (1987) Diet, dimorphism and demography: perspectives from howlers to hominids. In: Kinzey WG (ed) *The evolution of human behavior: primate models*. SUNY Press, New York, pp 115–135

- Crockett CM, Eisenberg JF (1987) Howlers: variations in group size and demography. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) Primate societies. The University of Chicago Press, Chicago, pp 54–68
- Defler TR (2004) Primates of Colombia. Conservation International, Bogota
- Di Bitetti MS, Placci G, Brown AD, Rode DI (1994) Conservation and population status of the brown howling monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in Argentina. Neotrop Primates 2:1–4
- Dowling TE, Secor CL (1997) The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. Annu Rev Ecol Syst 28:593–619
- Evans BJ, Supriatna J, Melnick DJ (2001) Hybridization and population genetics of two macaque species in Sulawesi, Indonesia. Evolution 55:1686–1702
- Fortes VB, Bicca-Marques JC (2008) Abnormal pelage color in an isolated brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) population in south Brazil. Int J Primatol 29:717–722
- Freese CH, Heltne PG, Castro N, Whitesides G (1982) Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. Int J Primatol 3:53–90
- Froehlich JW, Thorington Jr RW, OTIS JS (1981) The demography of howler monkeys *Alouatta palliata*, on Barro Colorado Island, Panama. Int J Primatol 2:207–236
- Futuyma DJ (1986) Biologia evolutiva. Funpec, Ribeirão Preto
- Genovart M (2009) Natural hybridization and conservation. Biodivers Conserv 18:1435–1439
- Gerald M (2003) How color may guide the primate world: possible relationships between sexual selection and sexual dichromatism. In: Jones CB (ed) Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions. Special Topics in Primatology, vol 3. American Society of Primatologists, Norman, OK, pp 141–171
- Gregorin R (2006) Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. Rev Bras Zool 23:64–144
- Groves C (2001) Primate taxonomy. Smithsonian Institution Press, Washington, DC

- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131–137
- Hamilton WD (1990) Mate choice near or far. *Am Zool* 30:341–352
- Harrison RG (1993) Hybrids and hybrid zones: historical perspective. In: Harrison RG (ed) *Hybrid zone and the evolutionary process*. Oxford University Press, New York, pp 3–12
- Hewitt GM (1988) Hybrid zones: natural laboratories for evolutionary studies. *Trends Ecol Evol* 3:158–167
- Hewitt GM (2001) Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Mol Ecol* 10 (3):537–549
- Hirano ZMB, Tramonte R, Silva AR, Rodrigues RB, dos Santos WF (2003) Morphology of epidermal glands responsible for release of colored secretions in *Alouatta guariba clamitans*. *Lab Prim News* 42(2):4–6
- Hirsch A, Landau EC, Tedeschi ACM, Menegheti JO (1991) Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacèpede, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. In: Rylands AB, Bernardes AT (eds) *A primatologia no Brasil 3*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, pp 239–262
- Hubbs CL (1955) Hybridization between fishes species in nature. *Syst Zool* 4:1–20
- Isabelle A (1983) *Viagem ao Rio Grande do Sul, 1833-1834*. Tradução e notas de Dante de Laytano. Martins Livreiro, Porto Alegre
- IUCN (2009) 2009 IUCN Red list of threatened species. doi ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org))
- Iwanaga S, Ferrari SF (2002) Geographic distribution of red howlers (*Alouatta seniculus*) in southwestern brazilian Amazonia, with notes on *Alouatta caraya*. *Int J Primatol* 23:1245–1256
- Jones CB (1995) Howler monkeys appear to be pre-adapted to cope with habitat fragmentation. *Endangered Species UPDATE* 16:70–73
- Jones CB (1996) Predictability of plant food resources for mantled howler monkeys at Hacienda La Pacífica, Costa Rica: Glander's dissertation revisited. *Neotrop Primates* 4:147–149
- Jones CB (1997) Life history patterns of howler monkeys in a time-varying environment. *Bol Primatol Latinoamericano* 6:1–8

- Jones CB (2005) Behavioral flexibility in primates: Causes and consequences. Springer, New York
- Jones CB (2006) An exploratory analysis of developmental plasticity in Costa Rican mantled howler monkeys (*Alouatta palliata palliata*). In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, Luecke L (eds) New perspectives in the study of Mesoamerican primates. Springer, New York, pp 265–285
- Kanyamibwa S (1998) Impact of war on conservation: Rwandan environment and wildlife agony. *Biodiv Conserv* 7:1399–1406
- Kappeler PM, van Schaik CP (2002) Evolution of primate social systems. *Int J Primatol* 23:707–740
- Kuchta SR (2007) Contact zone and species limits: hybridization between lineages of the California newt, *Taricha torosa*, in the southern Sierra Nevada. *Herpetologica* 63:332–350
- Mallet J (2005) Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol Evol* 20:229–237
- Marques AAB (2003) Primatas. In: Fontana CS, Bencke GA, Reis RE (eds) Livro Vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. EDIPUCRS, Porto Alegre, pp 499–506
- Mayr E (1991) Principles of systematic zoology. McGraw – Hill, New York
- Mendes SL (1989) Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Rev Nord Biol* 6:71–104
- Miranda JMD, Passos FC (2005) Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no Estado do Paraná, Brasil. *Rev Bras Zool* 22:99–106
- National Research Council (1981) Techniques for the study of primate population ecology. National Academy Press, Washington, DC
- Neville MK, Glander KE, Braza F, Rylands AB (1988) The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF, Fonseca GAB (eds) Ecology and behavior of neotropical primates, vol 2. World Wildlife Fund, Washington, DC, pp 349–453

- Orr HA (1997) Haldane's rule. *Annu Rev Ecol Syst* 28:195–218
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VDP, Blanco CC, Boldrini II, Both R, Forneck ED (2009) Os campos sulinos: um bioma negligenciado. In: Pillar VP, Müller SC, Castilhos ZMS, Jacques AVA (eds) *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. MMA, Brasília, pp 26–41
- Passos FC, Miranda JMD, Aguiar LM, Ludwig G, Bernardi IP, Moro-Rios RF (2007) Distribuição e ocorrência de primatas no Estado do Paraná, Brasil. In: Bicca-Marques JC (ed) *A Primatologia no Brasil*, vol 10, Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre, pp 119–149
- Peres CA (1997) Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in neotropical forests: a case study of howler monkeys (*Alouatta* spp.) *Folia Primatol* 68:199–222
- Pianka ER (1999) *Evolutionary Ecology*. Addison Wesley Educational Publishers, San Francisco
- Pinto LP, Setz EZF (2000) Sympatry and new locality for *Alouatta belzebul discolor* and *Alouatta seniculus* in the Southern Amazon. *Neotrop Primates* 8:150–151
- Pope TR (1998) Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys. *J Mammal* 79: 692–712
- Pope TR (2000) Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:253–267
- Rambo B (1956) *A Fisionomia do Rio Grande do Sul*. Selbach, Porto Alegre
- Randler C (2002) Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Ani Behav* 63:103–119
- Rhymer JM & Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annu Rev Ecol Syst* 27:83–109
- Rieseberg LH (1997) Hybrid origins of plant species. *Annu Rev Ecol Syst* 28:359–89
- Ross C, Reeve N (2003) Survey and census methods: Population distribution and density. In: JM Setchell & DJ Curtis (eds.) *Field and laboratory methods in Primatology*. Cambridge University Press Cambridge, UK, pp 90–109

- Rudran R & Fernandez-Duque E (2003) Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *Int J Primatol* 24:925–947
- Ruiz-García M, Escobar-Armel P, Alvarez D, Mudry M, Ascunce M, Gutierrez-Espeleta G, & Shostell JM (2007) Genetic variability in four *Alouatta* species measured by means of nine DNA microsatellite markers: Genetic structure and recent bottlenecks. *Folia Primatol* 78:73–87
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. *Am J Primatol* 21: 279–294
- Rylands AB, Mittermeier RA (2009) The diversity of the New World primates: an annotated taxonomy. In: PA Garber, A Estrada, JC Bicca-Marques, EK Heymann & KB Strier (Eds.) *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer, New York
- Schewnk K, Brede N, Streit B (2008) Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philos T Roy Soc B* 363:2805–2811
- Seehausen O (2004) Hybridization and adaptative radiation. *Trends Ecol Evol* 19(4): 198–207
- Silva FE, Bicca-Marques JC (2005) Fatores determinantes da ocorrência de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) em fragmentos florestais no município de Barra do Ribeiro, RS, Brasil. In: Bicca-Marques, JC (ed), Programa e livro de resumos do XI Congresso Brasileiro de Primatologia. Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre, p 52
- Silver SC, Marsh LK (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, New York pp 251–266
- Treves A (2001) Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta* spp.) groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:61–71
- Trigo TC, Freitas TRO, Kunzler GI, Cardoso L, Silva JCR, Johnson WE, O'Brien SJ, Bonatto S L, Eizirik E (2008) Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil. *Mol Ecol* 17(19):4317–4333

- Wallace RB, Painter RLE, Rumiz DI, Taber AB (2000) Primate diversity, distribution and relative abundances in the Rios Blanco y Negro Wildlife Reserve, Santa Cruz Department, Bolivia. *Neotrop Primates* 8:24–28
- Watanabe K, Matsumura S (1991) The borderlands and possible hybrids between 3 species of macaques, *M. nigra*, *M. nigrescens*, and *M. hecki* in the northern peninsula of Sulawesi. *Primates* 32:365–369
- Whitehead JM (1995) Vox alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int J Primatol* 16:121–144
- Wirtz P (1999) Mother species – father species: unidirectional hybridization in animals female choice. *Ani Behav* 58:1–12
- Woodruff DS (1973) Natural hybridization and hybrid zones. *Syst Zool* 22:213–217
- Wyner YM, Jonhson SE, Stumpf RM, Desalle R (2002) Genetic assessment of a white-collared x red-fronted lemur hybrid zone at Andringitra, Madagascar. *Am J Primatol* 67 51–66
- Zinner D, Roos C, Schwibbe, MH (2009) Hybridization in primates: evidence, extent evolutionary impact and problems. In: Zinner D & Roos C (ed) Program of the symposium. Deutsche Primatenzentrum, Göttingen

## ANEXO I

### CENSO POPULACIONAL (PROJETO "ZONA DE CONTATO")

- (1) Data: \_\_\_\_\_ Turno (M ou T): \_\_\_\_ Trilha (Esq ou Dir): \_\_\_\_\_
- (2) Espécie (bugio-preto ou bugio-ruivo): \_\_\_\_\_
- (3) Horário (início/fim do avistamento): \_\_\_\_\_  
Distância animal-observador (m): \_\_\_\_\_  
Distância perpendicular (menor distância animal-trilha) (m): \_\_\_\_\_  
Ângulo de avistamento (0-180°, direita ou esquerda): \_\_\_\_\_  
Altura do primeiro animal avistado (m): \_\_\_\_\_  
Localização ao longo da trilha (m): \_\_\_\_\_  
Localização GPS (XX°YY'ZZ"S, RR°SS'TT"N): \_\_\_\_\_  
Qual o tamanho do grupo? \_\_\_\_\_ indivíduos (no caso de dúvidas, incluir, p.ex., 5+; isto é, há, com certeza, pelo menos 5 inds.)  
Modo de detecção (visual, auditivo, etc.)? \_\_\_\_\_
- (4) Qual a composição sexo-etária do grupo: n° de machos adultos, fêmeas adultas, subadultos, jovens e infantes do grupo; no caso de *A. caraya* é normalmente possível determinar o sexo de cada indivíduo (Dê um n° para cada grupo observado; registre as características dos indivíduos com o maior detalhe possível, como, p.ex., coloração, tamanho, genitália, cicatrizes, etc.). Cuidar, especialmente, características como cor da pelagem e genitália!
- 
- 
- (5) Qual a dispersão do grupo (agrupados ou dispersos)? \_\_\_\_\_  
Qual a distância entre os indivíduos das "pontas"? \_\_\_\_\_ metros
- (6) Se os animais estiverem comendo, identifique a(s) espécie(s) e item(ns) consumido(s) (broto, folha nova, folha madura, pecíolo apenas, folha indeterminada, fruto imaturo, fruto maduro, fruto indeterminado, semente apenas, botão floral, flor aberta, caule, casca, parasita, fungo, ovo, invertebrado, etc.)
- 
- 
- (7) Qual o comportamento dos animais no grupo e qual a sua reação à presença dos observadores (ex., fuga, vocalização, indiferença)?
- 
- (8) Qual a direção tomada pelo grupo após o avistamento? \_\_\_\_\_
- (9) Há a possibilidade de que este grupo já tenha sido avistado no mesmo dia? \_\_\_\_ E nos dias anteriores? Quando? \_\_\_\_\_
- (10) O grupo/animal estava associado a outra espécie de primata ou outro mamífero, ave, etc.? Se afirmativo, qual? \_\_\_\_\_
- (11) Altura máxima estimada da copa do local (m): \_\_\_\_\_
- (12) Cobertura estimada da copa (%: e.g., variando de 40% a 75%): \_\_\_\_\_
- (13) Tipo de floresta, incluindo árvores dominantes (tb., ripária, decídua, úmida, seca, etc.; grau de perturbação/fragmentação):
- 
- (14) Comentários (p.ex., há alguma suspeita de que os animais sejam híbridos? Se afirmativo, diga por quê? Qual o estado de saúde aparente dos animais? Anotar todas as ocorrências de ronco, incluindo o horário! \_\_\_\_\_
- 
- 
- (15) Participante(s): \_\_\_\_\_
- (16) Condições climáticas: \_\_\_\_\_
- 
-