

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL

Editores

Stephen F. Ferrari

José Rímoli

Volume 9

2008

Sociedade Brasileira de Primatologia
Biologia Geral e Experimental

Copyright © 2008 Stephen F. Ferrari e José Rímoli

Biologia Geral e Experimental - Editores
Celso Morato de Carvalho (Inpa, Manaus)
Jeane Carvalho Vilar (Fac. Pio X, Aracaju)

Projeto Gráfico e Capa
Thiago Morato de Carvalho (Inpa, Manaus)

Foto da capa
Liza Veiga

F37a A Primatologia no Brasil. 9v. S.F. Ferrari & J. Rímoli Eds.
Aracaju. Sociedade Brasileira de Primatologia. I. Primatas.
2. Ecologia. 3. Comportamento. I. Ferrari, S.F. II. Rímoli, J.
2008.

CDU 599.8(81)

ISBN
ISSN 1519-1982

Biologia Geral e Experimental
www.biologiageralexperimental.bio.br
(92)3643-3378 - Manaus, Am
cmorato@inpa.gov.br
jeanecarvalhovilar@hotmail.com

APRESENTAÇÃO

O décimo congresso da Sociedade Brasileira de Primatologia foi o primeiro a ser realizado na Amazônia, bioma que abriga a maior parte das espécies de primatas brasileiras. Foi também o primeiro congresso do novo milênio. Embora este seja apenas um marco simbólico, a passagem de época despertou as esperanças de mudança, de transição e de modernização em todo o mundo ocidental, que não deixou de servir de fonte de inspiração também para os primatólogos de todo Brasil.

Do ponto de vista primatológico, o que mais impressionou, talvez, na última década do velho milênio, foram as descobertas de nada menos do que seis espécies novas e endêmicas, não somente na imensidão inexplorada da Amazônia, como também nos cantos sitiados da Mata Atlântica. Assim, o novo milênio começou com uma perspectiva renovada, e com horizontes de pesquisa ainda inexplorados.

Neste contexto, o congresso de Belém reuniu mais de cem participantes, de todos os cantos do país e ainda do exterior, que apresentaram seminários, painéis e mesas-redondas. Um dos destaques da semana foi a realização dos minicursos “tradicionalis” da SBPr, que aproveitaram a disponibilidade de recursos locais, como o Centro Nacional de Primatas, a Escola Experimental de Primatas, do Departamento de Psicologia Experimental da UFPA, e o grupo de pesquisa de genética.

Encerradas as atividades, partimos para a edição do volume 9 da série *A Primatologia no Brasil*. Reunimos neste volume dezesseis dos trabalhos que foram apresentados no Congresso, que abrangem praticamente todas as áreas de atuação dos primatólogos brasileiros, desde a genética e a fisiologia, até a conservação e a ecologia, com certo destaque para a dispersão de sementes. Inovadores e importantes, os trabalhos publicados aqui mantêm a tradição de excelência estabelecida nos volumes anteriores.

Gostaríamos de agradecer as contribuições de Adriana Rímoli, Adriano Chiarello, Alcides Pissinatti, Carlos Miranda, Eleonore Setz, Marcelo Marcelino, Mauro Galetti, Patrícia Izar, e Wendy Saltzmann, que compartilharam seu conhecimento e experiência na revisão cuidadosa de textos. Agradecemos também Celso Morato de Carvalho e Jeane Carvalho Vilar pelos trabalhos de editoração, CNPq pelo apoio financeiro, e Paula Schneider pela hospitalidade no encerramento.

Stephen F. Ferrari
Presidente SBPr, 1999-2002

José Rímoli
Vice-presidente SBPr, 1999-2002

PARTICIPANTES

A.C. Leão - Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

Adriana Odalia Rímoli - Departamento de Psicologia, Universidade Católica Dom Bosco, Campo Grande.

Adriano Braga - Departamento de Biologia, Universidade Católica de Goiás.

Alfredo Ricardo Langguth Bonino - Laboratório Tropical de Primatologia, Departamento de Sistemática e Ecologia, CCEN, UFPB., João Pessoa – PB.

Ana Alice Biedzicki de Marques - Câmara Legislativa do Distrito Federal, Assessoria Legislativa, SAIN Parque Rural.

Anthony B. Rylands - Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International.

Antonio Souto - Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco.

Artur Silva - Laboratório de Polimorfismo de DNA, UFP.

Bruna M. Bezerra - School of Biological Sciences, University of Bristol.

Carina Barboza Muhle - Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

Carolina C. de Camargo - Laboratório Tropical de Primatologia, Departamento de Sistemática e Ecologia, CCEN, UFPB., João Pessoa – PB.

Célia Santos da Silva - Laboratório de Pesquisas em Parasitologia, Faculdade de Farmácia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Diogo S.L. Medeiros - Laboratório de Polimorfismo de DNA, Universidade Federal do Pará.

Dwain Santee - LAEC, Universidade Católica de Goiás.

Elisângela Macedo Valdivino - Departamento de Psicologia, Universidade Católica Dom Bosco, Campo Grande.

Evonildo C. Gonçalves - Laboratório de Polimorfismo de DNA, Universidade Federal do Pará.

Flávio A.M. Santos - Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

Gerson Buss - Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Gustavo Canole - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Goiás.

H.P.A. Silva - Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

João Semir - Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

José Rímoli (Editor) - Departamento de Biociências, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

PARTICIPANTES

Leonardo C.O. Melo - Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Lorena Gondim - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Goiás.

Ludwig Huber - Department for Neurobiology and Cognition Research, University of Vienna.

Luís Fernando Guimarães Brutto - Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Marcelo M. Oliveira - Centro de Proteção de Primatas Brasileiros-ICMBIO.

Marcus Vinicius Athaydes Liesenfeld - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

Maurício Schneider - Câmara dos Deputados, Consultoria Legislativa, Praça dos Três Poderes.

M. Adélia O. Monteiro da Cruz - Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

M. Aparecida Lopes - Departamento de Biologia, Universidade Federal do Pará.

Maria Paula C. Schneider - Laboratório de Polimorfismo de DNA, Universidade Federal do Pará.

Maria Bernardete C. Sousa - Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

Maria Paula C. Schneider - Laboratório de Polimorfismo de DNA, Universidade Federal do Pará.

Mônica M. Valença-Montenegro - Centro de Proteção de Primatas Brasileiros, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.

Nicola Schiel - Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Olavo de Faria Galvão - Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Universidade Federal do Pará.

Patrícia Izar - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

Plautino Laroque - Centro de Proteção de Primatas Brasileiros-ICMBIO.

Romariz da Silva Barros - Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Universidade Federal do Pará.

Sérgio Luiz de Carvalho Leite - Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Simone Porfírio - Departamento de Biologia, Universidade Estadual da Paraíba.

Simone S. Martins - Setor de Mastozoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi.

Stephen F. Ferrari (Editor) - Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe.

Yumma B.M. Valle - Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

SUMÁRIO

- Dispersão de sementes por *Cebus nigritus* e *Brachyteles arachnoides* em área de Mata Atlântica, Parque Estadual Intervales, SP
Patrícia Izar.....8-24
- Long-term variation in the genetic diversity of red-handed howlers, *Alouatta belzebul* (Primates: Platyrrhini) from Eastern Brazilian Amazonia
Evanildo C. Gonçalves, Stephen F. Ferrari, Diogo S.L. Medeiros, Artur Silva & Maria Paula C. Schneider.....25-37
- Influência do enriquecimento ambiental sobre o comportamento de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans*) em cativeiro
Carina Barbosa Muhle & Júlio César Bicca-Marques38-48
- Sequência de comportamentos de *Callithrix penicillata* durante a gomivoria
Gustavo Canale, Adriano Braga, Lorena Gondim & Dwain Santee49-59
- Uma abordagem para o estudo da cognição em primatas
Olavo de Faria Galvão & Romariz da Silva Barros.....60-69
- Adaptação de radio transmissor para macho adulto de *Alouatta belzebul*
Plautino Laroque, Simone Porfirio, Marcelo M. Oliveira & Anthony B. Rylands.....70-76
- Seria o bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) um eficiente dispersor das sementes do caquizeiro-do-mato (*Diospyros inconstans*)?
Marcus Vinicius Athaydes Liesenfeld, João Semir & Flavio A.M. Santos.....77-93
- O estudo da dispersão de sementes e de seus efeitos na estrutura de populações e comunidades vegetais – Avanços recentes e perspectivas futuras
M. Aparecida Lopes.....94-108
- Seed dispersal and germination by the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabreira, 1940) in an area of Atlantic Forest in Southern Brazil
Ana Alice Biedzicki de Marques, Anthony B. Rylands & Mauricio Schneider.....109-113
- Gastro-intestinal parasites of free-ranging red-handed howlers (*Alouatta belzebul*) in Eastern Amazonia
Simone S. Martins, Stephen F. Ferrari & Célia Santos da Silva.....114-124
- Tétano em *Callitryx jacchus* de vida livre: relato de caso
Mônica M. Valença-Montenegro, Yunma B.M. Valle, Leonardo C.O. Melo & M. Adélia O. Monteiro da Cruz.....125-129

SUMÁRIO

- Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil
José Rímoli, Karen B. Strier & Stephen F. Ferrari.....130-146
- A stress-free method of identifying common marmosets (*Callithrix jacchus*) in the wild
Nicola Schiel, Antonio Souto, Bruna M. Bezerra & Ludwig Huber.....147-153
- Sexual differences in behavioral and hormonal responses to social change in common marmosets *Callithrix jacchus*
H.P.A. Silva, A.C. Leão & Maria Bernardete C. Sousa..... 154-168
- O novo plano diretor e a conservação do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) no município de Porto Alegre, RS
Gerson Buss, Sérgio Luiz de Carvalho Leite & Luís Fernando Guimarães Brutto..169-178
- Behavior patterns of a group of black howler monkeys *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) in a forest fragment in Terenos, Mato Grosso do Sul: a seasonal analysis
Adriana Odalia Rímoli, Elisângela Macedo Valdivino, José Rímoli & Stephen F. Ferrari.....179-191
- Variação sazonal e longitudinal nos padrões de comportamento em uma população de *Alouatta belzebul* (Primates: Atelidae) do Nordeste brasileiro
Carolina C. de Camargo, Simone Porfírio, Anthony B. Rylands & Alfredo Langguth...192-201



DISPERSÃO DE SEMENTES POR *CEBUS NIGRITUS* E *BRACHYTELES ARACHNOIDES* EM ÁREA DE MATA ATLÂNTICA, PARQUE ESTADUAL INTERVALES, SP

*Patrícia Izar*¹

Resumo. Frutos constituem o principal componente da dieta da maioria das espécies de primatas, os quais defecam, cospem ou dispensam, intactas e viáveis para germinação, grande parte das sementes. Conseqüentemente, os primatas têm sido geralmente considerados dispersores importantes de sementes de espécies frutíferas. O objetivo deste trabalho foi analisar quais as características das espécies frutíferas utilizadas na dieta de *Cebus nigrítus* e *Brachyteles arachnoides* – densidade, número médio de sementes produzidas, dimensões das sementes, conteúdo nutricional, valor energético e tipo de polpa dos frutos, hábito das plantas e tamanho das árvores - que afetam a probabilidade de dispersão das sementes pelos primatas no Parque estadual Intervales, SP. Os dados foram analisados através de um teste de Regressão Múltipla. Os resultados indicaram que a dispersão de sementes por *C. nigrítus* e *B. arachnoides* obedece ao padrão de dieta observado para as duas espécies em outras áreas de estudo. A principal característica das plantas que afetou a dispersão de sementes pelos dois primatas foi a quantidade de sementes produzidas: quanto maior a produção, maior o número de sementes dispersas pelos primatas. Além disso, apenas para *C. nigrítus*, a dispersão foi limitada pelo diâmetro das sementes, indicando que *B. arachnoides* pode ser uma espécie mais importante para a dispersão de espécies com sementes grandes.

Palavras-chave: *Brachyteles arachnoides*, *Cebus nigrítus*, frugivoria, dispersão de sementes, Mata Atlântica.

Abstract. Fruit is the principal component of the diet of the majority of primate species, which defecate, spit out or discard most of the seeds intact and viable for germination. Primates are thus generally considered to be important seed dispersers for many fruit-bearing plant species. The objective of the present study was the analysis of the characteristics of the fruit species exploited by *Cebus nigrítus* and *Brachyteles arachnoides*, including density, mean number of seeds produced, seed dimensions, nutritional content, energetic value and pulp type, plant habit and size, which may influence the probability of dispersion by primates in the Intervales State Park in São Paulo. The data were analyzed using a multiple regression test. The results indicate that the dispersion of seeds by both *C. nigrítus* and *B. arachnoides* conforms to the feeding ecology recorded for the two species at other study sites. The principal plant trait that affected dispersion by both primates was the number of seeds produced – the larger the number produced, the larger the number dispersed by the primates. In the specific case of *C. nigrítus*, dispersal was limited by seed diameter, which suggests that *B. arachnoides* may be the more important disperser of large-seeded species.

Key words: *Brachyteles arachnoides*, *Cebus nigrítus*, frugivory, seed dispersal, multivariate analysis, Atlantic Forest.

¹Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, Av. Prof. Mello Moraes 1721, Cidade Universitária, 05.508-030, São Paulo, SP. E-mail: patrizar@usp.br.

INTRODUÇÃO

A estrutura florística do hábitat é um dos determinantes da quantidade e qualidade de alimentos disponíveis para uma população local de primatas. Os primatas, por sua vez, podem influenciar esta estrutura na medida em que interagem diferencialmente com as plantas das quais se alimentam, por exemplo, predando ou dispersando suas sementes (Peres, 1991; Lopes & Ferrari, 1994).

Os primatas são dispersores importantes de sementes de muitas espécies frutíferas (por exemplo, Poulsen *et al.*, 2001; Stevenson *et al.*, 2002; Wehncke *et al.*, 2003). No entanto, alguns autores (por exemplo, Janzen 1983; Schupp, 1993) argumentam que observações sobre a taxa de remoção de frutos por primatas e verificação da viabilidade das sementes após a passagem pelo trato digestivo dos animais avaliam apenas a *quantidade* de sementes dispersas, enquanto a *qualidade* da dispersão depende do local e do padrão de deposição das sementes. Howe (1980, 1989, 1993, Howe *et al.*, 1985) argumenta que primatas são dispersores pouco eficientes porque depositam as sementes em grandes concentrações (nas fezes), levando a uma alta probabilidade de predação por roedores, e ainda a uma alta taxa de mortalidade das plântulas devido à competição. Chapman (1989) verificou uma alta taxa de predação e remoção por dispersores secundários de sementes depositadas nas fezes de primatas.

Estudos como o de Zhang & Wang (1995) sugerem que esses resultados não devem ser generalizados. Estes autores mostraram que, embora *Ateles paniscus* disperse cerca de cinqüenta vezes mais sementes de *Ziziphus cinnamomum* do que *Cebus apella*, a probabilidade de sobrevivência de uma semente dispersa por *C. apella* é 2,6 vezes maior. Afirmam que a diferença deve-se ao fato de que *C. apella* defeca poucas sementes por bolo fecal, aumentando a taxa de sobrevivência dessas sementes.

A variabilidade de padrões de dispersão de sementes fica cada vez mais evidente à medida que os estudos tornam-se mais numerosos e detalhados (Garber & Lambert, 1998). As próprias características dos frutos e sementes podem afetar o padrão de dispersão. Sementes menores, por exemplo, têm maior chance de ser engolidas e defecadas intactas do que as maiores (Lucas & Corlett, 1998; Norconk *et al.*, 1998). Uma mesma espécie de primata pode preda ou dispersar sementes de uma mesma espécie de planta em épocas diferentes, dependendo da disponibilidade geral de recursos alimentares na época (Gautier-Hion *et al.*, 1993; Kaplin *et al.*, 1998).

Neste trabalho, analiso a dispersão endozoocórica (van der Pijl, 1972) de sementes de espécies de plantas exploradas por *Cebus nigratus* e *Brachyteles arachnoides* em uma

área de Mata Atlântica, procurando verificar se os primatas dispersam seletivamente as sementes de plantas com características particulares e se uma das espécies de primata pode ser identificada como particularmente importante para a dispersão de sementes na área de estudo.

MÉTODOS

O trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales (PEI), Base Saibadela (24°14'S, 48°04'W), no município de Sete Barras (SP), entre maio de 1995 a dezembro de 1997. O PEI é uma área de Mata Atlântica que faz parte da Área de Proteção Ambiental da Serra do Mar, no sul do Estado de São Paulo, compreendendo uma área contínua de 38.365 hectares. A altitude varia entre 70 e 600 m, o clima encontrado é superúmido, mesotérmico (Gonçalves *et al.*, 1993). Os dados climáticos obtidos na própria base indicam pluviosidade anual média de 4.200 mm.

Coletei todas as amostras fecais encontradas de duas espécies de primatas que ocorrem na área, *C. nigrinus* (n=93) e *B. arachnoides* (n=27). As fezes de *C. nigrinus* foram coletadas após cada visita a uma ceva com bananas. A totalidade das fezes encontradas na área da ceva após uma visita foi considerada como uma amostra fecal do grupo. As fezes de *B. arachnoides* eram coletadas oportunisticamente quando encontradas na mata. A totalidade das fezes coletadas após cada encontro foi considerada como uma amostra fecal do grupo. A opção por amostras do grupo deveu-se à dificuldade de identificar o bolo fecal de um único indivíduo. Era comum encontrar, para ambas as espécies, um grande número de sementes espalhadas, com pouca matéria orgânica formando a massa fecal.

Para cada amostra, determinei o número de morfoespécies de sementes e o número de sementes por morfoespécie. No caso de sementes pequenas (comprimento < 3 mm), a contagem foi feita por amostragem e extrapolada para o total. Por exemplo, eu colocava a amostra sobre uma placa de Petri, dividia a área da placa em quatro partes, contava o número de sementes em um dos quartos e multiplicava por quatro para estimar o total.

Sempre que possível, a espécie foi identificada mediante a comparação com as sementes de frutos encontrados na mata. Na maioria dos casos, a espécie já havia sido coletada e identificada por outros pesquisadores (Almeida-Scabbia, 1996), mas em alguns casos foi necessário coletar e identificar a espécie. Os *vouchers* encontram-se no Herbarium Rioclarense (HRCB) e no Herbarium da Universidade de São Paulo (SPF).

Para cada espécie identificada eu determinei: (a) a cor do fruto, (b) o tamanho do fruto (pequeno = maior dimensão do fruto < 1 cm; médio = 1-3 cm; grande > 3 cm) infrutescências do tipo espádice, de aráceas, foram consideradas como um fruto e (c) o tamanho da semente, (pequena = maior dimensão < 0,5 cm; média = 0,5-2,0 cm; grande > 2,0 cm, seguindo Lambert & Garber, 1998). Realizei o teste estatístico de razão de verossimilhança (likelihood-ratio Chi-square, G^2), segundo análise de modelos log-lineares (Agresti, 1990) para testar a hipótese nula de que não há diferença entre o tamanho de frutos e sementes dispersas pelas duas espécies de primatas. Também comparei a proporção de sementes provenientes de frutos de cores e tamanhos diferentes que ocorreram nas fezes das duas espécies estudadas e que ocorrem na dieta de primatas paleotropicalis e neotropicais (dados de Lambert & Garber, 1998).

A fim de verificar se existem características das plantas que afetam o padrão de dispersão de suas sementes, procedi a uma análise de regressão múltipla (Hair *et al.*, 1995). Como medidas da eficiência quantitativa de dispersão pelas duas espécies de primatas, considerei: (a) o número médio de sementes de uma espécie encontrado por amostra fecal, e (b) a frequência relativa em que estas sementes ocorreram nas amostras. Foi utilizado apenas o número de amostras fecais coletadas durante o período de frutificação da espécie em questão. Como variáveis independentes, foram consideradas, para cada espécie: (a) a densidade populacional (dados de Almeida-Scabbia, 1996, para espécies arbóreas e de Vieira & Izar, 1999, para aráceas), (b) o número médio de sementes produzidas por indivíduo; (c) diâmetro médio da semente; (d) comprimento médio da semente; (e) proporção de carboidratos presentes na polpa do fruto; (f) proporção de proteínas, (g) proporção de lipídios; (h) valor energético do fruto em Kcal/100g; (i) hábito da planta (epífita, liana ou árvore); (j) tipo de polpa (aderente ou não aderente); (k) diâmetro médio à altura do peito, DAP (dados de Almeida-Scabbia, 1996, para espécies arbóreas; medidas de epífitas e lianas foram feitas para o presente trabalho, somando-se os DAPs de todos os caules).

Diversos autores utilizam DAP como uma medida indicadora do volume da copa da árvore (Leighton & Leighton, 1982; Strier, 1989; Carvalho-Jr, 1996). O número médio de sementes produzidas por indivíduo de cada espécie arbórea ou arbustiva foi estimado com base nos dados de fenologia da área (gentilmente cedidos por M. Galetti). O estudo de fenologia foi feito a partir da contagem de frutos de 392 indivíduos marcados, entre abril de 1994 e outubro de 1996. Para obter o número médio de sementes produzidas por indivíduo, multipliquei o número médio de frutos pelo número médio de sementes encontradas por fruto de cada espécie. Realizei também um teste de correlação de Pearson

entre as características das espécies de plantas incluídas na análise de regressão.

RESULTADOS

As espécies dispersas por C. nigrinus e B. arachnoides

Durante o período de estudo, encontrei sementes de 88 espécies de plantas nas 93 amostras fecais de *C. nigrinus*. Dentre estas, 57 foram identificadas em algum nível taxonômico (Anexo 1), não sendo possível identificar as demais 31 morfoespécies. As espécies identificadas pertencem a 26 famílias diferentes, sendo as mais representadas Myrtaceae, Araceae e Rubiaceae. A maior parte das espécies (75,5%) é arbórea. No entanto, por seu tamanho reduzido, é possível que grande parte das sementes não identificadas represente espécies não arbóreas. Neste caso, a proporção de árvores exploradas por *C. nigrinus* pode estar superestimada.

Para *B. arachnoides*, encontrei 30 espécies de sementes em 27 amostras fecais, pertencentes a 18 famílias. As famílias mais representadas foram Myrtaceae e Araceae. As espécies arbóreas somaram 73,3% do total. A única família exclusiva para *B. arachnoides* foi Canelaceae, enquanto 11 famílias tiveram sementes dispersas apenas por *C. nigrinus* (Anexo 1).

Os dois primatas exploraram frutos de tamanhos diferentes com sementes de tamanhos diferentes (Figura 1). O modelo log-linear mais ajustado indicou uma dependência entre espécie de primata e tamanho de semente e entre tamanho de fruto e tamanho de semente ($G^2 = 1,532$, d.f. = 2, $p=0,46$). *B. arachnoides* dispersa espécies com fruto médio e semente grande acima do esperado estatisticamente (Resíduo de Bishop, RB = 2,392, $p<0,01$), e dispersa espécies com fruto pequeno e semente pequena abaixo do esperado (RB = -4,784, $p<0,0001$) e espécies com fruto médio e semente pequena abaixo do esperado (RB = -2,157, $p<0,05$). *C. nigrinus* dispersa espécies com fruto pequeno e semente pequena acima do esperado (RB = 3,127, $p<0,001$), espécies com fruto grande e semente pequena acima do esperado (RB = 2,193, $p<0,05$) e dispersa espécies com fruto médio e semente grande abaixo do esperado (RB = -5,021, $p<0,0001$).

Ambas as espécies de primatas exploraram mais frutos amarelos e vermelhos e uma menor porcentagem de frutos marrons ou pretos, mas *C. nigrinus* explorou mais frutos brancos e cor de vinho e menos de cor verde ou laranja que *B. arachnoides* (Figura 2), embora não tenha havido diferença estatística.

Seleção de características das plantas

A regressão múltipla para o número médio de sementes encontradas por amostra fecal para cada espécie de planta dispersa por *C. nigrinus* foi significativa ($F = 27,247$, d.f. = 5, $p < 0,001$). A equação com maior valor de R^2 ajustado incluiu cinco variáveis independentes (Tabela 1), mas apenas três contribuíram com a maior parte da correlação. Quanto maior o DAP médio da espécie, maior o número médio de sementes encontradas nas fezes de *C. nigrinus* ($t = 4,97$, $p < 0,005$), e quanto maior o número médio de sementes produzidas pela espécie, maior o número médio de sementes encontradas nas amostras fecais ($t = 2,8$, $p < 0,05$). Foi encontrada uma relação negativa, entretanto, entre o número de sementes e seu diâmetro ($t = -2,9$, $p < 0,01$). A proporção de lipídios não foi utilizada devido à alta correlação com proporção de carboidratos (teste de colinearidade: $T < 0,1$ e $VIF > 10,0$). A proporção de carboidratos na polpa do fruto, o valor energético do fruto, o comprimento da semente, a proporção de proteínas e o hábito da espécie não influenciaram significativamente o comportamento da variável dependente.

A regressão múltipla para o número médio de sementes encontradas por amostra fecal para cada espécie de planta dispersa por *B. arachnoides* foi significativa ($F = 12,820$, d.f. = 8, $p < 0,001$). A equação com valor mais alto de R^2 ajustado incluiu oito variáveis independentes testadas (Tabela 2), com exceção apenas das proporções de proteína e de carboidratos. No entanto, apenas três variáveis contribuíram com a maior parte da correlação encontrada: DAP ($t = 5,7$, $p < 0,001$), tipo de polpa ($t = 3,43$, $p < 0,001$) e número de sementes por indivíduo ($t = 2,87$, $p < 0,01$).

A regressão para frequência de ocorrência de uma espécie de planta nas fezes de *C. nigrinus* foi também significativa ($F = 2,559$, d.f. = 8, $p < 0,05$). A equação com maior valor de R^2 ajustado incluiu todas as variáveis independentes testadas, com exceção de DAP (Tabela 3). A contribuição mais significativa foi da variável hábito: epífitas e lianas ocorreram mais frequentemente nas fezes de *C. nigrinus* do que árvores ($t = 2,9$, $p < 0,005$). Mais uma vez, houve correlação negativa com o diâmetro da semente ($t = -2,2$, $p < 0,05$). A variável hábito correlacionou-se negativamente com densidade ($r = -0,745$, $p < 0,001$), epífitas e lianas apresentando maior densidade que árvores.

A regressão para frequência de ocorrência de uma espécie de planta nas fezes de *B. arachnoides* não foi significativa. O teste de correlação de Pearson indicou que frutos com polpa não aderente apresentaram uma tendência para maior proporção de carboidratos ($r = 0,415$, $p < 0,05$) e menor proporção de lipídios ($r = -0,456$, $p < 0,01$).

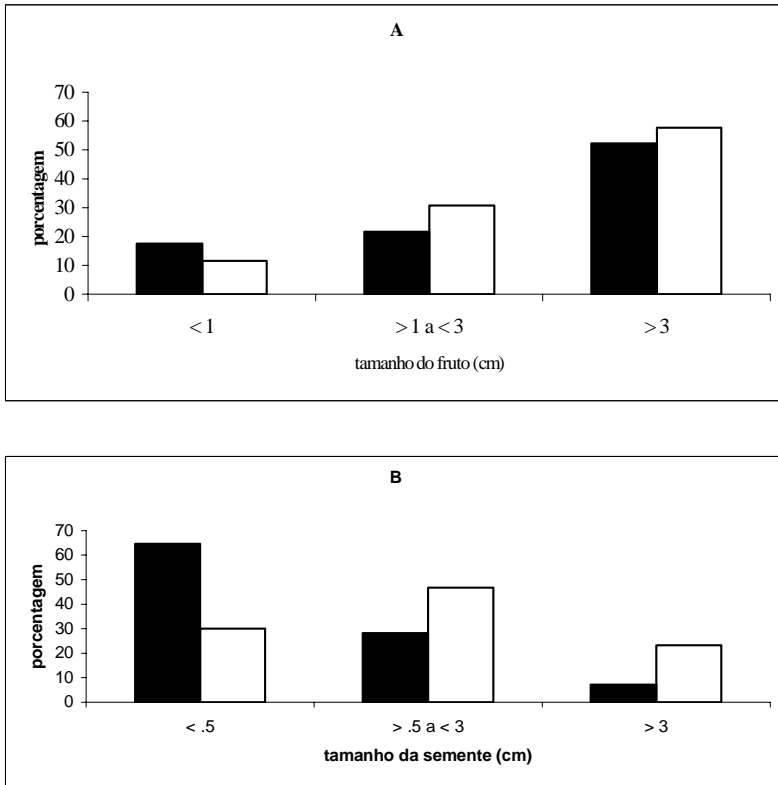


Figura 1. Porcentagem de (A) frutos pequenos, médios e grandes e (B) sementes pequenas, médias e grandes encontradas nas fezes de *C. nigrinus* (preto) e *B. arachnoides* (branco) no PEI, Saibadela, SP.

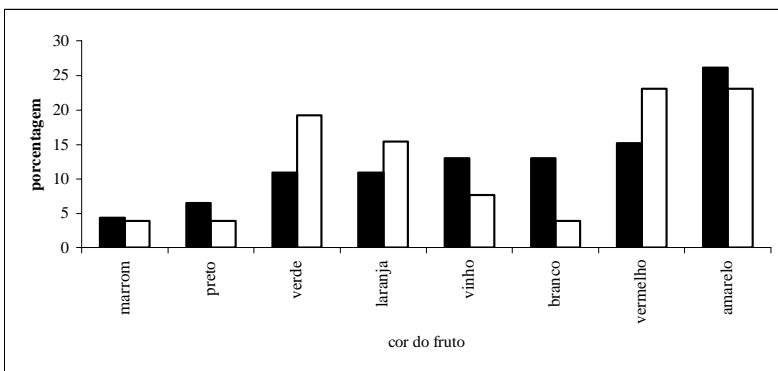


Figura 2. Porcentagem de frutos de cores diferentes explorados por *C. nigrinus* (preto) e *B. arachnoides* (branco) no PEI, Saibadela, SP.

DISCUSSÃO

Características das plantas dispersas

A composição taxonômica das sementes encontradas nas fezes de *C. apella* reflete a composição florística da mata local, e a disponibilidade temporal de frutos. As famílias mais comuns nas fezes (Myrtaceae, Araceae e Rubiaceae) são as mesmas que apresentam maior riqueza de espécies na área de estudo (Almeida-Scabbia, 1996). Este padrão é semelhante àquele encontrado em vários outros estudos de platirríneos, incluindo *C. apella* (Terborgh, 1983; Janson, 1985; Spironelo, 1991; Peres, 1994) e *C. nigrinus* (Brown & Zunino, 1990).

A composição de espécies exploradas por *B. arachnoides* também refletiu a composição florística da mata. Moraes (1992a, b), estudando um grupo de *B. arachnoides* no Parque Estadual Carlos Botelho, área adjacente ao PEI, registrou 48 espécies de plantas na dieta e encontrou sementes de 18 espécies nas fezes. A família com mais espécies dispersas nas fezes de *B. arachnoides* foi Myrtaceae, assim como no presente estudo. Posteriormente, Carvalho Jr. (1996) registrou mais 61 espécies de frutos na dieta dos animais, sendo Myrtaceae e Lauraceae as famílias mais representadas, embora Araceae tenha sido ausente. Neste sítio, *B. arachnoides* se alimentou apenas das folhas e raízes de duas espécies da família. Isto pode refletir diferenças na composição florística das duas áreas.

A preferência por frutos amarelos e vermelhos é comum tanto em primatas neotropicais como do Velho Mundo (Terborgh, 1983; Defler & Defler, 1996; Lambert & Garber, 1998; Martins, 2003). Segundo Janson (1983) e Gautier-Hion *et al.* (1985), esta preferência pode ser uma decorrência do fato de que a cor é fortemente associada com o tamanho e morfologia dos frutos.

A maior ocorrência de sementes de frutos grandes e médios nas fezes de *C. nigrinus* e *B. arachnoides* concorda com os dados apresentados por Lambert & Garber (1998) para primatas neotropicais. No entanto, *C. nigrinus* dispersou sementes relativamente pequenas, o que pode ser em parte reflexo da análise de fezes, e não de alimentação, pois os animais podem descartar sementes relativamente grandes, ao invés de ingeri-las. De fato, as análises revelaram a influência do tamanho da semente sobre o número médio de sementes por amostra fecal em *C. nigrinus*.

A principal diferença entre *C. nigrinus* e *B. arachnoides* foi justamente o tamanho das sementes encontradas nas fezes. A porcentagem de sementes médias e grandes

Tabela 1. Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *C. nigrinus*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância.

Variável	β	p
DAP	0,536	0,002
N sementes/indivíduo	0,302	0,026
Diâmetro da semente	- 0,306	0,006
Densidade	- 0,119	0,359
Polpa	0,153	0,206

Tabela 2. Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *B. arachnoides*.

Variável	β	p
DAP	0,604	0,000
Polpa	0,327	0,001
N sementes/indivíduo	0,287	0,006
Diâmetro da semente	- 0,203	0,228
Hábito	0,076	0,404
Densidade	- 0,075	0,435
Comprimento da semente	- 0,122	0,477
Kcal/g	- 0,023	0,796

Tabela 3. Resultados da regressão múltipla sobre frequência de ocorrência de espécies encontradas nas amostras fecais de *C. apella*.

Variável	β	p
Hábito	0,402	0,005
Diâmetro da semente	- 0,530	0,035
N sementes/indivíduo	- 0,175	0,209
Polpa	0,165	0,253
Proporção de proteínas	- 0,144	0,295
Comprimento da semente	0,228	0,356
Kcal/g	0,121	0,393
Densidade	0,080	0,565
Proporção de carboidratos	0,020	0,885

encontradas nas fezes de *B. arachnoides* foi maior que aquela encontrada em *C. nigrinus*. É provável que a diferença de tamanho corporal entre os dois primatas determine o potencial de ingestão de sementes de tamanhos diferentes (Ungar, 1995; Lucas & Corlett, 1998).

Seleção de características das plantas

Apesar da remoção e ingestão de frutos por animais frugívoros representar apenas um estágio inicial da dispersão (Howe, 1980; Herrera, 1985; Chapman, 1989; Schupp, 1993), a maior parte dos trabalhos sobre dispersão endozoocórica de sementes por vertebrados, particularmente aves e primatas, baseia-se na dieta dos animais (p. ex., Janson, 1983; Gautier-Hion *et al.*, 1985; Fischer & Chapman, 1993; Jordano, 1995; Defler & Defler, 1996; Lambert & Garber, 1998), e não nas sementes realmente dispersas nas fezes.

No presente estudo, para ambos os primatas estudados, o número de sementes dispersas nas fezes foi influenciado pelo número de sementes produzidas e do tamanho (DAP) da espécie. Este resultado está de acordo com o padrão de preferência alimentar de *C. apella* observado por Janson *et al.* (1986), que concluíram que este primata prefere espécies de frutos com grande volume de copa, alto valor energético por fruto e espécies com alta densidade, e evita frutos com alta concentração de carboidratos e proteínas. Assim, os animais comem mais frutos de plantas com copa maior, com maior produção de sementes e, portanto, defecam maior número de sementes. Embora não existam análises semelhantes sobre o comportamento alimentar de *B. arachnoides*, alguns estudos sugerem uma preferência por árvores de maior copa. Strier (1989), num estudo realizado na Fazenda Montes Claros, Minas Gerais, observou que o DAP das árvores de alimentação de *B. hypoxanthus* era maior do que o esperado pela distribuição de classes de DAP na mata. Carvalho Jr. (1996) verificou que *B. arachnoides* utilizava árvores de diâmetro médio maior quando se alimentava de frutos (43,3 cm) do que quando se alimentava de folhas (35,8 cm) e flores (35,0 cm).

Não foi encontrada uma correlação entre o diâmetro da semente e número de sementes por amostra fecal em *B. arachnoides*, e o número de espécies com sementes grandes nas fezes desta espécie foi maior que o observado em *C. nigrinus*. Tal resultado não foi previsto pelo estudo de Janson *et al.* (1986), porque o consumo de frutos de semente grande não implica, necessariamente, na dispersão endozoocórica proporcional, já que o animal pode descartar as sementes.

Por outro lado, *B. arachnoides* pode ser um dispersor importante de espécies de plantas com sementes grandes na área de estudo. A importância de primatas grandes para a dispersão de plantas que produzem sementes grandes foi indicada também em estudos com *Lagothrix lagothricha* (Defler & Defler, 1996) e *Alouatta seniculus* (Julliot, 1996).

A disponibilidade dos frutos e sementes afetou a taxa de dispersão por *C. nigrinus* não somente no que se refere ao tamanho das árvores, mas também porque a frequência de ocorrência de sementes de uma determinada planta nas fezes deste primata foi influenciada pela densidade da população da planta. Epífitas, que têm densidades mais altas que as árvores e lianas (Vieira & Izar, 1999), ocorreram mais frequentemente nas fezes. Este resultado está de acordo com os dados de Janson *et al.*, (1986) para a dieta de *C. apella*, que consumiu mais as espécies de plantas com maior densidade naquela área de estudo.

Não foi possível verificar quais variáveis têm efeito sobre a frequência de dispersão de sementes por *B. arachnoides*, já que a regressão múltipla não foi significativa. Isto provavelmente deve-se ao baixo número de amostras fecais coletadas para a espécie por mês, resultando em frequências muito altas para todas as espécies de plantas cujas sementes ocorreram nas fezes dos animais.

Agradecimentos Agradeço à Fundação Florestal pela permissão para realizar o estudo no Parque estadual Intervales, à Valesca Ziparro, Emerson Vieira e Marco Aurélio Pizzo pela colaboração na coleta de dados. Este trabalho foi financiado pela FAPESP (Proc. 1995/9229-0).

REFERÊNCIAS

- Agresti, A. 1990. **Categorical Data Analysis**. John Wiley & Sons, New York.
- Almeida-Scabbia, R. 1996. **Fitosociologia de um Trecho de Floresta Atlântica no Parque Estadual Intervales, SP**. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Brown, A.D. & G.E. Zunino, 1990. Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. **Folia Primatologica** 54: 187-195.
- Carvalho JR., O. 1996. **Dieta, Padrões de Atividades e de Agrupamento do Mono-Carvoeiro (Brachyteles arachnoides) no Parque Estadual Carlos Botelho - SP**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. **Biotropica** 21: 148-154.

- Defler, T.R. & S.B. Defler, 1996. Diet of a group of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in southeastern Colombia. **International Journal of Primatology** 17: 161-190.
- Fischer, K.E. & C.A. Chapman, 1993. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. **Oikos** 66: 472-482.
- Garber, P.A. & J.E. Lambert, 1998. Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. **American Journal of Primatology** 45: 3-8.
- Gautier-Hion, A., J.P. Gautier & F. Maisels, 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. **Vegetatio** 107/108: 237-244.
- Hair J.R., R.E. Anderson, R.L. Tatham & W.C. Black, 1995. **Multivariate Data Analysis**. Prentice Hall, New Jersey.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. **Oikos** 44: 132-141.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. **Ecology** 61: 944-959.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. **Oecologia** 79: 417-426.
- Howe, H.F. 1993. Aspects of variation in a Neotropical seed dispersal system. **Vegetatio** 107/108: 149-162.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley, 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology** 66: 781-791.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. **Science** 219: 187-189.
- Janson, C.H. 1985 Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Behavioural Ecology and Sociobiology** 18: 125-138.
- Janson, C.H., E.W. Stiles & D.W. White, 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach pp. 83-92. *In: Frugivores and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seed by vertebrate guts pp. 232-262. *In: Coevolution* (D.J. Futuyma & M. Slatkin, Eds.) Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. **American Naturalist** 145: 163-195.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys [*Alouatta seniculus*] in the tropical rain forest of French Guiana. **International Journal of Primatology** 17: 239-258.
- Kaplin, B.A., V. Munyaligoga & T.C. Moermond, 1998. The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in blue monkeys (*Cercopithecus mitis doggetti*). **Biotropica** 30: 56-71.
- Lambert, J.E. & P.A. Garber, 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. **American Journal of Primatology** 45: 9-28.
- Leighton, M. & D.R. Leighton, 1982. The relationships of size of feeding aggregate to size of food patch: howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado island. **Biotropica** 14: 81-90.

- Lopes, M.A. & S.F. Ferrari, 1994. Differential recruitment of *Eschweilera albiflora* (Lecythidaceae) seedlings at two sites in western Brazilian Amazonia. **Tropical Ecology** 35: 25-34.
- Lucas, P.W. & R.T. Corlett, 1998. Seed dispersal by long-tailed macaques. **American Journal of Primatology** 45: 29-44.
- Martins, M.M. 2003. **Estratégias Alimentares e Dispersão de Sementes por *Alouatta guariba* e *Brachyteles arachnoides* em um Fragmento de Floresta semidecídua**. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Moraes, P.L.R. 1992a. Espécies utilizadas na alimentação no mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy, 1806) no Parque Estadual Carlos Botelho. **Revista do Instituto Florestal** 4: 1206-1208.
- Moraes, P.L.R. 1992b Dispersão de sementes pelo mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy, 1806) no Parque Estadual Carlos Botelho. **Revista do Instituto Florestal** 4: 1193-1198.
- Norconk, M.A., B.W. Grafton & N.L. Conklin-Brittain, 1998. Seed dispersal by Neotropical seed predators. **American Journal of Primatology** 45: 103-126.
- Oliveira, A.C. & S.F. Ferrari, 2000. Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates): implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** 16: 709-716.
- Peres, C.A. 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in central Amazonia. **Biotropica** 23: 262 - 270.
- Peres, C.A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian *terra firme* forest. **Biotropica** 26: 98-112.
- Poulsen, J.R., C.J. Clark & T.B. Smith, 2001. Seed dispersal by a diurnal primate community in the Dja Reserve, Cameroon. **Journal of Tropical Ecology** 17: 787-808.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108: 15-29.
- Spironelo, W.R. 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* [Cebidae, Primates] na Amazônia Central pp. 285-296. In: **A Primatologia no Brasil – 3** (A,B, Rylands & A.T. Bernardes, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.
- Stevenson, P.R., M.C. Castellanos, J.C. Pizarro & M. Garavito, 2002. Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. **International Journal of Primatology** 23: 1187-1204.
- Strier, K.B. 1989. Effects of patch size on feeding associations in miquis (*Brachyteles arachnoides*). **Folia Primatologica** 52: 70-77.
- Terborgh, J. 1983. **Five New World Monkeys**. Princeton University Press, Princeton.
- Ungar, P.S. 1995. Fruit preferences of four sympatric primate species at Ketambe, northern Sumatra, Indonesia. **International Journal of Primatology** 16: 221-245.
- van der Pijl, L. 1972. **Principles of Dispersal in higher Plants**. Spinger-Verlag, Berlin.
- Vieira, E.M. & P. Izar, 1999. Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic forest. **Plant Ecology** 145 (1): 75 – 82.

- Wehncke, E.V., Hubbell, S. P., Foster, R.B. & Dalling, J. W. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. **Journal of Ecology** 91: 677-685.
- Zhang, S. & L. Wang, 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. **Biotropica** 27: 397-401.

Anexo 1. Espécies de sementes encontradas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no Parque Estadual Intervalles, Base Saibadela, SP. arv = árvore, arb = arbusto, epf = epífita, trep = trepadeira, lin = liana, G = grande, M = médio, P = pequeno, C = *C. apella*, B = *B. arachnoides*

Táxon	Nome popular	Hábito	Cor	Tamanho de:		dispersor
				fruto	semente	
Araceae	<i>Anthurium harrisii</i>	epf	VD	G	P	C, B
	<i>Anthurium crassinervium</i>	epf	VN	G	P	C
	<i>Heteropsis oblongifolia</i>	trep	LJ	G	M	C, B
	<i>Philodendron appendiculatum</i>	epf	AM	G	P	C, B
	<i>Philodendron corcovadense</i>	epf	VM	G	P	C, B
	<i>Philodendron crassinervium</i>	epf	AM	G	P	C
	<i>Philodendron eximium</i>	epf	BR	G	P	C
	<i>Philodendron obliquifolium</i>	epf	BR	G	P	C
	<i>Monstera adansonii</i>	epf	BR	G	M	C, B
Bromeliaceae	indeterminada 1	epf	BR	G	P	C
	indeterminada 2	epf	BR	G	P	C
Musaceae	<i>Musa velutina</i>	arv	AM	G	P	C
Annonaceae	<i>Rollinea sericea</i>	arv	AM	G	M	C, B
Bignoniaceae	<i>Schlegelia ramizii</i>	lin	VN	P	P	C
Canelaceae	<i>Capsicodendron dinisii</i>	arv	VD	M	M	B
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziovii</i>	arv	VM	G	P	C, B
	<i>Pourouma guianensis</i>	arv	VD	M	M	C, B
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	arv	BR	P	M	C
Cucurbitaceae	Indeterminada 1	trep	VD	G	P	C
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	arv	LJ	P	M	C, B
Euphorbiaceae	<i>Hyeronima alchomeoides</i>	arv	VN	P	P	C, B

Anexo 1. Continuação

Táxon	Nome popular	Hábito	Cor	Tamanho de:			dispersor
				fruto	semente		
Guttiferae	<i>Clusia parviflora</i>	lin	LJ	P	P	C	
Hippocrataceae	<i>Rheedia gardneriana</i>	arv	LJ	G	G	B	
Lauraceae	<i>Salacea</i> sp.	lin	LJ	G	G	C, B	
	<i>Cryptocaria moschata</i>	arv	AM	M	M	C	
	<i>Endlicheria paniculata</i>	arv	VD	M	M	C	
Caesalpinioideae	<i>Copaifera trapezifolia</i>	arv	VM	M	M	B	
	<i>Hymenaea altissima</i>	arv	MA	G	G	C, B	
Mimosoideae	<i>Inga edulis</i>	arv	MA	G	M	C	
	<i>Inga semialata</i>	arv	AM	G	M	C	
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia polyantha</i>	lin	VM	P	P	C, B	
	<i>Norantea</i> sp.	lin	VM	P	P	C	
Menispermaceae	<i>Abuta selloana</i>	lin	AM	G	G	C	
	<i>Hiperbaema</i> sp.	lin	PT	M	M	C	
Moraceae	<i>Ficus insipida</i>	arv	VD	G	P	C, B	
	<i>Ficus gomeleira</i>	arv	VD	M	P	C, B	
Myrticaceae	<i>Virola bicuiba</i>	arv	VM	G	G	C, B	
Myrtaceae	<i>Campomanesia neriiflora</i>	arv	AM	G	M	C	
	<i>Eugenia stictosepala</i>	arv	LJ	G	G	B	
	<i>Eugenia</i> sp.	arv	M	M	M	C	
	<i>Marleria</i> sp.	arv	VN	M	M	C	
	indeterminada 1-2	arv			P	C, B	
	indeterminada 3	arv			M	C, B	
	indeterminada 4-9	arv			M	C	

Anexo 1. Continuação

Táxon	Nome popular	Hábito	Cor	Tamanho de:			dispersor
				fruto	semente	semente	
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i>	arv	VM	M	M	C, B	
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i>	arv	AM	G	P	B	
Rhamnaceae	<i>Rhamnidium</i> sp.	arv	PT	M	M	C	
Rubiaceae	<i>Coussarea contracta</i>		VN	M	M	B	
	<i>Posoqueria latifolia</i>	arv	AM	G	G	C, B	
	<i>Psychotria mapouriooides</i>	arv	LJ	P	P	C	
	<i>Psychotria suterella</i>	arv	VM	P	P	C	
	<i>Rhamdia</i> sp.	arv	AM	G	M	C	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum viride</i>	arv	AM	G	G	C, B	
	indeterminada 1	arv			G	B	
Verbenaceae	<i>Vitex</i> sp.	arv	VN	M	M	C	
Zyngiberaceae	indeterminada 1	arb	PT	M	P	C	
Indeterminada	<i>Strychnus</i> sp.	lin	AM	G	G	C	
	indeterminada 2	trep	VN	M	M	C	
	30 indeterminadas				P	C	

LONG-TERM VARIATION IN THE GENETIC DIVERSITY OF RED-HANDED HOWLERS *ALOUATTA BELZEBUL* (PRIMATES: PLATYRRHINI) FROM EASTERN BRAZILIAN AMAZONIA

Evonnildo C. Gonçalves¹

Stephen F. Ferrari²

Diogo S. L. Medeiros¹

Artur Silva¹

Maria Paula C. Schneider¹

Abstract. We evaluated evolutionary patterns of intron 7 of the β -fibrinogen nuclear gene, and its potential for the analysis of the genetic structure of the population of red-handed howlers (*Alouatta belzebul*) affected by the construction of the Tucuruí hydroelectric dam on the Tocantins river in eastern Brazilian Amazonia. Alignment of 45 sequences provided fragments of 792 base pairs, with 23 polymorphic nucleotide sites distributed among 22 haplotypes. Prior to the construction of the dam, nucleotidic diversity was slightly greater in the population on the left bank of the Tocantins. Seventeen years later, genetic diversity had increased slightly overall, possibly as a result of the admixture and recombination of different haplotypes present originally on opposite banks of the Tocantins. The results do not indicate any urgent need for the genetic management of remnant populations, except on the many small islands formed by the flooding, where effective population size has been reduced dramatically.

Key words: *Alouatta belzebul*, genetic diversity, β -fibrinogen intron 7, habitat fragmentation, population viability.

Resumo. Avaliamos os padrões evolutivos do intron 7 do gene nuclear β -fibrinogênio, e seu potencial para a análise da estrutura genética da população de guaribas-de-mão-vermelha (*Alouatta belzebul*) afetada pela construção da usina hidrelétrica de Tucuruí, no Rio Tocantins, na Amazônia oriental. O alinhamento de 45 seqüências forneceu 792 pares de base, com 23 sítios nucleotídicos polimórficos distribuídos entre 22 haplótipos. Antes da construção da represa, a diversidade nucleotídica foi ligeiramente maior na população da margem esquerda do Tocantins. Dezesete anos depois, a diversidade genética geral apresentou um pequeno aumento, possivelmente como resultado da mistura e recombinação de haplótipos diferentes presentes originalmente em margens opostas do Tocantins. O resultados não indicam qualquer necessidade de manejo genético das populações remanescentes, exceto nas muitas ilhas pequenas formadas pela inundação, onde o tamanho efetivo das populações tem sido reduzido drasticamente.

Palavras-chave: *Alouatta belzebul*, diversidade genética, intron 7 do β -fibrinogênio, fragmentação de habitat, viabilidade populacional.

¹Laboratório de Polimorfismo de DNA, Universidade Federal do Pará, Caixa Postal 8607, 66075-970 Belém – PA, Brazil. Correspondence to Evonnildo Gonçalves; e-mail: ecostag@ufpa.br;

²Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE, Brazil.

INTRODUCTION

Habitat fragmentation is a primary threats to wild primate populations, but while there is increasing interest in the ecological aspects of the phenomenon (e.g. Marsh, 2003), relatively few studies have focused on potentially important questions such as genetic variability. In Brazil, deforestation in the Amazon basin has yet to approach Atlantic Forest levels, but there are “hotspots” of devastation, such as the southern rim and eastern extremity, that threaten a number of endemic primates, in particular those with relatively restricted geographic ranges, such as the piebald tamarin, *Saguinus bicolor* (Gordo, 2005). On a more local scale, so-called “major projects” such as hydroelectric dams can have a considerable impact, but despite this, they may also provide a unique opportunity for a more systematic analysis of the effects of habitat fragmentation on primate populations.

The Tucuruí hydroelectric dam, which was constructed on the Tocantins river in eastern Amazonia between 1984 and 1985, is a case in point. The reservoir formed by the dam flooded an area of 2,850 km², most of which was primary *terra firme* forest. In addition to the loss of habitat, there was considerable fragmentation of the remaining forest, including the formation of over 1,600 islands. Eletronorte S.A. (the corporation responsible for the dam) implemented a series of compensatory measures, including surveys, a major rescue and release operation, nicknamed “Curupira”, the collection of biological specimens, and the establishment of protected areas (Silva & Gribel, 2000).

The red-handed howler (*Alouatta belzebul*) was by far the most common mammal rescued during Operation Curupira, and remains abundant to the present day (Ferrari *et al.*, 2002). This abundance was a primary determinant of the choice of the species for the present study, given the availability of blood samples collected during Operation Curupira, and the need to collect new specimens. Endemic to Brazil, *A. belzebul* ranges from the Tapajós River in southern Amazonia to the São Francisco in the northeastern Atlantic Forest (Hirsch *et al.*, 2002). The species suffers intense hunting pressure and habitat fragmentation throughout most of its range, although its Amazonian populations – generally classified as distinct subspecies (Bonvicino *et al.*, 1989; Rylands *et al.*, 2000) – are still relatively abundant (but see Lopes & Ferrari, 2000). In the Northeast, however, the species has been reduced to a series of small, isolated remnant populations (Guedes *et al.*, 2000).

In the present study, sequences of intron 7 of the β -fibrinogen nuclear gene from specimens collected in 2002 were analyzed comparatively with those from Operation Curupira, seventeen years earlier, in an attempt to evaluate the long-term effects of flooding and habitat fragmentation on the genetic structure of the local red-handed howler

populations. The results provide initial insights into the effects of habitat fragmentation on genetic variability, and their importance for the conservation and management of remnant populations, as well as the usefulness of the β -fibrinogen intron 7 for studies of this type.

METHODS

Sampling

The samples analyzed in the present study represent four spatially and temporally distinct populations of eastern Amazonian red-handed howler monkeys (*Alouatta belzebul*) that were affected by the construction of the Tucuruí hydroelectric dam in the Brazilian state of Pará. A total of 989 howlers were captured during the flooding of the reservoir, between 1984 and 1985. These animals were sedated and 3-6 ml of blood was collected via venal puncture. Aliquots of these samples were stored in the sample bank of the DNA Polymorphism Laboratory of the Pará Federal University (UFPA) in Belém. Most of these samples were used in the study of Schneider (1988), but unfortunately, for the present analysis, it was only possible to extract DNA from 21 of these specimens. It can nevertheless be assumed that these specimens represent a random sample of the original group. Of these specimens, 14 were collected on the left (west) bank of the Tocantins (Figure 1: Base 3), and seven were collected on the right bank (Base 4). Total DNA was obtained following the protocol of Sambrook *et al.* (1989). These populations were denominated ME and MD, respectively, in the analyses.

In 2002, howlers were captured live at two sites in the Tucuruí reservoir using a Pneu-dart rifle and tranquilizer darts containing 0.1 ml Ketamine hydrochloride per kg body weight (authorized by IBAMA through special license 080/02-DIFAS/DIREC/IBAMA). Ten specimens were collected on the 129-ha Germoplasma island, close to the left bank of the Tocantins, and 14 howlers were captured at Base 4, an area of continuous forest on the right bank (see Martins, 2002).

Samples of approximately 3 ml of blood were collected from the femoral vein of anesthetized animals, and stored in Falcon tubes containing 300 μ l of 0.02 M EDTA. The tubes were labeled and sent to the laboratory for DNA extraction. DNA was first isolated by enzymatic digestion using proteinase K, and then extracted with phenol-chloroform and precipitated with ethanol, following Sambrook *et al.*'s (1989) standard procedure.

Laboratory procedures

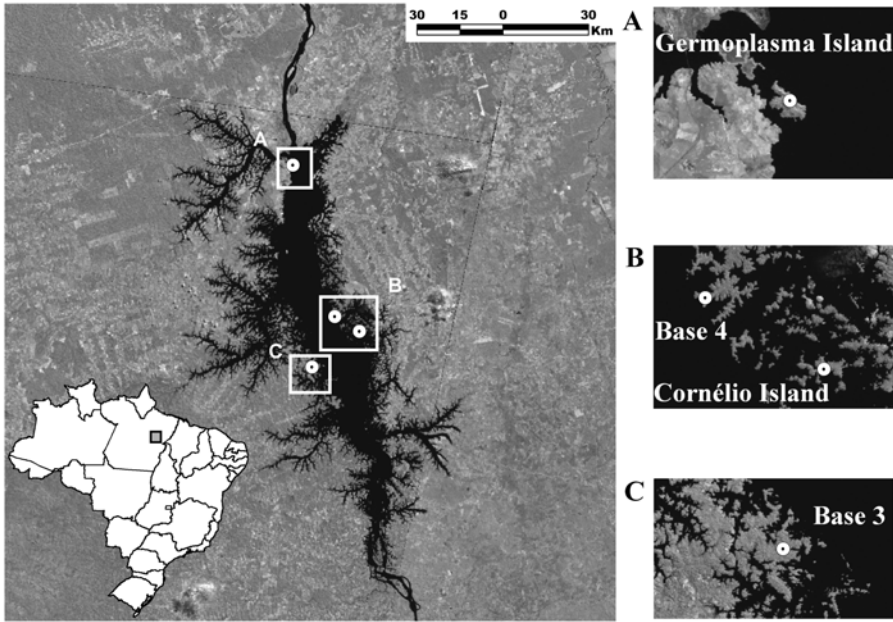


Figure 1. Collecting localities mentioned in the text. The Tocantins river and the Tucuuruí reservoir are shown in black against a background of anthropogenic habitats (lighter gray) and remnant forest (darker gray).

Intron 7 of the β -fibrinogen nuclear gene was chosen for this study because of its relatively straightforward amplification using universal primers and, at least in birds, a phylogenetic signal similar to that observed in the cytochrome *b* mitochondrial gene (Prychitko & Moore, 1997), but without the problematic amplification of *numts* (Lopez *et al.*, 1994), segments of nuclear DNA homologous to portions of the mitochondrial genome. Amplifications were carried out in a final reaction volume of 50 μ l, containing 10 ng of DNA, 50 mM KCL, 1.5 mM MgCl₂, 10 mM Tris-HCL, 50 μ M of each DNTP, 0.5 μ M of each oligonucleotide (FIB-17L/FIB-17U, Prychitko & Moore, 1997), and one unit of Taq DNA polimerase (Invitrogen). The following amplification procedure was used: 4 minutes at 94°C for denaturation, followed by 30 one-minute cycles at 94°C, 1 minute at 53°C for association, 1 minute at 72°C for extension, and a final cycle of 5 minutes at 72°C to insure complete extension of the PCR products.

Amplification products were purified with the Qiaex II gel extraction kit (Qiagen) and cloned in *Escherichia coli* DH5 α (Gibco) using the pGEM-T vector System I (Promega). The plasmid DNA of each clone was obtained using the QIAprep Spin plasmid Miniprep Kit (Qiagen) and sequenced automatically in an ALFexpress II (Amersham Biosciences), using the Cy5 thermo sequenase dye terminator kit (Amersham Biosciences), according to the maker's specifications. The nucleotide sequences were edited and aligned using BioEdit (Hall, 1999).

Data analysis

The DnaSP 3.53 program (Rozas & Rozas, 1989) was used to calculate levels of polymorphism and divergence for pairwise comparisons of sequences both within and between populations, and to test expected neutral evolution of the sequences. Variation of the sequences within each population was estimated through nucleotide (π) and haplotype (h) diversity, and neutral evolution was tested using Tajima's D (Tajima, 1989). This test is based on the difference between estimates of the product of the mutation rate and effective population size obtained from the number of segregating sites (θ), and the mean number of different nucleotides among sequences (π).

Genetic differentiation was evaluated using pairwise estimates of N_{st} , with Jukes & Cantor's correction (Lynch & Crease, 1990), which is analogous to F_{st} (Wright, 1978), but specific to nucleotide sequences. This parameter represents D_a (the number of nucleotide substitutions per site between populations) expressed as a proportion of overall divergence (mean nucleotide diversity for all comparisons within and among populations) and D_{xy} (mean number of nucleotide substitutions per site among populations). Phylogenetic relationships among haplotypes were evaluated using the maximum likelihood method (Felsenstein, 1981), run on PAUP, version 4.0b8 (Swofford, 1998), following the model selected by prior analysis of the data in the MODELTEST 3.04 program (Posada & Crandall, 1998).

RESULTS

Nucleotide composition and substitution of the β -fibrinogen intron 7

Alignment of the 45 nucleotide sequences of the β -fibrinogen intron 7 of the red-handed howler returned amplified fragments of 792 base pairs, 23 of which are polymorphic. Fifteen of these presented only two variants, while the remaining eight were informative for parsimony analysis. Of the 23 sites, 18 are transitions (9 A \leftrightarrow G and 9 T \leftrightarrow C), and five

transversions, 1 A ↔ T, 2 A ↔ C and 2 G ↔ T (Figure 2). Frequencies of the different bases – adenine (30.4%), cytosine (19.1%), guanine (19.4%) and thymine (31.1%) – did not vary significantly among populations ($\chi^2 = 0.9309$, $P = 1.000$, g.l. = 3). Values of Tajima's *D* indicated no deviations from neutral evolution for the sequences obtained (Table 1).

Genetic diversity and differentiation within and among populations

Mean pairwise distances (nucleotide diversity, π) among all individuals was 0.5%, and the probability that two individuals had different haplotypes (total haplotype diversity, *h*) was 87.0%. Within populations, values of π and *h* varied between 0.2% (Germoplasma) and 0.6% (Base 4), and 66.7% (Germoplasma) and 95.6% (Base 4), respectively (Table 1). The Germoplasma population thus presented the lowest nucleotidic and haplotypic diversity, followed by the two original populations in an intermediate position.

Values of *Nst* for between-population comparisons varied between 1.3% (Right Bank versus Left Bank) and 24.6% (Right Bank versus Germoplasma, Table 2). Two haplotypes – B401 and B405 – were found in all four populations, with overall frequencies of 33.3% and 15.6%, respectively. These appear to be the ancestral haplotypes of two genetic lineages, from which all others originated, via one or two mutations (Figure 2). Absent from Germoplasma, haplotype B408 was the third most frequent, at 6.70%, followed by haplotype B407 (4.4%). All other haplotypes were restricted to a single individual (2.2%) and, obviously, a single population.

Haplotypes phylogenetic analysis

Table 1. Variation in intron 7 of the β -fibrinogen nuclear gene and the results of Tajima's neutrality test for the howler populations from the Tucuruí Reservoir.

	n	Nucleotidic diversity (π)	Haplotypic (genic) diversity		Tajima's D
			Number of haplotypes	<i>h</i> ± SD	
Total	45	0.005	22	0.869 ± 0.042	-0.692*
Original left bank (ME)	14	0.005	10	0.923 ± 0.060	0.432*
Original right bank (MD)	07	0.004	04	0.810 ± 0.130	1.725*
Germoplasma Island	10	0.002	05	0.667 ± 0.163	-0.754*
Base 4	14	0.006	11	0.956 ± 0.045	-0.177*

* $p > 0.10$.

Table 2. Estimates of Nst based on the sequences of intron 7 of the *β-fibrinogen* nuclear gene for pairwise comparisons of howler populations from the Tucuruí Reservoir.

	Original left bank (ME)	Original right bank (MD)	Germoplasma Island
MD	-0.01605		
Germoplasma	0.05069	0.24596	
Base 4	-0.02616	-0.07255	0.16363

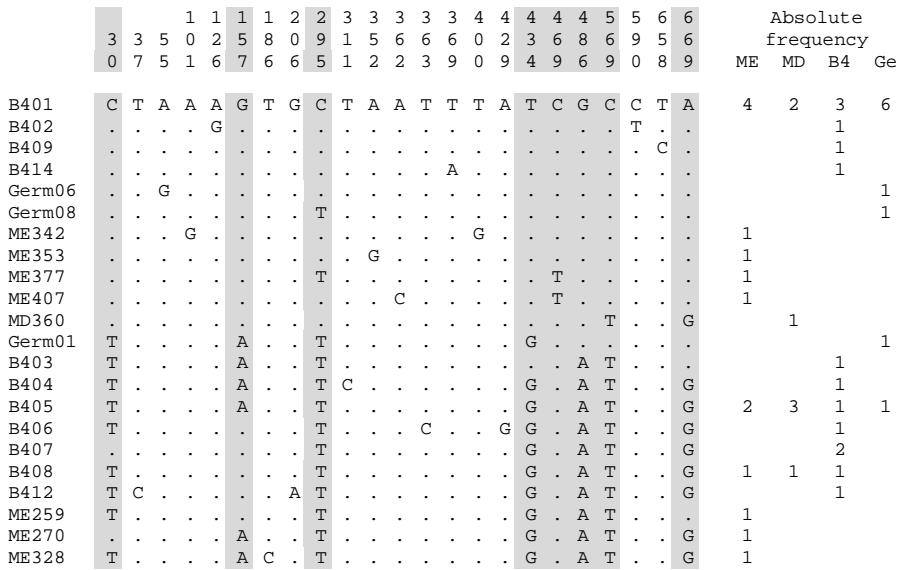


Figure 2. Alignment of the *β-fibrinogen* intron 7 haplotypes (GenBank accession numbers EF025062 - EF025083) obtained from 45 specimens of red-handed howlers from the area of the Tucuruí reservoir in eastern Brazilian Amazonia. Informative sites for parsimony are shaded in gray. ME = left bank, MD = right bank, B4 = Base 4, Ge = Germoplasma Island.

MODELTEST selected model HKY85 (Hasegawa *et al.*, 1985), with I (proportion of invariable sites) equal to 0.9329 for the maximum likelihood analysis using the 23 haplotypes. The mean transition/transversion rate was 6.6741. The HKY85 model permits unequal frequencies of bases, as well as unequal transition/transversion rates among the populations being analyzed. The heuristic analysis with 20 replicas and random addition of populations resulted in a tree with a score of 1221.668 (Figure 3). The topology of this tree suggests that the populations are not genetically structured, but that there are two distinct lineages, connected by haplotype Germ01.

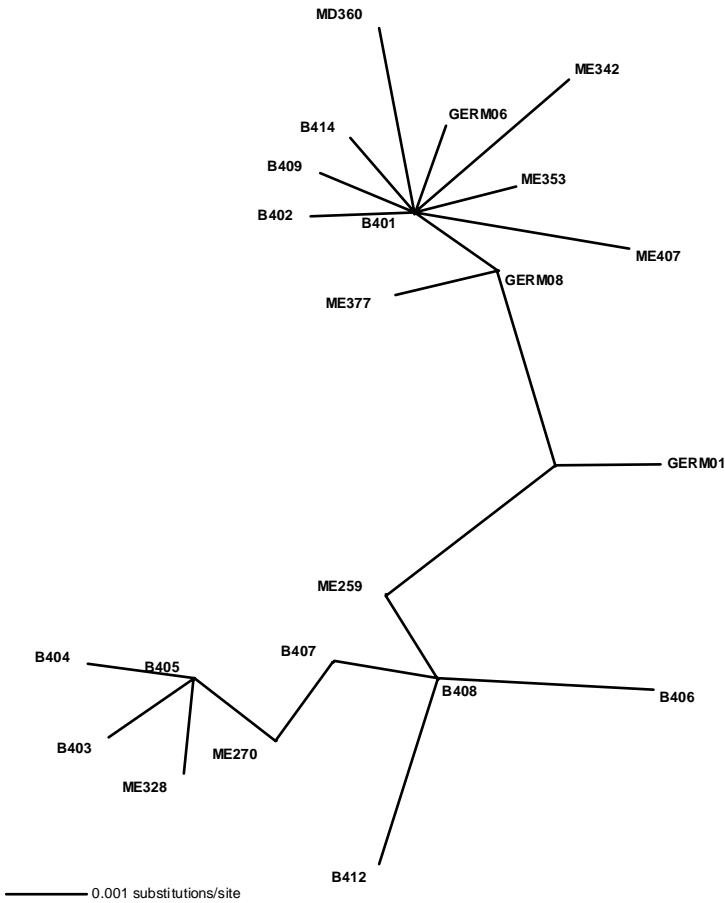


Figure 3. Unrooted phylogram obtained by the maximum verosimilarity method (-LnL = 1221.668) for the 22 haplotypes (45 sequences) of intron 7 of the β -fibrinogen nuclear gene of the howler populations from the Tucuruí Reservoir.

DISCUSSION

Variability of the β -fibrinogen intron 7

The levels of nucleotide diversity and evolutionary patterns observed here were similar to those recorded by Gonçalves (2002) and Ramos (2004) in their studies of the same β -fibrinogen intron 7 in populations of two bird species, *Calidris pusilla* (Semipalmated sandpiper) and *Eudocimus ruber* (Scarlet ibis), respectively. However, in *A. belzebul*, fragments were 200 bp shorter, and haplotypic diversity was approximately two-thirds lower. This may be related in part to generation length, which is two years, on average, in the bird species, but approximately four years in the howlers.

The results reconfirm the findings of Schneider *et al.* (1991), who also found greater diversity in 13 protein systems on the left bank of the Tocantins (mean $H_o = 0.077$) in comparison with the right bank (mean $H_o = 0.043$) prior to the flooding of the reservoir. Nucleotide diversity is greatly reduced in the present case, however, probably reflecting the more conservative nature of β -fibrinogen gene in this species.

Most studies of the genetic structure of populations are based on microsatellite markers or, in the absence of appropriate microsatellites, sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. The present study is the first to assess the phylogenetic signal of β -fibrinogen intron 7 in primate populations, and has revealed a degree of potential as an alternative to mitochondrial genes, with the added advantage of avoiding *numts*, mitochondrial-type sequences which jumble the phylogenetic signal, and reduce the possible detection of gene flow mediated by both sexes.

Genetic structure of red-handed howler populations

The analyses of genetic diversity and differentiation presented here indicate that the present-day gene pool is distinct from that which existed in the study area prior to the flooding of the reservoir. In addition to the overall difference between the original and the present day populations of the right bank, there has been a considerable increase in genetic variability. A similar, but more pronounced tendency was observed by Bastos (2003) in his analysis of five microsatellite loci, the difference probably reflecting the higher evolutionary rate of these markers.

The increase in variability on the right bank contrasts with Germoplasma island, where diversity has decreased in comparison with the original left bank population. The most obvious difference between these two populations is that Germoplasma is relatively small (approximately 100 individuals) and isolated, whereas Base 4 is part of a much

larger, mainland forest, more or less contiguous with surrounding fragments, and probably represents a potential gene pool of thousands of individuals.

Obviously, both populations were subject to considerable change during the flooding of the reservoir, including the influx of animals retreating from the rising water, and others captured and released by Operation Curupira. In addition, while efforts were made to release animals at the same margin on which they were captured (especially important in the case of *Callicebus moloch*, which occurs naturally only on the left bank of the Tocantins), the numbers of howlers and their morphological heterogeneity made between-bank transfers inevitable.

This “passive” transfer between banks may partly account for the increased diversity at Base 4, although the reduced level of genetic differentiation between the two original populations (margins) suggests that they were not completely isolated from each other prior to the flooding. This might be expected, given the preference of Amazonian howlers for flooded forest ecosystems (Queiroz, 1995; Peres, 1997), and original topography of the area, which was characterized by a complex of fluvial islands. Theoretically, even a single migration per generation could uphold the genetic homogeneity of geographically distinct populations (Hartl & Clark, 1989), although gene flow between banks is probably all but nonexistent in the present day.

Whereas the population at Base 4 assimilated the influx of new haplotypes, the Germoplasma population may have been subject to one or more of a number of effects related to its relatively small size and isolation. One possibility is a founder effect, either from the isolation of the original population, or some bias in the origin of the animals released onto the island. Subsequently, the population may have been affected by inbreeding or genetic drift.

Overall, the results of this study indicate that present-day populations of red-handed howler in the area of the Tucuruí reservoir have maintained, or even increased their genetic diversity over the seventeen years subsequent to the flooding, an encouraging finding for their long-term conservation. However, the evidence also points to the potentially deleterious effects of small size and isolation in the Germoplasma population. Population density on this island is relatively high (approximately 100 individuals km⁻¹: Camargo & Ferrari, 2007), but its small size (1.3 km²) restricts the total population to far less than 500 individuals, considered to be the threshold for long-term viability (Frankham *et al.*, 2002). The exact role of genetic factors in the extinction risk of natural population remains poorly understood, but there is increasing evidence of their importance (Frankham, 2003). The specific problem at Tucuruí is that there are many other islands of similar size to that of Germoplasma

which support howler populations so, whatever their current genetic diversity, the need for active management of these populations will almost certainly increase over time.

Acknowledgements This study was supported by PPG-7, PRONEX, CAPES, and CNPq. We are also grateful to Centrais Elétricas do Norte do Brasil S.A. (Eletronorte) for providing logistic support at Tucuruí. Special thanks to Taceshi Hatanaka, Edilene Nunes, Paulo Castro, Eldianne Lima, Simone Martins, and Maria Silvanira Ribeiro Barbosa.

REFERENCES

- Bastos, H.B., E.C. Gonçalves, A. Silva, S.F. Ferrari & M.P.C. Schneider, 2003. **Análise da Variabilidade Genética de Guaribas (*Alouatta belzebul*) (Platyrrhini, Atelidae) de áreas afetadas pela usina hidrelétrica de Tucuruí-PA.** 49º Congresso Nacional de Genética, São Paulo.
- Bonvicino, C.R. 1989. Ecologia e Comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidade) na Mata Atlântica. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 149-179.
- Camargo, C.C. & S.F. Ferrari, 2007. Interactions between tayras (*Eira barbara*) and red-handed howlers (*Alouatta belzebul*) in eastern Amazonia. **Primates** 48: 147-150.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from dnA sequences: a maximum likelihood approach. **Journal of Molecular Evolution** 17: 368-376.
- Ferrari, S.F., R. Ghilardi Jr., E.M. Lima, A.L.C.B. Pina & S.S. Martins, 2002. Mudanças a longo prazo nas populações de mamíferos da área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí, Pará. **Livro de resumos do 24º. Congresso Brasileiro de Zoologia**, pp. 540-541.
- Frankham, R. 2003. **Genetics and Conservation Biology**. C.R. Biologies 326 S22-S29.
- Frankham, R., J.D. Ballou, & D.A. Briscoe, 2002. **Introduction to Conservation Genetics**. United Kingdom, Cambridge University Press.
- Gonçalves, E.C. 2002. **Estrutura genética e Dinâmica populacional do Maçarico-rasteirinho (*Calidris pisilla*, Aves: Charadriiformes) na Costa Norte brasileira.** Ph.D thesis, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Gordo, M. 2005. A conservação de *Saguinus bicolor* em fragmentos florestais na cidade de Manaus, Amazonas. **Livro de Resumos do 11º Congresso Brasileiro de Primatologia**, p. 50.
- Guedes, P.G., D.M.B. Nojosa, J.A.G. Silva & L.O. Salles, 2000. Novos registros de *Alouatta Lacépède*, 1799 no estado do Ceará (Primates, Mammalia). **Neotropical Primates** 8: 29-30.
- Hall, T.A. 1999. Bioedit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium Series** 41: 95-98.
- Hartl, D.L. & A. Clark, 1989. **Principles of Population Genetics**. 3rd edition, Sinauer, Sunderland, MA.

- Hasegawa, M., H. Kishino & T. Yano, 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. **Journal of Molecular and Evolution** 22: 160-174.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, N.A.T. Resende & E.C. Landau, 2002. Database of georeferenced occurrence localities of Neotropical primates. Departamento de Zoologia, UFMG, Belo Horizonte. http://www.icb.ufmg.br/primatas/home_bdgeoprim.htm Accessed in 13/09/2007.
- Lopes, M.A. & S.F. Ferrari, 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. **Conservation Biology** 14: 1658-1665.
- Lopez, J.V., N. Yuhki, R. Masuda, W. Modi & S.J. O'Brien, 1994. *Numt*, a recent transfer and tandem amplification of mitochondrial A to the nuclear genome of the domestic cat. **Molecular Evolution** 39: 174-190.
- Lynch, M. & T. Crease, 1990. The analysis of population survey data on DNA sequence variation. **Molecular Biology and Evolution** 7: 377-394.
- Marsh, L.K. 2003. **Primates in Fragments**. Kluwer Academic, New York.
- Martins, S.S. 2002. **Efeitos da Fragmentação de Hábitat sobre a Prevalência de Parasitoses intestinais em *Alouatta belzebul* (Primates, Platyrrhini) na Amazônia oriental**. Masters dissertation, Goeldi Museum, Belém.
- Peres, C.A. 1997. Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in Neotropical forests: a case study of howler monkeys (*Alouatta* spp.). **Folia Primatologica** 68: 199-222.
- Posada, D. & K.A. Crandall, 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. **Bioinformatics** 14: 817-818.
- Prychitko, T. & W.S. Moore, 1997. The utility of DNA sequences of an Intron from the *â fibrinogen* gene in phylogenetic analysis of woodpeckers (Aves: Picidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 8: 193-204.
- Queiroz, H.L. 1995. **Preguiças e Guaribas: os Mamíferos folívoros arborícolas do Mamirauá**. CNPq, Brasília.
- Ramos, F.Y. 2004. **Variabilidade Genética e Conservação de Populações de Guarás (*Eudocimus ruber*) da Costa Brasileira**. Undergraduate monograph, Universidade Federal do Pará, Bragança.
- Rozas, J.E. & R. Rozas, 1999. DnaSP Version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. **Bioinformatics** 15: 174-175.
- Rylands, A.B., H. Schneider, A. Langguth, R.A. Mittermeier, C.P. Groves & E. Rodriguez-Luna, 2000. An assessment of the diversity of New World primates. **Neotropical Primates** 8: 61-93.
- Sambrook, J., E.F. Fritsch & T. Maniats, 1989. **Molecular Cloning, a Laboratory Manual**. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Schneider, H., I. Sampaio, M.P.C. Schneider, J.M. Ayres, C. Barroso, A. Hamel, B. Silva & F. Salzano, 1991. Coat color and biochemical variation in Amazonian wild populations of *Alouatta belzebul*. **American Journal of Physical Anthropology** 85: 85-93.

- Schneider, M.P.C. 1988. **Varição protéica em Primatas da Amazônia e seu Significado Evolutivo**. Doctoral thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Silva, M.N.F. & R. Gribel, 2000. **O Impacto da Hidrelétrica de Tucuruí sobre os Mamíferos silvestres**. Unpublished report to Eletronorte S.A. (Comissão Mundial de Barragens, relatório final, anexo 5).
- Swofford, D.L. 1989. **PAUP. Phylogenetic Analysis using Parsimony and other Methods**. Version 4.0. Sinauer, Sunderland, MA.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics** 123: 585-595.
- Wright, S. 1978. **Evolution and the Genetics of Populations, volume 4. Variability Within and Among Natural Populations**. University of Chicago Press, Chicago.

INFLUÊNCIA DO ENRIQUECIMENTO AMBIENTAL SOBRE O COMPORTAMENTO DE BUGIOS-RUIVOS (*ALOUATTA GUARIBA CLAMITANS*) EM CATIVEIRO

Carina Barboza Muhle¹
Júlio César Bicca-Marques¹

Resumo. Os bugios (*Alouatta* spp.) são conhecidos por sua baixa sobrevivência e reprodução em cativeiro, que podem ser relacionadas a um deficiente bem-estar físico e psicológico neste ambiente. O enriquecimento de recintos visa propiciar aos animais condições adequadas para o desenvolvimento de um repertório comportamental normal. Neste trabalho, comparamos o comportamento de três bugios-ruiivos (*Alouatta guariba clamitans*) adultos antes e depois de sua transferência para um recinto enriquecido no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul, RS. Dados quantitativos foram coletados através da amostragem focal (animal ou casal) durante três etapas: Etapa I (recinto antigo); Etapa II (recinto enriquecido); Etapa III (recinto enriquecido, um ano depois). Quatro categorias comportamentais foram analisadas: descanso, alimentação, locomoção e social. O tipo de locomoção e a utilização do estrato vertical também foram registrados. Para avaliar a influência do recinto enriquecido, o comportamento dos sujeitos nas Etapas II e III foi comparado com o registrado na Etapa I. Foram observadas diferenças significativas na alocação de tempo ao descanso e locomoção, no tipo de locomoção e na utilização do estrato vertical, as quais são compatíveis com uma melhoria do bem-estar físico dos bugios. Esta conclusão é reforçada pelo nascimento de um filhote sete meses após a transferência para o novo ambiente, que indica também um incremento no bem-estar psicológico dos animais.

Palavras-chave: bem-estar, enriquecimento ambiental, cativeiro, *Alouatta guariba clamitans*, zoológico.

Abstract. The howlers (*Alouatta* spp.) are notoriously difficult to keep or breed in captivity, which may be related to reduced physical or psychological wellbeing in this environment. The enrichment of enclosures aims to provide captive animals with more appropriate conditions for the development of a normal behavioral repertoire. In this study, we compare the behavior of three adult brown howlers (*Alouatta guariba clamitans*) before and after being rehoused in an enriched enclosure at the Sapucaia do Sul Zoological Garden in Rio Grande do Sul. Quantitative behavioral data were collected by focal animal (couple) sampling during three phases: Phase I (original enclosure), Phase II (enriched enclosure), Phase III (enriched enclosure, one year later). Four behavioral categories were used: rest, feed, locomotion, and social. The type of locomotion and the vertical strata used were also recorded. The influence of the enriched enclosure on the subjects' behavior was evaluated through a comparison between phase I, and phases II and III. Significant differences were found in the time spent at rest and in movement, and in the type of locomotion and the use of vertical strata, all of which were consistent with an improvement in the subjects' physical wellbeing. This conclusion is reinforced by the birth of an infant seven months after the transfer to the enriched enclosure, which also indicates an improvement in the psychological wellbeing of the subjects.

Key words: wellbeing, environmental enrichment, captivity, *Alouatta guariba clamitans*, zoological garden.

¹Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681 Pd. 12A, 90.619-900 Porto Alegre – RS. Correspondência para Carina Muhle; e-mail: kkmuhle@ig.com.br.

INTRODUÇÃO

O gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 apresenta a maior distribuição geográfica dentre os primatas neotropicais, ocorrendo do México à Argentina e sul do Brasil (Crockett & Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988). Sua capacidade de ingerir uma grande quantidade de folhas lhes proporciona um alto grau de adaptação a ambientes alterados pelo homem, tais como fragmentos florestais (Bicca-Marques, 2003). Esta grande adaptabilidade, no entanto, contrasta com sua baixa sobrevivência e reprodução em cativeiro (Crockett, 1998; Neville *et al.*, 1988), as quais parecem estar relacionadas com um deficiente bem-estar físico e psicológico neste ambiente limitado. Os ambientes tradicionalmente destinados aos animais nos zoológicos são projetados com o objetivo de minimizar os custos de construção e manutenção, facilitar o controle sobre os animais e zelar pela sua saúde. Segundo Gibbons *et al.* (1994), o controle e a padronização do espaço são considerados essenciais para atingir os objetivos dos zoológicos. Porém, isto pode comprometer o bem-estar dos animais.

Desta forma, o enriquecimento do cativeiro pode contribuir para a melhoria das taxas de sobrevivência e reprodução destes animais neste ambiente. O enriquecimento de recintos em zoológicos visa minimizar o estresse e propiciar aos animais condições para o desenvolvimento de um repertório comportamental próximo daquele observado na natureza (Novak *et al.*, 1994; O'Leary, 1994). Durante os últimos 15 anos, vários estudos têm visado a melhoria da qualidade de vida de primatas em cativeiro e demonstrado que o enriquecimento ambiental pode resultar em um aumento de interações sociais e forrageio, e uma redução na frequência de comportamentos anormais (Blois-Heulin & Jubins, 2004). Neste sentido, a construção de recintos mais amplos ou a introdução de objetos como troncos, cordas e brinquedos visa tornar o ambiente mais apropriado para o desenvolvimento de atividades físicas e também reduzir o tempo ocioso dos animais a fim de mantê-los psicologicamente saudáveis (Maple & Perkins, 1996).

Este trabalho visa determinar a influência da estrutura física do cativeiro sobre o comportamento do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) através da comparação do padrão de atividades, do tipo de locomoção e do uso do espaço pelos animais antes e depois de sua transferência de um recinto de pequenas dimensões para um recinto amplo e enriquecido no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul, RS.

MÉTODOS

Sujeitos e características dos recintos

Esta pesquisa foi desenvolvida entre fevereiro de 2002 e julho de 2003 no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul (RS). Os sujeitos eram um macho adulto (Macho) e duas fêmeas adultas (Ruivinha e Manca). Manca não possuía um dos antebraços em decorrência de uma descarga elétrica recebida antes de sua chegada no zoológico. A alimentação consiste em frutas, polenta com carne moída, tubérculos e, esporadicamente, algumas folhas, fornecida duas vezes ao dia (no meio da manhã e no meio da tarde).

Antes desta pesquisa, Macho e Manca tinham sido mantidos juntos em um recinto com base de 1,8 m x 2 m e altura de 2 m (Figura 1a) no pátio do Hospital Veterinário, fora da área de visitação pública, por cerca de dois anos. Este recinto continha em sua porção superior uma pequena caixa de madeira com abertura lateral, uma escada com 1 m de comprimento inclinada cerca de 45°, um pneu pendurado por uma corrente e uma plataforma, onde era colocada a comida e a tigela com água, na porção intermediária. O piso era de madeira e a cobertura de telhas translúcidas. Ruivinha era mantida sozinha na área de exposição do parque em um recinto de 3,4 m x 5,7 m x 2,5 m (Figura 1b), coberto com telha de amianto, substrato de concreto e contendo um pequeno tronco bifurcado no centro com aproximadamente 0,8 m de altura e três barras de madeira horizontal paralelas às suas laterais. O interior deste recinto recebe pouca luminosidade.

Em maio de 2002 foi inaugurado um recinto maior (10,0 m x 8,0 m x 5,6 m: Figura 1c). Possui um abrigo de alvenaria, vegetação viva, galhos secos e uma fonte artificial com água corrente. O substrato, parcialmente gramado, é formado por argila, areia e folhço. Na parte posterior do recinto existe uma área de 2,0 m x 8,0 m x 5,6 m destinada à adaptação de novos indivíduos às condições do cativeiro. Esta área é separada do compartimento principal apenas por uma tela. Ruivinha foi transferida para o compartimento principal deste recinto logo após a sua inauguração. Quando o casal Macho e Manca passou a ocupar o compartimento principal em julho de 2002, ela foi transferida para o compartimento posterior. Ruivinha ficou isolada do casal devido a interações agonísticas com Manca. Com a morte de Manca em março de 2003, Ruivinha passou a dividir o compartimento principal com Macho.

Coleta de dados

O comportamento dos animais foi registrado ao longo do dia através da amostragem animal-focal com registro instantâneo (Martin & Bateson, 1993), quando havia apenas

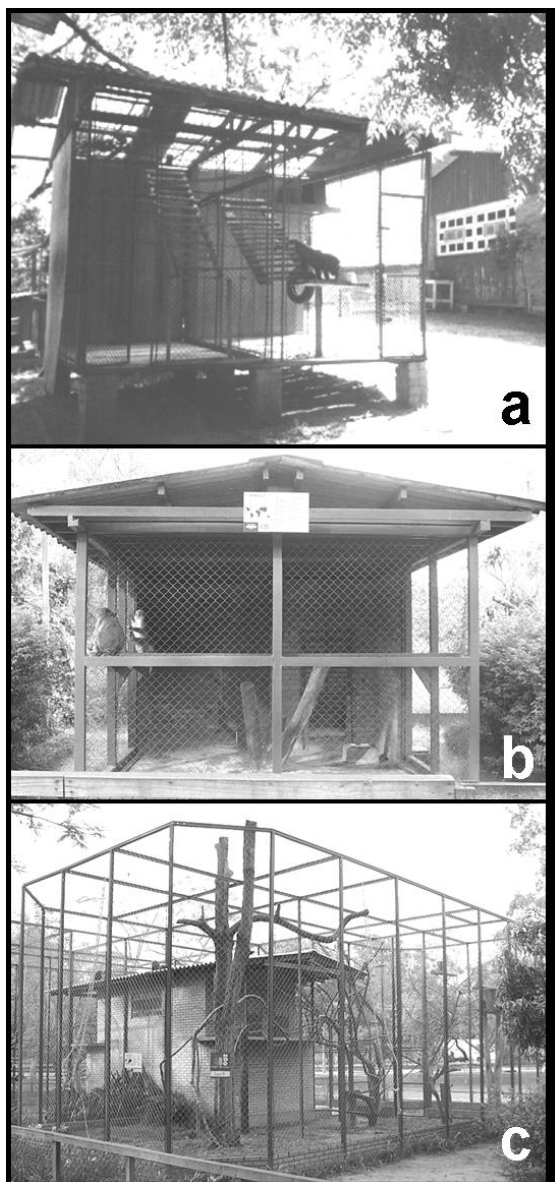


Figura 1. Vista geral dos recintos ocupados pelos bugios-ruivos no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul durante o estudo: (a) recinto antigo de Manca e Macho; (b) recinto antigo de Ruivinha, habitado, atualmente, por um casal de macacos-rhesus, como mostra a foto; e (c) recinto enriquecido.

um indivíduo no recinto. No caso de observação de um casal, foi registrado o comportamento de ambos os sujeitos simultaneamente, tarefa facilitada pelas condições de observação no cativeiro. Cada unidade amostral durava 10 minutos, com intervalo de 1 minuto entre registros. Havia um intervalo de 5 minutos entre unidades amostrais.

O comportamento dos bugios foi classificado em descanso, locomoção, alimentação, social e outros (defecar e urinar). A locomoção foi dividida em oito subcategorias: caminhar (deslocamento de quatro membros em baixa velocidade), correr (idem em alta velocidade), bipedal (caminhada com apenas os membros posteriores), escalar, descer, pular, suspender (deslocamento em baixo de substratos com o auxílio das mãos, pés e/ou cauda) e fazer ponte (deslocamento entre substratos descontínuos). A altura do sujeito dentro do recinto também foi registrada. Para tal, os recintos foram divididos em três partes iguais: estratos superior, intermediário e inferior.

Ruivinha foi monitorada durante 24 horas no período de fevereiro a abril de 2002 no recinto antigo (Etapa I) e durante 33 horas entre maio e junho de 2002 no recinto novo (Etapa II). O casal Macho e Manca foi observado durante 31 horas no período de março a junho de 2002 no recinto antigo (Etapa I) e durante 52 horas entre julho e agosto de 2002 no recinto novo (Etapa II). Um ano mais tarde (maio a julho de 2003), o casal Macho e Ruivinha foi observado durante 54 horas no recinto enriquecido (Etapa III).

A fim de determinar se a transferência para o recinto enriquecido alterou o comportamento dos bugios-ruivos, a proporção de registros em cada categoria comportamental foi comparada entre as Etapas I e II e as Etapas I e III para cada indivíduo. Utilizou-se o teste das duas proporções (*Z*) ou, quando o tamanho da amostra era muito pequeno para aplicá-lo, o teste Exato de Fisher (Lehner, 1996). Utilizou-se testes bidirecionais e nível de significância de 5%.

RESULTADOS

Um total de 3330 registros de comportamento foram obtidos na Etapa I, 5230 na Etapa II e 4339 na Etapa III (Tabela 1). O comportamento mais comum em todas as etapas foi o descanso, mas a transferência para o recinto enriquecido resultou em uma diminuição significativa no tempo dedicado ao descanso e um aumento na locomoção de ambas as fêmeas. Entretanto, o mesmo padrão não foi registrado para o macho. Na etapa III, o Macho apresentou uma diminuição significativa no tempo dedicado à locomoção.

Nenhuma alteração significativa foi observada na alimentação, embora os sujeitos

Tabela 1. Porcentagem dos registros de diferentes categorias de comportamento registradas em três bugios-ruivos do Parque Zoológico de Sapucaia do Sul durante as Etapas I (recinto antigo, 2002), II (recinto novo, 2002) e III (recinto novo, 2003). Valores de Z significativos estão em negrito.

Categoria	Sujeito	% de registros etapas:		Etapa I x II: Z (p)	% de registros etapa III	Etapa I x III: Z (p)
		I	II			
Descanso	Manca	86,2	80,5	-4,087 (p<0,001)	-	-
	Ruivinha	80,0	74,6	-3,010 (p<0,01)	72,4	-4,500 (p<0,001)
	Macho	75,6	74,0	-1,017 (>0,05)	76,4	0,557 (>0,05)
Locomoção	Manca	5,5	13,9	7,369 (p<0,001)	-	-
	Ruivinha	12,9	16,9	2,543 (p<0,02)	13,9	0,749 (>0,05)
	Macho	13,8	15,0	0,944 (>0,05)	8,5	-4,790 (p<0,001)
Alimentação	Manca	5,4	4,3	-1,430 (>0,05)	-	-
	Ruivinha	6,8	8,3	1,317 (>0,05)	6,4	-0,391 (>0,05)
	Macho	8,1	8,3	0,180 (>0,05)	7,5	-0,619 (>0,05)
Social	Manca	2,2	0,9	-2,782 (p<0,01)	-	-
	Ruivinha	-	-	-	5,5	-
	Macho	2,2	2,4	0,368 (>0,05)	5,4	4,433 (p<0,001)
Registros	Manca	1197	1969	-	-	-
	Ruivinha	937	1283	-	2170	-
	Macho	1196	1978	-	2169	-

consumiram alimentos extraídos da vegetação do recinto novo em 10-31% dos registros de alimentação. Em relação ao comportamento social, houve um decréscimo significativo entre as etapas I e II para Manca (Tabela 1), embora ela tenha engravidado durante o segundo período, dando à luz cerca de sete meses após a transferência. Macho, por outro lado, apresentou um acréscimo entre as Etapas I e III (Tabela 1) após o seu pareamento com Ruivinha, com a qual foram registradas sete cópulas durante esta última etapa.

Em relação ao tipo de locomoção empregado pelos bugios, “caminhar” foi o mais comum em todas as etapas (Tabela 2). Sua frequência, no entanto, diminuiu significativamente no recinto enriquecido (exceto para Ruivinha na Etapa III). Em contrapartida, houve um aumento significativo nas categorias “escalar” e “descer” (exceto para Macho na Etapa III). Nenhuma variação expressiva foi registrada para as demais subcategorias.

Manca e Macho utilizaram consistentemente o estrato superior durante a maior parte do tempo em todas as etapas (Figura 2), embora tenham apresentado um declínio significativo na Etapa II. Ruivinha, por sua vez, utilizou principalmente o estrato intermediário no recinto antigo, mas o superior no recinto novo. Todos os sujeitos apresentaram um aumento significativo no uso do estrato inferior nas Etapas II e III, embora este nunca tenha atingido 10% dos registros.

DISCUSSÃO

Estudos de enriquecimento ambiental de cativeiro confirmam sua importância para a melhoria do bem-estar físico e psicológico dos animais. Muitas técnicas e materiais de baixo custo podem ser utilizados como enriquecimento, incluindo estratégias simples, como o fornecimento de frutos com casca, caixas com alimentos escondidos, insetos, cordas e aromas. Quando um projeto de enriquecimento visa a construção de recintos mais adequados, deve-se levar em consideração a eficiência, o conforto e os custos da sua construção e manutenção, bem como o comportamento da espécie-alvo, a fim de propiciar-lhe condições de desenvolver suas atividades normais e de aumentar a sua interação com indivíduos da mesma espécie e o meio (Maple & Perkins, 1996).

No presente caso, o padrão de atividades exibido pelos bugios-ruivos no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul, principalmente no recinto enriquecido, é compatível com aquele observado em *Alouatta* em ambiente natural (Bicca-Marques, 2003), onde a maior parte do tempo é dedicada ao descanso, especialmente pelos adultos (Bicca-Marques &

Tabela 2. Porcentagem dos registros de locomoção dedicados aos diferentes tipos locomotores pelos bugios-ruivos do Parque Zoológico de Sapucaia do Sul durante as três etapas de estudo. Os resultados do teste das duas proporções (Z) ou do teste Exato de Fisher [entre colchetes] também são mostrados (veja Material e Métodos).

Categoria	Sujeito	% de registros etapas:		Etapa I x II: Z (p)	% de registros etapa III	Etapa I x III: Z (p)
		I	II			
Caminhar	Manca	71,2	40,3	-4,521 (p<0,001)	-	-
	Ruivinha	56,9	35,6	-3,655 (p<0,001)	48,0	-1,522 (>0,05)
	Macho	84,8	59,9	-5,540 (p<0,001)	62,2	-4,764 (p<0,001)
Correr	Manca	3,0	12,1	2,170 (p<0,05)	-	-
	Ruivinha	3,3	5,5	0,932 (>0,05)	7,9	1,735 (>0,05)
	Macho	0,6	0,7	[>0,05]	2,7	[>0,05]
Escalar	Manca	3,0	17,9	3,042 (p<0,01)	-	-
	Ruivinha	6,6	20,4	3,354 (p<0,001)	15,6	2,474 (p<0,02)
	Macho	7,9	19,9	3,404 (p<0,001)	13,5	1,691 (>0,05)
Descer	Manca	3,0	16,9	2,890 (p<0,01)	-	-
	Ruivinha	2,5	15,3	3,649 (p<0,001)	12,3	3,104 (p<0,01)
	Macho	2,4	11,1	3,296 (p<0,001)	10,8	3,099 (p<0,01)
Pular	Manca	6,1	9,2	0,807 (>0,05)	-	-
	Ruivinha	5,8	8,3	0,856 (>0,05)	5,3	-0,200 (>0,05)
	Macho	2,4	3,7	0,743 (>0,05)	2,7	[>0,05]
Fazer ponte	Manca	3,0	3,3	[>0,05]	-	-
	Ruivinha	0,0	6,9	2,966 (p<0,01)	3,3	[>0,05]
	Macho	1,2	3,0	[>0,05]	4,9	1,955 (>0,05)
Suspender	Manca	0,0	0,4	[>0,05]	-	-
	Ruivinha	25,6	7,9	-4,472 (p<0,001)	7,3	-5,148 (p<0,001)
	Macho	0,6	1,7	[>0,05]	3,2	[>0,05]
Bipedal	Manca	10,6	0,0	[p=0,00001]	-	-
	Ruivinha	0,0	0,0	-	0,3	[>0,05]
	Macho	0,0	0,0	-	0,0	-

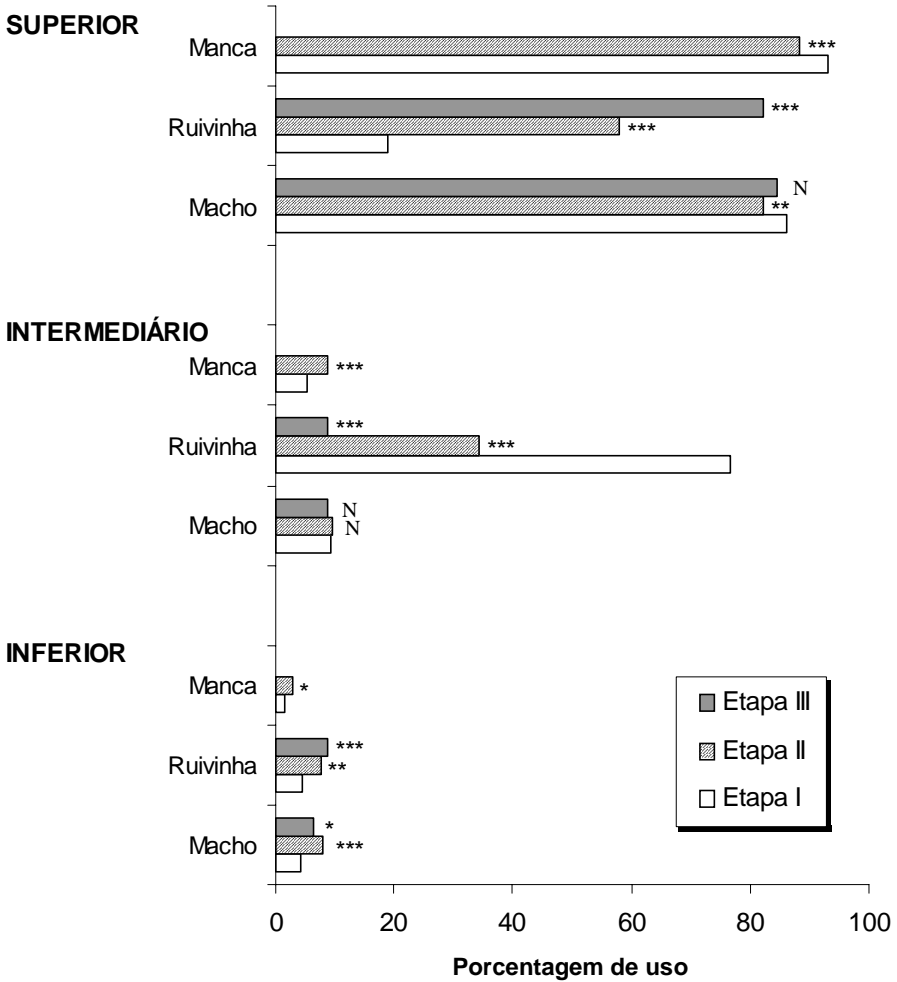


Figura 2. Utilização de estratos verticais pelos três bugios-ruivos do Parque Zoológico de Sapucaia do Sul durante as três etapas do presente estudo. As barras referentes às etapas II e III são marcadas de acordo com a significância da diferença em comparação com a etapa I: NS = não significativo, * $p < 0,02$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

Calegari-Marques, 1994). No entanto, o enriquecimento ambiental resultou em uma diminuição significativa neste comportamento para os dois indivíduos menos ativos.

Enquanto a padrão de locomoção foi muito semelhante ao observado em bugios-ruivos na natureza, a alimentação ocupou apenas cerca de metade do tempo gasto por esta espécie em ambiente natural (veja Bicca-Marques, 2003). Tal fato pode ser explicado pelo fornecimento de alimento concentrado em horários pré-determinados. Um resultado qualitativo da transferência para o recinto enriquecido foi o consumo de recursos alternativos, presentes no ambiente.

A preponderância do quadrupedalismo está de acordo com o observado em bugios de vida livre (Rosenberger & Strier, 1989; Bicca-Marques & Calegari-Marques, 1995). A caminhada diminuiu no recinto novo, provavelmente em função de sua estrutura tridimensional mais complexa. Isto fica evidente na análise dos comportamentos “escalar” e “descer”, que aumentaram significativamente no recinto novo. O bipedalismo de Manca na etapa I pode ter sido relacionado ao fato dela não possuir um dos antebraços. As mudanças observadas no uso relativo de diferentes estratos também refletiram as diferenças entre os recintos.

Em suma, a mudança para o recinto enriquecido resultou em algumas alterações no comportamento dos animais, compatíveis com uma melhoria no seu bem-estar físico. Existem também evidências de melhoria no bem-estar psicológico dos sujeitos, principalmente no caso da Ruivinha, que não conseguia se integrar com seus co-específicos em seu recinto antigo, mas se relacionou até sexualmente com Macho no recinto novo, cujo comportamento social também aumentou significativamente. A geração de prole pelo casal Manca e Macho foi outra evidência, especialmente considerando que tinham ficado dois anos no recinto antigo sem reproduzir. Estas observações permitem supor que a baixa taxa reprodutiva característica das espécies do gênero *Alouatta* em cativeiro (Crockett, 1998; Neville *et al.*, 1988) pode ser em parte consequência das limitações de espaço físico e riqueza estrutural encontradas em muitos recintos.

Agradecimentos Agradecemos à Administração do Parque Zoológico de Sapucaia do Sul (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) pela autorização para a realização desta pesquisa e ao Setor de Zoologia (em especial, biólogos Márcia Maria de Assis Jardim e Marcelo Linck) pelo apoio e informações.

REFERÊNCIAS

- Bicca-Marques, J.C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? pp. 283-303. *In: Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (L.K. Marsh, Ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Bicca-Marques, J.C. & C. Calegario-Marques, 1994. Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: an age-sex analysis. *Folia Primatologica* 63: 216-220.
- Bicca-Marques, J.C. & C. Calegario-Marques, 1995. Locomotion of black howlers in a habitat with discontinuous canopy. *Folia Primatologica* 64:55-61.
- Blois-Heulin, C. & R. Jubin, 2004. Influence of the presence of seeds and litter on the behaviour of captive red-capped mangabeys *Cercocebus torquatus torquatus*. *Applied Animal Behaviour* 85: 349-362.
- Crockett, C.M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19: 549-578.
- Crockett, C.M. & E.F. Eisenberg, 1987. Howlers: Variations in group size and demography pp. 54-68. *In: Primate Societies* (B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, Eds.) Chicago University Press, Chicago.
- Gibbons, Jr., E.F., E.J. Wyers, E. Waters & E.W. Menzel Jr., 1994. Naturalistic facilities for animal behavior research: In search of accommodations pp. 1-6. *In: Naturalistic Environments in Captivity for Animal Behavior Research* (E.F. Gibbons Jr., E.J. Wyers, E. Waters & E.W. Menzel Jr., Eds.) State University of New York Press, New York.
- Lehner, P.N. 1996. **Handbook of Ethological Methods**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maple, T.L. & L.A. Perkins, 1996. Enclosure furnishings and structural environmental enrichment pp. 212-222. *In: Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques* (D.G. Kleiman, M.E. Allen, K.V. Thompson & S. Lumpikin, Eds.) Chicago University Press, Chicago.
- Martin, P. & P. Bateson, 1993. **Measuring Behaviour: An Introductory Guide**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howler monkeys, genus *Alouatta* pp. 349-453. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates Volume 2* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington DC.
- Novak, M.A., P. O'Neil, S.A. Beckley & S.J. Suomi, 1994. Naturalistic environments for captive primates pp. 236-258. *In: Naturalistic Environments in Captivity for Animal Behavior Research* (E.F. Gibbons Jr., E.J. Wyers, E. Waters & E.W. Menzel Jr., Eds.) State University of New York Press, New York.
- O'Leary, K.D. 1994. Whither the naturalistic study of animals in captivity? A view from the chair pp. 7-18. *In: Naturalistic Environments in Captivity for Animal Behavior Research* (E.F. Gibbons Jr., E.J. Wyers, E. Waters & E.W. Menzel Jr., Eds.). State University of New York Press, New York.
- Rosenberger, A.L. & K.B. Strier, 1989. Adaptive radiation of the ateline primates. *Journal of Human Evolution* 18: 717-750.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Canale, G., A. Braga, L. Gondim & D. Santee, 2008. Sequência de comportamentos de *Callithrix penicillata* durante a gomivoria pp. 49-59. In: A Primatologia no Brasil - 9 (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

SEQUÊNCIA DE COMPORTAMENTOS DE *CALLITHRIX PENICILLATA* DURANTE A GOMIVORIA

Gustavo Canale¹
Adriano Braga²
Lorena Gondim¹
Dwain Santee³

Resumo. *Callithrix penicillata* possui uma dieta variada, composta basicamente de exsudados vegetais, frutos, invertebrados e pequenos vertebrados. A goma seria o principal item alimentar desta espécie, embora seu padrão de uso variaria de acordo com a disponibilidade de outros itens. Um importante comportamento de calitriquídeos relacionado à escarificação da casca de fontes de goma é a marcação de cheiro. Em *C. penicillata*, o comportamento de marcação se dá, em geral, através de marcação anogenital. Pressupondo que a marcação de cheiro tem alguma função de comunicação química, a deposição de odores deve influenciar o comportamento de outros animais do grupo ou da população. Nos calitriquídeos as evidências dessa função advêm das variações observadas nas frequências de marcação de cheiro para diferentes classes sexuais e etárias, da influência no meio social e de variações interespecíficas. Aqui, relatamos o padrão de comportamento relacionado à escarificação de uma fonte de goma entre os membros de um grupo de *C. penicillata*, e confirmamos a homogeneidade da atividade entre diferentes sexos e idades. Os resultados corroboram a hipótese de que os comportamentos obedecem a uma sequência não-aleatória.

Palavras-chave: *Callithrix penicillata*, exploração de goma, marcação de cheiro, sequência de comportamento, comunicação química.

Abstract. *Callithrix penicillata* has a varied diet, composed mainly of plant gums, fruit, invertebrates and small vertebrates. Gum is the principal dietary resource for this species, although its contribution to the diet varies according to the availability of other items. An important associated behavior in the callitrichids is scent-marking which, in the case of *C. penicillata*, generally occurs in the form of anogenital marking. Assuming that scent-marking is a form of chemical communication, the deposit of odors almost certainly influences the behavior of other animals – in the group or population – in some way. Evidence for such functions in the callitrichids comes from variation in the frequency of the behavior exhibited by different age-sex classes, the influence of social context, and interspecific variation. Here, we report on the behavior of the members of a *C. penicillata* group related to the gouging of a gum source, and confirm the homogeneity of the activity across different sexes and ages. The results support the hypothesis that the behavior obeys a non-random sequence.

Key words: *Callithrix penicillata*, exploitation of gum, scent-marking, behavioral sequence, chemical communication.

¹Instituto de Biologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia;

²Departamento de Biologia, Universidade Católica de Goiás;

³LAEC, Universidade Católica de Goiás;

Correspondência para: Gustavo Canale, Rua 1, Cond. Jardim da Boa Vista, bloco F, Apto. 401, Pacheco, 45.560-000 Ilhéus - BA, e-mail: gustavocanale@pop.com.br.

INTRODUÇÃO

O tamanho reduzido do mico-estrela, *Callithrix penicillata*, permite a exploração de uma dieta bastante variada, reduzindo a competição com outros animais maiores (Rylands & Faria, 1993). Outro fator que dá a esta espécie uma vantagem competitiva em relação a outros primatas seria a exploração sistemática de gomas exsudadas por algumas espécies de árvores. As gomas constituem um dos principais itens alimentares para esta espécie. Como os exsudados estariam disponíveis ao longo de todo o ano, seu padrão de uso variaria de acordo com a disponibilidade de outros importantes itens alimentares, como invertebrados, frutos e pequenos vertebrados.

A extração do exsudado é possibilitada por especializações morfológicas dos incisivos inferiores, que permitem a escavação sistemática da casca de plantas gomíferas, provocando o fluxo de goma. O animal fixa os incisivos superiores na casca da árvore ou na beira do orifício já existente, fixa as garras no tronco numa espécie de abraço e raspa a casca da árvore com os incisivos inferiores, utilizando os quadris e os ombros numa espécie de alavanca. Assim ele atinge o ritidoma, os veios e a porção superficial do floema, provocando a exsudação da goma.

Um comportamento marcante associado a este comportamento de escavação é a marcação de cheiro. Nesta atividade, o animal esfrega a região glandular epidérmica sobre algum substrato, supostamente depositando ali alguma substância secretada pela glândula. Entre os calitriquídeos, esta marcação pode ocorrer por meio das glândulas anogenital (ou circungenital), suprapúbica ou esternal, podendo ser seguido ainda pela deposição de algumas gotas de urina. Entre as espécies do gênero *Callithrix*, existem diferenças quanto à morfologia e a utilização das regiões glandulares para a marcação de cheiro (Stevenson & Rylands, 1988). Para *C. penicillata*, o comportamento de marcação se dá, em geral, através de marcação anogenital (Lacher *et al.*, 1981).

Santee & Faria (1985) observaram que os sagüis desta espécie executam uma seqüência ordenada de comportamentos quando abordam os orifícios de extração de goma. O comportamento mais freqüente no início da cadeia seria de ingestão (comer goma), seguido de escarificação (roer o furo). O comportamento de marcar (esfregar genitais) sempre ocorria no final da seqüência, sempre associado a comportamentos ligados à extração de exsudados. Isso sugere que a marcação anogenital nesta espécie está associada mais à alimentação do que à territorialidade. Se a função fosse mais territorial esta deveria ocorrer de forma mais aleatória nas seqüências de comportamentos envolvendo a goma. Além disso, o fato de os comportamentos obedecerem a uma ordem mais ou menos rígida

sugere que a marcação anogenital cumpre uma função mais complexa, que depende dos demais comportamentos; ademais, a marcação anogenital deve ter uma função ligada a sua deposição sobre locais de alimentação.

Como a marcação de cheiro nesta espécie deveria ser alguma forma de comunicação química, seria razoável concluir que a deposição de odores altera o comportamento de outros animais do grupo ou do próprio indivíduo em um momento posterior. Nos calitriquídeos, as evidências para esta função advêm das variações observadas nas frequências de marcação de cheiro em diferentes classes sexuais e etárias, da influência do meio social e diferenças entre espécies (Epple *et al.*, 1993). Para o completo entendimento da função da marcação de cheiro, não devemos apenas analisar sua frequência, mas uma série de outros fatores contingentes, inclusive a composição dos feromônios envolvidos. A estrutura química complexa dos feromônios e a variação na reação dos animais envolvidos dificultam a interpretação das observações comportamentais. Enfim, permanece o debate quanto à função da marcação de cheiro em calitriquídeos, se territorial, reprodutiva/social, alimentar ou todas as acima.

Aqui, relatamos o comportamento associado à exploração de goma nos membros de um grupo de *C. penicillata*. Os resultados destacam a homogeneidade do comportamento em relação ao sexo e idade do indivíduo, e corroboram a hipótese de que os comportamentos desempenhados pelos animais obedecem a uma seqüência não-aleatória (Santee & Faria, 1985).

MÉTODOS

Os treze membros de um grupo de *Callithrix penicillata*, habitante de um fragmento de mata mesofítica, na Fazenda São José (área pertencente ao Instituto do Trópico Subúmido, Universidade Católica de Goiás em Goiânia) foram capturados e marcados em julho de 2001. A área de estudo é habitada por pelo menos quatro grupos de micos, e engloba várias espécies de árvores gomíferas, das quais muitos indivíduos estão marcados por escarificações feitas pelos sagüis. A utilização de trilhas já demarcadas evitou o impacto humano ao estrato de vegetação rasteira.

Os animais foram capturados e marcados com colares de contas coloridas e tingidos com ácido pícrico para facilitar a identificação de indivíduos durante as observações. A composição do grupo – sete machos adultos, três fêmeas adultas e três machos jovens – permaneceu inalterada durante todo o período de coleta de dados.

Os dados apresentados aqui se referem à exploração de uma única fonte de goma, da espécie *Didimopanax morototoni*, conhecida localmente como mandiocão. Utilizando o método de observação de árvore-focal (Lazaro-Perea *et al.*, 1997), dados comportamentais quantitativos foram coletados em amostras de varredura instantânea (Martin & Bateson, 1986) com intervalo de 2 minutos. Ao todo, entre os meses de novembro de 2001 e Agosto de 2002, foram 26 dias completos de monitoramento contínuo, entre 06:00h e 18:00 horas.

Visando a otimização do registro de comportamentos relacionados à gomivoria, adotou-se os seguintes critérios: ao visualizarmos um animal no instante de observação eram registrados os comportamentos de escarificar, comer goma, marcar e cheirar (Tabela 1) imediatamente quando ocorriam. Outros comportamentos eram registrados apenas se os quatro comportamentos acima não fossem observados dentro de três segundos contados a partir do avistamento inicial do animal, repetindo-se o procedimento para cada animal registrado na amostra. O período de observação totalizava 30 segundos, portanto sendo possível registrar até 10 animais por amostra. Se dois dos comportamentos supramencionados ocorressem em seqüência dentro do mesmo intervalo de três segundos eram registrados em conjunto, respeitando-se a ordem com que foram desempenhados pelo animal amostrado (12 seqüências possíveis).

Num análise inicial, foi confirmada a ausência de diferenças significativas entre as classes sexo-etárias, permitindo a análise geral dos dados como uma amostra única. Em

Tabela 1. Categorias comportamentais aplicadas ao método de varredura durante a observação dos indivíduos na árvore focal.

Comportamento (código)	Descrição
Cheirar (che)	Posicionar o focinho a menos de dois centímetros de distância de qualquer parte da árvore focal por mais de um segundo;
Escarificar (esc)	Roer troncos ou galhos da árvore focal, posicionando membros superiores afastados e bem fixados sobre o substrato, movimentar a cabeça e o tronco rápida e vigorosamente para frente e para trás;
Marcação (mar)	Friccionar a região circungenital no substrato;
Comer (com)	Morder, mastigar ou levar à boca exsudado vegetal.

seguida, o teste de Wilcoxon foi aplicado para verificar a possibilidade de as frequências dos pares de comportamentos na seqüência específica serem aleatórios. *A posteriori*, os pares de comportamentos em seqüência foram analisados novamente para verificar-se qual seqüência de comportamentos ocorreu com maior frequência.

RESULTADOS

As visitas dos animais à árvore focal ocorreram de forma semelhante durante todos os 26 dias de coleta, com observações se concentrando no início do dia (06:00 h), entre 14:00 e 16:00 horas e no final da tarde (18:00 h). Realizou-se o teste Wilcoxon entre todas as possíveis combinações e os valores esperados (Tabela 2 e 3).

A partir dos resultados do teste Wilcoxon, pode-se concluir que os valores encontrados não poderiam ser observados ao acaso. Assim, foi realizado o teste Wilcoxon para comparação entre as seqüências de comportamentos observados através do método de observação de árvore focal (tabela 4).

Os resultados mostram que as seqüências de comportamentos não são aleatórias e em geral ocorrem em frequências distintas. As seqüências mais frequentemente observadas foram escarificar-marcas e comer-marcas, indistintamente. Escarificar-comer é a terceira categoria mais frequentemente observada, enquanto marcar-escarificar, cheirar-comer, cheirar-escarificar e comer-escarificar são seqüências de comportamentos observadas raramente, não havendo diferença significativa entre a ocorrência destas (Figura 1).

DISCUSSÃO

Os comportamentos de escarificar, comer, marcar e cheirar que ocorrem durante o ato de exploração da goma apresentam uma seqüência bem definida, o que pode indicar a função provável destes comportamentos. Os resultados aqui apresentados demonstram que os pares de comportamentos obedecem a uma seqüência padrão. Tais resultados estão em consonância com Santee & Faria (1985) também com *C. penicillata*, em que o comportamento mais freqüente foi comer goma, em seguida escarificar-marcas, escarificar, comer-escarificar-marcas, comer-escarificar e comer-marcas, respectivamente.

Comparando apenas os registros de pares de comportamentos dos dois trabalhos, nota-se que a seqüência escarificar-marcas está entre os mais freqüentes em ambos os

Tabela 2. Tabela com os valores observados para todas as possíveis combinações de seqüências de comportamento, e valores esperados caso as combinações fossem aleatórias.

SUJEITO	Esc- Mar	Esc- Com	Mar- Esc	Che- Com	Che- Esc	Pares de Comportamentos						Valores Esperados	
						Com- Mar	Com- Esc	Esc- Che	Che- Mar	Com- Che	Mar- Che		Mar- Com
Macho adulto	6	1	0	0	0	19	1	0	0	0	0	0	2,25
Macho adulto	14	2	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	2,42
Fêmea adulta	0	3	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0,83
Macho adulto	6	9	0	1	0	9	4	0	0	0	0	0	2,42
Macho adulto	7	1	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	1,58
Fêmea adulta	10	6	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	2,75
Macho adulto	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,08
Macho Jovem	9	8	0	1	0	8	1	0	0	0	0	0	2,25
Macho jovem	3	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0,66
Macho jovem	10	2	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	1,50
Macho adulto	4	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0,91
Fêmea adulta	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0,42
Macho adulto	9	3	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	2,00

*valores esperados = total de observações de pares de comportamento para cada indivíduo/12 (número de combinações possíveis)

Tabela 3. Resultado do teste de Wilcoxon entre cada par de comportamentos em seqüência e os valores esperados calculados.

Par de comportamentos	Z	P
Esc-mar	2,90	< 0,01
Esc-com	2,06	= 0,03
Esc-che	3,17	< 0,01
Che-mar	3,17	< 0,01
Che-com	3,17	< 0,01
Che-esc	3,17	< 0,01
Com-mar	3,10	< 0,01
Com-esc	2,06	= 0,03
Com-che	3,17	< 0,01
Mar-esc	3,17	< 0,01
Mar-che	3,17	< 0,01
Mar-com	3,17	< 0,01

Tabela 4. Valores calculados com o teste pareado Wilcoxon entre seqüências de comportamentos observadas. O teste não realizou a comparação entre Mar-Esc X Che-Esc em função do número reduzido de registros.

Seqüências de comportamentos	Teste Wilcoxon (* significativo)	
Esc-Mar X Esc-Com	Z = 2,29	P = 0,02*
Esc-Mar X Mar-Esc	Z = 3,05	P < 0,01*
Esc-Mar X Che-Com	Z = 3,05	P < 0,01*
Esc-Mar X Che-Esc	Z = 3,05	P < 0,01*
Esc-Mar X Com-Mar	Z = 1,33	P = 0,18
Esc-Mar X Com-Esc	Z = 3,06	P < 0,01*
Esc-Com X Mar-Esc	Z = 3,17	P < 0,01*
Esc-Com X Che-Com	Z = 3,17	P < 0,01*
Esc-Com X Che-Esc	Z = 3,17	P < 0,01*
Esc-Com X Com-Mar	Z = 2,84	P < 0,01*
Esc-Com X Com-Esc	Z = 2,84	P < 0,01*
Mar-Esc X Che-Com	Z = 0,53	P = 0,59
Mar-Esc X Com-Mar	Z = 3,17	P < 0,01*
Mar-Esc X Com-Esc	Z = 1,82	P = 0,07
Che-Com X Che-Esc	Z = 0,53	P = 0,59
Che-Com X Com-Mar	Z = 3,17	P < 0,01*
Che-Com X Com-Esc	Z = 1,82	P = 0,07
Che-Esc X Com-Mar	Z = 3,17	P < 0,01*
Che-Esc X Com-Esc	Z = 1,68	P = 0,09
Com-Mar X Com-Esc	Z = 3,17	P < 0,01*

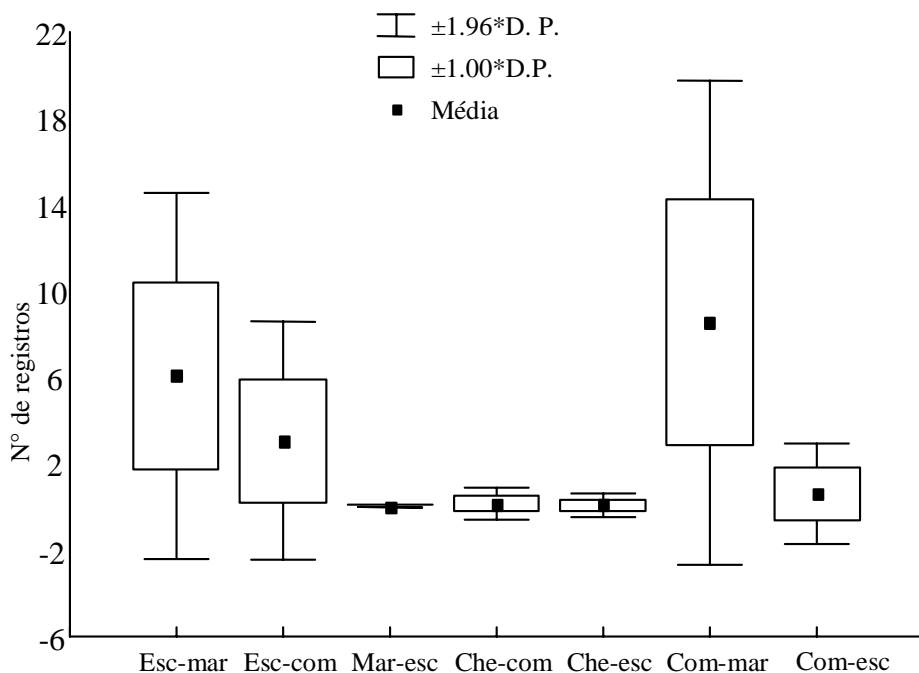


Figura 1. Número de registros das seqüências de comportamento observadas e média de registros por indivíduo.

trabalhos, comer-escarificar e comer-marcar também foram comuns em ambos os estudos. Entretanto, escarificar-comer observado no presente estudo foi observado em ordem inversa por Santee & Faria (1985), ou seja comer-escarificar. As diferenças entre os resultados dos dois trabalhos podem ser reflexo de diferenças metodológicas, uma vez que Santee & Faria (1985) não utilizaram o critério de registro de pares de comportamento da maneira adotada no presente estudo (ver Métodos). Ademais, características físicas das árvores escarificadas com relação ao fluxo de exsudação e a dureza da casca podem explicar diferenças nas frequências dos comportamentos, principalmente, escarificar e comer.

Lazaro-Perea *et al.* (1997) afirmam que todos os comportamentos de marcação de cheiro em *C. jacchus* sempre ocorreram depois da escarificação (90% dos registros) ou de comer ou cheirar. O fato do comportamento de escarificar-marcar aparecer com tanta frequência reflete como o contato oral com o orifício pode estimular o comportamento

subseqüente de marcação de cheiro. Duas possibilidades podem ser aventadas. A primeira possibilidade seria de que o contato da boca com o substrato poderia estimular o comportamento de marcação de cheiro em função da presença de substâncias químicas depositadas no orifício. O sinal químico chegaria ao órgão vomeronasal, através do palato mole, estimulando uma resposta comportamental. No entanto, pouco se sabe sobre o funcionamento desse sistema em *C. penicillata*.

A segunda possibilidade seria que o ato de marcar após a escarificação evitaria que o buraco marcado fosse visitado subseqüentemente por outros membros do grupo, aumentando a eficiência da exploração da goma. Este comportamento, portanto, ocorreria independentemente da presença de substâncias químicas previamente depositados no buraco. Obviamente, uma explicação não invalida a outra, afinal a marcação de cheiro deve exercer funções diferentes em situações distintas. Um mesmo odor poderia ter um “significado” quando depositado num substrato não-gomífero em áreas territoriais limítrofes e outro quando depositado sobre um orifício de goma.

A seqüência comer-marcas apareceu com a mesma freqüência que a combinação escarificar-marcas. Da mesma forma, ao se alimentarem, os animais poderiam se expor aos sinais químicos deixados anteriormente quando algum animal, até mesmo ele próprio, marcou o buraco. Assim, após ingerirem a goma, responderiam ao sinal químico com a marcação do local. Isso explicaria também a marcação de cheiro realizada em substratos não gomíferos de cativeiro.

A terceira seqüência mais freqüente foi escarificar-comer. Esta pode ocorrer em função da relação próxima que existe entre os dois comportamentos. Quando estão escarificando, os animais podem encontrar alguma goma, ou também, podem escarificar para retirar uma porção de exsudado endurecido ou mesmo para estimulariam a liberação da goma.

Entretanto, comer-escarificar não apareceu numa freqüência tão alta quanto escarificar-comer. Se ambos os comportamentos acontecessem de forma aleatória, não deveriam obedecer a nenhuma ordem específica. Assim, a maior freqüência de escarificar-comer merece uma explicação. A ordem inversa observada para este par de comportamentos por Santee & Faria (1985) pode também estar nas diferenças intrínsecas à fisiologia das árvores exploradas. No presente estudo, a árvore focal foi da espécie *Didimopanax morototoni*, enquanto as árvores utilizadas em Santee & Faria (1985) foram *Callistene major*, *Tapirira guianenses* e *Vochysia pyramidalis*.

Diferenças interespecíficas na forma e profundidade das escarificações são conhecidas (Coimbra-Filho, 1972; Rizzini & Coimbra-Filho, 1981), e podem ser relevantes

aqui, embora faltem dados específicos sobre as características das respectivas espécies de plantas mencionadas. Além de diferenças nos padrões de escarificação de plantas distintas, o padrão de fluxo de exsudação pode também ser influenciado por diferenças na frequência de visita.

Por fim, algumas seqüências de pares de comportamentos foram raras (mar-esc, che-com, che-esc, com-esc) ou ausentes (esc-che, com-che, mar-com, mar-che, che-mar), o que reforça ainda mais a idéia do caráter sistemático e não-aleatório destes comportamentos.

REFERÊNCIAS

- Coimbra-Filho, A.F. 1972. Aspectos inéditos do comportamento de sagüis do gênero *Callithrix* (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia** 32: 505-512.
- Epple, G., A.M. Belcher, I. Kuederling, U. Zeller, L. Scolnick, K.L. Greenfield & A.B. Smith III, 1993. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae pp.123-151. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (A.B. Rylands, Ed.) Oxford University Press, Oxford.
- Faria, D.S. 1983. Uso de árvores gomíferas do cerrado por *Callithrix jacchus penicillata* pp. 83-96. *In: A Primatologia no Brasil* (M.T. Mello, Ed.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.
- Lacher, T.E., G.A.B. Fonseca, C. Alves Jr. & B. Magalhães-Castro, 1981. Exsudate-eating, scent-marking and territoriality in wild population of marmosets. **Animal Behaviour** 29: 209-306.
- Lazaro-Perea, C., C.T. Snowdon & D.P. Santee, 1997. Competition and chemical communication in wild groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Annals of the New York Academy of Science** 807: 534-537.
- Martin, P. & P. Bateson, 1986. **Measuring Behaviour: an Introductory Guide**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nogueira, S.L., M.B.C de Sousa, C.F. de Medeiros Neto, & M.P. de Oliveira Costa, 2001. Diurnal variation in scent marking behavior in captive male and female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **Biological Rhythm Research** 32: 169-177.
- Rizzini, C.T. & A.F. Coimbra-Filho, 1981. Lesões produzidas pelo sagüi, *Callithrix p. penicillata* (E. Geoffroy, 1812) em árvores do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia** 41: 579-583.
- Rylands, A.B. & D.S. Faria, 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix* pp.263-271. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior, and Ecology* (A.B. Rylands, Ed.) Oxford University Press, Oxford.
- Santee, D.P. & D.S. Faria, 1985. Padrões de comportamentos utilizados pelos sagüis (*Callithrix jacchus penicillata*) na retirada de exsudado. **Psicologia** 11: 65-74.

Stevenson, M.F. & A.B. Rylands, 1988. The marmosets, genus *Callithrix* pp.131-222. In: **Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2** (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund-US, Washington DC.

UMA ABORDAGEM PARA O ESTUDO DA COGNIÇÃO EM PRIMATAS

Olavo de Faria Galvão¹
Romariz da Silva Barros¹

Resumo. O estudo evolutivo da cognição é um empreendimento multidisciplinar, envolvendo análises paleontológicas, antropológicas, neurológico-lingüísticas e comportamentais. Há consenso de que a cognição humana evoluiu a partir de algumas características comuns aos vertebrados, mamíferos e primatas. Assim sendo, conhecer a atividade cognitiva de primatas não humanos pode permitir entender o ponto de partida da cognição humana. Aqui, são analisados comparativa e evolutivamente relatos da ocorrência de diferenciação cultural em primatas em ambiente natural, que indicam a capacidade de transmissão social de repertórios aprendidos, e estudos de laboratório sobre a capacidade simbólica e de comunicação em chimpanzés. Uma alternativa de investigação envolve o estudo das condições para a construção, em primatas não humanos, de repertórios comportamentais abstratos, tomados como uma seqüência hierárquica que caracteriza processos comportamentais envolvidos no desenvolvimento do funcionamento cognitivo. A abordagem evolutiva supõe que a complexidade comportamental resulta da interação de um conjunto de processos simples, atuando sobre organismos gradualmente mais complexos. O comportamento simbólico é tomado como a compreensão ou uso de relações símbolo-referente, onde o indivíduo responde de maneira equivalente ao símbolo em uma variedade de contextos, e linguagem é o uso de relações simbólicas em conformidade com as regras de uma sintaxe formal. Pressupõe-se que a linguagem e a abstração dependem da formação de classes, cujos elementos guardam entre si relações de equivalência e ostentam a propriedade da substitutabilidade. Nosso programa de pesquisas visa à elaboração de uma sucessão gradual de procedimentos para verificar se macacos-prego (*Cebus apella*), mediante cuidadosa engenharia comportamental, podem vir a demonstrar também a formação de classes de equivalência, um fenômeno comportamental que, como dito, parece ser a base da cognição e linguagem.

Palavras-chave: cognição, primatas, evolução, *Cebus apella*, abordagem comparativa, comportamento.

Abstract. The evolutionary study of cognition is a multidisciplinary approach involving analyses from a variety of fields, including paleontology, anthropology, neurological linguistics, and behavioral studies. It is widely accepted that human cognition evolved from certain characteristics common to the vertebrates, mammals, and primates. Given this, understanding the cognitive abilities of nonhuman primates may help to identify the starting point for human cognition. Here, reports on cultural differentiation in free-ranging primates (which indicate a capacity for social transmission of learned repertoires) and laboratory studies on communication in chimpanzees are analyzed from comparative and evolutionary viewpoints. An alternative investigative strategy involves the study of the conditions necessary for the construction, in nonhuman primates, of abstract behavioral repertoires, taken as a hierarchical sequence which characterizes the behavioral processes involved in the development of functional cognition. The evolutionary approach assumes that behavioral complexity is a

¹Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa 01, 66.075-110 Belém – PA. Correspondência para Olavo F. Galvão: olavo@pq.cnpq.br.

result of the interaction of a set of simple processes, which develop into ever more complex organisms. Symbolic behavior is defined here as the understanding or use of symbolic-referential relationships, in which the individual responds in the same way to a symbol, independently of its context, and language is the use of symbolic relationships structured by a formal syntax. Presumably, language and abstraction depend on the formation of classes, the elements of which maintain inter-relationships of equivalence and are perfectly substitutable. Our research program is based on the elaboration of a gradual succession of procedures which aim to verify whether or not capuchins (*Cebus apella*) are able to demonstrate the formation of equivalence classes – a behavioral phenomenon that, as said before, may be basic for cognition and language – following careful behavioral engineering.

Key words: cognition, primates, evolution, *Cebus apella*, comparative approach, behavior.

A capacidade de aprendizagem simbólica de animais vem sendo pesquisada de diferentes maneiras em estudos de laboratório e em condições naturais. As definições e critérios do que pode ser considerado como simbólico abrangem desde as evidências mais simples de comunicação animal até as mais estritas que requerem a evidência de uso de linguagem. Neste texto, defendemos uma abordagem evolutiva para o estudo do comportamento simbólico, entendido como precursor da linguagem, na medida em que esta consiste de redes de relações simbólicas.

Alguns estudos de laboratório (Oden *et al.*, 1988; Savage-Rumbaugh & Lewin, 1994) e outros desenvolvidos em ambiente natural (Whiten *et al.*, 1999) com primatas não humanos têm relatado a possibilidade de ensino de comportamentos controlados por relações abstratas. Oden *et al.*, (1988), mostraram que chimpanzés (*Pan troglodytes*) infantes aprenderam a escolher dentre alguns objetos aqueles que eram iguais a objetos modelo previamente apresentados. Foram também capazes de escolher objetos iguais ao modelo em testes com objetos novos. Isto sugere o desenvolvimento do conceito abstrato de identidade. Savage-Rumbaugh & Lewin (1994), mostraram a possibilidade do ensino precoce de linguagem a um chimpanzé, através do uso de lexigramas e gestos em um ambiente planejado. A respeito desse famoso relato, Greenspan & Shanker (2004, p. 153) comentam que “De início, Kanzi foi desconsiderado pela comunidade científica como uma aberração: a versão bonobo de um gênio que tinha aterrissado por acaso no laboratório de Sue. Mas quando Panbanisha demonstrou as mesmas habilidades cognitivas e comunicativas, tornou-se claro que a explicação para o seu desenvolvimento estava no ambiente enriquecido de linguagem em que eles foram criados”. A despeito do otimismo de Greenspan e Shanker, há ainda muita pesquisa a ser feita para traçar um paralelo entre as possibilidades cognitivas e comunicativas de primatas não humanos e *Homo sapiens*,

mas já está evidente que a abordagem do ensino precoce faz a diferença na formação de um indivíduo para o qual os comportamentos controlados por relações abstratas e simbólicas sejam espontâneos.

Nos trechos transcritos a seguir, Cook *et al.*, (1998, pp. 191-192) apontam na mesma direção: “Ainda que seja assunto de contínuo debate, alguns animais agora parecem capazes de usar e entender aspectos da linguagem simbólica do tipo da humana (Gardner ASL, Lexigramas de Savage-Rumbaugh entre outros). O estudo desses animais, em conjunto com os estudos dos sistemas naturais de comunicação vão possivelmente esclarecer as origens da linguagem e sua contribuição para o pensamento. ... Em particular, o desenvolvimento e crescente uso de procedimentos de teste para animais baseados em computadores tem resultado em um número crescente de comparações frutíferas entre a cognição animal e humana”.

Cabe apontar a divergência entre os estudiosos, uns caracterizando a linguagem e comunicação como exclusivamente humanas e, portanto, como evidências de uma diferença qualitativa entre a cognição humana e a animal, e outros, dentre os quais nos incluímos, que, mesmo concordando com a existência dessa diferença, interpretam-na como resultado de evolução filogenética e desenvolvimento ontogenético e buscam em estudos comparativos evidências de pré-requisitos e equivalentes dos comportamentos cognitivos e comunicativos humanos nos animais.

Em um exemplo do que se pode considerar uma abordagem dicotômica, Tomasello *et al.*, (1993), defenderam a restrição dos conceitos de aprendizagem e evolução culturais a humanos, diferenciando esses conceitos daquele de complexidade social, aplicável aos animais não humanos. Para justificar tal restrição, eles interpretam dados da literatura como evidências de que chimpanzés são incapazes de aprendizagem colaborativa e inferem que essa incapacidade existe “porque eles não concebem os outros como agentes reflexivos – eles não simulam mentalmente a perspectiva de outra pessoa ou chimpanzé simulando mentalmente a [partir da] sua perspectiva” (p. 505).

Dentre outras críticas possíveis a esta abordagem dicotômica, apontamos duas: (1) inferir a incapacidade de aprendizagem colaborativa a partir de insucesso em tarefas experimentais deveria levar em conta a possibilidade de que, em diferentes condições, os sujeitos pudessem mostrar essa capacidade; e (2) atribuir uma incapacidade interativa a uma incapacidade mental é uma forma de raciocínio circular. Evidentemente, criticar esta distinção não implica em considerar que humanos e chimpanzés têm capacidades cognitivas iguais, mas refere-se à necessidade de se abordar a diferença de modo evolutivo, interpretando dados sem inferências a supostas capacidades mentais.

Outra forma de embasar a afirmação da exclusividade humana quanto à capacidade simbólica está na diferença existente entre o sistema nervoso dos humanos e dos demais antropóides. Leakey (1981) refere-se ao fato de que o cérebro de nossos ancestrais hominídeos, de até três milhões de anos atrás, já mostrava estrutura característica diferente daquela dos demais antropóides. Possivelmente, as diferenças como a postura erecta, o uso das mãos, e as mudanças na estrutura e controle da laringe e dos músculos do tórax, todas interrelacionadas, tenham sido fundamentais, junto com novos modos de vida ligados ao maior período de imaturidade dos bebês humanos, diminuição das diferenças de gênero, hábitos alimentares e estrutura social, para o desenvolvimento cultural. No entanto, já com seu sistema nervoso diferente, os humanos ficaram na pedra lascada por dois milhões de anos e, só recentemente, digamos nos últimos 50.000 anos, se viu uma aceleração nas mudanças culturais. Disso se pode concluir que a inexistência de linguagem simbólica desenvolvida em uma espécie *não* implica que não existam as bases biológicas para seu desenvolvimento ou de seus pré-requisitos. Não se está propondo aqui uma análise precisa das possíveis relações de precedência entre os elementos do conjunto de características acima apontadas, e nem de apontar todas as características relevantes ao entendimento da evolução da capacidade simbólica. Análises mais abrangentes podem ser encontradas em Deacon (1997).

Uma abordagem conceitual alternativa promissora para a análise da cognição em primatas foi feita por Strum *et al.*, (1997), que propuseram o conceito de processo cognitivo socialmente distribuído. Segundo estes autores (p. 68), “O esquema começa usando a linguagem da coordenação para traduzir interações sociais tradicionais para sistemas de ligações entre indivíduos, que são específicos de seus contextos. Isso implica que o significado dos eventos de co-ordenação e ação situada reside na interação e não no indivíduo. Portanto, pelo menos até certo ponto, podemos investigar a cognição de primatas pelo exame desses processos cognitivos socialmente distribuídos, mais facilmente observáveis”. Esta abordagem permite estudar a complexidade social em seu próprio nível, sem precisar de inferências no nível das supostas capacidades psíquicas individuais que a embasariam, sendo conceitualmente consistente com as análises adicionais, nos níveis evolutivo, biocomportamental e comportamental.

Em sua influente obra, Deacon (1997) reconhece o caráter único da comunicação humana, analisa dados lingüísticos, arqueológicos, genéticos e evolutivos, e apresenta um conjunto integrado de hipóteses e teorias para desvendar a origem da linguagem humana e as razões de seu caráter único. Analisando a filogênese do sistema nervoso dos hominídeos, encontra evidências de que a evolução do sistema nervoso humano tem estreita correlação

com a evolução da complexidade social e simbólica nos nossos ancestrais. Dentre os dados relevantes que Deacon utiliza em sua equação da co-evolução da linguagem e do cérebro, estão as mudanças para o controle operante da laringe e ritmo respiratório, e a relação entre o desenvolvimento das estruturas cerebrais e o aumento das relações interneurônios. Analisa o paradoxo da aprendizagem precoce da linguagem pela criança, refutando a hipótese da existência de um dispositivo inato de aquisição da linguagem. Segundo o autor, a maneira como o fenômeno ontogenético da competição pela sobrevivência de axônios, que tem estreita relação com a existência de períodos críticos para a aquisição de repertórios, ocorre na criança, cujo período de imaturidade é estendido, favorece a aprendizagem das relações simbólicas. Analisando relatos de comunicação animal como o de Seyfarth *et al.*, (1980), por exemplo, Deacon afirma que é impróprio considerar este tipo de fenômeno como um exemplo de linguagem simples por não satisfazer o caráter da linguagem enquanto sistema de relações simbólicas. Nós humanos conservamos a capacidade de comunicação por gestos, que se caracteriza pela relação indéxica, de apontar eventos e reações apropriadas, mas não por relações simbólicas abstratas.

Por outro lado, como Strum *et al.*, (1997), Deacon entende as demonstrações da capacidade de aprendizagem simbólica de chimpanzés em condições artificiais como indicativas de que, muito antes do cérebro hominídeo se diferenciar do cérebro dos demais primatas, o cérebro dos primatas já possuía as condições para a aprendizagem simbólica que, entretanto, só iria se efetivar na natureza quando um conjunto de outras características se desenvolvesse nos nossos antepassados. Considerando a coerência desse corpo de teorias e a convergência das interpretações relativas à filogenia do funcionamento simbólico, é possível afirmar que o potencial para o avanço significativo da pesquisa experimental, e portanto do conhecimento científico sobre os processos cognitivos humanos e não-humanos, é crescente e promissor. Um programa de pesquisas sobre cognição animal, por exemplo, pressupõe um arcabouço conceitual consistente com os recentes avanços das ciências experimentais e um modelo experimental articulado com a teoria.

A seguir, tecemos considerações sobre o modelo teórico-experimental adotado no programa de pesquisas da Escola Experimental de Primatas (EEP) da Universidade Federal do Pará, caracterizando-o como uma opção produtiva para o estudo do desenvolvimento de repertórios pré-simbólicos em macacos-prego, *Cebus apella* (Galvão *et al.*, 2002; Barros *et al.*, 2005). Para uma abordagem evolutiva da complexidade, um primeiro fator a ser considerado é o de que o contato dos indivíduos com o seu ambiente se dá através do comportamento cuja, digamos, infraestrutura (isto é, o conjunto dos receptores sensíveis a mudanças ambientais de luz, calor, pressão, composição química, e o dos efetores que

realizam os movimentos) é herdada, de forma que suas características comportamentais que lhes permitem interagir com seu ambiente são semelhantes às de seus ancestrais. Das capacidades comportamentais herdadas, uma, estreitamente relacionada com a variabilidade comportamental necessária para a adaptação a um ambiente em constante mudança, é a capacidade de aprender, que se comprovou estar presente mesmo em organismos unicelulares (Jennings, 1976; Peeke & Herz, 1973).

Um segundo fator, a ser considerado em uma abordagem seletiva, é que a complexidade estrutural e funcional dos organismos na natureza resulta da interação de um conjunto de processos simples, atuando sobre organismos gradualmente mais complexos (Donahoe & Palmer, 1994). Aplicada ao comportamento, esta concepção nos permite colocar em um grande grupo os diversos processos responsáveis pela variação comportamental e, em outro grupo, os processos responsáveis pela seleção comportamental. No caso específico das relações ambiente-comportamento, o mecanismo de reforço se torna extremamente relevante como fator de seleção.

Quanto às definições de cognição, partimos da definição de Bates (1979), segundo a qual o comportamento simbólico é a compreensão ou uso, dentro ou fora de situações de comunicação, de uma relação entre um símbolo e seu referente, de tal maneira que o símbolo é tratado como pertencente a ou substituível por seu referente em uma variedade de contextos. Ao mesmo tempo, o símbolo é separável de seu referente, isto é, eles não se tornam a mesma coisa. Em complementação a isso, Stewart (1996, p. 312) considera cognição como “a manipulação de representações simbólicas de acordo com as regras de uma sintaxe formal”. Seguindo o mesmo raciocínio, Deacon (1997), como já mencionado, também ressalta o comportamento simbólico como rede de relações abstratas. Assim sendo, a relação símbolo-referente apenas corresponderia a comportamento pré-simbólico, e as relações símbolo-símbolo seriam o comportamento simbólico propriamente dito, ou linguagem. De qualquer maneira que se defina, o que estamos procurando são evidências de que um repertório de relações arbitrárias consistentes seria produtivo, evidenciando a substituíbilidade entre estímulos, que formaria a base das relações simbólicas e da linguagem.

Estamos propondo, no contexto do estudo experimental do comportamento cognitivo, que a base da linguagem e da abstração é a capacidade de lidar com classes, ou seja, com conjuntos de eventos, de maneira contextualmente controlada. Dizemos contextualmente controlados porque um mesmo evento, ou seja, um estímulo, pode ter diferentes funções em diferentes contextos. Uma mesma palavra, por exemplo, pode se referir a diferentes aspectos da realidade em diferentes contextos. Se estamos falando de frutas, por exemplo, a palavra manga refere-se ao conjunto das frutas com determinadas

características comuns em termos de cor, estrutura, sabor. Se estivermos falando de costura, a mesma palavra refere-se ao conjunto de partes do vestuário que cobrem os braços. A habilidade de responder diferentemente a um mesmo estímulo conforme o contexto é necessária para a sobrevivência, a demonstração dessa habilidade em laboratório, entretanto, está por ser feita. A dificuldade está em estudar experimentalmente o comportamento complexo, mantendo o controle de variáveis que permitam a inferência das relações comportamento-ambiente vigentes.

A demonstração da capacidade de animais de responder a estímulos como membros de classes de equivalência evidencia a suficiência da história de aprendizagem de relações arbitrárias, indicando que a linguagem seria construída a partir de repertórios básicos de equivalência (Barros *et al.*, 1996; Carr *et al.*, 2000; Sidman, 1994; Zentall, 1996). A busca de tal demonstração em condições experimentais é o desafio a que nos dedicamos na EEP, estudando como selecionar ou construir, no repertório de macacos-prego, relações ambiente-comportamento típicas de relações simbólicas.

Uma análise experimental da aquisição de comportamentos complexos vem sendo desenvolvida e tem resultado em uma engenharia comportamental adequada para produzir repertórios gradualmente mais complexos, com estrito controle de variáveis, o que permite produzir relações ambiente-comportamento e verificar se são coerentes com as relações planejadas. Um conjunto de conceitos nos permite a interpretação do comportamento em situações complexas, e planejar a construção de repertórios comportamentais abstratos. O modelo integra conceitos analíticos e procedimentos experimentais que vêm permitindo planejar, para cada indivíduo, o desenvolvimento de uma seqüência hierárquica de repertórios, ou seja, uma seqüência de repertórios com complexidade crescente.

A formação de classes de equivalência é o modelo que vem governando nossas decisões de pesquisa, tendo como pressuposto que ao aprender algumas relações arbitrárias, os macacos serão capazes de exibir competência em outras relações derivadas daquelas aprendidas. A equivalência de estímulos é, portanto, um modelo para se estudar experimentalmente em animais a idéia de representação e relações de significado.

Pressupõe-se que, através do modelo experimental da formação de relações de equivalência, podemos entender como elementos arbitrariamente relacionados se tornam equivalentes (princípio da substitutabilidade). Este conhecimento pode nos permitir avançar a compreensão sobre o desenvolvimento de repertórios complexos como a linguagem, nos quais relações arbitrárias (ou seja, não baseadas em semelhança física) entre palavras e outros eventos se tornam produtivas, ou seja, recombináveis.

Como já foi dito acima, o trabalho de pesquisa na EEP baseia-se na hipótese de que

o desenvolvimento da linguagem depende de um funcionamento simbólico, já que a própria linguagem é um sistema que envolve relações de equivalência. Assim, dito ainda de outra forma, o programa de pesquisas da EEP visa à elaboração de um currículo, uma sucessão gradual de procedimentos que proporcione aos sujeitos, repertórios favoráveis à emergência destas relações de equivalência.

A abordagem experimental, acima delineada, é compatível com definições geralmente aceitas de cognição, e os resultados até aqui obtidos mostraram que, dadas as condições adequadas, macacos-prego são capazes de adquirir o conceito de igualdade (Barros *et al.*, 2002), operacionalizado no desempenho de identidade generalizada, assim como já foi possível demonstrar desempenhos de escolha por identidade generalizada em chimpanzés (Oden *et al.*, 1988) e leões-marinhos (Kastak *et al.*, 2001; Schusterman & Kastak, 1993). Um conceito teórico que vem permitindo análises consistentes do comportamento de escolha é a teoria da coerência de controle de estímulos (McIlvane *et al.*, 2000), que explicita as condições em que o controle de estímulos planejado pelo experimentador coincide com o controle de estímulos efetivamente vigente nas escolhas do sujeito.

O planejamento de ensino passo a passo, levando em consideração o desempenho em cada etapa precedente, já se mostrou eficiente para a obtenção da emergência de desempenho de identidade generalizada. Agora estamos seguindo para o ensino de relações arbitrárias, com a mesma abordagem geral. Ainda é cedo para aceitar que o macaco-prego não seja capaz de fazer relações abstratas entre estímulos (Sidman, 2000). Se por um lado é certo que esses indivíduos jamais atingirão o nível de desempenho intelectual humano, definir a priori os limites de suas possibilidades com base em demonstrações de insucessos é desprezar a tecnologia de ensino e as possibilidades hoje existentes de estender o repertório de animais, ou de indivíduos com retardo mental e déficit severo de linguagem, para muito além do que se imaginou possível até há pouco tempo atrás.

Agradecimentos Agradecemos CNPq, CAPES, FINEP, e os National Institutes of Health (NIH) pelo apoio financeiro. Uma versão modificada deste trabalho foi publicada por Galvão *et al.* (2008) em *Reviews in the Neurosciences*, volume 19.

REFERÊNCIAS

- Barros, R.S. , O.F. Galvão & J.C.S. Fontes, 1996. Um teste de simetria após treino de discriminações condicionais de posição com macaco *Ateles paniscus paniscus*. **Acta Comportamentalia** 4: 181-204.
- Barros, R.S., O.F. Galvão & W.V. McIlvane, 2002. Generalized identity matching-to-sample in *Cebus apella*. **The Psychological Record** 52: 441-460.
- Barros, R.S., O.F. Galvão & A.C. Rocha, 2005. O pesquisador na escola experimental de primatas: de experimentador a programador de contingências. **Inter-Ação** 9: 201-214.
- Bates, E. 1979. **The Emergence of Symbols: Cognition and Communication in Infancy**. Academic Press, New York.
- Carr, D., K.M. Wilkinson & D. Blackman, 2000. Equivalence classes in individuals with minimal verbal repertoires. **Journal of the Experimental Analysis of Behavior** 74: 101-114.
- Cook, R.G., J.S. Katz & B.R. Cavoto, 1998. Processes of visual cognition in the pigeon pp.189-214. *In: Perspectives on fundamental Processes in intellectual Functioning, Volume 1 – A Survey of Research Approaches*(S. Soraci & W.J. McIlvane, Eds.) Ablex Publishing Co., Stamford.
- Deacon, T.W. 1997. **The symbolic Species: The Co-Evolution of Language and the Brain**. New York: Norton.
- Donahoe, J.W. & D.C. Palmer, 1994. **Learning and complex Behavior**. Boston: Allyn and Bacon.
- Galvão, O.F., R.S. Barros, S.B. Lima, C.M. Lavratti, J.R. Santos, A.L. Brino, W.V. Dube & W.J. McIlvane, 2005. Extent and limits of the matching concept in *Cebus apella*: a matter of experimental control? **The Psychological Record** 55: 219-232.
- Galvão, O.F., R.S. Barros, A.C. Rocha, M.B. Mendonça & P.R.K. Goulart, 2002. Escola experimental de primatas. **Estudos de Psicologia** 7: 361-370.
- Greenspan, S.I. & S.G. Shanker, 2004. **The first Idea: how Symbols, Language and Intelligence evolved from our Primate Ancestors to modern Humans**. Da Capo Press, Cambridge.
- Jennings, H.S. 1976. **Behavior of the lower Organisms**. Bloomington: Indiana University Press.
- Kastak, C.R., R.J. Schusterman & D. Kastak, 2001. Equivalence classification by California sea lions using class-specific reinforcers. **Journal of the Experimental Analysis of Behavior** 76: 131-158.
- Leakey, R.E. 1981. **Origens**. Melhoramentos (São Paulo) - Editora UnB, Brasília.
- McIlvane, W.J. & M.F. Cataldo, 1996. On the clinical relevance of animal models for the study of human mental retardation. **Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews** 2: 188-196.
- McIlvane, W.J., R. Serna, W.V. Dube & R. Stromer, 2000. Stimulus control topography coherence and stimulus equivalence: Reconciling test outcomes with theory pp.85-110. *In: Issues in experimental and applied Analyses of Human Behavior* (J. Leslie & D.E. Blackman, Eds.) Context Press, Reno.

- Oden, D.L., R.K.R. Thompson & D. Premack, 1988. Spontaneous transfer of matching by infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). **Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes** 14: 140-145.
- Peeke, H.V.S. & M.J. Herz, 1973. **Habituation: physiological Substrates**, Volume 2. Academic Press, New York.
- Savage-Rumbaugh, S. & R. Lewin, 1994. **Kanzi: the Ape at the Brink of the Human Mind**. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Schusterman, R.J. & D. Kastak, 1993. A California sea lion (*Zalophus californianus*) is capable of forming equivalence relations. **The Psychological Record** 43: 823-839.
- Seyfarth, R., D. Cheney & P. Marler, 1980. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. **Science**, 210: 801-803.
- Sidman, M. 1994. **Equivalence Relations and Behavior: a Research Story**. Authors Cooperative, Boston.
- Sidman, M. 2000 Equivalence relations and the reinforcement contingency. **Journal of the Experimental Analysis of Behavior** 74: 127-146.
- Stewart, J. 1996. Cognition = life: implications for higher-level cognition. **Behavioural Processes** 35: 311-326.
- Strum, S.C., D. Forster & E. Hutchins, 1997. Why Machiavellian intelligence may not be Machiavellian pp.50-85. *In: Machiavellian intelligence II: Extensions and Evaluations* (A. Whiten & R.W. Byrne, Eds.) Cambridge University Press, Cambridge.
- Tomasello, M., A.C. Kruger & H.H. Ratner, 1993. Cultural learning. **Behavioral and Brain Sciences** 16: 495-552.
- Whiten, A., J. Goodall, W.C. McGrew, T. Nishida, V. Reynolds, Y. Sugiyama, C.E.G. Tutin, R.W. Wrangham & C. Boesh, 1999. Cultures in chimpanzees. **Nature** 399: 682-685.
- Zentall, T.R. 1996. An analysis of stimulus class formation in animals. *In: Stimulus Class Formation in Humans and Animals* (T.R. Zentall & P.M. Smeets, Eds.) Elsevier, Amsterdam.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Laroque, P., S. Porfírio, M.M. Oliveira & A.B. Rylands, 2008. Adaptação de rádio transmissor para macho adulto de *Alouatta belzebul* pp. 70-76. In: A Primatologia no Brasil - 9 (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

**ADAPTAÇÃO DE RÁDIO TRANSMISSOR PARA MACHO ADULTO DE
*ALOUATTA BELZEBUL***

*Plautino Laroque*¹
*Simone Porfírio*²
*Marcelo M. Oliveira*¹
*Anthony B. Rylands*³

Resumo. O osso hióide super-desenvolvido dos machos de *Alouatta* impede a utilização de colares tradicionais de rádio-transmissor, impossibilitando o monitoramento eficiente do indivíduos deste sexo na natureza. Aqui, apresentamos um novo desenho de colar, com cinto torácico, apropriado para uso em machos. O novo modelo foi testado e comprovado, inclusive na natureza. Assim, foi aprovado para uso em outros trabalhos de reintrodução e translocação.

Palavras-chave: *Alouatta belzebul*, hióide, rádio-telemetria, colar, comportamento.

Abstract. The hyper-developed hyoid in male *Alouatta* restricts the use of traditional radio transmitter collars, impeding the efficient monitoring of animals of this sex in the wild. Here, we present a new design of collar, with a thoracic belt, appropriate for use on males. The new model was tested under captive and natural conditions, and proved effective. It was thus approved for use in reintroductions and translocations.

Key words: *Alouatta belzebul*, hyoid, radio-telemetry, collar, behavior.

¹Centro de Proteção de Primatas Brasileiros/ICMBIO, Praça Antenor Navarro, 5, 58.010-480 João Pessoa – PB;

²Universidade Estadual da Paraíba, Depto de Biologia, Campina Grande - PB;

³Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, Washington DC, EUA;
Correspondência para Simone Porfírio: simoneporfírio@yahoo.com.br.

INTRODUÇÃO

O gênero *Alouatta* é um dos cinco que compõe a família Atelidae (Rylands *et al.*, 2000). Constitui um grupo monofilético com as seguintes autapomorfias: um côndilo occipital mais posterior do que a posição mais ventral dos demais Platyrrhini, um achatamento da caixa craniana nos machos adultos (o crânio é abaulado nos demais atelídeos), e uma mandíbula desenvolvida e alargada para abrigar um osso hióide modificado formando uma câmara de ressonância (Gregorin, 1996).

A identificação individual de primatas é pré-requisito fundamental para estudos de ecologia e comportamento de populações silvestres a longo prazo (Cullen Jr. & Valladares-Pádua, 1997). Esta identificação pode ser feita através de acessórios como: tornozeleiras, brincos e colares. Estes colares podem ser de couro ou de nylon colorido, com etiquetas coloridas, de alumínio, acrílico ou plástico. Podem também ser dotados de rádios-transmissores (Scott Jr. *et al.*, 1976; Serio-Silva, 1997). Porém, este recurso tinha seu uso em *Alouatta* limitado a fêmeas adultas (Glander *et al.*, 1991) por causa do saliente hióide dos machos.

Em procedimentos de translocação de *Alouatta*, são relativamente freqüentes os casos de desmembramento do grupo e dispersão dos membros (Lindberg & Santini, 1984; Ostro *et al.*, 1999; Richard-Hansen *et al.*, 2000). Nesta situação, o monitoramento de todos os indivíduos por rádio-telemetria, independentemente de seu sexo é essencial. O objetivo deste estudo é de relatar a experiência de adaptação de um rádio-colar em um macho adulto de *Alouatta belzebul*, realizada durante um trabalho de translocação no Estado da Paraíba.

DESCRIÇÃO

Um grupo de *Alouatta belzebul*, composto por um macho adulto, uma fêmea adulta, uma fêmea subadulta e um filhote macho, foi capturado na Reserva Particular de Patrimônio Natural da Fazenda Pacatuba em Sapé, Paraíba, (a 47 km da capital João Pessoa, 07°03'11"S, 35°09'32"W), visando sua translocação para a Reserva Biológica Guaribas (Rebio Guaribas), em Mamanguape, 45 km distante (06°40'-06°48'S e 35°06'-35°12'W), abrangendo os municípios paraibanos de Rio Tinto e Mamanguape. Durante o processo de translocação, apenas a fêmea adulta recebeu um rádio-colar por já ter atingido o tamanho adulto e não possuir um hióide proeminente. O macho adulto recebeu apenas uma

tornozeleira de nylon colorido, fixada na perna direita. A fêmea subadulta foi marcada apenas com tricotomia da cauda por estar ainda em fase de crescimento.

Após a soltura do grupo na Rebio Guaribas, todos os seus membros dispersaram em direções diferentes. Em seguida, foi possível monitorar apenas a posição da fêmea adulta, o único indivíduo dotado com transmissor, e o contato com os demais indivíduos foi perdido. Cerca de cinco meses depois, o macho adulto foi capturado por moradores locais, nas proximidades da reserva. Frente ao comportamento deste indivíduo, tornou-se imprescindível o monitoramento por rádio-telemetria. O animal foi mantido em cativeiro por quatro meses, para testes e adaptação de um novo modelo de coleira para o rádio-transmissor.

ADAPTAÇÃO À NOVA COLEIRA

Diferentemente do colar tradicional, o novo modelo não é fixado somente ao pescoço. Ele passa pelas costas e por baixo dos braços, sustentando o rádio na porção proximal do tórax, deixando livre o osso hióide (Figuras 1 e 2).

Devido ao conhecimento da existência de ferimentos causados por colares na pele sensível do pescoço de primatas (Neri, 1997), utilizou-se um colar-teste durante o período de cativeiro, observando-se a movimentação e o comportamento do macho. Quando este colar foi tirado após 120 dias de uso contínuo, foi feito um exame minucioso para verificar a integridade da pele na região atingida pelo mesmo (Figuras 3 e 4). Após a constatação da ausência de quaisquer lesões na pele ou dificuldade de movimentação (especialmente na caixa torácica, durante a respiração, a alimentação e movimentação dos braços no deslocamento sobre os galhos), foi possível decidir pela colocação da coleira definitiva para soltar o animal no ambiente natural (Figura 5).

Na seqüência, o indivíduo foi monitorado na natureza, durante os seis meses da vida útil da bateria do transmissor. Nenhuma alteração de comportamento ou movimentação foi observada durante este período. Por este motivo, optou-se por manter a coleira no animal como uma forma de identificação.

CONCLUSÃO

O novo desenho de coleira comprovou-se adequado para uso em machos de *Alouatta*. O modelo não provocou qualquer ferimento no animal, nem interferiu com seu comportamento ou movimentação. Também, provou-se eficiente em condições de campo.

Assim, é recomendado para futuros trabalhos de re-introdução e translocação, garantindo o monitoramento de indivíduos do sexo masculino.

REFERÊNCIAS

- Cullen Jr., L. & C. Valadares-Pádua, 1997. Métodos para estudos de ecologia, manejo e conservação de primatas na natureza pp.239-269. *In: Manejo e Conservação de Vida Silvestre no Brasil* (C. Valadares-Pádua, R.E. Bodmer & L. Cullen Jr., Eds.) Sociedade Civil Mamirauá/CNPq, Belém.
- Glander, K.E., L.M. Fedigan, L. Fedigan & C. Chapman, 1991. Field methods for capture and measurement of three monkeys in Costa Rica. *Folia Primatologica* 57: 70-82.
- Gregorin, R. 1996. **Variação geográfica e Taxonomia das Espécies brasileiras do Gênero *Alouatta Lacépède, 1799* (Primates, Atelidae)**. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo.
- Lindberg, S.M. & M.E.L. Santini, 1984. A reintrodução do bugio preto (*Alouatta caraya* Humboldt, 1812 - Cebidae), no Parque Nacional de Brasília. *Brazil Florestal* 57: 35-53.
- Neri, F.M. 1997. **Manejo de *Callicebus personatus* (Geoffroy, 1812) resgatados: uma tentativa de Translocação e Estudos ecológicos de um Grupo silvestre na Reserva Particular de Patrimônio Natural Galheiros – Minas Gerais**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Ostro, L.E.T., S.C. Silver, F.W. Koontz, T.P. Young & R.H. Horwich, 1999. Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys *Alouatta pigra* in Belize, Central America. *Biological Conservation* 87: 181-190.
- Richard-Hansen, C. J.-C. Vié & B. de thoisy, 2000. Translocation of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Biological Conservation* 97: 247-253.
- Scott Jr., N., A.F. Scott & L.A. Malmgren, 1976. Capturing and marking howler monkeys for field behavioral studies. *Primates* 17: 527-533.
- Serio-Silva, J.C. 1997. Studies of holwer monkeys (*Alouatta palliate*) translocated to a Neotropical rainforest fragment. *Laboratory Primate Newsletter* 36: 11-14.
- Rylands, A.B., H. Schneider, A. Langguth, R.A. Mittermeier, C.P. Groves & E. Rodríguez-Luna, 2000. An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates* 8: 61-93.



Figura 1. Vista ventral do colar de nylon com rádio-transmissor na forma de coleira-tórax, colocada no macho adulto de *Alouatta belzebul*.



Figura 2. Vista dorsal da coleira colocada no macho de *A. belzebul*.



Figura 3. Verificação da integridade da pele do pescoço do macho adulto de *A. belzebul* após o uso do colar-teste



Figura 4. Verificação da integridade da pele do tórax do macho adulto de *A. belzebul* após o uso do colar-teste.



Figura 5. Colocação do colar definitivo após verificação das condições de saúde do macho.

SERIA O BUGIO-RUIVO (*ALOUATTA GUARIBA CLAMITANS*) UM EFICIENTE DISPERSOR DAS SEMENTES DO CAQUIZINHO-DO-MATO (*DIOSPYROS INCONSTANS*)?

Marcus Vinicius Athaydes Liesenfeld¹
João Semir²
Flavio A. M. Santos²

Resumo. A eficiência da dispersão pode ser determinada pela qualidade do sítio de dispersão da semente, que influencia a sobrevivência de sementes e plântulas. O bugio-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, ingere e defeca sementes do caquizeiro-do-mato, *Diospyros inconstans* (Ebenaceae), uma espécie arbórea secundária tardia, presente nas matas de encosta e restinga de Porto Alegre. Este estudo avaliou a eficiência deste primata como dispersor, baseado na análise comparativa do destino, da sobrevivência e da germinação *in situ* de sementes ingeridas pelos macacos. Para tanto, foram marcadas sementes ingeridas e não ingeridas pelos bugios, localizadas em três sítios: (a) árvore mãe; (b) dormitório noturno; (c) dormitório diurno (floresta secundária). Um total de 1.832 sementes foram monitoradas durante 314 dias, e alocadas a uma categoria de destino: predada; atacada por fungos; removida; não-removida; viva sem germinar; germinada; plântula morta. Sementes não dispersas pelos bugios foram mais atacadas por predadores e fungos do que sementes dispersas. Além de serem dispersas para sítios favoráveis para germinação, as sementes ingeridas pelos bugios-ruivos sobreviveram mais do que as não dispersas. Portanto, conclui-se que *A. g. clamitans* é um efetivo dispersor de *D. inconstans*, pois distribuiu suas sementes em locais da floresta secundária, apesar de não alterar sua viabilidade e velocidade de germinação. Não obstante *A. g. clamitans* colabora com o recrutamento de *D. inconstans* na floresta secundária jovem.

Palavras-chave: *Alouatta guariba clamitans*, *Diospyros inconstans*, dispersão de sementes, predação, germinação, recrutamento, regeneração de floresta.

Abstract. The efficiency of dispersal may be determined by the quality of the site where seeds are deposited, which influences the survival of seeds and seedlings. The brown howler, *Alouatta guariba clamitans*, ingests and defecates the seeds of the little persimmon, *Diospyros inconstans* (Ebenaceae), a late pioneer species commonly found in the hillside and secondary forests of Porto Alegre, Brazil. This study evaluated the efficiency of the primate as a disperser, based on the comparative analysis of the fate, survival and *in situ* germination of ingested seeds. For this, ingested and not ingested seeds were marked at three sites: (a) under parent-trees; (b) under sleeping sites; (c) under siesta sites. A total of 1832 seeds were monitored over a period of 314 days, and allocated to one of the categories: attacked by predators, attacked by fungi; removed; not removed; alive but not germinated; germinated; dead after germination. Seeds not dispersed by the howlers were subjected to more

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP. Endereço atual: Centro Multidisciplinar, Universidade Federal do Acre – Campus Floresta; Av. Canela Fina s/n., 69.980-000 Cruzeiro do Sul – AC, e-mail: athaydes@gmail.com;

²Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP.

predation and fungus attack than dispersed seeds. In addition to being dispersed to more favorable sites for germination, more ingested seeds survived. Overall, *A. g. clamitans* appears to be an effective disperser of *D. inconstans*, because it distributes its seeds in areas of secondary forest, despite the ingestion not alter the seed viability or the germination rates. Nevertheless, *A. g. clamitans* plays an important role in the recruitment of *D. inconstans* in young secondary forest.

Key words: *Alouatta guariba clamitans*, *Diospyros inconstans*, seed dispersal, seed predation, germination, recruitment, forest regeneration.

INTRODUÇÃO

A dispersão das sementes e o estabelecimento das plântulas são estádios cruciais na história de vida de uma planta (Chambers & MacMahon, 1994). A complexidade das interações entre plantas e frugívoros ainda é pouco compreendida, mas um grande número de trabalhos tem indicado que a dispersão endozoocórica de sementes é importante para a manutenção das populações de muitas espécies vegetais (Howe, 1984; Garber & Lambert, 1998; Andresen, 2002).

O maior benefício da dispersão zoocórica é a deposição das sementes em sítios favoráveis à sua sobrevivência a longo prazo. Além disto, existem muitas evidências que sementes que caem abaixo da matriz sofrem altas taxas de mortalidade (Wang & Smith, 2002). Entretanto, algumas espécies de árvores podem recrutar plântulas abaixo de suas copas (Chapman & Chapman, 1996; Hyatt *et al.*, 2003).

Por outro lado, frugívoros podem também interromper o processo quando mastigam as sementes ou quando estas são destruídas na passagem pelo trato digestivo (Janzen *et al.*, 1985; Lambert, 1999), ou depositá-las em locais impróprios ou em densidades que favorecem a predação (Schupp, 1988, 1993, 1995; Janzen, 1986). Ou seja, no mesmo processo de dispersão, podem existir efeitos positivos e negativos simultaneamente, e o sucesso do processo depende do equilíbrio final entre estes efeitos (Greenwood, 1985).

Até agora, a maioria dos estudos de dispersão tem analisado apenas o passo inicial do processo, ou seja, até a germinação (Traveset, 1998), mas um dos assuntos mais debatidos da atualidade é a qualidade de sítios para a sobrevivência das sementes e plântulas, associando a outros efeitos bióticos, como remoção secundária e ataque por fungos e insetos (Wang & Smith, 2002). Em muitos casos, a eficácia da dispersão pode ser relacionada à qualidade do sítio de dispersão, que determina o potencial de sobrevivência das sementes e plântulas (Green, 1983; Geritz *et al.*, 1984).

O propósito deste estudo foi acompanhar o destino pós-dispersão de sementes de

Diospyros inconstans (Ebenaceae) ingeridas pelo bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*), e avaliar a efetividade deste primata como dispersor, através da análise do destino, sobrevivência e germinação *in situ* das sementes ingeridas, comparando-as com sementes não ingeridas.

MÉTODOS

Área de estudo

A flora da Grande Porto Alegre é um misto de muitas formações pertencentes ao Domínio Mata Atlântica, classificadas como Floresta Estacional Semidecidual (Dossiê da Mata Atlântica, 2001). O clima é temperado brando, chuvoso e de verão fresco (subtipo “Cfa”, segundo a classificação de Köppen), com temperatura média anual de 19,5°C e índice pluviométrico de 1.300 mm. No inverno, a ocorrência de geadas é comum, e há um aumento da pluviosidade. Entre os meses de novembro e março, chove menos e um ligeiro déficit hídrico é verificado (Menegat *et al.*, 1998).

O fragmento de mata onde o presente estudo foi realizado, situa-se no Morro da Extrema (30°04' S, 51°13' W), extremo sul do município (Figura 1). Este morro integra a zona de amortecimento da Reserva Biológica do Lami. A área do estudo foi a área de vida (6,15 ha) do grupo de bugios estudado por Fialho (2000), inserida em um fragmento de aproximadamente 120 ha. Um pouco mais da metade da área de estudo é composta por vegetação mais preservada, comprovado pela presença de árvores grandes (e.g. *Blepharocalyx salicifolius* e *Eugenia rostrifolia* - Myrtaceae; *Ficus* spp. - Moraceae), ao longo dos talvegues de drenagem. Estes trechos justapõem-se com trechos mais recentes, oriundos de clareiras e roças antigas em fase sucessional.

Alouatta guariba clamitans Cabrera, 1940

O guariba-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, é encontrado na Mata Atlântica, desde o norte do Espírito Santo até o nordeste da Argentina (Hirsch *et al.*, 2002). É um dos maiores primatas na América do Sul com uma massa corporal variando entre 6 e 8 kg (Neville *et al.*, 1988). Os grupos sociais variam de dois até 12 indivíduos, que se deslocam entre 300 m até 600 m diariamente, através da sua área de vida (2 a 12 ha), descansando mais da metade do dia (Mendes, 1989; Fialho, 2000; Jardim & Oliveira, 2000). Os guaribas ocupam uma grande variedade de ecossistemas, e sua habilidade de tolerar habitats de

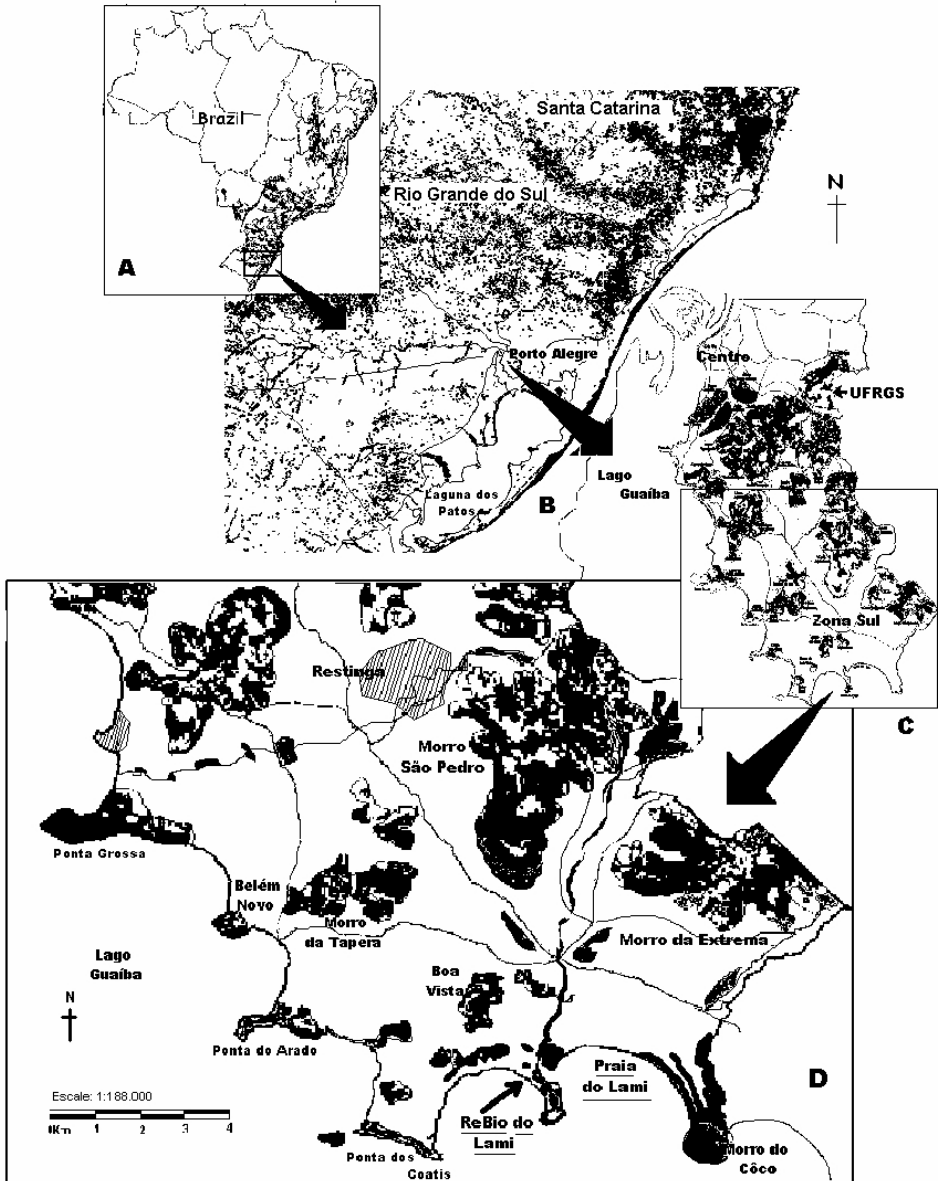


Figura 1. A localização do Morro da Extrema, dentro do Domínio Mata Atlântica (A), Rio Grande do Sul (B), Porto Alegre (C), e o sul do município (D). Fonte: Dossiê da Mata Atlântica (2001)

baixa qualidade se deve principalmente a sua capacidade para a folivoria. Entretanto, frutos podem constituir mais da metade da dieta, dependendo do sítio ou época do ano (Di Fiore & Campbell, 2007).

***Diospyros inconstans* Jacq. Griseb**

Diospyros inconstans (Ebenaceae), popularmente conhecida como caquizeiro-do-mato, é encontrada desde Minas Gerais até a Argentina e o Paraguai, em áreas da formação Mata Estacional Subtropical Semidecídua (Lopes, 1999). São árvores dióicas de até 10 metros de altura. Os frutos são bacóides do tipo campomanesoídeo (Barroso, 1978). Quando maduros, o exocarpo tem superfície lisa fina, de cor vinácea a atropurpúrea, mesocarpo pouco desenvolvido e endocarpo amarelo claro, pouco definido. Os frutos medem $21,2 \pm 13,3$ mm por $19,3 \pm 13,2$ mm ($n = 44$; massa $\sim 4,6$ g). Cada fruto contém de 3 e 6 sementes (moda = 4; $n = 46$).

As sementes apresentam uma testa lisa, rafe dorsal de forma achatada com placentação axilar. A testa é dura, mas não impermeável (teste de permeabilidade: positivo; Fenner, 1992). A germinação é epígea, fotoblástica positiva, podendo acontecer sob o folheto (observação pessoal). O tamanho da semente enquadra-se na categoria grande, comum ao tamanho considerado para sementes de espécies secundárias tardias (Foster & Janson, 1985). As sementes medem $13,0 \pm 0,5$ mm por $6,0 \pm 0,6$ mm ($n = 30$).

Na área de estudo, *D. inconstans* possui uma densidade estimada de 18,7 ind./ha (I.C. 95%: 11,52 - 25,88). A espécie frutifica entre março e julho, período em que existe uma diminuição da abundância total de frutos e flores de outras espécies (Fialho, 2000). A espécie é considerada secundária tardia e tolerante à sombra (Backes & Irgang, 2002), ou seja, germina e se desenvolve no subosque da mata madura e também no subosque da mata regenerada (antigas clareiras).

Destino pós-dispersão de sementes de *D. inconstans*

Para acompanhar o destino das sementes, foram marcados 21 indivíduos de *D. inconstans* (árvores-mãe) dentro da área de estudo. Deste total, sete foram utilizados para o experimento de destino de sementes. A altura média dos indivíduos foi de $8,5 \pm 1,7$ m, a circunferência média à altura do peito foi de $51,6 \pm 22,1$ cm e a área de abrangência da copa foi de $15,3 \pm 8,1$ m². A observação *in situ* do destino das sementes de *D. inconstans* foi acompanhado mensalmente entre o dia 23 de maio de 2001 (primeira semente chegou ao chão) até o dia 2 de abril de 2002, quando restavam somente 77 sementes das 1832 marcadas.

Marcação das estações de destino de sementes

A marcação das estações das sementes, ingeridas e não ingeridas, foi feita com cilindros de zinco galvanizado de 20 cm de diâmetro por 8 cm de altura (estações de destino) – como placas de Petri sem fundo, numerados. As estações de destino marcaram sementes nas fezes dos macacos e em frutos.

Sementes que apareceram nas fezes dos guaribas foram marcadas *in situ* através da demarcação de fezes frescas, em 42 estações. As fezes eram marcadas ao longo do percurso diário dos bugios, somente quando caíam inteiras no solo. Frutos maduros (vermelhos) não consumidos encontrados abaixo ou próximo das árvores-mãe também foram marcados, formando 58 estações (grupos de 4 a 10 frutos), de controle.

Para a comparação entre grupos controle (sementes não ingeridas) e experimental (sementes ingeridas), foi feito o pareamento de estações, onde, quando necessário, a estação controle foi translocada para próximo de uma estação experimental (tratamentos 2 e 3 abaixo). Foram três tratamentos distintos: (1) árvores-mãe; (2) Dormitórios noturnos (identificados entre 1998 e 2001 por M. Jardim, com. pess. e Fialho, 2000); (3) Dormitórios diurnos (somente na mata secundária jovem – veja Liesenfeld, 2002). Pares de estações do mesmo tratamento obedeceram um distanciamento mínimo de 20 metros.

Para definir seu destino, cada semente foi alocada, a cada contagem mensal, a uma das seguintes categorias:

- (i) Germinada: definida de acordo com o critério de Labouriau (1983), onde é confirmada pela curvatura geotrópica positiva da radícula e a “protrusão do embrião”, quando a ponta da radícula pode ser vista. Toda semente germinada era marcada com um ponto de tinta vermelha insolúvel;
- (ii) Morta após germinar: semente senescida e plântula com a radícula seca (retirada da estação, para evitar possível recontagem);
- (iii) Predada: presença de sinais de predação (perfurações, semente oca, etc.);
- (iv) Atacada por fungos: semente coberta por colônias de fungos;
- (v) Removida: ausente da contagem (dispersão secundária);
- (vi) Restante: semente presente, mas intacta.

Categorias (iii) e (iv) foram somadas na categoria geral “perdida”. Como as sementes mortas, estas foram removidas das estações, mas deixadas ao lado, para não interromper processos naturais, como a proliferação do fungo.

Análise de dados

Os dados (contagens) foram avaliados em relação à normalidade (teste de

Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade de variâncias (Bartlett). As médias obtidas para cada tratamento e variável foram comparadas usando ANOVA, com dados transformados em arco-seno, com teste *a posteriori* de Tukey (Scott *et al.*, 1984). Uma pressuposição básica das análises é que a probabilidade de qualquer mudança na condição de uma semente de uma contagem para outra é sempre a mesma.

Uma análise básica utilizada aqui foi o diagrama de destino (Price & Jenkins, 1986), que representa a probabilidade de três eventos sequenciais. O primeiro é a probabilidade de sobreviver (S) aos ataques de predadores ou fungos (S') ou dispersão secundária (S''), o segundo, de germinar (G) ou não (G'), e o terceiro evento, de ser recrutada como plântula (R) ou de morrer (R'). Adicionalmente, foi verificada a probabilidade de uma semente germinar se sobreviveu ($P[S \cap G]$), e aquela de se tornar plântula a semente que sobreviveu e germinou ($P[S \cap G \cap R]$). Para todas as análises, foi considerado como limite de significância $p < 0,05$.

Alguns parâmetros também foram estimados, seguindo Labouriau (1983). O tempo médio de germinação (t) é calculado por $t = \sum n_i \cdot t_i / \sum n_i$, onde t_i = tempo de germinação, e n_i = o número de sementes germinadas por intervalo de tempo (excluindo estações sem germinação) e a variância calculada por $s_t^2 = \sum n_i \cdot (t_i - t)^2 / \sum n_i - 1$. A velocidade média de germinação (v) é obtida por $v = 1/t$ (variância = $s_v^2 = v^4 \cdot s_t^2$).

O índice de sincronização da germinação (E), ou entropia, avalia o número de vezes que o sistema é acionado para ocorrer a germinação. Quanto menos é acionado, maior será a sincronização e menor o valor de E, expresso em “bits”. O valor de $E = - \sum f_i \cdot \log_2 f_i$, onde $f_i = n_i / \sum n_i$.

RESULTADOS

O destino das sementes

Sementes de *D. inconstans* foram encontradas em 50 bolos fecais de *A. g. clamitans* entre 16 de maio e 19 de junho de 2001. Todas as sementes eram limpas de polpa e nenhuma apresentou qualquer sinal de dano. Descartando os bolos com menos de seis sementes (menor que o número de variáveis) e os sítios que sofreram um segundo evento de defecação, restaram 42 estações com um total de 590 sementes, distribuídas entre os três tratamentos (1 = 271 sementes, 2 = 230, 3 = 89).

As estações com frutos não ingeridos (58 estações, ao todo) foram marcadas entre

os dias 18 e 25 de maio de 2001 e totalizaram 310 frutos com 1242 sementes, sendo 707 sementes no tratamento 1 (em 28 estações), 268 no tratamento 2 (em 14 estações), e 267 no tratamento 3 (16 estações).

Sobrevivência de sementes

Em geral, as sementes do grupo controle (não ingeridas) foram significativamente mais vulneráveis a ataques por predadores ($z = 8,71, p < 0,001$) e fungos ($z = 1,90, p = 0,027$) do que as ingeridas pelos guaribas (Figuras 2 e 3). Por outro lado, estas últimas foram mais suscetíveis à remoção secundária ($z = 4,76, p < 0,001$). A probabilidade de sobrevivência – $P(S)$ – foi significativamente mais alta para sementes ingeridas do que para sementes não ingeridas (Figura 2), nos três tratamentos (1: $z = 4,00, p < 0,001$; 2: $z = 4,86, p < 0,001$; 3: $z = 2,09, p = 0,017$).

Apesar de ser maior nas sementes ingeridas em todos os casos, a probabilidade de germinar – $P(G)$ – não diferiu nos três tratamentos (1: $z = 1,41, p = 0,079$; 2: $z = 0,83, p = 0,200$; 3: $z = 0,64, p = 0,260$). Entretanto, considerando os tratamentos em conjunto (Tabela 1), a diferença foi significativa ($z = 5,29, p < 0,001$). A proporção de sementes ingeridas que sobreviveram e germinaram – $P(S \cap G)$ – foi significativamente maior em todos os tratamentos (1: $z = 2,37, p = 0,009$; 2: $z = 4,10, p < 0,001$; 3: $z = 2,17, p = 0,014$).

A probabilidade de desenvolver a plântula – $P(R)$ – foi significativamente maior nas sementes ingeridas para tratamento 3 ($z = 1,80, p = 0,035$), mas não para os demais (1: $z = 0,96, p = 0,16$; 2: $z = 1,38, p = 0,08$). Já para a probabilidade final – $P(S \cap G \cap R)$ – as taxas foram significativamente maiores nos tratamentos 1 ($z = 2,61, p = 0,005$) e 2 ($z = 2,29, p = 0,010$), mas não no tratamento 3 ($z = 0,28, p = 0,190$).

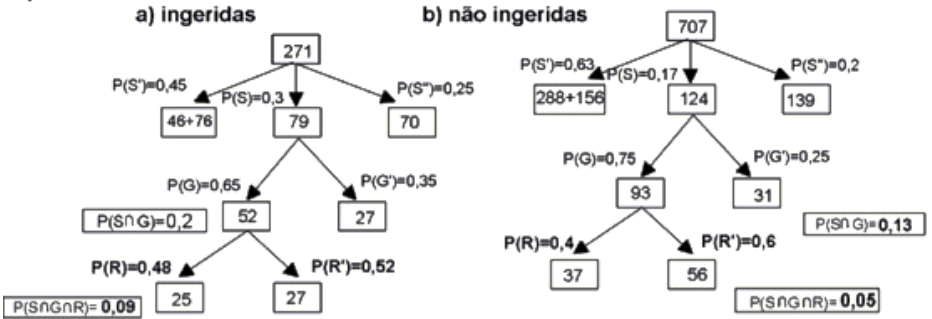
Remoção das sementes por dispersão secundária

Desaparecimentos de sementes foram sempre considerados como dispersão secundária. Provavelmente, ocorreram de três formas: (a) remoção por roedores; (b) enterramento por fatores naturais e incorporação ao banco de sementes; (c) remoção acidental por besouros escarabeídeos na rolagem de fezes. Este processo foi semelhante nos três tratamentos (ANOVA fator único: $F = 0,66, g.l. = 2, 97, p > 0,05$), independentemente do grupo (controle ou ingerido).

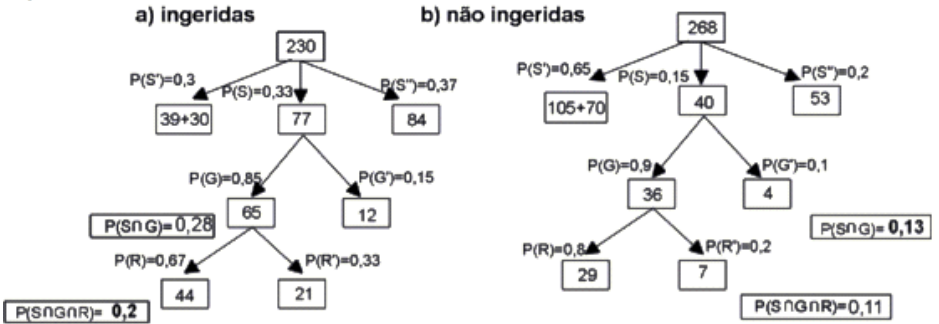
Mortalidade

A predação por insetos iniciou tão logo que as sementes chegavam ao solo, enquanto

1) árvore-mãe



2) dormitório-noturno



3) dormitório-diurno

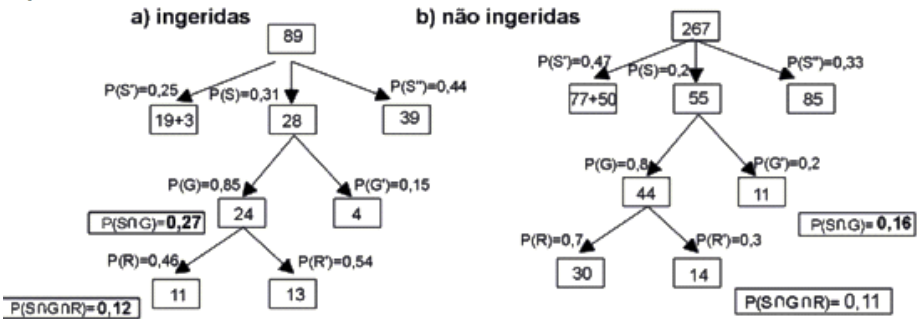


Figura 2. Diagramas de destino das sementes de *Diospyros inconstans* para os três tratamentos, divididos entre (a) sementes ingeridas por *A. g. clamitans* e (b) controle. P(S) = probabilidade de uma semente sobreviver ao ataque por fungos e predadores (S') e à dispersão secundária (S''); P(G) = probabilidade de germinar ou não (G'); P(R) = probabilidade de recrutamento de plântula; P(S∩G) = probabilidade de uma semente que sobreviveu, germinar; P(S∩G∩R) = probabilidade de uma semente sobreviver, germinar e tornar-se plântula.

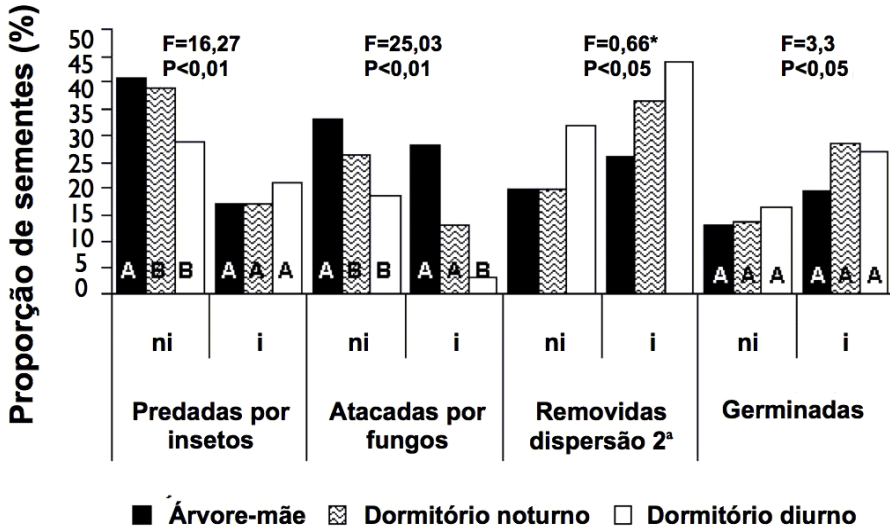


Figura 3. Destino proporcional de sementes ingeridas (i) por *A. g. clamitans* e não ingeridas (ni) nos três tratamentos. Os valores de *F* se referem aos resultados da ANOVA-fator único (*não significativo). Letras iguais significam diferenças não significativas (teste de Tukey, $p > 0,05$).

o ataque por fungos demorou e variou mais. O ataque típico deixa o conteúdo da semente (endosperma e embrião) amolecido, podendo ser facilmente esmagado. Foram encontradas colônias gelatinosas de cor laranja e outras com densos micélios brancos.

Houve variação significativa entre tratamentos em relação tanto à predação ($F = 16,27$, g.l. = 2, 97, $p < 0,01$) quanto ao ataque de fungos (Figura 3). Para o grupo controle, o tratamento 1 apresentou, proporcionalmente, maior probabilidade de sementes serem predadas, enquanto que para as sementes ingeridas, a probabilidade foi menor. No caso de ataque por fungos, as sementes do tratamento 3 foram as menos afetadas.

Germinação

As primeiras sementes de *D. inconstans* germinaram 25 dias após a marcação. Não raras vezes era possível ver a semente ser elevada do nível do solo, devido ao crescimento acentuado do hipocótilo. Algum tempo depois, a testa que restara ao redor do epicótilo e dos cotilédones caiu, revelando as folhas primárias da plântula.

Em todos os tratamentos, a taxa de germinação das sementes ingeridas foi maior que do controle (Figura 3), mas a diferença foi significativa apenas no caso do dormitório noturno ($\chi^2 = 5,34$, g.l. = 1, $p < 0,05$). Foram registrados dois picos de germinação, comuns a todos os tratamentos, o primeiro após 149 dias, e o segundo aos 294 dias (Figura 4). Mais sementes controle germinaram no primeiro pico do que no segundo, mas o padrão oposto foi registrado nas ingeridas.

A germinação foi mais rápida debaixo da árvore-mãe (tratamento 1: Tabela 1), mas não foram registradas diferenças significativas entre grupos, principalmente por causa da grande variação individual. A velocidade média da germinação também foi semelhante entre grupos e tratamentos. A sincronização da germinação foi maior no tratamento 3 (valores de E menores) e menor no tratamento 1. Ou seja, a germinação das sementes debaixo da copa da árvore-mãe foi pouco sincronizada.

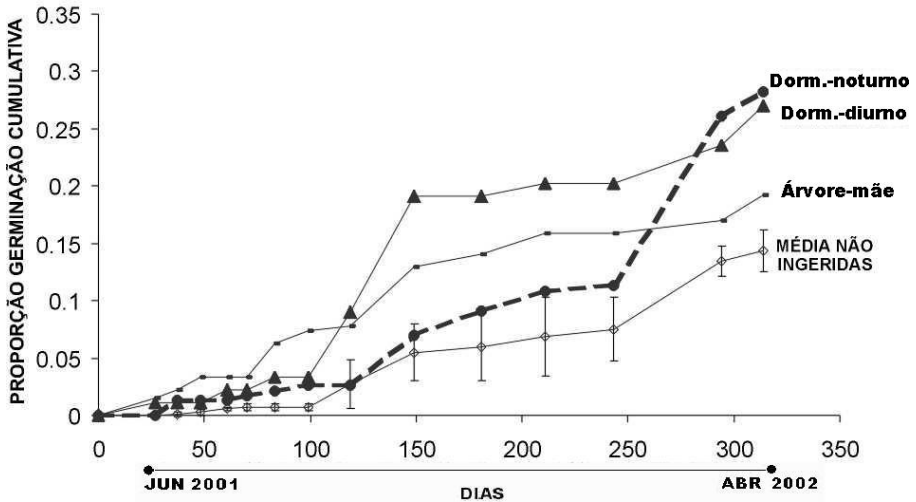


Figura 4. Proporção cumulativa de sementes germinadas para o controle (média \pm desvio padrão) e para o total para cada tratamento no caso das sementes ingeridas.

Tabela 1. Medidas de velocidade e sincronização de germinação em sementes de *D. inconstans* ingeridas e não ingeridas por *A. g. clamitans*.

Tratamento	Tempo médio \pm DP de germinação (dias):		Velocidade média da germinação (sementes/dia)		Índice de sincronização, E (bits)	
	Controle	Ingeridas	Controle	Ingeridas	Controle	Ingeridas
1	171 \pm 73	166 \pm 91	0,006	0,006	2,65	3,13
2	213 \pm 80	218 \pm 84	0,005	0,005	2,21	2,34
3	237 \pm 72	202 \pm 91	0,004	0,005	1,95	2,52

DISCUSSÃO

Sementes ingeridas vs. não ingeridas

O uso de frutos intactos para o controle, ao contrário de sementes manipuladas, é raro em estudos de dispersão (Traveset, 1998). Também, com algumas exceções (p.ex. McConkey, 2000; Silva & Tabarelli, 2001), os testes de germinação foram realizados em laboratório ou estufa, e não *in situ*, como no presente estudo. Estes fatores podem afetar a confiabilidade dos resultados, considerando o objetivo fundamental, de verificar processos naturais, justamente porque a remoção da polpa – que imita o comportamento do frugívoro – pode contribuir para uma aceleração no processo de germinação (Mack, 2000; Lambert, 2001). O presente estudo mostrou que a retirada da polpa (ingestão) não acelera o processo de germinação, contrariando o sugerido por diversos trabalhos (ver Traveset, 1998).

Sobrevivência de sementes como fator crucial no recrutamento de *D. inconstans*

Ao contrário de muitos casos (Traveset, 1998), a ingestão por *A. g. clamitans* não parece ter um efeito significativo sobre a taxa de germinação de *D. inconstans*. Entretanto, o deslocamento para sítios longe da árvore-mãe parece ter um efeito positivo sobre a sobrevivência e recrutamento das sementes.

A remoção da polpa pode ser um fator chave aqui (veja Oliveira *et al.*, 1995; Lambert, 2001). No presente estudo, principalmente, a ingestão implicou em uma redução significativa no ataque por predadores e fungos. Um aumento da intensidade de ataques a sementes abaixo da planta-mãe é bem documentado em várias espécies (Howe *et al.*, 1985; Dirzo & Domínguez, 1986; Wright, 1990; Schupp, 1988; Forget, 1992). Os resultados do presente estudo reforçam estas observações.

Germinação de sementes ingeridas e não ingeridas

A modificação da capacidade de germinação pela passagem pelo trato digestivo é um fator fundamental da evolução de interações planta-animal (Bustamante *et al.*, 1992). Traveset (1998) encontrou poucas diferenças entre grupos de animais, embora mamíferos não voadores pareçam ser mais efetivos, em geral. Alguns primatas podem ser considerados bons dispersores, por ingerir intactas grandes quantidades de sementes e dispersá-las a distâncias relativamente longas (Estrada & Coates-Estrada, 1986; Julliot, 1996). Entretanto, estudos realizados sobre a dispersão do gênero *Diospyros* por primatas indicam poucos efeitos sobre a germinação. Efeitos positivos na germinação foram encontrados somente

nos estudos com *Papio anubis* (Lieberman et al., 1979), *Otolemur garnetti* (Engel, 1997) e *Hylobates muelleri* (McConkey, 2000).

A ausência de um efeito claro sobre a taxa de germinação foi registrada também em estudos com outras espécies de bugios (p.ex. Estrada & Coates-Estrada, 1986; Julliot, 1996; Figueiredo & Longatti, 1997). Um efeito positivo foi registrado para algumas espécies de plantas, mas ao mesmo tempo, foram registrados efeitos negativos para algumas plantas. A manipulação das sementes controle, e a não consideração de perdas através de predação e ataque por fungos pode ter mascarado o verdadeiro efeito da ingestão e dispersão. Obviamente, estudos mais sistemáticos sobre estes fatores são necessários.

O presente estudo mostrou que a ingestão por *A. g. clamitans* afeta positivamente a sobrevivência e a germinação das sementes de *D. inconstans*, e que os efeitos são acentuados pela dispersão (tratamentos 2 e 3). Também, mais de 90% das sementes ingeridas mantiveram-se viáveis durante todo o período do estudo.

Além destas considerações básicas, a dispersão efetiva para sítios na floresta secundária jovem (dormitórios diurnos) indica a participação do bugio-ruivo no processo de sucessão de áreas alteradas, como verificado em outros mamíferos por Gorchov *et al.* (1993) e Reis *et al.* (1999). Este papel seria reforçado pela tolerância dos bugios a habitats perturbados.

De uma forma geral, então, este estudo mostrou que o bugio-ruivo é um dispersor efetivo das sementes do caquizeiro-do-mato (*Diospyros inconstans*), pois ingere e dispersa suas sementes, sem diminuir sua viabilidade, para vários locais da floresta em que habita. Esta dispersão parece diminuir a mortalidade por predação e fungos em comparação com o ambiente em baixo da árvore-mãe, o que aumenta suas chances de sobreviver. Apesar de não ter uma influência aparente sobre as taxas de germinação, o balanço de fatores parece ser positivo, principalmente em relação ao estabelecimento da espécie na floresta em processo de regeneração.

Agradecimentos Agradeço a todos que colaboraram para execução deste trabalho, em especial, Dr. Wesley Silva, Dr. Júlio Bicca-Marques, Dr. Andreas Kindel e Dra. Eleonore Setz pelas sugestões e correções, Dr. Jim Roper, Dr. Sergius Gandolfi, Dr. Ricardo Rodrigues, Dr. Ivany Válio, Dr. Fernando Martins, Dra. Marlies Sazima e Dr. Ivan Sazima, Dr. Júlio Voltolini, Dra. Marli Ranal, Dra. Denise Garcia, Dr. Marcelo Tabarelli, Dr. Alex Campos Maia, Dra. Helena Romanowski, professor Jorge Tamashiro e Dr. Bruno Irgang (*in memoriam*), pelas sugestões ao longo do trabalho. Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro concedido através de bolsa de mestrado.

REFERÊNCIAS

- Andresen, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. **Biotropica** 34: 261-272.
- Backes, P. & B.E. Irgang, 2002. **Árvores do Sul: Guia de Identificação e Interesse ecológico**. Instituto Souza Cruz. Gráfica e Editora Palloti, Porto Alegre.
- Barroso, G.M. 1978. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. LTC/ EDUSP, São Paulo.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti & J.E. Mella, 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. **Acta Ecologica** 13: 203-208.
- Chambers, J.C. & J.A. MacMahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural managed systems. **Annual Review of Ecology and Systematics** 25: 263-292.
- Chapman, C.A. & L.J. Chapman, 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. **Journal of Tropical Ecology** 12: 491-504.
- Di Fiore, A. & C.J. Campbell, 2007. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization pp.155-185. *In: iPrimates in Perspective* (C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder, Eds.) Oxford University Press, New York.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez, 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal pp.237-249. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Dossiê da Mata Atlântica, 2001. Projeto Monitoramento Participativo da Mata Atlântica. *In: Rede de ONGs da Mata Atlântica* (J.P.R. Capobianco, Ed.). Instituto Socioambiental, São Paulo.
- Engel, T.R. 1997. Seed dispersal and plant regeneration by snakes? **Ecotropica** 3: 33-41.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds pp.93-104. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Fenner, M. 1992. **Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Communities**. CAB International, Wallingford.
- Fialho, M. 2000. **Ecologia de Alouatta fusca em Floresta de Encosta e de Restinga no Sul do Brasil**. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Figueiredo, R.A. & C.A. Longatti, 1997. Ecological aspects of the dispersal of a Melastomataceae by marmosets and howler monkeys (Primates: Platyrrhini) in a semideciduous forest of southeastern Brazil. **Revue D'Ecologie (Terre et la Vie)** 52: 3-8.
- Forget, P.M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecithidaceae). **Biotropica** 24: 408-414.
- Foster, S.A. & C.H. Janson, 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology** 66: 773-780.
- Garber, P.A. & J.E. Lambert, 1998. Introduction to primate seed dispersal. Primate as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. **American Journal of Primatology** 45: 3-8.

- Geritz, S.A.H., T.J. Jong & P.G.L. Klinkhamer, 1984. The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. **Oecologia** 62: 219-221.
- Gorchov, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo, 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. **Vegetatio** 107/108: 339-349.
- Green, D.S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. **Oecologia** 56: 356-358.
- Greenwood, J.J. 1985. Frequency-dependent selection by seed-predators. **Oikos** 44: 195-210.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, N.A.T. Resende & E.C. Landau, 2002. **Database of georeferenced occurrence localities of Neotropical primates**. Departamento de Zoologia, UFMG, Belo Horizonte. http://www.icb.ufmg.br/~primatas/home_bdgeoprim.htm Acessado em 12/03/2007.
- Howe, H.F. 1984. Implications of Seed Dispersal by Animals for Tropical Reserve Management. **Biological Conservation** 30: 261-281.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley, 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology** 66: 781-791.
- Hyatt, L. A., M.S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hunman, J.P. Kurdziel & J. Gurevitch, 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. **Oikos** 103:590-602.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where pp.251-271. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Janzen, D.H., M.W. Demment & J.B. Robertson, 1985. How fast and why do germinating guanacaster seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? **Biotropica** 17: 322-325.
- Jardim, M.M.A. & L.F.B. Oliveira, 2000. Aspectos ecológicos e comportamentais de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil pp.151-169. *In: A Primatologia no Brasil – 7* (C. Alonso & A. Langguth, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, João Pessoa.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. **International Journal of Primatology** 17: 239-258.
- Labouriau, L.G. 1983. **A Germinação das Sementes**. Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos, PRDCT, Washington, DC.
- Lambert, J.E. 1999. Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodites*) and redbell monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding Hominoid and Cercopithecinae fruit-processing strategies and seed dispersal. **American Journal of Physiology Anthropology** 109: 365-386.
- Lambert, J.E. 2001. Red-tailed guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: evidence for plant benefits beyond seed dispersal. **International Journal of Primatology** 22: 189-201.
- Lieberman, D., J.B. Hall, M.D. Swaine & M. Lieberman, 1979. Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. **Ecology** 60: 65-75.
- Liesenfeld, M.V.A. 2002. **O Destino Pós-Dispersão das Sementes do Caquizeiro-do-Mato**

(*Diospyros inconstans*) ingeridas pelo Bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) em uma Floresta subtropical no Sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

- Lopes, R.C. 1999. Ebenaceae Vent. do Estado do Rio de Janeiro. **Rodriguésia** 50: 85-107.
- Mack, A.L. 2000 Did fleshy fruits evolve as an adaptation for seed dispersal? **Journal of Biosciences** 25: 93-7.
- McConkey, K.R. 2000. Primary seed shadow generated by Gibbons in the Rain Forests of Barito Ulu, Central Borneo. **American Journal of Primatology** 52: 13-29.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates – Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 71-104.
- Menegat, R., M.L. Porto, C.C. Carraro & L.A.D. Fernandes, 1998. **Atlas Ambiental de Porto Alegre**. Editora da Universidade, Porto Alegre.
- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta* pp.349-453. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington DC.
- Oliveira, P.S., M. Galetti, F. Pedroni & L.P.C. Morellato, 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* Ants (Attini) facilitates seed germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica** 27: 518-522.
- Price, M.V. & S.H. Jenkins, 1986. Rodents as seed consumers and dispersers pp.191-235. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Reis, A., M.N. Zanbonin & E.M. Nakazono, 1999. **Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações animal-plantas**. Caderno nº 14 da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, São Paulo – SP.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. **Oikos** 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108: 15-29.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. **American Journal of Botany** 82: 399-409.
- Scott, S.J., R.A. Jones & W.A. Williams, 1984. Review of data analysis methods for seed germination. **Crop Science** 24: 1192-1199.
- Silva, M.G. & M. Tabarelli, 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Ecologica** 22: 259-268.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 1/2: 151-190.
- Wang, B.C. & T.B. Smith, 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology & Evolution** 17: 379-385.

Wright, S.J. 1990. Cumulative satiation of a seed predator over the fruiting season of its host.
Oikos 58: 272-276.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Lopes, M.A. 2008. O estudo da dispersão de sementes e de seus efeitos na estrutura de populações e comunidades vegetais – avanços recentes e perspectivas futuras pp. 94-108. *In: A Primatologia no Brasil - 9* (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

O ESTUDO DA DISPERSÃO DE SEMENTES E DE SEUS EFEITOS NA ESTRUTURA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES VEGETAIS – AVANÇOS RECENTES E PERSPECTIVAS FUTURAS

M. Aparecida Lopes¹

Resumo. A importância da dispersão de sementes na estruturação da vegetação é reconhecida há tempos. O modelo Janzen-Connell postula que, através da dispersão, sementes e plântulas podem escapar da alta mortalidade que ocorre debaixo de plantas-mães e que esta alta mortalidade da prole facilita a coexistência de espécies arbóreas em florestas tropicais. Muitos estudos já demonstraram este efeito negativo na prole, mas confirmá-lo e quantificá-lo como um mecanismo facilitador da coexistência de espécies tem sido bem mais difícil. As limitações das abordagens usadas nos estudos explicam parcialmente esta dificuldade. No caso dos estudos de interações entre primatas e frutos consumidos, apenas um ou dois dos processos envolvidos na dispersão costumam ser examinados, e por isso estes estudos falham em demonstrar a efetiva contribuição dos primatas para as plantas consumidas. A dispersão de sementes pode afetar a vegetação, determinando as condições para o recrutamento de plântulas, mas esta influência se dá de maneira complexa, envolvendo vários estádios e processos. Estudos mais recentes estão ampliando suas abordagens e examinando todo o ciclo de vida das plantas, desde a produção de sementes até a estrutura de populações. Novas técnicas como isótopos estáveis e marcadores genéticos permitem a identificação da origem de sementes e plântulas. Estudos demográficos revelam padrões possivelmente relacionados com a dispersão de sementes. A ampliação da abordagem, o uso de modelos de simulação e a soma de esforços devem nos colocar mais próximos de demonstrar e de prever o efeito da dispersão de sementes na estrutura e dinâmica da vegetação.

Palavras-chave: dispersão de sementes, populações, demografia, recrutamento, modelos, primatas.

Abstract. The importance of seed dispersal for the structuring of plant populations has long been recognized. The Janzen-Connell model proposes that dispersal helps seeds and seedlings escape the high mortality under the mother tree, and that this high mortality of offspring facilitates de co-existence of tree species in tropical forests. Many studies have demonstrated this negative effect on a plant's offspring, although confirming and quantifying this effect as a mechanism facilitating the coexistence of species has been much more difficult. This difficulty is partly explained by the limitations of the approaches used in most studies. In the case of studies involving primates, normally only one or two aspects of the dispersion process are examined, which limits the potential for the evaluation of the effective contribution of the dispersers for the plants involved. Seed dispersal may affect the vegetation, determining conditions for the recruitment of seedlings, but the effects are complex, involving a series of stages and processes. More recent studies have adopted a wider approach, examining the whole life cycle of the plant, from the production of seeds to population structure. New techniques such as stable isotopes and genetic markers permit the identification of the origin of seeds and seedlings. Demographic studies reveal patterns possibly related to seed dispersal. The adoption of a wider approach, the use of simulation models, and the accumulation of data have increased considerably the possibility of demonstrating and predicting the effects of seed dispersal on the structure and dynamics of the forest vegetation.

Key words: seed dispersal, populations, demography, recruitment, models, primates.

¹Departamento de Biologia, Universidade Federal do Pará, 66.075-900 Belém – PA. E-mail: maria@ufpa.br.

O Estudo de Dispersão de Sementes

Há muito tempo biólogos reconhecem o papel da dispersão de sementes na estruturação de populações e comunidades vegetais (Darwin, 1859; Nathan & Muller-Landau, 2000; Wang & Smith, 2002). As vantagens da dispersão de sementes incluem: 1) a invasão de ambientes abertos, isto é, de áreas disponíveis à colonização (hipótese de colonização), 2) o alcance de habitats específicos necessários ou pelo menos mais favoráveis para o estabelecimento e/ou sobrevivência de certas plantas (hipótese de dispersão direcionada), e 3) a evasão das proximidades de plantas-mães, onde a mortalidade de sementes e plântulas é muito alta (hipótese de escape) (Howe & Smallwood, 1982).

Esta última foi modelada há por Janzen (1970) e Connell (1971, 1974) separadamente e mais tarde fundida em um só modelo que passou a ser conhecido como o modelo Janzen-Connell (Figura 1, Clark & Clark, 1984; Schupp, 1992; Wright, 2002). O modelo postula que através da dispersão, sementes e plântulas podem escapar da alta mortalidade - causada por patógenos, predadores de sementes e/ou herbívoros - que ocorre debaixo de plantas-mães. Os efeitos de distância de adultos e de densidade da prole na mortalidade são difíceis de separar já que a densidade é maior debaixo de plantas-mães e diminui com a distância das mesmas. De acordo com o modelo, a alta mortalidade nas proximidades de plantas-mães facilitaria, e por isso ajudaria a explicar, a coexistência das inúmeras espécies de árvores nas florestas tropicais.

No que diz respeito a uma mortalidade *per capita* menor entre sementes/plântulas dispersadas que entre aquelas que ficam nas proximidades de plantas-mães, o modelo foi confirmado para muitas espécies, embora não funcione para todas, como por exemplo, para plantas especializadas em certo tipo de habitat que ocorre em pequenas manchas altamente espalhadas na paisagem (Howe & Smallwood, 1982; Augspurger, 1984; Clark & Clark, 1984; Schupp, 1988; Hammond & Brown, 1998; Wright, 2002). Depois de mais de 30 anos testando o modelo Janzen-Connell, creio que podemos ter confiança em sua validade e generalidade, em termos das vantagens da dispersão para a sobrevivência de sementes e plântulas. Howe & Miriti (2000), com base principalmente no estudo de Harms *et al.* (2000), já consideram o modelo axiomático.

Baseados numa enorme amostragem, Harms e colegas demonstraram inquestionavelmente a ocorrência de mortalidade dependente de densidade para 53 espécies de árvores estudadas na Ilha de Barro Colorado, no Panamá. Entretanto, para mim, restaram dúvidas quanto à efetividade da mortalidade dependente de densidade como um mecanismo determinante da diversidade de florestas tropicais, por causa do método amostral usado.

MODELO JANZEN-CONNELL

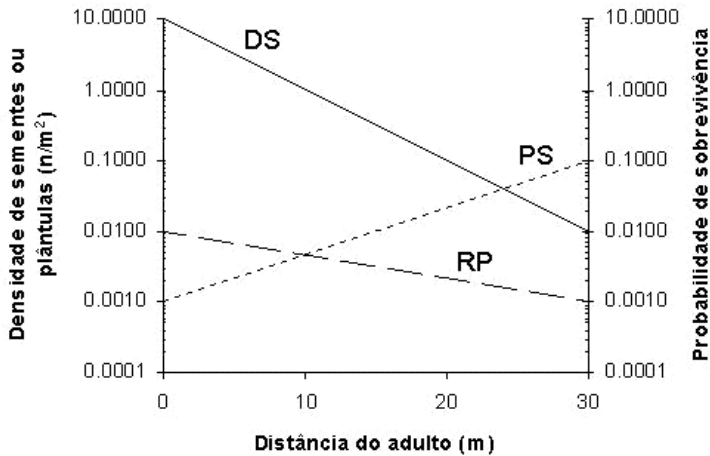


Figura 1. O modelo Janzen-Connell como apresentado por Wright & Duber (2000). A densidade de sementes (DS) diminui, a probabilidade de sobrevivência (PS) aumenta e a densidade de plântulas (RP) diminui com a distância do adulto conspécifico mais próximo.

O estudo provou, outrossim, a importância da dispersão de sementes por si mesma, a importância do transporte de sementes para áreas onde espécies não estavam presentes até então, ou para áreas onde espécies estavam presentes porém em baixas densidades (veja também Webb & Peart, 2001).

Armadilhas para amostrar a chuva de sementes, como as que foram usadas por Harms *et al.* (2000) ou por Hubbell *et al.* (1999), são melhores para amostrar sementes dispersadas por vento, e são menos eficientes para registrar padrões mais agregados e imprevisíveis, como ocorrem com sementes dispersadas por animais (Clark *et al.*, 1999). Pior ainda, elas não registram movimentos secundários de sementes. Recentemente, estudos têm demonstrado que a dispersão secundária de sementes por vários agentes, como roedores, pequenos marsupiais, formigas e besouros rola-bosta, é um fenômeno comum e

potencialmente bastante influente na estruturação da vegetação (Levey & Byrne, 1993; Forget, 1996; Kestell, 1998; Feer, 1999; Forget & Vander Wall, 2001).

A dispersão de sementes afeta a estrutura e a dinâmica de populações e comunidades, com implicações tanto para a sobrevivência, como para a evolução de espécies e comunidades vegetais (Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). A influência no recrutamento de populações se dá de maneira complexa, através da determinação das condições para o recrutamento de plântulas. Primeiro, ela depende da densidade, do padrão de distribuição e da fecundidade de adultos e do ritmo - da intensidade e frequência - da produção de sementes. Depois, a influência ocorre em vários estádios e através de vários processos: 1) durante a aterrissagem das sementes que, por seu turno, envolve vários aspectos como distância da origem, quantidade de sementes dispersadas, padrão de deposição (e.g., intensidade de agregação, se em fezes ou não, se junto a sementes de outras espécies) e qualidade do local de deposição (e.g., disponibilidade de luz, umidade, presença de patógenos e/ou predadores); 2) através da ocorrência ou não de movimentos secundários ou de ordem maior; 3) afetando a germinação; 4) afetando a sobrevivência de sementes e plântulas ou de estádios de vida posteriores.

Apesar do reconhecimento de toda esta complexidade e de suas implicações, as conseqüências reais de padrões de dispersão de sementes permanecem pouco compreendidas. O entendimento dos efeitos da dispersão de sementes requer a descrição dos processos e interações envolvidos, e a elaboração de modelos que permitam estimar e avaliar suas conseqüências. Tal conhecimento tem enorme valor teórico e aplicação direta na conservação e manejo de sistemas naturais.

Em florestas tropicais, a dispersão de sementes por animais é normalmente o mecanismo mais importante de disseminação de propágulos (Tabarelli & Peres, 2002). No caso das plantas lenhosas, 87-90% das espécies são dispersadas por vertebrados (Peres & van Roosmalen, 2002). Primatas constituem de 25 a 40% da biomassa de frugívoros em florestas tropicais (Terborgh, 1983), consumindo grande parte dos recursos disponíveis para os frugívoros em geral, e cuspidando ou ingerindo e depois defecando sementes intactas em grandes quantidades. Por isso há muito tempo primatas são considerados potencialmente importantes dispersores de sementes. Este importante papel como dispersores tem levado muitos pesquisadores a afirmar que a manutenção de populações de primatas é crítica para a regeneração e manutenção de espécies arbóreas de florestas tropicais (Chapman, 1995; Chapman & Chapman, 1995; Pacheco & Simonetti, 2000).

Desde os anos 70 mas particularmente a partir dos anos 80, muitos estudos sobre a interação de primatas e espécies de frutos consumidos têm produzido informações

principalmente sobre o uso da planta como recurso alimentar: identificação de consumidores, determinação de sua importância relativa em termos de como os frutos são manipulados, taxas de visitação e consumo, tempo de passagem, distância de dispersão, efeitos de passagem pelo trato digestivo na velocidade e taxa de germinação (Howe, 1980; Estrada & Coates-Estrada, 1986; Janson *et al.*, 1986; Gautier-Hion *et al.*, 1993; Zhang & Wang, 1995; Julliot, 1996; Knogge *et al.*, 1998). Outros estudos investigam o que acontece com sementes colocadas experimentalmente sob tratamentos que simulam diferentes padrões de dispersão (Howe *et al.*, 1985; Sork, 1985; 1987). Estes estudos examinam importantes aspectos da dispersão de sementes, mas não são capazes de estabelecer uma ligação entre dispersão das sementes por determinada espécie ou espécies de primatas e a estrutura de populações e comunidades vegetais, porque se limitam a examinar apenas parte dos processos envolvidos.

Estes estudos sugerem que primatas são potencialmente importantes dispersores de sementes, mas não podem afirmar que eles sejam efetivamente importantes para as plantas, porque não mostram o que realmente acontece com as sementes dispersadas. No final das contas, o que precisamos saber é se a dispersão aumenta a aptidão, ou seja, o sucesso reprodutivo das plantas-mães, aumentando a possibilidade de seus descendentes sobreviverem até a maturidade para então se reproduzirem.

Sementes podem ser acompanhadas de suas origens até seus locais de deposição, e a partir daí monitoradas para se determinar o que então acontece com elas. Na prática isto não é fácil. Eventos de dispersão a longa distância são particularmente difíceis de serem acompanhados e por isso são pouco compreendidos. Apesar de serem relativamente raros, estes eventos são essenciais para a colonização de novas áreas, particularmente para espécies cujos habitats ocorram em manchas naturais, ou que tenham sido criadas pelo homem pela fragmentação de habitats anteriormente contínuos (Ouborg *et al.*, 1999).

Técnicas de marcação, incluindo marcadores químicos ou físicos como a radiotelemetria podem facilitar este trabalho (Turchin, 1998 *apud* Nathan & Muller-Landau, 2000). Sementes podem ser marcadas com radiação γ e depois detectadas com contadores Geiger. A radiação emitida não faz mal aos animais que as manuseiam e/ou ingerem (Vander Wall, 1994). Micro-esferas fluorescentes podem ser grudadas a frutos e mais tarde recuperadas em fezes depositadas no ambiente. As esferas permanecem detectáveis até 30 dias depois da deposição, mesmo sob a luz direta do sol e em condições de alta temperatura (Levey & Sargent, 2000). Wang & Smith (2002) sugerem o uso de análises de isótopos estáveis para inferir sobre o local de origem de sementes e plântulas, servindo portanto para a detecção de eventos de dispersão a longa distância. No caso particular de dispersão

a longa distância, marcadores genéticos estão começando a ser usados (Ouborg *et al.*, 1999; Sork *et al.*, 1999; Provan *et al.*, 2001; Jackson *et al.*, 2002). Estes marcadores permitem apontar a origem de sementes e plântulas, possibilitam a detecção e a medição de eventos de dispersão (frequência e distâncias de dispersão), a distinção entre a contribuição de pólen e dispersão de sementes no fluxo gênico e na estrutura genética de populações, e a determinação de relações de parentesco.

Outro enfoque que tem sido usado é o exame do problema de “trás para frente”. Visto que a dispersão de sementes afeta a estrutura de populações e comunidades, é possível entender esta relação através do exame da demografia de plantas. Através de análises comparativas da distribuição espacial de jovens e adultos, pode-se avaliar a importância da dispersão no recrutamento de novos indivíduos em populações e de novas espécies em comunidades e, a partir daí, prever quanto da diversidade de plantas seria perdida no caso da remoção de dispersores (Webb & Peart, 2001).

Outro problema com os estudos de dispersão de sementes é que eles são, na maioria, de curta duração e restringem-se a apenas uma área de estudo. Fenômenos biológicos como a produção de sementes ou o tamanho de populações de plantas e animais variam em diversas escalas espaciais e temporais que precisam ser examinadas (Herrera *et al.*, 1998a; b; Levey & Benkman, 1999). A síntese de resultados de Herrera (1998) após 12 anos do estudo mostra bem como variações supra-anuais sobrepõem-se a padrões encontrados em estudos de curta duração. Lopes (2002) ilustra como uma espécie de planta pode se comportar ao mesmo tempo de maneira diversa em diferentes locais e como estas diferenças podem influenciar suas interações com consumidores que, por sua vez, podem levar a diferentes padrões de abundância e distribuição de populações.

O desenvolvimento de modelos matemáticos e de métodos estatísticos para testar sua validade complementa as deficiências e limitações das abordagens empíricas. Informações obtidas no campo devem ser combinadas em modelos de simulação de computador, onde a importância relativa de cada fator envolvido pode ser testada. O uso de modelos de simulação é particularmente profícuo no estudo de organismos de vida longa, como as árvores em florestas tropicais. Modelos matemáticos, testes estatísticos e simulações de computador podem ser usados na previsão de resultados de estratégias de manejo de populações, ou na análise dos impactos de perturbações humanas nos ecossistemas (Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000; Wang & Smith, 2002).

Em suma, o que devemos e podemos fazer para fechar o ciclo e realmente podermos apontar e prever os efeitos da dispersão de sementes na estrutura da vegetação? Devemos continuar com estudos de dispersão de sementes dentro de uma abordagem mais

abrangente, isto é, examinando todos os processos e estádios envolvidos no ciclo de vida das plantas; Desenvolver estudos de longo termo, já que padrões observados em ciclos anuais podem ser sobrepujados por ritmos fenológicos supra-anuais, como ocorre na produção de sementes da maioria das plantas lenhosas; Acrescentar novos sítios de estudo para ganhar perspectiva geográfica da qual podemos inferir, por exemplo, a importância de fatores climáticos na determinação dos padrões fenológicos observados; Continuar e ampliar estudos demográficos, onde o exame da estrutura de populações nos ajuda a entender os processos envolvidos na dispersão de sementes e a avaliar sua importância da determinação desta estrutura; Incorporar novas técnicas, como a análise de isótopos estáveis e de marcadores genéticos, sempre que elas aumentarem nossa capacidade de análise e/ou diminuam os custos da pesquisa (frequentemente pesquisadores não têm recursos para acompanhar grandes quantidades de sementes e seus dispersores, principalmente por longos períodos e por longas distâncias).

Uma direção de suma importância: nós precisamos unir forças. Ecossistemas funcionam de maneira complexa, principalmente ecossistemas tão diversos como as florestas tropicais. Precisamos trabalhar juntos, ecólogos de plantas, de animais, geneticistas, ecofisiologistas. Esta seria a maneira de conseguir cobrir todos os estádios e processos, abordando o problema de diferentes ângulos, integrando sub-áreas das ciências biológicas que procuram explicar os mesmos fenômenos, cada uma de uma perspectiva diferente, mas igualmente relevante. Só quando conhecermos todas as partes do ciclo de vida de algumas espécies de plantas em alguns sítios diferentes, poderemos entender como os processos interagem, como cada um impacta o ciclo como um todo e em última instância, considerada toda a variação espacial, temporal, intra- e interespecífica que existe, poderemos detectar e prever como os processos envolvidos na dispersão de sementes influenciam populações e comunidades vegetais ao longo de repetidos ciclos. Os resultados de estudos de dispersão de sementes têm implicações teóricas e práticas, podendo ser usados em estratégias de conservação de comunidades e populações naturais.

Por último, estudos de organismos de vida longa como árvores tropicais, com ciclos de vida que duram o mesmo que dezenas de gerações de seres humanos, devem ser completados com o uso de modelos de simulação de computador que integrem as variáveis ecológicas pertinentes, gerando discernimento para um melhor entendimento teórico da dispersão de sementes, e informações que possam ser aplicadas na conservação e no manejo de sistemas naturais. O desenvolvimento de modelos matemáticos e de métodos estatísticos para testá-los são indispensáveis à consolidação da ecologia como uma ciência madura (hard science).

A dispersão de sementes e a estrutura de populações de matamatá branco (*Eschweilera coriacea*, Lecythidaceae) na Amazônia oriental - um estudo de caso

De novembro de 1998 a novembro de 2000, eu examinei a estrutura e alguns aspectos da dinâmica de populações de uma árvore de dossel muito comum na Amazônia oriental, o matamatá branco (Lopes, 2002; 2008). Três áreas de estudo foram incluídas: Fazenda Monte Verde (FMV), Fazenda Amanda (FAM) e Fazenda São Marcos (FSM) (Figura 2). Duas parcelas amostrais de 1 hectare por área de estudo foram implantadas, onde todos os indivíduos de matamatá com pelo menos 1 m de altura foram marcados, medidos e mapeados. Indivíduos menores que 1 m foram amostrados em transecções de 200 m², sobrepostas às parcelas (ao todo, 4400 m² por área de estudo). A fenologia reprodutiva (incluindo 399 árvores com DAP \geq 10 cm) e o recrutamento de plântulas (novas coortes dentro das transecções) foram monitorados em duas das populações (FMV e FAM) por dois anos e a terceira população (FSM) foi incluída apenas durante o segundo ano do estudo. Cinco eventos de frutificação e recrutamento foram então monitorados.

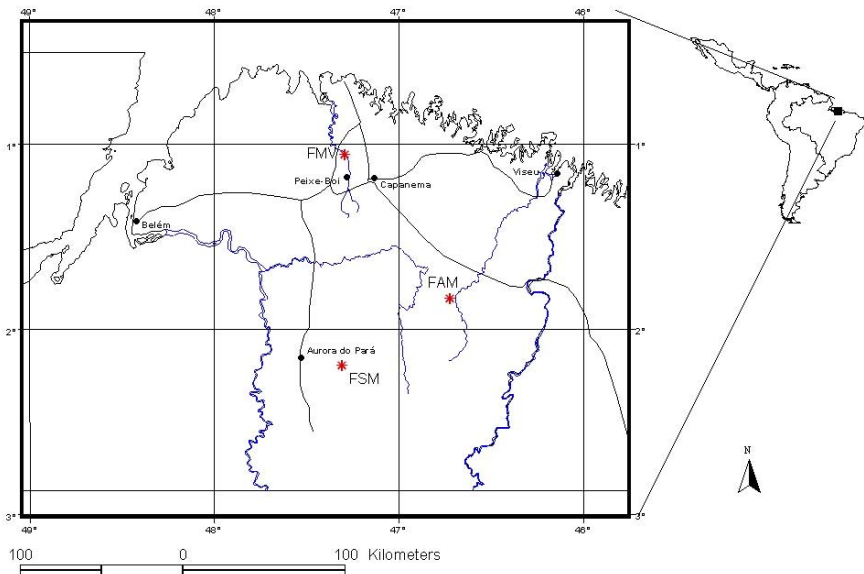


Figura 2. Localização das áreas de estudo, no leste da Amazônia brasileira, estado do Pará. FMV = Fazenda Monte Verde, Peixe-Boi; FAM = Fazenda Amanda, Viseu; FSM = Fazenda São Marcos, Aurora do Pará.

Em todos eles, a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas fora da zona de projeção da copa dos adultos foi bem maior que daquelas debaixo dos adultos, dando suporte à primeira parte do modelo Janzen-Connell. Mas esta diferença foi bastante reduzida durante um dos eventos.

O total de frutos produzidos durante o estudo não foi muito diferente entre as duas populações que foram monitoradas durante os dois anos (7.359 frutos/ha na FMV *vs.* 9.281 frutos/ha na FAM), mas a quantidade produzida por ano foi bem diferente. Na FMV, 68% destes frutos foram produzidos em 1999 e 32% em 2000, enquanto na FAM, <1% foi produzido em 1999 e os outros 99% em 2000. As duas áreas apresentaram variação interanual, mas se dúvida, a variação na FAM foi muito mais drástica (Tabela 1).

Na FAM, em 2000, no ano que a planta produziu muitas sementes, a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas foi significativamente maior que de todas os eventos de frutificação monitorados; isto porque a sobrevivência das sementes e plântulas debaixo dos adultos aumentou consideravelmente (Tabela 2). Este resultado sugere que a produção neste evento de frutificação superou a capacidade dos predadores de sementes de consumi-las, isto é, os predadores foram saciados e o resultado foi um recrutamento de plântulas consideravelmente maior que durante os outros eventos. Embora o total de sementes produzidas na FMV e na FAM não tenha sido muito diferente durante o estudo, o recrutamento de plântulas na FAM foi mais que duas vezes maior (Tabela 3). Seis meses depois do pico de frutificação, o número de plântulas ainda vivas dentro das transecções amostradas era de 972 plântulas na FMV e 1.973 na FAM. A distribuição destas plântulas sobreviventes com relação aos adultos também foi muito diferente nas duas áreas: 541 (56%) na FMV e 1704 (86%) na FAM estavam debaixo de adultos.

Por outro lado, a dispersão de sementes na FMV foi significativamente maior que na FAM (Tabela 4), o que explica em parte (outros fatores são também importantes como, por exemplo, diferenças entre as duas populações nas taxas de sobrevivência de sementes dispersadas), o número de plântulas sobreviventes fora da zona de projeção de copas de plantas-mães maior na FMV que na FAM. A comparação do padrão de distribuição espacial de jovens < 1 m de altura mostrou a mesma tendência, com os jovens na FMV mais espaçados entre si que os jovens na FAM (Figura 3).

Estes resultados ilustram a complexidade das interações de processos ecológicos em florestas tropicais, e embasam o argumento que desenvolvi aqui, sobre a necessidade de estudos que integrem os diferentes estádios e processos do ciclo de vida das plantas e que incluam suas variações temporais acima dos ciclos anuais e suas variações espaciais em escala geográfica.

Table 1. Produção estimada de frutos e sementes por hectare de *E. coriacea* em cada área de estudo por evento de frutificação.

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1°/2000 ¹	2°/2000 ¹	2000
	5011,3	2347,8	84,5	389,2	8807,0	912,5
Frutos						
Sementes	8101,4	3927,2	161,8	668,5	15553,9	1417,9

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

Table 2. Sobrevivência de sementes seis meses depois do pico de frutificação. Apenas sementes viáveis dentro daquelas que ainda não haviam germinado quando encontradas foram incluídas (n = 741).

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1°/2000 ¹	2°/2000 ¹	2000
No. de sementes	119	76	12	21	501	12
Debaixo de adultos	99	62	12	21	465	10
Vivas	20 (20,2) ²	18 (29,0)	3 (25,0)	5 (23,8)	184 (39,6)	1 (10,0)
Não debaixo de adultos	20	14	0	0	36	2
Vivas	14 (70,0) ²	8 (57,1)	-	-	24 (66,7)	1 (50,0)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens das sementes encontradas debaixo e não debaixo de adultos.

Table 3. Novos recrutas que ainda estavam vivos dentro das transecções 6 meses depois do pico de frutificação, incluindo indivíduos encontrados já germinados. A mesma área total (4400 m²) foi amostrada em cada evento de frutificação.

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1°/2000 ¹	2°/2000 ¹	2000
Total de recrutas	551	421	35	53	1885	71
Debaixo de adultos	296 (53,7) ²	245 (58,2)	24 (68,6)	45 (84,9)	1635 (86,7)	40 (56,3)
Não debaixo de adultos	255 (46,3) ²	176 (41,8)	11 (31,4)	8 (15,1)	250 (13,3)	31 (43,7)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens do total de recrutas por área.

Table 4. Dispersão de sementes. Apenas sementes viáveis que ainda não haviam germinado quando encontradas foram incluídas (n = 741).

	FMV		1999	FAM		FSM
	1999	2000		1°/2000 ¹	2°/2000 ¹	2000
No. de sementes	119	76	12	21	501	12
Debaixo de adultos	99 (83,2) ²	62 (81,6)	12 (100,0)	21 (100,0)	465 (92,8)	10 (83,3)
Não debaixo de adultos	20 (16,8) ²	14 (18,4)	0	0	36 (7,2)	2 (16,7)

¹ Primeiro e segundo pulsos de produção de frutos na FAM em 2000.

² Entre parênteses estão porcentagens do total de sementes viáveis por área.

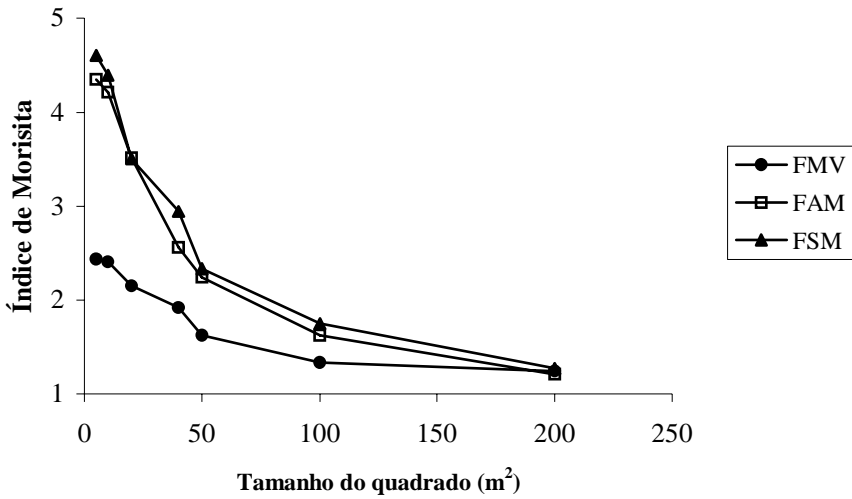


Figura 3. Padrão de distribuição espacial de jovens < 1 m de altura nas três áreas de estudo.

Sem dúvidas, dispersão aumenta a taxa de sobrevivência de sementes e plântulas do matamatá e de muitas espécies de árvores em florestas tropicais, mas uma outra questão importante é qual a contribuição para a estrutura e dinâmica de populações - para variações ou para a manutenção do tamanho de populações - das plântulas que são dispersadas para longe dos adultos *vs.* aquelas que ficam debaixo dos mesmos?

No meu estudo, por exemplo, a população de matamatá na FAM – a que alternou um ano de baixa com um de alta produção de sementes – apresentou uma taxa de dispersão de sementes menor que a da FMV e também maiores níveis de agregação entre os indivíduos, mas era a população de maior densidade (Tabela 5). É possível que nesta área as plântulas debaixo dos adultos estejam contribuindo mais para a formação das populações que as plântulas dispersadas para além da zona de projeção da copa dos adultos. De qualquer maneira, com as altas taxas de sobrevivência observadas sementes, dispersadas devem contribuir para a formação de populações e em áreas onde a taxa de dispersão de sementes é maior, como na FMV, esta contribuição pode ser relativamente mais importante. Além disso, sementes dispersadas são obviamente os indivíduos colonizadores de áreas até então não ocupadas pela espécie.

Table 5. Estrutura de população de *E. coriacea* nas três áreas de estudo: densidade populacional e índice de agregação (veja Lopes[2008] para maiores detalhes).

	FMV	FAM	FSM
Densidade (ind./ha)	4.212	9.611	2.512
Omega (0-5 m) ¹	1,25	1,60	1,30

¹ Índice de agregação de Condit *et al.* (2000)

REFERÊNCIAS

- Auguspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology** 65: 1705-1712.
- Boucher, D.H. 1981. The “real” disperser of *Swartzia cubensis*. **Biotropica** 13 (supl.): 77-78.
- Chapman, C.A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. **Evolutionary Anthropology** 4: 73-110.
- Chapman, C.A. & L.J. Chapman, 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. **Conservation Biology** 9: 675-678.
- Clark, D.A. & D.B. Clark, 1984. Spacing dynamics of a tropical forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist** 124: 769-788.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin & J. HilleRisLambers, 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. **Ecology** 80: 1475-1494.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees pp.298-312. *In: Dynamics of Number in Populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell, Eds.) Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell, J.H., J.G. Tracey & L.J. Webb, 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs** 54: 141-164.
- Darwin, C. 1859. **A origem das Espécies**. Ediouro, Rio de Janeiro.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1986. Frugivory by howling monkeys (*Aloatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds pp.93-104. *In: Frugivores and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Dr W. Junk Publishers, The Hague.
- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 15: 129-142.
- Forget, P.-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** 12: 751-761.
- Forget, P.-M & S.B. Vander Wall, 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on divergent continents. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 65-67.

- Gautier-Hion, A., J.-P. Gautier & F. Maisels, 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys pp.237-244. *In: **Frugivory and Seed Dispersal: ecological and evolutionary Aspects*** (T.H. Fleming & A. Estrada, Eds.) Kluwer Academic Publishers, Bélgica.
- Hammond, D.S. & V.K. Brown, 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings pp.51-78. *In: **Dynamics of tropical Communities*** (D.M. Newbery, H.H.T. Prins & N.D. Brown, Eds.) Blackwell, Oxford.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E.A. Herre, 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature** 404: 493-495.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. **Ecological Monographs** 68: 511-538.
- Herrera, C.M. 1998a. Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us? **Oikos** 82: 612-616.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián, & A. Traveset, 1998b. Annual variability in seed production by wood plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. **American Naturalist** 152: 576-594.
- Horvitz, C.C. & A.J. Beattie, 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. **American Journal of Botany** 67: 321-326.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. **Ecology** 61: 944-959.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley, 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology** 66: 781-791.
- Howe, H.F. & J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-228.
- Howe, H.F. & M.N. Miriti, 2000. No question: seed dispersal matters. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 434-436.
- Hubbell, S.P., R.B. Foster, S.T. O'Brien, K.E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S.J. Wright & S. Loo de Lao, 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. **Science** 283: 554-557.
- Jackson, R.B., C.R. Linder, M. Lynch, M. Purugganan, S. Somerville & S.S. Thayer, 2002. Linking molecular insight and ecological research. **Trends in Ecology and Evolution** 17: 409-414.
- Janson, C.H., E.W. Stiles & D.W. White, 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach pp.83-92. *In: **Frugivory and Seed Dispersal: ecological and evolutionary Aspects*** (T.H. Fleming & A. Estrada, Eds.) Kluwer Academic Publishers, Bélgica.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. **American Naturalist** 104: 501-528.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest, at the Nourague station in French Guiana. **International Journal of Primatology** 17: 239-258.

- Kestell, D.W. 1998. Fates of Neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). **Biotropica** 30: 677-681.
- Knogge, C., E.W. Heymann & E.R.T. Herrera, 1998. Seed dispersal of *Asplundia peruviana* (Cyclanthaceae) by the primate *Saguinus fuscicollis*. **Journal of Tropical Ecology** 14: 99-102.
- Levey, D.J. & C.W. Benkman, 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 41-43.
- Levey, D.J. & M.M. Byrne, 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. **Ecology** 74: 1802-1812.
- Levey, D.J. & S. Sargent, 2000. A simple method for tracking vertebrate dispersed seeds. **Ecology** 81: 267-274.
- Lopes, M.A. 2002. **Effects of Forest Fragmentation on Populations of a common Canopy Tree in eastern Brazilian Amazonia**. Tese de doutorado, Universidade de Miami, EUA.
- Lopes, M.A. 2008. Population structure of *Eschweilera coriacea* (DC.) S. A. Mori in forest fragments in eastern Brazilian Amazonia. **Revista Brasileira de Botânica** 30: 509-519.
- Nathan, R & H.C. Muller-Landau, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 278-285.
- Ouborg, N.J., Y Piquot & J.M. van Groenendael, 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. **Journal of Ecology** 87: 551-568.
- Pacheco, L.F. & J.A. Simonetti, 2000. Genetic Structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. **Conservation Biology** 14: 1766-1775.
- Peres, C.A. & M.G.M. van Roosmalen, 2002. Pattern of primate frugivory in Amazonia and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests pp.407-421. *In: Frugivory and Seed Dispersal: ecological, evolutionary and Conservation Issues* (D. Levey, M. Galetti & W. Silva, Eds.) CABI Publishing, Oxford.
- Provan, J, W. Powell & P.M. Hollingsworth, 2001. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** 16: 142-147.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and on treefall gaps. **Oikos** 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical trees diversity: population implications and the importance of spatial scale. **American Naturalist** 140: 526-530.
- Sork, V.L. 1985. Germination response in a large-seeded Neotropical tree species, *Gustavia superba* (Lecythidaceae). **Biotropica** 17: 130-136.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. **Ecology** 68: 1341-1350.
- Sork, V.L., J. Nason, D.R. Campbell & J.F. Fernandez, 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 219-224.
- Tabarelli, M. & C.A. Peres, 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation** 106: 165-176.
- Terborgh, J. 1983. **Five New World Primates: a Study in comparative Ecology**. Princeton University Press, Princeton.

- Turchin, P. 1998. **Quantitative analysis of Movement**. Sinauer, Sunderland, EUA.
- Vander Wall, S.B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. **Ecology** 75: 1911-1926.
- Wang, B.C. & T.B. Smith, 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution** 17: 379-385.
- Webb, C.O. & D.R. Peart, 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. **Ecology Letters** 4: 491-499.
- Wenny, D.C. 2000. Seed dispersal, seed predation and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. **Ecological Monographs** 70: 331-351.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** 130: 1-14.
- Wright, S.J. & H.C. Duber, 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. **Biotropica** 33: 583-595.
- Zhang, S.-Y. & L.-X. Wang, 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. **Biotropica** 27: 397-401.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Marques, A.A.B., A.B. Rylands & M. Schneider, 2008. Seed dispersal and germination by the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) in an area of Atlantic Forest in Southern Brazil pp.109-113. In: A Primatologia no Brasil - 9 (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

SEED DISPERSAL AND GERMINATION BY THE BROWN HOWLER MONKEY (*ALOUATTA GUARIBA CLAMITANS* CABRERA, 1940) IN AN AREA OF ATLANTIC FOREST IN SOUTHERN BRAZIL

Ana Alice Biedzicki de Marques¹
Anthony B. Rylands²
Maurício Schneider³

Abstract. We investigated the role of *Alouatta guariba clamitans* as a seed dispersal agent at Itapuã State Park, at the southern limit of the Brazilian Atlantic Forest. During observations of a group of brown howlers, feces were collected whenever possible. Undamaged seeds were planted in forest soil inside a greenhouse, and control seeds were planted in the same soil. Germination rates of ten species were compared using Chi-square. The germination rates of only three species increased significantly after ingestion by howlers. In particular, 80.0% of the ingested seeds of *Syagrus romanzoffiana* (the fruit of which represented 25.4% of the group's diet) germinated, against only 3.3% of the control.

Key Words: frugivory, seed dispersal, germination, brown howler, *Alouatta guariba clamitans*, Atlantic Forest.

Resumo. Este trabalho avalia o papel de *Alouatta guariba clamitans* como dispersor de sementes no Parque Estadual de Itapuã, no limite meridional da Mata Atlântica. Durante observações de um grupo de sete bugios-ruivos, coletaram-se fezes sempre que possível. Sementes não danificadas foram plantadas em solo da floresta, em uma estufa, e sementes controle foram plantadas no mesmo solo. As taxas de germinação de dez espécies comparadas com o Qui-quadrado. As taxas de germinação de apenas três espécies aumentaram significativamente após ingestão pelos animais. Em especial, 80,0% das sementes ingeridas de *Syagrus romanzoffiana* (cujos frutos representaram 25,4% da dieta do grupo) germinaram, contra somente 3,3% do controle.

Palavras-chave: frugivoria, dispersão de sementes, germinação, bugio-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, Mata Atlântica.

¹Câmara Legislativa do Distrito Federal, Assessoria Legislativa, SAIN Parque Rural, 70.086-900 Brasília – DF. E-mail: anaalice@cpovo.net;

²Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, Washington DC, USA;

³Câmara dos Deputados, Consultoria Legislativa, Praça dos Três Poderes, Edifício Anexo III - Gab. T 36B, 70.160-900 Brasília – DF.

INTRODUCTION

The relationship between plants with fleshy fruits and seed dispersers is protooperative – while the animal receives nutrients from the fleshy part of the fruit, it contributes to the reproductive success of the plant by dispersing its seeds (Howe, 1980). This relationship is prominent in Neotropical forests, where three-quarters of tree species produce fruits adapted for consumption by vertebrates.

Primates constitute an important group in this relationship since they represent a major part of the frugivore biomass in most tropical forests (Eisenberg & Thorington, 1973). This indicates that the maintenance of primate populations is crucial for the regeneration of tropical forests.

The main objective of this work was to describe the role of the brown howler, *Alouatta guariba clamitans*, as a seed disperser in its natural habitat in southern Brazil. Special attention was given to the plant species that are also important resources for other elements of the local frugivore community.

METHODS

Study Area

The study was carried out at the Itapuã State Park (30°20'S, 51°00'W) in the municipality of Viamão, Rio Grande do Sul. The park covers a total area of 5,566.50 hectares, and is located at the southern limit of the Atlantic forest.

The climate is humid subtropical, with no marked dry season, and annual mean temperatures of around 17.5°C. In the summer, the temperature will often exceed 22°C, whereas in the winter, it may fall to -3°C. Mean annual precipitation is 1,100-1,300 mm. The vegetation is heterogeneous, with a variety of both forest and open habitats.

Data collection

Data were collected between February 1999 and March 2000, during the behavioral monitoring of a group of seven howlers (*Alouatta guariba clamitans*). The group was accompanied for three to five days each month, and feces, were collected whenever possible, during the collection of behavioral data. All undamaged seeds were separated from the feces and planted in forest soil inside a greenhouse. For each species identified, the same number of seeds was collected from uneaten ripe fruit collected from within the study

area. The seeds were planted in exactly the same way as those collected from feces, and formed the control for comparisons with the ingested seeds.

All seeds were checked for signs of germination every two days, during nine months. The proportion of seeds germinating in each group – experimental and control – was compared using Chi-square (Zar, 1999).

RESULTS

Defecation was observed 121 times during the study, and the seeds of ten different plant species were identified and collected in numbers adequate for the germination tests (Table 1). Germination rates varied considerably among species, but there was no clear overall pattern with regards to the effects of ingestion by the howlers. Of the ten species monitored, only five presented a significant difference between groups. In three of these cases – *Erythroxylum argentinum*, *Lithraea brasiliensis* and *Syagrus romanzoffiana* – the germination rate recorded for ingested seeds was significantly greater than that of the control. In the other two species (*Enterolobium contortisiliquum* and *Myrciaria cuspidata*), however, control seeds germinated at a significantly higher rate than ingested ones.

Table 1. Results of the germination tests for the ten principal species of fruit in the diet of *A.g. clamitans* in Itapuã State Park. Significant results in bold type.

Taxon		% seeds germinating:		χ^2 (p)
		Ingested	Control	
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i>	55.6	20.0 (36) ¹	10.01 (<0.005)
Annonaceae	<i>Rollinia maritima</i>	38.5	61.5 (13)	1.38 (>0.05)
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	80.0	3.3 (30)	36.27 (<0.005)
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	61.5	61.5 (13)	0.00 (>0.05)
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum argentinum</i>	87.5	60.4 (48)	9.14 (<0.005)
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	6.7	73.3 (30)	9.14 (<0.005)
Moraceae	<i>Ficus organensis</i>	21.3	15.7 (108)	1.10 (>0.05)
Myrtaceae	<i>Myrciaria cuspidata</i>	22.2	62.2 (37)	4.65 (<0.05)
Sapotaceae	<i>Sideroxylum obtusifolium</i>	3.3	6.7 (30)	0.35 (>0.05)
Ulmaceae	<i>Celtis</i> sp.	70.0	66.7 (30)	0.08 (>0.05)

¹Number of seeds (in each group).

The most striking result was that for *Syagrus romanzoffiana*, a common palm in the Itapuã Park, which has a distinct orange-colored fruit of approximately 1.5 cm in diameter. Whereas 80% of the ingested seeds of this species germinated, only one seed (3.3%) of the control sample did. This species represented 25.44% of the fruit ingested by howlers in the 13-month study period (Marques, 2001).

DISCUSSION

The results of this study indicate that *A.g. clamitans* is a potentially important disperser of the seeds of some of the plant species it exploits for fruit in southern Brazil. The palm *S. romanzoffiana* may be especially important here, from the viewpoint of both the plant and the monkeys. The fruit is available throughout most of the year, and may represent one of the most important food resources for the local frugivore community. Howlers may be among the most important dispersers of this species, not only because of the number of seeds ingested, but also because of the quality of dispersion, as indicated by germination rates (Schupp, 1993).

For a majority of the species, however, ingestion had, at best, a neutral effect on germination rates, and in some cases, an apparent negative effect. These included the fig *F. organensis*, which represented 20.67% of the group's diet (Marques, 2001). Figs are a keystone resource for many Neotropical frugivores (Serio-Silva *et al.*, 2001), but in this particular case, consumption by the howlers did not appear to contribute to the reproductive success of the plant.

Many other studies, including those of howlers (Howe, 1980; Estrada & Coates-Estrada, 1984; Chapman, 1989; Julliot, 1996) have shown that passage through the gut may have a positive effect on the germination of the seeds of a number of different plant species. These studies highlight the contribution of primate populations to the regeneration of tropical forests. Unfortunately, ongoing anthropogenic impacts on many of these populations, such as hunting and habitat destruction, are altering their ecological relationships with their food resources, thus influencing other interactions (Chapman & Oderdonk, 1998). Further studies are necessary to understand the role of primates in habitat regeneration, including long-term monitoring of post-dispersion seed development.

Acknowledgements The Margot Marsh Biodiversity Foundation supported this study. Tomé Biedzicki built the greenhouse. Joana Biedzicki de Marques watered the seeds and

seedlings. We are grateful for the dedication of our field assistant, Elisa Girardi. Marcos Sobral identified all plant species.

REFERENCES

- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersal seeds. **Biotropica** 21: 148-154.
- Chapman, C.A. & D. Onderdonk, 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. **American Journal of Primatology** 45: 127-141.
- Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington, 1973. A preliminary analysis of a Neotropical fauna. **Biotropica** 5: 150-161.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **American Journal of Primatology** 6: 77-91.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. **Ecology** 61: 944-959.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. **International Journal of Primatology** 17:239-258.
- Marques, A.A.B. de, 2001. **Estratégias de Uso do Espaço por *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 em Hábitats Temperado e Subtropical no Sul do Brasil**. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108: 15-29.
- Serio-Silva, J.C., V. Rico-Gray, L.T. Hernández-Salazar & R. Espinosa-Gómez, 2002. The role of *Ficus* (Moraceae) in the diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. **Journal of Tropical Ecology** 18: 913-928.
- Zar, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Upper Saddle River.

GASTRO-INTESTINAL PARASITES OF FREE-RANGING RED-HANDED HOWLERS (*ALOUATTA BELZEBUL*) IN EASTERN AMAZONIA

Simone S. Martins¹
Stephen F. Ferrari^{1,2}
Célia Santos da Silva³

Abstract. Few parasitological studies are available for Neotropical primates, and little is known of the endoparasites of the red-handed howler, *Alouatta belzebul*. In the present study, data were collected at five sites in eastern Amazonia, representative of the region's fragmented anthropogenic landscape. Fecal samples were collected from six to fourteen different groups at each site (n = 212 samples), fixed in MIF, and analyzed in the laboratory using the Lutz and Faust methods. Overall, 77.4% of samples presented at least one endoparasite taxon, and twelve taxa were identified – five protozoans and seven helminths – although only one to species level (*Trypanoxyuris minutus*). Up to five taxa were recorded in a single sample, although 72% of positive samples contained no more than two taxa. Between six and twelve taxa were recorded at a given site, and infection rates varied from 67.5% to 86.0%. However, no clear relationship was found between the number of taxa and infection rates, and variation within one population was similar to that found among populations. Both the number of taxa and infection rates were relatively high in comparison with most other platyrrhine species, although neither variable appeared to have had a negative effect on *A. belzebul* population density.

Key words: parasites, protozoa, helminths, *Alouatta belzebul*, population, Amazonia.

Resumo. Estudos parasitológicos em populações naturais de primatas neotropicais são ainda incipientes, havendo poucos dados disponíveis sobre o guariba-de-mão-ruiva, *Alouatta belzebul*. No presente estudo, dados foram coletados em cinco locais da Amazônia oriental, representativos da paisagem antrópica fragmentada da região. Amostras fecais foram coletadas de seis a quatorze grupos diferentes em cada local (n = 212 amostras), fixadas em MIF e analisadas em laboratório, utilizando as técnicas de Lutz e Faust. No total, 77,4% das amostras foram positivas para pelo menos um táxon de endoparasita, e foram identificados doze táxons, sete de helmintos e cinco de protozoários, embora apenas um até o nível de espécie (*Trypanoxyuris minutus*). Amostras individuais apresentaram até cinco diferentes táxons, embora 72% de amostras positivas tinham até dois táxons. Em cada local de coleta, o número de táxons identificados variou entre seis e doze e a taxa de infecção entre 67,5% e 86%. Entretanto, não foi encontrado qualquer padrão entre o número de táxons e taxas de infecção, e a variação encontrada dentro de uma população foi semelhante àquela encontrada entre populações. Tanto o número de táxons e as taxas de infecção foram relativamente altos em comparação com a maioria de outras espécies de platirríneos, embora nenhuma destas variáveis aparentava ter um efeito negativo sobre a densidade populacional de *A. belzebul*.

Palavras-chave: parasitas, protozoários, helmintos, *Alouatta belzebul*, população, Amazônia.

¹Setor de Mastozoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Caixa Postal 399, 66.077-530 Belém – PA. Correspondence to Simone Martins; e-mail: smartins2002@yahoo.com.br;

²Departamento de Biologia Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE;

³Laboratório de Pesquisas em Parasitologia, Faculdade de Farmácia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro – RJ.

INTRODUCTION

Infection by endoparasites appears to be a commonplace phenomenon in nonhuman primates, in which more than 250 species of helminths, primarily nematodes, have been identified (Diniz, 1997). While most individuals may tolerate a given parasite load, Stoner (1996) has suggested that endoparasitism in wild populations may have important negative effects on the distribution and density of some species. These effects may be exacerbated by anthropogenic habitat disturbance, which tend to alter demographic patterns significantly (Stuart & Strier, 1995; Gillespie *et al.*, 2005). However, detailed parasitological studies of wild primate populations are still few and far between, and relatively little, if anything is known of infection rates or host-parasite relationships in the majority of species.

The study of infection patterns in free-ranging populations may provide important insights into ecological and (co)-evolutionary processes, which may ultimately be relevant to the development of conservation strategies (Price *et al.*, 1986; Málaga, 1989; Mendes, 1989; Stuart & Strier, 1995; Sorci *et al.*, 1997). There is an interesting behavioral component in the case of the primates, which may utilize plants (Wrangham, 1995; Baker, 1996) or other substances (Knezevich, 1998) for their therapeutic effects. The use of nonrandom sites for defecation may also be a strategy directed at the avoidance of infection (Goodall, 1962; Freeland, 1980), one which may be especially important in the howler monkeys (Braza *et al.*, 1981; Gilbert, 1997; Martins, 1999).

In the present study, fecal samples were collected from free-ranging red-handed howlers, *Alouatta belzebul*, at five sites in eastern Amazonia, representing fragmented and isolated populations of the region's antropogenic landscape. Prior to this study, little was known of endoparasitism in the species (Muniz, 1994; Vicente *et al.*, 1997), and nothing of infection rates in free-ranging populations. In addition to recording a large number of parasite taxa and relatively high infection rates in comparison with other howler species, the study revealed considerable variation both within and among populations.

METHODS

Study area

The study area was located on the right or east bank of the Rio Tocantins in the

Brazilian state of Pará° (3°43'-5°15'S, 49°12'-50°00'W), which is currently part of the Tucuruí reservoir, flooded in 1984/85 (Eletronorte, 2000). Five sites were selected for data collection, two in continuous forest on the margin of the reservoir and three on islands of varying size (180 to 484 hectares). The islands were formed during the flooding of the reservoir, and were contiguous with the margin prior to this.

The climate is typical of the region, with annual precipitation of 2000-3000 mm, and a pronounced dry season between July and November. The vegetation at the study sites is lowland Amazonian *terra firme* rainforest, either primary or disturbed primary (Eletronorte, 2000). The vertebrate fauna is relatively intact, and includes six other primate species: *Aotus infulatus*, *Cebus apella*, *Chiropotes satanas*, *Saguinus midas* and *Saimiri sciureus* (Ferrari *et al.*, 2002).

Sample collection and processing

Samples of feces were collected during the dry seasons of 2000 (October) and 2001 (August and September). All samples were collected from the ground immediately after defecation, and were stored in 50 ml collection pots with one part feces to three parts MIF (Mercurochrome-Iodine-Formaldehyde) fixer solution (Neto & Corrêa, 1991; de Carli, 1994). Parasites found in the feces prior to fixing were retrieved carefully and washed in 0.9% saline solution or distilled water and fixed in 10% formaldehyde or AFA (Alcohol, Formaldehyde and Acetic Acid).

Six of the best-preserved specimens of adult worms that were fixed in AFA were prepared for diaphanization. This technique reveals the internal structures of the parasite, which are important for taxonomic identification.

Two routine techniques of laboratory analysis – Lutz's method and Faust's method – were used in the present study. Lutz's method, also known as the Hoffman, Pons & Janer method, is based on the spontaneous sedimentation of the feces in water. Faust's method involves the centrifugal flotation of feces in Zinc Sulfate solution. Both methods are qualitative, i.e. they detect the presence of the eggs and larvae of helminths, and protozoan cysts, but do not provide quantitative measures of infection (Gillespie, 2006). In the majority of cases, Lugol's solution was used to stain the eggs and cysts in order to facilitate their observation and identification.

The data were organized by group, site and parasite taxon. Infection rates (the number of positive samples/total number of samples x 100) were calculated for each site and parasite taxon, following Stuart *et al.* (1993).

RESULTS

The total of 212 feces samples were distributed evenly across sites (Table 1), although there the number of groups sampled per site did vary, reflecting population density and study conditions at each site (Martins, 2002). Just over three-quarters of the samples tested positive for the presence of endoparasites and, while there was some variation, infection rates were relatively high at all sites. The number of endoparasite taxa varied considerably among sites, however, doubling from 6 (site 4) to 12 (site 1).

Altogether, twelve taxa were identified (Table 2), although in only one case (*Trypanoxyuris minutus*) was it possible to identify the species (Figures 1 and 2). As some specimens were identified to only the family level or higher, it is possible that the total number of species may be underestimated. *Trypanoxyuris minutus* appears to be common in *Alouatta*, and was identified easily on the basis of the morphological characteristics of both eggs and adults.

In general, parasite taxa with high infection rates were also relatively widespread. Infection rates also tended to follow similar patterns at different sites. *Iodamoeba*, for example, returned the first or second highest rate at all five sites. The most divergent group was the nematode larvae, which were found in more than half of the samples collected at site 4 but, surprisingly, in only 7% at site 1.

The number of taxa observed in a given sample varied from one to five, but the latter value was recorded in a single sample from site 1. At other sites, no more than four taxa were registered in any one sample. Despite this, and the variety of taxa recorded at site 1, this site returned the lowest mean number of taxa per sample (1.8 ± 1.0), although the mean varied little among sites, and the highest value was 2.2 ± 0.9 , at site 4. Overall, 72.0% of samples contained only one (39.7%) or two (32.3%) taxa.

This same lack of any consistent pattern of variation extends to most other aspects of the results, such as the relationship between the richness of parasite taxa and infection rates (Figure 3). Perhaps the most surprising feature of the results is the contrast between sites 1 and 2, which, theoretically, represent the same *A. belzebul* population, given that they are located within the same area of continuous forest, and are separated by less than 5 km. Statistically, site 2 is strikingly similar to site 3 (Table 1), and even presents the exact same fauna of endoparasites (Table 2). In fact, even the infection rates recorded for most taxa, except amoebids, were remarkably similar at the two sites. These similarities appear to be no more than coincidence, however, given that the two sites were located at opposite extremes of the study area.

Table 1. General results for the collection and analysis of feces samples from eastern Amazonian *A. belzebul*.

Site	Characteristics	Number of:		Positive samples	Infection rate	Endoparasite taxa identified
		Groups sampled	Samples collected			
1	Continuous forest	9	43	37	86.0	12
2	Continuous forest	9	46	34	74.0	7
3	Island of 484 ha	12	40	29	72.5	7
4	Island of 360 ha	6	43	37	86.0	6
5	Island of 180 ha	14	40	27	67.5	9
All		50	212	164	77.4	12

Table 2. Infection rates of endoparasites in eastern Amazonian *A. belzebul* by taxon and study site.

Taxon	Infection rate at:					
	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	All sites
Protozoa						
<i>Endolimax</i>	7.0	6.5	7.5	0.0	7.5	5.7
<i>Entamoeba</i>	2.3	0.0	0.0	9.3	5.0	3.3
<i>Giardia</i>	4.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9
<i>Iodamoeba</i>	60.4	37.0	45.0	58.1	35.0	47.2
Amoebidae	28.0	17.4	5.0	0.0	2.5	10.8
Helminths						
<i>Ascaris</i>	7.0	11.0	17.5	18.6	5.0	11.8
<i>Fasciola</i>	2.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
<i>Trichuris</i>	2.3	0.0	0.0	0.0	2.5	0.9
<i>Trypanoxyuris minutus</i>	28.0	19.6	20.0	25.6	40.0	26.4
Hymenolepididae	4.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9
Ancilostomidae	4.6	6.5	10.0	23.3	17.5	12.3
Nematode larvae	7.0	41.3	37.5	53.5	25.0	34.0

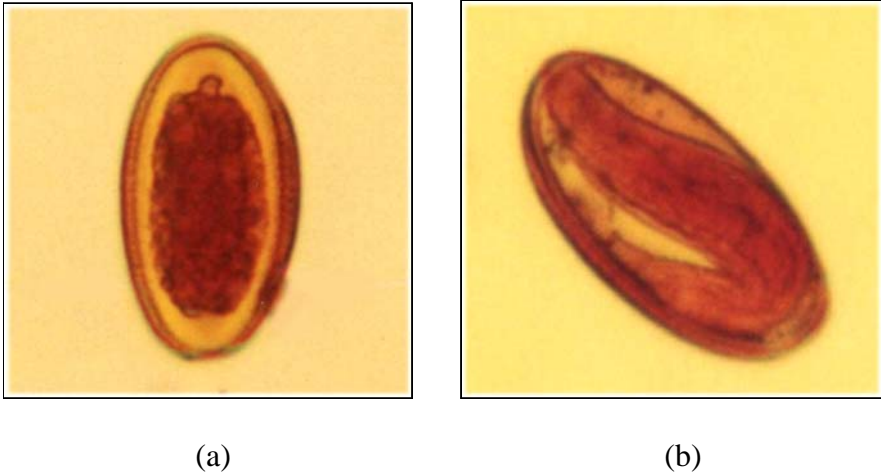


Figure 1. *Trypanoxyuris minutus*: egg with (a) germ cells, and (b) semi-formed larva. Both from Site 5, stained with Lugol's solution and observed at 400x.

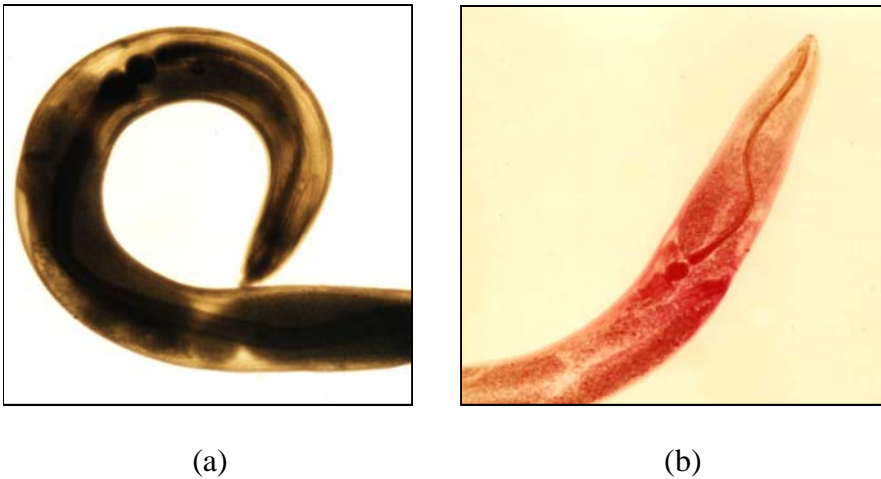


Figure 2. Anterior extremity of adult female *Trypanoxyuris minutus* collected from adult female *A. belzebul* at Site 1: (a) stained with Lugol's solution, and (b) prepared by the carmine chloride bleaching method (observed at 100x).

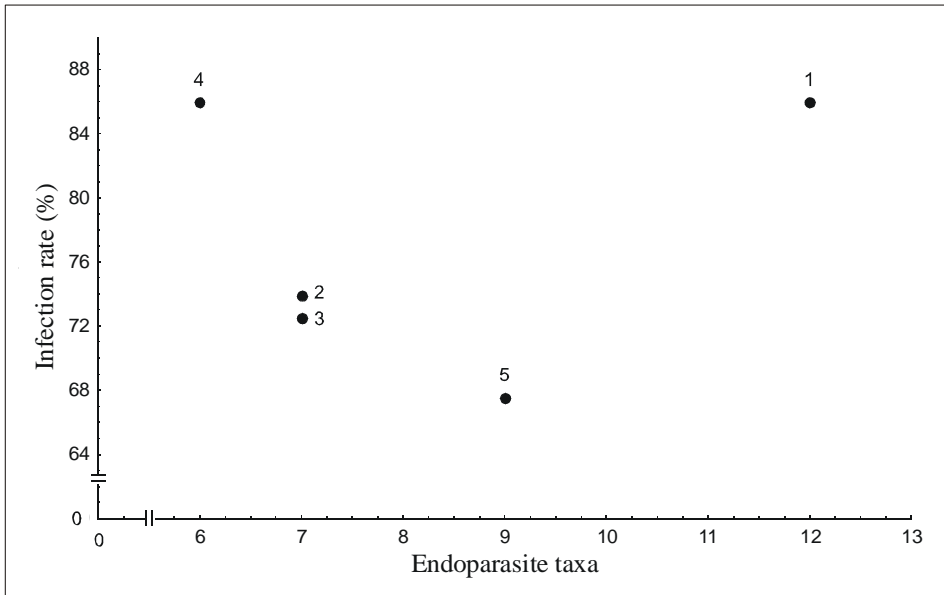


Figure 3. Relationship between the taxonomic richness of endoparasites and infection rates at the five *A. belzebul* study sites in eastern Amazonia.

DISCUSSION

This is the first detailed parasitological survey of this relatively poorly-known howler species which, with a total of more than two hundred fecal samples collected and analyzed, represents one of the most comprehensive studies ever carried out on a Neotropical primate species (Table 3). The results indicate relatively high infection rates and richness of the intestinal fauna in comparison with other studies and species. However, as in the present study, there is no systematic pattern of infection among studies. The highest infection rates found in free-ranging populations (Melo *et al.*, 1997; Martins, 1999) did not appear to be related to the number of parasite taxa, for example, and the variation among populations of *Alouatta fusca* is striking.

Of the twelve taxa identified, only two – *Trypanoxyuris minutus* and *Ascaris* – had been recorded previously for *A. belzebul* (Stiles *et al.*, 1929; Vicente *et al.*, 1997). *Trypanoxyuris* appears to be relatively common in *Alouatta* (Coppo *et al.*, 1979; Stuart *et al.*, 1998). These, and most of the other helminths, may be pathogenic, as may the protozoans *Giardia* and *Entamoeba*, especially at high levels of infestation. However,

host-parasite relations are poorly known in the platyrrhines, which makes it difficult to interpret the significance of infection rates in these populations.

The most common taxon overall – *Iodamoeba* – is considered to be a commensal amoebid, and rarely has a pathogenic effect on its host, although little is known of its action in non-human primates. In the case of *T. minutus*, the howlers' social behavior, and the habit of defecating together at specific sites (Braza *et al.*, 1981; Gilbert, 1997; Martins, 1999) may have contributed to the relatively high rates of infection. This parasite generally causes little more than perianal itching and discomfort, however, and cases of serious intestinal lesions or secondary infections are relatively rare (Diniz, 1997).

Of the other protozoans recorded here, *Giardia*, *Entamoeba* and *Endolimax* can be pathogenic, especially at high rates of infestation, as can the helminthes *Trichuris*, ancilostomids and hymenolepidids. In general, however, these species are harmless, or asymptomatic. *Fasciola* may also cause itching, under some circumstances. However, parasite-host interactions in these taxa are still poorly known, especially in the case of the platyrrhines.

Obviously, more data will be required before host-parasite relationships in *A. belzebul* can be understood more fully. In the meantime, this first preliminary study of endoparasitism in the species has revealed a number of interesting patterns, such as relatively high infection rates and numbers of parasite taxa, and marked variation both within and among populations. For the time being, at least, these populations do not appear to be affected adversely by these patterns, given that densities were relatively high at all sites (Martins, 2002).

Table 3. Results of quantitative parasitological studies of Neotropical primates.

Species	Origin	Endoparasite Infection Rate		Source
		taxa	(n samples)	
<i>Alouatta belzebul</i>	Free-ranging	12	77.4 (212)	Present study
<i>Alouatta caraya</i>	Captive	4	58.0 (88)	Coppo <i>et al.</i> (1979)
	Free-ranging	8	38.6 (44)	Cruz <i>et al.</i> (2000)
<i>Alouatta fusca</i>	Free-ranging	0	0.0 (62)	Stuart <i>et al.</i> (1993)
	Free-ranging	5	82.3 (51)	Martins (1999)
	Captive	4	23.6 (165)	Müller <i>et al.</i> (2000)
<i>Alouatta palliata</i>	Free-ranging	4	48.4 (155)	Stuart <i>et al.</i> (1990)
<i>Aotus trivirgatus</i>	Captive	2	66.7 (6)	Coppo <i>et al.</i> (1979)
<i>Brachyteles arachnoides</i>	Free-ranging	4	39.0 (128)	Stuart <i>et al.</i> (1993)
<i>Callicebus personatus</i>	Free-ranging	3	82.5 (17)	Melo <i>et al.</i> (1997)
<i>Callithrix jacchus</i>	Captive and free-ranging	11	68.2 (178)	Ximenes (1997)
<i>Cebus apella</i>	Captive	4	93.8 (16)	Coppo <i>et al.</i> (1979)

Acknowledgements This study was supported by PPG-7/FINEP through a grant to Dr. Paula Schneider (UFPA). Eletronorte and the Goeldi Museum provided logistic support, SSM received a graduate stipend from CAPES, and SFF a research stipend from CNPq (process no. 307506/2003-7). We are grateful to the team at the UFRJ Parasitology Research Laboratory, the Eletronorte team at Base 4, the field assistants Manoel and Pepino, Rubens Ghilardi Jr., Tacachi Hatanaka, and Nazaré and Hermógenes Rocha.

REFERENCES

- Baker, M. 1996. Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). **American Journal of Primatolog** 38: 263-270.
- Braza, F., F. Alvarez & T. Azcarate, 1981. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. **Primates** 22: 459-473.
- Coppo, J.A., R.A. Moriena & O.J. Lombardero, 1979. El parasitismo en los primates del CAPRIM. **Acta Zoologica Lilloana** 35: 9-12.
- Cruz, A.C.M.S., J.T. Borba, E.M. Patiño, L. Gómez & G.E. Zunino, 2000. Habitat fragmentation and parasitism in howler monkeys (*Alouatta caraya*). **Neotropical Primates** 8: 146-148.
- De Carli, A.G. 1994. **Diagnóstico Laboratorial das Parasitoses Humanas - Métodos e Técnicas**. Editora MEDSI, Rio de Janeiro.
- Diniz, L.S.M. 1997. **Primates em Cativeiro – Manejo e Problemas Veterinários**. Editora Ícone, São Paulo.
- Eletronorte, 2000. **Macrozoneamento da Área de Influência, da Montante, do Lago-Reservatório e da Usina Hidrelétrica de Tucuruí: Documento-Base para Discussões**. Relatório não publicado, Tucuruí, Pará.
- Ferrari, S.F., R. Ghilardi Jr., E.M. Lima, A.L.C.B. Pina & S.S. Martins, 2002. Mudanças a longo prazo nas populações de mamíferos da área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí, Pará. **Livro de Resumos, XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia** pp. 540-541.
- Freeland, W.J. 1980. Mangabey (*Cercocebus albigena*) movement patterns in relation to food availability and fecal contamination. **Ecology** 61: 1297-1303.
- Gilbert, K.A. 1997. Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. **Animal Behaviour** 54: 451-455.
- Gillespie, T.R. 2006. Non-invasive assessment of gastro-intestinal parasite infections in free-ranging primates. **International Journal of Primatology** 27: 1129-1143.
- Gillespie, T.R., C.A. Chapman & E.C. Greiner, 2005. Effects of logging on gastrointestinal parasite infections and infection risk in African primate populations. **Journal of Applied Ecology** 42: 699-707.
- Goodall, J.M. 1962. Nest building behavior in free ranging chimpanzee. **Annals of the New York Academy of Science** 102: 455-467.

- Griner, L.A. 1983. **Pathology of Zoo Animals – II: Mammals**. Zoological Society of San Diego, San Diego.
- Knezevich, M. 1998. Geophagy as a therapeutic mediator of endoparasitism in a free-ranging group of Rhesus macaques (*Macaca mulatta*). **American Journal of Primatology** 44: 71-82.
- Málaga, C.A. 1989. Los primates no-humanos y la investigación biomédica: su importancia en la conservación de las especies pp. 277-281. *In: La Primatología en Latinoamérica* (C.J. Saavedra, R.A. Mittermeier & I.B. Santos, Eds.) Littera Maciel, Belo Horizonte.
- Martins, S.S. 1999. *Alouatta fusca* Geoffroy 1812 (Primates, Atelidae): Estudo do Comportamento em um Fragmento de Floresta Atlântica e Ocorrência de Endoparasitas. **Monografia de Bacharelado**, Universidade do Rio de Janeiro.
- Melo, A.L., F.M. Neri & M.B. Ferreira, 1997. Helminths of saúás, *Callicebus personatus nigrifrons* (Spix, 1823, Primates: Cebidae), collected in rescue faunistic during the construction of the Usina Hidrelétrica Nova Ponte-MG pp. 193-198. *In: A Primatologia no Brasil-6* (M.B.C. Sousa & A.A.L. Menezes, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates, Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 71-104.
- Müller, G.C.K., A. Krambeck, Z.M.B. Hirano & H.H. Silva-Filho, 2000. Levantamento preliminar de endoparasitas do tubo digestivo de bugios *Alouatta guariba clamitans*. **Neotropical Primates** 8: 107-108.
- Muniz, J.A.P.C. 1994. Filárias Parasitas de Primatas Não Humanos da Amazônia Brasileira. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Neto, V.A. & L.L. Corrêa, 1991. **Exame Parasitológico das Fezes**. Editora Sarvier, São Paulo.
- Price, P.W., M. Westoby, B. Rice, P.R. Atsatt, R.S. Fritz, J.N. Thompson, & K. Mobley [1986] Parasite mediation in ecological interactions. **Annual Review of Ecological Systems** 17: 487-505.
- Sorci, G., S. Morand & J.P. Hugot, 1997 Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites. **Proceedings of the Royal Society of London** 264: 285-289.
- Stiles, C.W., A. Hassall & O. Nolan, 1929. Key-catalogue of parasites reported for primates (monkeys and lemurs) with their possible public health importance and key-catalogue of primates are reported. **Hygienic Laboratory Bulletin** 152: 409-601.
- Stoner, K.E. 1996. Prevalence and intensity of intestinal parasites in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica: implications for conservation biology. **Conservation Biology** 10: 539-546.
- Stuart, M.D., L.L. Greenspan, K.E. Glander & M. R. Clarke, 1990. A coprological survey of parasites of wild mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. **Journal of Wildlife Diseases** 26: 547-549.
- Stuart, M.D., V. Pendergast, S.P. Rumfelt, L.L. Greenspan, K.E. Glander & M.R. Clarke, 1998. Parasites of wild howlers (*Alouatta* spp.). **International Journal of Primatology** 19: 493-512.

- Stuart, M.D. & K.B. Strier, 1995. Primates and parasites: a case for a multidisciplinary approach. **International Journal of Primatology** 16: 577-593.
- Stuart, M.D., K.B. Strier & S.M.A. Pierberg, 1993. Coprological survey of parasites of wild miquis, *Brachyteles arachnoides* and brown howling monkeys, *Alouatta fusca*. **Journal of Helminthology** 60: 111-115.
- Vicente, J.J., H.O. Rodrigues, D.C. Gomes & R.M. Pinto, 1997. Nematóides do Brasil. parte V: nematóides de mamíferos. **Revista Brasileira de Zoologia** 14 (Supl.1): 1-452.
- Wrangham, R.W. 1995. Relationship of chimpanzee leaf-swallowing to tapeworm infection. **American Journal of Primatology** 37: 297-303.
- Ximenes, M.F.F.M. 1997. Parasitismo por helmintos e protozoários no sagüi comum (*Callithrix jacchus*) pp. 249-256. In: **A Primatologia no Brasil-6** (M.B.C. Sousa & A.A.L. Menezes, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Valença-Montenegro, M.M., Y.B.M. Valle, L.C.O. Melo & M.A.O.M. Cruz, 2008. Tétano em *Callithrix jacchus* de vida livre: relato de caso pp. 125-129. In: A Primatologia no Brasil - 9 (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

TÉTANO EM *CALLITHRIX JACCHUS* DE VIDA LIVRE: RELATO DE CASO

Mônica M. Valença-Montenegro¹
Yumma B. M. Valle²
Leonardo C. O. Melo²
M. Adélia O. Monteiro da Cruz²

Resumo. Relatos de infecção por *Clostridium tetani* em primatas não-humanos são raros. Quando infectados, os animais apresentam trismo, opistótono e rigidez de membros, ocorrendo o óbito em cerca de 24 horas após o aparecimento dos sintomas. Durante um estudo em ecologia comportamental de *Callithrix jacchus*, realizado em Pernambuco, foi registrada a ocorrência de tétano em um macho adulto de vida livre.

Palavras-chave: *Callithrix jacchus*, *Clostridium tetani*, vida livre, tétano, infecção, sintomas.

Abstract. Infection by *Clostridium tetani* is rarely reported in primates. When infected, animals present trismus, opistotonus and rigid limbs. Death is usually observed on the day after the symptoms appear. In this paper we report a case of tetanus in a wild male *Callithrix jacchus*, recorded during a study on the behavioral ecology of wild common marmosets at Pernambuco, Brazil, in 2000.

Key words: *Callithrix jacchus*, *Clostridium tetani*, free-ranging, tetanus, infection, symptoms.

¹ Centro de Proteção de Primatas Brasileiros, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Praça Antenor Navarro 5, Varadouro, 58.010-480 João Pessoa – PB. E-mail: monica.montenegro@icmbio.gov.br

² Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento Animal (LECA), Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 52.171-900 Recife – PE.

INTRODUÇÃO

O tétano é uma doença infecciosa, altamente fatal, causada por toxinas produzidas pelo *Clostridium tetani* (Blood *et al.*, 1991). Este microorganismo, que pode ser comumente encontrado nas fezes dos animais e no solo contaminado por estas, tem como porta de entrada, feridas penetrantes profundas (Blood *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 2000), que fornecem um meio anaeróbio propício para a sua multiplicação (Crisman, 1985; Jones *et al.*, 2000). Tal patologia caracteriza-se por convulsões tônicas da musculatura e por uma marcada exaltação dos reflexos, ocorrendo a morte por alteração da função respiratória (Crisman, 1985; Blood *et al.*, 1991). Seu diagnóstico é sobretudo clínico (Crisman, 1985; Jones *et al.*, 2000), não sendo encontradas lesões anatomopatológicas ou histológicas características (Blood *et al.*, 1991).

A ocorrência de tétano em primatas é um achado raro ou pouco relatado. Os animais geralmente apresentam trismo, opistótono e rigidez de membros, tendo a doença um curso agudo, ocorrendo o óbito em cerca de 24 horas após o aparecimento dos sintomas (DiGiacomo & Missakian, 1972; Kessler & Brown, 1979).

METODOLOGIA

Entre agosto de 1999 e abril de 2002, foram realizados estudos de ecologia comportamental com uma população de vida livre de *Callithrix jacchus*, em ambiente urbano, no *campus* da Universidade Federal Rural de Pernambuco, no Recife. Durante este período, quatro grupos de sagüis foram acompanhados através de estudo de comportamento, utilizando-se as amostragens de varredura instantânea e animal-focal, com quatro horas diárias de observações, cinco dias por semana (Andrade Júnior, 2001; Melo, 2002; Valle, 2003), e de capturas sistemáticas para identificação e marcação dos animais, coleta de dados morfométricos e avaliação do estado de saúde (Valença-Montenegro, 2002).

RESULTADOS

Em outubro de 2000, um dos grupos estudados, os Zoologins, era composto por sete indivíduos: um casal reprodutor, uma fêmea adulta e quatro animais imaturos (Valle,

2003). Entre os dias 2 e 10 deste mês, observou-se a aproximação de um macho adulto, não identificado, e que não era membro de qualquer um dos grupos do estudo, e disputas entre este e o macho reprodutor do grupo Zoologins (V). Estas disputas envolveram intensos contatos corporais (categorizados pelos padrões comportamentais de “empurrar com a mão”, “agarrar o pêlo”, “morder”, “perseguir”, “ser perseguido”, “atacar”, “lutar”, “tentar afastar-se”, “saltar”, “aplicar palmadas” e “erijar pêlos e andar arqueado”) e foram travadas ao longo de toda a semana. No mesmo período, a fêmea dominante, AC, foi altamente receptiva ao macho intruso, copulando várias vezes com ele.

Em 11 de outubro, registrou-se que V passou grande parte do tempo parado, enquanto os demais animais do grupo estavam envolvidos em atividades de forrageio e catação. Após cinco dias, V foi encontrado dentro da área de vida dos Zoologins, caído no chão e com dificuldades de locomoção.

Durante exame clínico, constatou-se que o animal apresentava rigidez dos membros posteriores, com presença de lesão necrosante e fratura de fíbula no membro posterior direito, além de hiperexcitabilidade. Em poucas horas, a rigidez muscular estava presente em quase todo o corpo e começaram a ocorrer quadros convulsivos. Chegou-se então ao diagnóstico de tétano. O sagüi veio a óbito cerca de cinco horas após ter sido encontrado, quando estava sendo encaminhado para ser submetido à soroterapia antitetânica. Foi realizado então exame necroscópico, não tendo sido encontrada nenhuma outra lesão, além da ferida e de fratura total de fíbula próxima à epífise distal, anteriormente mencionadas.

Ainda no mesmo dia, observou-se que o macho invasor conseguiu se integrar ao grupo Zoologins, sendo visto copulando com a fêmea reprodutora e recolhendo-se, pela primeira vez, junto aos demais animais no local de pernoite.

DISCUSSÃO

O diagnóstico de tétano baseou-se no quadro clínico apresentado pelo animal, associado à presença de lesão necrosante, ausência de achados anatomopatológicos, e ao curso agudo da doença. DiGiacomo & Missakian (1972) e Kessler & Brown (1979) relataram casos semelhantes, respectivamente, em *Macaca mulatta* de vida livre e em *Saimiri sciureus* em cativeiro. Como houve o registro de comportamentos agressivos entre V e o macho invasor, o ferimento e a fratura podem ter sido adquiridos durante essas disputas, inclusive em decorrência de quedas. Apesar da maioria das brigas entre grupos

de sagüis ser resolvida através de vocalizações e exibições (Stevenson & Rylands, 1988; Auricchio, 1995), encontros altamente agressivos podem acontecer, sobretudo entre animais do mesmo sexo (Stevenson & Rylands, 1988; Hartmut & Darms, 1993; Monteiro da Cruz, 1998).

Quanto à infecção por *Clostridium tetani*, esta provavelmente foi adquirida através do contato do animal ferido com o solo, uma vez que a área domiciliar dos Zoologins é bastante utilizada por animais domésticos herbívoros (bovinos, eqüinos e caprinos). O comportamento de descer ao solo para forragear tem sido amplamente observado nessa população de *Callithrix jacchus*, que vive em ambiente urbanizado, principalmente nos períodos de escassez de frutos e na época reprodutiva da formiga tanajura (*Atta* sp.), quando os animais freqüentemente vão ao chão capturar este e outros insetos (Andrade Júnior, 2001; Melo, 2002; Valença-Montenegro *et al.*, 2002; Valle, 2003). Como o *Clostridium tetani* é bastante comum nas fezes de herbívoros, podendo permanecer esporulado durante anos no substrato solo (Blood *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 2000), esta provavelmente foi a fonte de infecção. Segundo DiGiacomo & Missakian (1972), a maioria dos casos de tétano relatados em primatas foram observados em animais que tinham contato direto com o solo e, Kessler & Brown (1979), também associaram a infecção de *Clostridium tetani* em indivíduos cativos de *Saimiri sciureus*, ao comportamento de forragear no solo à procura de insetos.

De acordo com as evidências, o presente caso de tétano em *Callithrix jacchus*, corresponde ao primeiro registro desta infecção em primatas não-humanos, de vida livre, para o estado de Pernambuco. O pequeno número de relatos de tétano em primatas neotropicais deve estar principalmente relacionado ao hábito arborícola desses animais ou a diagnósticos equivocados. A presença do *Clostridium tetani* é difícil de ser diagnosticada uma vez que seu isolamento, cultivo e identificação são extremamente complicados, geralmente não há resposta sorológica à infecção, além da doença ter curso agudo, ser geralmente fatal e não apresentar achados *post-mortem* patognomônicos (DiGiacomo & Missakian, 1972; Kessler & Brown, 1979).

Agradecimentos Gostaríamos de agradecer a Hildo de Andrade Júnior, Silvéria Patrícia Melo, Maria da Glória Silva e Katiane Cristina Veríssimo pela coleta de dados comportamentais.

REFERÊNCIAS

- Andrade Júnior, H.R. 2001. Dinâmica dos Comportamentos Sociais em um Grupo de *Callithrix jacchus* de Vida Livre em Ambiente Urbano: Campus da UFRPE, Recife, Pernambuco. **Monografia de graduação**, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Aurrichio, P. 1995. **Primatas do Brasil**. Terra Brasilis, São Paulo.
- Blood, D.C., Q.M. Radostis, J.H. Arrudel & C.C. Gay, 1991. **Clínica Veterinária**. Editora Santuário, São Paulo.
- Crisman, C.L. 1995. **Neurologia dos Pequenos Animais**. Editora Roca, São Paulo.
- Digiacomio, R.F. & E.A. Missakian, 1972. Tetanus in a free-ranging colony of *Macaca mulata*: a clinical and epizootiologic study. **Laboratory Animal Science** 22: 378-383.
- Hartmut, R. & K. Darms, 1993. The social organization of marmosets: a critical evaluation of recent concepts pp. 176-199. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology* (A.B. Rylands, Eds.) Oxford University Press, New York.
- Jones, T.C., R.D. Hunt & N.W. King, 2000. **Patologia Veterinária**. Editora Manole, São Paulo.
- Kessler, M.J. & R.J. Brown, 1979. Clinical description of tetanus in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). **Laboratory Animal Science** 29: 240-242.
- Melo, S.P.C. 2002. Distribuição do Cuidado a Prole em Famílias Urbanas do Sagüi-do-Nordeste (*Callithrix jacchus*), no Campus da Universidade Federal Rural de Pernambuco. **Monografia de graduação**, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Monteiro da Cruz, M.A.O. 1998. Dinâmica Reprodutiva de uma População de Sagüis-do-Nordeste (*Callithrix jacchus*) na Estação Ecológica do Tapacurá, PE. **Tese de doutorado**, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Silva, G.M.M., M.M. Valença-Montenegro, L.C.O. Melo & M.A.O. Monteiro da Cruz, 2002. Utilização de recursos alimentares pelo sagüi (*Callithrix jacchus*) no campus da Universidade Federal Rural de Pernambuco. **Livro de resumos do 20º. Encontro Anual de Etologia**, p. 318.
- Stevenson, M. F. & A.B. Rylands, 1988. The marmosets, genus *Callithrix* pp. 131-222. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Volume 2. (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington D.C.
- Valença-Montenegro, M.M. 2002. Afecções Dentárias e Periodontais em Sagüis (*Callithrix jacchus* Linnaeus, 1758) de Vida Livre do Campus da UFRPE, Recife – PE. **Dissertação de mestrado**, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Valença-Montenegro, M.M., L.C.O. Melo, Y.B.M. Valle & M.A.O. Monteiro da Cruz, 2002. Riscos associados à urbanização de uma área de ocorrência natural de *Callithrix jacchus*. **Livro de Resumos do 10º. Congresso Brasileiro de Primatologia**, p. 90.
- Valle, Y.B.M. 2003. Análise Comportamental de Fêmeas Sexualmente Maduras em *Callithrix jacchus* nos Períodos Pré e Pós-parto. **Monografia de graduação**, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

**SEASONAL AND LONGITUDINAL VARIATION IN THE
BEHAVIOR OF FREE-RANGING BLACK TUFTED CAPUCHINS
CEBUS NIGRITUS (GOLDFUSS, 1809) IN A FRAGMENT OF
ATLANTIC FOREST IN SOUTHEASTERN BRAZIL**

*José Rímoli*¹
*Karen B. Strier*²
*Stephen F. Ferrari*³

Abstract. The behavior of the members of a group of black tufted capuchins (*Cebus nigritus*), with 24-29 individuals, was monitored at the Caratinga Biological Station in the Brazilian state of Minas Gerais. Data were collected in 5-minute scan samples at intervals of 10 minutes continuously throughout the day, in monthly sessions between June 1995 and August 1996, resulting in the collection of 13,825 individual behavioral records. The general activity budget was 37.99% feed, 26.12% travel, 25.93% forage, 5.23% rest, 3.59% social behavior and 1.14% miscellaneous. The diet was composed of three main items: non-reproductive plant parts, NRPPs (36.07% of feeding records), reproductive parts (20.27%), animal prey (23.51%), as well as sugarcane and maize from local plantations (20.16%). The home range was approximately 268 ha, with daily path lengths varying from 550 to 3,000 m. Significant seasonal differences were recorded in both diet and behavior patterns. During dry season months, the consumption of fruit declined significantly, while that of animal prey and NRPPs increased proportionately. Concomitantly, foraging behavior not only increased significantly, but also shifted to manual searching, often involving the destruction of substrates in which hymenopteran larvae were found. These results indicate that the subjects adopted an “energy-maximizing” strategy in response to resource scarcity. Significant differences were also observed between years, and appeared to be related to long-term fluctuations in different resources, as well as changes in group composition. Overall, the study indicated that the considerable behavioral flexibility of the capuchins enabled them to deal with both habitat fragmentation and seasonal and longitudinal changes in the distribution of resources.

Key words: activity budget, behavior, seasonality, capuchin monkey, *Cebus nigritus*, Atlantic Forest.

¹Department of Biosciences, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus de Aquidauana, Rua Oscar Trindade de Barros Serra s/n, 79.200-000 Aquidauana – MS, Brazil; e-mail: jsrimoli@ucdb.br;

²Department of Anthropology, University of Wisconsin, Madison, USA;

³Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE, Brazil.

Resumo. O comportamento dos membros de um grupo de macacos-pregos-pretos (*Cebus nigritus*), com 24-29 indivíduos, foi monitorado na Estação Biológica de Caratinga em Minas Gerais. Os dados foram coletados em amostras de varredura de 5 minutos a intervalos de 10 minutos continuamente durante todo o dia, em sessões mensais entre junho 1995 e agosto 1996, tendo por resultado a coleção de 13.825 registros comportamentais individuais. O orçamento geral de atividades foi de 37,99% alimentação, 26,12% deslocamento, 25,93% forrageio, 5,23% descanso, 3,59% comportamento social e 1,14% outros. A dieta tinha três itens principais: partes não reprodutivas de plantas (NPPs: 36,07%), partes reprodutivas (20,27%) e presas animais (23,51%), além de cana-de-açúcar e milho das plantações locais (20,16%). A área de vida foi de 268 ha, com percursos diários variando de 550 a 3000 m. Variação sazonal significativa foi registrada na dieta e padrão comportamental. Na estação seca, o consumo de fruto diminuiu significativamente, enquanto o de presas e de NPPs aumentou proporcionalmente. Ao mesmo tempo, o comportamento de forrageio não somente aumentou significativamente, mas também mudou para a busca manual, envolvendo freqüentemente a destruição de substratos que contêm larvas de himenópteros. Os resultados apontam a adoção de uma estratégia de “maximização de energia” em resposta à escassez de recursos. Diferenças significativas também foram observadas entre anos, e pareciam ser relacionadas a flutuações longitudinais em diferentes recursos, além de mudanças na composição do grupo. De modo geral, o estudo mostrou que a flexibilidade comportamental considerável dos macacos-prego os habilitaram a lidar tanto com a fragmentação de habitat como a variação sazonal e longitudinal na distribuição de recursos.

Palavras-chave: orçamento de atividades, comportamento, sazonalidade, macaco-prego, *Cebus nigritus*, Floresta Atlântica.

INTRODUCTION

Resource seasonality is a primary determinant of behavior patterns in free-ranging primates (Stevenson *et al.*, 1998; White, 1998; Wrangham *et al.*, 1998; Siemers, 2000). The reproductive phenology of plants is influenced primarily by climatic factors, in particular precipitation and temperature, and to a lesser extent daylight periodicity (Rathcke & Lacey, 1985), resulting in often severe fluctuations in the availability of both reproductive parts and leaves. Extremes of resource scarcity may be especially important selective pressures influencing the evolution of a primate species' behavior.

The southern Brazilian Atlantic Forest is an interesting environment in this context, given its considerable seasonal variation in climate and resource availability. This is reflected in the behavior patterns of a wide variety of native primates, from small-bodied marmosets, such as *Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps* (Corrêa *et al.*, 2000) to the large-bodied muriquis, *Brachyteles hypoxanthus* (Strier, 1999). Intermediate in body size, the capuchins, *Cebus* spp., present arguably the most complex and flexible behavior of any platyrrhine, which is reflected in their ability to occupy a wide variety of habitats (Fragaszy *et al.*, 1990, 2004; Perry, 1996; Manson *et al.*, 1999). In the Atlantic Forest, the genus is

represented by at least three species of tufted capuchins— *Cebus libidinosus*, *Cebus nigrinus*, and *Cebus xanthrosternos* (cf. Rylands *et al.*, 2000) – although their behavior and ecology is still poorly known.

The study of activity budgets in primates is an indirect approach to the problem of understanding their behavioral strategies for the optimization of foraging tactics and nutritional intake (Coelho *et al.*, 1976; Clutton-Brock & Harvey, 1977; Strier, 1987). Considering this, the present study analyzed the variation in the behavior of the members of a group of *C. nigrinus* that inhabits a large fragment of southern Atlantic Forest in the context of seasonal and long-term fluctuations in the spatial-temporal distribution of their dietary resources.

While *C. nigrinus* is widespread in southern Brazil (Hirsch *et al.*, 2002), which has suffered high levels of deforestation in recent decades, it has been the subject of very few field studies (but see Siemers, 2000; Izar, 2004; Lynch Alfaro, 2007). Understanding behavioral and ecological patterns in this species will not only contribute to the growing body of knowledge on the cognitive abilities of the capuchins (e.g. Visalberghi *et al.*, 2005; Galvão & Barros, this volume), but also be essential to the development of effective conservation strategies for the remaining populations of *C. nigrinus*.

METHODS

Study Site

The study was conducted in the Matão valley of the Caratinga Biological Station (EBC), an isolated, 1.040 hectare fragment (Veado *et al.*, 1999) of the Brazilian Atlantic forest located on the Fazenda Montes Claros, in the state of Minas Gerais. The EBC – currently known as the RPPN Feliciano Miguel Abdalla – is located in the Serra da Mantiqueira (19°50'S, 41°50'W), 300 km north of Rio de Janeiro. Protected for more than 60 years by the late Sr. Feliciano Abdalla, the EBC was recently transformed by his family into an officially protected area (*Reserva Particular do Patrimônio Natural*).

The fragment is a mosaic of primary forest (submontane rainforest: Rizzini, 1979; Whitmore, 1990) and habitat in various stages of regeneration, with altitudes ranging from 318 to 682 m above sea level. In contrast with the more humid coastal habitats of the Atlantic Forest biome, the vegetation is characterized by a large proportion of semideciduous species. Mean annual precipitation is approximately 1200 mm (Strier, 1996), and there is a marked dry season between April and September, when less than a fifth of the annual

precipitation is recorded. During this period, many plants lose some or all of their leaves, allowing increased penetration of sunlight through the canopy (Lopes & Andrade, 1986; Ferrari, 1988). By contrast, the wet season is characterized by abundant leaf budding and growth, and greatly increased fruit production.

Typical climatic variation was recorded during the period of the present study, from June 1995 to August 1996 (Figure 1), although the second half of the wet season was relatively dry in comparison with long-term means (Strier, 1996). August 1996 was an exceptionally cold month. Absolute maximum and minimum temperatures were 33.0°C and 7.5°C, respectively. The study period was divided into dry (June-September 1995 and April-August 1996) and wet season (October 1995-March 1996) samples.

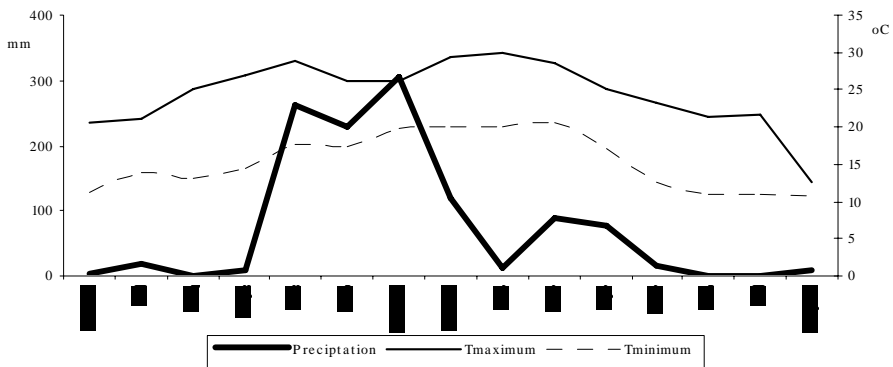


Figure 1. Monthly precipitation, and mean monthly minimum and maximum temperatures recorded at EBC between June 1995 and August 1996 (Rímoli, 2001).

Study Group

The study group had between 24 and 29 members during the course of the study period, with three to five adult males, and six or seven adult females. Identification of subjects was made possible by the considerable variation in pelage coloration and facial characteristics, as well as body size and behavior. Five births were recorded, in October, January and February. In May, three adults (two males, including the alpha, and a female) emigrated, and three infants died (Rímoli, 2001) returning the group to its original size.

Data Collection

Quantitative data were collected monthly throughout the study period, using instantaneous scan sampling (Martin & Bateson, 1993). Given the size of the study group and observation conditions, 5-minute samples were used, with a 15-minute interval, following Zhang (1995). Sampling was conducted continuously throughout the daily activity period. Each subject (group member) observed during a sample was identified and its activity state was recorded. Activity was classified in six main categories: travel, forage, rest, feed, social interaction and miscellaneous (for details, see Rímoli, 2001). These categories were adapted from previous studies of *Cebus* (Robinson, 1988; Janson, 1990; Spironelo, 1991), modified in accordance with specific patterns recorded at the study site. Additional information, such as the height of the subject in the forest and its spatial relationship with other group members, was recorded, but will be presented elsewhere. The information collected for a subject during a scan sample is referred to here as a record.

The use of horizontal space was evaluated using the scan sample records. Each record was plotted on a 1:10,000 scale map of the study area, over which a grid of 1-hectare squares was superimposed. Most records were mapped directly onto the trail system, whereas those located outside this system were mapped according to their orientation and distance to the nearest reference point on the trails. Home range and seasonal ranges were estimated by the number of grid squares visited at least once during the respective period. Daily paths were estimated by the length of the line drawn through all the consecutive records collected on a given day.

Data Analysis

Data were processed using Microsoft Excel 7.0 spreadsheets, and organized by day, month and season. Activity budgets were calculated using the frequency method, in which the time dedicated to each category is estimated according to its proportion of scan sample records.

For the analysis of seasonal variation, samples were separated into wet and dry season samples, as defined above. Longitudinal variation was evaluated on the basis of the comparison of the three-month period (July through August) for which data are available for the two years. Differences between seasons and years were evaluated statistically using binomial z scores, in which categories were analyzed separately. For category i , $z = (x - m) / \sqrt{N \cdot p \cdot q}$, where x = number of records of category i collected during the first period, N = total number of records of i collected, p = proportion of records of all categories collected during the first period, q = proportion of all records collected during the second period,

and $m = N.p$. In order to avoid “false positive” errors (type 1: Martin & Bateson, 1993) in the interpretation of results, a $p = 0.01$ level of significance (critical value of $z = 2.58$) was adopted, following Lima & Ferrari (2003). For the analysis of longitudinal patterns, the data for the equivalent months (June to August) of the two dry seasons were used. For parameters such as daily path, the t test was used for comparisons between periods.

RESULTS

General Activity Patterns

A total of 13,825 scan sample records were collected during 138 field days, including 84 “complete” days in which the group was monitored continuously for more than eight hours. The number of records collected in a given scan varied from one to 16, with an overall mean of 3.9 ± 2.6 records per valid scan (i.e. in which at least one record was collected). Monthly means varied from 2.8 ± 1.9 in June 1995 to 4.7 ± 2.8 in October, but did not vary systematically in relation to season or the size of the study group.

Group members typically spent most of their day on the move, foraging intensively for prey in between visits to plant resources. Rest periods were rare and brief, even during the middle of the day, when most other platyrrhines generally engage in a prolonged “siesta”.

Overall, study group members dedicated a relatively large proportion of activity time to the acquisition and ingestion of food items (Figure 2). The proportion of time spent feeding – 37.99% – is one of the largest recorded for a capuchin species, although in some studies, such as Terborgh (1983) and Miller (1997), this category is underestimated relative the present study by overlap with the forage category. In the present study, the latter category refers exclusively to the activities of searching for, capturing and manipulating items. As foraging and traveling each occupied slightly more than a quarter of the subjects’ activity time, other activities such as rest and social behavior together accounted for less than 10% of the activity budget.

High rates of foraging and traveling are typical of all capuchins (*Cebus* spp.), although such a large proportion of time spent feeding is relatively unusual, not only for capuchins, but for most other primates, except, perhaps, pitheciines (see Peetz, 2001; Veiga, 2007). Interestingly, the most similar values have been recorded in two studies of *Cebus olivaceus*, both in semideciduous forests in Venezuela, where Robinson (1986) and Miller (1996) recorded 43.2% and 34.2% of time spent feeding, respectively. It is unclear, however, whether these rates were influenced specifically by the type of habitat, or other factors, such as positive observational bias.

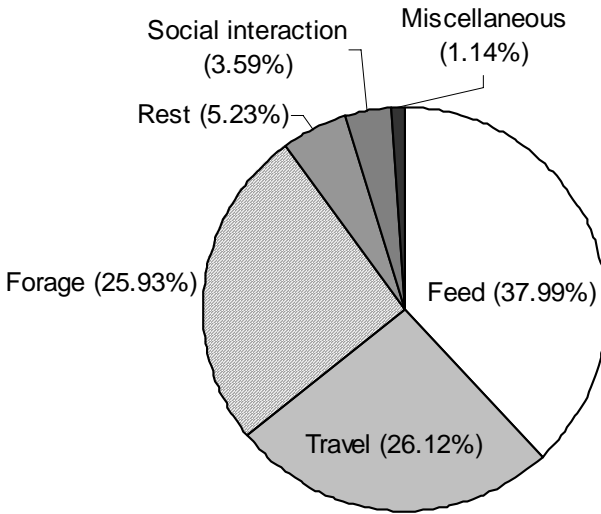


Figure 2. General activity budget of the *C. nigritus* study group at the EBC between June 1995 and August 1996 ($n = 13,825$ scan sample records).

An additional factor in the present study is the dietary importance of two exotic plant species (sugar-cane, *Saccharum officinarum*, and maize, *Zea mays*) in the study group's diet. Overall, a fifth of feeding records were attributed to these two species (Figure 3), which were obtained from plantations adjoining the EBC forest. Exploitation of these exotic species has also been recorded in other studies of tufted capuchins in Atlantic Forest fragments (Galetti & Pedroni, 1994; Siemers, 2000), but did not appear to influence feeding rates.

Other items provided similar proportions of the diet (Figure 3), with the exception of nonreproductive plant parts (NPPs), which was the most important category overall. This category included the pith of palm leaves (*Euterpe edulis*), leaf stems of *Apuleia leiocarpa* and woody parts of species of the family Flacourtiaceae. Animal prey was typical of the genus *Cebus*, with a predomination of immature Isoptera (termites) and Hymenoptera (ants, bees, and wasps).

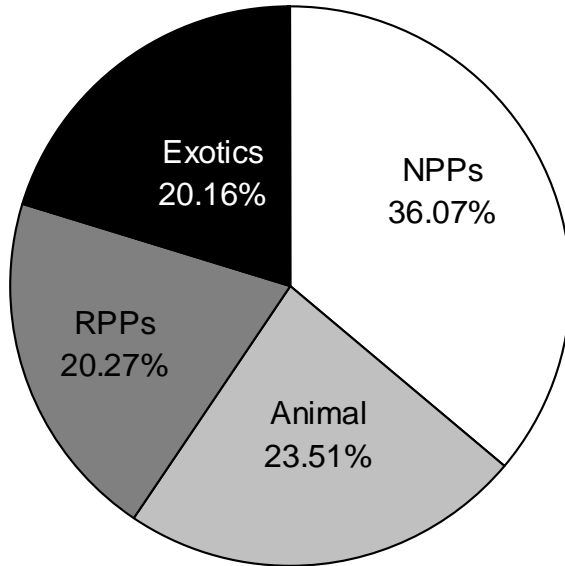


Figure 3. Composition of the diet of the *C. nigrurus* study group at the EBC between June 1995 and August 1996 (n = 5,373 records). RPP = Reproductive Plant Parts, NPP = Non-reproductive Plant Parts.

The home range recorded during the present study was 268 hectares, which is relatively small in absolute terms (see Spironelo, 1988; Zhang, 1995a), but is consistent with ranges recorded for *C. nigrurus* in continuous forest in Argentina (Di Bitteti, 2001) and, in particular, in fragments (Aguiar *et al.*, 2002; Freitas *et al.*, 2005). Daily ranging were evaluated on the basis of 76 days during which the group was monitored continuously for at least 11 hours. For this sample, mean daily path length was 1605.0 ± 488.7 m (range 550-3000 m), while mean day range was 14.4 ± 5.4 ha (range 2.5-31.5 ha).

Seasonal Variation

A comparison between seasons (Table 1) revealed both similarities and differences. Whereas group members spent effectively the same proportion of their time feeding and traveling in the two seasons, they spent significantly more time foraging during the dry season, while rest and social behavior declined accordingly. The dry season increase in foraging was due to the subjects spending twice as much time in manipulative searches, in which they investigated substrates manually, frequently in a destructive fashion, e.g. breaking

open hollow branches to reach insect larvae. Whereas this type of foraging accounted for only 6.07% of activity time (or 26.46% of foraging time) during the wet season, it rose to 12.70% (43.76% of foraging) in the dry season ($z = -1.554, p = 0.1202$). By contrast, the second foraging category (scanning visually for signs of prey) was virtually stable, with 16.87% of records during the wet season, and 15.78% during the dry.

Table 1. Activity budget of the *C. nigratus* study group by season, and binomial z scores for comparisons between seasons. For this analysis, miscellaneous activities were allocated to an appropriate category: e.g. “carry sugarcane” was included in Forage, “drink water” was included in Feed, and “scratch self” was included in Rest.

Category	Scan sample records (% of the total) collected during the:		z	p
	Dry season	Wet season		
Feed	3130 (37.54)	2040 (37.10)	0.349	0.3632
Travel	2206 (26.46)	1483 (27.02)	-0.626	0.2676
Forage	2453 (29.02)	1283 (22.94)	6.689	<0.0001
Rest	348 (4.13)	391 (7.05)	-7.341	<0.0001
Social interaction	200 (2.85)	291 (5.30)	-8.863	<0.0001
Total	8337 (100.00)	5488 (100.00)		

While group members spent a similar proportion of their time traveling in the two periods, they ranged over a slightly wider area, on average, each day in the wet season, with a mean daily path of 1746.5 ± 603.9 m ($n = 21$) and range of 16.5 ± 5.8 ha, in comparison with 1559.4 ± 426.6 m ($n = 55$) and 13.1 ± 4.6 ha, respectively, in the dry season. While these differences were not statistically significant, they do indicate that the group ranged more widely during wet season months.

These behavior patterns appear to be linked primarily to shifts in the group’s resource base (Table 2). Whereas reproductive plant parts (primarily fruit) constituted the main component of the subjects’ diet during the wet season, the emphasis shifted significantly to non-reproductive parts and animal material during the dry season. Crops contributed approximately a fifth of records in each period. As in most other tropical forests, fruit is relatively abundant during the wet season at Caratinga (Strier, 1986; Ferrari, 1988; Rímoli, 2001), so the increase in the consumption of non-reproductive parts in the dry season is a predictable shift in the group’s resource base.

Table 2. Seasonal variation in the diet of the *C. nigrilus* study group, and binomial *z* scores for comparisons between seasons.

Item	Scan sample records (% of feeding records):		<i>z</i>	<i>p</i>
	Dry season	Wet season		
Non-reproductive	1424 (40.29)	340 (18.49)	7.149	<0.0001
Reproductive	506 (14.32)	583 (31.70)	-13.430	<0.0001
Animal	923 (26.12)	514 (18.49)	5.473	<0.0001
Exotics	681 (19.27)	402 (21.86)	-2.006	0.0448
Total	3534 (100.00)	1839 (100.00)		

Arthropods also tend to be more abundant in the wet season (Ferrari, 1988; Rímoli, 2001), which apparently contradicts the dry season increase in prey feeding. However, the wet season peak in abundance refers to mature arthropods, whereas the dry season increase in feeding was due to a shift to immature prey, such as hymenopteran larvae. Thus, while the contribution of mature prey to the group's diet declined during the dry season to 5.29% of feeding records, from 8.79% in the wet season, that of immature prey increased considerably, from 9.70% in the wet season, to 20.83% in the dry. This shift in the prey resource base matches the significant increase in manipulative foraging observed during the dry season (see above).

These results indicate a clear seasonal shift in the foraging strategy of the subjects, with the dry season scarcity of fruit and mature insects being compensated for by the exploitation of non-reproductive parts, while the lack of easily-obtainable mature insects was offset by a significant increase in foraging behavior directed at the capture of immature arthropods, the ingestion of which increased considerably. As non-reproductive plant parts are generally less nutritious than fruit, the apparent increase in the consumption of animal material – a relatively rich source of nutrients – would also have offset, in part, the reduction in the availability of fruit.

Longitudinal Variation

The comparison of the same dry season period (July through August) for which data are available from both study years reveal wide-ranging differences in behavior patterns (Table 3). The only category for which the difference between years was not significant was rest. There are consistencies with the general seasonal pattern identified above, such as the emphasis on manipulative foraging. However, the difference between years – in particular the considerable increase in foraging in the second year and the concomitant

reduction in feeding – indicates that, while the subjects maintained an “energy-maximizing” foraging strategy during this period of maximum resource scarcity, the strategy was less effective in 1996.

Table 3. Longitudinal variation in the activity budget of the *C. nigrurus* study group during the late dry season (June to August), and binomial z scores for comparisons between years.

Category	Scan sample records (% of the total) in June-August of:		z	p
	1995	1996		
Feed	1513 (42.29)	624 (35.82)	3.491	0.0004
Travel	979 (27.36)	394 (22.62)	3.196	0.0014
Visual forage	334 (9.33)	231 (13.26)	-4.123	<0.0001
Manual forage	480 (13.41)	323 (18.54)	-4.516	<0.0001
Rest	184 (5.15)	81 (4.65)	0.755	0.4502
Social interaction	56 (1.56)	57 (3.27)	-4.008	<0.0001
Miscellaneous	32 (0.90)	32 (1.84)	-2.941	0.0032
Total	3578 (100.00)	1742 (100.00)		

Despite the significant reduction in time spent traveling in 1996, the mean daily path was significantly longer (1209.6 ± 414.4 vs. 1806.8 ± 473.7 : $t = -4.30$, $p < 0.0001$, $g.l. = 40$), and mean day range was larger (11.4 ± 4.5 ha vs. 14.8 ± 4.6 ha: $z = -5.09$, $p < 0.0001$). This difference may, however, have been at least partly related to changes in group composition and the pattern of range use (monitoring of neighboring groups).

The feeding data (Table 4) indicate that these changes in behavior patterns may have been related to a significant shift in the group’s diet. In particular, while the consumption of fruit was higher than average (Figure 3) during 1995, it was minimal in 1996. An inverse pattern was recorded for crops, primarily sugarcane. The consumption of vegetative items also increased in the second year, whereas feeding on animal material declined slightly, despite the increase in foraging behavior.

As precipitation is often minimal during the late dry season at the study site, as it was during both periods here (Figure 1), the rainfall during the preceding wet season may have a more pronounced effect on the availability of resources during the dry season (Ferrari *et al.*, 1996). This pattern was upheld in the present case, even though it contradicts the feeding data. Fruit was more abundant in the 1996 dry season (Rímoli, 2001), which

following a relatively humid wet season (total precipitation: 1017.5 mm) in comparison with 1995 (720.0 mm). However, the overall abundance of fruit does not necessarily reflect the availability of this resource to a given primate species, given that many species may be inedible or inaccessible.

Much of the difference between years is in fact due to a major reproductive peak of a single species, *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae), in 1995. The nectar of this species is exploited intensively by other primates at the same site (Ferrari & Strier, 1992), although in the case of *C. nigrinus*, the fruit (ripe and immature) and latex were also consumed.

Table 4. Longitudinal variation in the diet of the *C. nigrinus* study group, and binomial z scores for comparisons between years.

Item	Scan sample records (% of feeding records):		z	p
	1995	1996		
Non-reproductive	638 (41.53)	609 (46.07)	1.36	0,08
Reproductive	344 (22.40)	75 (5.67)	11.64	0,00003
Animal	454 (29.56)	356 (26.93)	-1.82	0,03
Exotics	100 (6.51)	282 (21.33)	-10.80	0,00003
Total	1536 (100.00)	1322 (100.00)		

DISCUSSION

Overall, the behavior patterns recorded in the present study were broadly similar to those recorded for capuchins at other sites (e.g. Terborgh, 1983; Robinson, 1986; Zhang, 1995; Miller, 1998), with the subjects spending a large proportion of their time foraging and feeding, while a relatively small amount of time was dedicated to rest and social interactions. Significant seasonal and longitudinal variations in these patterns were found, and in most cases, they appeared to be linked systematically to fluctuations in the abundance of resources.

A primary seasonal pattern was a significant shift in the composition of the group's diet, and concomitant changes in foraging patterns. While feeding on fruit declined significantly during the dry season, foraging not only increased significantly, but shifted to manual searching for hidden prey such as hymenopteran larvae. These patterns are consistent with an "energy-maximizing" foraging strategy (Schoener, 1971), in which the animals invested more time and energy in the quest for a high-quality resource (arthropods) as a

means of compensating for the seasonal decline in the availability of fruit. Interestingly, this strategy contrasts with the “time-minimizing” adopted by the other insectivorous primate present at the study site, the buffy-headed marmoset, *Callithrix flaviceps* (Ferrari, 1988). Rather than increasing foraging time, the small-bodied marmosets – which are approximately a tenth of the size (body weight) of a capuchin – reduced activity time and rested more.

An additional pattern was the increased exploitation of non-reproductive plant parts during the dry season, in particular the pith of palm leaves (*Euterpe edulis*). This strategy was also seen in Argentinian *C. nigrinus* (Brown *et al.*, 1986; Brown & Zunino, 1990), where the primary resource was the leaf bases of bromeliads. Robinson (1986) also recorded the intensive exploitation of stems and petioles during the dry season by *C. olivaceus* in Venezuela. In the specific case of the present study, it is perhaps surprising that crop-raiding did not also increase during this period, although of course, the availability and quality of this resource also declines considerably during the dry season, in line with the prevailing climatic conditions.

Considerable variation was found when comparing the same period of the late dry season between consecutive years, although most of the observed patterns are consistent with the standard adoption of an “energy-maximizing” strategy during periods when resources – in particular arthropod prey – were scarce. However, a major shift in the abundance of a single resource – *Mabea fistulifera* – had a major effect on the composition of the group’s diet and associated behavior patterns. Changes in group composition and inter-group relationships also appeared to play a role in longitudinal patterns.

The results of the present study re-emphasize the behavioral and ecological flexibility of *C. nigrinus*, which is characteristic of the genus (Fragaszy *et al.*, 2004), and its ability to cope with the effects of habitat fragmentation. The systematic exploitation of sugarcane and maize plantations, which has never been observed in the other primates present at the study site, appeared to be an important component of the group’s ecology. While this behavior may contribute significantly to the group’s survival, it also raises tensions between *C. nigrinus* and the local human population, and needs to be taken into consideration in the planning of long-term conservation strategies.

Acknowledgements This paper is dedicated to the memory of Sr. Feliciano Miguel Abdalla, Dona Raimunda and Cláudio Pereira Nogueira. JR was supported by a graduate stipend from CAPES, and the Liz Claybourne and Art Ortenberger Foundation, and SFF received a research grant from CNPq (process no. 307506/2003-7).

REFERENCES

- Aguiar, L.M., N.R. Reis, V.J. Rocha & G. Ludwig, 2002. Área de uso de *Cebus apella* (Linnaeus, 1758) no remanescente florestal Mata Doralice, Iporã-Paraná. **Livro de Resumos do XI Congresso Brasileiro de Primatologia** p. 100.
- Brown, A.D., S.C. Chalukian, L.M. Malmierca & O.J. Collias, 1986. Habitat structure and feeding behavior of *Cebus apella* (Cebidae) in El Rey National Park, Argentina pp. 137-151. *In: Current Perspectives in Primate Social Dynamics* (D.M. Taub & F.A. King, Eds.) Van Nostrand Reinhold, New York.
- Brown, A. & G.E. Zunino, 1990. Dietary Variability in *Cebus apella* in Extreme Habitats: Evidence for Adaptability. **Folia Primatologica** 54: 187-195.
- Clutton-Brock, T.H. & P.H. Harvey, 1977. Species differences in feeding and ranging behaviour in primates pp.557-583. *In: Primate Ecology* (T.H. Clutton-Brock, Ed) Academic Press, New York.
- Coelho, A.M., C.A. Bramblett, L.B. Quick & S.S. Bramblett, 1976. Resource availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. **Primates** 17: 63-80.
- Corrêa, H.K.M., P.E.G. Coutinho & S.F. Ferrari, 2000. Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in southeastern Brazil. **Journal of Zoology** 252: 421-427.
- Di Bitteti, M.S. 2001. Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. **Journal of Zoology** 253: 33-45.
- Ferrari, S.F. 1988. The Behaviour and Ecology of the Buffy-Headed Marmoset, *Callithrix flaviceps* (O Thomas, 1903). **PhD Thesis**, University College London.
- Ferrari, S. F. & K.B. Strier, 1992. Exploitation of *Mabea fistulifera* nectar by marmosets (*Callithrix flaviceps*) and muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 8: 225 - 239.
- Ferrari, S.F., H.K.M. Corrêa & P.E.G. Coutinho, 1996. Ecology of the “southern” marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) pp. 151-171. *In: Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, Eds.). Plenum Press, New York.
- Fragaszy, D., E. Visalberghi & J.G. Robinson, 1990. Variability and adaptability in the genus *Cebus*. **Folia Primatologica** 54: 114-118.
- Fragaszy, D.M., L.M. Fedigan & E. Visalberghi, 2004. **The Complete Capuchin**. Cambridge University Press, New York.
- Freitas, C.H., E.Z.F. Setz & N. Gobbi, 2005. Área de vida de *Cebus apella* em fragmentos florestais no município de Franca–SP. **Livro de Resumos do XI Congresso Brasileiro de Primatologia** p. 103.
- Galetti, M. & F. Pedroni, 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 10: 27-39.

- Galvão, O.F. & R.S. Barros, 2008. Uma abordagem para o estudo da cognição em primates pp. 57-66 *In: A Primatologia no Brasil – 9* (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental-UFS, Aracaju.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, N.A.T. Resende & E.C. Landau, 2002. Database of georeferenced occurrence localities of Neotropical primates. Departamento de Zoologia, UFMG, Belo Horizonte. http://www.icb.ufmg.br/~primatas/home_bdgeoprim.htm Accessed in 13/09/2007.
- Izar, P. 2004. Female relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. **Behaviour** 141: 71-99.
- Janson, C.H. 1990. Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. **Animal Behaviour** 40: 922-934.
- Lima, E.M. & S.F. Ferrari, 2003. Diet of a free-ranging group of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in eastern Brazilian Amazonia. **Folia Primatologica**, 74: 36-44.
- Lopes, M.A. & P. Andrade, 1986. Inventário das espécies vegetais da Fazenda Montes Claros. **Unpublished report**, Departamento de Botânica, UFMG, Belo Horizonte.
- Lynch Alfaro, J.W. 2007 Subgrouping patterns in a group of wild *Cebus apella nigrinus*. **International Journal of Primatology** 28: 271-289.
- Manson, J.H., L.M. Rose, S. Perry & J. Gros-Louis, 1999. Dynamics of female-female relationships in wild *Cebus capucinus*: data from two Costa Rican sites. **International Journal of Primatology** 20: 679-706.
- Martin, P & P. Bateson, 1993. **Measuring Behaviour: an Introductory Guide**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Miller, L.E. 1996. The behavioral ecology of wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*) pp. 271-287. *In: Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, Eds.) Plenum Press, New York.
- Miller, L.E. 1997. Methods of assessing dietary intake: a case study from wedge-capped capuchins in Venezuela. **Neotropical Primates** 5: 107-108.
- Miller, L.E. 1998. Dietary choices in *Cebus olivaceus*: a comparison of data from Hato Piñero and Hato Masaguaral, Venezuela. **Primate Conservation** 18: 42-50.
- Peez, A. 2001. Ecology and social organization of the bearded saki, *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela. **Monographs in Tropical Ecology** 1: 1-170.
- Perry, S. 1996. Intergroup encounters in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). **International Journal of Primatology** 17: 309-330.
- Rathcke, B. & E.P. Lacey, 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecological Systems** 16: 179-214.
- Rímoli, J. 2001 Ecologia de macacos-prego (*Cebus apella nigrinus*, Goldfuss, 1809) na Estação Biológica de Caratinga (MG): Implicações para a conservação de fragmentos de Mata Atlântica. **Ph.D thesis**, UFPa/MPEG, Belém.
- Rizzini, C.T. 1979. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. Vol. 2. Editoras Hucitec e USP, São Paulo.

- Robinson, J.G. 1986. Seasonal variation in the use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory. **Smithsonian Contributions to Zoology** 431: 1-60.
- Robinson, J.G. 1988. Group size in wedge-capped capuchin monkeys *Cebus olivaceus*. **Behavioural Ecology and Sociobiology** 23: 187-189.
- Rylands, A.B., H. Schneider, A. Langguth, R.A. Mittermeier, C.P. Groves & E. Rodriguez-Luna, 2000. An assessment of the diversity of New World primates. **Neotropical Primates** 8: 61-93.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2: 369-404.
- Siemers, B.M. 2000. Seasonal variation in food resource and forest strata use by brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a disturbed forest fragment. **Folia Primatologica** 71: 181-184.
- Spironelo, W.R. 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central pp. 285-296. *In: A Primatologia no Brasil – 3* (A.B. Rylands & A.T. Bernardes, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte.
- Stevenson, P.R., M.J. Quiñones & J.A. Ahumada, 1998. Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. **International Journal of Primatology** 19: 313-326.
- Strier, K. B. 1986. The Behavior and Ecology of Woolly Spider Monkeys, or Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). **Doctoral dissertation**, Harvard University..
- Strier, K.B. 1987. Activity budgets of woolly spider monkeys or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). **American Journal of Primatology** 13: 385-395.
- Strier, K.B. 1996. Reproductive ecology of female muriquis (*Brachyteles arachnoides*) pp. 511-532. *In: Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, Eds.). Plenum Press, New York.
- Strier, K.B. 1999 **Faces in the Forest: the Endangered Muriqui Monkeys of Brazil**. Harvard University Press, Cambridge.
- Terborgh, J. 1983. **Five New World Primates, a Study in comparative Ecology**. Princeton University Press, Princeton.
- Veiga, L.M. 2007. Ecologia e comportamento do cuxiú-preto (*Chiropotes satanas*) na paisagem fragmentada da Amazônia oriental. **Ph.D thesis**, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Veado, E.M.V., A.M. Bragança & R. Abdalla. 1999. A recuperação de áreas perturbadas: “corredores ecológicos” na Fazenda Montes Claros/Estação Biológica de Caratinga. **Resumos do IX Congresso Brasileiro de Primatologia** pp. 47-48.
- Visalberghi, E., D.M. Fragaszy, P. Izar & E.B. Ottoni, 2005. Terrestriality and tool use. **Science** 308 (5724): 951.
- White, F.J. 1998. The importance of seasonality in primatology. **International Journal of Primatology** 19: 925-927.
- Wrangham, R.W., N.L. Conklin-Brittain & K.D. Hunt, 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. I. antifeedants. **International Journal of Primatology** 19: 949-970.

Zhang, S.Y. 1995. Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. **International Journal of Primatology** 16: 489- 507.

A STRESS-FREE METHOD OF IDENTIFYING COMMON MARMOSETS (*CALLITHRIX JACCHUS*) IN THE WILD

Nicola Schiel¹
Antonio Souto²
Bruna M. Bezerra³
Ludwig Huber⁴

Abstract. This study was based on observations of five free-ranging groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in Camaragibe in northeastern Brazil. Identification methods were tested on 42 individuals over two periods between 1998 and 2002, using binoculars, photography and voice recorders. The procedure has four steps of identification: (i) group composition; (ii) age classes; (iii) gender classes; (iv) distinguishing marks (physical defects, scars, form of the forehead “star”, color of the fur, size and color of ear tufts). Based on this information, individual identification check-sheets (including a drawing of the individual) were created. In some cases (infants), a small portion of the tail fur was cut. All subjects were identified successfully by the procedure, in between 2 and 4 weeks. Given the potential risks of capture and marking, this procedure is recommended as a stress-free alternative to artificial methods.

Key words: individual identification, natural marks, stress, behavioral studies, *Callithrix jacchus*, common marmoset.

Resumo. Este estudo foi baseado na observação de cinco grupos silvestres de sagüis comuns (*Callithrix jacchus*) em Camaragibe, Nordeste do Brasil. Os métodos de identificação foram testados em 42 indivíduos em dois períodos entre 1998 e 2002, usando binóculos, fotografia e gravadores. O procedimento tem quatro passos de identificação: (i) composição do grupo; (ii) classes de idade; (iii) classe de sexo; (iv) marcas diagnósticas (defeitos físicos, cicatrizes, forma da “estrela” da testa, cor do pêlo, tamanho e cor dos tufo auriculares). Baseado nestas informações, tabelas individuais de identificação (incluindo uma gravura do indivíduo) foram criadas. Em alguns casos (infantes), uma pequena porção do pêlo da cauda era cortada. Foi possível identificar com sucesso todos os 42 indivíduos em entre 2 e 4 semanas. Frente aos riscos em potencial da captura e marcação, recomenda-se este procedimento como uma alternativa a métodos artificiais, livre de estresse.

Palavras-chave: identificação de indivíduos, marcas naturais, estresse, estudos comportamentais, *Callithrix jacchus*, sagüi-comum.

¹Department of Biology, Federal Rural University of Pernambuco, Recife, Brazil. Correspondence to Nicola Schiel: nschiel@yahoo.com;

²Department of Zoology, Federal University of Pernambuco, Recife, Brazil;

³School of Biological Sciences, University of Bristol, Bristol, United Kingdom;

⁴Department for Neurobiology and Cognition Research, University of Vienna, Austria.

INTRODUCTION

Individual recognition is especially important in long-term and field behavioral research (Lehner, 1996). Studies of primates have shown that chimpanzees can be distinguished by their morphological characteristics (Goodall, 1968), but it is difficult for the untrained eye to recognize individual differences in many other primates, particularly in the field (Fossey, 1983; Ron & Whitehead, 1993). Thus, the practice of marking individuals as means of identification has been the dominant and standard procedure (Lazaro-Perea, 2001; Dominy *et al.*, 2003). However, such techniques require considerable resources and can cause the animal significant discomfort and stress, given the need for capture and anesthesia (Glander *et al.* 1977; Cuthill, 1991). Recently the journal *Animal Behaviour* (Anon., 2003) published guidelines for animal research, in which it emphasized the importance of avoiding the capture and marking of animals for individual identification.

Common marmosets are small and very active Neotropical primates. Most field studies of this species have used some form of artificial marking, primarily collars with colored beads (e.g. Camarotti & Monteiro da Cruz, 1997; Lyra-Neves, 2007), although few mention the method specifically. In some other studies of marmosets (e.g. Ferrari *et al.*, 1996), individuals have been identified successfully on the basis of natural markings, although there has been no effort to standardize a procedure for *C. jacchus* similar to that seen in some other primates (e.g., de Waal, 1982; Fossey, 1983; Ron & Whitehead, 1993).

In this study, our aim was to evaluate the viability of identifying free-ranging marmosets by their natural morphological characteristics alone, thereby avoiding the drawbacks associated with artificial marking. We present a standardized procedure for the identification of individuals in the wild, which guarantees efficient recognition without the need for potentially deleterious captures and artificial marking.

METHODS

Subjects and Study Site

This study was based on observations of five groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in Camaragibe, in the northeastern Brazilian state of Pernambuco (7°56'97"S, 35°1'23"W). The study site is an urban fragment of 32 ha of primary and secondary Atlantic Forest, where the local population of *C. jacchus* is well habituated to the presence of human observers. The procedure was tested and applied in two long term

studies, the first between January and June, 1998, when nine individuals were observed (group A), and the second between October, 2001 and May, 2002, when 33 animals were monitored (groups B, C, D and E).

Procedure

Observations were conducted using 7-15 x 35 Minolta binoculars, and photographs were taken with a Canon EOS500n camera with 160-600 mm lens (1998) and a digital Olympus C-2100UZ with 380 mm zoom in 2001-2. On-the-spot observations of physical differences were recorded on a microcassette recorder.

The identification procedure has four steps:

- (i) group count;
- (ii) classification of group members by age class, following the classification of Ingram (1977) adapted by Schiel & Huber (2006);
- (iii) classification of age-classes by gender;
- (iv) identification and register of distinguishing marks and other physical characteristics.

For the last step, the following categories were considered (in decreasing order of importance for individual identification): (a) physical defects; (b) facial scars on the face; (c) shape of the white forehead “star”; (d) scars on the “star”; (e) pelage coloration; (f) length of each ear tuft; (g) color of each ear tuft. Additional information was also collected, whenever relevant, e.g. social dominance. *A posteriori*, the identification of each individual was achieved through a process of elimination, checking through each of the four steps (see Ron & Whitehead, 1993).

Identification of *C. jacchus* infants is especially problematic, not only because their small size and young age (when scars are unusual), but also because twin births are the norm. To facilitate the identification of these individuals, the tail fur was trimmed with scissors. For this, the animals were not captured, but distracted with a slice of banana while the fur was cut. The reaction of both the infants and other group members to this procedure was monitored closely, and all individuals were monitored subsequently in order to record possible changes in their behavior towards the observers.

In addition to the steps outlined above, each individual was photographed a number of times. A standardized drawing of each subject’s face was produced based on these photographs and other information collected during field observations, with the emphasis on distinguishing marks. These drawings and all other relevant information were recorded on a check sheet for each individual, which was used as an identification aid in the field.

RESULTS

All 42 individuals (Table 1) were identified successfully using the procedure. Identification of the nine individuals from group A took two weeks, whereas it took only four weeks to identify the 33 members of groups B to E. The individual check-sheets (Figure 1) proved especially useful for the identification of individuals in the field (see Figure 2 for other examples of facial drawings). In general, scars were the most useful markers, especially those on the face, although they were not present in all individuals.

None of the marked infants reacted adversely to the marking procedure, and no subsequent change in the behavior of any of the subjects was observed. Similarly, none of the adults in groups B-E responded in any way to the procedure, or to the observers.

DISCUSSION

Despite the difficulties of identifying individual *C. jacchus* in the wild, the systematic procedure developed during the present study proved highly successful. The only intervention was the trimming of the tail fur of some of the infants, but as this did not involve capture, and did not appear to cause any noticeable stress or modification of behavior. The key to the success of this procedure appeared to be the accentuated degree of habituation of the subjects to the presence of human observers, which allowed the use of hand-feeding as a distraction. Researchers are unlikely to be able to approach with arm's length of individual marmosets in most free-ranging populations of *C. jacchus*, however.

Standard procedures of capture and marking not only provoke high levels of stress (Cuthill, 1991), they may even cause death (Glander *et al.*, 1977; Müller & Schildger, 1994). In addition, marking sometimes modifies significantly the subsequent behavior of the animals, thus contaminating the data from subsequent observations (Cuthill, 1991; Laurenson & Caro, 1994), and there may even be ethical considerations, with regard to the animals' suffering (Martin & Bateson, 1986).

Given all these questions, the adoption of an identification procedure based on the systematic compilation of natural characteristics and markings should always be used, where viable, and the present study has shown that it can be viable, even in such a small-bodied species as *C. jacchus*. We thus recommend the implementation of similar procedures in other studies, in particular those of endangered species.

Table 1. Number of individuals identified through natural markings in each *C. jacchus* group according to age class.

Group	Number of individuals:			
	Adult	Subadult	Juvenile	Infant
A	6	0	2	1
B	5	1	0	4 (2)
C	3	1	0	3 (1)
D	4	0	0	4 (2)
E	5	0	1	2 (1)

*In parentheses, the number of infants with marked tails.


Name	Patrícia			
Identification code	F1B			
Group	B			
Gender	Female			
Age class	adult	Months: >20	Birth date: n/a	
Characteristics	Form		Scars	
	left side	right side	left side	Right side
Star				
Ear tufts	dark border	dark border		
Head	light border on the top of the head			scar on lip
Fur color				
Tail				
Physical defects				
Observations	dominant female			

Figure 1. Sample check-sheet for the identification of an adult female.

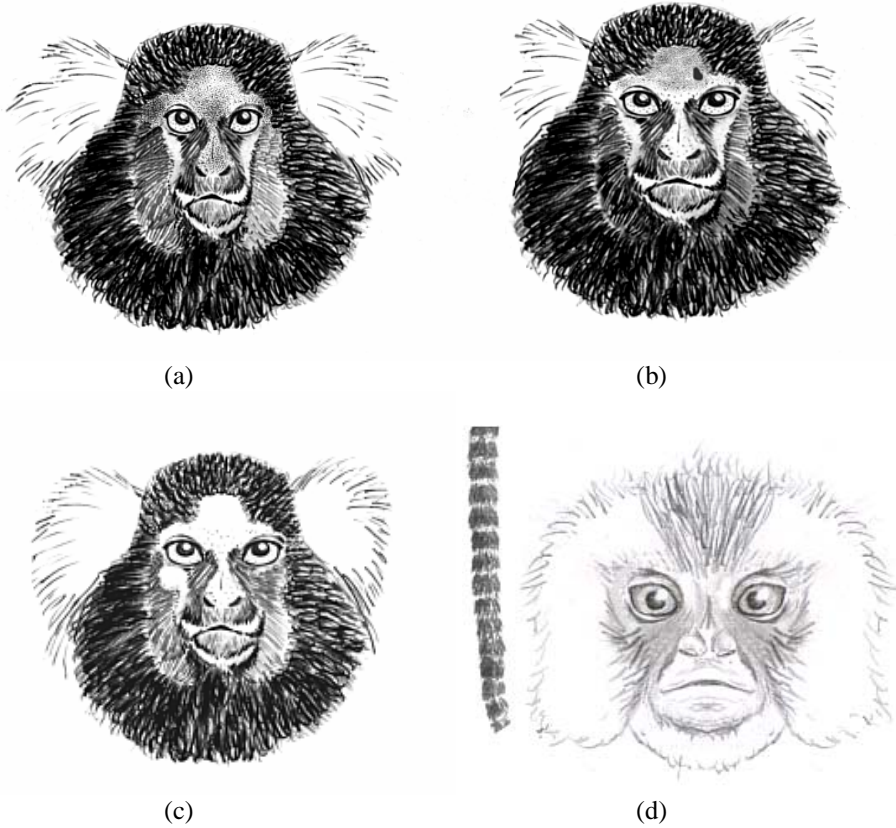


Figure 2. (a) adult male with irregular ear tufts; (b) adult female with a scar on the left forehead and short ear tufts; (c) juvenile with a round white spot on the right cheek; (d) infant showing cut tail.

Acknowledgments We would like to thank Weber Silva for his drawings, and Matthew E. Brandford Terdre for improving our English. This study was supported by a Ph.D grant to NS from the Brazilian Higher Education Authority (CAPES).

REFERENCES

- Anon. 2003. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. **Animal Behaviour** 68: 249-255.
- Cuthill, I. 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. **Animal Behaviour** 42: 1007-1014.
- Camarotti, F.L.M. & M.A.O. Monteiro da Cruz 1997. Fatores ecológicos e comportamentais implicados na seleção e uso dos locais de pernoite de grupos de *Callithrix jacchus* em ambiente natural pp.27-42. In: **A Primatologia no Brasil – 6** (M.B.C. Sousa & A.A.L. Menezes, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal.
- Dominy, N.J., P.A. Garber, J.C. Bicca-Marques & M.A.D.O. Azevedo-Lopes, 2003. Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? **Animal Behaviour** 66: 829-838.
- Ferrari, S.F., H.K.M. Corrêa & P.E.G. Coutinho, 1996 Ecology of the “southern” marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) pp. 157-171. In: **Adaptive Radiations of Neotropical** (M.A. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, Eds.) *Primates*. Plenum Press, New York.
- Fossey, D. 1983. **Gorillas in the Mist**. Houghton Mifflin & Co., Boston.
- Glander, K.E., L.M. Fedigan, L. Fedigan & C. Chapman, 1977. Field methods for capture and measurement of three monkeys species in Costa Rica. **Folia Primatologica** 57: 70-82.
- Goodall, J.V.L. 1968. The behaviour of free-ranging chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. **Animal Behaviour Monographs** 1: 161-311.
- Ingram, J.C. 1977. Interactions between parents and infants and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Animal Behaviour** 25: 811-827.
- Laurenson, M.K. & T.M. Caro, 1994. Monitoring the effects of non-trivial handling in free-living cheetahs. **Animal Behaviour** 47: 547-557.
- Lazaro-Perea, C. 2001 Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours. **Animal Behaviour** 62: 11-21.
- Lehner, P.N. 1996. **Handbook of ethological Methods**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lyra-Neves, R.M.; M.A.B. Oliveira,; W.R. Telino-Júnior & E.M. Santos, 2007. Comportamento interespecíficos entre *Callithrix jacchus* (Linnaeus) (Primate, Callitrichidae) e algumas aves de Mata Atlântica, Pernambuco, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 24: 709-716.
- Martin, P.M. & P. Bateson, 1986. **Measuring Behaviour**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Müller, K.-H. & J. Schildger, 1994. Capture and radio-telemetry of masked titi monkeys, *Callicebus personatus melanochir*. **Neotropical Primates** 2: 7-8.
- Ron T. & S. Whitehead, 1993. A key for identifying individual female baboons under poor visibility conditions. **Folia Primatologica** 60: 176-180.
- Schiel, N. & L. Huber, 2006. Social influences on the development of foraging behavior in free-living common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology** 68: 1150-1160.
- de Waal, F. 1982. **Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes**. Jonathan Cape Ltd., London.

SEXUAL DIFFERENCES IN BEHAVIORAL AND HORMONAL RESPONSES TO SOCIAL CHANGE IN COMMON MARMOSETS *CALLITHRIX JACCHUS*

H.P.A. Silva¹

A.C. Leão¹

Maria Bernardete C. Sousa¹

Abstract. Changes in the social environment of primates can be very stressful, and the effects may vary according to the sex and age of the animal. The present study investigated the hormonal and behavioral responses to social privation of captive common marmosets (*Callithrix jacchus*) in two experimental groups: (a) 8 adult heterosexual pairs and (a) 9 subadult same-sex twin pairs (M-M = 5; F-F = 4). Focal-animal behavioral sampling was conducted during two phases: baseline (phase 1) and social privation (phase 2 - individual isolation in heterosexual pairs, removal from natal group in twins). Fecal samples were collected simultaneously for analysis of cortisol levels, using ELISA. Significant (ANOVA, *t* test) differences between phases, pairings and sexes were recorded for social behaviors (grooming, piloerection, and scent-marking). Mean cortisol levels increased in phase 2 in both groups and sexes, although levels in the males rose considerably more than in females in both groups. The sum of the behavioral and hormonal evidence indicates that males are affected more adversely by social privation than females. This is interpreted in the context of gender-based differences in the reproductive biology of *C. jacchus*, characterized by competition among females for breeding status, but tolerance among males. Selection pressures may thus have favored greater affiliative attachment among males living in the same social group, which is reflected in higher levels of stress under social privation. Clearly, then, sex, age and social context may all influence an individual's response to changes in the social environment.

Key words: *Callithrix jacchus*, gender differences, stress response, cortisol.

¹Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Caixa Postal 1511, 59.078-970 Natal – RN, Brasil. Correspondence to Maria Bernardete C. Sousa; e-mail: mdesousa@cb.ufrn.br.

Resumo. Para os primatas, mudanças no ambiente social podem ser muito estressantes e os efeitos podem variar de acordo com o sexo e a idade dos animais. O presente estudo investigou as respostas comportamentais e hormonais à privação social de sagüi comum cativos (*Callithrix jacchus*) em dois grupos experimentais: (a) 8 pares heterossexuais adultos e (b) 9 pares iso-sexuais de gêmeos sub-adultos (M-M = 5; F-F = 4). Foi utilizado o método focal contínuo para o registro do comportamento durante duas fases: basal (fase 1) e de privação social (fase 2 -isolamento individual para os pares adultos e remoção do grupo familiar para os gêmeos). As amostras de fezes foram coletadas simultaneamente para análise dos níveis de cortisol, utilizando o método ELISA. Foram observadas diferenças significativas (ANOVA, teste *t*) entre as fases, entre tipos de grupo e entre os sexos para os comportamentos sociais (catação, piloereção e marcação-de-cheiro). Os valores médios de cortisol aumentaram na fase 2 em ambos os sexos nos dois tipos de grupo, embora a elevação dos níveis de cortisol nos machos tenha sido maior do que nas fêmeas, em ambos os grupos. Em conjunto, as evidências comportamentais e hormonais indicam que machos são mais fortemente afetados pela privação social do que fêmeas. Estes resultados são interpretados sob o contexto das diferenças entre gêneros na biologia reprodutiva de *C. jacchus*, caracterizada por competição entre fêmeas pela posição reprodutiva e tolerância entre machos. Pressões seletivas podem ter favorecido, então, uma ligação afiliativa ao grupo social mais intensa nos machos, a qual se refletiria nos altos níveis de estresse de machos sob privação social. Então, observa-se claramente, que o sexo, a idade e o contexto social podem influenciar a resposta individual a mudanças no ambiente social.

Palavras-chave: *Callithrix jacchus*, diferenças entre gêneros, resposta de estresse, cortisol.

INTRODUCTION

The formation of the pair bond in reproductive callitrichids normally occurs gradually over a number of weeks (Stevenson & Rylands, 1988). In *Callithrix*, in particular the common marmoset (*Callithrix jacchus*), the most frequent social interactions between the members of the reproductive pair include affiliative behaviors such as contact, proximity and allogrooming (Vogt *et al.*, 1978; Evans & Poole, 1983, 1984; Sutcliffe & Poole, 1984; Schaffner *et al.*, 1995) and sexual behaviors such as mounts, copulations and attempts to copulate (Kendrick & Dixson, 1984).

Social and sexual behaviors appear to be more frequent during the initial phase of pairing in both *C. jacchus* and *Callithrix kuhli* (Evans, 1983; Rothe, 1975; Schaffner *et al.*, 1995, Sousa *et al.*, 1997), and the simultaneous arch-bristle reflects the formation of a successful breeding pair (Evans & Poole, 1983; Silva & Sousa, 1997). In most studies, males were the main initiators of grooming. However, in a few cases, especially when an early pregnancy occurs, females may be more active in both social and sexual interactions

(Silva & Sousa, 1997). Pair bonded females respond more aggressively towards intruder females than bonded males to intruder males (Araújo & Yamamoto, 1993).

When challenged by any physical or psychological stress, social primates will typically show an elevation in the levels of both both sympathetic catecholamines (epinephrine and norepinephrine) and glucocorticoids (cortisol). These hormones stimulate the physiological stress response (Lovallo & Thomas, 2000). While most interpretations refer to proximate causes (Troisi, 2001), an evolutionary approach should include ultimate causes, such as those which may determine individual (Lovallo & Thomas, 2000) and gender (Kirschbaum *et al.*, 1992) differences.

Mendoza (1991), for example, recorded different gender-based responses to environmental change in *Callicebus moloch* and *Saimiri sciureus*. In the monogamous *Callicebus*, the presence of the mate reduced cortisol levels in the context of an unfamiliar situation or novel object, whereas in *Saimiri*, which lives in large, mixed gender groups, the presence of a cage-mate had no effect. The “social buffering” (Cohen & Wills, 1985) observed in *Callicebus* may also occur between non-breeding individuals in callitrichids (e.g. Smith & French, 1997; Norcross & Newman, 1999). Studies of pair separation indicate that the loss of homeostatic regulatory mechanisms provide by the presence of social partners is a more important of increasing hormone levels than the isolation in itself.

In captive *C. jacchus*, changes in the social environment tend to be stressful, and trigger specific behavioral and hormonal responses, with different patterns in males and females, even for stressful events occurring during infancy (Dettling *et al.*, 2007; Pryce *et al.*, 2005) or juvenile and subadult stages (Silva, 2003). In fact, basal cortisol levels in males tend to be lower than those in females (Saltzman *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1997; Raminelli, 2001), presumably reflecting the intolerance and competition among females with regard to reproductive status (Abbott, 1984; Saltzman *et al.*, 1996). The suppression of ovulation in subordinate females is well documented, but there are increasing records of selective polygyny and associated infanticides (Bezerra *et al.*, 2007), all of which point to relatively high stress levels among females. Male tolerance appears to have been mediated, in particular, by the evolution of the callitrichid cooperative breeding system, which demands good fathers rather than competitive males.

In the present study, we explored these differences through experiments in social privation. In one approach, heterosexual pairs were separated and isolated, whereas in the other, same-sex subadult twins were removed from their family groups and isolated together. The differences found in both behavior patterns and hormone levels support the idea of differential selection pressures affecting the characteristics of the two sexes.

METHODS

Observation Conditions

The Primatology Nucleus at the Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) in Natal houses a colony of *Callithrix jacchus* under natural local climatic conditions. Enclosures measure 2 x 2 x 1 m, with lateral walls and galvanized wire front. A unidirectional mirror is located in the upper half of the back wall, which allows the discreet recording of behavioral data. Fecal samples were collected inside the cage by the observer immediately after defecation.

Experimental Procedure

Adult heterosexual pairs: For the analysis of the effects of separation on reproductive pairs, we used eight heterosexual pairs of adult *C. jacchus* (Table 1: C1-C8). All animals were captive born with the exception of male 691. The study was split in two phases:

Phase 1 (baseline): This phase starts when the subjects are removed from their home cages and placed together in a new cage. This phase lasted between 39 and 72 days;

Phase 2 (separation): The subjects were removed and placed alone in individual cages. This phase lasted seven or eight days.

Same-sex subadult twins: For the analysis of the effects of separation on same-sex twins, nine pairs of subadult subjects were selected (Table 1: M1-M5, F1-F4). Once again, the experimental procedure was divided into two phases:

Phase 1 (baseline): Subjects living in natal family group. This phase lasted between 48 to 72 days;

Phase 2 (separation): Twins were removed from the family group and house together in a new, unfamiliar cage. This phase lasted seven days.

Behavioral sampling

Observation sessions took place between 06:00 and 11:00 h. Data were collected in 30-minute focal-animal samples, collected three times a week for each pair during phase 1, and daily (heterosexual pairs) or three times a week (twins). When pairs of animals were observed, data were collected simultaneously for both subjects. In both cases (heterosexual pairs and twin couples) continuous recording was used. Behavior categories are described in Table 2. For heterosexual pairs, the data were collected between May, 1999, and January, 2001, whereas for the same-sex twins, the data was collected from March, 1999, to April, 2002.

Table 1. Pairings, age of the subjects and duration of experimental phases. Male (M) subjects are odd-numbered, females (F) are even-numbered. All same-sex pairs were twins.

Pair	Subjects	Age (months) at the start of the procedure	Duration (days) of phase:	
			1	2
C1 (M-F)	579, 564	32, 29	48	8
C2 (M-F)	691, 612	Unknown, 22	72	8
C3 (M-F)	583, 468	23, 47	39	8
C4 (M-F)	521, 638	45, 21	47	8
C5 (M-F)	617, 598	33, 32	49	7
C6 (M-F)	659, 544	22, 38	57	7
C7 (M-F)	707, 654	17, 21	50	7
C8 (M-F)	559, 596	22, 18	39	7
M1 (M-M)	573, 575	12	48	7
M2 (M-M)	579, 581	11	72	7
M3 (M-M)	697, 699	9	63	7
M4 (M-M)	757, 759	9	63	7
M5 (M-M)	839, 841	10	58	7
F1 (F-F)	602, 604	10	51	7
F2 (F-F)	606, 608	7	49	7
F3 (F-F)	724, 726	11	55	7
F4 (F-F)	786, 788	9	53	7

Table 2: Description of behavioral categories (adapted from Saltzman *et al.*, 1996).

Behavioral category	Description
Allogrooming	Use hands or mouth to pick through partner's fur
Autogrooming	Use hands or mouth to pick through its own fur
Piloerection	Arching posture with erection of the body and tail fur.
Scent-marking	Rub or drag anogenital region along substrate

Fecal collection and hormonal assays

Feces were collected twice a week during phase 1. In phase 2, feces were collected daily in reproductive pairs and twice weekly for twins. Cage floors were cleaned before sessions to facilitate detection of the feces, which were collected with disposable wooden spatulas. The material was placed in plastic tubes marked with the identity of the subject, time and date. Samples were then frozen at -20°C , until being assayed for cortisol.

Steroid extraction followed Ziegler *et al.*, (1996). The enzymeimmunoassay (EIA) method for small samples (Munro & Stabenfeldt, 1984) was used to dose cortisol, using the alcoholic extracts produced by hydrolysis and ethylacetate solvolysis, in 50 μl of each sample. Intra- and inter-assay coefficients of variation for cortisol were 3.06% and 6.09%, respectively.

Statistical analysis

Four behavior categories (autogrooming, allogrooming, piloerection and scent marking) were analyzed statistically, using either the frequency or the duration of events. As all behavioral variables had a normal distribution, it was possible to apply two-way ANOVA, Duncan's *post hoc* test and *t* tests to evaluate differences between males and females. In the case of the hormonal data, which were not distributed normally, values were transformed into natural logarithms (hormone +1), and Spearman's correlation coefficient was applied to the analysis of the relationship between behavior rates and hormone levels. All calculations were run in Statistic for Windows, 5.1.

RESULTS

Behavior Patterns

Autogrooming: In reproductive pairs, the mean duration of autogrooming bouts was significantly greater overall (combined phases) in females than in males (two-way ANOVA: $F = 14.04$, $p < 0.001$). While the duration of this behavior increased in both sexes during phase 2 (Figure 1A), there was no significant difference between phases or sexes.

In the twin dyads (Figure 1B), values were significantly higher for males in both phases (phase 1: $t = 20.47$, $p < 0.001$; phase 2: $t = 19.07$, $p < 0.001$). In addition, whereas the duration of bouts increasing significantly in males in phase 2 ($t = -2.28$, $p = 0.026$), no statistical difference was observed in female twins.

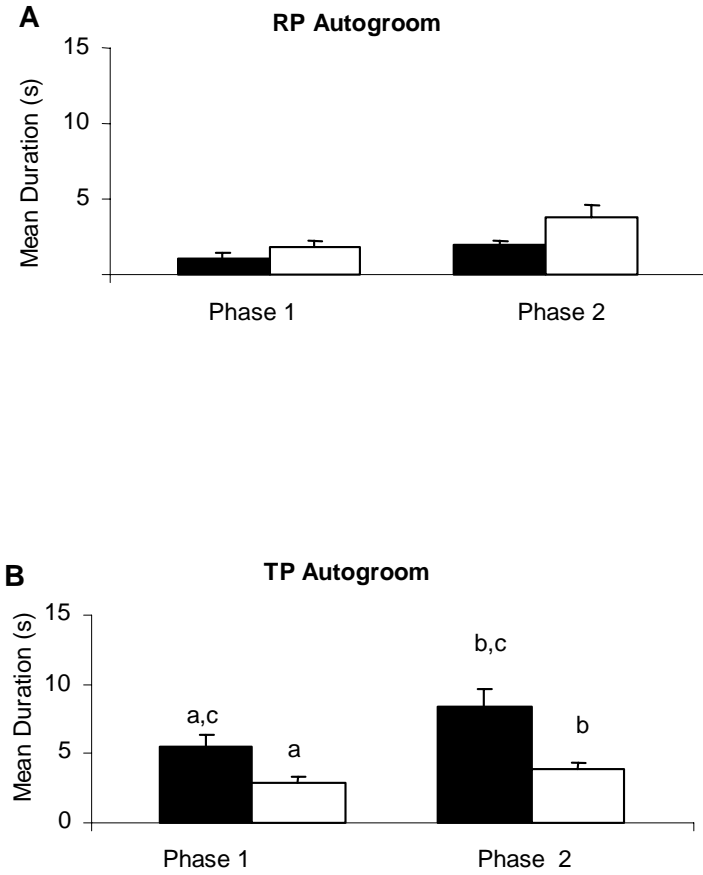


Figure 1. Mean (\pm standard error) duration of autogrooming bouts in: **A** male (black columns) and female (white columns) marmosets in heterosexual pairs; **B** male (black) and female (white) twin pairs [letters represent significant ($p < 0,05$) differences (t test): (a) between males and females in phase 1; (b) between males and females in phase 2; (c) in males between phases].

Scent-marking: While males scent-marking slightly more than females in both phases in the heterosexual pairs (Figure 2A), no significant differences was found between sexes ($t = 0.76$, $p = 0.38$). In the twin dyads, by contrast, while there was little apparent difference between sexes in either phase (Figure 2B), marking rates increased significantly in phase 2 in both sexes (FF: $t = -5.55$, $p < 0.001$; MM: $t = -4.34$, $p < 0.001$).

Piloerection: In heterosexual pairs, piloerection was relatively frequent during phase 1 (Figure 3A), and declined significantly in phase 2 (FF: $t = 15.72$, $p < 0.001$; MM: $t = 10.20$, $p < 0.01$). Piloerection was also significantly more frequent in females than males during phase 1 ($t = 9.16$, $p < 0.003$). In twins, the behavior increased significantly ($t = -3.30$, $p < 0.001$) in males in phase 2 (Figure 3B), but not in females.

Allogrooming: Allogrooming bouts were of longer duration in male twins in comparison with female pairs (Figure 4). The difference between the sexes was significant in both phases, although the increase between phases was not significant in either sex.

Hormonal Patterns

In heterosexual pairs, cortisol levels increased in seven of the eight males in the two days following separation, but in only two of the females. Of the other females, three showed a decrease and three did not present any noticeable change in cortisol levels after separation. Cortisol levels increased, on average, for both sexes in each experimental condition (Table 3). In both cases, cortisol levels increased 3-4 times more in males than in females. In the case of the heterosexual pairs, there was a strong positive correlation ($r_s = 0.68$, $n = 8$, $p < 0.05$) between the time spent grooming in phase 1 and cortisol levels in phase 2, i.e. isolation appeared to be more stressful in animals that were more affiliative during the baseline period.

DISCUSSION

The results of the present study indicate that the age of the individual and the social context may modulate behavioral responses in *C. jacchus*. Social privation resulted in clear shifts in both behavior parameters and hormone levels, with distinct patterns in the two sexes.

Grooming behavior appeared to be more important in younger individuals than older ones, and the duration of events increased across the board under social privation.

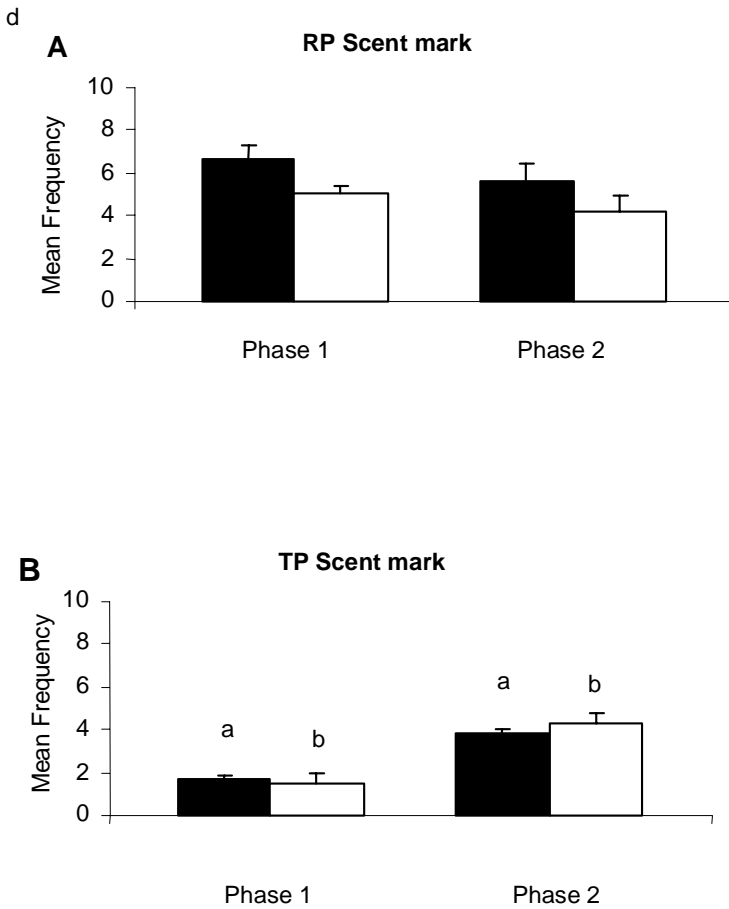


Figure 2. Mean (\pm standard error) frequency per observation session of scent marking in: **A** male (black) and female (white) marmosets in heterosexual pairs; **B** male (black) and female (white) twin pairs [letters represent significant ($p < 0,05$) differences (t test): (a) in males between phases; (b) in females between phases].

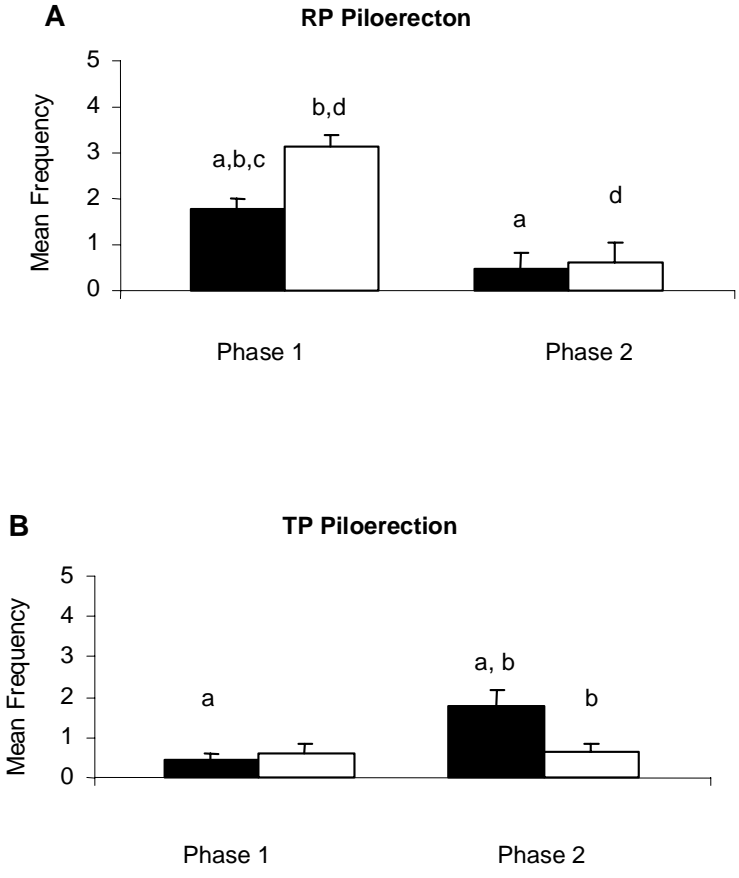


Figure 3. Mean (\pm standard error) frequency of piloerection in: **A** male (black) and female (white) marmosets in heterosexual pairs [letters represent significant ($p < 0,05$) differences (t test): (a) in males between phases; (b) between males and females in phase 1; (c) between males in phase 1 and females in phase 2; (d) in females between phases; (e) between females in phase 1 and females in phase 2]; **B** male (black) and female (white) twin pairs [letters represent significant ($p < 0,05$) differences (t test): (a) in males between phases; (b) between males and females in phase 2].

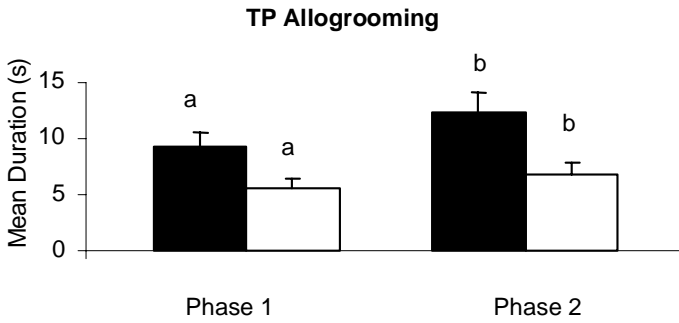


Figure 4. Mean (\pm standard error) duration of autogrooming bouts in same sex twins [letters represent significant ($p < 0,05$) differences (t test): (a) between males (black) and females (white) in phase 1; (b) between males and females in phase 2].

Table 3. Mean (\pm SE) fecal cortisol levels during phase 1 (baseline) and phase 2 (isolation) and mean percentage increase between phases. Mean values are based on cortisol levels recorded after four weeks in phase 1, and two days in phase 2.

Sex	Mean \pm SE fecal cortisol (ng/g) in Phase 1 in:		Mean \pm SE fecal cortisol (ng/g) in Phase 2 in:	
	Heterosexual pairs	Twins	Heterosexual pairs	Twins
Male	48.51 \pm 16.65	46.54 \pm 8.83	98.10 \pm 46.77 (102.2%) ¹	67.42 \pm 21.80 (44.%)
Female	53.65 \pm 23.79	59.60 \pm 29.35	69.43 \pm 27.05 (29.4%)	65.76 \pm 20.53 (10.3%)

¹Mean increase in comparison with Phase 1.

While there was no clear pattern in adults, immature males engaged in relatively long bouts of autogrooming, which increased significantly under privation. A similar pattern was recorded for allogrooming (Figure 4). A number of authors (e.g. Rothe, 1975; Woodcock, 1982; Evans & Poole, 1983) have identified males as “preferential” groomers, and this is reflected here.

Scent-marking behavior was less frequent overall in adults, but increased significantly under social privation, whereas it declined in immatures. This behavior is a clear sign of stress in adults (Epple, 1970; Saltzmann *et al.*, 1994), primarily the female (Moura, 2001), and this was shown here.

Piloerection has important social functions, especially with regard to breeding behavior, and this is reflected in the results, in particular with regard to the high levels recorded in the adult females (Figure 3). High levels of piloerection are typical of newly paired marmosets (Evans & Poole, 1984; Silva & Sousa, 1995). Levels decreased significantly in adults of both sexes in the privation phase, clearly reflecting the lack of social context. The opposite pattern was observed in the twin pairs, in which the frequency increased significantly in the males under privation.

Privation resulted in increased cortisol levels in all groups, but the trend was more accentuated in males, both adult and subadult. While baseline levels may have been similar in the two sexes – reflecting fundamental mechanisms – females were less responsive, hormonally, to changes in the social environment.

The positive correlation between allogrooming and cortisol levels is similar to that recorded in *Callicebus moloch* (Mendoza & Mason, 1987), an obligatory monogamic species. The hormonal data presented here on *Callithrix jacchus* thus reinforce the link between hormones, social and behavioral parameters, in particular with regard to pair-bonding (see Evans & Poole, 1983; Kendrick & Dixson, 1983; Silva & Sousa, 1997),

Overall, the patterns observed in the present study appear to reflect ultimate causes molded by selective pressures, which have determined gender differences (Bradshaw, 2007). These differences presumably reflect the different social roles played by each sex in the reproductive process. Whereas females compete with other females for reproductive places, males are more affiliative, and may thus find social privation more stressful. This difference is less pronounced in immature individuals.

Recent studies developed in our laboratory reinforce the importance of taking gender differences into account in the study of stress responses in *C. jacchus*, as recorded in human beings (Blair, 2007). We have also shown consistent individual differences in stress reactivity at the population level, suggesting that this species is a suitable model for the

study of both gender and individual differences in stress reactivity (Galvão-Coelho *et al.*, in press).

Acknowledgments The authors would like to thank Antônio Barbosa da Silva, Ednólia Câmara and Geniberto Cláudio dos Santos for colony management, Dr. José Flavio Vidal Coutinho for veterinary care and Patrícia Guilhermino for technical hormonal dosages. We also thank financial support from CAPES and CNPq (Proc. No.520226/95-0) to M.B.C. Sousa e (Proc. No. 350102/95-3) to H.P.A. Silva.

REFERENCES

- Abbott, D.H. 1984. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmosets monkeys. **American Journal of Primatology** 6: 169-186.
- Araújo, A. & M.E. Yamamoto, 1993. Reação a intrusos da mesma espécie em *Callithrix jacchus* : Influência no status social pp.15-34. *In: A Primatologia no Brasil - 4* (M.E. Yamamoto & M.B.C. Sousa, Eds.) A Primatologia no Brasil - 4. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal., pp. 15-34.
- Bezerra, B.M., A.S. Souto & N. Schiel, 2007. Infanticide and cannibalism in a free-ranging group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of American Primatology** 69: 945-952.
- Blair, M.L. 2007. Sex-based differences in physiology: what should we teach in the medical curriculum? **Advances in Physiology Education** 31: 23-25.
- Bradshaw, D. 2007. Environmental endocrinology. **General and Comparative Endocrinology** 152: 125-141.
- Cohen, S. & T.A. Wills, 1985. Stress social support and the buffering hypothesis. **Psychological Bulletin** 98: 310-357.
- Dettling, A.C., C.R. Schnell, C. Maier, J. Feldon & C.R. Pryce, 2007. Behavioral and physiological effects of an infant-neglect manipulation in a bi-parental, twinning primate: impact is dependent on familial factors. **Psychoneuroendocrinology** 32: 331-349.
- Epple, G. 1970. Quantitative studies on scent marking in the marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). **Folia Primatologica** 13:48-62.
- Evans, S. 1983. The pair bond of common marmoset *Callithrix jacchus*. An experimental investigation. **Animal Behaviour** 31: 651-658.
- Evans, S. & T.B. Poole, 1983. Pair-bond formation and breeding success in the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). **International Journal of Primatology** 4: 83-97.
- Evans, S. & T.B. Poole, 1984. Long-term changes and maintenance of the pair bond in common marmosets, (*Callithrix jacchus jacchus*). **Folia Primatologica** 42: 33-41.

- Galvão-Coelho, N.L., H.P.A Silva, A.C. Leão & M.B.C Sousa, *In press* Common marmosets (*Callithrix jacchus*) as potential animal model for studying psychological disorders associated with high and low responsiveness of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis". **Reviews in the Neuroscience**.
- Kendrick, K.M. & A.F. Dixson, 1983. The effect of the ovarian cycle on the behavior of common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Physiology and Behavior** 30: 735-742.
- Kendrick, K.M. & A.F. Dixson, 1984. A quantitative description of copulatory and associate behaviors of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). **International Journal of Primatology** 5: 199-211.
- Kirschbaum, C., S. Wust & D. Hellhammer, 1992. Consistent sex differences in cortisol responses to psychological stress. **Psychosomatic Medicine** 54: 648-657.
- Lovallo, W.R. & T.L. Thomas, 2000. Stress hormones in psychophysiological research: Emotional, behavioral and cognitive implications pp. 342-367. *In: Handbook of Psychophysiology* (J.T. Cacioppo, L.G. Tassinary & G.G. Bernston, Eds.) **Handbook of Psychophysiology**. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 342-367.
- Mendoza, S.P. 1991. Behavioral and physiological indices of social relationships: comparative studies of New World monkeys pp. 311-335. *In: Primate Responses to Environmental Change* (H.O. Box, Ed.) **Primate Responses to Environmental Change**. Chapman and Hall Press, UK, pp. 311-335.
- Mendoza, S.P. & W.A. Mason, 1986. Contrasting responses to intruders and to involuntary separation by monogamous and polygynous New World monkeys. **Physiology and Behavior** 38: 795-801.
- Moura, S.L.N. 2001. Efeito de fatores fisiológicos sobre o comportamento de marcação de cheiro anogenital em grupos familiares de sagüi comum, *Callithrix jacchus*, vivendo em cativeiro. **Masters thesis**, UFRN, Natal.
- Munro, C. & G. Stabenfeldt, 1984. Development of a microlite plate enzyme immunoassay for progesterone. **Journal of Endocrinology** 101: 41-49.
- Norcross, J.L. & J.D. Newman, 1999. Effects of separation and novelty on distress vocalizations and cortisol in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) **American Journal of Primatology** 47: 209-222.
- Pryce, C.R., D. Rüedi-Bettschen, A.C. Dettling, A. Weston, H. Russig, B. Ferger, & J. Feldon, 2005. Long-term effects of early-life environmental manipulations in rodents and primates: potential animal models in depression research. **Neuroscience and Biobehavioral Reviews** 29: 649-674.
- Raminelli, J.L.F. 2001. Influências dos fatores sexo, idade, posto reprodutivo e hora do dia sobre os padrões basais de excreção fecal do cortisol em sagüi comum (*Callithrix jacchus*) vivendo em grupos familiares. **Masters thesis**, UFRN, Natal.
- Rothe, H. 1975. Some aspects of sexuality and reproduction in-groups captive marmosets (*Callithrix jacchus*). **Zietschrift für Tierpsychologie** 35: 253-273.

- Saltzman, W., N.J. Shultz-Darken, G. Sheffer, F.H. Wegner & D.H. Abbott, 1994. Social and reproductive influences on plasma cortisol in female marmoset monkeys. **Physiology and Behavior** 56: 801-810.
- Saltzman, W., N.J. Shultz-Darken & D.H. Abbott, 1996. Behavioral and endocrine predictors of dominance and tolerance in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **Animal Behaviour** 51: 657- 674.
- Schaffner, C.M., K.E. Shepherd, C.V. Santos & J.A. French, 1995. Development of heterosexual relationships in Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). **American Journal of Primatology** 36: 185-200.
- Silva, H.P.A. & M.B.C. Sousa, 1997. The pair-bond formation and its role in the stimulation of reproductive function in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **International Journal of Primatology** 18: 389-400.
- Silva, H.P.A. 2003. Variações comportamentais e hormonais entre gêmeos de *Callithrix jacchus* e sua relação com a aquisição de posto social. **Doctor thesis**, USP, São Paulo.
- Smith, T.E. & J.A. French, 1997. Social and reproductive conditions modulate urinary cortisol excretion in black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). **American Journal of Primatology** 42: 253-267.
- Smith, T.E., Schaffner, C.O. & J.A. French, 1997. Social and developmental influences on reproductive function in female wiede's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). **Hormones and Behavior** 31: 159-168.
- Sousa, M.B.C, H.P.A. Silva, A.C.S.R. Albuquerque, I.C.D. Teixeira, F.C. Raulino & A.L. Oliveira, 1997. Respostas reprodutivas de fêmeas de *Callithrix jacchus* a pareamentos sucessivos: Repensando o "mating-guarding" e o "pair-bond" pp. 91-108. In: **A Primatologia no Brasil - 6** (M.B.C. Sousa & J.W. Menezes, Eds.) *A Primatologia no Brasil - 6*. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, pp. 91-108.
- Sutcliffe, A.G. & T.B. Poole, 1984. An experimental analysis of social interaction in the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). **International Journal of Primatology** 5: 591-607.
- Stevenson, M.F. & A.B. Rylands, 1988. The marmosets, genus *Callithrix* pp. 131-222. In: **Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2** (Mittermeier R.A., A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) **Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2**. Littera Maciel, Contagem, pp. 131-222.
- Troisi, A. 2001. Gender differences in vulnerability to social stress: a Darwinian perspective. **Physiology and Behavior** 73: 443-449.
- Vogt, J.L., M. Carlson & E. Menzel, 1978]. Social behavior of a marmoset (*Saguinus fuscicollis*). **Primates** 19: 715-726.
- Woodcock, A.J. 1982. The first weeks of cohabitation of newly-formed heterosexual pairs of common marmoset (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica** 37: 228-254.
- Ziegler, T.E., G. Scheffler, D.J. Wittwer, N.J. Schultz-Darken, C.T. Snowdon & D.H. Abbott, 1996. Metabolism of reproductive steroids during the ovarian cycle in two species of callithrichids, *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus*, and estimation of the ovulatory period from fecal steroids. **Biology of Reproduction** 54: 91-99.

A PRIMATOLOGIA NO BRASIL - 9

Buss, G., S.L.C. Leite & L.F.G. Brutto, 2008. O novo plano diretor e a conservação do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*, Cabrera, 1940) no município de Porto Alegre, RS pp.169-178. In: A Primatologia no Brasil - 9 (S.F. Ferrari & J. Rímoli, Eds.) Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS.

**O NOVO PLANO DIRETOR E A CONSERVAÇÃO DO BUGIO-RUIVO
(*ALOUATTA GUARIBA CLAMITANS* CABRERA, 1940)
NO MUNICÍPIO DE PORTO ALEGRE, RS**

Gerson Buss¹

Sérgio Luiz de Carvalho Leite²

Luís Fernando Guimarães Brutto¹

Resumo. O município de Porto Alegre tem na zona central e norte uma grande área urbana enquanto que a zona sul encontra-se relativamente bem preservada. Entretanto, o atual processo de crescimento da cidade está fazendo com que exista uma grande pressão para a ocupação desta área. Dentro desse contexto, houve a reformulação do Plano Diretor do município. O novo plano, elaborado pela Prefeitura Municipal, previa, em seu projeto original, a implantação de um corredor agroindustrial na zona sul de Porto Alegre, que seria localizado entre duas importantes áreas de ocorrência do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*), causando o efetivo isolamento das populações. Através de sua atuação no Conselho Municipal de Meio Ambiente e Câmara de Vereadores de Porto Alegre, membros do “Programa Macacos Urbanos” conseguiram propor modificações e alterar a proposta original. O corredor agroindustrial foi transferido para a área de ocupação agrícola já existente. Apesar desta vitória, outras propostas terão impacto sobre as populações remanescentes do bugio-ruivo em Porto Alegre e suas conseqüências são discutidas neste trabalho. É ressaltada a importância da participação de pesquisadores, ligados à conservação, nos fóruns de discussão do desenvolvimento e políticas públicas.

Palavras-chave: *Alouatta guariba clamitans*, Plano Diretor, conservação, Porto Alegre.

Abstract. The municipality of Porto Alegre is characterized by a densely-populated urban area in the center and northern zones, and a relatively well-preserved southern zone. However, the current growth of the city is increasing pressure for the occupation of this zone. Considering this, the municipality reformulated its master plan. The

¹Programa Macacos Urbanos, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Prédio 43435, Bloco IV, Sala 218, 91.501-970, Porto Alegre – RS. Correspondência para Gerson Buss; e-mail: gbuss_pmu@yahoo.com.br

²Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre – RS.

new plan, which was drawn up by the mayor's office, originally proposed the establishment of an agro-industrial corridor in the southern zone, which would be located between two important areas of occurrence of the local brown howler (*Alouatta guariba clamitans*), which would have caused the effective isolation of the two populations. Through their participation in the municipal environment committee and the Porto Alegre city council, members of the "Urban Monkeys Project" were able to propose modifications and alter the original proposal. The agro-industrial corridor was transferred to the existing agricultural zone. Despite this victory, other proposals will impact the remnant populations of brown howlers in Porto Alegre, and their consequences are discussed here. This study emphasizes the importance of the participation of conservation-oriented scientists in public debates determining the development of public policy.

Key words: *Alouatta guariba clamitans*, master plan, conservation, Porto Alegre.

INTRODUÇÃO

A elevada densidade populacional humana das regiões sul e sudeste do Brasil e a conseqüente e extensiva destruição do hábitat, resultante do processo histórico de ocupação, reduziram a ampla distribuição original do bugio-ruivo (*Alouatta guariba*) para umas poucas populações remanescentes que encontram-se restritas a fragmentos florestais isolados (Santos *et al.*, 1987; Chiarello & Galetti, 1994; Crockett, 1998). *Alouatta guariba clamitans* é ameaçada de extinção no Estado do Rio Grande do Sul (Marques, 2003) e a principal causa do seu desaparecimento tem sido a destruição do hábitat (Neville *et al.*, 1988).

A fragmentação de hábitat repetiu-se no município de Porto Alegre. A zona norte e o centro apresentam-se densamente povoadas, enquanto que a zona sul, considerada área rural, encontra-se relativamente preservada. O atual processo de crescimento da cidade está criando uma grande pressão no sentido de ocupação dessa área, tendo como resultado, o aumento do conflito entre populações humanas e a fauna silvestre (Printes, 1999).

O novo Plano Diretor de Porto Alegre, chamado de 2ª Plano Diretor de Desenvolvimento Urbano e Ambiental (PDDUA), publicado no Diário Oficial do Município de Porto Alegre em 29 de dezembro de 1999, reformulou as regras de ocupação do município, de transporte, do uso do solo e de desenvolvimento. Esse Plano foi gerado através de discussões e debates públicos apresentando, portanto, avanços na questão social. Porém, a questão ambiental foi tratada de forma vaga, o que pode ser constatado,

principalmente, pela inexistência de instrumentos que garantam efetivamente a preservação de áreas naturais.

Além da forma superficial com que foram tratadas as questões ambientais, o projeto do PDDUA trazia algumas propostas que representavam séria ameaça ao futuro das populações de animais silvestres do município de Porto Alegre. Entre essas, podemos citar a implantação de um corredor agroindustrial entre duas importantes áreas de ocorrência do bugio-ruivo.

Pesquisadores do Programa Macacos Urbanos, atuando como representantes da Comissão de Luta pela Efetivação do Parque Estadual de Itapuã (CLEPEI) e da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC-núcleo RS), participaram nas discussões da reformulação deste Plano no Conselho Municipal de Meio Ambiente (COMAM). Foram centrados esforços buscando alterar a localização do corredor agroindustrial que previa transporte de carga, e incentivo ao aumento da produção agrícola e pecuária numa área considerada, pelo próprio PDDUA, de proteção ao ambiente natural (Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1998).

Este corredor, em sua localização original, teria como consequência o isolamento de populações de animais silvestres, impedindo o contato e a dispersão de fauna entre duas importantes áreas naturais de Porto Alegre, o Morro São Pedro e o Morro da Extrema. Além disso, a Microbacia do Arroio Lami, importante curso d'água em cuja foz localiza-se a Reserva Biológica do Lami, poderia estar ameaçada, devido à ocupação intensiva que a instalação do corredor propiciaria. Nesse trabalho procuramos, através deste exemplo, ressaltar a importância da participação de pesquisadores, ligados à conservação, nos fóruns de discussão de desenvolvimento e políticas públicas.

MÉTODOS

Área de Estudo

O Município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul (30°02'S, 51°10'W: Figura 1) possui uma área de 47.630 hectares (Menegat *et al.*, 1998) e 1.360.590 habitantes (IBGE, 2004) localizados em sua maior parte na zona norte e centro do município. Conta com aproximadamente, 10 % de sua área coberta por mata nativa (Martin *et al.*, 1998). Na zona sul, encontramos as paisagens naturais mais preservadas do município. São morros graníticos cobertos por matas e campos, restingas, banhados, arroios e praias, que possuem um elevado valor ambiental e cênico.

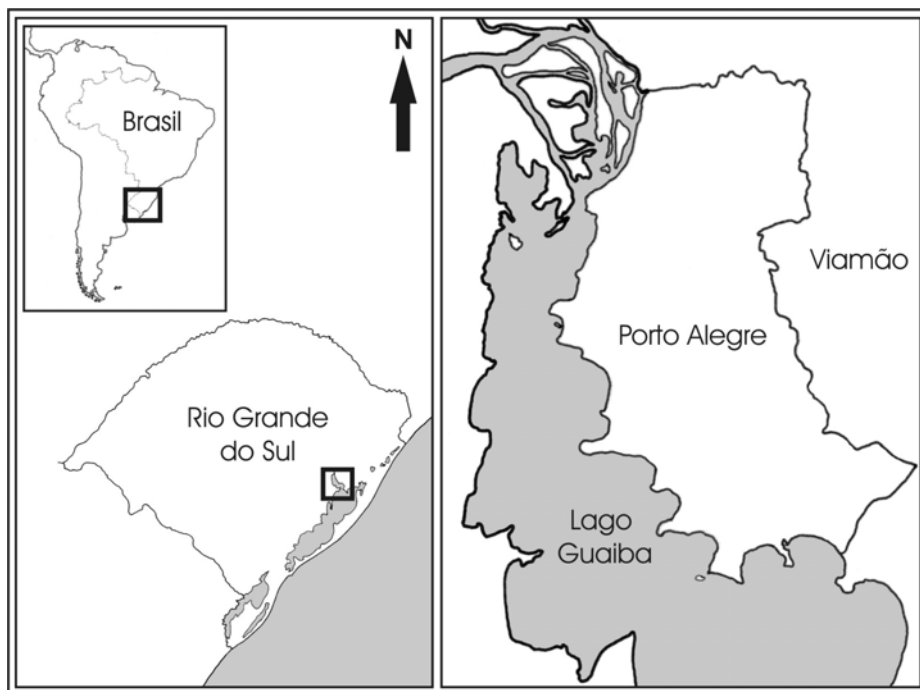


Figura 1. Localização do município de Porto Alegre, RS.

As Formas de Participação

Com a finalidade de modificar a proposta de localização do corredor agroindustrial utilizaram-se dois fóruns de discussão de desenvolvimento e políticas públicas, o COMAM e a Câmara Municipal de Porto Alegre. O COMAM é um órgão municipal de caráter consultivo e deliberativo, que tem como sua competência, entre outras, propor e formular políticas municipais de meio ambiente e acompanhar sua execução e, especificamente, apresentar propostas para reformulação dos planos diretores de Desenvolvimento Urbano e de Meio Ambiente e Saneamento do município. O COMAM deve também encaminhar ao prefeito sugestões para adequação de leis e demais atos municipais às normas vigentes sobre proteção ambiental e de uso e ocupação do solo (Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1996).

Este Conselho é composto por 27 membros sendo um terço representantes de órgãos governamentais. Para análise do PDDUA, foi criada uma câmara técnica, que tinha como objetivo avaliar o plano e elaborar um relatório para ser apresentado nas

reuniões, a fim de subsidiar as decisões do Conselho. Esta câmara técnica possuía a seguinte composição: CLEPEI, SBPC–núcleo RS, Núcleo de Ecologia da Ordem dos Advogados do Brasil (OAB), Secretaria de Planejamento Municipal (SPM) e representação comunitária do Orçamento Participativo. Foram realizadas 11 reuniões entre novembro de 1997 e março de 1998.

Destas reuniões, resultou um relatório de análise do plano, o qual foi encaminhado para votação no COMAM. Esse relatório foi avaliado detalhadamente, e a proposta de alteração da localização do corredor agroindustrial foi aprovada por unanimidade, inclusive pelos representantes do poder executivo, autor do PDDUA. As propostas aprovadas foram encaminhadas à SPM, e a seguir ao gabinete do prefeito sendo então levadas a Câmara Municipal de Porto Alegre, para apreciação dos vereadores.

Para sensibilizar os vereadores, os pesquisadores do Programa Macacos Urbanos participaram na “Tribuna Popular” (espaço aberto para exposição da opinião de entidades durante a sessão plenária), entrevista na TV Câmara (canal de televisão que divulga as atividades do legislativo municipal) e reunião na Comissão de Meio Ambiente da Câmara. Além disso, foi realizada a distribuição das propostas aprovadas no COMAM, durante apresentação na Tribuna Popular. Em todas essas intervenções, foi enfatizado o impacto da localização do corredor agroindustrial, na área originalmente proposta, e a necessidade de conservação das populações de bugios-ruivos.

RESULTADOS

Modificação do Plano Diretor

Tendo como argumentos a necessidade de conservação de *A.g. clamitans* no município e a situação das populações existentes com base no mapa de ocorrência e distribuição do bugio-ruivo no município de Porto Alegre (Romanowski *et al.*, 1998), os pesquisadores conseguiram a transferência do corredor agroindustrial mantendo, portanto, a possibilidade de contato entre as populações de bugio-ruivo do Morro São Pedro e Morro da Extrema (Figura 2). O corredor agroindustrial foi transferido para uma região que se caracteriza como uma área de produção primária, apresentando comunidades humanas que vivem principalmente da produção agrícola, sendo, portanto, compatível com o propósito do mesmo. A área anteriormente definida como corredor agroindustrial foi transformada em avenida parque.

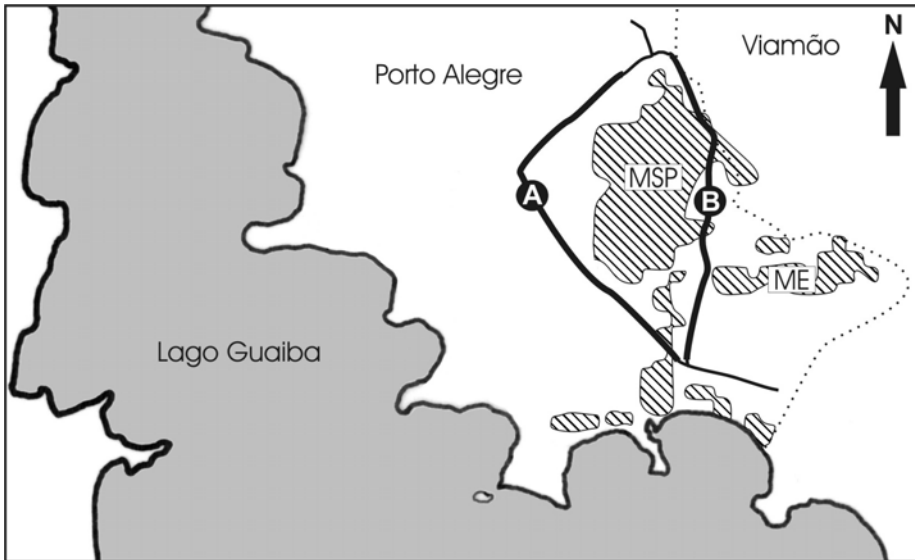


Figura 2. Área de ocorrência do bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) na zona sul do município de Porto Alegre (hachurada), indicando o Morro São Pedro (MSP) e o Morro da Extrema (ME), e a localização do corredor agroindustrial definitivo (A) e aquele proposto pelo PDDUA (B).

Conseqüências para a Conservação

Atualmente ainda há a possibilidade de contato entre as populações de bugio-ruivo do Morro São Pedro e Extrema, apesar de certos riscos devido à presença de uma estrada entre as duas áreas. Porém, essa estrada é relativamente estreita e não está asfaltada, o que é um importante limitador da velocidade dos veículos. Case (1978) considera esse fator relevante, ao avaliar o impacto das estradas sobre a fauna silvestre. A implantação do corredor agroindustrial, como originalmente proposto, iria aumentar o risco a indivíduos de bugio-ruivo, tornando mais difícil sua dispersão e, praticamente inviabilizando o contato entre as populações do Morro São Pedro e Morro da Extrema.

A intervenção dos pesquisadores do Programa Macacos Urbanos alcançou seu objetivo principal de evitar o isolamento das populações dos morros São Pedro e Extrema, mantendo a possibilidade de dispersão de indivíduos. No entanto, a simples alteração na localização do corredor agroindustrial não garante em si só a conservação do bugio-ruivo no município de Porto Alegre, mas configura-se apenas como uma modificação de uma decisão de planejamento urbano que teria impacto negativo sobre a espécie. A fim de

possibilitar a manutenção da espécie, a longo prazo, devem ser fomentados o replantio de espécies nativas, para aumentar o hábitat disponível, e o estabelecimento de pontes (Valladares-Pádua *et al.*, 1995) sobre a estrada existente, visando garantir a travessia.

Apesar da alteração da localização do corredor agroindustrial no PDDUA (Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1999), outros aspectos do plano ainda poderão ter impacto sobre a fauna silvestre, em geral, e sobre o bugio-ruivo, em particular. Entre essas, temos: (a) a mudança de área rural para área urbana; (b) Instalação de uma zona de ocupação intensiva ao lado da Reserva Biológica do Lami (RBL), e (c) conceito de “topo de morro”.

A mudança de área rural para área urbana pode ter impacto sob o processo de ocupação de áreas naturais. Como consequência, a prefeitura municipal passou a cobrar o Imposto Predial e Territorial Urbano (IPTU) sobre áreas que anteriormente pagavam o Imposto Territorial Rural (ITR). Com a elevação da carga tributária sobre os proprietários de grandes áreas naturais, muitos não terão condições de manter a integridade dessas áreas, repassando-as para empresas loteadoras. Com isso, será fomentada a ocupação de grandes áreas naturais existentes na zona sul do município. Como alternativa, o Programa Macacos Urbanos participou da elaboração da proposta do IPTU ecológico, atualmente em vigor, e que tem por objetivo diminuir o valor do imposto para os proprietários que se comprometerem a manter suas áreas preservadas.

A instalação de uma zona de ocupação intensiva ao lado da RBL vai fomentar a ocupação urbana na área do entorno podendo provocar seu isolamento, comprometendo os objetivos pelos quais ela foi criada. A RBL possui apenas 180 ha, sendo que sua zona de amortecimento tem uma importância fundamental para o deslocamento de espécies animais silvestres relacionados à manutenção das populações na área da Reserva. Como exemplo, temos a mata ciliar do Arroio Lami que serve para deslocamento do bugio-ruivo.

Com relação ao conceito de “topo de morro”, o estabelecido no PDDUA, é diferente daquele encontrado na legislação federal. Considerando que topo de morro é uma área de preservação permanente (APP), conforme o artigo segundo do Código Florestal (Brasil, 1965), esta diferença de conceitos pode causar uma indefinição jurídica, com consequências negativas para a preservação destas áreas. Na Resolução 303 (Conselho Nacional do Meio Ambiente, 2002), topo de morro é definido “a partir da curva de nível correspondente a dois terços da altura mínima da elevação em relação à base”. No PDDUA, ficou definido como “área delimitada a partir da curva de nível correspondente a três quartos de sua altitude máxima, medida em relação ao nível do mar”. A aplicação do conceito de topo de morro, conforme disposto no PDDUA, para definir áreas de preservação permanente

significará uma diminuição da APP nos morros de Porto Alegre, diminuindo, portanto, o hábitat disponível para a fauna silvestre.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

É importante que o desígnio de cenários de conservação para populações de primatas silvestres em uma região considere as ilhas de hábitat remanescentes como um componente funcional da paisagem e não como uma entidade biótica isolada (Estrada & Coates-Estrada, 1996). Neste sentido, profissionais ligados à Biologia da Conservação devem inserir temas, como preservação de espécies ameaçadas, nos fóruns de discussão de políticas públicas, principalmente no que diz respeito ao zoneamento, uso e ocupação do solo.

Considerando a existência de uma gestão democrática do espaço municipal, a conservação de espécies ameaçadas passa pela divulgação, junto à comunidade, da importância de sua preservação para a manutenção da qualidade de vida. Em conjunto a esse processo, devemos desenvolver nossa ação para que os gestores do espaço público municipal, ou seja, a prefeitura, tenha consciência da importância da existência de populações de espécies ameaçadas e assuma compromisso com a sua conservação.

Visando garantir a conservação das populações de bugio-ruivo do município de Porto Alegre, o Programa Macacos Urbanos vem desenvolvendo ações, como, educação ambiental junto às comunidades da zona sul do município, incentivo ao estabelecimento de unidades de conservação de caráter público ou privado, e denúncia aos órgãos competentes às agressões ambientais constatadas durante as pesquisas de campo. Entendemos que a participação de pesquisadores, ligados à conservação, nos fóruns de discussão de desenvolvimento e políticas públicas é de fundamental importância para garantir a conservação de espécies ameaçadas.

Agradecimentos Os autores agradecem, principalmente, a Comissão de Luta pela Efetivação do Parque Estadual de Itapuã (CLEPEI), e ao núcleo local da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC). Também somos gratos ao vereador Gerson Almeida, pelo auxílio na Câmara de Vereadores de Porto Alegre; Prof. Carlos Alberto Fossati Dutra Pereira pela revisão no texto, e aos colegas Maurício Peroni, Solange M. Kerpel, André Coutinho, Maurício Vieira de Sousa, e Tito de Paula Couto do Instituto Brasileiro de Meio Ambiente (IBAMA) pelas sugestões.

REFERÊNCIAS

- Brasil, 1965. Lei nº 4.771. **Diário Oficial da União**, 15 de setembro.
- Case, R. 1978. Interstate highway road-killed animals: a data source for biologists. **Wildlife Society Bulletin** 6: 8-13.
- Chiarello, A.G. & M. Galetti, 1994. Conservation of the brown-howler monkey in south-east Brazil. **Oryx** 28: 37-42.
- Conselho Nacional de Meio Ambiente, 2002. Resolução 303. **Diário Oficial da União**, 13 de maio.
- Crocket, C. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. **International Journal of Primatology** 19: 549-578.
- Cullen Jr., L. & C. Valladares-Pádua, 1997. Métodos para estudos de ecologia, manejo e conservação de primatas na natureza pp. 239-269. *In: Manejo e conservação da vida silvestre no Brasil* (C. Valladares-Pádua & R.E. Bodmer, Eds.) MCT-CNPq e Sociedade Civil Mamirauá, Brasília.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of Primates at Los Tuxtlas, Mexico. **International Journal of Primatology** 17: 759-783.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2004. **Resultados da Amostra do Censo Demográfico 2000 – Malha Municipal Digital do Brasil: Situação em 2001**. IBGE, Rio de Janeiro.
- Marques, A.A.B. 2003. Primatas pp.499-506. *In: Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio grande do Sul* (C.S. Fontana, G.A. Bencke & R.E. Reis, Eds.). Edipucrs, Porto Alegre.
- Martin, E.V., J.R. Meira & P.L. Oliveira, 1998. Avaliação dos morros com base no uso do solo p. 83. *In: Atlas Ambiental de Porto Alegre* (R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro & L.A.D. Fernando, Eds.) Editora da Universidade-UFRGS e Prefeitura Municipal de Porto Alegre, Porto Alegre.
- Menegat, R., M.L. Porto, C.C. Carraro & L.A.D. Fernando, 1998. **Atlas Ambiental de Porto Alegre**. Editora da Universidade - UFRGS e Prefeitura Municipal de Porto Alegre, Porto Alegre.
- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta* pp. 349-453. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington DC.
- Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1996. Lei complementar nº 369. **Diário Oficial de Porto Alegre**, 29 de janeiro.
- Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1998. **2º Plano Diretor de Desenvolvimento Urbano Ambiental de Porto Alegre, Projeto Comentado**. Secretaria do Planejamento Municipal, Porto Alegre.
- Prefeitura Municipal de Porto Alegre, 1999. Lei complementar nº 434 - Plano Diretor de Desenvolvimento Urbano Ambiental de Porto Alegre. **Diário Oficial de Porto Alegre**, 24 de dezembro.
- Printes, R.C. 1999. The Lami Biological Reserve, Rio Grande do Sul, Brazil, and the danger of power lines to howlers in urban reserves. **Neotropical Primates** 7: 135-136.

- Romanowski, H.P., S.S. Dornelles, G. Buss, L.F.G. Brutto, M.M.A. Jardim, R.C. Printes, M.S. Fialho, M.A. Perotto, M.A. Faria-Corrêa & E.G.R. Oliveira, 1998. Mapa de ocorrência do bugio-ruivo (*Alouatta fusca*) pp. 63-64. In: **Atlas Ambiental de Porto Alegre** (R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro & L.A.D. Fernando, Eds.) Editora da Universidade-UFRGS e Prefeitura Municipal de Porto Alegre, Porto Alegre.
- Santos, I.B., R.A. Mittermeier, A.B. Rylands & C.M.C. Valle, 1987. The distribution and conservation status of primates of southern Bahia, Brazil. **Primate Conservation** 8: 126 - 142.
- Valladares-Pádua, C., L. Cullen Jr. & S. Pádua, 1995. A pole bridge to avoid primate road kills. **Neotropical Primates** 3: 13 - 15.

**BEHAVIOR PATTERNS OF A GROUP OF BLACK HOWLER MONKEYS
ALOUATTA CARAYA (HUMBOLDT, 1812) IN A FOREST FRAGMENT IN
TERENOS, MATO GROSSO DO SUL: A SEASONAL ANALYSIS**

Adriana Odalia Rímoli¹
Elisângela Macedo Valdivino¹
José Rímoli^{1,2}
Stephen F. Ferrari³

Abstract. The behavior of the members of a group of black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) was monitored in Terenos (Mato Grosso do Sul) over a 15-month period. The group was composed of an adult pair and 4 immature individuals. Quantitative data were collected in 5-minute scan samples, with a 15 interval. The general activity budget (n = 3282 records) was 50.85% rest, 29.89% movement, 14.69% feeding, 4.33% social behavior, and 0.24% others. Time spent at rest was relatively reduced by the standards of the genus, whereas movement was more as accentuated. The diet was composed primarily of leaves, 47.92% (n = 482 records) and fruit (35.48%), supplemented by flowers (12.86%) and shoots (3.74%). The consumption of reproductive plant parts was relatively prominent by the standards of the more southerly populations of the species. While group members rested significantly more during the wet season, they fed less. Leaves were a staple of the group's diet throughout the study, making up 40.37-62.92% in a given season. The ingestion of flowers was most frequent during Dry Season 1 (20.45%), and of fruit, during Dry Season 2 (48.53%). A considerable difference in the behavior patterns of adults and immatures was also identified, in which adults rested significantly more, but dedicated less time to all other categories. Given this, it seems likely that the general activity budget was influenced by group composition, which was dominated by immature members, an atypical pattern for the genus. While this is a preliminary study, its results indicate behavior patterns and diet typical of the genus *Alouatta*, albeit marginal for the species. The contrasts may be related primarily to the more northerly geographic location of the study area, and concomitant ecological differences. There is a clear need for further research on *A. caraya* in the Bororo region, not only for a more systematic evaluation of ecological patterns, but also to contribute to the development of conservation strategies.

Key words: activity budget, diet, *Alouatta caraya*, methodology, Cerrado, Pantanal.

¹Departamento de Psicologia, Universidade Católica Dom Bosco, Campo Grande – MS;

²Departamento de Biociências, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus de Aquidauana, Rua Oscar Trindade de Barros Serra, 740, 79.200-000 Aquidauana – MS. Correspondência para José Rímoli, e-mail: jsrimoli@terra.com.br;

³Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE.

Resumo. O comportamento dos membros de um grupo de bugios-pretos (*Alouatta caraya*), foi monitorado em Terrenos (MS) ao longo de 15 meses. O grupo era composto por um casal de adultos e 4 imaturos. Dados quantitativos foram coletados em varreduras de 5 minutos, com intervalo de 15 minutos. O orçamento geral de atividades (n = 3.282 registros) foi de 50,85% descanso, 29,89% deslocamento, 14,69% alimentação, 4,33% comportamento social e 0,24% outros. O nível de descanso foi relativamente baixo pelos padrões do gênero, e o deslocamento alto. A dieta foi composta principalmente por folhas, 47,92% (n = 482 registros) e frutos (35,48%), completada por flores (12,86%) e brotos (3,74%). O consumo de partes reprodutivas de plantas foi relativamente alto pelos padrões das populações mais meridionais da espécie. Enquanto os membros do grupo descansaram significativamente mais na estação chuvosa, se alimentaram menos. A dieta foi marcada pelo consumo de folhas ao longo de todo o estudo, com 40.37-62,92% dos registros em uma dada estação. A ingestão de flores foi maior na estação Seca 1 (20.45%) e o de frutos na Seca 2 (48.53%). Foi registrada também uma diferença considerável no padrão comportamental de adultos e imaturos, onde os primeiros descansaram significativamente mais, mas gastaram menos tempo nas demais categorias. Frente a esta situação, parece provável que o orçamento geral sofreu a influência da composição do grupo, onde predominou os membros imaturos, padrão atípico no gênero. Apesar de constituir um trabalho ainda preliminar, os resultados indicam padrões de comportamento e dieta típicos do gênero *Alouatta*, embora marginais para a espécie. Os contrastes podem ser relacionados principalmente à localização geográfica mais setentrional da área de estudo, e diferenças ecológicas concomitantes. É clara a necessidade de dar continuidade aos estudos de *A. caraya* na região Bororo, não somente para uma avaliação mais sistemática de seus padrões ecológicos, como também contribuir para o desenvolvimento de estratégias de conservação.

Palavras-chave: orçamento de atividades, dieta, *Alouatta caraya*, metodologia, Cerrado, Pantanal.

INTRODUCTION

Activity budgets provide an indirect measure of the strategies primates follow to balance their energy requirements (Altmann, 1980; Strier, 1987). Energetic demands vary considerably, not only between species, but also among populations of the same species, due to a range of factors, including body size, group size, and differences among age-sex classes (Clutton-Brock & Harvey, 1977).

The howlers (*Alouatta* spp.) are among the largest-bodied platyrrhines, and have the most ample geographic distribution (Neville *et al.*, 1988). The black howler, *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812), is found primarily in Brazil, in the Cerrado and Pantanal (Santini, 1985; Hirsch *et al.*, 2002), and neighboring areas of Bolivia, Paraguay, and Argentina. One of the most prominent characteristics of the species is its sexual dichromatism, in which adult males are completely black, and females and juveniles are yellow.

The behavior of the howlers is relatively well understood (Crockett & Eisenberg, 1987; Zunino *et al.*, 1996; Bicca-Marques, 2003; Di Fiore & Campbell, 2007), and is

characterized primarily by polygyny, low activity rates, and high levels of folivory in the majority of populations. *Alouatta caraya* follows this general pattern, although few ecological data are available for the species, and most of these are from studies in the extreme south of the species' distribution (Santini, 1985; Rumiz *et al.*, 1986; Rumiz, 1990; Bicca-Marques, 1991; Agoramoorthy & Lohmann, 1999; Bravo & Sallenave, 2003). Until the present study, no ecological data were available from the contact zone of the Cerrado and Pantanal biomes, known as the Bororo region (Coimbra-Filho, 1982).

While *A. caraya* is not under any immediate risk of extinction, populations are shrinking almost everywhere under the ongoing advance of agricultural frontiers, and the widespread clearance and fragmentation of habitats. In addition to the evaluation of the basic behavioral and ecological patterns of the species in the Bororo of Mato Grosso do Sul, then, the present study also aimed to provide a data base for the planning of conservation and management initiatives for the species and its habitats in this region.

METHODS

Study site and group

The study site is located in a private forest reserve (RPPN) formed by two ranches, Nova Esperança and Nova Querência, owned by Dr. Fernando Barcellos, in the municipality of Terenos (20°43'S, 54°55'W), 48 km northwest of Campo Grande, the state capital of Mato Grosso do Sul. The reserve covers an area of 6267 hectares, mainly of gallery forest, characterized by elements of both the Atlantic and Amazonian forest biomes.

The *Alouatta caraya* study group had six members – an adult male, an adult female with dependent infant, a subadult male, an adolescent female, and a juvenile male. The group was selected after a preliminary survey of the study area.

Data collection

The study group was monitored between May, 2002, and July, 2003. Quantitative behavioral data were collected in scan samples (Martin & Bateson, 1993). Considering the importance of standardizing procedures in order to minimize sampling problems (Ferrari & Rylands, 1994), the sampling schedule used in previous studies of the species (Santini, 1985; Bicca-Marques, 1991; Bravo & Sallenave, 2003) was used here. It consists of a five-minute scan at 15-minute intervals.

Scans were conducted continuously throughout the daily activity period. For each scan, the time and location of the group was recorded, and for each individual, its identity and activity at the moment of sighting, and other relevant information, such as the type of food ingested. Behavior categories were based on previous studies of howlers (Glander, 1980; Milton, 1980; Mendes, 1985; Bicca-Marques, 1991). Four main categories were used: (a) Feed – manipulation and ingestion of food items; (b) Rest – subject inactive, not engaged in any other behavior; (c) Move – subject moving directionally, not engaged in any other behavior; (d) Social behavior – physical or vocal interaction between two or more individuals. A fifth category (Other) was added to cover infrequent behaviors, basically solitary play, not covered by the others.

Samples were collected on five consecutive days each month, and a total of 3282 individual records were collected in 916 scans. Activity budgets were based on the proportions of records of each behavior category during the period under analysis. The general budget refers to the study period as a whole, whereas partial budgets were collected for three distinct seasons: Dry Season 1 (May through September, 2002), Wet Season (October, 2002, through March, 2003), and Dry Season 2 (May through July, 2003). Pairwise differences between seasons were analyzed using binomial z scores (see Pina, 1999), considering a significance level of $p < 0.01$, in order to avoid “false positive” results (Martin & Bateson, 1993). Activity budgets were also calculated separately for adult and immature group members, for the evaluation of possible differences in behavior patterns related to the age of the subject.

The composition of the diet was estimated in the same way, by dividing the number of records of each item by the total number of feeding records collected during the period in question. Unfortunately, the reduced number of feeding records collected, principally during dry season months, precluded a reliable analysis of seasonal differences.

RESULTS

The general activity budget of the study group (Table 1) was typical of the genus, with a predominance of rest, and low levels of social interaction. The budget is nevertheless quite distinct in terms of the time spent moving, the highest value yet recorded for a species of this genus (Di Fiore & Campbell, 2007). In most cases, howlers dedicate less than 10% of their time to locomotion, and rarely more than 20%, although Williams-Guillén (2003) recorded a value similar to that of the present study (27,4%) for *Alouatta*

palliata. In *A. caraya*, Zunino (1986) recorded a value of only 2.4%, whereas that of Bicca-Marques (1991) was 17.1%.

The group's diet was dominated by vegetable matter, in particular leaves (Figure 2), a pattern typical of the genus *Alouatta* (Di Fiore & Campbell, 2007). However, leaves constituted a relatively small proportion of the diet in comparison with most other studies of howlers, including *A. caraya* (Bicca-Marques, 1991; Bravo & Sallenave, 2003). By contrast, both fruit and flowers were relatively important. While superior to the values recorded in other studies of *A. caraya*, frugivory levels in the present study were similar to those of some howler populations, in particular those of *Alouatta belzebul* (Bonvicino, 1989; Pina, 1999; Pinto, 2002).

The same general pattern, in terms of the order of importance of the different categories, was recorded in all three seasons (Figure 3). However, while rates of movement were stable, group members spent significantly more time at rest, and significantly less feeding in the wet season (Table 1). Social behavior was also slightly more frequent during the wet season, as might be expected from the increase in time spent at rest.

Leaves were a staple throughout the study period (Figure 4), varying between 40.37% and 62.92% in a given season, although it was replaced as the major item by fruit (48.53%) in Dry Season 2. The increased consumption of leaves during the wet season is unusual, given that this period is characterized by a relative abundance of fruit at most sites, although, as an average of only 32.1 feeding records were collected per month, the analysis of seasonal patterns should probably be approached with caution. In fact, the marked increase in frugivory recorded during Dry Season 2 was due entirely to the exploitation of the fruit of a large *Ficus enormis*, in which the group "camped out" for long periods. This same resource was also used by capuchins (*Cebus cay*) and coatis (*Nasua nasua*), which were even observed feeding in the same crown as the howlers on two occasions.

Considerable differences were also recorded between adult and immature study group members (Figure 5). Whereas the adults spent almost a third more of their time at rest than immatures, these individuals devoted more time to all other categories (solitary play was only observed in this class). With the exception of feeding, which was only slightly below the critical score (2.57), the differences between age classes were significant at the $p = 0.01$ level (Table 2). While this analysis is relatively simplistic, it does indicate that the general activity budget (Figure 1) may have been influenced significantly by the composition of the study group, in which immature members predominate (66.7% of the total).

DISCUSSION

The general behavior pattern recorded in the *A. caraya* study group was broadly similar to those observed in previous studies of howlers (Table 3), in which rest invariably predominates. While the values recorded for both rest and locomotion are lower and upper outliers, respectively, for the genus, it is important to remember the wide range of methodological factors that may influence any direct comparison among studies (see Ferrari & Rylands, 1994). In the present case, in addition to other potential variables, the relatively large proportion of immature group members may have had an important influence on the general results. In fact, if the adults only are considered (Figure 5), the activity budget would be much more similar to those recorded by Bicca-Marques (1991) and Bravo & Sallenave (2003), for example.

Obviously, the comparative analysis of age classes presented here was tentative and preliminary considering, among other questions, the marked difference between males and females in this species, as well as the heterogeneity of the immature class. Nevertheless, this analysis indicates clearly that a more systematic approach is needed for the comparative analysis of different studies, one which should include the standardization of sampling procedures, the age-sex composition of study groups, and the study period, all of which may influence recorded values considerably. In *Alouatta*, there is often as much variation within species as there is between species (Table 3). In addition to possible methodological questions, this may reflect the influence of local, population-level, or even individual factors, making the reliable identification of interspecific patterns almost impossible.

A similar overall pattern can be seen in the case of diet, where folivory predominates in most, but not all species (Table 4). It seems possible that methodological factors may be less important here, and in fact, there seems to be much less intraspecific variation. Overall, folivory appears to be more accentuated in populations at higher latitudes, especially those of *A. guariba* and *A. caraya*, in comparison with species located closer to the equator, such as *A. belzebul* and *A. seniculus*.

This may reflect both greater productivity levels and, principally, the less pronounced seasonality of more equatorial ecosystems. The reduced folivory and greater consumption of reproductive plant parts recorded in the present study group in comparison with other populations of *A. caraya*, located in the extreme south of Brazil and northern Argentina, would be consistent with this hypothesis, at the intraspecific level. Reduced resting would also be consistent with a more frugivorous diet (McNab, 1978, 1980), as observed in other atelids, in particular *Ateles* (Di Fiore & Campbell, 2007), although any such

interpretation demands a degree of caution, considering the methodological considerations outlined above.

Despite certain limitations, then, the results of the present study revealed activity patterns and feeding behavior typical of the genus *Alouatta*, while also pointing to possible intra- and interspecific differences that demand further, more systematic investigation. Obviously, there is a clear need for additional, complementary studies of *A. caraya* in the Bororo region, not only to provide further insights into ecological patterns, but also to contribute to the development of conservation strategies for the species and its habitats.

Acknowledgements We are grateful to CNPq for an undergraduate stipend and a research grant to SFF (process no. 307506/2003-7), and to the Fundação de Apoio ao Desenvolvimento da Educação, Ciência e Tecnologia do Estado do Mato Grosso do Sul (FUNDECT) for financial support (protocol no. 363-01). We also thank Dr. Fernando Barcellos and Dr. Cristina Barcellos for logistic support, Sr. Negrito for field assistance, and Keila Carla I. Godoy for her support.

REFERENCES

- Altmann, J. 1980. **Baboon Mothers and Infants**. Harvard University Press, Cambridge.
- Agoramoorthy G. & R. Lohmann, 1999. Population and conservation status of the black-and-gold howler monkeys, *Alouatta caraya*, along the Rio Riachuelo, Argentina. **Neotropical Primates** 7: 43-44.
- Bicca-Marques, J.C. 1991. Ecologia e Comportamento de um Grupo de Bugios-Pretos *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) em Alegrete, RS, Brasil. **Masters thesis**, Universidade de Brasília.
- Bicca-Marques, J.C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? pp. 283-303. *In: Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (L.K. Marsh, Ed.) Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Bonvicino, C.R. 1989. Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 149-179.
- Bravo, S.P. & A. Sallenave, 2003. Foraging Behavior and Activity Patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. **International Journal of Primatology** 24: 825-846.
- Chapman, C. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. **Primates** 29: 177-194.

- Chiarello, A.G. 1993. Home range of the brown howler monkey, *Alouatta fusca*, in a forest fragment of southeastern Brazil. **Folia Primatologica** 60:173-5.
- Coimbra-Filho, A.F. 1982. Os primatas do Brasil, Patrimônio a Conservar. **Ciência Hoje** 2: 62-69.
- Clutton-Brock, T.H. & P.H. Harvey, 1977. Species differences in feeding and ranging behavior in primates pp. 557-579. *In: Primate Ecology* (T.H. Clutton-Brock, Ed.) Academic Press, New York.
- Crockett C.M. & J.F. Eisenberg, 1987. Howlers: variations in group size and demography pp. 54–68. *In: Primate Societies* (B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, Eds.) University of Chicago Press, Chicago.
- Di Fiore, A. & C.J. Campbell, 2007. The atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization pp. 155-185. *In: Primates in Perspective* (C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder, Eds.) Oxford University Press, New York.
- Ferrari, S.F. & A.B. Rylands, 1994. Activity budgets and differential visibility in field studies of three marmosets (*Callithrix* spp.). **Folia Primatologica** 63: 78-83.
- Gaulin, S.J.C. & C.K. Gaulin, 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. **International Journal of Primatology** 3: 1-32.
- Glander, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging howling monkeys. **American Journal of Primatology** 53: 25-36.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, E.C. Landau & N.A.T. Resende, 2002. BDGEOPRIM – Database of geo-referenced localities of Neotropical primates. **Neotropical Primates** 10: 79-84.
- Julliot, C. & D. Sabatier, 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. **International Journal of Primatology** 14: 527-550.
- Marques, A.A.B. 1996. O bugio ruívo *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) (Primates, Cebidae) na Estação Ecológica de Aracuri, RS: variações sazonais de forrageamento. **Masters thesis**, PUC-RS, Porto Alegre.
- Martin, P. & P. Bateson, 1993. **Measuring Behaviour: an Introductory Guide**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Martins, C.S. 1997. Uso de habitat pelo bugio, *Alouatta fusca clamitans*, em um fragmento florestal em Lençóis Paulista- SP. **Masters thesis**, Universidade Estadual de Campinas.
- McNab, B.K. 1978. Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply pp. 153-162. *In: The Ecology of Arboreal Folivores* (G.G. Montgomery, Ed.) Smithsonian Press: Washington DC.
- McNab, B.K. 1980. Foods habitats, energetics and the population biology of mammals. **American Naturalist** 116: 106-124.
- Mendes, S.L. 1985. Ecologia e Comportamento do Barbado (*Alouatta fusca*) da Estação Biológica de Caratinga (MG). **Masters thesis**, Universidade de Brasília.
- Milton, K. 1980. **The Foraging Strategy of Howler Monkeys, a Study in Primate Economics**. Columbia University Press, New York.

- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta* pp. 349-453. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Volume 2. (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington DC.
- Pina, A.L.C.B. 1999. Dinâmica socio-ecológica em uma População de Guaribas-das-mãos-vermelhas (*Alouatta belzebul*) na Estação Científica Ferreira Penna, PA. **Masters thesis**, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Pinto, L.P. 2002. Dieta, Padrão de Atividades e Área de Vida de *Alouatta belzebul discolor* (Primates, Atelidae) em Paranaíta, Norte de Mato Grosso. **Dissertação de mestrado**, Universidade Estadual de Campinas.
- Queiroz, H.L. 1995. **Preguiças e Guaribas. Os mamíferos folívoros arborícolas do Mamirauá**. Sociedade Civil Mamirauá, Brasília, DF.
- Rumiz, D.I., G.E. Zunino, M.L. Obregozo & J.C. Ruiz, 1986. *Alouatta caraya*: habitat and resource utilization in northern Argentina pp.175–193. *In: Current Perspectives in Primate Social Dynamics* (D. M. Taub & F. A. King, Eds.) Van Nostrand Reinhold, New York.
- Rumiz, D.I. 1990. *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. **American Journal of Primatology** 21: 279-294.
- Santini, M.E.L. 1985. Alimentação e Padrões de Atividade de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae), reintroduzido no Parque Nacional de Brasília–DF. **Masters thesis**, Universidade de Brasília.
- Silver, S.C., L.E.T. Ostro, C.P. Yeager & R. Horwich, 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. **American Journal of Primatology** 45: 263-279.
- Strier, K.B. 1986. The Behavior and Ecology of Woolly Spider Monkeys, or Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). **Ph.D dissertation**, Harvard University, Cambridge, Mass.
- Strier, K.B. 1987. Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). **American Journal of Primatology** 13: 385-395.
- Williams-Guillén, K. 2003. The behavioral Ecology of mantled howling Monkeys (*Alouatta palliata*) living in a Nicaraguan shade Coffee Plantation. **PhD thesis**, New York University, New York.
- Zunino, G.E. 1986. Algunos Aspectos de la Ecología y Etología del Mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en Habitat fragmentados. **Ph.D dissertation**, Universidad de Buenos Aires.

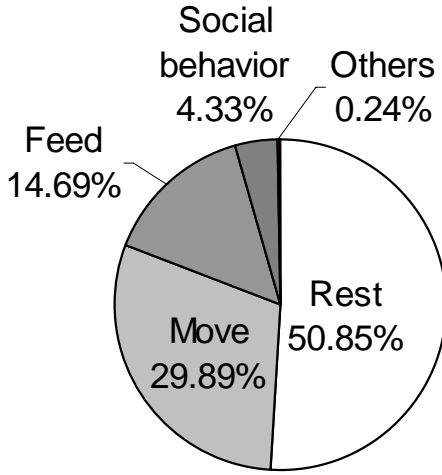


Figure 1. General activity budget of the members of the *Alouatta caraya* study group at Terenos, Mato Grosso do Sul (n = 3282 records).

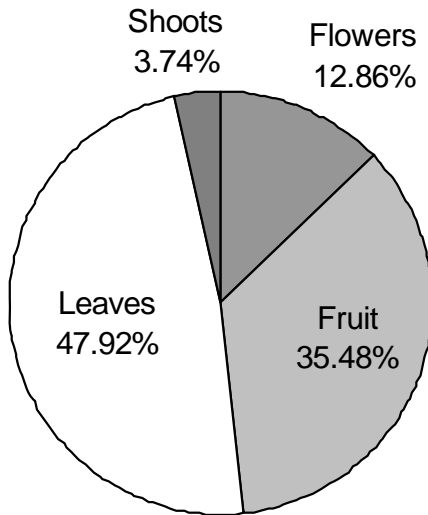


Figure 2. Composition of the diet of the *A. caraya* study group (n = 482 records).



Figure 3. Seasonal variation in the activity budget of the *A. caraya* study group.

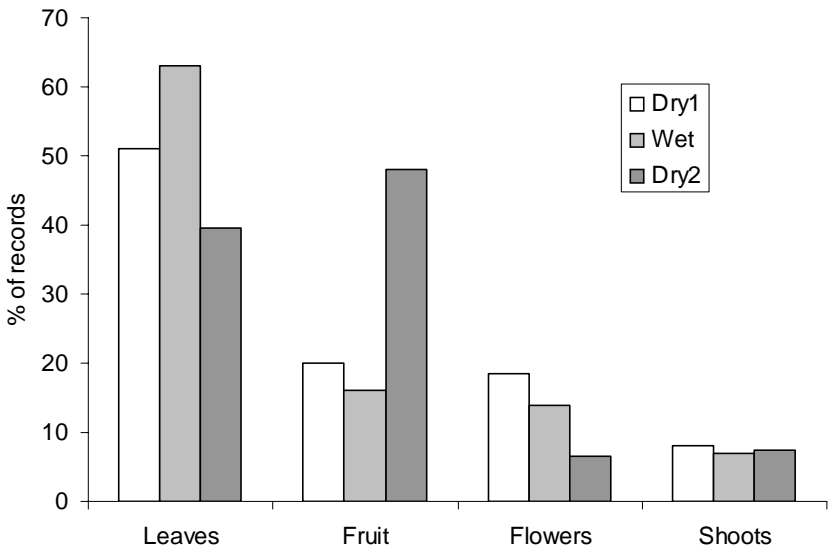


Figure 4. Seasonal variation in the composition of the diet of the *A. caraya* study group.

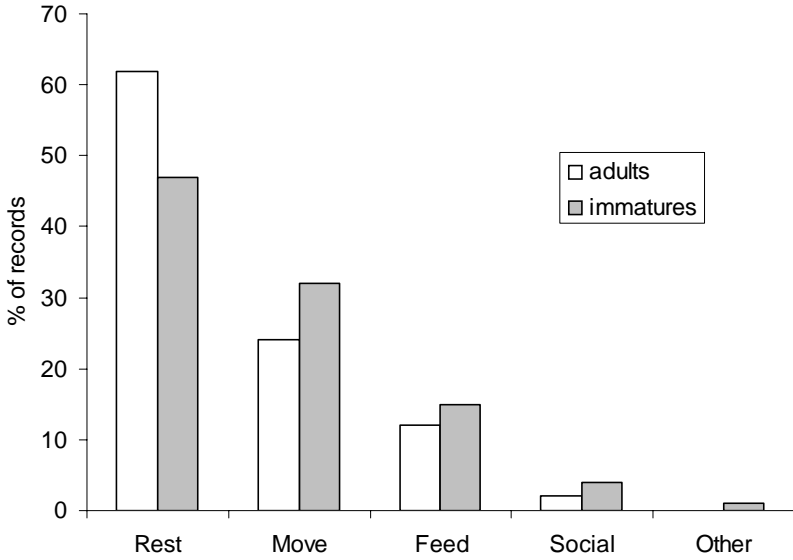


Figure 5. Comparison of the activity budgets of adult and immature *A. caraya* group members.

Table 1. Binomial *z* scores for comparisons between seasons (Figure 4). Significant values are in bold type.

Seasons compared	Binomial <i>z</i> score (<i>p</i>) for:		
	Rest	Move	Feed
Dry 1 vs. Wet	-1.33 (>0.05)	0.01 (>0.05)	3.88 (<0.01)
Dry 2 vs. Wet	-4.49 (<0.01)	0.68 (>0.05)	7.85 (<0.01)
Dry 1 vs. Dry 2	2.54 (<0.01)	-0.60 (>0.05)	-3.11 (<0.01)

Table 2. Binomial *z* scores for the comparison of adult and immature *A. caraya* (see Figure 4).

Category	<i>z</i>	<i>p</i>
Rest	5.48	<0.01
Move	-3.75	<0.01
Feed	-2.37	0.18
Social behavior	-4.43	<0.01

Table 3. General activity budget in *A. caraya* and other howler species.

Species	Behavior (% of records):			Source
	Rest	Feed	Move	
<i>A. caraya</i>	50.9	14.7	29.9	This study
	77.4	15.2	2.4	Zunino (1986)
	63.0	14.9	17.1	Bicca-Marques (1991)
	57.0	19.0	16.0	Bravo & Sallenave (2003)
<i>A. belzebul</i>	55.9	7.5	19.3	Bonvicino (1989)
	58.7	13.7	23.1	Pina (1999)
	58.7	20.0	14.2	Pinto (2002)
<i>Alouatta guariba</i>	71.8	17.3	11.0	Mendes (1985)
	67.0	10.0	12.0	Martins (1997)
	57.6	19.0	18.8	Marques (1996)
<i>A. palliata</i>	63.7	18.7	13.2	Chiarello (1993)
	65.5	16.2	13.4	Milton (1980)
	79.7	17.3	2.2	Estrada <i>et al.</i> (1999)
	57.0	13.6	27.4	Williams-Guillén (2003)
<i>Alouatta pigra</i>	61.9	24.4	9.8	Silver <i>et al.</i> (1998)
<i>Alouatta seniculus</i>	78.5	12.7	6.2	Gaulin & Gaulin (1982)
	76.3	6.0	16.0	Queiroz (1995)

Tabela 4. Composition of the diet in *A. caraya* and other howler species.

Species	Item (% of feeding records):			Source
	Leaves	Fruit	Flowers	
<i>A. caraya</i>	47.9	35.5	12.9	This study
	74.2	23.6	2.2	Zunino (1986)
	60.9	28.9	2.7	Bicca-Marques (1991)
	68.0	19.0	12.0	Bravo & Sallenave (2003)
<i>A. belzebul</i>	13.3	59.0	27.6	Bonvicino (1989)
	61.5	31.8	0.3	Pina (1999)
	24.8	55.6	5.7	Pinto (2002)
<i>A. guariba</i>	76.0	15.6	8.4	Mendes (1985)
	76.0	19.0	3.0	Martins (1997)
	73.0	5.2	11.7	Chiarello (1993)
<i>A. palliata</i>	48.2	42.1	9.6	Milton (1980)
	54.4	40.6	0.7	Estrada <i>et al.</i> (1999)
	55.8	34.8	7.9	Williams-Guillén (2003)
<i>A. pigra</i>	45.1	40.8	10.6	Silver <i>et al.</i> (1998)
<i>A. seniculus</i>	52.1	42.3	5.4	Gaulin & Gaulin (1982)
	57.0	25.5	12.6	Julliot & Sabatier (1993)
	45.5	47.3	1.5	Queiroz (1995)

VARIAÇÃO SAZONAL E LONGITUDINAL NOS PADRÕES DE
COMPORTAMENTO EM UMA POPULAÇÃO DE *ALOUATTA BELZEBUL*
(PRIMATES:ATELIDAE) DO NORDESTE BRASILEIRO

Carolina C. de Camargo¹
Simone Porfírio²
Anthony B. Rylands³
Alfredo Langguth¹

Resumo. O comportamento de *Alouatta belzebul* foi estudado em um fragmento de Mata Atlântica da Paraíba em dois períodos, 1985-86 (Estudo 1) e 1998-99 (Estudo 2) por C.R. Bonvicino e S. Porfírio, respectivamente. Comparamos o orçamento de atividades entre os dois períodos de estudo. Foram registradas diferenças consideráveis na composição da dieta, que parecem ser ligadas à variação climática, e afetar vários aspectos do padrão de atividades dos animais. Este não variou significativamente ao longo do ano do estudo 2, possivelmente porque o inverno foi seco e a floresta se apresentou de forma semelhante nas duas estações. Na presença de chuvas regulares (estação chuvosa de 1985/86), foi maior o consumo de frutos e, conseqüentemente, menor os registros de alimentação, já que frutos são alimentos mais ricos em energia. Houve um aumento do deslocamento para a procura dos frutos e uma diminuição do repouso. Durante a estação seca, houve uma redução na ingestão de frutos e um maior consumo de folhas e, portanto, mais tempo é dedicado à alimentação.

Palavras-chave: *Alouatta belzebul*, orçamento de atividades, dieta, padrões sazonais, Mata Atlântica da Paraíba.

Abstract. The behavior of *Alouatta belzebul* was studied in a fragment of Atlantic Forest in the Brazilian state of Paraíba during two periods , 1985-86 (Study 1) and 1998-99 (Study 2) by C.R. Bonvicino and S. Porfírio, respectively. Here, we compare activity budgets between the two periods.

¹Laboratório Tropical de Primatologia, Departamento de Sistemática e Ecologia, CCEN, UFPB., João Pessoa – PB. Correspondência para Carolina Camargo; e-mail: cigerza@uol.com.br;

²Universidade Estadual da Paraíba, Depto de Biologia, Campina Grande – PB;

³Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, Washington DC, EUA.

Considerable differences in the composition of the diet were recorded, which appear to be related to variation in the climate, and to affect a number of aspects of the animals' behavior. The budget did not vary significantly during Study 2, possibly due to a relatively dry wet season, which appeared to minimize between-season variation in resources. Fruit provided a much larger proportion of the diet during the more typical wet season of Study 1, even though time spent feeding declined, possibly because fruit provides a richer source of energy. There was a concomitant increase in movement related to foraging, and a reduction in rest. During the dry season, there was a reduction in the consumption of fruit, and an increase in folivory and time spent feeding.

Key words: *Alouatta belzebul*, activity budget, diet, seasonal patterns, Atlantic Forest, Paraíba.

INTRODUÇÃO

O gênero *Alouatta*, com suas 11 espécies (Rylands *et al.*, 2006), é o primata neotropical mais difundido, estendendo-se desde o México até o sul do Brasil e norte da Argentina (Hirsch *et al.*, 2002). Pode ser encontrado em uma grande variedade de habitats, incluindo florestas tropicais e equatoriais (Bonvicino, 1989; Schwarzkopf & Rylands, 1989; Santamaria-Gómez, 1999), regiões temperadas ou subtropicais (Marques, 2001), savanas (Freese, 1976; Guedes *et al.*, 2000a, 2000b) e fragmentos antrópicos (Agoramoorthy, 1995; Gómez-Marin *et al.*, 2001), alguns de apenas um hectare (Gilbert, 2003). Em vegetação aberta, estão restritos às matas de galeria ou capões de matas isolados (Gregorin, 1996).

Apesar de ser o gênero neotropical mais bem conhecido (Di Fiore & Campbell, 2007), a maioria dos estudos de campo refere-se às espécies *A. guariba*, *A. palliata* e *A. seniculus*, sendo ecologia o principal foco dos estudos. Os guaribas são animais folívoros-frugívoros, com uma dieta altamente rica em fibras (Crockett & Eisenberg, 1987). São animais de comportamento discreto, com movimentos lentos, geralmente repousando cerca de 70% de seu período diurno, em consequência de sua dieta predominantemente folívora (Queiroz, 1995).

Alouatta belzebul é endêmica do Brasil, ocorrendo na Floresta Amazônica, na Mata Atlântica do Nordeste e em alguns pontos isolados da região intermediária (Bonvicino *et al.*, 1989, Guedes *et al.*, 2000a, 2000b; Hirsch *et al.*, 2002). A espécie é considerada em baixo risco de extinção pela IUCN, embora as populações nordestinas encontrem-se em situação crítica (Langguth *et al.*, 1987; Porfirio, 2005).

O comportamento de *A. belzebul* foi estudado em um fragmento de Mata Atlântica na Paraíba em dois períodos, 1985-86 (Estudo 1) e 1998-99 (Estudo 2) por C.R. Bonvicino (1989) e S. Porfírio (2005), respectivamente. Além de possíveis diferenças longitudinais, os dois estudos são caracterizados por diferenças na composição dos grupos de estudo, e no clima. Estudos da variação longitudinal (abrangendo dois ou mais anos) da ecologia de primatas são pouco frequentes, mas podem ajudar muito a compreender padrões comportamentais, e os fatores que os determinam.

Diferenças interanuais de clima podem ter efeitos semelhantes à variação sazonal sobre alguns padrões de comportamento, embora outros possam variar menos, por serem determinados geneticamente. Frente a estas questões, o presente estudo compara os padrões sazonais de comportamento e dieta entre os dois períodos de estudo. Foram registradas diferenças consideráveis no padrão de precipitação, na composição da dieta, e aspectos relacionados do comportamento dos animais.

MÉTODOS

Ambos os estudos foram desenvolvidos na Fazenda Pacatuba (07°03'S, 35°09'W), 10 km a nordeste de Sapé/PB. A fazenda é propriedade da Empresa Japungú Agroindustrial S.A., e teve sua mata reconhecida como Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) pela portaria 110/95-N do IBAMA, em 1995. Trata-se de um fragmento de Mata Atlântica muito bem preservado, com 266,53 ha, a 125 m acima do nível do mar, em relevo levemente ondulado, intercalado com áreas planas de solo arenoso (tabuleiro) e com plantações de cana-de-açúcar e pequenos sítios no seu entorno. O clima é quente e úmido, com chuvas de outono e inverno, e temperaturas médias variando de 23 a 28°C (Heckendorff & Lima, Laboratório de Meteorologia, Recursos Hídricos e Sensoriamento Remoto da Paraíba (LMRS-PB)). A precipitação mensal nos dois períodos de estudo está representada na Figura 1.

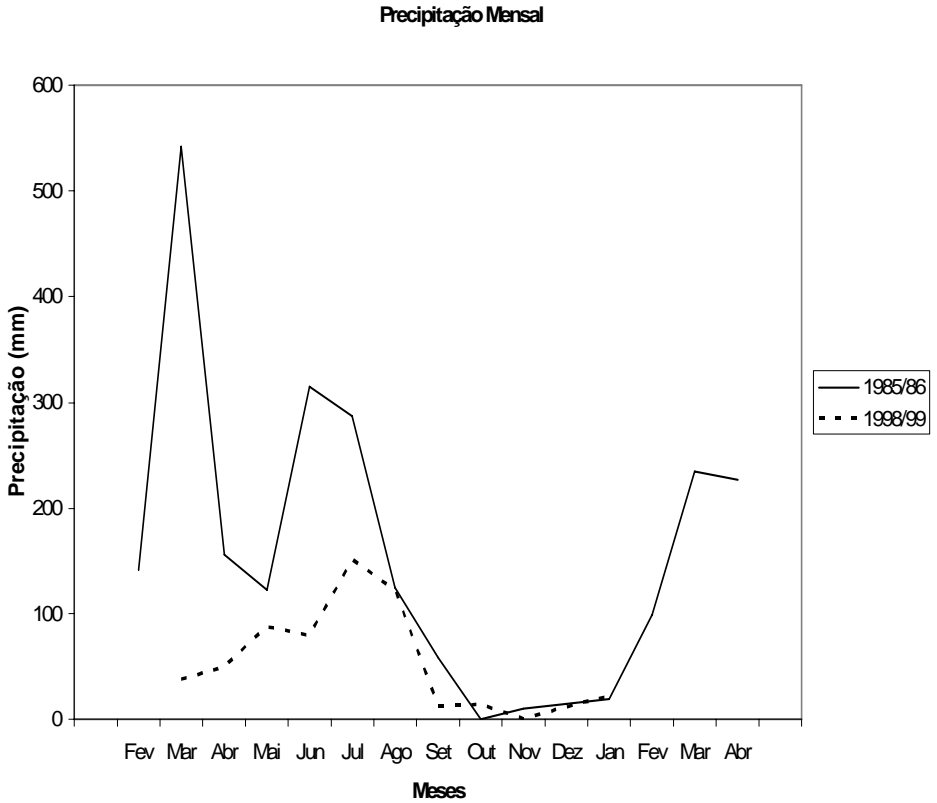


Figura 1. Precipitação mensal na região de Pacatuba para os dois períodos de estudo (Dados: LMRS-PB).

O mesmo esquema de amostragem por varredura instantânea (Altmann, 1974, Setz, 1991), com intervalo de 5 minutos, foi adotado nos dois estudos. No caso do Estudo 1, foram 114 dias de observação entre fevereiro de 1985 e abril de 1986, no Estudo 2, foram 84 dias entre março de 1998 e janeiro de 1999. As atividades registradas foram: alimentação, repouso, deslocamento e outros, incluindo nesta última categoria comportamentos sociais de catação, brincadeira e vocalização, todos seguindo as definições de Bonvicino (1989). A cada registro de alimentação, foram anotadas informações sobre o item alimentar consumido.

Para a análise comparativa, o ano foi dividido em estações, sendo a chuvosa entre fevereiro e julho, e a seca entre agosto e janeiro. O orçamento de atividades foi obtido segundo a fórmula: frequência relativa (%) da categoria $y = n_y/a \times 100$, onde n_y é o número de registros da categoria y durante o período em análise, e a é o número total de registros coletados durante o período em análise. O mesmo procedimento foi aplicado à estimativa da composição da dieta, onde a se refere somente aos registros de alimentação, e n_y ao número de registros de ingestão do item y durante o período em análise.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O padrão geral de comportamento – caracterizado por altas taxas de repouso – é praticamente igual nos dois períodos (Tabela 1). Este resultado confirma que os guaribas são animais pouco ativos, gastando mais da metade de seu período diurno em repouso. Os valores para repouso foram muito semelhantes àqueles registrados em outros estudos de guaribas, como *Alouatta guariba* (Mendes, 1989: 72%; Hirano *et al.*, 1997: 67%; Jardim & Oliveira, 2000: 59%), e *Alouatta palliata*, (Serio-Silva, 1997: 65%; Juan *et al.*, 2000: 69%).

Tabela 1. Frequência relativa de diferentes atividades realizadas por *A. belzebul*, nas duas estações, nos dois períodos de estudo.

Atividade	Estudo	Frequência relativa (%) de registros comportamentais:		
		Estação Chuvosa (n)	Estação Seca (n)	Total (n)
Alimentação	1	8,1	11,9	*
	2	11,6 (1560)	13,4 (987)	12,3 (2547)
Repouso	1	60,5	57,7	*
	2	65,5 (8782)	66,7 (4896)	65,9 (13678)
Deslocamento	1	18,3	19,9	*
	2	13,7 (1842)	13,6 (1000)	13,7 (2842)
Outros	1	12,9	9,0	*
	2	9,1 (1220)	6,2 (456)	8,1 (1676)

*Dados não disponibilizados pela autora.

Dentro de um mesmo estudo, não existe um padrão muito claro de variação sazonal, exceto um aumento da alimentação na estação seca, observado em ambos os períodos. O padrão de atividades dos guaribas não variou muito entre estações no Estudo 2, possivelmente porque o inverno foi relativamente seco (Figura 1) e a disponibilidade de recursos variou pouco.

Um padrão comum aos dois anos foi uma redução no consumo de frutos na estação seca, e o uso de flores exclusivamente neste período. A redução no consumo de fruto na estação seca, e o aumento compensatório no consumo de outros itens – principalmente flores e folhas – é consistente com a redução na disponibilidade de fruto em períodos de menor precipitação (Figura 1), padrão típico da maioria das florestas neotropicais (Heymann, 2001).

Comparando entre períodos, a proporção de tempo dedicado à alimentação e ao repouso foi maior no Estudo 2 em ambas as estações, e o deslocamento e outras atividades foram menores. Também, a diferença entre estações na frequência de alimentação foi menor. Uma comparação com a composição da dieta (Tabela 2) sugere que as diferenças comportamentais sejam relacionadas a diferentes estratégias de forrageio, frente às variações na disponibilidade de recursos (inferidas a partir da composição da dieta).

Tabela 2. Frequência relativa dos diferentes itens alimentares consumidos por *A. belzebul*, nas duas estações, nos dois períodos de estudo.

Item	Estudo	Frequência relativa (%) de registros de alimentação:		
		Estação Chuvosa	Estação Seca	Total
Fruto	1	91,5	43,9	*
	2	21,7 (327)	17,7 (171)	20,1 (498)
Flor	1	0,0	40,8	*
	2	0,0 (0)	29,5 (286)	11,6 (286)
Folha jovem	1	2,0	11,0	*
	2	5,5 (83)	7,2 (70)	6,2 (153)
Folha madura	1	2,0	4,1	*
	2	42,3 (637)	36,1 (350)	39,9 (987)

*Dados não disponibilizados pela autora.

O aumento do tempo gasto na alimentação na estação seca (Tabela 1) coincide com o período de menor frugivoria. Na comparação entre anos, observa-se também um aumento do repouso nos períodos de maior folivoria, e a redução no deslocamento e comportamento social. Esta mudança foi esperada de acordo com as características da folivoria, que fornece um recurso alimentar de relativamente baixa qualidade que exige a ingestão de uma quantidade maior do recurso para manter o orçamento energético, e um tempo maior de digestão (Mendes, 1989; Jardim & Oliveira, 2000; Limeira, 2000).

Apesar do alto índice de folivoria, os guaribas não têm adaptações morfológicas típicas de um animal especializado para a exploração este tipo de recurso. Nos primatas, uma dieta de folhas requer geralmente um estômago expandido, para a fermentação bacteriana de celulose (Chivers, 1991). Entretanto, os guaribas parecem compensar pela falta de especialização do trato digestivo pela retenção da comida por longos períodos de tempo, para maximizar a extração de nutrientes de cada refeição (Milton, 1981).

Segundo Serio-Silva (1997), durante a estação chuvosa, os guaribas têm seu alimento preferido (fruto) mais disperso na floresta. Assim, eles gastam mais tempo em deslocamento e, conseqüentemente, a freqüência do repouso diminui. Frente à escassez de frutos, os guaribas dependem principalmente da ingestão de folhas, têm menos “energia pronta”, mas gastam menos energia na procura de alimentos (se deslocando menos) e são menos ativos (Milton, 1980).

As interações sociais mostraram uma relação inversa ao tempo gasto em repouso e foram mais freqüentes na chuva do que na seca, talvez por influência da maior vocalização neste período (Bonvicino, 1989; Porfírio, 2005). Camargo (2005) não observou variação na freqüência de interações sociais entre as estações em *A. belzebul* amazônica, registrando uma ocorrência inferior a 2% ao longo de seu estudo, o que é consistente com o padrão típico do gênero (Neville *et al.*, 1988). Entretanto, nos estudos da Paraíba, observaram-se valores mais altos, como foram registrados para *A. guariba* (Hirano *et al.*, 1997) e *A. seniculus* (Braza *et al.*, 1981). As interações sociais parecem estar menos associadas a fatores ambientais do que outros, como a densidade populacional e a composição dos grupos.

Agradecimentos. Agradecemos ao Laboratório de Meteorologia, Recursos Hídricos e Sensoriamento Remoto da Paraíba (LMRS-PB) pela concessão de dados climáticos, e ao CNPq pela bolsa de produtividade de AL.

REFERÊNCIAS

- Agoramoorthy, G. 1995. Red howling monkey (*Alouatta seniculus*) reintroduction in a gallery forest of Hato Flores Moradas, Venezuela. **Neotropical Primates** 3: 9-10.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour** 49 (3-4): 227-267.
- Bonvicino, C.R. 1989. Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 149-179.
- Braza, F., F. Alvarez & T. Azcarate, 1981. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. **Primates** 22 (4): 459-473.
- Camargo, C.C. 2005. **Ecologia comportamental de *Alouatta belzebul* (Linnaeus, 1766) na Amazônia oriental sob alteração antrópica de hábitat**. Dissertação de mestrado, Museu Paraense Emílio Goeldi/UFPA, Belém.
- Chivers, D. J. 1991. Species differences in tolerance to environmental change, pp5-37 *In: Primate responses to environmental change* (H.O. Box, Ed.). Chapman and Hall, Cambridge.
- Crockett, C.M. & J.F. Eisenberg, 1987. Howlers: Variations in group size and demography, pp54-68. *In: Primate Societies* (B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, Eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Di Fiore, A. & C.J. Campbell, 2007. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization, pp155-185. *In: Primates in Perspective* (C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder, Eds.). Oxford University Press, New York.
- Freese, C. 1976. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi* and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. *In: Neotropical Primates: Field Studies and Conservation* (R.W. Thorington Jr. & P.G. Heltne, Eds.). National Academy Press, Washington, DC.
- Gilbert, K.A. 2003. Primates and fragmentation of the Amazon forest, pp145-157. *In: Primate in Fragments: Ecology and Conservation* (L.K. Marsh, Ed.). Plenum Press, New York.
- Bonvicino C.R., A. Langguth, R.A. Mittermeier, 1989. A study of pelage color and geographic distribution in *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae). **Revista Nordestina de Biologia** 6(2):139-148.
- Gómez-Marin, F., J.J. Veá, E. Rodríguez-Luna, F. García-Orduña, D. Canales-Espinosa, M. Escobar & N. Asencio, 2001. Food Resources and the survival of a group of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted habitat at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. **Neotropical Primates** 9: 60-67.
- Gregorin, R. 1996. **Variação geográfica e taxonomia das espécies brasileiras do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Primates, Atelidae)**. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Guedes, P.G., D.M. Borges-Nojosa, J.A.G. Silva & L.O. Salles, 2000a. Novos registros de *Alouatta* no estado do Ceará (Primates, Atelidae). **Neotropical Primates** 8: 29-30.

- Guedes, P.G., S.S.P. Silva, A.R. Camardella, M.F.G. Abreu, D.M. Borges-Nojosa, J.A.G. Silva & A.A. Silva, 2000b. Diversidade de mamíferos do Parque Nacional de Uajajara (Ceará, Brasil). **Mastozoologia Neotropical** 7: 95-100.
- Heckendorff, W.D. & P.J. Lima, 1985. Climatologia. In: **Atlas geográfico do estado da Paraíba**. (Governo do Estado da Paraíba, Ed.). UFPB, João Pessoa.
- Heymann, E.W. 2001. Can phenology explain the scarcity of folivory in New World primates? **American Journal of Primatology** 55: 171-175.
- Hirano, Z.M.B., S.W. Marques, E. Wanke & J.C. Silva, 1997. Comportamento e hábitos dos bugios (*Alouatta fusca*, Primata, Cebidae), do Morro Geisler (Indaial – SC – Brasil). **Dynamis**, Blumenau 5: 19-47.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, N.A.T. Resende & E.C. Landau, 2002. Database of georeferenced occurrence localities of Neotropical primates. Departamento de Zoologia, UFMG, Belo Horizonte, http://www.icb.ufmg.br/~primatas/home_bdgeoprim.htm Accessed in 13/09/2007.
- Jardim, M.M.A. & L.F.B. Oliveira, 2000. Aspectos ecológicos e do comportamento de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil, pp. 151-169. In: **A Primatologia no Brasil – 7** (C. Alonso & A. Langguth, Eds.). Sociedade Brasileira de Primatologia, João Pessoa.
- Juan, S., A. Estrada & R. Coates-Estrada, 2000. Contraste y similitudes en el uso de recursos y patron general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) em fragments de selva en Los Tuxtlas, México. **Neotropical Primates** 8: 131-135.
- Langguth, A., D.M. Teixeira, R.A. Mittermeier, C. Bonvicino, 1987. The red-handed Howler Monkey in Northeastern Brazil. **Primates Conservation** 8:36-39.
- Limeira, V.L.A.G. 2000. Uso do espaço por um grupo de *Alouatta fusca clamitans* em fragmento degradado de floresta Atlântica, pp181-196. In: **A Primatologia no Brasil – 7** (C. Alonso & A. Langguth, Eds.). Sociedade Brasileira de Primatologia, João Pessoa.
- Marques, A.A.B. 2001. **Estratégias de uso do espaço por *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 em habitats temperados e subtropicais no sul do Brasil**. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 71-104.
- Milton, K. 1980. **The foraging strategy of howler monkeys – a study in primate economics**. Columbia University Press, New York 175p.
- Milton, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primates. **American Naturalist** 117: 496-505.
- Neville, M. K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*, pp349-453. In: **Ecology and behavior of Neotropical primates** (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.). Vol. 2, World Wildlife Fund, Washington.

- Porfirio, S. 2005. **Ecologia e conservação de *Alouatta belzebul belzebul* (Primates, Atelidae), na Paraíba, Brasil**. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Queiroz, H.L. 1995. **Preguiças e Guaribas: Os Mamíferos Folívoros Arborícolas do Mamirauá**. MCT-CNPq, Brasília e Sociedade Civil de Mamirauá, Tefé.
- Rylands, A.B., C.P. Groves, R.A. Mittermeier, L. Cortes-Ortiz & J.J. Hines, 2006. Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates, pp29-79. *In: New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation, Developments in Primatology: Progress and Prospects* (A. Estrada, P. Garber, M. Pavelka & L. Luecke, Eds.). Springer, New York.
- Santamaría-Gómez, M. 1999. **Ecologia e Comportamento de *Alouatta seniculus* em uma mata de terra firme na Amazônia Central**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Schwarzkopf, L. & A.B. Rylands, 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. **Biological Conservation** 48: 1-12.
- Serio-Silva, J.C. 1997. Studies of howler monkeys (*Alouatta palliata*) translocated to a Neotropical rainforest fragment. **Laboratory Primate Newsletter** 36: 11-14.
- Setz, E.Z.F. 1991. Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo, pp411-435. *In: A Primatologia no Brasil – 3* (A.B. Rylands & A.T. Bernardes, Eds.). Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.