

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

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE
Alouatta guariba clamitans CABRERA, 1940,
EM UM FRAGMENTO DE MATA DE ARAUCÁRIA NA SERRA GAÚCHA

Guilherme Brambatti Guzzo

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2009

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	III
AGRADECIMENTOS	IV
RESUMO.....	VI
ABSTRACT	VII
INTRODUÇÃO	1
MATERIAIS E MÉTODOS.....	10
RESULTADOS	18
DISCUSSÃO	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
APÊNDICE	53

Aos meus pais, Valdemir e Dirce,
à minha irmã, Natália,
e à minha namorada, Mariele,
por tudo.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Júlio César Bicca-Marques pelo apoio, orientação, confiança e pelos valiosos ensinamentos sobre o que é fazer ciência.

Aos Drs. Adriano Garcia Chiarello, Fernando de Camargo Passos e Márcia Maria de Assis Jardim, pela revisão da primeira versão desse trabalho e por suas valiosas sugestões.

À Sra. Laura Hampe, por ter permitido a realização do trabalho em sua propriedade, e pelo respeito que tem pelos animais.

Ao Sr. Dilvar Costa e família, pelo auxílio e amizade.

Ao Professor Cláudio Augusto Mondin, e aos biólogos Matheus Sartori e Isaías Fontana, pelo auxílio na classificação das árvores presentes no fragmento.

Aos colegas de Laboratório de Primatologia da PUCRS, pelas agradáveis conversas e pela paciência com minhas dúvidas: Angel, Carina, Daniela, Danusa, Felipe, Flávia, Helissandra, Sabine e Thiago.

À Maria Luiza Moreira, secretária do Programa de Pós-Graduação em Zoologia, pelo apoio e pela grande disposição em ajudar.

À minha prima Ana Carolina, pela hospitalidade e amizade.

À minha namorada, Mariele, pela paciência durante esses dois anos e pelo amor, carinho e companheirismo que a fizeram perder algumas horas de sono por 60 dias.

Aos meus pais, Valdemir e Dirce, e à minha irmã, Natália, pelo grande incentivo e apoio durante essa etapa, e por proporcionarem um ambiente familiar de raro equilíbrio. Ao meu pai, em especial, por sua grande ajuda na preparação do campo e pelo seu companheirismo, sem o qual este trabalho não seria possível.

Por fim, aos seis (agora sete) companheiros de pesquisa, pela extraordinária e rápida aceitação, pela agradável companhia e por permitirem a realização deste trabalho.

RESUMO

Alterações na disponibilidade de itens alimentares e variações na temperatura ambiente geralmente induzem mudanças no padrão de atividades dos animais e em seus comportamentos posturais e de seleção de micro-habitat. O presente trabalho avaliou a ecologia e o comportamento de um grupo composto por seis bugios-ruivos, *Alouatta guariba clamitans*, habitante de um fragmento de mata de araucária de 2,2 ha na serra gaúcha, para verificar se mudanças na dieta e na temperatura do ambiente influenciaram o seu padrão de atividades e o uso de estratégias de termorregulação comportamental. Foram coletados 12684 registros de comportamento através do método de varredura instantânea durante 636 horas de observação, distribuídas em 12 meses (novembro de 2007 a outubro de 2008). O comportamento mais frequente ao longo do ano foi o descanso (60% dos registros), seguido pela alimentação (20%), locomoção (17%), comportamento social (2%) e outros (1%). O principal item da dieta foram as folhas (78%), seguido pelos frutos (15%), sementes de *Araucaria angustifolia* (4%), flores (2%) e outros itens (1%). Os animais utilizaram 42 espécies vegetais como fonte de alimento, com uma média diária de nove espécies. Não houve variação significativa no número de espécies consumidas diariamente ao longo do ano. O consumo de folhas apresentou relação direta com o percentual de registros dedicados ao descanso ($r_s=0,6045$, $n=60$, $p<0,0001$) e relação inversa com o percentual de registros de locomoção ($r_s=-0,3724$, $n=60$, $p=0,0034$), enquanto o consumo de frutos não apresentou relação significativa com esse último comportamento ($r_s=0,2148$, $n=60$, $p=0,0993$). O número de espécies vegetais utilizadas diariamente na alimentação não mostrou relação com os comportamentos de alimentação ($r_s=0,2386$, $n=60$, $p=0,0663$) e locomoção ($r_s=0,1095$, $n=60$, $p=0,4048$). O percurso diário mostrou-se diretamente associado ao consumo de frutos ($r_s=0,4253$, $n=60$, $p=0,0007$) e inversamente relacionado ao consumo de folhas ($r_s=-0,3324$, $n=60$, $p=0,0094$). A porcentagem de registros de locomoção relacionou-se positivamente com o percurso diário ($r_s=0,4415$, $n=60$, $p=0,0004$). A temperatura ambiente influenciou o uso das posturas corporais ($r^2=0,8383$, $n=14$, F-ratio=68,3823, $p<0,0001$) e a distância interindividual dos bugios-ruivos durante o descanso (contato: $r^2=0,9535$, $n=14$, F-ratio=267,7601, $p<0,0001$; $0<x\leq 1$ m: $r^2=0,2720$, $n=14$, F-ratio=5,8570, $p=0,0308$; $x>1$ m: $r^2=0,9605$, $n=14$, F-ratio=316,7936, $p<0,0001$), mas não alterou a seleção de micro-habitats ($r^2=0,0327$, $n=14$, F-ratio=1,4399, $p=0,2524$). Em resumo, a composição da dieta afetou o comportamento dos animais, enquanto a temperatura ambiente influenciou a adoção de estratégias de termorregulação comportamental. Esses aspectos parecem desempenhar um importante papel na adaptação dos animais a ambientes com marcada sazonalidade térmica e de disponibilidade de recursos alimentares.

ABSTRACT

Changes in food availability and variations in the ambient temperature usually induce animals to alter their activity budget, postural behavior and microhabitat selection. The present study focused on the ecology and behavior of a group of six brown howler monkeys, *Alouatta guariba clamitans*, inhabiting a 2.2-ha araucaria pine forest fragment in a mountainous region of the State of Rio Grande do Sul, Brazil, aiming to test whether changes in diet composition and ambient temperature influenced their activity budget and the use of strategies of behavioral thermoregulation. A total of 12,684 behavioral records were obtained using the instantaneous scan sampling method during 636 hours of observation distributed over a 12-month period (November 2007 to October 2008). The most frequent behavior throughout the year was resting (60% of records), followed by feeding (20%), locomotion (17%), social interactions (2%) and others (1%). The group fed mainly on leaves (78%), followed by fruits (15%), *Araucaria angustifolia* seeds (4%), flowers (2%), and other items (1%). The brown howlers used 42 plant species as food sources, with a daily average of nine species. There was no significant difference in the number of daily food species in an annual basis. Leaf consumption was directly related to the percentage of resting records ($r_s=0.6045$, $n=60$, $p<0.0001$) and negatively related to the percentage of locomotion records ($r_s=-0.3724$, $n=60$, $p=0.0034$), while fruit consumption did not show a significant relationship with the latter behavior ($r_s=0.2148$, $n=60$, $p=0.0993$). The number of daily food species was not significantly related to time spent feeding ($r_s=0.2386$, $n=60$, $p=0.0663$) and moving ($r_s=0.1095$, $n=60$, $p=0.4048$). Day range was positively related to fruit consumption ($r_s=0.4253$, $n=60$, $p=0.0007$) and negatively related to leaf consumption ($r_s=-0.3324$, $n=60$, $p=0.0094$). The percentage of records of locomotion was positively related to day range ($r_s=0.4415$, $n=60$, $p=0.0004$). Ambient temperature influenced the choice of body postures ($r^2=0.8383$, $n=14$, F-ratio=68.3823, $p<0.0001$) and the interindividual distance during resting (contact: $r^2=0.9535$, $n=14$, F-ratio=267.7601, $p<0.0001$; $0<x\leq 1$ m: $r^2=0.2720$, $n=14$, F-ratio=5.8570, $p=0.0308$; $x>1$ m: $r^2=0.9605$, $n=14$, F-ratio=316.7936, $p<0.0001$), but did not affect microhabitat selection ($r^2=0.0327$, $n=14$, F-ratio=1.4399, $p=0.2524$). In sum, diet composition affected howler monkeys' behavior, whereas the ambient temperature influenced the adoption of strategies of behavioral thermoregulation. These aspects are likely to play an important role in howler monkey adaptation to highly seasonal habitats in temperature and food availability.

INTRODUÇÃO

Ao longo de sua evolução, as espécies animais têm enfrentado poderosos agentes ambientais que selecionam características comportamentais e fisiológicas (Wilson 2000; Mayr 2002; Alcock 2005; Altmann 2006). Alterações na estrutura do hábitat, flutuações sazonais na disponibilidade dos principais recursos alimentares, exposição a gradientes extremos de temperatura, entre outras pressões ecológicas, apresentam-se como grandes desafios à manutenção da homeostase dos indivíduos, que necessitam de estratégias comportamentais para superá-las (Krebs & Davies 1996; Wilson 2000). De modo geral, a modificação do padrão de atividades dos animais tem sido sugerida como uma das maneiras mais eficazes de enfrentar essas variações (Lodé 1999; Guillemain et al. 2000; Rodrigues & Monteiro-Filho 2000; Valenzuela & Ceballos 2000; Fan et al. 2008).

Alterações na abundância, distribuição e qualidade dos recursos alimentares, por exemplo, são consideradas fatores de grande impacto no orçamento de atividades por geralmente induzir à utilização de diferentes estratégias de forrageio (Doran 1997; Gurski 2000; Li & Rogers 2004; Stevenson 2006). Os animais podem responder à redução da disponibilidade do alimento preferido diminuindo o tempo de locomoção e o percurso diário e se alimentando de itens de menor valor nutricional e energético, que precisam ser consumidos em quantidades maiores do que o usual para compensar sua qualidade mais baixa (estratégia de baixo custo – baixa recompensa), ou podem aumentar a distância que percorrem diariamente à procura de alimentos de alta qualidade (estratégia de alto custo – alta recompensa) (Zunino 1986; Doran 1997; Gurski 2000; Buzzard 2006). Em espécies carnívoras, por exemplo, quando há diminuição na densidade das presas mais consumidas, os predadores forrageiam em

busca de outros animais que sejam encontrados em abundância suficiente para suprir as suas necessidades alimentares (Lodé 1999), ou podem empregar um esforço maior na captura de presas de grande porte (Hayward & Kerley 2005). Animais tipicamente herbívoros, como o veado-campeiro, podem deslocar-se por maiores distâncias quando incluem um volume maior de flores em sua dieta (Rodrigues & Monteiro-Filho 2000). Esquilos introduzidos na região noroeste da Itália comportam-se de maneira semelhante em épocas de abundância de recursos alimentares energéticos, e modificam sua dieta constantemente, bem como suas táticas de forrageio, à medida que itens mais valiosos, como flores, frutos e sementes, são disponibilizados no ambiente (Bertolino et al. 2004). Schoener (1971) sugere que a seleção natural tende a maximizar a performance alimentar dos animais e que quaisquer estratégias de forrageio utilizadas por eles estão próximas a um nível ótimo em relação ao tempo gasto na localização, manipulação e ingestão do alimento e à energia adquirida nesse processo (ver também Charnov 1984).

Em primatas, o aumento no consumo de frutos pode modificar os padrões de locomoção de animais folívoro-frugívoros por fornecer uma quantidade maior de energia do que aquela contida nas folhas e também por fazer com que os indivíduos se desloquem mais para buscar este recurso, cuja distribuição tende a ser mais heterogênea do que a das folhas (Pavelka & Knopff 2004). Grupos de gibões (*Nomascus concolor jingdongensis*) estudados por Fan et al. (2008), por exemplo, aumentaram a porcentagem de tempo em locomoção e diminuíram a de alimentação quando frutos foram o principal componente de sua dieta, e o inverso ocorreu quando os animais se alimentaram principalmente de folhas. Da mesma maneira, macacos-barrigudos (*Lagothrix lagotricha*) aumentaram o tempo de locomoção durante períodos de abundância de frutos, enquanto que o tempo dedicado ao descanso diminuiu nessa

época. Além disso, esses primatas tenderam a ter percursos diários maiores quando havia maior disponibilidade de frutos (Stevenson 2006).

Além da quantidade de energia contida nos itens alimentares, a abundância e a distribuição espacial dos recursos também influenciam o comportamento de forrageio dos indivíduos. Doran (1997) observou que chimpanzés apresentam um reduzido tempo de locomoção em épocas nas quais o consumo de folhas é elevado e, paralelamente, despendem mais tempo alimentando-se desses itens. No entanto, o tempo de locomoção desses animais mantém-se reduzido quando o item mais consumido é o fruto de figueiras, o que é possível através do uso de uma estratégia pouco comum entre os primatas, na qual os indivíduos do grupo permanecem alimentando-se e descansando por vários dias consecutivos próximos a árvores com grande quantidade de frutos e, assim, não é necessário que eles invistam mais tempo e energia à procura de outros recursos (Doran 1997). Grupos de *Macaca nigra* estudados na Indonésia também demonstraram uma diminuição no comportamento de locomoção e na distância percorrida diariamente quando se alimentavam de frutos, fato que pode ser explicado pelo grande número de espécies frutíferas consumidas (145), o que tornou desnecessário o deslocamento para locais mais distantes (O'Brien & Kinnaird 1997).

Entretanto, quando a densidade e a distribuição do alimento não são facilmente verificáveis, os animais precisam empregar um esforço maior no forrageio. Gurski (2000) verificou que tásios (*Tarsius spectrum*), primatas insetívoros, aumentaram o tempo de locomoção e de procura pelo alimento quando os insetos tradicionalmente consumidos se encontravam em baixa abundância. Desse modo, além de alterarem seu padrão de atividades, os tásios forragearam em locais diferentes e ingeriram espécies que não constam na sua dieta em épocas de alta disponibilidade de recursos (Gurski 2000).

Primatas que conseguem sobreviver consumindo dietas essencialmente folívoras costumam utilizar estratégias que minimizem o gasto energético em locomoção – folhas são itens pobres em carboidratos não-estruturais e, assim, não fornecem energia para o uso imediato do organismo (Milton & McBee 1983; Milton 1998) – e, ao mesmo tempo, maximizem a obtenção de energia e nutrientes (Garber 1987). Um dos maiores problemas que os consumidores de folhas enfrentam é a quantidade de compostos secundários ingeridos (Garber 1987), os quais podem ser tóxicos ao animal ou inibir a digestão e a absorção de nutrientes (Milton 1984, 1998). Considerando que a composição química pode variar entre as espécies e mesmo entre estados de maturação de um mesmo item alimentar, os primatas folívoros precisam consumir diferentes espécies diariamente e ingerir itens em estágios variados de maturação para minimizar o impacto desses compostos em seus organismos (Milton 1984; Garber 1987). Tal seletividade implicaria a adoção de uma estratégia de forrageio adequada para evitar gasto energético excessivo em locomoção (Snaith & Chapman 2005, 2007), e os primatas muitas vezes o fazem ingerindo um grande volume de folhas e diminuindo seu percurso diário (Zunino 1986).

Independentemente do tipo de alimentação e dos itens preferencialmente consumidos por uma espécie, mudanças sazonais impõem dificuldades aos animais devido a alterações na disponibilidade de recursos (Hall & Kramer 2008). Na maioria das vezes, modificações na fenologia das plantas estão associadas à sazonalidade, e, em última análise, à temperatura ambiente (Khanduri et al. 2008). Apesar dessas variações periódicas na disponibilidade do alimento serem de certo modo previsíveis, as próprias variações térmicas também representam outro grande desafio à manutenção da homeostase dos animais (Crawshaw 1980).

Mesmo animais endotérmicos apresentam modificações fisiológicas consideráveis quando enfrentam gradientes térmicos variáveis (Randall et al. 2002; Lovegrove 2005). A temperatura ambiente afeta o metabolismo do organismo e, conseqüentemente, traz custos energéticos para os indivíduos (Porter & Gates 1969; Crawshaw 1980; Ruben 1995; Randall et al. 2002). Existem mecanismos fisiológicos que regulam o ganho e a perda de calor corporal, e esses podem atuar dentro de um determinado limiar de variação térmica. Quando os animais se encontram acima ou abaixo desse gradiente é necessário que eles possuam estratégias comportamentais de termorregulação que auxiliem na manutenção da temperatura corporal em um nível adequado para que não ocorram danos celulares ou teciduais (Randall et al. 2002).

Em ambientes com temperaturas variáveis, os animais precisam manter o balanço térmico e evitar o superaquecimento em épocas de temperaturas elevadas ou uma perda excessiva de calor em dias rigorosos de inverno, e muitas vezes esse balanço é atingido pela adequação do padrão de atividades (Kenagy et al. 2004) ou da adoção de outras estratégias comportamentais (Dasilva 1993; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Gomes & Bicca-Marques 2007; Pruetz 2007). Os primatas modificam suas posturas corporais, alterando a relação área/volume corporal exposta ao ambiente, e também selecionam micro-habitats como resposta às modificações climáticas, a fim de manter o seu equilíbrio térmico (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Gomes & Bicca-Marques 2007). Em geral, quando a temperatura ambiente é baixa, os primatas conservam calor adotando posturas corporais que exponham uma menor razão área/volume corporal ao ambiente, formando aglomerados de indivíduos, selecionando locais de descanso ao sol e expondo a região dorsal do corpo aos raios solares (Dasilva 1993; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Azevedo & Bicca-Marques 2003; Gomes & Bicca-Marques 2007). Em períodos quentes, por outro lado, a perda de calor é

facilitada através da adoção de posturas corporais que resultem em uma maior área corporal em contato com o ambiente, aumento no espaçamento interindividual e seleção de locais de descanso à sombra (Dasilva 1993; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Azevedo & Bicca-Marques 2003; Gomes & Bicca-Marques 2007; Pruett 2007).

Os representantes do gênero *Alouatta*, conhecidos popularmente como bugios, guaribas, roncadores ou barbados, são os primatas que apresentam a mais ampla distribuição na região neotropical, ocorrendo em 19 países da América Latina, do México à Argentina e ao Estado do Rio Grande do Sul, no Brasil (Crockett 1998; Bicca-Marques et al. 2006). Sua distribuição geográfica abrange várias formações florestais em diversos biomas das Américas Central e do Sul (Crockett 1998; Bicca-Marques 2003). Apesar da ampla distribuição desse gênero, da variedade de formações florestais habitadas por esses primatas e das diferenças no estado de conservação de seus habitats, o padrão de atividades dos bugios parece ser bastante conservador (Bicca-Marques 2003).

De acordo com trabalhos de campo realizados com diversas espécies, os bugios passam a maior parte do dia em descanso, comportamento que pode representar mais de 80% de seu tempo (Neville et al. 1988; Bicca-Marques 2003; Cristóbal-Azkarate & Arroyo-Rodríguez 2007). O grande período de tempo dedicado ao descanso tem sido associado à sua dieta predominantemente folívora, pobre em energia quando comparada a dietas mais frugívoras (Milton 1998). Assim, teoricamente, os bugios alocariam mais tempo nesse comportamento quando consomem uma quantidade grande de folhas, como forma de economizar energia (Chiarello 1993; Silver & Marsh 2003; Asensio et al. 2007). Além disso, a falta de adaptações anatômicas específicas para a digestão de folhas, como as encontradas nas espécies dos gêneros *Colobus* e *Indri*, faz com que os

bugios adotem uma estratégia comportamental que minimiza seu gasto energético e, por isso, esses animais são considerados folívoros comportamentais (Milton 1981b, 1998).

Pavelka & Knopff (2004), no entanto, questionam a afirmação de que o nível de inatividade dos bugios esteja ligado somente ao processo de digestão de grandes quantidades de folhas. Segundo sugerem estes autores, a dieta pode ser muito mais flexível e variada do que o comportamento, pelo menos em *Alouatta pigra*, pois os grupos estudados por eles em Belize não demonstraram alteração no tempo que dedicaram ao descanso entre os períodos de maior e menor consumo de folhas (Pavelka & Knopff 2004). Os autores sugerem que o comportamento dos bugios pode ter um forte componente filogenético, e o tempo que os animais dedicam às suas principais atividades permanece relativamente constante independentemente da dieta (Pavelka & Knopff 2004). O comportamento de descanso, em mamíferos, tem sido associado a processos fisiológicos relacionados à memória e ao aprendizado, e à regeneração e reorganização celular, e a sua constância seria importante na manutenção da homeostase dos indivíduos (Savage & West 2007).

Estudos com bugios-ruivos, *Alouatta guariba clamitans*, indicam que eles não apresentam um padrão consistente de alteração comportamental relacionado a mudanças na dieta. Mendes (1989) realizou pesquisa em um local caracterizado por apresentar duas estações (chuva e seca) em Caratinga, Minas Gerais, e não verificou diferença significativa no tempo dedicado ao descanso pelos animais ao longo do ano, apesar de o grupo ter consumido uma quantidade maior de frutos na estação chuvosa. Chiarello (1993), por outro lado, registrou uma frequência maior de descanso no verão, na Reserva Santa Genebra em Campinas, a qual foi associada à dieta dos animais, mais rica em folhas nesta estação. Em região de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Marques (1996) verificou diferenças entre a porcentagem de descanso no inverno e no

verão, mas não creditou essas variações às modificações sazonais nos itens da dieta. Segundo Marques (1996), oscilações nos comportamentos sociais do grupo, que ocorreram com maior frequência durante o verão, podem ter interferido nos percentuais de tempo de descanso.

Estratégias de conservação de energia, em *Alouatta*, não envolvem respostas comportamentais relacionadas apenas à dieta, mas também ao clima (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Estrada et al. 1999; Bicca-Marques & Azevedo 2004; Prates & Bicca-Marques 2008). Bicca-Marques & Calegari-Marques (1998) verificaram comportamentos termorregulatórios em um grupo de *A. caraya* de vida livre, e Muhle & Bicca-Marques (2007) observaram comportamentos semelhantes em um grupo de bugios-ruivos em cativeiro. Ambos os trabalhos, realizados no Rio Grande do Sul, registraram a adoção de estratégias semelhantes quando os animais foram expostos a temperaturas ambientais muito altas ou muito baixas.

O presente trabalho visou ao estudo da ecologia e do comportamento de um grupo de bugios-ruivos, *Alouatta guariba clamitans*, em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista (mata de araucária) no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Foram investigadas as estratégias usadas pelo grupo frente a alterações ambientais decorrentes de uma marcada sazonalidade climática, que afeta os padrões de brotação, floração e frutificação e a disponibilidade de itens alimentares como a semente de *Araucaria angustifolia* (Paise & Vieira 2005). Especificamente, com base nos dados da literatura descritos anteriormente, as seguintes hipóteses são testadas:

1. A porcentagem de tempo dedicado ao descanso está diretamente relacionada ao consumo de folhas;
2. A porcentagem de tempo dedicado à locomoção aumenta com o aumento no consumo de frutos;

3. O número de espécies vegetais consumidas diariamente está diretamente relacionado com a porcentagem de tempo dedicado à alimentação;
4. O número de espécies vegetais consumidas diariamente está diretamente relacionado com a porcentagem de tempo dedicado à locomoção;
5. O percurso diário do grupo está diretamente associado ao consumo de frutos;
6. O percurso diário do grupo está inversamente relacionado ao consumo de folhas;
7. A porcentagem de tempo de locomoção está diretamente relacionada ao comprimento do percurso diário;
8. O uso de posturas corporais que auxiliam a conservação de calor aumenta à medida que a temperatura ambiente diminui, enquanto o uso de posturas corporais que facilitam a dissipação de calor aumenta à medida que a temperatura aumenta;
9. Locais à sombra são selecionados para o descanso durante períodos de calor, enquanto áreas ensolaradas são preferidas sob condições de baixa temperatura;
10. A distância interindividual durante o descanso está diretamente relacionada à temperatura ambiente.

MATERIAIS E MÉTODOS

A pesquisa foi realizada em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista de 2,2 ha no município de Ipê, região serrana do nordeste do Estado do Rio Grande do Sul (28°43'14,94"S, 51°18'44,52"O, 815 m.a.n.m.). A área de estudo está inserida em uma fazenda de propriedade particular com área total de aproximadamente 100 ha, cuja matriz é composta essencialmente por campos utilizados para pecuária. Fragmentos florestais de tamanhos variados (~ 0,5 a 10 ha) estão distribuídos heterogeneamente na área.

O fragmento escolhido para a pesquisa é habitado por um grupo composto por seis bugios-ruivos: três adultos (um macho e duas fêmeas), dois jovens (um macho e uma fêmea) e um infante (macho). Os bugios não estavam acostumados à presença humana na área, fazendo-se necessário um processo de habituação ao observador (Williamson & Feistner 2003) durante dois meses (agosto e setembro de 2007), a fim de minimizar a influência deste sobre o comportamento dos animais. O grupo foi acompanhado durante cinco dias mensais, do nascer ao por-do-sol, por 12 meses (novembro de 2007 a outubro de 2008), totalizando 636 horas de observação. Na análise comportamental foram utilizados apenas registros coletados em dias com no mínimo 8 horas de observação.

Os registros comportamentais foram obtidos pelo método de amostragem de varredura instantânea em unidades amostrais com cinco minutos de duração e intervalos de 10 minutos (Altmann 1974; Martin & Bateson 1993). As categorias comportamentais registradas foram:

- Descanso: comportamento no qual o animal estava inativo;

- Alimentação: comportamento caracterizado quando o animal estava com algum item alimentar na boca ou quando estava selecionando partes para serem ingeridas;
- Locomoção: comportamento de deslocamento, curto ou longo, em uma mesma árvore ou entre árvores próximas;
- Comportamento social: comportamento que envolveu a interação entre dois ou mais indivíduos do grupo;
- Beber água: comportamento de ingerir água localizada em espaços ocultos nos troncos de árvores, em plantas epífitas ou em um córrego que atravessava o fragmento;
- Excreção: comportamento de defecar e/ou urinar.

Nos dados referentes à alimentação, em cada registro foram anotados a espécie vegetal, o item consumido (folha, fruto, semente ou flor) e, sempre que possível, seu estado de desenvolvimento (folhas novas ou maduras, frutos imaturos ou maduros, botões florais ou flores abertas).

Quando os bugios estavam descansando, foram realizadas observações referentes aos comportamentos posturais. As seguintes informações foram registradas: postura corporal, local de descanso (ao sol ou à sombra), principal região do corpo exposta à luz solar (dorso, ventre, ou ambas) e distância do indivíduo mais próximo (em contato, $0 < x \leq 1$ m ou $x > 1$ m). As posturas de descanso foram as mesmas descritas por Paterson (1981, 1986) e utilizadas por Bicca-Marques & Calegari-Marques (1998), Azevedo & Bicca-Marques (2003), Muhle & Bicca-Marques (2007) e Prates & Bicca-Marques (2008): bola, sentado, deitado, relaxado e esparramado (Fig. 1). A temperatura ambiente à sombra também foi registrada em cada sessão amostral, com um termômetro digital postado a cerca de 1,5 m do solo, a fim de verificar se os animais adotaram estratégias de termorregulação comportamental. A temperatura média anual foi de 18,8°

C (temperatura mínima absoluta=3,9° C em junho/2008; máxima absoluta=31,9° C em dezembro/2007) (Apêndice 1).

A proporção do tempo dedicado pelo grupo às diferentes atividades foi estimada pelo método das frequências, no qual o cálculo é feito dividindo-se o número de registros de cada atividade pelo número total de registros de todas as atividades em um determinado período de observação (dia, mês ou ano) (Martin & Bateson 1993; Fortes & Bicca-Marques 2005). Esse método foi escolhido porque, em geral, o comportamento da maioria dos indivíduos do grupo era registrado em cada unidade amostral ($\bar{X} \pm d.p.=5,0 \pm 0,3$ indivíduos, N=2544 sessões amostrais), diminuindo a probabilidade de ocorrência de viés decorrente de diferenças na detectabilidade de certos indivíduos e/ou comportamentos (Fortes & Bicca-Marques 2005).

A área foi mapeada com bússola, em transecções de sul a norte, paralelas e separadas por 20 m. Os pontos foram unidos por transecções de leste a oeste, também marcados por estacas numeradas, formando quadrantes de 20 x 20 m. Cada quadrante recebeu um código para facilitar o registro do local onde se encontravam os animais em cada unidade amostral e, assim, estimar o percurso diário do grupo (Fig. 2).

Todas as árvores com circunferência na altura do peito (CAP) igual ou superior a 30,5 cm (DAP=10 cm) foram marcadas e identificadas, resultando em 1225 indivíduos pertencentes a 60 espécies nativas. A família botânica mais representativa foi Myrtaceae (17 espécies), enquanto a espécie mais comum foi *Sebastiania commersoniana* (182 indivíduos) (Tabela 1). Não foi realizado acompanhamento fenológico das árvores.

Para verificar se houve diferença entre as médias mensais dos comportamentos de descanso, alimentação e locomoção no grupo foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis. O mesmo teste avaliou se houve diferença na contribuição mensal de folhas e frutos para a dieta dos bugios. A relação entre o consumo de folhas e frutos e os

comportamentos de descanso e locomoção foi analisada através do teste de correlação de Spearman. O mesmo teste foi utilizado para verificar a relação entre o consumo desses itens e a distância percorrida pelo grupo diariamente. O teste de correlação de Spearman foi utilizado também para analisar se houve relação entre o número de espécies vegetais consumidas diariamente e as porcentagens de locomoção e alimentação, bem como para verificar se a porcentagem de locomoção e o percurso diário do grupo estiveram diretamente relacionados.

A influência da temperatura ambiente no uso das posturas corporais de descanso, na seleção de micro-habitats e na distância interindividual foi analisada pela técnica de regressão linear. Para avaliar a influência da temperatura ambiente no uso das posturas corporais foi calculada uma postura média com base na frequência de utilização de cada postura a intervalos de 2°C (6°-7,9°C, 8°-9,9°C, ...). Para tal, foi atribuído um peso de 1 a 5 para as posturas corporais de acordo com o grau crescente da razão área exposta/volume corporal (bola=1, sentado=2, deitado=3, relaxado=4 e esparramado=5).

Apesar de todas as hipóteses serem direcionais, utilizaram-se aqui testes bilaterais, porque resultados significativos opostos também podem apresentar significado ecológico. Para as análises estatísticas foi utilizado o software BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007).

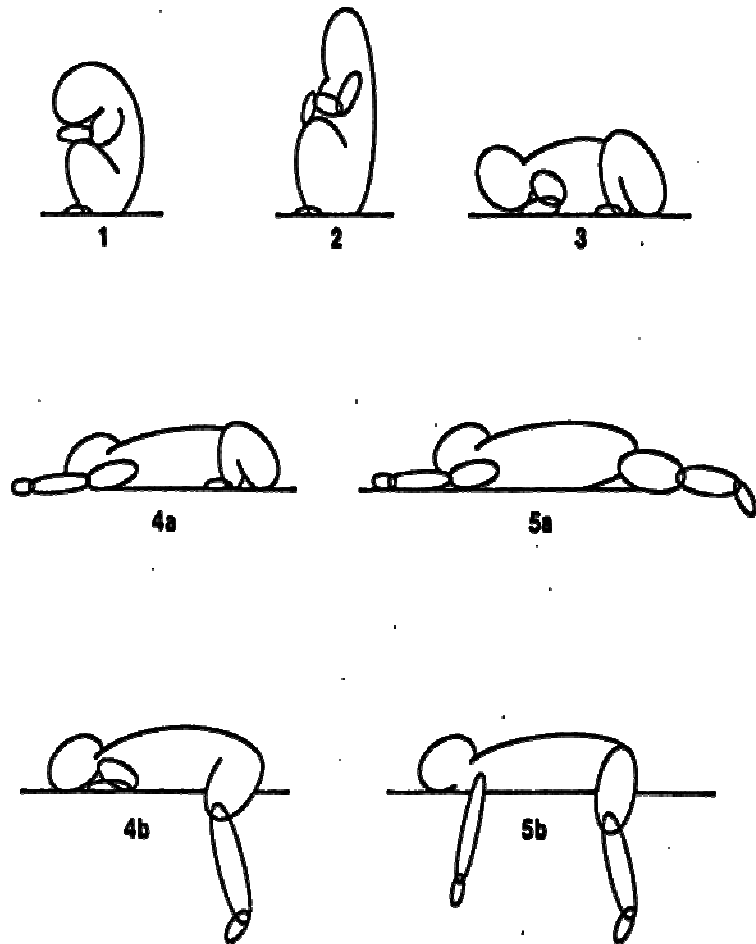


Figura 1. Posturas de descanso propostas por Paterson (1981) para *Alouatta palliata* e utilizadas neste estudo: (1) bola; (2) sentado, (3) deitado, (4) relaxado e (5) esparramado.

J3	J2	J1							
I4	I3	I2	I1						
		H3	H2	H1					
		G4	G3	G2	G1				
		F4	F3	F2	F1	F0			
		E5	E4	E3	E2	E1			
		D5	D4	D3	D2	D1			
		C6	C5	C4	C3	C2	C1		
		B6	B5	B4	B3	B2	B1		
		A6	A5	A4	A3	A2	A1		



Figura 2. Divisão do fragmento de Floresta Ombrófila Mista de Ipê, RS, em quadrantes de 20 x 20 m.

Tabela 1. Espécies arbóreas com CAP \geq 30,5 cm encontradas no fragmento de Floresta Ombrófila Mista de Ipê, RS.

Espécie	Família	n
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Euphorbiaceae	182
<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae	93
<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae	91
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	69
<i>Cupania vernalis</i>	Sapindaceae	63
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	49
<i>Myrciaria delicatula</i>	Myrtaceae	38
<i>Matayba elaeagnoides</i>	Sapindaceae	37
<i>Casearia decandra</i>	Flacourtiaceae	31
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Myrtaceae	26
<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrtaceae	26
<i>Lithraea brasiliensis</i>	Anacardiaceae	25
<i>Vitex megapotamica</i>	Verbenaceae	23
<i>Myrcia rostrata</i>	Myrtaceae	22
<i>Styrax leprosum</i>	Styracaceae	22
<i>Campomanesia guazumifolia</i>	Myrtaceae	21
<i>Erythroxylum deciduum</i>	Erythroxylaceae	19
<i>Gleditschia amorphoides</i>	Cesalpiniaceae	17
<i>Machaerium stipitatum</i>	Fabaceae	17
<i>Myrsine coriacea</i>	Myrsinaceae	16
<i>Rollinia</i> sp.	Annonaceae	16
<i>Ilex theezans</i>	Aquifoliaceae	15
<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae	15
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	14
<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	14
<i>Scutia buxifolia</i>	Rhamnaceae	14
<i>Myrcia</i> sp.	Myrtaceae	14
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	Asteraceae	13

Continuação da Tabela 1.

Espécie	Família	n
<i>Myrcianthes gigantea</i>	Myrtaceae	13
<i>Nectandra megapotamica</i>	Lauraceae	13
<i>Myrceugenia euosma</i>	Myrtaceae	12
<i>Quillaja brasiliensis</i>	Rosaceae	12
<i>Citronella paniculata</i>	Icacinaceae	11
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Myrtaceae	9
<i>Eugenia pyriformis</i>	Myrtaceae	9
<i>Rollinia rugulosa</i>	Annonaceae	9
<i>Erythroxylum vacciniifolium</i>	Erythroxylaceae	8
<i>Lamanonia ternata</i>	Cunoniaceae	8
<i>Myrcia bombycina</i>	Myrtaceae	8
<i>Myrciaria tenella</i>	Myrtaceae	8
<i>Solanum pseudoquina</i>	Solanaceae	8
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Arecaceae	8
<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	7
<i>Prunus sellowii</i>	Rosaceae	7
<i>Sapium glandulatum</i>	Euphorbiaceae	7
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	6
<i>Escallonia bifida</i>	Grossulariaceae	6
<i>Ilex dumosa</i>	Aquifoliaceae	6
<i>Ilex</i> sp.	Aquifoliaceae	6
<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae	6
<i>Psidium</i> sp.	Myrtaceae	6
<i>Cinnamomum amoenum</i>	Lauraceae	5
<i>Symplocos uniflora</i>	Symplocaceae	5
<i>Erythroxylum</i> sp.	Erythroxylaceae	4
<i>Oreopanax fulvum</i>	Araliaceae	4
<i>Didymopanax</i> sp	Araliaceae	3
<i>Myrcianthes</i> sp.	Myrtaceae	3
Myrtaceae sp. 1	Myrtaceae	3
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	2
<i>Drimys brasiliensis</i>	Winteraceae	1

RESULTADOS

Ao longo dos 60 dias do estudo foram obtidos 12684 registros comportamentais. O comportamento mais frequente foi o descanso (média mensal= $60\% \pm 5\%$; $n=7576$ registros), seguido pela alimentação ($20\% \pm 6\%$; $n=2536$), locomoção ($17\% \pm 4\%$; $n=2176$), comportamento social ($2\% \pm 1\%$; $n=236$) e outros ($1\% \pm 1\%$; $n=160$). Foram encontradas diferenças significativas na porcentagem de registros de descanso ($H_{11}=35,1586$, $p=0,0002$) e locomoção ($H_{11}=34,3526$, $p=0,0003$) entre os meses da pesquisa, ao passo que a porcentagem de registros dedicada à alimentação não apresentou diferença ($H_{11}=10,0785$, $p=0,5233$) (Fig. 3).

Em 95% dos registros de alimentação foi possível determinar o item utilizado pelos animais. Folhas foram os itens mais consumidos (78%, sendo 36% folhas novas, 18% folhas maduras, e 24% folhas de maturação indeterminada). Frutos foram consumidos em 15% dos registros de alimentação (11% frutos maduros, 2% frutos verdes e 2% frutos de maturação indeterminada), sementes de *Araucaria angustifolia* em 4%, flores em 2%, e outros itens (como epífitas e estróbilos de *Araucaria angustifolia*) corresponderam a 1% da dieta. Folhas constituíram praticamente a única fonte de alimento em junho e julho (99% e 98% dos registros, respectivamente) e foram os itens predominantes na alimentação por 11 meses (Fig. 4). O grupo alimentou-se de frutos em seis meses, e este item foi responsável pela maior parte de sua dieta apenas no mês de janeiro (62% dos registros). A contribuição de folhas ($H_{11}=47,9418$, $p<0,0001$) e frutos ($H_{11}=47,3856$, $p<0,0001$) na alimentação dos animais variou ao longo do ano. Entre os demais itens alimentares consumidos pelo grupo, destaca-se a semente de *Araucaria angustifolia*, a qual foi ingerida em março, abril e maio (3%, 14% e 36% dos registros de alimentação, respectivamente).

O consumo de folhas apresentou uma relação direta com o tempo que os animais dedicaram ao descanso ($r_s=0,6045$, $n=60$, $p<0,0001$), permitindo aceitar, assim, a hipótese 1. A porcentagem de registros de descanso no padrão de atividades também apresentou uma relação oposta com o consumo de frutos ($r_s=-0,5279$, $n=60$, $p<0,0001$). A porcentagem de registros de locomoção, por sua vez, não mostrou associação significativa com o consumo de frutos ($r_s=0,2148$, $n=60$, $p=0,0993$), rejeitando-se a hipótese 2. Contudo, ela esteve inversamente relacionada com o consumo de folhas ($r_s=-0,3724$, $n=60$, $p=0,0034$).

Os bugios utilizaram 42 espécies vegetais em sua dieta, com uma média diária de 9 ± 2 espécies (mínimo=5, máximo=16; $N=60$ dias). Em 2420 registros de alimentação (95%) foi possível definir a espécie consumida pelos animais. Cinco espécies representaram 56% da dieta do grupo: *Zanthoxylum rhoifolium* (19%, $n=465$ registros), *Araucaria angustifolia* (14%, $n=329$), *Dasyphyllum spinescens* (11%, $n=273$), *Matayba elaeagnoides* (6%, $n=142$) e *Gleditschia amorphoides* (6%, $n=141$). Os animais ingeriram folhas de 41 espécies, frutos de 13 espécies e flores de 9 espécies (Tabela 2). Apenas três espécies foram consumidas em todos os meses do ano: *Zanthoxylum rhoifolium*, *Araucaria angustifolia* e *Sebastiania commersoniana* (Tabela 3). Não houve diferença significativa no número de espécies consumidas diariamente durante o estudo ($H_{11}=15,4189$, $p=0,1641$), e essa variável não apresentou associação com a porcentagem de registros de alimentação ($r_s=0,2386$, $n=60$, $p=0,0663$) e de locomoção ($r_s=0,1095$, $n=60$, $p=0,4048$), permitindo rejeitar as hipóteses 3 e 4.

O percurso diário do grupo de bugios variou entre 265 e 1034 m ($\bar{X} \pm \text{d.p.}=520 \pm 127$ m, $N=60$ dias; Tabela 4) e apresentou relação direta com o aumento na ingestão de frutos ($r_s=0,4253$, $n=60$, $p=0,0007$) e inversa com o consumo de folhas ($r_s=-0,3324$, $n=60$, $p=0,0094$), permitindo aceitar as hipóteses 5 e 6 (Fig. 5). A porcentagem de

registros de locomoção também se relacionou diretamente com o percurso diário ($r_s=0,4415$, $n=60$, $p=0,0004$), confirmando a hipótese 7.

Em apenas 40 de 7576 registros de descanso não foi possível determinar a postura corporal adotada. Os bugios utilizaram com mais frequência a postura sentado (49%, $n=3675$ registros), seguida pelas posturas deitado (39%, $n=2973$) e bola (10%, $n=734$). As posturas relaxado (2%, $n=122$) e esparramado (<1%, $n=32$) foram as menos utilizadas (2%, $n=154$). A análise de regressão mostra que a temperatura ambiente explica uma grande proporção da variabilidade da postura corporal média ($r^2=0,8383$, $n=14$, $F\text{-ratio}=68,3823$, $p<0,0001$; Fig. 6), corroborando a hipótese 8 (Fig. 7).

Em relação à seleção de micro-habitats para descanso, foram avaliados 6138 registros coletados quando não havia nuvens obstruindo a luz solar e os animais podiam escolher entre um local ao sol ou à sombra. Os bugios descansaram ao sol em 87% das ocasiões ($n=5321$ registros) e à sombra em 13% ($n=817$) (Fig. 8). Essa seleção de micro-habitats não apresentou relação com a temperatura ambiente ($r^2=0,0327$, $n=14$, $F\text{-ratio}=1,4399$, $p=0,2524$), rejeitando-se assim a hipótese 9. Por outro lado, a variação na distância do vizinho mais próximo também foi explicada pela variação da temperatura ambiente, conforme previsto pela hipótese 10 (contato: $r^2=0,9535$, $n=14$, $F\text{-ratio}=267,7601$, $p<0,0001$; $0<x\leq 1$ m: $r^2=0,2720$, $n=14$, $F\text{-ratio}=5,8570$, $p=0,0308$; $x>1$ m: $r^2=0,9605$, $n=14$, $F\text{-ratio}=316,7936$, $p<0,0001$; Fig. 9).

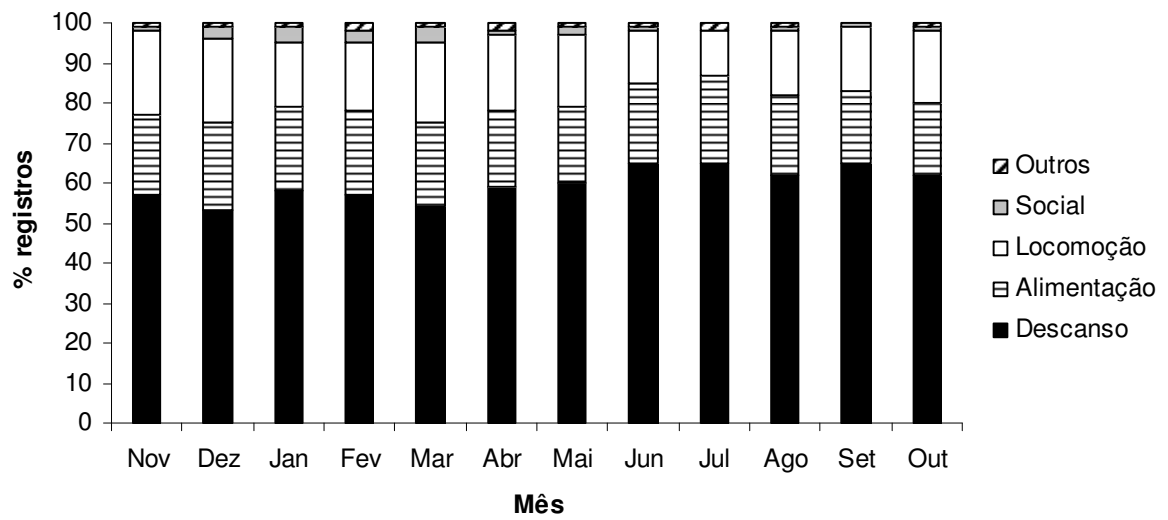


Figura 3. Padrão mensal de atividades do grupo de bugios-ruivos no fragmento de mata de araucária de Ipê, RS (n=12684 registros).

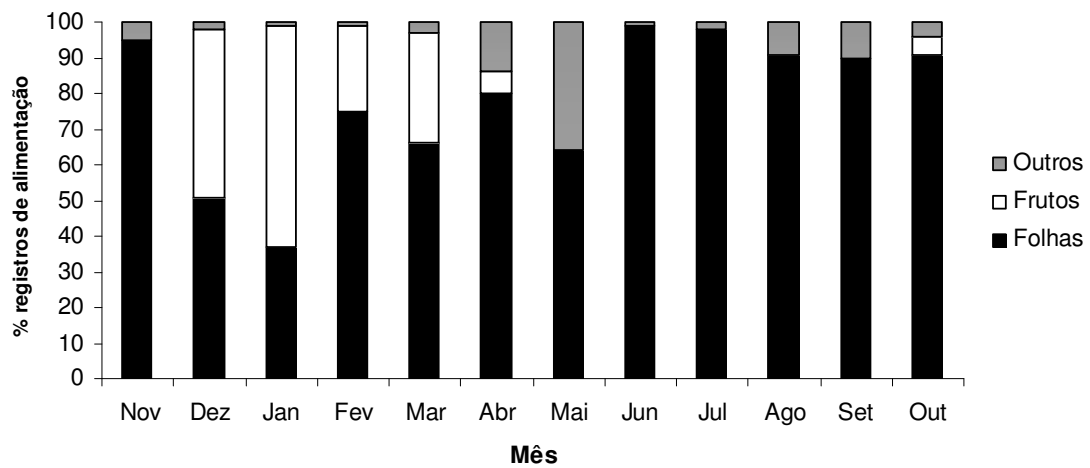


Figura 4. Consumo mensal de folhas, frutos e outros itens (flores, sementes, estróbilos e epífitas) pelos bugios-ruivos no fragmento de mata de araucária de Ipê, RS (n=2420 registros de alimentação).

Tabela 2. Contribuição (em %) de folhas, frutos e outros itens de cada espécie à dieta do grupo de bugios-ruivos de Ipê, RS.

Espécie	Folhas	Frutos	Outros
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	100	-	-
<i>Araucaria angustifolia</i>	65	-	35
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	100	-	-
<i>Matayba elaeagnoides</i>	100	-	-
<i>Gleditschia amorphoides</i>	95	-	5
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	7	93	-
<i>Casearia decandra</i>	13	87	-
<i>Vitex megapotamica</i>	38	55	7
<i>Eugenia</i> sp.	88	12	-
<i>Sebastiania commersoniana</i>	93	-	7
<i>Quillaja brasiliensis</i>	85	-	15
<i>Psidium</i> sp.	96	-	4
<i>Erythroxylum deciduum</i>	96	4	-
<i>Myrcia rostrata</i>	12	88	-
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	94	6	-
Myrtaceae sp. 1	100	-	-
<i>Cupania vernalis</i>	100	-	-
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	100	-	-
<i>Styrax leprosum</i>	100	-	-
<i>Lithraea brasiliensis</i>	100	-	-
<i>Rollinia rugulosa</i>	36	59	5
<i>Nectandra</i> sp.	81	19	-
<i>Machaerium stipitatum</i>	100	-	-
<i>Myrciaria delicatula</i>	60	40	-
<i>Alchornea triplinervia</i>	100	-	-
<i>Myrceugenia euosma</i>	60	40	-
<i>Myrcia</i> sp.	100	-	-
<i>Ilex theezans</i>	70	-	30

Continuação da Tabela 2.

Espécie	Folhas	Frutos	Outros
<i>Ocotea</i> sp.	100	-	-
<i>Symplocos uniflora</i>	75	-	25
<i>Ilex dumosa</i>	100	-	-
<i>Myrsine coriacea</i>	100	-	-
<i>Ilex</i> sp.	100	-	-
<i>Myrcianthes gigantea</i>	33	67	-
<i>Myrcia bombicina</i>	100	-	-
<i>Nectandra megapotamica</i>	50	50	-
<i>Solanum pseudoquina</i>	100	-	-
<i>Didymopanax</i> sp.	-	-	100
<i>Erythroxylum vaccinifolium</i>	100	-	-
<i>Allophylus edulis</i>	100	-	-
<i>Cinnamomum amoenum</i>	100	-	-
<i>Scutia buxifolia</i>	100	-	-

Tabela 3. Contribuição de cada espécie (em % dos registros mensais de alimentação) para a dieta do grupo de bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS.

Espécie	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nº de registros
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	21	12	9	20	24	26	16	26	29	11	18	18	465
<i>Araucaria angustifolia</i>	5	9	10	6	4	21	41	9	13	16	16	15	329
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	2	-	-	1	-	11	11	26	20	31	17	17	273
<i>Matayba elaeagnoides</i>	2	4	-	2	8	3	7	7	7	8	12	10	142
<i>Gleditschia amorphoides</i>	1	-	1	4	4	4	10	13	6	12	6	9	141
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	-	53	8	-	-	-	1	1	-	<1	-	-	132
<i>Casearia decandra</i>	1	-	54	-	<1	-	-	-	-	<1	5	1	128
<i>Vitex megapotamica</i>	19	1	1	22	16	-	-	1	-	1	-	<1	121
<i>Eugenia</i> sp.	11	-	-	4	3	7	5	3	-	2	3	6	89
<i>Sebastiania commersoniana</i>	11	3	1	8	5	3	3	<1	2	<1	3	3	86
<i>Quillaja brasiliensis</i>	<1	-	-	2	-	1	-	5	10	11	4	2	71

continua

Continuação da Tabela 3.

Espécie	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nº de registros
<i>Psidium</i> sp.	1	-	-	1	-	2	1	3	2	3	5	7	52
<i>Erythroxylum deciduum</i>	1	-	1	4	7	9	-	-	<1	2	1	-	48
<i>Myrcia rostrata</i>	-	-	-	-	24	1	-	-	<1	-	-	-	48
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	<1	4	2	3	-	2	-	<1	-	1	-	-	25
Myrtaceae sp. 1	2	-	1	-	-	1	-	3	5	-	-	-	24
<i>Cupania vernalis</i>	2	1	2	3	3	-	-	1	-	-	-	-	22
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	1	1	2	-	-	-	1	-	-	<1	4	1	20
<i>Styrax leprosum</i>	1	-	-	2	-	2	-	1	-	<1	1	3	20
<i>Lithraea brasiliensis</i>	2	-	-	3	2	-	-	-	1	-	-	1	19
<i>Rollinia rugulosa</i>	2	-	-	-	-	6	1	-	-	-	<1	-	19
<i>Nectandra</i> sp.	1	-	-	8	-	-	1	-	-	-	-	-	17
<i>Machaerium stipitatum</i>	-	2	1	1	-	-	-	-	<1	<1	2	-	15
<i>Myrciaria delicatula</i>	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	14

continua

Continuação da Tabela 3.

Espécie	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nº de registros
<i>Alchornea triplinervia</i>	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
<i>Myrceugenia euosma</i>	1	<1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12
<i>Myrcia</i> sp.	2	2	-	1	-	-	-	-	-	-	<1	-	12
<i>Ilex theezans</i>	1	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2	10
<i>Ocotea</i> sp.	1	-	-	2	-	-	-	-	<1	-	1	-	8
<i>Symplocos uniflora</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	<1	<1	8
<i>Ilex dumosa</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	1	<1	-	-	6
<i>Myrsine coriacea</i>	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>Ilex</i> sp.	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-	5
<i>Myrcianthes gigantea</i>	<1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Myrcia bombicina</i>	-	-	1	-	-	-	<1	-	-	-	-	-	3
<i>Nectandra megapotamica</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	<1	-	-	3
<i>Solanum pseudoquina</i>	-	-	-	-	-	-	-	<1	1	-	-	-	3

continua

Continuação da Tabela 3.

Espécie	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nº de registros
<i>Didymopanax</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Erythroxylum vacciniifolium</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	2
<i>Allophylus edulis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<1	1
<i>Cinnamomum amoenum</i>	<1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Scutia buxifolia</i>	-	<1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Nº de registros mensais de alimentação	226	211	207	176	190	196	188	195	205	200	203	223	2420

Tabela 4. Percurso diário mínimo, máximo e médio \pm desvio padrão (m) do grupo de bugios-ruiivos do fragmento de mata de araucária Ipê, RS, em cada mês.

Mês	Mínimo	Máximo	$\bar{X} \pm d.p.$
Novembro/2007	435	706	569 \pm 118
Dezembro/2007	395	948	595 \pm 217
Janeiro/2008	503	808	627 \pm 123
Fevereiro/2008	302	1034	581 \pm 291
Março/2008	398	768	592 \pm 173
Abril/2008	402	723	561 \pm 115
Maio/2008	305	535	450 \pm 103
Junho/2008	328	466	385 \pm 53
Julho/2008	265	430	334 \pm 60
Agosto/2008	438	570	517 \pm 59
Setembro/2008	333	630	490 \pm 117
Outubro/2008	433	691	537 \pm 96
ANO	265	1034	520 \pm 127

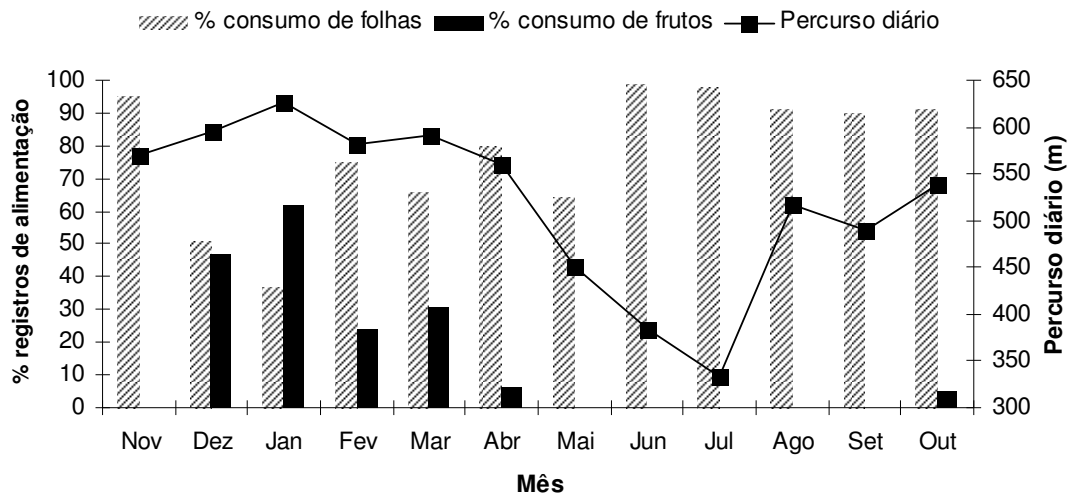


Figura 5. Relação entre o consumo de folhas e frutos e o percurso diário dos bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS, ao longo do ano.

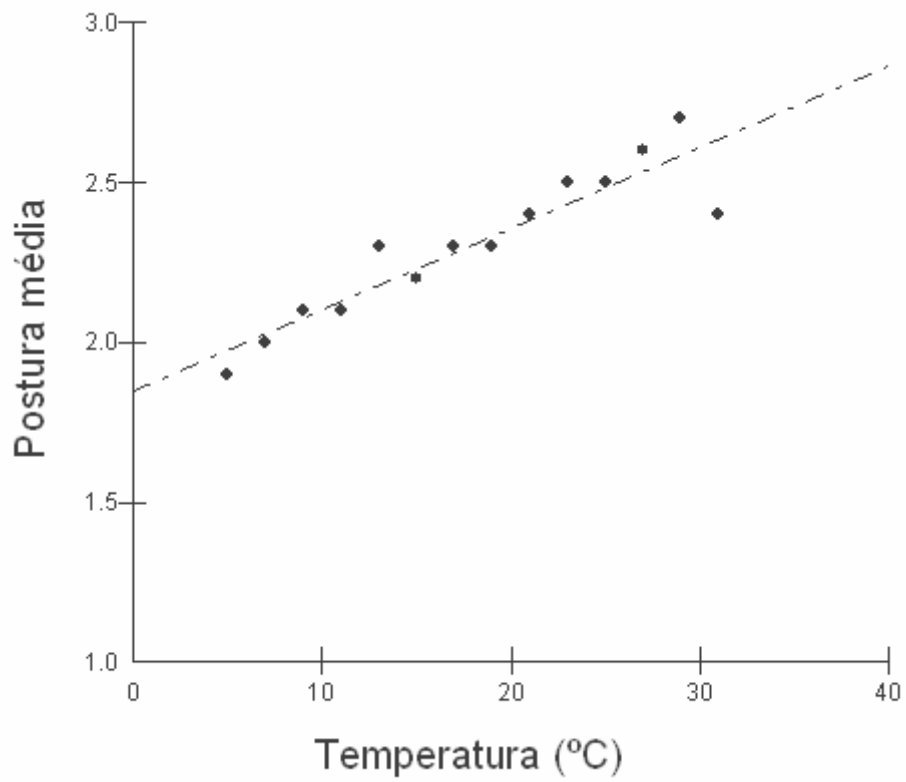


Figura 6. Postura média de descanso dos bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS, em relação à temperatura ambiente à sombra.

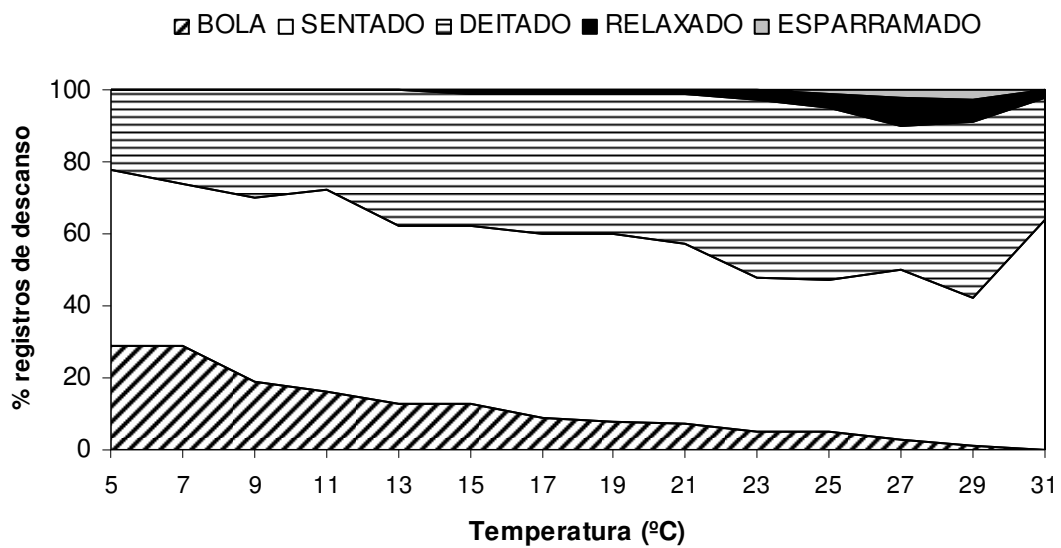


Figura 7. Porcentagem de uso das posturas de descanso pelos bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS, em relação à temperatura ambiente à sombra.

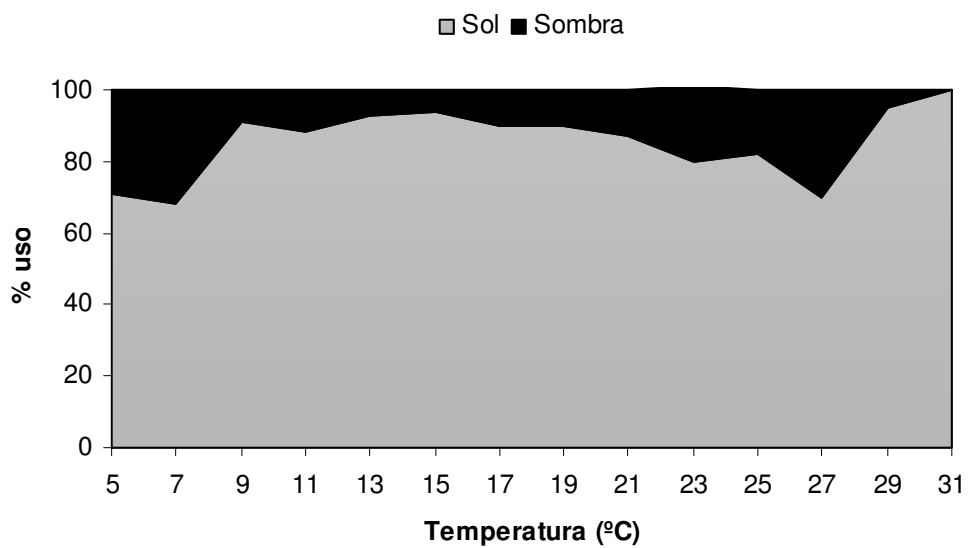


Figura 8. Porcentagem de uso de locais de descanso ao sol e à sombra pelos bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS, em relação à temperatura ambiente à sombra.

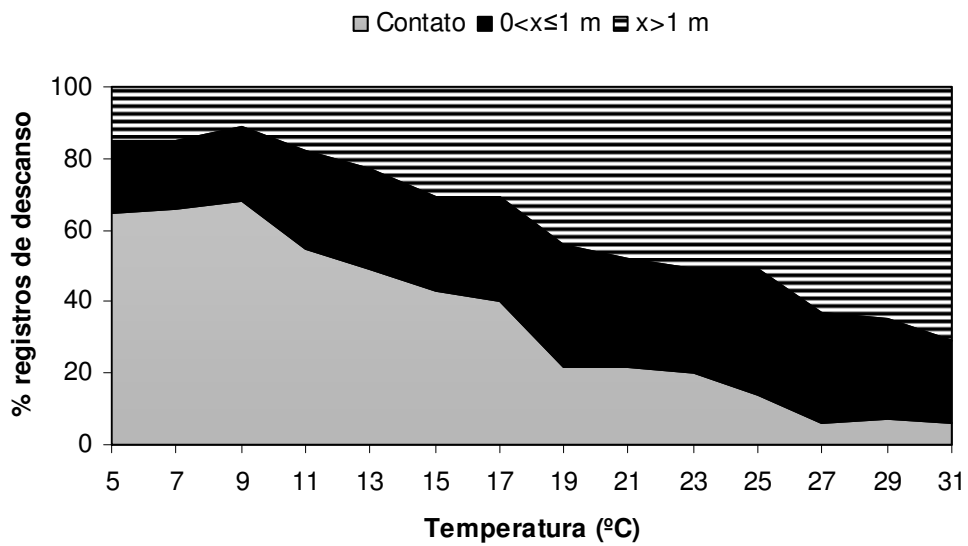


Figura 9. Distância do indivíduo mais próximo mantida pelos bugios-ruivos do fragmento de Ipê, RS, durante o descanso em relação à temperatura ambiente à sombra.

DISCUSSÃO

O padrão anual de atividades do grupo de *Alouatta guariba clamitans* estudado é semelhante ao que é atribuído às espécies do gênero *Alouatta*, no qual o descanso é o comportamento mais frequente (Bicca-Marques 2003). A variação no consumo de folhas e frutos foi um bom preditor das oscilações na porcentagem deste comportamento, pois os animais aumentaram o tempo em descanso nos meses em que o consumo de folhas foi mais alto, e o reduziram quando o consumo de frutos foi maior. Desse modo, os dados do presente estudo dão suporte à hipótese de Milton (1998). Há indícios de que os processos de digestão de folhas, mais lentos em comparação à digestão de frutos, tenham influência no comportamento de descanso do grupo (Milton 1984, 1998). Além disso, o fato de as folhas conterem menor quantidade de energia em relação aos frutos e às sementes pode predispor os animais a descansar por um período maior para diminuir a perda calórica advinda da locomoção (Strier 1992). Alguns estudos de campo com *Alouatta* spp. (e.g. Gaulin & Gaulin 1982; Chiarello 1993; Muñoz et al. 2002; Behie & Pavelka 2005) apresentaram uma relação semelhante entre o consumo de folhas e o tempo que os animais dedicam ao descanso, sugerindo uma estratégia de minimização do gasto energético em épocas de alta folivoria. Outro fator que pode ter relação com o aumento do tempo de descanso dos bugios e a consequente redução no tempo de locomoção é a distribuição espacial das folhas, mais homogênea se comparada à dos frutos, bem como sua abundância e maior tempo de disponibilidade no ambiente (Milton 1981a; Chapman 1988).

O aumento da oferta de frutos durante o verão, evidenciado pelo seu maior consumo pelos bugios e pelo padrão fenológico das espécies da mata de araucária descrito pela literatura (Paise & Vieira 2005), parece promover uma mudança na

estratégia alimentar dos animais (Zunino 1986), que passam a priorizar itens mais energéticos e de digestão mais eficaz quando estes estão disponíveis (Milton 1998). Essa mudança pode ser considerada também uma forma de balancear a dieta (Aguilar et al. 2003), já que folhas são fontes de proteínas e frutos fornecem carboidratos não-estruturais (Milton 1998). Apesar de geralmente consumirem uma quantidade menor de frutos do que outras espécies da família Atelidae, os bugios podem incorporá-los de maneira considerável à sua dieta (Strier 1992; Di Fiore & Campbell 2007; Ludwig et al. 2008). Bravo & Sallenave (2003), por exemplo, verificaram que dois grupos de *Alouatta caraya* na Argentina utilizaram frutos com muita frequência durante todo o ano e, quando em maior disponibilidade, estes itens compuseram 71% da dieta mensal de um dos grupos estudados. Ludwig et al. (2008) verificaram um consumo ainda mais alto de frutos no verão (superior a 80% do total da dieta) em um grupo de *A. caraya* na região do rio Paraná, no Brasil. A diferença encontrada na contribuição de folhas e frutos à alimentação dos bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê ao longo do ano deve-se, provavelmente, à disponibilidade dos mesmos no fragmento, conforme observado por Silver et al. (1998) em *A. pigra*. Esses autores consideraram que os bugios são “frugívoros quando possível e folívoros quando necessário”.

Outra evidência da relação entre a dieta e o comportamento foi obtida verificando-se o percurso diário dos animais. Distâncias mais longas foram observadas em épocas nas quais houve menor consumo de folhas e aumento na ingestão de frutos. A distribuição espacial dos frutos, bem como a energia proporcionada por eles, pode explicar essa relação (Pavelka & Knopff 2004). Da mesma maneira, Estrada & Coates-Estrada (1984) verificaram um aumento significativo na distância que grupos de *A. palliata* percorreram em épocas de grande disponibilidade de frutos, e relacionaram esses fatores à busca intensa desse recurso pelos bugios.

O aumento na ingestão de frutos mostrou associação com um aspecto paradoxal no padrão de atividades do grupo. Por um lado, não foi verificada relação significativa entre o consumo de frutos e a porcentagem de tempo em locomoção, conforme seria esperado se os animais tivessem se deslocado mais para conseguir esses recursos. Por outro, o aumento da porcentagem de frutos na dieta esteve relacionado a um aumento do percurso diário. Esta aparente contradição pode se referir a um viés metodológico, já que não houve diferenciação entre deslocamentos longos e direcionais, e locomoção curta, em uma mesma árvore, utilizada pelo animal para procurar um melhor local para descansar, por exemplo. Considerando-se que os animais conheçam a localização e a fenologia dos recursos em sua pequena área de vida, é possível que eles tenham se deslocado de modo direcional e mais rápido quando forrageavam por frutos, conforme proposto por Estrada (1984) e Janson & Byrne (2007).

A contribuição de folhas (78% dos registros de alimentação) para a dieta dos bugios-ruivos do fragmento de Ipê é superior à encontrada na maioria dos trabalhos com a espécie, enquanto que a de frutos (15%) é inferior. Isso pode ser decorrente da disponibilidade de frutos apenas em certas épocas do ano. Um padrão semelhante ao do presente estudo foi verificado por Martins (2008), no Estado de São Paulo (80% de folhas e 8% de frutos). Em mata de araucária no Paraná, Miranda & Passos (2004) registraram uma contribuição de 57% de folhas e de 41% de frutos à alimentação dos animais, que consumiram 34 espécies vegetais. No mesmo tipo de formação florestal no Estado do Rio Grande do Sul, as folhas representaram 53% da dieta de um grupo e os frutos, 19% (Marques 1996). Esse mesmo grupo ingeriu sementes de *Araucaria angustifolia* (pinhão) em 10% dos registros de alimentação, e o consumo desses itens ocorreu nos meses de outono e inverno (Marques 1996). Os bugios-ruivos de Ipê utilizaram pinhões por três meses, e o consumo foi mais alto no mês de maio (36% dos

registros de alimentação), quando os animais não se alimentaram de frutos. Sementes de *A. angustifolia* são consideradas um recurso importante para a dieta de bugios-ruivos que habitam regiões de mata de araucária (Marques 1996; Jardim & Oliveira 2000) e também para outros animais (Job & Vieira 2008). Por ser uma fonte rica em amido e outros açúcares (Ramos & Souza 1991), Jardim & Oliveira (2000) sugerem que o consumo do pinhão nos meses que antecedem o inverno pode proporcionar uma importante reserva energética para que os animais superem esse período de temperaturas baixas e de escassez de alimentos de alta energia.

A média diária de nove espécies está dentro dos limites do gênero *Alouatta* (entre 3,5 e 10,8) (Bicca-Marques 2003) e é semelhante à encontrada por Marques (1996) em mata de araucária (8 espécies). O fato de o número de espécies consumidas diariamente não apresentar variação ao longo do ano indica que os compostos secundários presentes nas folhas talvez não tenham grande influência no comportamento alimentar dos bugios-ruivos. Poderia se esperar uma maior diversidade na dieta nos meses de maior consumo de folhas como estratégia para evitar o consumo excessivo desses compostos. No entanto, a maior parte dos itens consumidos durante o ano tem baixa representatividade na dieta, o que pode ter influenciado esse resultado. A ausência de relação entre o número de espécies consumidas e o tempo alocado em alimentação pode também estar relacionada ao fato de que os bugios-ruivos utilizaram várias espécies poucas vezes e, assim, não distribuíram igualmente seu tempo de alimentação entre as árvores que lhes serviram como fonte de alimento. Já a ausência de relação entre o número de espécies consumidas e o tempo em locomoção pode ser devido ao tamanho do fragmento, já que, em trabalhos realizados em locais maiores, essas associações têm sido verificadas (Juan et al. 2000; Muñoz et al. 2006).

Além de utilizarem estratégias de forrageio que visam à minimização do gasto energético, os bugios-ruivos também apresentaram respostas comportamentais às variações térmicas, de acordo com os dados dos demais estudos sobre termorregulação comportamental em *Alouatta* spp. no Rio Grande do Sul (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Bicca-Marques & Azevedo 2004; Muhle & Bicca-Marques 2007). Os animais aumentaram o uso de posturas corporais dissipadoras de calor (com maior razão área exposta/volume corporal) e a distância interindividual em períodos de descanso à medida que a temperatura ambiente aumentou. Em períodos de temperatura mais baixa, eles aumentaram o uso de posturas de conservação térmica (com menor razão área exposta/volume corporal) e agruparam-se mais (Fig. 10). Tal estratégia é importante para animais que consomem grandes quantidades de recursos pobres em energia, como folhas, especialmente nos períodos mais frios do ano, quando a demanda para a manutenção do balanço energético corporal é maior (Crawshaw 1980; Muhle & Bicca-Marques 2007).

Os bugios-ruivos, no entanto, preferiram descansar em locais expostos ao sol independentemente da temperatura ambiente. Essa falta de seleção de locais à sombra quando a temperatura estava mais elevada pode ter relação com outros fatores não considerados neste estudo, como a velocidade do vento. Em 13 meses (dezembro de 2007 – dezembro de 2008) foi registrada, por uma estação meteorológica localizada a 30 km do fragmento e a um nível de 100 m de altitude abaixo do mesmo, uma velocidade média do vento de 0,47 m/s. Sabe-se que uma das maneiras mais eficazes de dissipação do calor corporal é através de correntes de ar (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Randall et al. 2002), e essa pode ser a explicação para a permanência dos bugios-ruivos em locais ensolarados mesmo sob temperaturas ambiente acima de 25°C. Outros caracteres dos bugios-ruivos, como cor da pele e da pelagem,

características dos pelos e mesmo outros fatores ambientais, como umidade, podem também ter relação com a preferência dos bugios de descansar ao sol (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998).

De modo geral, os dados do presente trabalho indicam que os bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê apresentaram diferentes estratégias de forrageio de acordo com a disponibilidade de itens alimentares. Em épocas nas quais os animais utilizaram folhas como o principal componente de sua dieta, o tempo de descanso foi maior e os animais perfizeram menores distâncias diárias, o que sugere a adoção de uma estratégia de baixo custo – baixa recompensa. Quando os animais tinham frutos à sua disposição, eles percorreram distâncias diárias maiores e incorporaram esses itens à sua alimentação, o que pode ser considerada uma estratégia de alto custo – alta recompensa (Zunino 1986). Os bugios também utilizaram árvores de *Araucaria angustifolia*, características da formação florestal de mata de araucária, como fontes de folhas durante todo o ano, e de pinhões no outono. Esses itens podem fornecer um aporte energético que auxilia os bugios a enfrentar as baixas temperaturas do inverno da serra gaúcha. O uso de comportamentos de termorregulação provavelmente é parte, juntamente com o comportamento alimentar, de uma estratégia global de balanço energético, que permite aos bugios-ruivos viver em um ambiente com marcada sazonalidade.

Além disso, os resultados mostraram uma associação significativa entre a dieta dos bugios-ruivos e seu comportamento. A forte relação entre o consumo de folhas e os comportamentos de descanso e locomoção sugere que a ingestão desses itens teve grande impacto no comportamento do grupo, e fornece suporte à hipótese de folivoria comportamental (Milton 1998). Estudos futuros com enfoque em variáveis como a quantidade de energia adquirida na alimentação e a quantidade gasta em locomoção e

descanso poderão fornecer dados mais precisos para que se verifique se a associação entre os itens alimentares e o orçamento de atividades das espécies de *Alouatta* é consequência direta de suas estruturas anatômicas e fisiológicas relacionadas à digestão ou é também dependente de outros fatores intrínsecos aos animais ou a seus ambientes.



Figura 10. Bugios-ruivos do fragmento de mata de araucária de Ipê, RS, descansando agrupados em um dia de inverno em agosto de 2008, à temperatura ambiente de 9° C.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, L. M., Reis, N. R., Ludwig, G. & Rocha, V. J.** 2003. Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no norte do Estado do Paraná. *Neotropical Primates*, 11, 78-96.
- Alcock, J.** 2005. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 8th ed. Sunderland: Sinauer.
- Altmann, J.** 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Altmann, S. A.** 2006. Primate foraging adaptations: two research strategies. In: *Feeding Ecology in Apes and in Other Primates: Ecological, Physical and Behavioral Aspects*. (Ed. por G. Hohmann, M. M. Robbins & C. Boesch), pp. 243-262. Oxford: Cambridge University Press.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Vea, J. J. & Rodríguez-Luna, E.** 2007. Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78, 141-153.
- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D. L. & Santos, A. A. S.** 2007. *BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Bio-médicas*. Belém: Imprensa Oficial do Estado do Pará.
- Azevedo, R. B. & Bicca-Marques, J. C.** 2003. Termorregulação comportamental em macacos-aranha, *Ateles chamek* (Primates, Atelidae), em cativeiro. *Biociências*, 11, 159-166.
- Behie, A. M. & Pavelka, M. S. M.** 2005. The short term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatologica*, 76, 1-9.

- Bertolino, S., Mazzoglio, P. J., Vaiana, M. & Currado, I.** 2004. Activity budget and foraging behavior of introduced *Callosciurus finlaysonii* (Rodentia, Sciuridae) in Italy. *Journal of Mammalogy*, 85, 254-259.
- Bicca-Marques, J. C.** 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (Ed. por L. K. Marsh), pp. 283-303. New York: Kluwer Academic/Plenum.
- Bicca-Marques, J. C. & Azevedo, R. B.** 2004. The thermoregulation hypothesis does not explain the evolution of sexual dichromatism in the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*). *Folia Primatologica*, 75, 236.
- Bicca-Marques, J. C. & Calegario-Marques, C.** 1998. Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology*, 106, 533-546.
- Bicca-Marques, J. C., Silva, V. M. & Gomes, D. F.** 2006. Ordem Primates. In: *Mamíferos do Brasil* (Ed. por N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro & I. P. Lima), pp. 101-148. Londrina: Editora da UEL.
- Bravo, S. P. & Sallenave, A.** 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology*, 24, 825-846.
- Buzzard, P. J.** 2006. Ranging patterns in relation to seasonality and frugivory among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista* and *C. diana* in the Taï Forest. *International Journal of Primatology*, 27, 559-573.
- Chapman, C.** 1988. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour*, 105, 99-116.

- Charnov, E. L.** 1984. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.
- Chiarello, A. G.** 1993. Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of Southeastern Brazil. *Primates*, 34, 289-293.
- Crawshaw, L. I.** 1980. Temperature regulation in vertebrates. *Annual Review of Physiology*, 42, 473-491.
- Cristóbal-Azkarate, J. & Arroyo-Rodríguez, V.** 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69, 1013-1029.
- Crockett, C. M.** 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, 19, 549-578.
- Dasilva, G. L.** 1993. Postural changes and behavioural thermoregulation in *Colobus polykomos*: the effect of climate and diet. *African Journal of Ecology*, 31, 226-241.
- Di Fiore, A. & Campbell, C. J.** 2007. The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. In: *Primates in Perspective* (Ed. por C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. K. Bearer), pp. 155-185. New York: Oxford University Press.
- Doran, D.** 1997. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 18, 183-206.
- Estrada, A.** 1984. Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, 5, 105-131.

- Estrada, A. & Coates-Estrada, R.** 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 6, 77-91.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martinez, T. O. & Coates-Estrada, R.** 1999. Feeding and general activities of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 167-183.
- Fan, P. F., Ni, Q. Y., Sun, G. Z., Huang, B. & Jiang, X. L.** 2008. Seasonal variations in the activity budget of *Nomascus concolor jingdongensis* at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China: effects of diet and temperature. *International Journal of Primatology*, 29, 1047-1057.
- Fortes, V. B. & Bicca-Marques, J. C.** 2005. Ecologia e comportamento de primatas: métodos de estudo de campo. *Caderno La Salle XI*, 2, 207-218.
- Garber, P. A.** 1987. Foraging strategies among living primates. *Annual Review of Anthropology*, 16, 339-364.
- Gaulin, S. J. C. & Gaulin, C. K.** 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology*, 3, 1-32.
- Gomes, D. F. & Bicca-Marques, J. C.** 2007. Termorregulação comportamental em *Mandrillus sphinx* (Cercopithecidae, Primates) no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul, RS, Brasil. In: *A Primatologia no Brasil*, vol. 10 (Ed. por J. C. Bicca-Marques), pp. 433-444. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Guillemain, M., Fritz, H. & Blais, S.** 2000. Foraging methods can affect patch choice: an experimental study in Mallard (*Anas platyrhynchos*). *Behavioural Processes*, 50, 123-139.
- Gurski, S.** 2000. Effect of seasonality on the behavior of an insectivorous primate, *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology*, 21, 477-495.

- Hall, C. L. & Kramer, D. L.** 2008. The economics of tracking a changing environment: competition and social information. *Animal Behaviour*, 76, 1609-1619.
- Hayward, M. W. & Kerley, G. I. H.** 2005. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *Journal of Zoology*, 267, 309-322.
- Job, G. & Vieira, E. M.** 2008. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and “large” mammals. *Plant Ecology*, 198, 185-196.
- Janson, C. H. & Byrne, R.** 2007. What wild primates know about resources: opening up the black box. *Animal Cognition*, 10, 357-367.
- Jardim, M. M. A. & Oliveira, L. F. B.** 2000. Aspectos ecológicos e do comportamento de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil. In: *A Primatologia no Brasil*, vol. 7 (Ed. por C. Alonso & A. Langguth), pp. 151-169. João Pessoa: Sociedade Brasileira de Primatologia e Editora Universitária.
- Juan, S., Estrada, A., Coates-Estrada, R.** 2000. Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en Los Tuxtlas, Mexico. *Neotropical Primates*, 8, 131-135.
- Kenagy, G. J., Vásquez, R. A., Barnes, B. M. & Bozinovic, F.** 2004. Microstructure of summer activity bouts of degus in a thermally heterogeneous habitat. *Journal of Mammalogy*, 85, 260-267.
- Khanduri, V. P., Sharma, C. M. & Singh, S. P.** 2008. The effects of climate change on plant phenology. *Environmentalist*, 28, 143-147.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B.** 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. São Paulo: Atheneu.

- Li, Z. & Rogers, E.** 2004. Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 25, 41-54.
- Lodé, T.** 1999. Time budget as related to feeding tactics of European polecat *Mustela putorius*. *Behavioural Processes*, 47, 11-18.
- Lovegrove, B. G.** 2005. Seasonal thermoregulatory responses in mammals. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 175, 231-247.
- Ludwig, G., Aguiar, L. M., Svoboda, W. K., Hilst, C. L. S., Navarro, I. T., Vitule, J. R. S. & Passos, F. C.** 2008. Comparison of the diet of *Alouatta caraya* (Primates: Atelidae) between a riparian island and mainland on the Upper Parana River, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 419-426.
- Marques, A. A. B.** 1996. O bugio-ruivo *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) (Primates, Cebidae) na Estação Ecológica de Aracuri, RS: variações sazonais de forrageamento. Dissertação de mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Martin, P. & Bateson, P.** 1993. *Measuring Behaviour: an Introductory Guide*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Martins, M. M.** 2008. Fruit diet of *Alouatta guariba* and *Brachyteles arachnoides* in Southeastern Brazil: a comparison of fruit type, color, and seed size. *Primates*, 49, 1-8.
- Mayr, E.** 2002. *What Evolution Is*. London: Phoenix.
- Mendes, S. L.** 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*, 6(2), 71-104.
- Milton, K.** 1981a. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83, 534-548.

- Milton, K.** 1981b. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist*, 117, 496-505.
- Milton, K.** 1984. The role of food-processing factors in primate food choice. In: *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates* (Ed. por P. Rodman & J. Cant), pp. 249-279. New York: Columbia University Press.
- Milton, K.** 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology*, 19, 513-548.
- Milton, K. & McBee, R. H.** 1983. Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (Primates: Ceboidea). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 74, 29-31.
- Miranda, J. M. D. & Passos, F. C.** 2004. Hábito alimentar de *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae) em Floresta de Araucária, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21, 821-826.
- Muhle, C. B. & Bicca-Marques, J. C.** 2007. Comportamento de termorregulação de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 – Primates, Atelidae) no Parque Zoológico de Sapucaia do Sul, RS. In: *A Primatologia no Brasil*, vol. 10 (Ed. por J. C. Bicca-Marques), pp. 423-432. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Munõz, D., del Valle, Y. G., Franco, B., Estrada, A. & Magaña, M.** 2002. Estudio del patrón de actividad general de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en el Parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates*, 10, 11-17.
- Muñoz, D., Estrada, A., Naranjo, E. & Ochoa, S.** 2006. Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology*, 68, 127-142.

- Neville, M. K., Glander, K. E., Braza, F. & Rylands, A. B.** 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates, vol. 2 (Ed. por R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G. A. B. Fonseca), pp. 349-453. Washington: World Wildlife Fund.
- O'Brien, T. G. & Kinnaird, M. F.** 1997. Behavior, diet, and movements of the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*). International Journal of Primatology, 18, 321-351.
- Paise, G. & Vieira, E. M.** 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma floresta ombrófila mista no Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Botânica, 28, 615-625.
- Paterson, J. D.** 1981. Postural-positional thermoregulatory behaviour and ecological factors in primates. Canadian Review of Physical Anthropology, 3, 3-11.
- Paterson, J. D.** 1986. Shape as a factor in primate thermoregulation. In: Current Perspectives in Primate Social Dynamics (Ed. por D. M. Taub & F. A. King), pp. 228-242. New York: Van Nostrand.
- Pavelka, M. S. M. & Knopff, K. H.** 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? Primates, 45, 105-111.
- Porter, W. P. & Gates, D. M.** 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. Ecological Monographs, 39, 227-244.
- Prates, H. M. & Bicca-Marques, J. C.** 2008. Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. International Journal of Primatology, 29, 703-715.

- Pruetz, J. D.** 2007. Evidence of cave use by savannah chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoly, Senegal: implications for thermoregulatory behavior. *Primates*, 48, 316-319.
- Ramos, A. & Souza, G. B.** 1991. Utilização das reservas alimentícias de sementes de araucária durante armazenamento. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 22/23, 21-27.
- Randall, D., Burggren, W. & French, K.** 2002. *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*. 5th ed. New York: W. H. Freeman and Company.
- Rodrigues, F. H. G. & Monteiro-Filho, E. L. A.** 2000. Home range and activity patterns of pampas deer in Emas National Park, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 81, 1136-1142.
- Ruben, J.** 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. *Annual Review of Physiology*, 57, 69-95.
- Savage, V. M. & West, G. B.** 2007. A quantitative theoretical for understanding mammalian sleep. *PNAS*, 104, 1051-1056.
- Schoener, T. W.** 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369-404.
- Silver, S. C. & Marsh, L. K.** 2003. Dietary flexibility, behavioral plasticity, and survival in fragments: lessons from translocated howlers. In: *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (Ed. por L. K. Marsh), pp. 251-265. New York: Kluwer Academic/Plenum.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P. & Horwich, R.** 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology*, 45, 263-279.
- Snaith, T. V. & Chapman, C. A.** 2005. Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in

- red colobus monkey (*Ptilocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 185-190.
- Snaith, T. V. & Chapman, C. A.** 2007. Primate group size and interpreting socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology*, 16, 94-106.
- Stevenson, P. R.** 2006. Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates*, 47, 239-247.
- Strier, K. B.** 1992. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 515-524.
- Valenzuela, D. & Ceballos, G.** 2000. Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy*, 81, 810-819.
- Williamson, E. A. & Feistner, A. T. C.** 2003. Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. In: *Field and Laboratory Methods in Primatology: a Practical Guide* (Ed. by J. M. Setchell & D. J. Curtis), pp. 25-39. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson, E. O.** 2000. *Sociobiology: the New Synthesis – 25th Anniversary Edition*. Cambridge: Harvard University Press.
- Zunino, G. E.** 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en habitats fragmentados. Tese de doutorado, Universidad de Buenos Aires.

APÊNDICE

APÊNDICE 1. Temperaturas mínimas e máximas absolutas e médias mensais registradas no fragmento de Ipê, RS, nos doze meses de estudo.

Mês	Mínima Absoluta (°C)	Máxima Absoluta (°C)	Temp. Média (°C)
Novembro/2007	9,3	29,2	21,0° C
Dezembro/2007	13,0	31,9	23,6° C
Janeiro/2008	18,0	29,5	25,2° C
Fevereiro/2008	15,5	28,1	22,5° C
Março/2008	16,3	29,6	22,3° C
Abril/2008	11,8	26,8	20,2° C
Mai/2008	5,8	17,7	12,9° C
Junho/2008	3,9	18,5	13,0° C
Julho/2008	9,8	21,6	16,8° C
Agosto/2008	5,5	21,8	14,5° C
Setembro/2008	7,2	28,5	16,9° C
Outubro/2008	5,1	23,0	16,9° C
ANO	3,9	31,9	18,8