

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

Dissertação de Mestrado

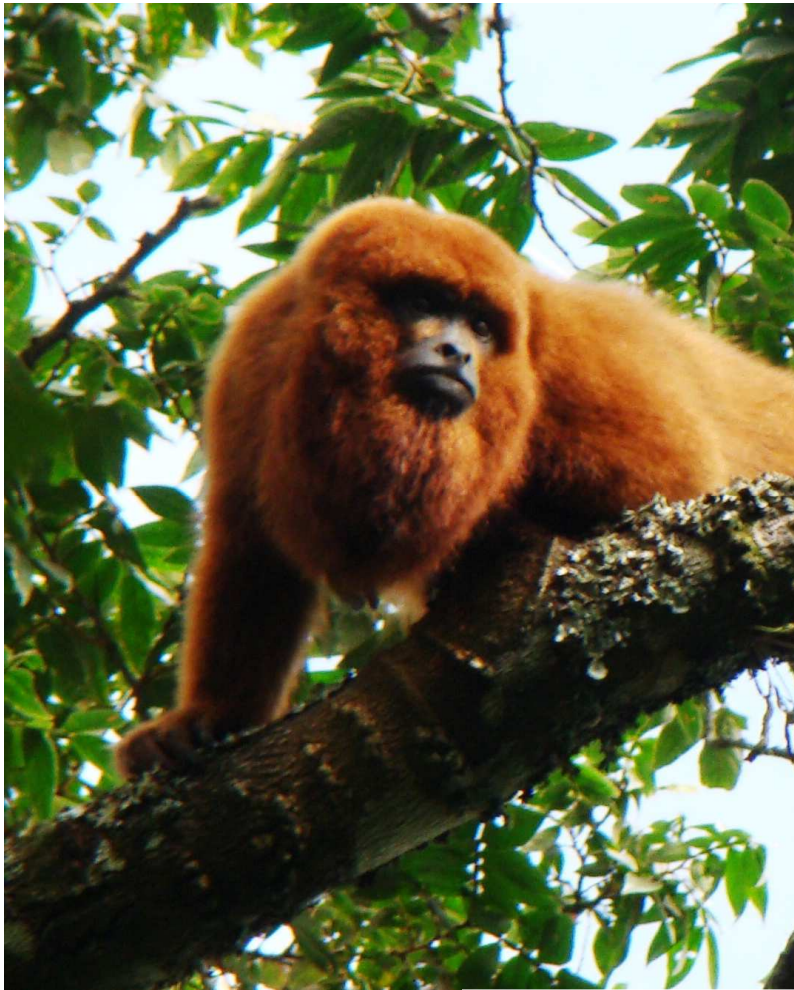
Ecologia e comportamento do
bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*)
em um fragmento florestal no
limite sul da distribuição:
testando predições de modelos socioecológicos

Elisa Brod Decker

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

2013



Créditos: Gustavo Fonseca
Morfeu (macho alfa do grupo 3)

“Há um prazer nas florestas desconhecidas. Um entusiasmo na costa solitária. Uma sociedade onde ninguém penetra. Pelo mar profundo e música em seu rugir. Amo, não menos o homem, mas mais a natureza...” – Lord Byron.

DEDICATÓRIA

Dedico com alegria esse trabalho, ao meu querido avô Miti por despertar meu amor à natureza, aos meus pais Alvaro Passos Decker e Lúcia Helena Brod Decker pela vida incrível que me deram, pela simplicidade, humildade e pelo amor! E aos bugios-ruivos por me fazerem sentir tão bem e parte da natureza.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Júlio César Bicca-Marques pela incrível oportunidade de fazer parte do Laboratório de Primatologia da PUCRS, por todos os ensinamentos, pelos divertimentos, conselhos e por ter confiado no meu trabalho. Serei sempre grata!

Agradeço ao Dr. Gabriel Ramos Fernández, à Dra. Márcia Maria de Assis Jardim e à Dra. Vanessa Barbisan Fortes, banca examinadora, por todas as considerações feitas ao meu trabalho.

Aos meus pais Alvaro Passos Decker e Lúcia Helena Brod Decker pela vida, pela maravilhosa educação, pelo apoio em todos os momentos e por me “aturarem”. Por acharem incrível o que eu faço e respeitarem meu trabalho, minha profissão de bióloga.

À diretora Ana Biond e ao Giovani, pela amizade, pelo acolhimento e ajuda indispensável na Escola Agropecuária de Ensino Fundamental Chequer Buchaim, ao vice-diretor Adriano, à Helena e Adriana, pela atenção e interesse no meu trabalho, aos professores, às funcionárias atenciosas da cozinha, que preparavam jantas e cafés maravilhosos! Aos demais funcionários e alunos pelas conversas e trocas de experiência. Em especial, ao Adriano Kath por ser o “guardião da mata” enquanto eu não estou na escola! Também aos funcionários que algumas caronas de Kombi me deram! A todos por fazerem eu me sentir em casa!

Ao amigo Eric Herman pela ajuda indispensável em campo com a identificação das árvores, pelas risadas, pelas discussões e por confiar no trabalho “da louca dos bugios”. Ao Prof. Dr. Cláudio Augusto Mondin, pela ajuda na identificação das árvores do levantamento florístico.

Ao meu irmão Vinícius Brod Decker, meu par, que me acompanhou na maioria das saídas de campo, sem ele esse trabalho seria difícil de ser realizado e não teria sido tão divertido! Obrigada pelas risadas descontroladas que demos juntos e pelas perguntas

engraçadas que fazias, como: “Elisa, tu já viu os bugios vomitarem?” Obrigada por observar comigo os “preguiçosos” bugios-ruivos!

Às amigas e companheiras de todas as horas Anamélia de Souza Jesus, Renata Souza da Costa e Thanise Ramos da Silva pela amizade, confiança, por estarem sempre dispostas a me ajudar, Anamélia, por me auxiliar em uns campos, as três por me darem pouso em sua casa, ao acolhimento, aos ensinamentos, às risadas, enfim, a todos os momentos que passamos juntas, aos almoços, jantas, aos cafés...Renata Souza da Costa, obrigada por acreditar no meu trabalho!! Obrigada por fazerem eu me sentir uma porto-alegrense, à irmandade e à amizade, o mesmo agradeço, de coração aos amigos Rafael Magalhães Rabelo e Jonas da Rosa Gonçalves.

Aos amigos Emerson Chassot e Roberta Ventura pelos ótimos momentos que compartilhamos juntos, por todas as vezes que fiquei hospedada na casa deles e na “casinha”, pelo apoio em todas as horas, pelas discussões, conversas e risadas, pela amizade que seguirá pra sempre.

Ao amigo Ítalo Mourthé por toda paciência e auxílio com a dissertação. Todas as considerações e ajuda foram indispensáveis para o meu crescimento profissional.

Aos demais amigos atenciosos do Laboratório de Primatologia, Gabriela Hass, Oscar M. Chaves, Karine Galisteo Diemer Lopes, Valeska Martins da Silva e Christini Barbosa Caselli pelos conselhos, discussões, risadas, aprendizado e muito café!

Aos amigos fiéis e interessados que me acompanharam em campo Amanda Piper Grupelli, Felipe Hofs e Paula Wiener Reisser, pela companhia, pelas risadas e conversas. Sem vocês esse trabalho seria incompleto! Vocês são incríveis, valeu a força!

Ao amigo ecólogo Vinícius Bastazini por ideias a respeito da dissertação.

Obrigada pela atenção!

À amiga fiel e prestativa Juliana Carret Soares pelos auxílios nas horas críticas de formatação, pela amizade, por todo apoio e força sempre. Sorte a minha ter a tua amizade!

Aos meus familiares que sempre acreditaram em mim, em especial aos meus tios Luiz Carlos Barum Brod, Francisco Carlos Barum Brod e Antônio Carlos Brod, sempre interessados e perguntando sobre “os meus macacos”. Também às minhas tias e quase mães, pelo período que me acolheram com todo amor e carinho em sua casa durante um ano de mestrado, obrigada Alda Barum, Leda Barum e Maura Barum!

À amiga Bárbara Bettega e ao amigo Paulo Maciel por me aturarem em casa em dias de estresse, pelas risadas, pela companhia e apoio.

À minha amiga “mestre cuca” Cissa Granada Norenberg, pelo apoio, pelas conversas, jantas e alfajores maravilhosos! Pela companhia de sempre e pelo chimarrão com anis estrelado!

Ao meu companheiro Alexandre Corrêa Holman por “incorporar” minha dissertação na “reta final”, pelo apoio, força e por iluminar ainda mais os meus dias!

Às estrelas, minhas paixões e a razão de todo o meu trabalho, os bugios-ruivos, pelos ensinamentos, companhia nessa jornada, pela tranquilidade e amor. À Natureza sempre bela!

A todos os amigos biólogos e não biólogos que de alguma forma contribuíram para eu chegar onde estou, pelas conversas, discussões e companheirismo.

À CAPES pela bolsa de Mestrado que possibilitou o desenvolvimento dessa pesquisa.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	x
RESUMO	xi
ABSTRACT	xii
INTRODUÇÃO.....	1
MATERIAIS E MÉTODOS	10
Área de estudo	10
Levantamento florístico	11
Estimativa da disponibilidade de alimento	13
Habituação dos grupos de estudo	17
Grupos de estudo	18
Coleta de dados comportamentais	19
RESULTADOS	23
Padrão de atividades	23
Dieta.....	25
Comportamentos agonísticos.....	28
Investimento em locomoção	29
Encontros intergrupo.....	30
Sessões de ronco.....	34
DISCUSSÃO	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
ANEXO 1.....	48

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fragmento de Mata Atlântica em Camaquã, RS, Brasil, onde foi realizada a pesquisa. As nove transecções estabelecidas para o levantamento florístico são mostradas em branco. Os pinos amarelos mostram pontos da área de vida de cada grupo.

Figura 2. Curva de suficiência amostral do levantamento florístico do fragmento.

Figura 3. Disponibilidade dos itens alimentares fruto maduro, flor e folha nova no fragmento.

Figura 4. Disponibilidade de fruto maduro, flor e folha nova na área de vida dos grupos (a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Figura 5. Padrão de atividades dos três grupos de estudo no período de fevereiro a julho de 2012 (D=descanso; A=alimentação; L=locomoção; S=social e O=outros).

Figura 6. Padrão mensal de atividades (D=descanso; A=alimentação; L=locomoção; S=social) dos bugios-ruivos dos três grupos no período de fevereiro a julho de 2012: (a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Figura 7. Comportamento alimentar geral dos três grupos (G1, G2 e G3) de *Alouatta guariba clamitans* no período de fevereiro a julho de 2012.

Figura 8. Contribuição dos itens alimentares para a dieta dos grupos de estudo de fevereiro a julho de 2012: (a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Figura 9. Taxa diária de encontros intergrupo no período de fevereiro a julho de 2012.

Figura 10. Disponibilidade de folhas novas (FON) em todo fragmento como preditor de encontros entre G1 e G2.

Figura 11. Disponibilidade de folhas novas (FON) na área do G1 como preditor de encontros entre G1 e G2.

Figura 12. Disponibilidade de folhas novas (FON) na área do G2 como preditor de encontros entre G1 e G2.

Figura 13. Disponibilidade de frutos maduros (FRM) na área do G1 como preditor de encontros entre G1 e G3.

Figura 14. Relação entre a disponibilidade mensal de folhas novas (FON) em todo o fragmento e a taxa diária de roncos por mês pelo grupo G1.

Figura 15. Relação entre a disponibilidade mensal de folhas novas (FON) em todo o fragmento e a taxa diária de roncos por mês pelo grupo G3.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies encontradas no levantamento fitossociológico da área de estudo (em ordem decrescente de IVI), Camaquã, RS, Brasil. Espécies em negrito fizeram parte do monitoramento da disponibilidade de itens alimentares. Ni: número de indivíduos, NP: número de parcelas, FA: frequência absoluta, FR: frequência relativa, DA: densidade absoluta, DR: densidade relativa, IVI: índice de valor de importância.

Tabela 2. Número de figueiras exploradas por cada grupo de estudo no período de fevereiro a julho de 2012.

Tabela 3. Composição sexo-etária dos grupos de estudo.

Tabela 4. Contribuição das espécies vegetais para a dieta dos grupos (% dos registros de alimentação) e número de meses de consumo (n). As espécies em negrito fizeram parte do monitoramento da disponibilidade de alimento.

Tabela 5. Frequência de encontros intergrupais por local.

Tabela 6. Frequência mensal de participação nas sessões de vocalização por cada grupo de estudo.

RESUMO

O presente estudo investigou o orçamento de atividades, a composição da dieta e a frequência de encontros e as sessões de ronco em três grupos de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) vivendo em um fragmento florestal de 10 ha, próximo ao limite sul da distribuição do táxon, a fim de avaliar a ocorrência de competição alimentar intra- e intergrupo e testar predições de modelos socioecológicos para primatas folívoros. A disponibilidade dos recursos preferidos fruto maduro e folha nova de 15 espécies arbóreas conhecidas da dieta do táxon foi monitorada mensalmente pelo método de Fournier, antes do período de coleta de dados comportamentais pelo método de varredura instantânea (orçamento de atividades e composição da dieta) e todas as ocorrências (encontros intergrupo, comportamentos agonísticos e sessões de ronco), durante 4 a 5 dias por mês (fevereiro a julho de 2012) por grupo. Foram obtidos 17.184 registros comportamentais em 910 horas de observação. O descanso foi o comportamento mais comum (50-54%), seguido pela alimentação (21-23%) e locomoção (17-21%). A dieta foi composta principalmente por folhas (48-54%) e frutos (39-45%). Foram registrados 52 encontros intergrupo, 3 interações agonísticas intragrupo e 13 intergrupo e 245 sessões de ronco. Em geral, houve uma baixa frequência de interações agonísticas intra- e intergrupo entre os grupos estudados sugerindo um baixo nível de competição por recursos, o que corrobora estudos anteriores. Porém, a disponibilidade de folhas novas e frutos maduros foram bons preditores das taxas de encontro intergrupo e de sessões de ronco em alguns grupos, o que permite sugerir que os bugios parecem reduzir o enfileiramento direto com conspecíficos usando o ronco como mecanismo comportamental para manter o espaçamento e o acesso a fontes de alimentos preferidos.

ABSTRACT

This study investigated the activity budget, diet composition and the frequency of intergroup encounters and howling sessions of three social groups of brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) to evaluate the occurrence of within- and between-group feeding competition and test predictions of socioecological models applied to folivorous primates. The groups inhabited a 10-ha forest fragment near the southern limit of the distribution of the taxon. The availability of preferred food resources (ripe fruit and young leaves) of 15 arboreal species belonging to the diet of brown howlers was monitored monthly prior to the collection of behavioral data. The behavior was recorded by the instantaneous scan (activity budget and diet composition) and the all occurrences (intergroup encounters, agonistic behaviors and howling sessions) sampling methods during 4 to 5 days per month (February to July 2012) per group. A total of 17,184 behavioral records were collected in 910 hours of observation. Resting was the most common activity (50-54%), followed by feeding (21-23%) and moving (17-21%). The diet was composed mainly of leaves (48-54%) and fruit (39-45%). There were 52 intergroup encounters, 3 intragroup and 13 intergroup agonistic interactions and 245 howling sessions. Therefore, in accordance to previous studies, the brown howler monkeys were involved in low levels of both within- and between-group resource competition. However, the availability of new leaves and ripe fruit were good predictors of the rate of intergroup encounters and howling sessions by some groups, allowing to suggest that howler monkeys appear to reduce the frequency of encounters with conspecifics by using howling as a behavioral mechanism for maintaining intergroup spacing and obtaining access to sources of preferred foods.

INTRODUÇÃO

A organização social dos primatas apresenta uma variação inter- e intraespecífica considerável, qualificando-os como bons modelos para o estudo do significado evolutivo da vida em grupo (Snaith & Chapman, 2007). A vida em grupo, característica dos primatas antropóides, envolve benefícios e custos. Os benefícios incluem a cooperação durante o deslocamento e, a exploração dos recursos alimentares, a defesa da área de vida e a formação de alianças (Sussman & Garber, 2007), promovendo um aumento na eficiência da detecção de predadores, maior acesso aos parceiros sexuais e oportunidades para a partilha de informações e a redução do risco de infanticídio por parte dos machos (Chapman & Chapman, 2000; Sussman & Garber, 2007; Terborgh & Janson, 1986). O aumento da competição por recursos alimentares figura entre os principais custos da vida em grupo. Ela se dá através da redução na eficiência do forrageio (Terborgh & Janson, 1986), o que pode forçar os indivíduos a percorrer distâncias maiores na busca pelo alimento (Chapman, 1990). Consequentemente, os indivíduos pertencentes a grupos grandes locomovem-se mais e têm maior gasto energético do que se forrageassem solitários ou em grupos menores (Snaith & Chapman, 2005; Wrangham *et al.*, 1993). O aumento do tamanho do grupo também pode elevar a taxa de interações agonísticas (intra- e intergrupo) (Chapman & Chapman, 2000; Crockett & Janson, 2000; Sterck *et al.*, 1997; van Schaik, 1983). Ainda, o aumento no risco de transmissão de parasitos de ciclo direto, os quais podem comprometer a eficiência digestiva ou causar doenças (Foitová *et al.*, 2009; Villalba & Landau, 2012), também pode estar relacionado com o aumento no tamanho dos grupos (Nunn, *et al.*, 2003).

Quando os recursos alimentares não são suficientes para saciar as necessidades de todos os membros de uma população, o seu uso ou defesa por um determinado grupo

pode resultar na redução de sua disponibilidade para outro grupo (Begon *et al.*, 2010; Ricklefs, 2003). A diminuição no acesso a um determinado recurso pode ter consequências negativas nas taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução dos competidores (Janson & van Schaik, 1988). A competição pode ocorrer de forma indireta (exploração) ou direta (interferência). Na competição por exploração, os indivíduos ou grupos consomem os recursos alimentares na ausência dos competidores, reduzindo a sua disponibilidade para os demais. Já na competição por interferência, os indivíduos ou grupos limitam o acesso dos competidores a um determinado recurso, principalmente por meio de interações agonísticas (Janson, 1985; Sterck *et al.*, 1997). Segundo Snaith & Chapman (2007), a ocorrência de interações agonísticas (*e.g.*, perseguições, lutas e vocalizações), evasão e relações de dominância entre os grupos podem ser indicadores comportamentais de competição por alimento ou outros recursos (*e.g.*, água, áreas de descanso e parceiros sexuais).

Uma das primeiras tentativas de identificar as pressões seletivas responsáveis pela sociabilidade dos primatas é o modelo socioecológico proposto por Wrangham (1980). Esse modelo postula que as fêmeas se distribuem de acordo com a disponibilidade de recursos alimentares, pelos quais podem competir, e que também podem formar alianças para a defesa dos recursos durante as sessões de alimentação, enquanto os machos se distribuem de acordo com a disponibilidade de fêmeas (Altmann, 1990, 2000; Dittus, 1988; Fedigan & Jack, 2011; Nunn, 1999; Tokuda *et al.*, 2014). Estudos posteriores complementaram o modelo socioecológico de Wrangham (1980), incluindo a influência dos riscos de predação e infanticídio (Isbell, 1991; Koenig *et al.*, 1998; Sterck *et al.*, 1997; van Schaik, 1983, 1989) na estruturação das relações sociais dos primatas. As vantagens do aumento do número de indivíduos no grupo poderiam ser a diminuição da probabilidade (*per capita*) de predação, a melhoria da detecção de

predadores e da proteção/defesa do grupo em caso de ameaça (Isbell, 1994; Sterck *et al.*, 1997). Apesar dessas vantagens serem frequentemente assumidas como verdadeiras, essas hipóteses são difíceis de serem testadas (Janson, 1999). Além disso, o aumento do tamanho do grupo leva a um aumento na competição por alimento, tanto intragrupo, quanto intergrupo (Sterck *et al.*, 1997).

Por outro lado, a associação permanente entre machos e fêmeas (mesmo fora da estação reprodutiva), poderia ser explicada como uma estratégia das fêmeas para evitar o infanticídio pelos machos (Janson, 1999). Um bom modelo deveria combinar os efeitos dos fatores ecológicos, risco de infanticídio e saturação do habitat (Sterck *et al.*, 1997). Contudo, avaliar os efeitos sinérgicos destas variáveis na sociabilidade dos primatas é uma tarefa complexa (Janson, 1999). Da mesma forma, muitos outros recursos podem influenciar a competição entre os primatas, cuja coleta de dados apropriados pode ser muito difícil (ou impossível) em estudos de curto prazo (Koenig, 2002). Por isso, neste estudo optou-se por investigar exclusivamente o papel da competição por alimento. A abundância e distribuição dos recursos alimentares foram considerados por Isbell (1991) como fatores centrais nas relações intra- e intergrupo entre os primatas.

A competição por alimento depende da sua abundância, qualidade e distribuição e das relações sociais entre os animais (Isbell, 1991; Koenig, 2000). A interação dessas variáveis ecológicas e do padrão de sociabilidade dos primatas resulta em diferentes regimes competitivos (Sterck *et al.*, 1997; Wrangham, 1980). A limitação dos recursos e o aumento do tamanho do grupo normalmente levam à competição por exploração entre os indivíduos do próprio grupo (intragrupo). Por outro lado, a agregação dos recursos e a ocorrência de manchas de recurso de alta qualidade com disponibilidade intermediária (relativamente ao tamanho do grupo) induz a competição entre grupos (intergrupo)

(Koenig, 2000). Entretanto, enquanto os modelos de competição intra- e intergrupo têm sido relativamente bem estudados entre os primatas frugívoros, nosso conhecimento em relação aos folívoros ainda é relativamente pequeno e controverso (Saj *et al.*, 2007; Snaith & Chapman, 2007). Um dos motivos principais talvez seja a maior dificuldade de se estimar de forma adequada e confiável a disponibilidade de folhas quando comparada aos frutos.

Segundo Snaith & Chapman (2007), os modelos socioecológicos não preveem adequadamente a ocorrência e intensidade de competição alimentar entre os primatas folívoros, pois o seu principal recurso (folhas) ocorre em maior abundância e se encontra mais uniformemente distribuído no ambiente do que os frutos, os quais apresentam maior variação temporal na disponibilidade e ocorrem, geralmente, em manchas isoladas e pequenas (Isbell, 1991; Snaith & Chapman, 2007; Sterck *et al.*, 1997; Wrangham, 1980). Consequentemente, os primatas folívoros apresentariam uma estrutura social intragrupo caracterizada pela ausência ou baixa frequência de comportamentos agonísticos relacionados à competição alimentar, ausência de coligações femininas e ausência de hierarquia entre as fêmeas (Koenig, 2002).

Porém, a aplicabilidade dos modelos socioecológicos entre os primatas folívoros permanece controversa (Saj *et al.*, 2007). Alguns estudos sugerem que ocorre competição alimentar intra- e intergrupo por interferência (Snaith & Chapman, 2007). Tal competição estaria relacionada ao fato de que as folhas novas (recurso preferido por muitas espécies folívoras; Milton, 1979) podem apresentar flutuações significativas na sua disponibilidade (van Schaik & Pfannes, 2005). Grupos da espécie folívora *Colobus guereza* em Kibale, Uganda, por exemplo, apresentam relações de dominância que influenciam o acesso às fontes de alimento. Grupos dominantes vocalizam mais e são evitados por grupos subordinados, o que lhes permite o uso de áreas centrais com maior

disponibilidade e qualidade de recursos alimentares (Harris, 2006). Como sugerido por Wrangham (1980), a evitação é uma possível manifestação de competição por interferência, mas é uma medida difícil de ser avaliada em campo (Snaith & Chapman, 2007).

Dentre os primatas Neotropicais, os bugios (gênero *Alouatta*) são os mais folívoros (Neville *et al.*, 1988). Esses primatas são melhor classificados como folívoro-frugívoros (Crockett & Eisenberg, 1987) porque aumentam o consumo de frutos em épocas de maior oferta e enfocam no consumo de folhas quando os frutos são escassos (Silver *et al.*, 1998). Além desses alimentos, os bugios também consomem flores e estruturas vegetativas, tais como brotos e pecíolos (Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994b; Neville *et al.*, 1988). Em relação à organização social, os bugios (exceto *A. palliata*) formam grupos compostos por 3 a 23 indivíduos (Crockett & Eisenberg, 1987) que contêm um ou poucos machos adultos, uma a quatro fêmeas reprodutoras e seus infantes (Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1996). Os bugios habitam uma ampla variedade de habitats florestais ao longo da sua distribuição do México até a Argentina e sul do Brasil (Crockett & Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988). Esses primatas são conhecidos pela habilidade de sobreviver em habitats perturbados ou criados pelo homem, tais como fragmentos ou pomares pequenos (Bicca-Marques, 2003), por serem capazes de explorar uma dieta rica em folhas (Neville *et al.*, 1988) que é ajustada à composição florística da área de vida dos animais (Bicca-Marques, 2003; Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994a; Chaves & Bicca-Marques, 2012). Ao contrário dos primatas folívoros anatômicos do Velho Mundo (colobíneos e indrídeos), os bugios não apresentam adaptações morfológicas significativas do trato digestório para lidar com uma dieta altamente folívora, sendo, desta forma, mais apropriadamente chamados de folívoros comportamentais (Milton, 1978). São conhecidos por descansarem longos

períodos de tempo para poderem digerir a grande quantidade de folhas consumidas e compensar a pouca energia obtida do alimento (Milton, 1980).

Esses primatas também são conhecidos por sua vocalização do tipo ronco, a qual é emitida principalmente pelos machos adultos, geralmente no início da manhã (Neville *et al.*, 1988). As sessões de ronco podem servir para manter o espaçamento entre os grupos e reduzir a frequência de confrontos em áreas de alimentação (*e.g.*, fontes de folhas novas) e/ou defender e atrair parceiros sexuais (Chiarello, 1995; Cunha & Byrne, 2006; Cunha & Jalles-Filho, 1997; Oliveira & Ades, 2004). Fatores externos, tais como predadores, seres humanos, ventos fortes, trovoadas e chuva, também podem elicitar a emissão de ronco pelos bugios (Neville *et al.*, 1988).

A subespécie *Alouatta guariba clamitans* (bugio-ruivo) representa um bom modelo de folívoro Neotropical para testar a ocorrência de competição alimentar por interferência e a aplicabilidade dos modelos socioecológicos. Este táxon ocorre no limite sul da distribuição dos primatas nos Neotrópicos (bacia do rio Camaquã, RS: Printes *et al.*, 2001), onde a disponibilidade de recursos alimentares de alta qualidade (*e.g.*, frutos, flores e folhas novas) pode variar consideravelmente ao longo do ano (Jarenkow & Waechter, 2001). Segundo Sexton *et al.* (2009), populações habitantes dos limites da distribuição geográfica da espécie podem enfrentar restrições ecológicas maiores do que populações mais centrais, tal como uma redução na qualidade ou ingestão de alimento, o que pode provocar uma diminuição na sobrevivência e no sucesso reprodutivo dos indivíduos (Sterck *et al.*, 1997). Sob tais condições, os animais podem restringir o uso da área de vida e o percurso diário para minimizar os gastos energéticos (Milton, 1980) ou expandi-la e aumentar os percursos diários à procura de recursos alimentares de melhor qualidade (Limeira, 2000). Enquanto a primeira estratégia tende a reduzir a probabilidade de encontros intergrupo, a segunda tende a

favorecer a sua ocorrência nos sítios de alimentação, especialmente aqueles localizados na borda das áreas de vida de grupos vizinhos (Chiarello, 1995; da Cunha & Jalles-Filho, 2007).

Nesse estudo investigou-se o padrão de atividades, a composição da dieta, a frequência de sessões de ronco e a frequência e distribuição temporal de encontros entre três grupos de *A. g. clamitans* habitantes de um fragmento florestal próximo ao limite sul da distribuição da subespécie, a fim de avaliar a ocorrência de competição alimentar por interferência e a aplicabilidade de modelos socioecológicos para os bugios-ruivos. Especificamente, testou-se a hipótese de que o comportamento dos bugios-ruivos é influenciado pela disponibilidade dos recursos alimentares. Foram testadas as seguintes predições:

- (1) A taxa de ocorrência de comportamentos agonísticos intra- (1.1) e intergrupo (1.2) durante a alimentação não é afetada pela disponibilidade dos recursos preferidos (frutos maduros ou folhas novas). A confirmação dessa predição indicaria que o comportamento dos bugios se adequa ao proposto pelo modelo de Wrangham (1980) para primatas folívoros; ou seja, que eles não competiriam pelos recursos alimentares. Porém, se o nível de agonismo apresentar uma relação significativa com a disponibilidade de recursos preferidos, a hipótese de que os primatas folívoros competem pelos recursos alimentares receberia suporte (Snaith & Chapman, 2007). Esta relação poderia ser direta ou inversa dependendo das condições de disponibilidade de alimento ao longo de um contínuo variando de escasso a abundante. A relação seria direta se um aumento na disponibilidade do alimento tornar a disputa vantajosa, mas somente até o ponto onde a oferta não ultrapasse uma quantidade que seja suficiente para saciar todos os potenciais competidores. Desse ponto em diante,

ela seria inversa, reduzindo, dessa forma, a importância da competição até o ponto onde ela, teoricamente, não existiria.

(2) O percurso diário e/ou o tempo de locomoção de primatas folívoros aumentam com a redução da oferta de alimento. A confirmação dessa predição sugeriria que os bugios se comportam de acordo com o observado em outros estudos com primatas folívoros (Bocian, 1997: *Colobus angolensis*; Ganas & Robbins, 2005: *Gorilla beringei*), nos quais os grupos aumentaram a distância percorrida diariamente em períodos de escassez de alimento. Assumindo que a velocidade de deslocamento se mantenha constante, conforme observado por Agostini *et al.* (2010), um aumento no tempo dedicado à locomoção durante os períodos de menor disponibilidade de alimento resultaria em maiores percursos diários e, conseqüentemente, uma maior probabilidade de encontros intergrupo (Snatih & Chapman, 2007).

(3) A competição por alimento, medida pela taxa diária de encontros intergrupo, não é afetada pela disponibilidade dos recursos preferidos (*i.e.*, frutos maduros ou folhas novas) (Koenig, 2002).

(4) A taxa diária de sessões de ronco não tem relação com a disponibilidade dos recursos alimentares preferidos. A confirmação dessa predição sugeriria que a disponibilidade de alimentos sazonais não modula o uso de estratégias comportamentais (*i.e.*, emissão de ronco) para evitar encontros intergrupo pelos bugios. Por outro lado, se esta taxa apresentar uma relação direta com a disponibilidade de folhas novas e/ou frutos maduros, a hipótese de que o ronco é usado na manutenção do espaçamento entre os grupos e provável defesa de recursos preferidos receberia suporte (Chiarello, 1995; Cunha & Jalles-Filho,

2007). Tal resultado também apoiaria o modelo de Janson & van Schaik (1988) de que a disponibilidade de alimento afeta o nível de defesa dos recursos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A pesquisa foi desenvolvida em um fragmento com 10 ha de Mata Atlântica em regeneração (30°49'25,53"S, 51°47'59,87"O, 75-115 m a.n.m.m.; Figura 1) em Camaquã, Rio Grande do Sul, Brasil. O fragmento localiza-se na Serra do Sudeste dentro dos domínios da Floresta Estacional Semidecidual (Teixeira *et al.*, 1986). A área pertence à Escola Agropecuária Municipal de Ensino Fundamental Chequer Buchaim, que fica a 4 km de distância do centro urbano de Camaquã. O fragmento florestal não é utilizado pela escola para atividades didáticas e a circulação em seu interior é rara, o que permitiu a execução do trabalho sem a interferência de outras pessoas no comportamento dos animais.

O clima da região é temperado do tipo subtropical, classificado como mesotérmico úmido. A precipitação média anual varia de cerca de 1.300 a 1.800 mm e a umidade relativa do ar média anual é de 75% (http://www.scp.rs.gov.br/atlas/indice_mapas.asp?menu=331). A temperatura média mensal mínima durante o estudo foi de 8°C (julho) e a média mensal máxima foi de 30°C (fevereiro; <http://cppmet.ufpel.edu.br/cppmet/mm.php?local=9>).

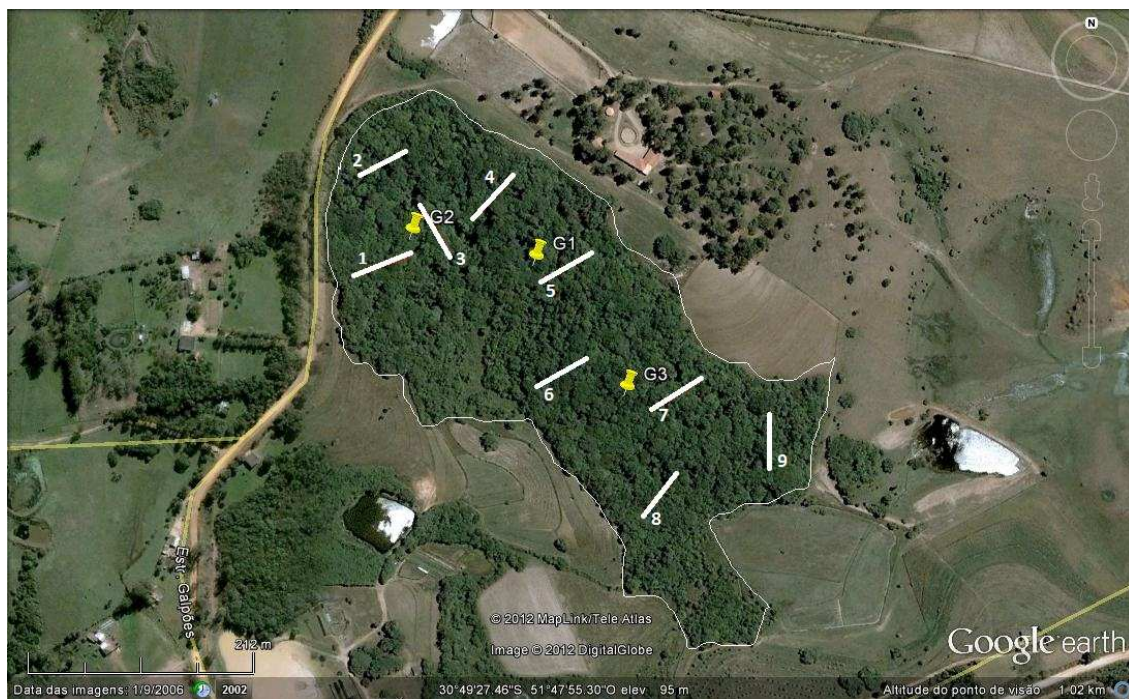


Figura 1. Fragmento de Mata Atlântica em Camaquã, RS, Brasil, onde foi realizada a pesquisa. As nove transecções estabelecidas para o levantamento florístico são numeradas e mostradas em branco. Os pinos amarelos determinam o posicionamento aproximado das áreas centrais da área de vida de cada grupo de estudo.

Levantamento florístico

Foi realizado um levantamento florístico da área de estudo no período de dezembro de 2011 a janeiro de 2012 a fim de identificar as espécies arbóreas disponíveis para os bugios. Nove transecções (50 m de comprimento x 10 m de largura = 500 m² cada) foram distribuídas homogeneamente no fragmento a fim de abranger a área de vida dos três grupos (Figura 1). O esforço amostral (4.500 m² ou 0,45 ha) foi considerado suficiente para registrar a maioria das espécies presentes ($R^2=0,97$). Para o ajuste de curvas de suficiência amostral utilizou-se a equação geral: $y=a+b.\log x$ (Cain & Castro, 1959; Durigan, 2003) (Figura 2). À semelhança de Bicca-Marques & Calegari-Marques (1994b), as árvores com circunferência à altura do peito (CAP)

$\geq 31,5$ cm (= diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm) foram identificadas e marcadas. A seleção dessa CAP visou incluir os espécimes potencialmente utilizados como fonte de recursos alimentares pelos bugios. A marcação dos espécimes foi realizada com fita plástica numerada. Amostras de folhas e, quando possível, frutos e flores dos indivíduos que não foram identificados em campo foram coletados para posterior identificação com base em Lorenzi (2002, 2008), Espinelli & Ferrer (2006) e Knorr (2008), consulta no site Trópico e APG (2009) e auxílio de especialistas.

Para cada espécie foram avaliados os seguintes parâmetros: densidade total por área (DTA), frequência absoluta (FA) e relativa (FR), área basal total e média, densidade absoluta (DA) e relativa (DR), dominância relativa (DoR), índice de valor de importância (IVI) e índice de valor de importância relativa (IVR) (Durigan, 2003). Para o cálculo do IVI, DA e DR, utilizou-se as seguintes fórmulas: $IVI=FR+DR+DoR$; $DA=(n/N)\times DTA$; $DR=(n/N)\times 100$, nas quais n=número de indivíduos da espécie e N=número total de indivíduos.

Marcaram-se 409 árvores pertencentes a 52 espécies distribuídas em 29 famílias. As espécies dominantes foram *Actinostemon concolor*, *Trichillia clausenii*, *Myrsine guianensis*, *Guapira opposita*, *Eugenia schuchiana*, *Alchornea triplinervea* e *Cabranea canjerana* (Tabela 1). Foram identificadas três espécies de figueiras (*F. cestriifolia*, *F. lushnathiniana* e *F. adhatodifolia*).

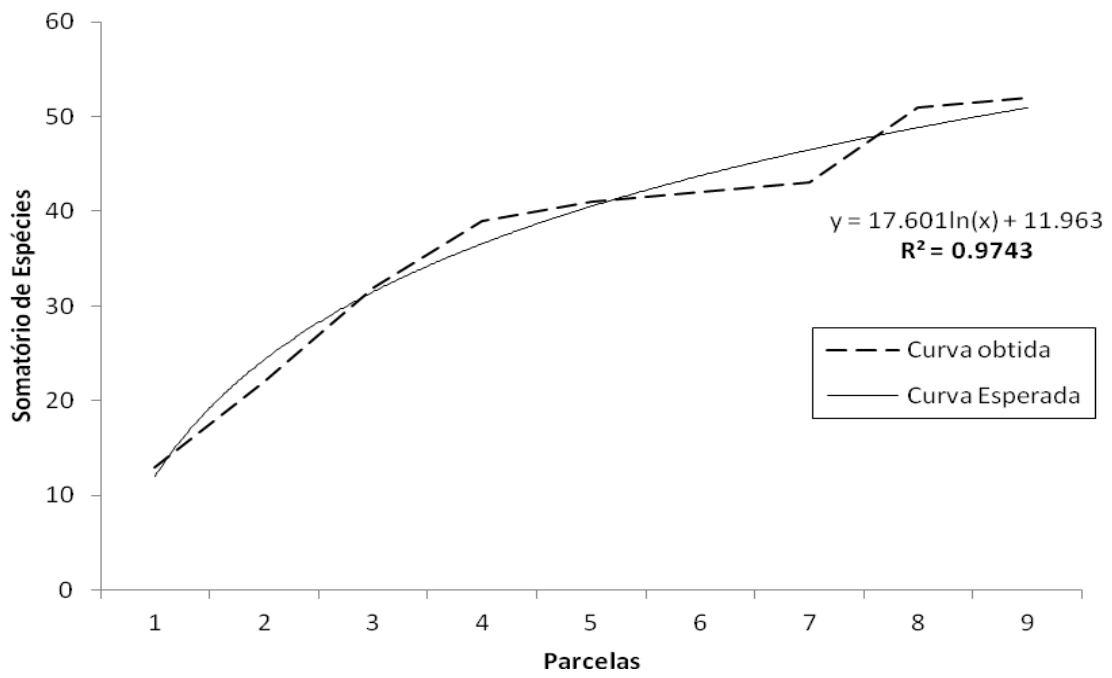


Figura 2. Curva de suficiência amostral do levantamento florístico do fragmento.

Tabela 1. Espécies encontradas no levantamento fitossociológico da área de estudo (em ordem decrescente de IVI), Camaquã, RS, Brasil. Espécies em negrito fizeram parte do monitoramento da disponibilidade de itens alimentares. Ni: número de indivíduos, NP: número de parcelas, FA: frequência absoluta, FR: frequência relativa, DA: densidade absoluta, DR: densidade relativa, IVI: índice de valor de importância.

Espécies	Nome popular	Família	Ni	NP	FA	FR	DA	DR	IVI
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Laranjeira-do-mato	Euphorbiaceae	110	7	78	5,1	1213	26,8	39,2
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	Catiguá	Meliaceae	49	8	89	5,8	540	11,9	28,4
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Tanheiro	Euphorbiaceae	18	8	89	5,8	199	4,4	23,1
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Capororoca	Primulaceae	29	7	78	5,1	320	7,0	19,6
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Cangerana	Meliaceae	15	7	78	5,1	165	3,6	18,4
<i>Eugenia schuchiana</i> O. Berg	-	Myrtaceae	10	4	44	2,9	110	2,4	14,4
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Maria-mole	Nyctaginaceae	23	7	78	5,1	254	5,6	14,0
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	Mata-pau	Urticaceae	4	4	44	2,9	44	0,9	10,1
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	Cincho	Moraceae	12	5	56	3,6	132	2,9	8,8
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	Chá-de-bugre	Salicaceae	13	5	56	3,6	143	3,1	8,1
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Grandiúva	Cannabaceae	9	5	56	3,6	99	2,2	7,5
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Camboatá-branco	Sapindaceae	8	4	44	2,9	88	1,9	7,2
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	Maria-preta	Ebenaceae	8	5	56	3,6	88	1,9	6,5
<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg.	Branquilha	Euphorbiaceae	11	3	33	2,2	121	2,6	6,3
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Mamica-de-cadela	Rutaceae	8	5	56	3,6	88	1,9	6,3
<i>Ficus cestrifolia</i> Schott ex Spreng.	Figueira-de-folha-miúda	Moraceae	1	1	11	0,7	11	0,2	5,4
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Canela-preta	Lauraceae	6	3	33	2,2	66	1,4	5,4
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	Caixeta	Araliaceae	4	3	33	2,2	44	0,9	5,3
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Aguaí-vermelho	Sapotaceae	5	3	33	2,2	55	1,2	4,8
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	Canela-amarela	Lauraceae	7	2	22	1,4	77	1,7	4,5
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Açoita-cavalo	Malvaceae	4	2	22	1,4	44	0,9	4,0
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Araçá	Myrtaceae	6	2	22	1,4	66	1,4	3,6
<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	Aroeira-brava	Anacardiaceae	3	3	33	2,2	33	0,7	3,6
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.)	Chal-chal	Sapindaceae	3	2	22	1,4	33	0,7	3,0
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	Carrapicheira	Elaeocarpaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	2,7

<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Figueira	Moraceae	3	1	11	0,7	33	0,7	2,6
Myrtaceae		Myrtaceae	3	2	22	1,4	33	0,7	2,3
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Gerivá	Arecaceae	3	1	11	0,7	33	0,7	2,2
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Camboatá-vermelho	Sapindaceae	2	2	22	1,4	22	0,4	2,2
<i>Erythroxylum argentinum</i> O.E. Schulz	Cocão	Erythroxylaceae	2	2	22	1,4	22	0,4	2,0
<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott ex Spreng.	Figueira-purgante	Moraceae	2	1	11	0,7	22	0,4	2,0
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	Caroba	Bignoniaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	1,7
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Carvalho-brasileiro	Proteaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,5
<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	Capororoca	Primulaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	1,4
<i>Myrcia palustris</i> DC.	Pitangueira-do-mato	Myrtaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	1,3
<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schldtl.) DC.	Café-do-mato	Rubiaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	1,3
<i>Myrcia glabra</i> (O. Berg) D. Legrand	Uvá	Myrtaceae	2	1	11	0,7	22	0,4	1,3
<i>Pouteria gardneriana</i> (A. DC.) Radlk.	Aguai	Sapotaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,2
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	Tarumã	Lamiaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,2
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Murta	Myrtaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,1
<i>Myrsine umbellata</i> G. Don	Capororoca	Primulaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,1
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Leiteiro	Euphorbiaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Pedra-ume-cá	Myrtaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Bacopari	Clusiaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Xylosma</i> sp.	Sucará	Salicaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Esporão-de-galo	Cannabaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Myrciaria cuspidata</i> O. Berg	Camboim	Myrtaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Louro-pardo	Boraginaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Catiguá-morcego	Meliaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Inga marginata</i> Willd.	Ingá-feijão	Fabaceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	Pixirica	Melastomataceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	Canela-vermelha	Lauraceae	1	1	11	0,7	11	0,2	1,0
Total			409	15	100	45	100	300	

Estimativa da disponibilidade de alimento

A partir do levantamento fitossociológico e da lista de espécies consumidas por *Alouatta guariba clamitans* ao longo de sua distribuição (Chaves & Bicca-Marques 2013) foram selecionadas 15 espécies arbóreas para serem monitoradas mensalmente no período de fevereiro a julho de 2012 visando avaliar a disponibilidade de alimento. Foram registradas as fenofases folha nova, folha madura, fruto verde, fruto maduro e flor. A disponibilidade das fenofases na copa das árvores foi quantificada segundo o método de Fournier (1974), o qual utiliza uma escala de 0 a 4: 0=fenofase ausente; 1=fenofase presente em 1 a 25% da copa; 2=presente em 26 a 50% da copa; 3=presente em 51 a 75% da copa; 4=presente em 76 a 100% da copa. Dois a oito indivíduos de cada espécie pré-selecionada presentes no levantamento fitossociológico foram monitorados. As espécies monitoradas foram *Alchornea triplinervea* e *Trichilia clausenii* (n=8 indivíduos cada), *Diospyros inconstans* (n=7), *Cabranea canjerana*, *Coussapoa microcarpa*, *Guapira opposita*, *Gymnanthes concolor*, *Myrsine guianensis*, *Psidium cattleianum*, *Schefflera morototonii* e *Zanthoxylum rhoifolium* (n=5 cada), *Lithraea brasiliensis* e *Syagrus romanzoffiana* (n=3 cada), *Luehea divaricata* (n=4) e *Myrcia palustris* (n=2). A disponibilidade das fenofases nas árvores do gênero *Ficus* não foi acompanhada devido à assincronia de sua frutificação (Janzen, 1979).

A estimativa da disponibilidade de cada tipo de alimento ao longo do estudo foi realizada levando-se em consideração o índice de fenofase de cada árvore, o qual serviu de base para estimar a disponibilidade em nível de espécie e, posteriormente, do fragmento ou da área de vida de cada grupo, conforme descrito a seguir para a espécie *A. triplinervia*. Essa espécie teve oito indivíduos monitorados em todos os meses. A soma da intensidade de seus valores da fenofase fruto maduro no mês de fevereiro foi 15 (ou seja: dois indivíduos apresentaram índice=4, dois=3, um=1 e três=0), cujo valor foi

dividido por 32 (máximo possível=8 indivíduos \times índice=4) e multiplicado por 100 para obter um valor percentual. Neste caso, 46,8% ($15/32=0,468 \times 100$) das copas de *A. triplinervia* estavam cobertas por frutos maduros no mês de fevereiro.

A disponibilidade mensal de cada tipo de alimento (*e.g.*, folha nova e fruto maduro) das 15 espécies monitoradas no fragmento foi estimada levando-se em consideração a representatividade de cada espécie no levantamento botânico. Para tanto, o índice mensal de disponibilidade do respectivo item em cada espécie foi multiplicado pelo número de indivíduos monitorados da espécie e a soma dos valores das 15 espécies foi dividido pelo número total de indivíduos acompanhados no levantamento fenológico. Para estimar a disponibilidade mensal dos itens alimentares para cada grupo foram considerados apenas os dados das transecções que se localizavam na respectiva área de vida (G1: transecções 3 e 4; G2: 1, 2 e 9; G3: 5 a 8; Figura 1).

A disponibilidade de folhas novas no fragmento diminuiu de fevereiro a julho, enquanto a de flores foi baixa em fevereiro e março e apresentou um pico em maio. Já a disponibilidade de frutos maduros apresentou um pico em abril e uma redução acentuada em junho e julho (Figura 3). A disponibilidade de folhas maduras manteve-se entre 82% (fevereiro) e 89% (julho).

Em relação à disponibilidade de alimento nas áreas de vida dos grupos, a oferta de folhas novas diminuiu na área do G1 de março a julho, enquanto na área do G2 esse decréscimo foi de abril a julho e na área do G3 se manteve relativamente constante. Na área dos três grupos, as flores apresentaram um pico em maio e um decréscimo em junho e julho. Já a disponibilidade de frutos maduros teve um pico em março nas áreas de vida de G1 e G2 e em abril na área do G3 e um decréscimo em maio na área do G1 e em junho e julho nas áreas de G2 e G3 (Figura 4). A disponibilidade de folhas maduras

manteve-se entre 78% (fevereiro) e 91% (julho) na área do G1, 82% (fevereiro) e 89% (julho) na área do G2 e 84% (fevereiro) e 88% (julho) na área do G3.

O número de figueiras (*Ficus* spp.) exploradas por cada grupo como fonte de frutos ou flores ao longo do estudo foi registrado, pois são conhecidas como espécies-chave para a dieta dos bugios (Bicca-Marques, 2003). Esse número variou de 2 (G1 e G2 em julho) a 9 (G1 em abril) espécimes por mês (Tabela 2).

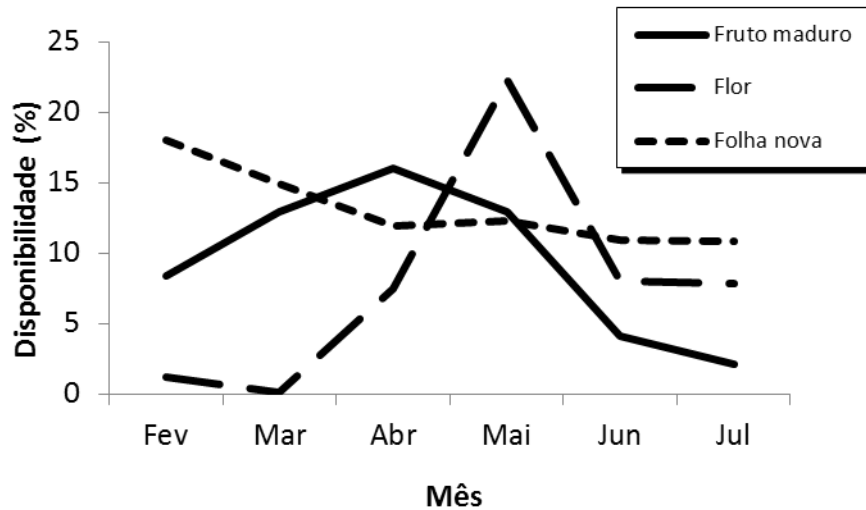
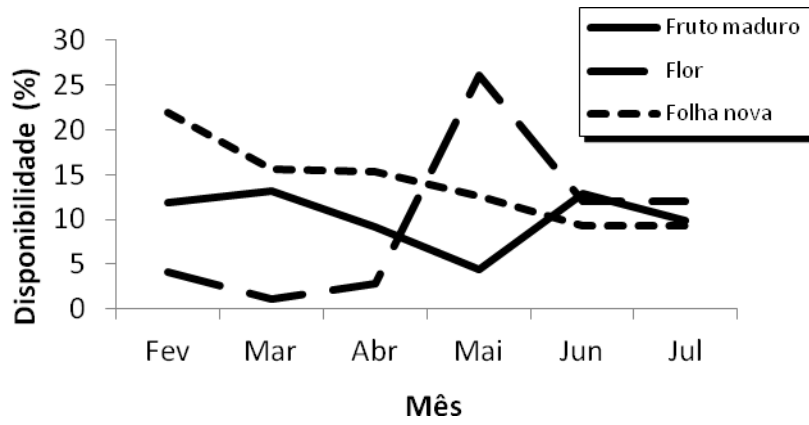
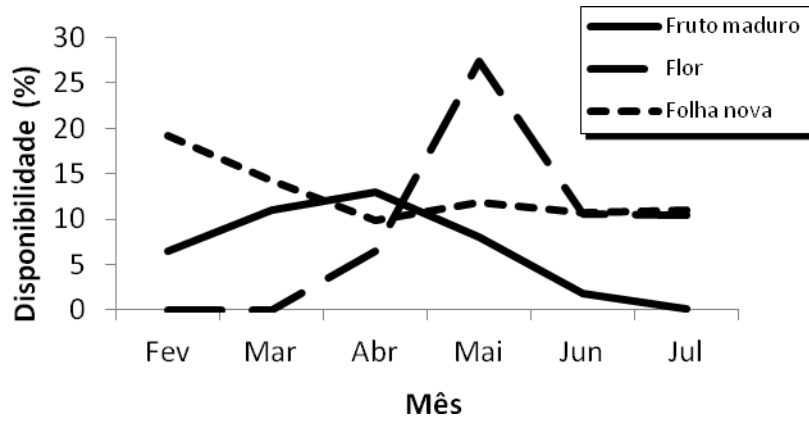


Figura 3. Disponibilidade dos itens alimentares fruto maduro, flor e folha nova no fragmento.

a



b



c

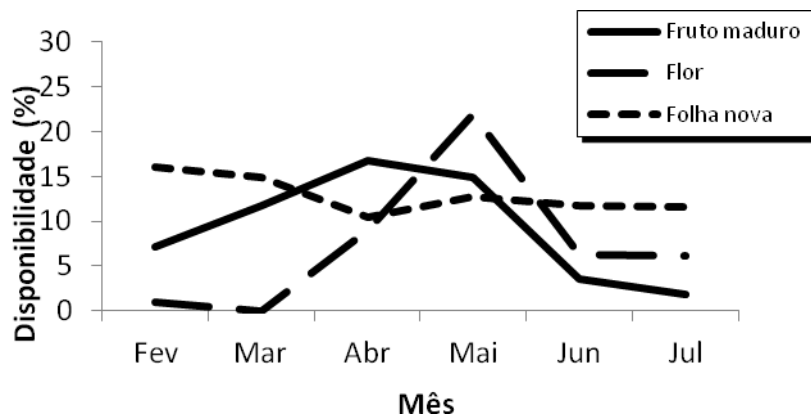


Figura 4. Disponibilidade de fruto maduro, flor e folha nova na área de vida dos grupos

(a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Tabela 2. Número de figueiras exploradas por cada grupo de estudo no período de fevereiro a julho de 2012.

Mês	G1	G2	G3
Fevereiro	5	4	6
Março	5	4	4
Abril	9	4	3
Maiο	5	5	6
Junho	4	3	5
Julho	2	2	5

Habituação dos grupos de estudo

A habituação dos grupos de estudo à presença de observadores é um passo inicial importante em estudos comportamentais, uma vez que indivíduos não habituados podem alterar seu comportamento (Williamson & Feistner, 2003). O processo de habituação em si é relativamente simples, consistindo no acompanhamento contínuo dos grupos durante o maior tempo possível até que seus indivíduos ignorem a presença de observadores nos arredores. O procedimento adotado neste estudo seguiu um protocolo pré-estabelecido (Setz, 1991). Os animais eram acompanhados desde o momento em que eram encontrados (preferencialmente em uma árvore-dormitório no início do dia) até o final do dia, quando se recolhiam para dormir. Os grupos foram considerados habituados após 25 dias de acompanhamento nos meses de novembro e dezembro de

2011. Após o processo de habituação, os indivíduos não apresentaram comportamentos que indicassem medo ou receio em relação aos observadores (*e.g.*, fuga e demonstrações agonísticas), diferentemente do início do processo. Durante esse período também foram coletados dados preliminares sobre o uso do espaço pelos grupos de estudo.

Grupos de estudo

O fragmento estudado era habitado por cerca de 25 bugios-ruivos distribuídos em quatro grupos sociais em 2006 e 2007 (Peter, 2007). Durante a realização da presente pesquisa, entretanto, existiam apenas três grupos na área de estudo (G1, G2 e G3) compostos por 3 a 6 indivíduos em janeiro de 2012 (Tabela 3). O tamanho dos grupos de estudo está dentro do padrão da espécie (2 a 11 indivíduos; Miranda & Passos, 2005).

Durante o estudo ocorreu o nascimento de um filhote (sexo indeterminado) em cada grupo: G2 em abril (filho de Paula) e G1 (filho de Jane) e G3 (filho de Adela que recebeu o nome de Bini) em julho. Os filhotes de G1 e G2 desapareceram um mês após o nascimento por causa desconhecida, enquanto Bini permaneceu no grupo até o final da pesquisa. O comportamento dos infantes não foi registrado.

A classificação sexo-etária dos indivíduos foi realizada com base nos seguintes critérios propostos por Mendes (1989): (a) macho adulto: nitidamente maior que a fêmea adulta, pelagem com coloração avermelhada, barba densa, longa e espessa, mandíbula expandida, testículos total ou parcialmente cobertos por pelos; (b) fêmea adulta: genitália com contorno triangular ou levemente arredondada, pelagem menos desenvolvida que a do macho adulto, coloração castanho-escuro ou castanho-avermelhada, mandíbula pouco expandida; (c) juvenil: coloração castanho-escuro,

tamanho menor que uma fêmea adulta, independente da mãe; (d) infante: sempre carregado pela mãe, tanto na parte ventral de seu corpo, como nas costas.

A distinção entre os indivíduos de mesma classe foi realizada com base em diferenças no tamanho, coloração e marcas individuais permanentes ou temporárias, como a falta de pelos na cauda e cicatrizes. Os animais foram observados com auxílio de binóculo (Brunton 10 x 25).

Tabela 3. Composição sexo-etária dos grupos de estudo.

Grupos	Machos adultos	Fêmeas adultas	Juvenis	Infantes	Total
G1	Barba Ruiva e Damasco	Jane e Gorda	Dionivã	-	5
G2	Dionísio	Rafa e Paula	-	-	3
G3	Morfeu	Caraya e Adela	Feli e Amanda	Bini	6

Coleta de dados comportamentais

Os grupos de estudo foram monitorados entre fevereiro e julho de 2012. Sempre que possível, os grupos foram observados do amanhecer ao pôr-do-sol durante cinco (fevereiro a abril) ou quatro (maio a julho) dias completos (mínimo de 8 h de observação) consecutivos por mês. Os grupos foram acompanhados na ordem G3 → G1 → G2 em todos os meses, exceto no mês de julho, quando o G3 não foi encontrado no primeiro dia e a coleta seguiu a ordem G1 → G2 → G3. O comportamento dos animais foi registrado pelo método de varredura instantânea (Altmann, 1974) em unidades amostrais com 5 min de duração em intervalos de 15 min (*i.e.*, quatro unidades amostrais por hora de observação). Durante os 81 dias de acompanhamento dos grupos,

foram obtidos 17.184 registros comportamentais (G1=6.655, G2=3.889 e G3=6.640) em 910 horas de observação.

Os comportamentos foram classificados (adaptado de Bicca-Marques, 1993) em:

- (a) descanso: animal sem atividade física, podendo estar acordado ou dormindo;
- (b) locomoção: deslocamento individual ou em grupo, por curtas ou longas distâncias;
- (c) alimentação: ato de pegar o alimento com a boca ou com as mãos e mordê-lo, mastigá-lo ou engoli-lo;
- (d) social: interação entre dois ou mais indivíduos, incluindo brincadeira, catação, cópula e suplantação;
- (e) eliminação: ato de urinar ou defecar;
- (f) beber: ato de ingerir água;
- (g) vocalização: emissão de sinais sonoros (*e.g.*, ronco e latido; Neville *et al.*, 1988).

Durante a alimentação também foram registrados a espécie vegetal e o item ingerido. Quando não era possível a identificação do espécime vegetal *in situ*, o mesmo foi coletado e enviado para identificação por especialistas. Os itens alimentares foram classificados (adaptado de Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1994b) em: folha madura (FOM), folha nova (FON), broto (BR), pecíolo (P), planta inteira (INT), fruto maduro (FRM), fruto verde (FRV) e flor (FL). Itens indeterminados representaram 7% dos registros de alimentação do G1, 9% do G2 e 12% do G3 ao longo do estudo e foram excluídos das análises relativas à composição da dieta. A contribuição de cada comportamento para o orçamento de atividades e de cada item alimentar para a dieta foi calculada pelo método da frequência (Fortes & Bicca-Marques, 2005). O teste não-paramétrico análise de variância de Kruskal-Wallis foi utilizado para comparar o tempo alocado a cada comportamento por mês para cada grupo. O teste *post-hoc* Student-

Newman-Keuls foi usado quando o teste indicou diferenças significativas em um determinado conjunto de amostras (Ayres *et al.*, 2007).

O método de “todas as ocorrências” (Altmann, 1974) foi utilizado para registrar todos os eventos de comportamento agonístico, intragrupo ou intergrupo (*e.g.*, luta, ameaça e perseguição; Snaith & Chapman, 2007), sessões de vocalização do tipo ronco e encontros intergrupo. Considerou-se luta quando dois ou mais animais apresentavam contato físico agressivo, o qual incluiu mordidas e puxões de pelos ou cauda do(s) oponente(s). Emissões consecutivas de ronco com intervalo inferior a 30 min por um grupo foram consideradas como uma única sessão (adaptado de Cunha & Jalles-Fiho, 2007). Duas sessões eram registradas quando dois grupos vocalizavam simultaneamente. Sempre que possível, era registrada a identidade do grupo que iniciava a vocalização, a duração da sessão, a localização dos emissores, contexto e se os animais possuíam contato visual com um grupo vizinho. O contexto foi classificado como: (a) encontro intergrupo, quando os animais tinham contato visual com outro grupo ou indivíduo; (b) sem encontro intergrupo, mas após outro grupo ter vocalizado (até 20 min; adaptado de Cunha & Jalles-Filho, 2007); e (c) outros contextos. Um encontro foi registrado sempre que dois grupos tinham contato visual e, pelo menos um deles, se deslocava na direção do outro, independente da distância na qual se encontravam. O teste de χ^2 foi usado para avaliar diferenças na distribuição dos roncões entre os grupos de estudo.

A frequência mensal de ocorrência de interações agonísticas intra- e intergrupo, encontros intergrupo e sessões de ronco foi calculada como taxas (registros/dia), dividindo-se o número de registros obtidos em um determinado mês pelo respectivo número de dias de coleta de dados no mesmo período. Essa padronização foi necessária devido à diferença no esforço amostral entre os meses ao longo do estudo. O tempo gasto em locomoção foi relacionado com a disponibilidade de recursos para testar a

predição 2. Embora a distância percorrida diariamente seja comumente interpretada como uma variável mais exata do que a porcentagem de tempo gasto em locomoção, essas variáveis são positivamente relacionadas (Jung *et al.*, 2015). As predições sobre a relação entre as respectivas variáveis dependentes (comportamentais) e independentes (disponibilidade de folhas novas e frutos maduros) foram avaliadas por meio de regressão linear usando o programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007). Considerou-se um nível de significância de 5%.

RESULTADOS

Padrão de atividades

Os principais comportamentos apresentados pelos três grupos de estudo foram o descanso (50-54%), seguido pela alimentação (21-23%) e a locomoção (17-21%). Os demais comportamentos apresentaram baixa frequência (Figura 5). Não houve diferença significativa na contribuição mensal dos principais comportamentos para o padrão de atividades dos três grupos: descanso (teste de variância de Kruskal-Wallis $H=0,59$, g.l.=2, $p=0,74$), alimentação ($H=0,14$, g.l.=2, $p=0,93$) e locomoção ($H=3,80$, g.l.=2, $p=0,15$). No entanto, a flutuação no comportamento do G3 ao longo do estudo foi maior quando comparada a G1 e G2 (Figura 6).

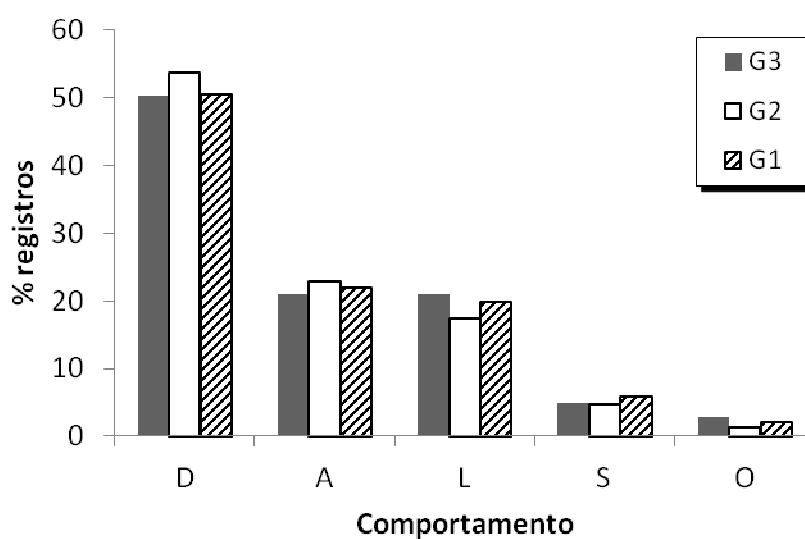


Figura 5. Padrão de atividades dos três grupos de estudo no período de fevereiro a julho de 2012 (D=descanso; A=alimentação; L=locomoção; S=social e O=outros).

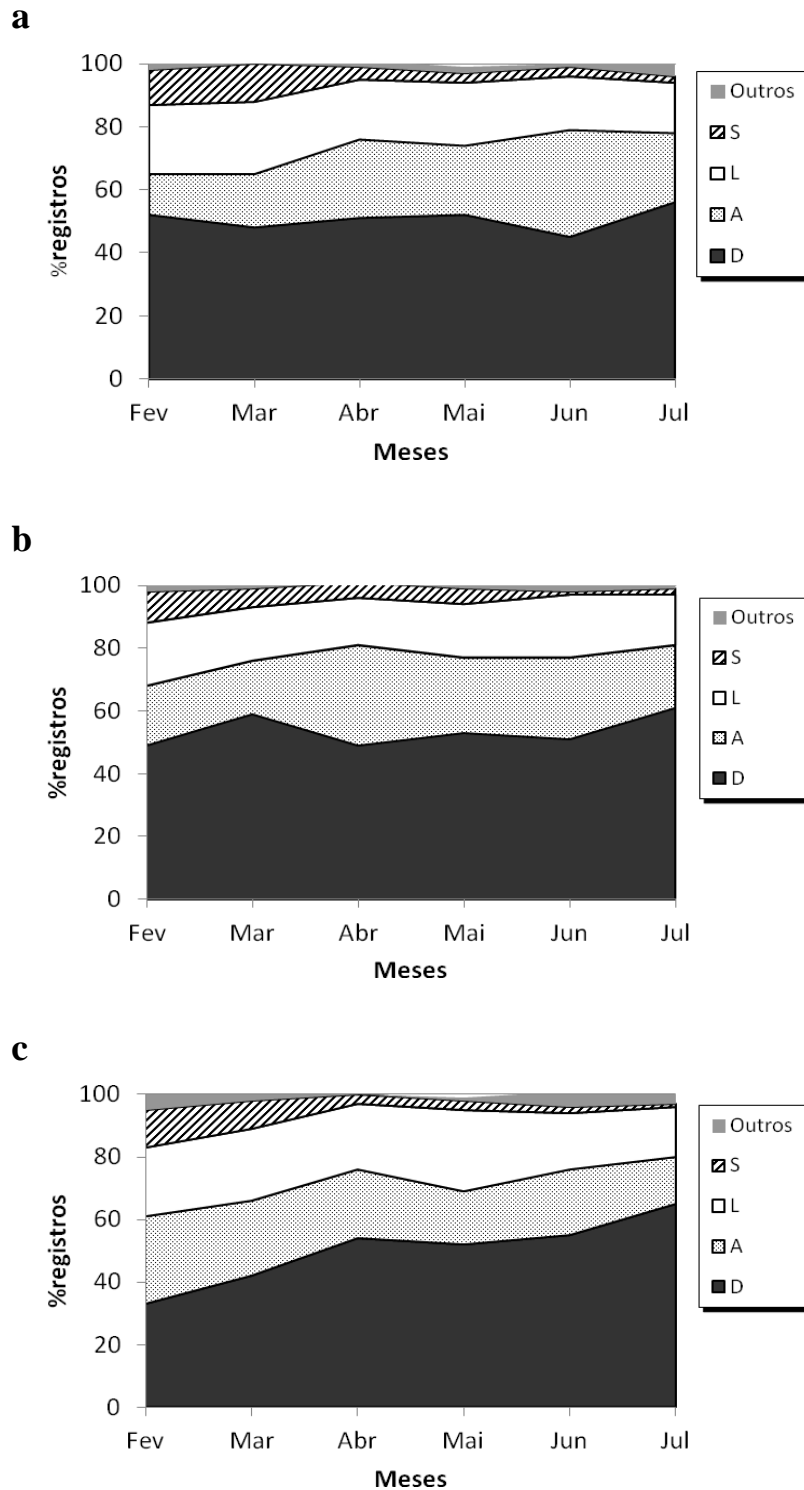


Figura 6. Padrão mensal de atividades (D=descanso; A=alimentação; L=locomoção; S=social) dos bugios-ruivos dos três grupos no período de fevereiro a julho de 2012: (a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Dieta

A riqueza da dieta dos grupos de estudo variou de 23 (G1) a 26 (G3) espécies (Tabela 4). O gênero *Ficus* foi a principal fonte de alimento para os três grupos e foi explorado em todos os meses de estudo. A segunda principal espécie mais consumida variou entre os grupos: trepadeira não identificada (G1) e *Trichilia clausenii* (G2 e G3). A dieta dos grupos foi composta principalmente por folhas (novas e maduras; 48-54%) e frutos (imaturos e maduros; 39-45%) e complementada com flores (incluindo os botões florais; 4-5%) (Figura 7). A contribuição mensal dos itens folha nova (H=3,26, g.l.=2, p=0,19) e fruto (imaturos e maduros juntos) (H=0,32, g.l.=2, p=0,85) não variou significativamente entre os grupos durante o estudo (Figura 8).

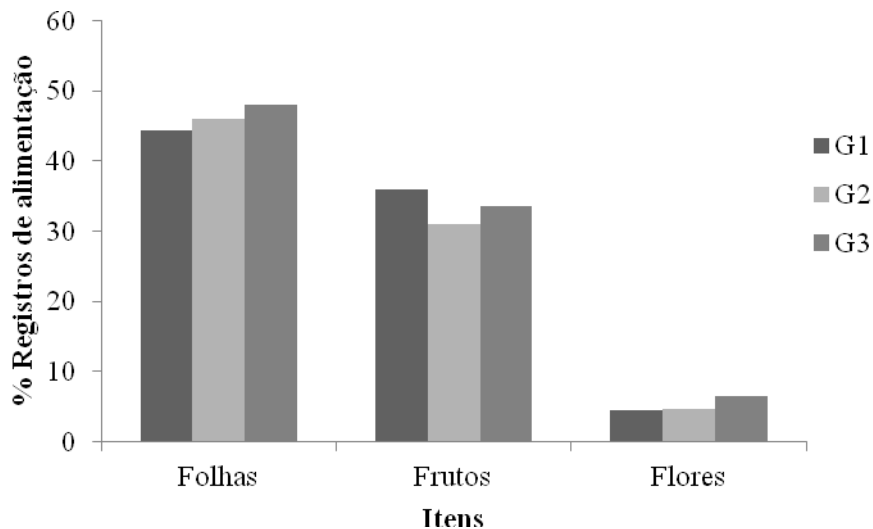


Figura 7. Comportamento alimentar geral dos três grupos (G1, G2 e G3) de *Alouatta guariba clamitans* no período de fevereiro a julho de 2012.

Tabela 4. Contribuição das espécies vegetais para a dieta dos grupos (% dos registros de alimentação) e número de meses de consumo (n). As espécies em negrito fizeram parte do monitoramento da disponibilidade de alimento.

G1		G2		G3	
Espécie	%	Espécie	%	Espécie	%
<i>Ficus</i> sp.	33,7	<i>Ficus</i> sp.	22,5	<i>Ficus</i> sp.	23,1
Trepadeira	11,6	<i>Trichilia clausenii</i>	12,0	<i>Trichilia clausenii</i>	11,8
<i>Coussapoa microcarpa</i>	9,9	<i>Coussapoa microcarpa</i>	10,8	<i>Alchornea triplinervea</i>	10,0
<i>Alchornea triplinervea</i>	8,7	<i>Psidium cattleianum</i>	5,6	Trepadeira	8,4
<i>Trichilia clausenii</i>	8,0	<i>Myrsine umbellata</i>	5,0	<i>Schefflera morototoni</i>	8,0
<i>Schefflera morototoni</i>	4,0	<i>Alchornea triplinervea</i>	4,1	<i>Psidium cattleianum</i>	5,9
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	3,0	<i>Schefflera morototoni</i>	2,7	<i>Inga</i> sp.	4,8
<i>Myrsine umbellata</i>	3,0	Epífita	2,6	<i>Sebastiania</i> sp.	4,0
<i>Psidium cattleianum</i>	2,0	<i>Nectandra oppositifolia</i>	2,0	<i>Nectandra oppositifolia</i>	2,8
<i>Cabralea canjerana</i>	1,6	<i>Cabralea canjerana</i>	1,2	<i>Myrsine guianensis</i>	2,2
<i>Diospyros inconstans</i>	1,5	Pteridófito	1,0	<i>Diospyros inconstans</i>	1,6
<i>Sebastiania serrata</i>	1,4	<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,8	<i>Guapira opposita</i>	1,1
<i>Cupania vernalis</i>	1,2	<i>Luehea divaricata</i>	0,5	<i>Coussapoa microcarpa</i>	1,1
<i>Myrcia glabra</i>	1,0	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	0,5	<i>Cabralea canjerana</i>	1,0
<i>Luehea divaricata</i>	0,9	<i>Cecropia</i> sp.	0,5	<i>Trema micranta</i>	1,0
<i>Nectandra oppositifolia</i>	0,9	<i>Lithraea brasiliensis</i>	0,4	<i>Cupania vernalis</i>	0,7
<i>Nectandra megapotamica</i>	0,7	A9	0,3	<i>Lithraea brasiliensis</i>	0,6
<i>Garcinia gardneriana</i>	0,5	<i>Allophylus edulis</i>	0,3	<i>Luehea divaricata</i>	0,6
<i>Erythroxylum argentinum</i>	0,4	<i>Casearia sylvestris</i>	0,3	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	0,6
<i>Trema micranta</i>	0,4	<i>Matayba eleganoides</i>	0,3	<i>Inga</i> sp.	0,4
<i>Allophylus edulis</i>	0,2	<i>Sebastiania serrata</i>	0,3	<i>Schinus terebinthifolius</i>	0,3
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0,1	<i>Actinostemon concolor</i>	0,2	A11	0,2
Pteridófito	0,1	<i>Myrcianthes pungens</i>	0,2	A12	0,2
Indeterminadas	14,9	<i>Trema micranta</i>	0,1	<i>Allophylus edulis</i>	0,1
		Indeterminadas	16,6	Pteridófito	0,1
				<i>Syagrus romanzoffiana</i>	<0,1
				Indeterminadas	21,7

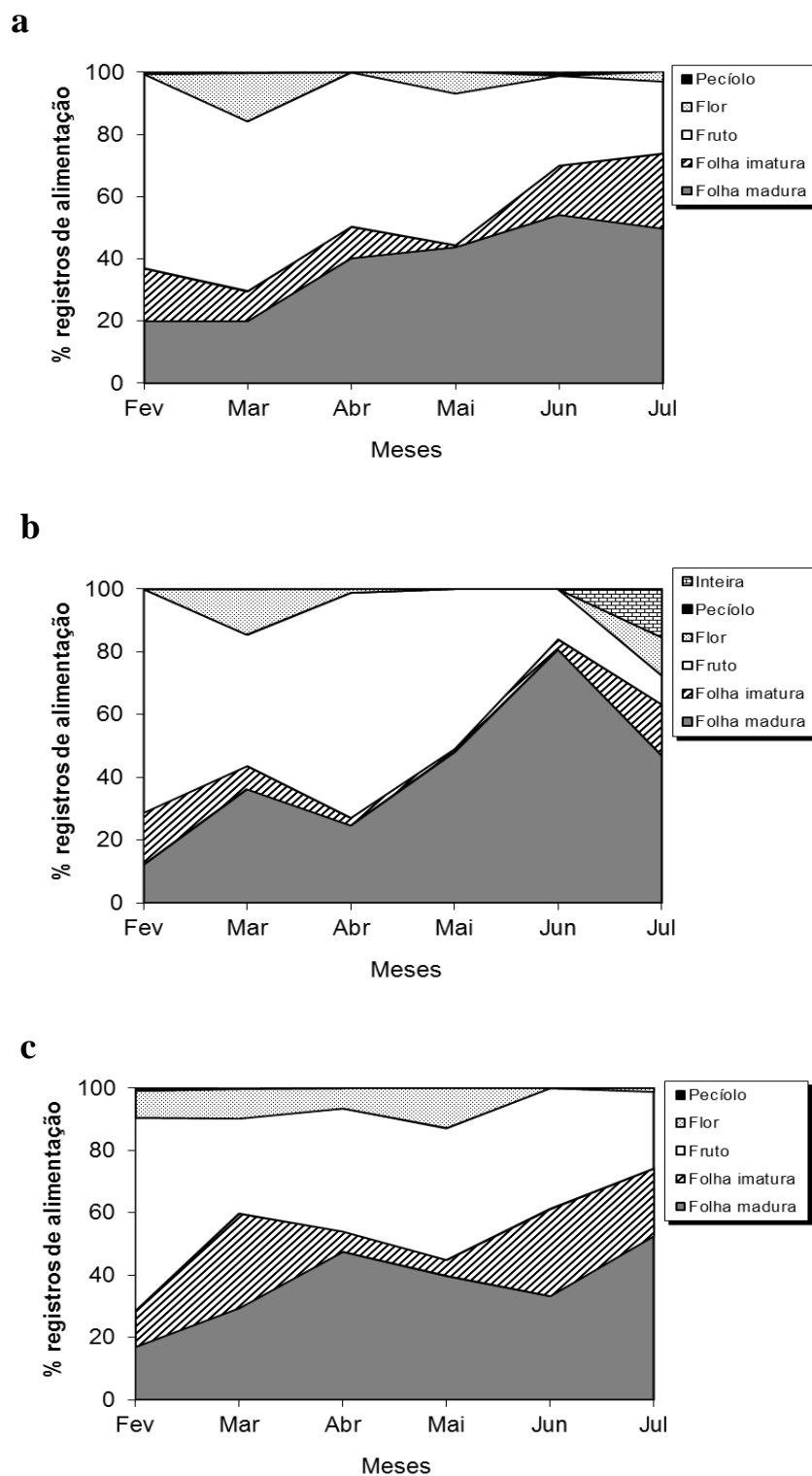


Figura 8. Contribuição dos itens alimentares para a dieta dos grupos de estudo de fevereiro a julho de 2012: (a) G1, (b) G2 e (c) G3.

Comportamentos agonísticos

Apenas três eventos de comportamento agonístico intragrupo foram observados durante as sessões de alimentação, resultando numa taxa de apenas 0,04 registros/dia (um evento a cada 27 dias). Um dos eventos ocorreu em março, quando o macho adulto Barba Ruiva (G1), retirou um ramo com folhas maduras das mãos da fêmea adulta Jane que não demonstrou reação visível. Outros dois eventos ocorreram no G2 em julho. Em uma ocasião o macho adulto Dionísio retirou uma epífita das mãos da fêmea adulta Rafa que se retirou do local. Na outra, as duas fêmeas adultas estavam se alimentando a cerca de 4 m de distância na copa da mesma árvore. Uma das fêmeas se aproximou (<1 m) da outra e vocalizou, provocando a fuga da segunda fêmea. A fêmea que se retirou pulou para o solo e correu cerca de 5 m pelo chão antes de subir em outra árvore. Além desses eventos, três casos de suplantação foram registrados. Um deles ocorreu quando Barba Ruiva (G1) se aproximou do macho jovem Dionivã que parou de se alimentar e se retirou do local. Os dois outros eventos ocorreram no G3 e envolveram a fêmea adulta Caraya afastando-se mediante a aproximação do macho adulto Morfeu. As baixas taxas mensais de interação agonística intragrupo durante a alimentação ao longo de todo o período de estudo dão suporte à predição 1.1 de que a disponibilidade de recursos preferidos não afeta a taxa de comportamentos agonísticos intragrupo.

Comportamentos agonísticos intergrupo foram observados em quatro ocasiões entre G1 e G2 (uma briga e três perseguições; taxa=0,12 eventos por dia) e em nove ocasiões entre G1 e G3 (apenas perseguições; taxa=0,47 eventos por dia). No dia 27 de fevereiro de 2012, durante um encontro entre G1 e G2 que se iniciou às 15h50min e durou 2h15min foi observada uma briga. Os indivíduos de ambos os grupos estavam em uma *Coussapoa microcarpa* na zona de sobreposição entre as suas áreas de vida e os dois machos adultos do G1 (Barba Ruiva e Damasco) começaram a agredir o macho do

G2 (Dionísio). Os três machos agarraram-se, puxaram os pelos do(s) adversário(s) e vocalizaram durante o evento, mostrando seus dentes caninos. Enquanto os machos estavam no centro da árvore, as fêmeas (Jane e Gorda) e o juvenil (Dionivã) do G1 ficaram de um lado da árvore e as fêmeas (Rafa e Paula) do G2, do outro. Em dois eventos de perseguição, a iniciativa foi do macho Dionísio do G2. Em um evento ele perseguiu as fêmeas do G1 e em outro, o macho Barba Ruiva do G1. Esses eventos ocorreram em uma árvore de alimentação (*Ficus adhatodifolia*) na área de sobreposição entre G1 e G2. O terceiro evento de perseguição também ocorreu em uma árvore de alimentação (*Ficus adhatodifolia*) na área limite entre G1 e G2 e envolveu os machos do G1 perseguindo Dionísio. A maioria das nove perseguições entre indivíduos de G1 e G3 envolveram Morfeu (G3) perseguindo Barba Ruiva e Damasco (G1; n=7). Um evento envolveu o macho Damasco perseguindo uma fêmea do G3 (que não pode ser identificada no momento), enquanto o outro envolveu as fêmeas Adela e Caraya (G3) perseguindo Jane (G1), após ela ter copulado com Morfeu (cópula extragrupo registrada em julho; Anexo I). A taxa de ocorrência de comportamentos agonísticos intergrupo durante a alimentação não foi influenciada significativamente pela disponibilidade de frutos maduros e/ou folhas novas em todo o fragmento, bem como nas áreas de vida dos grupos que interagiram, dando suporte à predição 1.2.

Investimento em locomoção

O investimento em locomoção variou de 16 a 23% dos registros em G1, 15 a 20% em G2 e 16 a 26% em G3. A disponibilidade de folhas novas e/ou frutos maduros nas áreas de vida dos respectivos grupos não influenciou significativamente o seu investimento em locomoção, não suportando a predição 2. Porém, a disponibilidade de

frutos maduros na área de vida de G3 aproximou-se da significância ($F=6,3$, $R^2=0,61$, g.l.=1, $p=0,07$).

Encontros intergrupo

Foram observados 33 encontros entre G1 e G2 e 19 entre G1 e G3, distribuídos ao longo de todos os meses, com exceção de maio entre G1 e G3 (Figura 9). Todos os encontros ocorreram em áreas de alimentação (Tabela 5). Cerca de 81% (N=42) desses encontros ocorreram nas proximidades de grandes árvores de *Ficus* spp. (44%; N=23) e *Coussapoa microcarpa* (37%; N=19) localizadas principalmente nas áreas de sobreposição das áreas de vida dos respectivos grupos.

Tabela 5. Frequência de encontros intergrupo por local.

G1 e G2			
Árvores de encontro	Área	N	%
<i>Coussapoa microcarpa</i> briga	Sobreposição	13	39
<i>Ficus lushnathiana</i>	Borda G1	9	27
<i>Coussapoa microcarpa</i> barranco	Borda G1	4	12
<i>Alchornea triplinervea</i> /outra	Borda G1	2	6
<i>Coussapoa microcarpa</i> barranco/outra	Borda G1/borda G2	2	6
<i>Ficus lushnathiana</i>	Sobreposição	1	3
<i>Ficus adhatodifolia</i> / <i>Coussapoa microcarpa</i>	Centro G1/sobreposição	1	3
<i>Ficus lushnathiana</i> / <i>Cabrlea canjerana</i>	Borda G1/borda G2	1	3
Total		33	100
G1 e G3			
<i>Ficus cestrifolia</i>	Centro G3	5	26
<i>Ficus lushnathiana</i>	Centro G3	4	21
Outra/ <i>Schefflera morototonii</i>	Sobreposição	4	21
<i>Cabrlea cagnerana</i> / <i>Schefflera morototoni</i>	Borda G3	3	16
<i>Cupania vernalis</i> /outra	Sobreposição	1	5
<i>Ficus cestrifolia</i> / <i>Cabrlea canjerana</i>	Sobreposição	1	5
<i>Ficus cestrifolia</i>	Sobreposição	1	5
Total		19	100

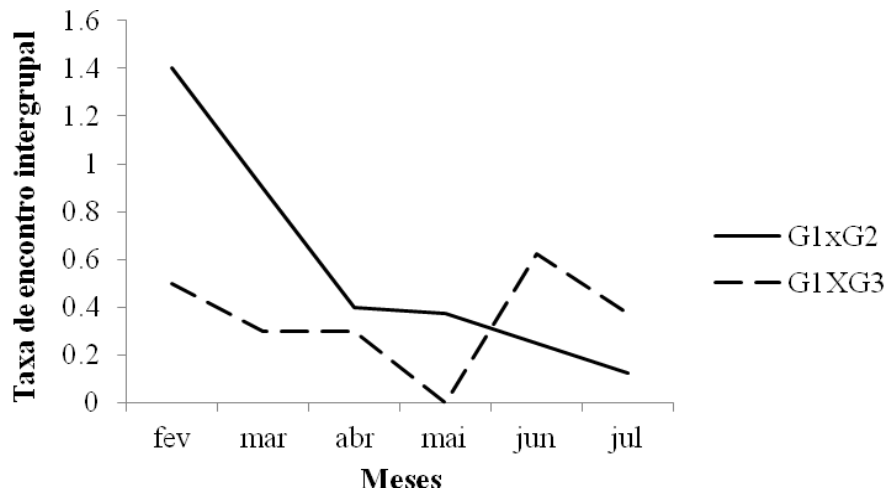


Figura 9. Taxa diária de encontros intergrupo no período de fevereiro a julho de 2012.

A disponibilidade mensal de frutos maduros em todo o fragmento não foi um bom preditor da taxa de encontros entre G1 e G2, mas a disponibilidade de folhas novas foi um bom preditor dessa taxa ($F=373,0$, $R^2=0,98$, $g.l.=1$, $p<0,001$; Figura 10). A disponibilidade mensal de frutos maduros na área de vida de cada grupo também não foi capaz de prever as taxas de encontro entre G1 e G2 ao longo dos meses. Porém, as taxas de encontro entre esses grupos foram diretamente relacionadas com a disponibilidade mensal de folhas novas na área de vida do G1 ($F=27,6$, $R^2=0,87$, $g.l.=1$, $p=0,008$; Figura 11) e na área do G2 ($F=35,2$, $R^2=0,90$, $g.l.=1$, $p=0,005$; Figura 12).

As disponibilidades mensais de frutos maduros e folhas novas em todo o fragmento e de folhas novas nas áreas de vida do G1 e do G3 não foram bons preditores da taxa de encontros entre esses grupos. Apenas a disponibilidade mensal de frutos maduros na área do G1 foi capaz de prever a sua taxa de encontros com G3 ($F=9,0060$, $R^2=0,6924$, $g.l.=1$, $p=0,0402$; Figura 13). Estas relações positivas entre a disponibilidade de alimentos preferidos e a taxa de encontros entre os grupos rejeitam a predição 3.

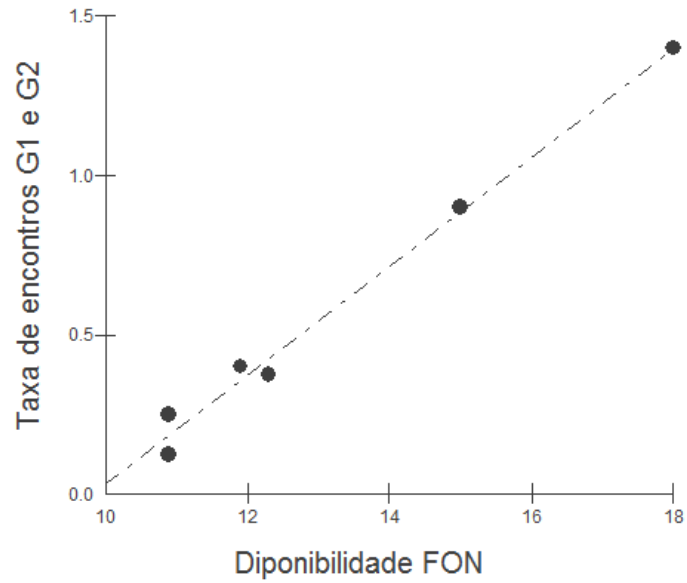


Figura 10. Disponibilidade de folhas novas (FON) em todo fragmento como preditor de encontros entre G1 e G2.

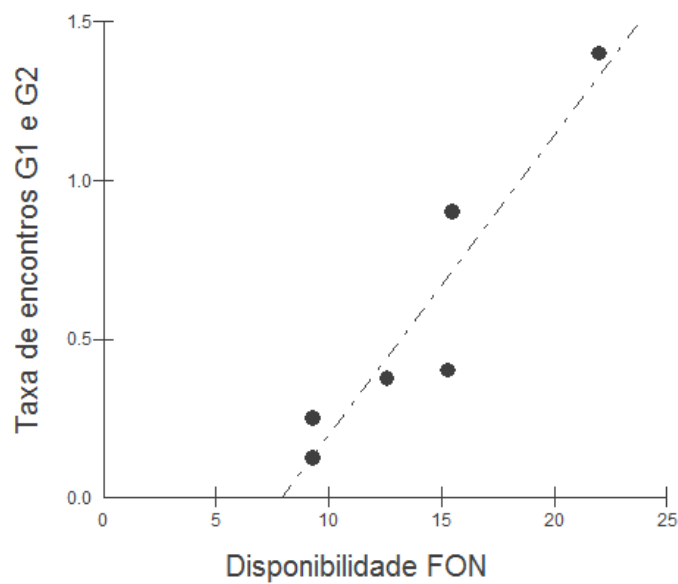


Figura 11. Disponibilidade de folhas novas (FON) na área do G1 como preditor de encontros entre G1 e G2.

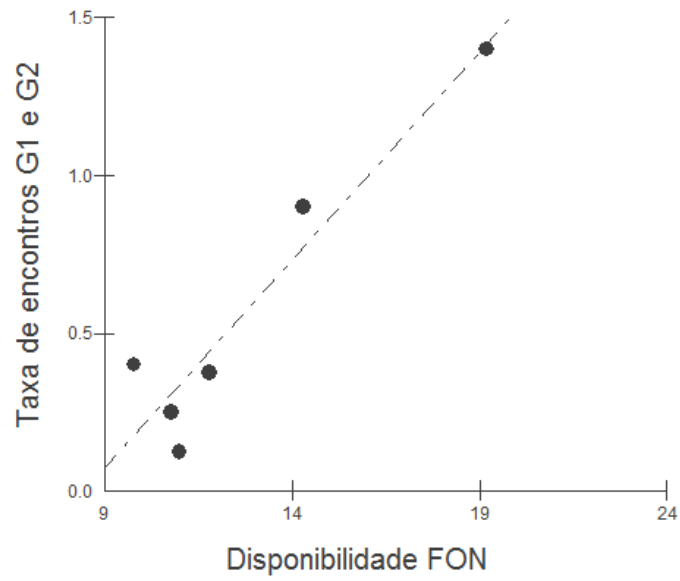


Figura 12. Disponibilidade de folhas novas (FON) na área do G2 como preditor de encontros entre G1 e G2.

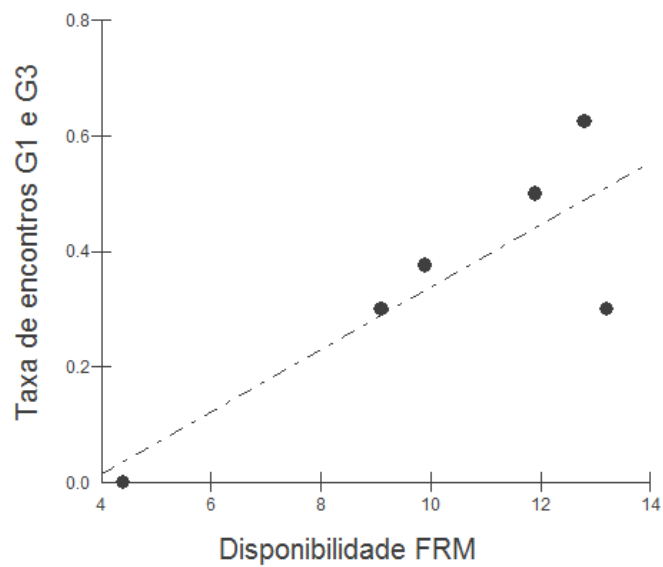


Figura 13. Disponibilidade de frutos maduros (FRM) na área do G1 como preditor de encontros entre G1 e G3.

Sessões de ronco

Um total de 245 sessões de ronco (média=3 por dia de observação) distribuídas de forma semelhante entre os grupos ($\chi^2=2,63$, g.l.=2, $p=0,27$; Tabela 6) foi registrado ao longo deste estudo. O contexto das sessões de ronco diferiu entre os grupos ($\chi^2=10,04$, g.l.=4, $p=0,04$). A emissão de roncamentos sem encontro intergrupo em resposta à vocalização emitida por outros grupos (contexto 2) foi mais comum do que o esperado. A proporção de sessões em aparente resposta ao ronco de outros grupos variou significativamente entre G1 e G2 ($Z=2,497$, $p=0,01$) e G2 e G3 ($Z=-2,510$, $p=0,01$), mas não entre G1 e G3 ($Z=0,205$, $p=0,84$). No entanto, a proporção de sessões de vocalização em decorrência de encontros intergrupo (G1 e G2: $Z=1,425$, $p=0,15$; G1 e G3: $Z=0,808$, $p=0,41$; G2 e G3: $Z=-0,6145$, $p=0,54$) e dos roncamentos em outros contextos (contexto 3) (G1 e G2: $Z=0,475$, $p=0,63$; G1 e G3: $Z=0,007$, $p=0,99$; G2 e G3: $Z=-1,368$, $p=0,18$) não variou entre os grupos.

Tabela 6. Frequência mensal de participação nas sessões de vocalização por cada grupo de estudo.

Grupo	Fevereiro	Março	Abril	Mai	Junho	Julho	Total
G1	36	28	9	13	8	4	98
G2	23	12	16	14	1	3	69
G3	28	18	11	6	9	6	78

A disponibilidade de frutos maduros não foi um bom preditor da emissão de roncos em nenhum grupo. Por outro lado, ao contrário do esperado pela predição 4 (*i.e.*, o padrão de emissão de roncos não seria influenciado pela disponibilidade de alimentos preferidos), a disponibilidade de folhas novas em todo o fragmento foi um forte preditor da taxa diária de sessões de ronco pelos grupos G1 ($F=70,3$, $R^2=0,95$, g.l.=1, $p=0,002$; Figura 14) e G3 ($F=36,8$, $R^2=0,90$, g.l.=1, $p=0,005$; Figura 15). A disponibilidade de folhas novas nas respectivas áreas de vida desses grupos também foi um bom preditor de sua taxa de vocalização (G1: $F=10,9$, $R^2=0,73$, g.l.=1, $p=0,03$; G3: $F=10,5$, $R^2=0,72$, g.l.=1, $p=0,03$).

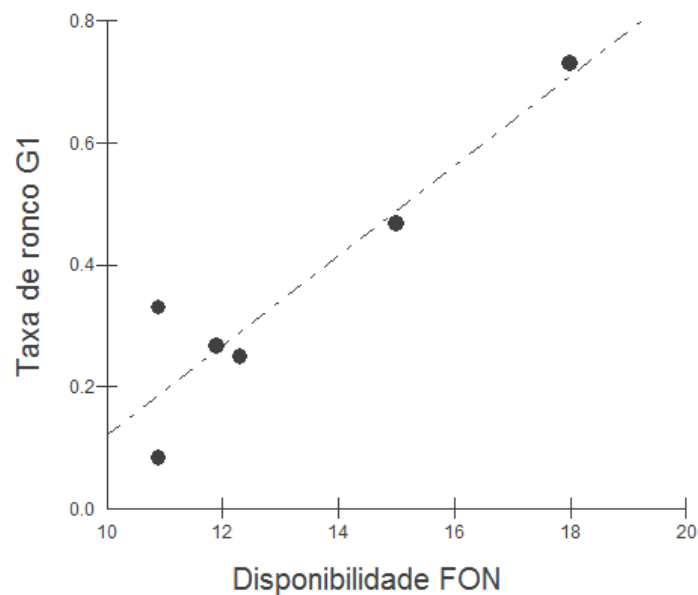


Figura 14. Relação entre a disponibilidade mensal de folhas novas (FON) em todo o fragmento e a taxa diária de roncos por mês pelo grupo G1.

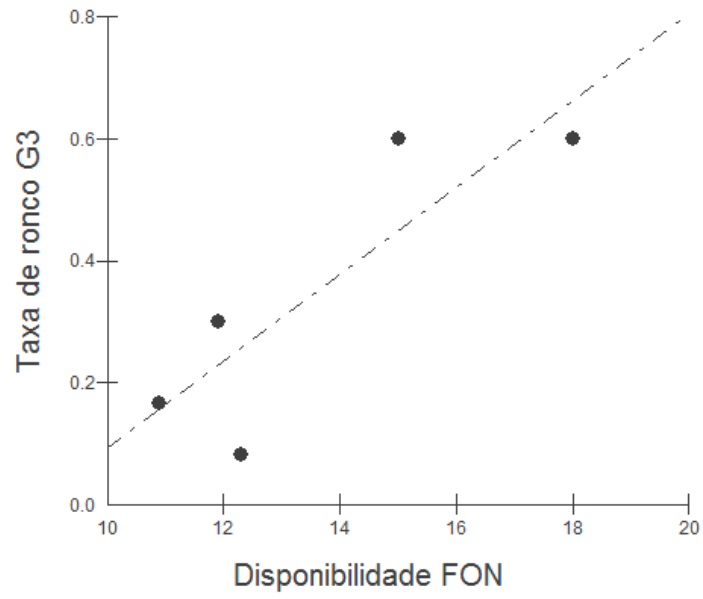


Figura 15. Relação entre a disponibilidade mensal de folhas novas (FON) em todo o fragmento e a taxa diária de roncos por mês pelo grupo G3.

DISCUSSÃO

A ocorrência dos três grupos sociais em um fragmento de 10 ha representa um bom cenário para se testar predições dos modelos socioecológicos referentes à influência da disponibilidade de alimentos preferidos na competição alimentar intra- e intergrupo em primatas. Em geral, os bugios apresentaram baixas taxas de agressão intra- e intergrupo e o padrão de locomoção apresentado não foi influenciado pela disponibilidade dos recursos alimentares preferidos no fragmento, sugerindo a conformidade com modelos de Wrangham (1980) e Isbell (1991) que propõem que a disponibilidade de recursos não influencia a competição entre os folívoros. Contudo, as taxas de encontro intergrupo e de emissão de roncões foram influenciadas pela disponibilidade de frutos maduros e folhas novas. Essas relações sugerem que os bugios usam estratégias comportamentais para manter o espaçamento entre grupos vizinhos e defender os recursos alimentares de suas áreas de vida, ao invés de investir em estratégias físicas de proteção energeticamente mais caras e com maior risco de resultar em danos corporais (*i.e.*, agressão), conforme sugerido por Chiarello (1994) e Cunha & Jalles-Filho (2007).

A baixa frequência de comportamentos agonísticos registrados ao longo do presente estudo indica que a competição por recursos preferidos seja relativamente baixa entre os bugios, corroborando os modelos de Wrangham (1980) e Isbell (1991) para primatas folívoros. Se as folhas novas (importante recurso para os bugios; Bicca-Marques, 2003) forem uniformemente distribuídas no espaço, mas temporalmente pouco abundantes (como normalmente se assume que sejam), os custos associados à agressão seriam muito altos em relação aos benefícios oriundos de sua proteção/defesa. Logo, interações agressivas diretas (*i.e.*, luta), tanto intra- quanto intergrupo, não compensariam.

O tempo gasto em locomoção pelos grupos não variou com a disponibilidade de recursos, contrariando o previsto por Snaith & Chapman (2007), de que os primatas folívoros deveriam se locomover menos quando a disponibilidade dos seus recursos preferidos fosse reduzida. A relação próxima da significância entre a disponibilidade de frutos maduros na área de vida de G3 e o seu investimento em locomoção, por sua vez, pode sugerir que a oferta desse tipo de alimento poderia desempenhar apenas um efeito secundário no deslocamento do grupo. Outros estudos já apontaram a inexistência de relação entre a abundância de *Alouatta* spp. (*A. palliata*: Milton *et al.*, 2005; *A. macconnelli*: Mourthé, 2014) e a disponibilidade local de frutos, sugerindo que a flutuação na oferta desse recurso pode não ser tão limitante para esses primatas. Aparentemente, os bugios deslocam-se dentro de suas áreas de vida independentemente da flutuação na disponibilidade de frutos. Sua flexibilidade alimentar e seu estilo de vida conservador (Chaves & Bicca-Marques, 2013; Nagy & Milton, 1979; Strier, 1992) poderiam explicar essa relação.

A análise dos encontros intergrupo mostra que, de fato, eles podem ser influenciados pela disponibilidade de frutos maduros e folhas novas (na área de certos grupos ou no fragmento em geral). Essa relação direta entre a disponibilidade dos recursos alimentares e as taxas de encontro intergrupo contraria o previsto por Koenig (2002) e Wrangham (1980) para primatas folívoros, sugerindo que a disponibilidade de recursos alimentares pode ser limitante nesta população isolada. Supõe-se que apesar do pequeno tamanho dos grupos de estudo e do fragmento apresentar uma densidade relativamente alta de espécies que apresentam uma importante contribuição para a sua dieta, tais como *Trichilia clausenii*, *Alchornea triplinervia* e *Coussapoa microcarpa*, os grupos aparentemente monitoram as vocalizações dos outros grupos e defendem indiretamente (*i.e.*, através de batalhas vocais) o recurso presente em suas áreas de vida.

A relação entre a disponibilidade de folhas novas e a taxa diária de sessões de ronco sugere que a disponibilidade sazonal desse alimento pode modular o uso de estratégias comportamentais (*i.e.*, emissão de roncões) para evitar encontros intergrupais. Nesse contexto, o ronco desempenharia uma importante função na manutenção do distanciamento entre os grupos quando as condições de disponibilidade dos seus recursos preferidos estivessem abaixo do limiar necessário para saciar todos os indivíduos (Chiarello, 1995; Cunha & Jalles-Filho, 2007). Nesse caso, a predição do modelo de Janson & van Schaik (1988) de que a disponibilidade de alimento afeta o nível de defesa dos recursos recebe suporte.

De maneira geral, os bugios parecem concentrar suas atividades de vigília naquelas áreas de sobreposição com as áreas de vida de outros grupos que apresentam uma maior densidade de recursos preferidos. Entretanto, a possibilidade de monitorar possíveis parceiros sexuais e obter cópulas extragrupo também pode influenciar o comportamento dos bugios nessas áreas de sobreposição (Decker & Bicca-Marques, 2013; Fialho & Setz, 2007; Holzmann *et al.*, 2012). A ausência de informações referentes ao percurso diário e à velocidade de deslocamento dos bugios, bem como à distribuição espacial das fontes alimentares nas áreas de vida dos grupos de estudo, no entanto, compromete uma avaliação mais aprofundada do significado ecológico destas relações. Da mesma forma, o acompanhamento de um único grupo por vez impediu o registro do tempo de permanência e alimentação de cada grupo nas fontes de recurso compartilhadas para avaliar o grau de saciedade dos seus membros e a existência de comportamentos de evitação intergrupo que poderiam fornecer indicativos das suas relações de dominância. Esses são desafios para futuras pesquisas.

Em suma, os bugios-ruivos estudados neste pequeno fragmento isolado apresentam um orçamento de atividades dominado pelo descanso e uma dieta folívoro-

frugívora com importante contribuição de *Ficus* sp. semelhantes aos descritos para o gênero e a espécie (Bicca-Marques, 2003; Chaves & Bicca-Marques, 2013; Crockett & Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988). Seu comportamento alimentar e padrão de interação social intra- e intergrupo são sugestivos de um baixo nível de competição por recursos preferidos condizente com o proposto para primatas folívoros (Isbell, 1991; Wrangham, 1980). As relações significativas entre a frequência de encontros intergrupo e sessões de ronco com a disponibilidade mensal de alimentos preferidos permitem sugerir que os bugios-ruivos utilizam as batalhas vocais como um mecanismo de manutenção do espaçamento entre os grupos e do acesso a importantes fontes de alimento nas áreas de sobreposição de suas áreas de vida que incorre menores riscos à integridade física dos indivíduos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS. 2010. Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31:363-381.
- Altmann J. 1974. Observation study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altmann J. 1990. Primate males go where the females are. *Animal Behaviour* 39:193-195.
- Altmann J. 2000. Models of outcome and process: predicting the number of males in primate groups. In: Kappeler PM, editor. *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. p 236–247.
- APG (The Angiosperm Phylogeny Group) III. 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121.
- Atlas Socioeconômico do Rio Grande do Sul www.atlassocioeconomico.rs.gov.br. Acessado em 21 de dezembro de 2012.
- Ayres M, Ayres MJr, Ayres DL, Santos AS. 2007. *Bioestat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Manual do programa Bioestat. Brasília: CNPq/Conservation International. 324 p.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2010. *Fundamentos em ecologia*. Porto Alegre: Artmed. 576 p.
- Bicca-Marques JC. 1993. Padrão de atividades diárias do bugio-preto *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae): uma análise temporal e bioenergética. In: Yamamoto ME, Souza MBC, editores. *A Primatologia no Brasil 4*. Natal: Editora Universitária, UFRN. p 35-49.
- Bicca-Marques JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK, editor. *Primates in fragments: ecology and conservation*. Nova York: Kluwer Academic Plenum Publishers p 283-303.
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques C. 1994a. Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica* 63:209-211.
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques C. 1994b. Feeding behavior of the black howler

- monkey (*Alouatta caraya*) in a seminatural forest. *Acta Biologica Leopoldensia* 16:69-84.
- Bocian CM. 1997. Niche separation of black and white colobus monkeys (*Colobus satanas*) in the Douala Edea Reserve, Cameroon. *Folia Primatologica* 39:264-304.
- Cain AS, Castro GMO. 1959. *Manual of vegetation analysis*. New York: Harper & Row. 325 p.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1996. Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology* 17:229-237.
- Chapman CA. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:409-414.
- Chapman CA, Chapman LJ. 2000. Constraints on group size in red tail monkeys and red colobus: testing the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology* 21:565-585.
- Chapman CA, Chapman LJ, Bjorndal KA, Onderdonk DA. 2002. Applications of protein-to-fiber ratios to predict colobine abundance on different spatial scales. *International Journal of Primatology* 23:283-310.
- Chaves OM, Bicca-Marques JC. 2013. Dietary flexibility of the brown howler monkey throughout its geographic distribution. *American Journal of Primatology* 75:16-29.
- Chiarello AG. 1995. Role of loud calls in brown howlers, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology* 36:213-222.
- Crockett C, Eisenberg JF. 1987. Howlers: variations in group size and demography. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 54-68.
- Crockett CM, Janson CH. 2000. Infanticide in red howlers: female group size, group composition and a possible link to folivory. In: van Schaik CP, Janson CH, editors. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 75-98.
- Cunha RGT, Byrne RW. 2006. Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing. *Behaviour* 143:1169-1199.
- Cunha RGT, Jalles-Filho E. 2007. The roaring of southern brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a mechanism of active defense of borders. *Folia Primatologica* 78:269-271.
- Decker EB, Bicca-Marques JC. 2013. Extragroup copulation in a small and isolated *Alouatta guariba clamitans* population. *Neotropical Primates* 20:58-60.

- Durigan G. 2003. Métodos para análise de vegetação arbórea. In: Cullen L, Rudran JR, Valladares-Pádua C, eds. Métodos de estudos em biologia da conservação & manejo da vida silvestre. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. p 455-479.
- Espinelli FP, Ferrer R. 2006. Florística de um fragmento da floresta estacional semidecidual no sul do Rio Grande do Sul e suas possíveis relações com o bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) [monografia]. Pelotas (RS): Universidade Católica de Pelotas. 22 p.
- Fedigan LM, Jack KM. 2011. Two girls for every boy: the effects of group size and composition on the reproductive success of male and female white-faced capuchins. *American Journal of Physical Anthropology* 144:317-326.
- Fialho MS, Setz EZF. 2007. Extragroup copulations among brown howler monkeys in southern Brazil. *Neotropical Primates* 14:28-30.
- Foitivá I, Huffman MA, Wisnu N, Olšanský M. 2009. Parasites and their impacts on orangutan health. In: Wich SA, Atmoko SSU, Setia TM, van Schaik CO, editors. *Orangutans: geographic variation in behavioral ecology and conservation*. New York: Oxford University Press. p 157-169.
- Fortes VB, Bicca-Marques JC. 2005. Ecologia e comportamento de primatas: métodos de estudo de campo. *Caderno La Salle* XI 2:207-218.
- Fournier LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Ganas J, Robbins MM. 2005. Ranging behavior of the mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Bwindi Inpenetrable National Park, Uganda: a test of the ecological constraints model. *Behavioral Ecology Sociobiology* 58:277-288.
- Garber PA, Kowalewski MK. 2011. Collective action and male affiliation in howler monkeys (*Alouatta caraya*). In: Sussman RW, Cloninger CR, eds. *Origins of altruism and cooperation. Developments in primatology: progress and prospects*. Springer New York. p. 145-165.
- Glander KE. 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of physical anthropology* 25:1-18.
- Harris TR. 2006. Between-group contest competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:317-329.

- Holzmann I, Agostini I, Di Bitetti M. 2012. Roaring behavior of two syntopic species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): evidence supports the mate defense hypothesis. *International Journal of Primatology* 33:338-355.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology* 2:143-155.
- Isbell LA. 1994. Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* 3:61-71.
- Janson CH. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:125-138.
- Janson CH. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology* 9:73-86.
- Janson CH, Goldsmith, ML. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology* 6: 326–336.
- Janson CH, van Schaik CP. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour* 105:165-185.
- Janzen DH. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:13-51.
- Jarenkow JA, Waechter JL. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Botânica* 24:263-272.
- Jung L, Mourthé I, Grelle CEV, Strier KB, Boubli JP. 2015. Effects of local habitat variation on the behavioral ecology of two sympatric groups of brown howler monkey (*Alouatta clamitans*). *PLoS ONE* 10: e0129789.
- Knopff KH, Pavelka MSM. 2006. Feeding competition and group size in *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 27:1059-1078.
- Knorr VL. 2008. Estrutura da regeneração do estrato arbóreo e arbustivo do subosque de uma mata de encosta na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul. 59º Congresso Nacional de Botânica, Natal, Rio Grande do Norte.
- Koch F. 2008. Dieta e comportamento de um grupo de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: uma relação de causa e efeito? [dissertação]. Porto Alegre (RS): Pontifícia Universidade do Rio Grande do Sul. 57 p.
- Koenig A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23:759-783.

- Koenig A, Beise J, Chalise M, Gonzhorn J. 1998. When females should contest for food testing hypotheses about resource density, distribution, size and quality with hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behavior Ecology and Sociobiology* 42:225-237.
- Korstjens AH, Sterck EHM, Noe R. 2002. How adaptive or phylogenetically inert is primate social behavior? A test with two sympatric colobines. *Behaviour* 139: 203-225.
- Limeira VLAG. 2000. Uso do espaço por um grupo de *Alouatta fusca clamitans* em um fragmento degradado de Floresta Atlântica. In: Alonso C, Langguth A. editores. *A primatologia no Brasil 7*. João Pessoa Editora Universitária. p 181-196.
- Lorenzi H. 2002. Árvores brasileiras - manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Volume 2. São Paulo: Instituto Plantarum. 384 p.
- Lorenzi H. 2008. Árvores brasileiras - manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Volume 1. São Paulo: Instituto Plantarum. 384 p.
- Mendes SL. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates-Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*. 6:71-104.
- Milton K. 1978. The quality of diet as a possible limiting factor on the howler monkey population of Barro Colorado Island. In: Chivers DJ, Herbert J, editors. *Recent advances in primatology*. Volume 1. New York, Academic Press. p 387-389.
- Milton K. 1979. Factors influencing leaf-choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist* 114:363-378.
- Milton K. 1980. *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. Nova York: Columbia University Press.
- Milton K, Giacalone J, Wright SJ, Stockmayer G. 2005. Do frugivore population fluctuations reflect fruit production? Evidence from Panama. In: Dew JL, Boubli JP, eds. *Tropical fruits and frugivores*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. p 5–35.
- Mourthé I. 2014. Response of frugivorous primates to changes in fruit supply in a northern Amazonian forest. *Brazilian Journal of Biology* 74:720-727.
- Nagy KA, Milton K. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60:475–480.
- 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*. Volume 2. Washington, DC: World

- Wildlife Foundation. p 349-453.
- Nicholson AJ. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2:9–65.
- Nunn CL. 1999. The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:1-13.
- Nunn C, Altizer S, Jones KE, Sechrest W. 2003. Comparative tests of parasite species richness in primates. *The American Naturalist* 162:597-614.
- Oliveira DAG, Ades C. 2004. Long-distance calls in neotropical primates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76:393-398.
- Peter FP. 2007. Padrões de atividade e comportamento alimentar de um grupo de bugio-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) no limite austral de sua distribuição geográfica [monografia]. Pelotas (RS): Universidade Católica de Pelotas. 52 p.
- Printes RC, Liesenfeld MVA, Jerusalinsky L. 2001. *Alouatta guariba clamitans* (Cabrera, 1940): a new southern limit for the species and for neotropical primates. *Neotropical Primates* 9:118-121.
- Ricklefs RE. 2003. *A Economia da natureza*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 498 p.
- Saj TL, Martenson S, Chapman CA, Sicotte P. 2007. Controversy over the application of current socioecological models to folivores primates: *Colobus vellerosus* fits the prediction. *American Journal of Anthropology* 133:994-1003.
- Setz EZF. 1991. Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo. In: Rylands AB, Bernardes AT, editores. *A primatologia no Brasil*, vol. 3. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Primatologia. p 411-435.
- Sexton JP, Intyre MC, Angert AI, Rice KJ. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:415-436.
- Silver SC, Ostro LET, Yeager CP, Horwich R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology* 45:263-279.
- Snaith TV, Chapman CA. 2005. Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within group scramble competition in red colobus. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:185-190.
- Snaith TV, Chapman CA. 2007. Primate group size and interpreting socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology* 16:94-106.

- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:291-309.
- Sussman RW, Garber PA. 2007. Cooperation, collective action, and competition in primate social interactions. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, eds. *Primates in perspective*. New York: Oxford University Press. p 636-651.
- Teixeira, MB, Coura Neto AB, Pastore U, Rangel Filho ALR. 1986. Vegetação. In: *Levantamento de recursos naturais*. Rio de Janeiro: IBGE. 33:541-620.
- Terborgh J, Janson, CH. 1986. The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:111-135.
- Tokuda M, Boubli JP, Mourthé I, Izar P, Possamai CB, Strier KB. 2014. Males follow females during fissioning of a group of northern muriquis. *American Journal of Primatology* 76:529-538.
- Van Schaik CP. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87:120-144.
- Van Schaik CP, Pfannes KR. 2005. Tropical climates and phenology: a primate perspective. In: Brockman DK, van Schaik CP, editors. *Seasonality in primate studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press. p 23-54.
- Villalba JJ, Landau SY. 2012. Host behavior, environment and ability to self-medicate. *Small Ruminant Research* 103:50-59.
- Williamson EA, Feistner AT. 2003. Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. In: Setchell JM, Curtis DJ, editors. *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge: Cambridge University Press. p 25-39.
- Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75:262-300.
- Wrangham RW, Gittleman JL, Chapman CA. 1993. Constraints on group size in primates and carnivores: population density and day range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:199-209.

ANEXO I

Artigo publicado no periódico *Neotropical Primates*, 20 (1): 58-60 (2013).

Short article

Extragroup copulation in a small and isolated

Alouatta guariba clamitans population

Elisa Brod Decker¹ and Júlio César Bicca-Marques²

Laboratório de Primatologia
Faculdade de Biociências
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Porto Alegre, RS 90619-900, Brasil

¹ elisabroddecker@gmail.com

² jcbicca@pucrs.br

Copulation solicitation and promiscuity appear to characterize female mating behavior in all atelid genera so far studied (no data is available for *Oreonax*; Di Fiore et al., 2011). Extragroup copulations (EGCs), on the other hand, have been reported only in *Brachyteles* (Strier, 1997) and *Alouatta* (Kowalewski and Garber, 2010). In the latter, EGCs have been described in five taxa (*A. arctoidea*, Agoramorthy and Hsu, 2000; *A. caraya*, Kowalewski and Garber, 2010; *A. guariba clamitans*, Fialho and Setz, 2007; Lopes and Bicca-Marques, 2011; *A. palliata*, Glander, 1992; *A. pigra*, Van Belle et al., 2009).

Here we report an EGC in a brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) population studied from February to August 2012 in a 10-ha fragment of semideciduous Atlantic forest (30°49'25.53"S, 51°47'59.87"W; ca. 75-115 m a.n.s.l.), Camaquã, state of Rio Grande do Sul, Brazil, near the southern limit of the species' distribution. This fragment is immersed in a matrix of crops and pastures and is about 3.5 km distant from the nearest forest potentially inhabited by howler monkeys (information from local

inhabitants). This is the third report of EGC in this taxon.

Three howler groups (G1 and G3=5 individuals each, G2=3 individuals) live in the fragment. In February 2012 G1 was composed of two adult males (Barba Ruiva and Damasco), two adult females (Jane and Gorda), and one juvenile male (Dionivã), whereas G3 was composed of one adult male (Morfeu), two adult females (Caraya and Adela), one juvenile male (Feli), and one juvenile female (Amanda). An infant was born in each group during the study (G2 in April, and G1 and G3 in July), but those of G1 (mother: Jane) and G2 disappeared one month after birth due to unknown causes. The G3 infant (Bini; mother, Adela) was alive at the end of the research, increasing group size to six individuals.

Each study group was followed from dawn to dusk during 4-5 days per month (27 days of data collection per group or a total sampling effort of 81 days). There is no data on the degree of relatedness within and between groups. However, aimed at its small size and spatial isolation it is likely that the study population shows a level of inbreeding higher than that found in larger populations.

A total of 19 intergroup encounters between G1 and G3 were observed during the study (February and June, n=5 each; March, April, and July/August, n=3 each). Most of them (n=18 or 95%) occurred at important food trees (*Ficus cestrifolia*, *Ficus luschnathiana* or *Schefflera morototoni*). During these encounters G1 often left the area before G3 (16 out of 18 cases or 89%; it was not possible to identify which group left first in one encounter), although each group arrived first at similar frequencies (G1: n=11 or 58%; G3: n=8 or 42%). Only in the last encounter occurred the EGC between a G1 adult female and the G3 adult male reported here. Intergroup encounters between G1 and G2 were more frequent (n=33), but none EGC was recorded. Intragroup copulations were

recorded only twice during the study, once in February (G3, Morfeu and Adela) and another in May (G1, Barba Ruiva and Gorda).

Nine agonistic interactions were observed during the encounters between G1 and G3 (a rate of almost one interaction every two encounters). Most of them (n=7) involved the G3 adult male (Morfeu) chasing both G1 adult males (Barba Ruiva and Damasco). In one situation the G1 male Damasco chased a G3 adult female whose identity could not be determined. The last intergroup agonistic interaction involved both G3 females (Adela and Caraya) chasing the G1 female Jane after her EGC with Morfeu (described below).

On 2 August 2012 G1 arrived first in a fig (*Ficus cestrifolia*) tree frequently used by G3 as a food source and sleeping site (the exact time of arrival is unknown because EBD was following G3).

12:30 - G3 begins moving in the direction of the fig tree.

12:55 - All G1 individuals are resting when G3 members probably see the intruding group. G3 individuals stop moving and start to rest in another fig (*Ficus luschnathiana*) tree in front of the *F. cestrifolia* tree where G1 continues resting. Morfeu, Caraya, and a juvenile (probably Amanda) stay about 4 m from G1, whereas Adela (carrying the infant in her belly) and the other juvenile (probably Feli) are further away (2 m from their group mates).

13:20 - Morfeu moves 2 m to a place closer to G1 than the other G3 members.

13:45 - G1 members are feeding on leaves from both (*F. cestrifolia* and *F. luschnathiana*) fig trees. Morfeu, Adela (carrying the infant), and both juveniles move about 2 m toward them and they retreat about 3 m.

13:50 - Morfeu starts barking. He barks for about 4 minutes.

13:55 - G1 adult female Jane moves to the *F. cestrifolia* tree where Morfeu is barking and they copulate in a dorso-ventral posture for about 4 minutes. The other G3 members witness the EGC and the G1 members (at least some of them) may also have witnessed it. Soon after mating Jane is chased by the G3 adult females, Adela and Caraya, and runs toward her group members. Morfeu, on the other hand, rubs his chin in a trunk of the tree where they mated and starts barking.

14:10 - Morfeu is piloerected and starts howling. Adela, by his side, joins him a few seconds later. They howl for 5 minutes.

14:16 - Caraya joins the chorus and they howl until 14:30.

14:33 - G1 is about 7 m distant from G3 and starts moving in its direction.

14:36 - Morfeu chases Barba Ruiva, Damasco and an adult female running and the G1 group leaves the area.

15:00 - G3 group members feed on ripe fruit from a morototo (*Schefflera morototonii*) tree distant about 20 m from the encounter area and 15 m from the tree where the EGC took place.

In sum, the EGC between Jane and Morfeu followed the pattern observed in previous studies, in which a female either took the initiative of leaving her group or moved with a male during intergroup encounters to a place outside the view of their respective group members to mate (for a review see Van Belle and Bicca-Marques, in press).

Nevertheless, unlike Lopes and Bicca-Marques (2011), Jane was chased by the adult females of Morfeu's group.

Within-group promiscuity and EGCs have been related to a female strategy of increasing paternity confusion to decrease the risk of infanticide following rank

reversals or group takeovers, increasing the genetic diversity and quality of offspring, lowering the risk of male infertility or promoting sperm competition (see Van Belle and Bicca-Marques, in press). However, considering that female promiscuity probably is a primitive atelid trait and that howler monkeys tend to live in smaller groups (with less adult males) than the atelines (Di Fiore et al., 2011), it is also possible that *Alouatta* females seek EGCs to avoid within-group mating with kin males without incurring the risks of leaving their groups. Data on individual relatedness are needed to test this hypothesis.

Acknowledgements

We thank Profa. Ana Biondi, head of the Escola Municipal de Ensino Fundamental Chequer Buchaim – Unidade Agropecuária, and the biologist Amanda Piper Grupelli for her help in the field. This study was approved by the Scientific Committee of the Faculdade de Biociências/Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (#033/11). EBD was supported by a CAPES Masters Scholarship and JCBM by a CNPq PQ-1D grant (# 303154/2009-8).

References

- Agoramoorthy, G. and Hsu, M. J. 2000. Extragroup copulation among wild red howler monkeys in Venezuela. *Folia Primatol.* 71: 147-151.
- Di Fiore, A., Link, A. and Campbell, C. J. 2011. The atelines: behavioral and socioecological diversity in a New World monkey radiation. In: *Primates in Perspective*, C. J. Campbell, A. Fuentes, M. C. MacKinnon, S. K. Bearder and R. M. Stumpf (eds.), pp. 155-188. Oxford University Press, New York.
- Fialho, M. S. and Setz, E. Z. F. 2007. Extragroup copulations among brown howler

monkeys in southern Brazil. *Neotrop. Primates* 14: 28-30.

Glander, K. E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Int. J. Primatol.* 13: 415-436.

Kowalewski, M. M. and Garber, P. A. 2010. Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island in the Parana river, Argentina. *Am. J. Primatol.* 72: 734-748.

Lopes, K. G. D. and Bicca-Marques, J. C. 2011. Extragroup copulations in *Alouatta guariba clamitans*. *Neotrop. Primates* 18: 52-53.

Strier, K. B. 1997. Mate preferences in wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. *Folia Primatol.* 68: 120-133.

Van Belle, S. and Bicca-Marques, J.C. In press. Insights into the reproductive strategies and sexual selection in howler monkeys. In: *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior, Ecology and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate*, M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani and D. Youlatos (eds.). Springer, New York.

Van Belle, S., Estrada, A., Ziegler, T. E. and Strier, K. B. 2009. Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *Am. J. Primatol.* 71: 153-164.