

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE ALOUATTA
SENICULUS EM UMA MATA DE TERRA FIRME NA
AMAZÔNIA CENTRAL**

Angela Marcela Santamaría Gómez

Universidade Federal de Minas Gerais

Instituto de Ciências Biológicas

Belo Horizonte

1999

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
MANEJO DE VIDA SILVESTRE**



**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE *ALOUATTA SENICULUS*
EM UMA MATA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

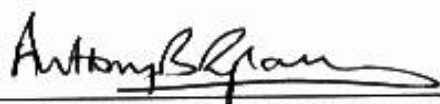
Angela Marcela Santamaría Gómez

Orientador - Prof. Dr. Anthony B. Rylands

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre

Belo Horizonte
Setembro de 1999

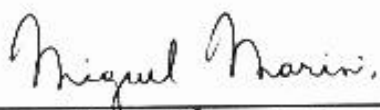
Dissertação defendida e aprovada, em 16 de agosto de 1999, pela banca examinadora constituída pelos professores:



Prof. Dr. Anthony Brome Rylands - Orientador



Prof. Dr. Adriano G. Chiarello



Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini

"A rapadura é doce mas não é mole não."

Dito popular

A Marcela, Ana y Claudia, amigas de vieja data que desde otros parajes, me enviaron apoyo y buen humor hasta estas tierras brasileiras, dedico....

AGRADECIMENTOS

Foram muitas as pessoas e instituições que de uma ou outra forma me apoiaram na minha passagem pelo Brasil e contribuíram ao desenvolvimento e feliz termino desta tese de mestrado. Quero agradecer :

Ao meu orientador Prof. Anthony Rylands, por ter acreditado no meu trabalho, pelo apoio e críticas pertinentes, e pelas discussões sempre enriquecedoras sobre primatas, comportamento e ecologia, que contribuíram a me envolver ainda mais na observação do comportamento animal.

Ao Léo, mateiro do PDBFF, pelo apoio imprescindível durante a fase de campo, pela ajuda na procura e acompanhamento dos guaribas, pela sua dose de paciência durante meus estresses quando os macacos sumiam “magicamente” da floresta, e pela coleta quase sem fim das “1001” amostras de plantas.

À Susan Laurence, por sempre ter tido tempo para escutar minhas constantes perguntas e dúvidas sobre macacos, ecologia e plantas, por abrir-me um espaço na sua sala, por suas perguntas sempre “impertinentes” que me deixavam com um problema a mais na minha cabeça e pela agradável convivência no km 41.....“sweet” Susan não vou esquecer as despertadas às 4:40 da manhã.

À Patrícia Delamônica, pela feliz convivência com as “monstras”, pela revisão e comentários oportunos do texto e em especial, pela sua amizade, apoio e conselhos que sempre chegaram na hora certa....nos períodos de “crise tese”.....pois é Pati, para frente que atrás vem gente !!!

À Flávia Pinto, pela amizade, alegria, humor e companhia inesquecível, primeiro no “41” e depois nas baladas manauaras, pelas discussões biológicas e pelos comentários e correções do texto.....Valeu mesmo Flaviceps !!!

Ao PDBFF pelo apoio financeiro e logístico brindado durante a coleta de dados e elaboração da dissertação.

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida.

A todo o pessoal do “km 41”, em especial a Dona Eduarda e Seu Jorge que sem aqueles rangos fantásticos, meu trabalho teria sido menos agradável e, a Juruna, Osmildo, Seu Antônio “Cachorro”, Ribamar, Flexa e Júnior pela ajuda no campo.

À Ellen Andresen, amiga peruana que me mostrou os guaribas, me ajudou no acompanhamento inicial do grupo e na formulação inicial do projeto.

A todo o pessoal do PDBFF, Caca, Eldaete, Rosely, Ary, Pp, Paulo e Josemar, entre outros, pela ajuda dada durante o desenvolvimento do projeto. Em especial, ao Dr. Claude Gascon diretor na primeira fase do meu trabalho e posteriormente Dr. Heraldo Vasconcelos, pelo apoio constante e por terem acreditado no meu trabalho.

Ao Dr. Bill Laurance pela ajuda nas análises estatísticas dos dados coletados.

À equipe de pesquisadores do Projeto Flora da Reserva Ducke : Dr. Mike Hopkins, Beto, Anália, Zé, Jo, Lena e Dora pela sua ajuda e paciência durante a identificação daquele monte de amostras quase sempre estéreis; sem eles não teria sido possível analisar uma parte importante da informação da dieta do grupo.

Ao Dr. Luís Coelho, Dr. Alexandre A. de Oliveira e Dra. Susan Laurence pela identificação também do material vegetal coletado.

Ao Dr. Scott Mori e Dr. Alexandre A. de Oliveira pela informação fornecida sobre as árvores identificadas de Lecythidaceae no km 41.

Ao Tito do PDBFF pela impressão dos mapas da área de estudo e área de vida e uso do espaço dos guaribas.

Ao Dadão pela assessoria na estatística

A Pati, Flávia, Débora, Pedro, Ana, Erika e Enrico pelas sugestões e críticas ao texto, e entre outras pela identificação dos "horrores" ortográficos e gramaticais do português.

Ao Marcos por "escanear" as fotos dos guaribas.

Aos moradores do 624 da Acariquara II, pela tranqüila e agradável convivência: Pati, Baiana, Emílio, Flávia, JuanGa e Enrico.

À galera toda de Manaus o caos a 40º: Emílio, Erikits, Beto, Amanda, Marcos, Sônia, Baiana, Vívian, Pedro, Bernal, Ana, Fabi, Lali, Dadão, Cegonha, Carlos....entre outros

Ao pessoal do museu Indígena de Alter do Chão por ter me aberto um espaço nas suas instalações durante uma parte da minha análise de dados e a Lali pela temporada de trabalho naquela ilha maravilhosa.

Aos meus coleguinhas de mestrado por terem-me aberto as portas e terem-me adotado como "mineira". Em especial a Débora e Renata pela amizade, ajuda constante e longas conversas sem fim....quase.

À colônia colombiana e hispânica da UFMG: Rosario, Jorge, Fernanda, Norma, Esperanza, Marcela e em especial Sonia, "amigaza del alma" que sempre me apoiou e me guiou pelo mundo mineiro.

Aos colegas do laboratório de Mastozoologia, Cláudio, Rodrigo, Ana Alice, André, e em especial o Adriano pela ajuda nas revisões das análises estatísticas e a Charlotte pelo mapa da Bacia Amazônica.

Ao Prof. Rogério Parentoni pelo apoio ao longo do mestrado.

A Rogéria e Sonia da Secretaria do mestrado pela ajuda resolvendo os probleminhas chatos.

A Mônica, Alexandre e Ivonilde da Conservation International pela ajuda na impressão da tese.

A Marcela Q., Mauricio e Juan Carlos, pelas sugestões e ajudas nas análises dos dados sobre a área de vida dos guaribas.

E por último mas principalmente, a meus pais, meus irmãos, e "la ñapa de la familia" (os sobrinhos), que de longe me acompanharam nestes dois anos e meio, valorizaram meu trabalho e me apoiaram nas horas boas e ruins.

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	x
INTRODUÇÃO GERAL	
Introdução geral	
• Primatas neotropicais da Amazônia	1
• Características do gênero <i>Alouatta</i>	1
• Características e estudos desenvolvidos para <i>Alouatta seniculus</i>	2
• Importância dos estudos de biologia básica das espécies em condições naturais	4
Área de estudo	
• O Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais	5
• Localização	5
• Características da vegetação de terra firme	5
• Clima	8
Métodos gerais	
• Períodos de coleta	9
• Localização e acompanhamento do grupo focal	9
• Tempo de observação do grupo focal	10
• Composição do grupo focal	10
Organização da dissertação	11
CAPITULO I: HÁBITOS ALIMENTARES E DISPERSÃO DE SEMENTES	
Introdução	12
Métodos	
• Composição da dieta e a sua variação quinzenal	13
• Diversidade da dieta global e por categorias de alimento	14
• Dispersão de sementes	15
Resultados	
• Composição da dieta e a sua variação quinzenal	15
• Diversidade da dieta global e por categorias de alimento	16
• Dispersão de sementes	24
Discussão	25

CAPITULO II: PADRÕES DE ATIVIDADE

Introdução	34
Métodos	
• Padrões de atividade e a sua mudança quinzenal	35
• Investimento nas atividades ao longo do dia e a sua variação quinzenal	36
Resultados	
• Padrões de atividade e a sua mudança quinzenal	36
• Investimento nas atividades ao longo do dia e a sua variação quinzenal	37
Discussão	39

CAPITULO III: UTILIZAÇÃO DO ESPAÇO

Introdução	42
Métodos	
• Tamanho da área de vida total e a sua variação quinzenal	43
• Distância média diária percorrida	44
• Intensidade de uso da área de vida	44
Resultados	
• Tamanho da área de vida total e a sua variação quinzenal	44
• Distância média diária percorrida	47
• Intensidade de uso da área de vida	48
Discussão	50

CONSIDERAÇÕES FINAIS

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANEXO 1

INDICE DE TABELAS

- Tabela 1:** Número de dias e de horas de observação do grupo focal entre julho e dezembro de 1998.
- Tabela 2:** Variação da composição do grupo focal entre abril e dezembro de 1998.
- Tabela 3:** Número de espécies por família e porcentagens das unidades de alimentação por família e por cada categoria de alimento.
- Tabela 4:** Espécies que representam mais de 50% da dieta total do grupo focal, em termos de porcentagens de unidades de alimentação, entre julho e dezembro de 1998.
- Tabela 5:** Espécies representando mais de 50% das unidades de alimentação em cada categoria de alimento, entre julho e dezembro de 1998.
- Tabela 6:** Número de espécies totais e únicas, e índices de reciprocidade de Simpson (1/D) para cada quinzena amostrada entre julho e dezembro de 1998.
- Tabela 7:** Espécies dispersadas pelo grupo focal durante os dois períodos de estudo.
- Tabela 8:** Composição da dieta (%) de vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo.
- Tabela 9:** Número de espécies registradas na dieta de vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo.
- Tabela 10:** Média e desvio padrão dos registros totais obtidos por classe horária, em cada uma das atividades realizadas pelo grupo focal durante o período de estudo.
- Tabela 11:** Tamanho da área de vida do grupo por quinzena e porcentagem correspondente da área utilizada em relação a área de vida global estimada.
- Tabela 12:** Tamanho da área de vida e distância diária registradas para vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo.

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Localização da área de estudo na bacia Amazônica (Fonte: ArcView 3.0).
- Figura 2:** Localização das reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) nas fazendas do Distrito Agropecuário ao norte de Manaus.
- Figura 3:** Precipitação média durante o ano de 1998 na reserva do km 41 (dados fornecidos pelo PDBFF).
- Figura 4:** Variação nas porcentagens das unidades alimentares obtidas para cada tipo de alimento utilizado pelo grupo focal, entre julho e dezembro de 1998.
- Figura 5:** Número de espécies de plantas ingeridas pelo grupo focal para os diferentes tipos alimentares.
- Figura 6:** Número acumulado de espécies de plantas ingeridas pelo grupo focal por quinzena.
- Figura 7:** Variação nas porcentagens de cada atividade realizada pelo grupo focal, entre julho e dezembro de 1998.
- Figura 8:** Variação nas porcentagens de cada atividade realizada pelo grupo focal ao longo do dia, para o período de estudo.
- Figura 9:** Mapa com o tamanho da área de vida estimado para o grupo focal entre julho e dezembro de 1998.
- Figura 10:** Número acumulado de quadrantes de 1 ha utilizados pelo grupo focal durante os 42 dias de observação.
- Figura 11:** Tamanho da área de vida do grupo focal obtido em cada quinzena e durante o período total da amostragem (T).
- Figura 12:** Distância média diária percorrida pelo grupo focal durante cada quinzena e durante o período total de estudo (T).
- Figura 13:** Mapa da intensidade de uso da área de vida pelo grupo focal, entre julho e dezembro de 1998
- Figura 14:** Associação entre as unidades de alimentação e o número de árvores por quadrante.

RESUMO

O guariba vermelho, *Alouatta seniculus*, apresenta a distribuição mais ampla do gênero, abrangendo vários tipos de habitat e ocorrendo em 10 países neotropicais. Este estudo reporta aspectos da ecologia e comportamento de um grupo de *Alouatta seniculus*, numa floresta de terra firme da Amazônia central Brasileira.

O grupo de guaribas foi observado *ad libitum* entre abril e maio de 1998, numa reserva de 10.000 ha do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). A coleta sistemática dos dados iniciou-se em julho e prolongou-se até dezembro de 1998. Este período corresponde a estação seca na Amazônia. Foram obtidas informações sobre a composição e diversidade da dieta, dispersão de sementes, padrões de atividade e uso do espaço, durante 534 horas de observação. O "método de frequência" foi utilizado para quantificar a dieta, enquanto que os padrões de atividade foram registrados através do "instantaneous scan sampling". Os movimentos diários do grupo foram registrados em mapas, permitindo calcular a área de vida do grupo e as distâncias diárias percorridas.

O grupo focal apresentou uma dieta folívora, ingerindo principalmente brotos e folhas jovens (82,9%), seguidas por flores (7,0%), frutos (6,4%), folhas maduras (0,7%) e outros recursos, como terra de cupinzeiro e água (3,0%). A composição da dieta variou significativamente entre as quinzenas amostradas ($X^2 = 1815$; g.l. = 30; $p < 0,001$). Atribuiu-se este resultado, principalmente, ao consumo elevado de frutos de *Goupia glabra* (Celastraceae) durante a segunda quinzena de novembro. Neste período, o consumo de frutos aumentou de menos de 5,0% a 55,0% da dieta total.

O padrão de consumo de alimentos pelo grupo focal, pareceu estar relacionado com a disponibilidade de alguns destes recursos na floresta. O grupo focal utilizou 201 espécies de plantas (87 gêneros e 33 famílias), dos quais 183 foram de folhas, 11 de flores e 17 de frutos. Durante o período de estudo, frutos e flores foram escassos, mas foram amplamente explorados quando estiveram disponíveis na floresta. Os frutos de *Goupia glabra* (Celastraceae) foram os mais consumidos. As flores das espécies *Arrabidaea chica* (Bignoniaceae) e *Dipteryx odorata* (Leguminosae), ocuparam o terceiro e quinto lugar na

dieta do grupo. Das 17 espécies de frutos registradas, as sementes de 12 espécies foram recuperadas intactas nas fezes dos guaribas.

O grupo focal investiu 67,5% do tempo repousando, 22,2% forrageando, 8,8% deslocando-se e 1,5% em “outras” atividades. Este padrão variou significativamente entre as quinzenas ($X^2 = 1457$; g.l. = 30 ; $p < 0,001$). A principal atividade realizada ao longo do dia foi o repouso, especialmente antes das 8:00 e depois das 16:00 (>77%). No entanto este padrão apresentou variações consideráveis ao longo das quinzenas, sendo isto visualizado pelos grandes desvios padrões obtidos em cada atividade. Porém, foi detectada uma seqüência comportamental recorrente de descanso - defecação - forrageio.

O tamanho da área de vida total estimado para o grupo foi de 21 ha mas só um quarto ou metade desta área foi utilizada a cada quinzena. A distância média diária percorrida pelo grupo foi de 687,8 m. Os quadrantes da periferia apresentaram um menor número de unidades de alimentação em relação aos do centro, indicando que o grupo concentra sua atividade de forrageio na zona central da sua área. Os quadrantes com um maior número de unidades de alimentação tenderam a apresentar um maior número de árvores utilizados ($r_s = 0,91$; $p < 0,001$). Porém, o único quadrante da periferia, que não mostrou o comportamento acima descrito, apresentou uma árvore de *Goupia glabra* (Celastraceae) e outra de *Dipteryx odorata* (Leguminosae), que foram altamente preferidas e exploradas pelo grupo para o consumo de frutos e flores, respectivamente

Os longos períodos de inatividade assim como a pequena área de vida registrados para o grupo, foram discutidos levando em consideração a influência da dieta folívora. Finalmente, esta tese comparou os resultados obtidos com outros estudos sobre o gênero *Alouatta*, especialmente *A. seniculus*.

ABSTRACT

The red howler monkey, *Alouatta seniculus*, has the largest distribution of the genus, occurring in various habitat types and in ten Neotropical countries. This study reports on aspects of the behavioural ecology of a group of *Alouatta seniculus*, in terra firme forest in central Amazonia, Brazil.

The group of red howler monkeys was observed *ad libitum* between April and May 1998, in a 10.000 ha reserve of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP). Systematic data collection commenced in July 1998 and finished in December 1998, a period that corresponds to the dry season in the Amazon. Information about the diet composition and diversity, seed dispersal, activity budget and home range was obtained during 534 hours of observation. The "frequency method" was used to quantify diet, while activity budgets were determined by "instantaneous scan sampling". The daily movements of the group were mapped to calculate the home range and the daily distances traveled.

The focal group showed a folivorous diet, ingesting primarily Young leaves (82.9%), followed by flowers (7.0%), fruits (6.4%), old leaves (0.7%) and other resources such as termitaria and water (3.0%). The variation in the composition of the diet between fortnightly samples was highly significant ($X^2 = 1815$; g.l. = 30; $p < 0.001$). This result was mainly due to the unusual quantity of *Goupia glabra* (Celastraceae) fruit in the diet in the second half of November. During this period, fruit consumption increased from less than 5.0% to 55.0% of the total diet.

The pattern of food item consumption by the focal group appeared to be significantly related to the availability of certain food sources. The howlers consumed 201 plant species (87 genera e 33 families), of which 183 were leaves, 11 were flowers and 17 were fruits. During the study period, fruits and flowers were scarce, but when available they were exploited almost exclusively. The first, third and fifth items most consumed were the fruits of *Goupia glabra* (Celastraceae) and the flowers of *Arrabidaea chica* (Bignoniaceae) and *Dipteryx odorata* (Leguminosae). Of the 17 species of fruits recorded, the seeds of 12 species were found undamaged in the faeces of the howlers. Resting was the principal

activity of the group (67.5%), followed by foraging (22.2%), moving (8.8%) and other activities (1.5%). This activity pattern vary significantly between the sample periods ($X^2 = 1457$; g.l. = 30 ; $p < 0,001$). The diurnal resting was more likely to occur before 8 am and after 4 pm (>77%), but there was some variation in this pattern between samples. There was a recurring sequence of activities identified in this focal group, which involved resting - defecating - foraging.

The total home range estimated for the group was 21 ha, but only a quarter to a half of the range was used during each sample period. The mean distance traveled per day was 687,8 m. The peripheral quadrats contained a lower number of feeding units compared with the center quadrats. Hence, the focal group appeared to concentrate its foraging in the centre of the home range. The quadrats with a highest number of feeding units tended to present the highest numbers of trees used ($r_s = 0.91$, $p < 0,001$). However, the only peripheral quadrat that did not show the behaviour described, contained *Goupia glabra* (Celastraceae) tree and a *Dipteryx odorata* (Leguminosae) tree, both of whom were highly preferred and exploited by the group for fruit and flower consumption, respectively

The long periods of inactivity and small home ranges determined for this group are considered to result from their folivorous diet. Finally, this thesis discussed the results obtained in this project with other studies of the genus *Alouatta*, especially *A. seniculus*.

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE *ALOUATTA* *SENICULUS* EM UMA MATA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

INTRODUÇÃO

Os primatas do Novo Mundo compreendem espécies arbóreas e diurnas (com exceção do gênero *Aotus*), que ocorrem em um grande número nas florestas da bacia Amazônica e das Guianas (referido aqui como Amazônia). Das 204 espécies e subespécies de primatas registradas no Neotrópico, 124 encontram-se na Amazônia; várias delas com distribuições restritas e delimitadas pelos rios da bacia amazônica (Rylands 1987, Rylands *et al.* 1996/1997). Os primatas da Amazônia formam assim a comunidade mais rica do Neotrópico, com 91% dos taxa endêmicos. Com exceção de três gêneros (*Saguinus*, *Cebus* e *Callicebus*), as comunidades de primatas na Amazônia estão compostas por um representante de cada gênero, atingindo até 14 espécies simpátricas em algumas áreas (Rylands *et al.* 1996/1997). Esta composição é resultado da alta diversidade em relação aos tipos e à estratificação vertical da vegetação e diferentes comunidades florísticas (Rylands 1987, Peres 1997).

O gênero *Alouatta*, da subfamília Alouattinae, é representado tradicionalmente por seis espécies: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. belzebul*, *A. fusca*, *A. caraya* e *A. seniculus* (Crockett & Eisenberg 1986, Neville *et al.* 1988, Crockett 1998). No entanto algumas subespécies têm sido elevadas ao nível de espécie (*A. coibensis*, *A. sara*, *A. arctoides*), formando assim nove espécies no total (Froehlich & Froehlich 1987, Rylands *et al.* 1995). Contudo a sistemática de este grupo é ainda bastante discutida. O gênero está distribuído desde o sul do México até o norte da Argentina, abrangendo 19 países (Crockett 1998). Seus membros estão entre os maiores primatas do Novo Mundo. São sexualmente dimórficos quanto ao tamanho corporal, sendo os machos maiores que as fêmeas (Crockett & Eisenberg 1986, Neville *et al.* 1988). Os guaribas ocorrem desde o nível do mar até os 3.200 m de altitude (Hernández-Camacho & Cooper 1976, Neville *et al.* 1988, Crockett 1998) e apresentam a

distribuição mais ampla e o maior número de habitats utilizados de todos os primatas neotropicais (Crockett & Eisenberg 1986, Neville *et al.* 1988).

Este grupo de primatas possui duas características morfológicas destacáveis: a cauda preênsil e o complexo hióide/laringe aumentado. A cauda serve de apoio durante a locomoção e o forrageamento, enquanto que o complexo hióide/laringe atua como ressonador e amplificador durante a produção das vocalizações, emitidas especialmente ao amanhecer, a qual distingue o gênero (Crockett & Eisenberg 1986, Neville *et al.* 1988). A locomoção dos guaribas é quadrúpede, e movimentam-se principalmente no estrato médio e alto da floresta (Crockett & Eisenberg 1986, Mittermeier & Van Roosmalem 1982, Neville *et al.* 1988).

Alouatta seniculus é uma espécie cujo peso corporal varia entre 6 kg para fêmeas adultas e 8 kg para machos adultos (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Rylands 1987), e que possui um complexo hióide/laringe especialmente desenvolvido em relação às outras espécies do gênero. Esta espécie apresenta a distribuição mais ampla do gênero com oito subespécies (Rylands *et al.* 1995, Rylands *et al.* 1996/1997), as quais ocorrem em vários tipos de habitat (florestas úmidas, secas semi-decíduas, de neblina, de galeria e mangue) e em 10 países: Equador, Peru, Bolívia, Venezuela, Colômbia, Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Trinidad (Rylands *et al.* 1996/1997, Crockett 1998).

Esta espécie de guariba, assim como *A. palliata*, têm sido objeto de inúmeros trabalhos, constituindo-se assim o gênero de primatas do Novo Mundo melhor estudado. Informações de várias populações de *Alouatta seniculus* têm sido obtidas sobre a estrutura e densidade das populações (Neville 1972, 1976, Braza *et al.* 1981, Gaulin & Gaulin 1982, Terborgh 1983, Rylands & Keuroghlian 1988, Agoramoorthy & Hsu 1995), comportamento social e reprodutivo (Neville 1972, Crockett & Sekulic 1982, Crockett & Rudran 1987a,b, Izawa 1988, Izawa & Lozano 1989, 1991, 1992, Agoramoorthy & Rudran 1992, 1993, 1995), locomoção (Schön Ybarra 1984, Youlatos & Gasc 1994, Youlatos 1993, 1998), predação (Peetz *et al.* 1992), vocalizações (Sekulic 1982, Schön Ybarra 1986, Vercauteren Drubbel & Gautier 1993, Whitehead 1995) e dieta, estratégias de forrageio e ecologia básica (Gaulin & Gaulin 1982, Braza *et al.* 1983, Cuervo *et al.* 1986, Neves & Rylands 1991, Soini 1992, Julliot & Sabatier 1993, Gilbert 1994, 1997, Julliot 1994a,b, 1996a,b). Trabalhos multiespecíficos sobre comunidades de primatas têm também

contribuído ao conhecimento da espécie (Fleagle & Mittermeier 1980, Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Chapman 1987, Rylands 1987, Stevenson *et al.* 1991, Simmen 1992, Simmen & Sabatier 1996).

Estes estudos indicam que *Alouatta seniculus* é uma espécie que vive em grupos estáveis de 4 a 11 indivíduos, compostos por um macho reprodutivo dominante, várias fêmeas adultas, machos sub-adultos e jovens de várias idades (Neville 1972, Gaulin & Gaulin 1982). Tanto os machos como as fêmeas podem migrar do grupo de origem e formar novos grupos (Crockett & Eisenberg 1986, Crockett 1998). O período de gestação tem sido estimado em 191 dias (Crockett & Sekulic 1982), não existindo um período de reprodução definido (Neville *et al.* 1988). As densidades médias estimadas reportam valores entre 10 a 30 indivíduos por km² (Crockett & Eisenberg 1986, Rylands & Keuroghlian 1988), com valores muito elevados nas florestas de galeria da Venezuela (120 ind./km²).

Apesar dos guaribas serem o grupo de primatas mais folívoros do neotrópico, a sua dieta inclui uma porção importante de frutos maduros e imaturos quando estes encontram-se disponíveis na floresta. Portanto *Alouatta seniculus*, assim como as outras espécies do gênero, está classificada como uma espécie folívora-frugívora. Durante o período de escassez de frutos, estes primatas concentram a sua alimentação principalmente no consumo de folhas (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Stevenson *et al.* 1991, Simmen 1992, Julliot & Sabatier 1993, Simmen & Sabatier 1996). Brotos e folhas jovens são consumidos em quantidades maiores do que folhas maduras, e a dieta é complementada com flores, terra de cupinzeiro, casca de árvore e musgo (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Stevenson *et al.* 1991, Simmen 1992, Julliot & Sabatier 1993, Simmen & Sabatier 1996). O consumo de insetos ou de outros animais não tem sido reportado. No entanto a ingestão acidental pode ocorrer quando, por exemplo, frutos de *Ficus* contendo insetos, são ingeridos (Simmen & Sabatier 1996). O significativo consumo de frutos faz com que os guaribas sejam reconhecidos como importantes dispersores de sementes (Estrada & Coates-Estrada 1984, Julliot 1996b).

Em contraste com os colobíneos do Velho Mundo, que possuem um sistema digestivo análogo aos dos ruminantes (Bauchop & Martucci 1968), os guaribas não apresentam um trato digestivo especializado (Milton 1981, Gaulin & Gaulin 1982, Crockett & Eisenberg 1986). Milton (1981), no entanto, demonstrou que o intestino alongado (em relação aos primatas neotropicais) e o lento tempo de passagem do alimento pelo trato digestivo têm permitido a utilização de folhagem por parte destas espécies, classificando-as como espécies folívoras comportamentais.

A Amazônia brasileira compreende a última grande extensão de florestas tropicais do planeta. O desmatamento destas florestas, pelas atividades agrícolas, extração madeireira, formação de pastagens, criação de hidrelétricas, entre outras, resulta na formação de fragmentos isolados. Estas atividades são geralmente acompanhadas de assentamentos humanos, aumentando assim a prática indiscriminada da caça. Apesar do seu tamanho corporal, os guaribas conseguem ocupar áreas de vida pequenas (menos do que 30 ha) devido ao alto consumo de folhas (Milton & May 1976, Crockett 1998). Portanto, podem sobreviver em fragmentos pequenos de floresta (Rylands & Keuroghlian 1988) e em habitats degradados próximos á populações humanas (Crockett 1998). No entanto, em áreas em que a caça de primatas é freqüente, as populações de guaribas podem ser rapidamente extintas. Portanto, a caça assim como a susceptibilidade do gênero ao contágio pela febre amarela, constituem as duas fontes principais de ameaça ao gênero (Crockett 1998, Horwich 1998).

Dentro deste contexto, os estudos sobre a ecologia básica dos guaribas em condições naturais adquirem importância, já que permitem elucidar mecanismos de como estas espécies encontram-se adaptadas a seu entorno e como respondem às flutuações na disponibilidade dos recursos da floresta. São os dados básicos obtidos através destes estudos, os que permitem avaliar o comportamento dos guaribas em relação aos processos de perturbação. Informações tais como a sua dieta folívora e sua pequena área de vida, permitem esclarecer a tolerância dos guaribas frente à fragmentação e a sua sobrevivência em fragmentos de até 10 ha. Adicionalmente, estes estudos permitem inferir sobre o *status* das populações que encontram-se nas áreas fragmentadas. Isto é a plasticidade do seu

comportamento frente às variações na composição, abundância e disponibilidade dos recursos alimentares dos fragmentos.

Levando em conta os aspectos supracitados, a presente dissertação tem como objetivo principal estudar a ecologia básica de um grupo de *Alouatta seniculus* em uma floresta contínua de terra firme na Amazônia central, onde são poucos os estudos desenvolvidos sobre essa espécie (Rylands & Keuroghlian 1988, Schwarzkopf & Rylands 1989, Neves & Rylands 1991, Gilbert 1994). Foram obtidas informações sobre os hábitos alimentares, padrões de atividade e uso do espaço por um grupo focal entre julho e dezembro de 1998.

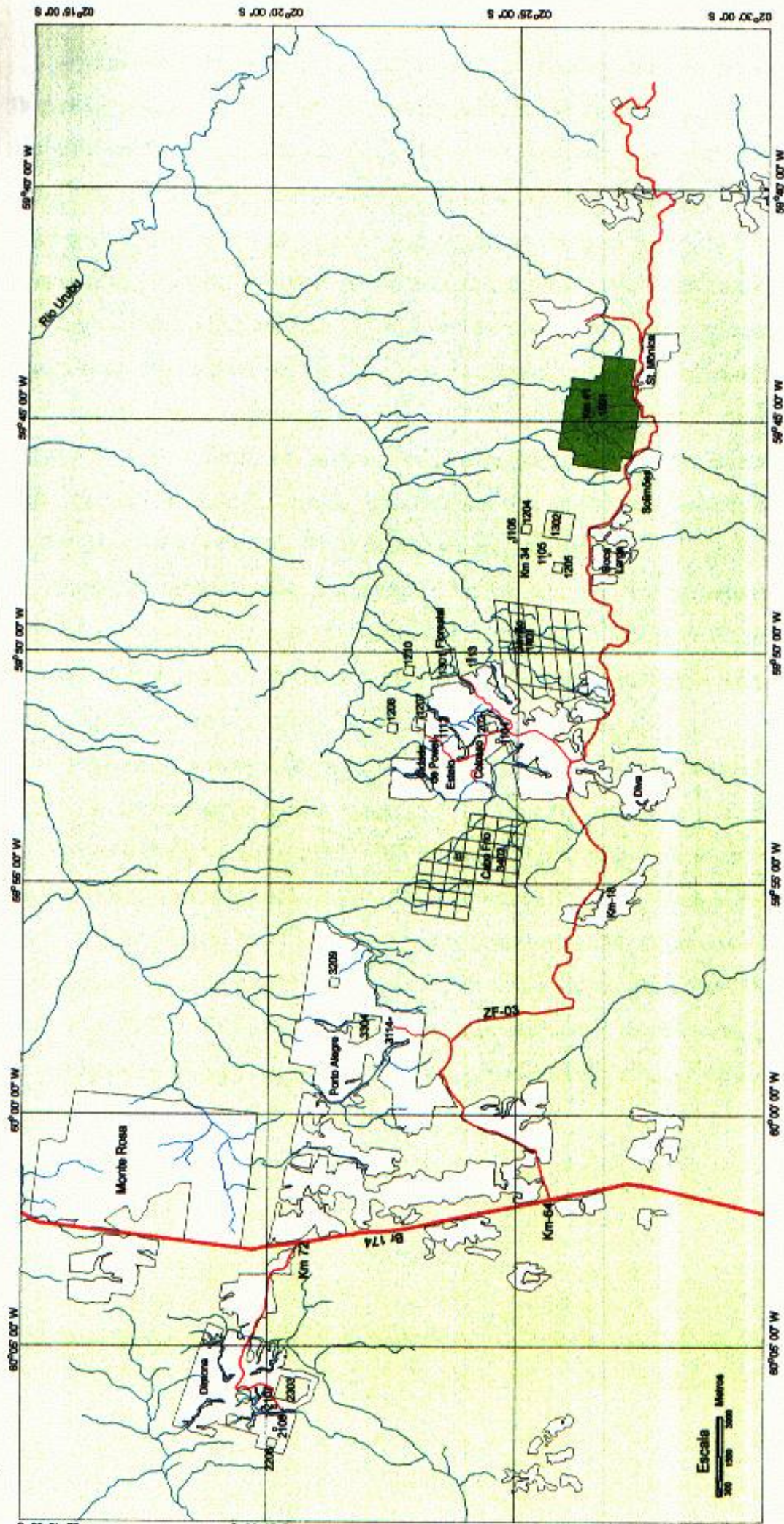
ÁREA DE ESTUDO

O Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) é o resultado de um convênio de cooperação internacional entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o World Wildlife Fund (WWF) inicialmente, e atualmente, o Smithsonian Institution. Desde 1979, este projeto vem desenvolvendo estudos visando compreender os efeitos da fragmentação sobre as florestas de terra firme da Amazônia central (Rankin-de-Merona *et al.* 1990). O projeto está localizado no Distrito Agropecuário da SUFRAMA e inclui quatro fazendas: Dimona, Porto Alegre, Esteio e Agroman (Figuras 1 e 2).

Este estudo foi desenvolvido na reserva 1501 (km 41) da fazenda Esteio, localizada 90 km ao norte de Manaus-AM (2°24'26" - 2°25'31" S, 59°43'40" - 59°45'50" W) que funciona como área controle do projeto. A reserva apresenta uma área de floresta contínua de 10.000 ha, pouco perturbada pela ação antrópica, com altitudes que oscilam entre 50 e 125 m acima do nível do mar (Oliveira 1997). A área utilizada pelo grupo de guaribas estudado, localiza-se no interior da reserva. A região não apresenta depósitos aluviais recentes devido à distância que está dos grandes rios (Lovejoy & Bierregaard 1990). Os solos são do tipo Latossolo Amarelo Álico ou Podzólico Vermelho Amarelo, geralmente muito lixiviados e pobres em nutrientes (Ranzani 1980). O dossel da floresta tem uma altura entre 30-37 m, com árvores emergentes entre 45-50 m (Rankin-de-Merona *et al.* 1990).



Figura 1 : Localização da área de estudo na bacia Amazônica



Legenda

Estradas	Drenagem	<input type="checkbox"/> Floresta
Auto estradas	Rio	<input type="checkbox"/> Área desmatada
Estradas não pavimentada	Drenagem	<input type="checkbox"/> Acampamento
Estrada de acesso aos acampamentos	Lago	

Fonte: INPE Landsat TM 5,4,3 - RGB, 1995.
 Elaborado em junho de 1998 por Ventricanque,
 E. M. and Fernandes, T. L. N.

Figura 2 : Localização das reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos

As florestas de terra firme da Amazônia caracterizam-se pela sua alta diversidade florística e a alta taxa de espécies raras (Oliveira 1997). Apresentam uma alta densidade de árvores com DAP (diâmetro à altura do peito) pequeno e poucas árvores com DAP maior que 60 cm. Um trabalho realizado por Oliveira (1997), na mesma área onde se desenvolveu o presente estudo (km 41), mostra que as matas de terra firme da região de Manaus estão entre as mais diversas em espécies de árvores, devido a confluência de províncias florísticas distintas na região. O mesmo estudo indica uma fenologia reprodutiva em ciclo supra-anual, com sazonalidades na floração e frutificação da comunidade, aparentemente relacionadas com a pluviosidade. O pico de floração parece estar relacionado com o período de seca, enquanto o pico de frutificação parece estar concentrado na época de maior chuva. As famílias mais importantes em densidade, diversidade e biomassa são Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae e Leguminosae.

Na região norte do Rio Amazonas e ao leste do Rio Negro, ocorrem nove espécies de primatas dos quais seis encontram-se nas reservas do PDBFF: *Saguinus midas*, *Pithecia pithecia*, *Cebus apella*, *Alouatta seniculus*, *Chiropotes satanas* e *Ateles paniscus* (Rylands & Keuroghlian 1988).

Em Manaus, a temperatura média anual é de 26,7° C com flutuações mensais de menos de 2° C. A precipitação média anual dos últimos 30 anos é de 2.186 mm. Os meses mais chuvosos são março e abril, com 300 mm cada e os meses mais secos ocorrem entre julho e setembro (RADAMBRASIL 1978). Durante o ano de 1998, em que foi realizado o presente estudo, a precipitação total foi 2.310,5 mm (Figura 3). No primeiro semestre deste ano, foi observado um grande número de espécies frutificando na região de Manaus, especialmente de espécies da família Sapotaceae. No segundo semestre, período em que se iniciou a coleta sistemática dos dados, houve uma baixa pluviosidade e uma oferta baixa de frutos na floresta (Alberto Vicentini; com. pess.).

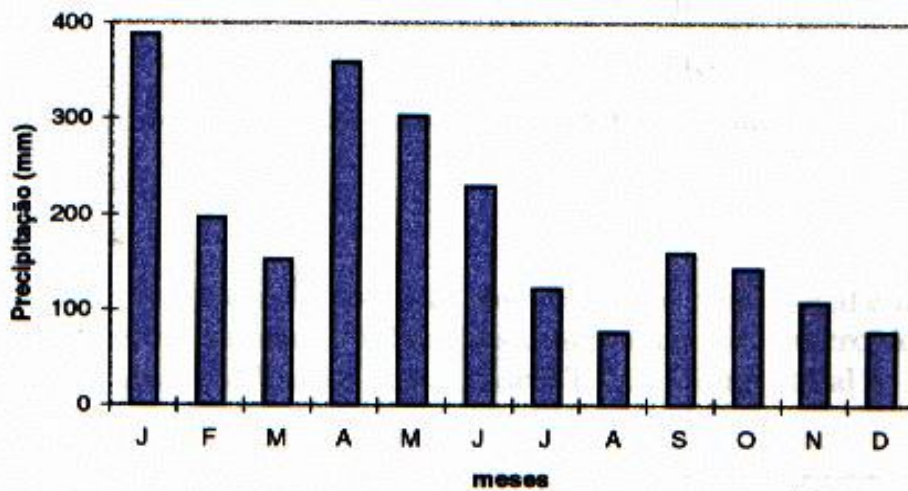


Figura 3 : Precipitação total durante o ano de 1998 na reserva do km 41 (dados fornecidos pelo PDBFF).

MÉTODOS GERAIS

O presente trabalho foi desenvolvido em dois períodos: de abril a maio, e de julho a dezembro de 1998. Observações *ad libitum* (Martin & Bateson 1986) e o registro de dados gerais sobre as espécies de plantas e o tipo de alimento ingeridos, e sobre a dispersão de sementes de um grupo de *Alouatta seniculus*, foram realizadas durante o primeiro período, completando-se 102 horas de acompanhamento. Este período permitiu habituar definitivamente o grupo à presença humana [o habituamento iniciou-se por Ellen Andresen (dados não publicados) em janeiro do mesmo ano].

A coleta sistemática dos dados foi realizada durante o segundo período de coletas, registrando-se informações sobre a diversidade e composição da dieta, a dispersão de sementes, o tempo de investimento nas atividades e a área de vida do grupo focal. O grupo era acompanhado durante quatro dias consecutivos, a cada duas semanas, desde as 5:20-5:50 até as 17:30-18:00. A localização do grupo era feita através de caminhadas pelo sistema de trilhas da reserva e/ou seguindo as vocalizações emitidas pelo grupo ao amanhecer. O tempo total de observação foi de 566 horas correspondentes a 53 dias. No entanto, para as análises, foram utilizados quatro dias completos por quinzena totalizando

534 horas e 35 minutos de observação (Tabela 1). Os dados obtidos foram analisados por quinzena e não por mês (juntando as quinzenas do mês), devido às diferenças marcadas detectadas entre as quinzenas de novembro. As variações sazonais também não foram analisadas, porque o período de estudo correspondeu principalmente à estação da seca (Figura 4).

Tabela 1 : Número de dias e de horas de observação do grupo focal entre julho e dezembro de 1998. N= número total de dias observados, n= número de dias completos observados e utilizados nas análises. T.O.= Tempo total de observação dos dias completos.

Quinzena	N	n	T.O. (hr.min)
Julho 1	6	4	48:00
Julho 2	4	4	47:75
Agosto 1	4	4	46:45
Agosto 2	4	4	48:15
Setembro 1	6	4	48:35
Setembro 2	6	4	49:10
Outubro 1	5	4	49:20
Outubro 2	4	4	49:20
Novembro 1	4	4	49:10
Novembro 2	5	4	49:30
Dezembro 1	5	4	49:45
Total	53	44	534:35

A composição do grupo focal variou ao longo do estudo devido aos nascimentos e migrações e/ou mortes de alguns indivíduos. No início da pesquisa (abril), o grupo era composto por 10 indivíduos: dois machos adultos, três machos jovens, duas fêmeas adultas, uma fêmea adulta com filhote e uma fêmea jovem (Tabela 2). No início de maio, um macho adulto emigrou ou foi expulso pelo macho dominante. Foram observados dois encontros agonísticos entre estes dois machos e sempre o macho dominante afastou o outro indivíduo do grupo.

Em meados de junho, um filhote nasceu e na primeira semana de julho um macho e uma fêmea desapareceram do grupo. Portanto, no início da coleta sistemática de dados, o grupo era formado por oito indivíduos. Uma semana depois, um dos machos jovens desapareceu do grupo, ficando com sete indivíduos e mantendo-se assim até o final da

amostragem: 1 macho adulto, um macho jovem, duas fêmeas adultas com filhotes e uma fêmea jovem.

Tabela 2 : Variação da composição do grupo focal entre abril e dezembro de 1998.

Abril 1998 :	<p>Composição do grupo (10 membros) 1 macho dominante 1 macho adulto 3 machos jovens 2 fêmeas adultas 1 fêmea adulta com infante 1 fêmea jovem</p>
Maio 1998 :	<p>1 macho adulto emigra ou é expulso pelo macho alfa Composição do grupo (9 membros) 1 macho dominante 3 machos jovens 2 fêmeas adultas 1 fêmea adulta com infante 1 fêmea jovem</p>
Julho 1998* :	<p>Desaparecimento de 2 machos jovens e 1 fêmea adulta ; nascimento de um filhote Composição do grupo (7 membros) 1 macho dominante 1 macho jovem 2 fêmeas adultas com infante 1 fêmea jovem</p>

* Início da amostragem sistemática.

ORGANIZAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação está organizada em três capítulos que são o resultado de um esforço amostral simultâneo. O primeiro capítulo aborda o comportamento alimentar registrado para o grupo focal de *Alouatta seniculus*, incluindo a diversidade e a composição da dieta e suas mudanças quinzenais e a dispersão das sementes engolidas.

O segundo capítulo compreende os dados sobre o investimento total nas atividades do grupo e suas variações quinzenais, assim como o investimento nas atividades ao longo do dia. O terceiro e último capítulo inclui o tamanho e uso da área de vida utilizada pelo grupo focal. O método utilizado para estimar cada uma das variáveis supracitadas, assim como as análises estatísticas aplicadas, são explicadas nos respectivos capítulos.

CAPÍTULO I

HÁBITOS ALIMENTARES E DISPERSÃO DE SEMENTES POR UM GRUPO DE *ALOUATTA SENICULUS*

INTRODUÇÃO

Estudos sobre a ecologia alimentar de primatas neotropicais evidenciam que estas espécies de mamíferos apresentam dietas variadas, que incluem diferentes tipos de alimento (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Terborgh 1983, Chapman 1987, Stevenson *et al.* 1991). Estes têm sido agrupados, de forma geral, em presas animais, partes não reprodutivas das plantas (folhas, exudatos, pecíolos e madeira) e partes reprodutivas das mesmas (frutos, sementes, flores e néctar) (Terborgh 1983, Rylands 1987). As diferenças na dieta destes primatas parecem estar influenciadas por variáveis como, tamanho corporal, requerimentos metabólicos e nutricionais associados a idade e sexo, adaptações anatômicas e fisiológicas do sistema digestivo e densidade, disponibilidade e distribuição dos recursos alimentares (Milton 1979, 1982, Terborgh 1983, Julliot 1994a, Lambert 1998). Devido à disponibilidade diferenciada dos recursos vegetais, o que representa uma sazonalidade bem pronunciada em florestas tropicais, a dieta dos primatas neotropicais muda conforme essas flutuações (Milton 1982, Van Schaik *et al.* 1993, Peres 1994, Julliot 1996a)

A dieta e as estratégias de forrageio das espécies do gênero *Alouatta*, têm sido bastante estudadas (Smith 1977, Milton 1979, Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Gaulin & Gaulin 1982, Braza *et al.* 1983, Estrada & Coates-Estrada 1986, Cuervo *et al.* 1986, Crockett & Eisenberg 1986, Neves & Rylands 1991, Stevenson *et al.* 1991, Simmen 1992, Soini 1992, Julliot & Sabatier 1993, Julliot 1994a,b, 1996a,b, Gilbert 1994, Simmen & Sabatier 1996). Estes trabalhos indicam que os guaribas são o grupo de primatas mais folívoros do neotrópico. No entanto, quando frutos (maduros e imaturos) encontram-se disponíveis na floresta, incorporam uma porção importante deste recurso na sua dieta. Levando-se em conta o anterior, as espécies do gênero *Alouatta*, têm sido classificadas como espécies folívoras-frugívoras. O consumo importante de frutos e a manipulação das suas sementes pelos guaribas, têm feito com que estes primatas sejam reconhecidos como

dispersores primários de sementes (Estrada & Coates-Estrada 1984, 1986, Julliot 1996b, Andresen 1999).

O presente estudo analisou a variação temporal na composição e diversidade da dieta de um grupo de *Alouatta seniculus* numa floresta de terra firme, na Amazônia central brasileira. Paralelamente, foi estimada a frequência de uso das diferentes espécies de plantas utilizadas pelo grupo e foi registrada informação sobre as espécies de plantas dispersadas. Foram realizadas comparações com outros estudos sobre a ecologia alimentar do gênero *Alouatta*, especialmente *A. seniculus*.

MÉTODOS

Os dados sobre os hábitos alimentares do grupo focal foram coletados em dois períodos. No primeiro período, de abril a maio de 1998, foi registrada informação *ad libitum* (Martin & Bateson 1986), sobre o tipo de alimento ingerido, as espécies de plantas consumidas e as espécies de sementes dispersadas. No segundo período, compreendido entre julho e dezembro de 1998, foram realizados registros quantitativos e qualitativos sobre a composição e diversidade da dieta. Para detalhes sobre a localização e as características da área de estudo, remeter-se à introdução geral.

1. Composição da dieta

A composição da dieta do grupo de estudo foi estimada utilizando o método de frequência (Struhsaker 1975, Harrison & Hladik 1986). Neste método, uma unidade de alimentação é registrada para cada recurso alimentar ingerido por um indivíduo do grupo. Uma unidade de alimentação adicional é anotada quando o mesmo recurso alimentar é consumido pelo mesmo indivíduo em outra árvore, ou depois de uma hora de alimentação na mesma árvore. Os infantes não foram incluídos nas contagens. Este método foi selecionado em relação ao "instantaneous scan sampling" (Martin & Bateson 1986), já que dá mais importância relativa aos recursos consumidos raramente. Os tipos de alimento foram divididos em frutos (maduros e imaturos), flores, folhas (brotos, folhas jovens e folhas maduras), terra de cupinzeiro e água, sendo que estas duas foram agrupadas na categoria outros.

A composição global e quinzenal da dieta foi estimada através das unidades de alimentação obtidas por tipo de alimento, e expressas como porcentagens dos registros totais. Diferenças significativas na composição da dieta quinzenal foram analisadas aplicando o teste do Chi-quadrado para independência com $p < 0,05$ (Zar 1996). Para esta análise foi utilizada as unidades de alimentação totais registradas por quinzena.

2. Diversidade

Cada planta utilizada como recurso alimentar por pelo menos um dos membros do grupo, foi marcada com fita colorida, anotando o número e tipo de alimento ingerido e posteriormente localizada no mapa da reserva. Cada árvore recebeu um número único que foi utilizado em observações posteriores sobre o comportamento alimentar do grupo.

Para cada árvore marcada, três amostras foram coletadas, prensadas e desidratadas em uma estufa montada no acampamento. Amostras dos frutos ingeridos foram coletados e fixados em álcool a 70%. O material coletado foi identificado pelo grupo de pesquisadores do Projeto Flora (convênio ODA-INPA), que vem desenvolvendo o guia de campo para árvores de terra firme da Reserva Ducke e pelos Dr. Luis Coelho, Dr. Alexandre A. de Oliveira e Dra. Susan Laurence, que utilizaram a coleção de referência do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). As exsiccatas foram depositadas no herbário do PDBFF.

Na área de estudo, as árvores de Lecythidaceae apresentavam-se etiquetadas e identificadas por um estudo prévio. A identificação das árvores desta família que foram utilizadas pelo grupo, foi fornecida pelo Dr. Scott Mori e Dr. Alexandre A. de Oliveira.

Uma listagem foi obtida com as famílias, os gêneros e as espécies de plantas ingeridas para cada tipo alimentar e incluiu as espécies consumidas durante as observações do primeiro período da amostragem. A frequência de uso de cada espécie pelo grupo, foi avaliada através da sua contribuição correspondente nos registros alimentares obtidos no segundo período de coleta. Para a dieta total e para cada tipo alimentar, foi calculado o número de espécies necessárias para atingir mais do 50% da dieta do grupo.

A diversidade da dieta por categoria de alimento foi analisada através do índice de reciprocidade de Simpson, utilizando a fórmula $D = 1/\sum p_i^2$, onde p_i corresponde à

freqüência de consumo da espécie *i* (Krebs 1999). A variação temporal da diversidade da dieta foi avaliada empregando o mesmo índice de diversidade. No entanto, para estes cálculos foram agrupadas todas as espécies das categorias de folhas, flores e frutos. Paralelamente foram calculados o número de espécies totais e únicas utilizadas em cada quinzena. As espécies únicas foram determinadas levando em consideração as espécies das onze quinzenas amostradas e não só a sobreposição das espécies das quinzenas adjacentes.

3. Dispersão das sementes

As amostras fecais foram coletadas ao longo das observações diárias do grupo de cada quinzena. No acampamento, tais amostras eram analisadas a fim de identificar as espécies de sementes que tinham atravessado intactas o trato digestivo dos guaribas. As sementes eram separadas, lavando as fezes com ajuda de um coador e posteriormente morfotipadas, contadas, pesadas e medidas (comprimento e largura). Para cada espécie identificada ou morfotipada, foi calculada a média e o desvio padrão do peso, comprimento e largura da semente (Zar 1996). A listagem obtida das espécies de sementes dispersadas incluiu os dois períodos de amostragem do estudo.

RESULTADOS

1. Composição da dieta

Um total de 2.933 unidades de alimentação foram registradas ao longo do estudo. O grupo focal de guaribas consumiu principalmente folhas jovens (82,9%), seguidas por flores (7,0%), frutos maduros (6,1%) e outros tipos alimentares (terra de cupinzeiro) e água (3,0%). Folhas maduras e frutos imaturos foram ingeridos em porcentagens muito baixas, 0,7% e 0,3% respectivamente.

Os membros do grupo foram observados bebendo água em buracos existentes nos troncos das árvores (25 registros). Em várias oportunidades, todos os membros do grupo beberam água do mesmo buraco, porém um de cada vez. Os guaribas alimentaram-se de material de cupinzeiros arbóreos (64 registros). Geralmente, ingeriam o material diretamente com a boca ou utilizavam as mãos para pegar pedaços da parede do cupinzeiro. Foi observado que mais de um membro do grupo utilizava o mesmo cupinzeiro, ao mesmo

tempo ou alternadamente. Não foi possível determinar se os cupinzeiros utilizados estavam ocupados por cupins.

A composição da dieta variou significativamente entre as 11 quinzenas amostradas ($X^2 = 1815$; g.l. = 30; $p < 0,001$). Entre julho e setembro (seis quinzenas), a dieta foi quase exclusivamente folívora (92,5-99,1%) (Figura 4). A partir de outubro, a dieta do grupo foi complementada com flores. Em especial, na segunda quinzena de outubro, o consumo de flores foi importante (32,3%), comparado com o valor obtido na dieta total (7,0%). Durante a segunda quinzena de novembro, a dieta do grupo foi frugívora-folívora, sendo o consumo de frutos (55,0%) superior ao de folhas (46,3%). A frutificação de cinco indivíduos de *Goupia glabra* (Celastraceae) na área de vida do grupo e o consumo elevado e exclusivo dos frutos desta espécie, principalmente numa das árvores, explica a composição da dieta obtida para essa quinzena (Figura 4). Em dezembro, não foram ingeridos frutos, sendo a dieta novamente folívora (69,7%) e complementada com flores (22,3%). O consumo de cupinzeiro e água foi sempre baixo mas constante (0,8-6,4%).

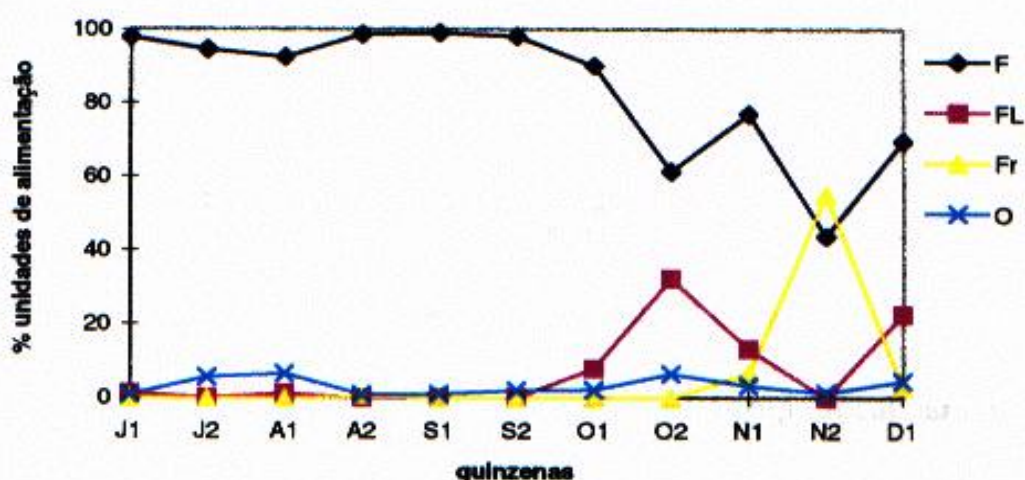


Figura 4: Variação nas porcentagens das unidades alimentares obtidas para cada tipo de alimento utilizado pelo grupo focal, entre julho e dezembro de 1998 (baseado no método de frequência). F = folhas, FL = flores, Fr = frutos, O = outros (cupinzeiro e água).

2. Diversidade da dieta:

Espécies de plantas utilizadas

Um total de 201 espécies, representando 87 gêneros e 33 famílias, foram utilizadas pelo grupo focal, durante os dois períodos de coleta (Anexo 1). Destas, foram utilizadas as

folhas de 183 espécies, as flores de 11 e os frutos de 17 (Figura 5). Destas espécies, 67,1% foram árvores e 32,9% cipós (Anexo 1). O primeiro período de coleta contribuiu com 16 espécies únicas, das quais 11 pertenceram à categoria frutos.

Todas as árvores utilizadas pelos guaribas para frutos e flores foram identificadas. No entanto, a localização das plantas utilizadas como fonte de folhas não foi sempre possível e foi especialmente difícil para as lianas. Foram assim marcadas 68,6% das plantas da categoria folhas. As plantas não localizadas (31,4% representando 12,1% das unidades de alimentação totais registradas), foram excluídas da avaliação do uso de cada espécie pelo grupo focal. Das 359 árvores marcadas, não foi possível coletar 3,3% (12 árvores), nem identificar 1,1% (4 árvores, separadas em 4 morfotipos).

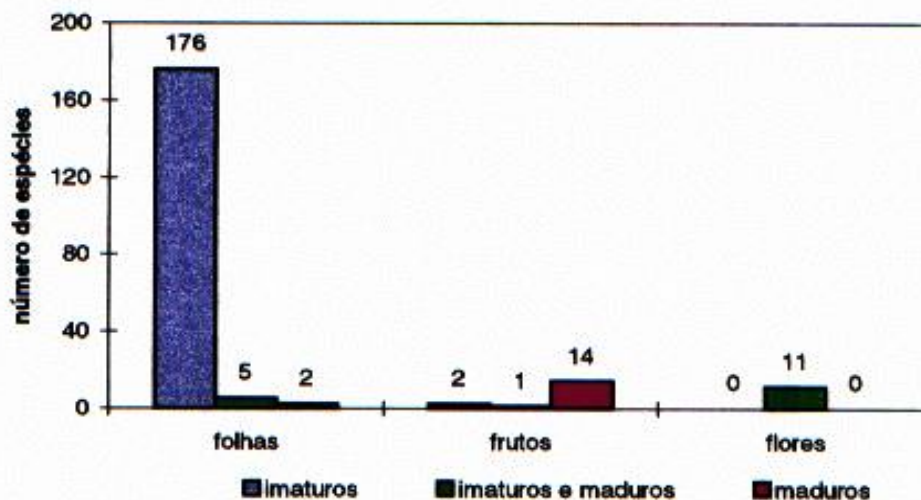


Figura 5: Número de espécies de plantas ingeridas pelo grupo focal para os diferentes tipos alimentares.

Principais famílias

As porcentagens das unidades de alimentação registradas por família, nas três categorias de alimento (folhas, frutos e flores), indicam que as principais famílias utilizadas como alimento pelo grupo focal foram (Tabela 3):

- Para folhas, Leguminosae (34,0%), Moraceae (13,9%) e Burseraceae (9,2%).
- Para flores, Bignoniaceae (46,7%), Leguminosae (30,2%) e Lecythidaceae (10,1%).
- Para frutos, Celastraceae (93,1%).

Tabela 3: Número de espécies por família e porcentagens das unidades de alimentação por família e por cada categoria de alimento. As unidades de alimentação corresponderam aos registros das espécies identificadas (ou morfotipadas) durante o segundo período de coleta. Os valores em negrito representam as porcentagens mais altas.

Família	Número de espécies				Composição da dieta (%)		
	Total	Folha	Fruto	Flor	Folha	Fruto	Flor
Annonaceae	6	6	1	0	1,9	2,7	
Apocynaceae	4	4	0	0	1,0		
Bignoniaceae	10	8	1	3	3,4	1,1	46,7
Bombacaceae	1	1	0	0	1,2		
Burseraceae	9	9	0	0	9,2		
Cecropiaceae	2	2	0	0	2,8		
Celastraceae	1	1	1	0	0,1	93,1	
Chrysobalanaceae	14	14	0	0	5,2		
Connaraceae	2	2	0	0	1,3		
Convolvulaceae	1	1	0	0	1,1		
Duckeodendraceae	1	1	0	0	0,5		
Elaeocarpaceae	1	1	0	0	0,3		
Euphorbiaceae	2	2	0	0	0,3		
Gnetaceae	2	2	0	0	1,0		
Hippocrateaceae	7	7	0	0	2,5		
Lauraceae	4	4	0	1	0,9		1,5
Lecythidaceae	10	8	0	2	4,0		10,1
Leguminosae	62	61	1	2	34,8	2,7	30,2
Melastomataceae	2	2	0	0	0,7		
Meliaceae	1	1	0	0	0,3		
Menispermaceae	8	8	0	0	2,9		
Moraceae	14	11	1	1	13,9	0,5	9,1
Olacaceae	1	1	0	0	0,4		
Polygalaceae	6	6	0	1	3,9		1,0
Rubiaceae	1	1	0	0	0,3		
Sapindaceae	4	4	0	0	1,8		
Sapotaceae	8	7	0	1	3,2		1,5
Ulmaceae	1	1	0	0	0,3		
Violaceae	1	1	0	0	0,5		
Indeterminadas	3	3	0	0	0,8		
Total	189	180	5	11			

Principais espécies

Trinta espécies, pertencentes a 13 famílias (Tabela 4), corresponderam a mais de 50% da dieta total do grupo focal. Estas 29 espécies representaram 14,4% das espécies identificadas no segundo período. Apesar do baixo número de espécies registradas

para frutos e flores, a espécie mais consumida foi explorada como fruto (*Goupia glabra* com 7,4%). As flores das espécies *Arrabidaea chica* e *Dipteryx odorata*, ocuparam o terceiro e quinto lugar respectivamente, na dieta total do grupo. Os brotos de *Dipteryx odorata* foram igualmente explorados e ocuparam o quarto lugar (Tabela 4).

Tabela 4: Espécies que representaram mais de 50% da dieta total do grupo focal, em termos de porcentagens de unidades de alimentação, entre julho e dezembro de 1998.

Família	Espécie	Tipo alimentar	PUA (%) [*]
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i>	frutos	7,4
Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i>	brotos	5,2
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	flor	3,4
Leguminosae	<i>Dipteryx odorata</i>	brotos	2,7
Leguminosae	<i>Dipteryx odorata</i>	flor	2,3
Moraceae	<i>Brosimum potabile</i>	brotos	2,1
Moraceae	<i>Brosimum</i> sp.1	brotos	1,9
Burseraceae	<i>Protium alstonii</i>	brotos	1,8
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp. 2	brotos	1,6
Cecropiaceae	<i>Coussapoa orthoneura</i>	brotos	1,5
Leguminosae	<i>Andira parviflora</i>	brotos	1,5
Lecythidaceae	<i>Lecythis prancei</i>	brotos	1,4
Leguminosae	<i>Machaerium hoehnneanum</i>	brotos	1,3
Leguminosae	<i>Machaerium</i> sp. 1	brotos	1,3
Leguminosae	<i>Acacia altiscandens</i>	brotos	1,3
Leguminosae	<i>Machaerium multifoliatum</i>	brotos	1,3
Polygalaceae	cf. <i>Bredemeyra</i> sp. 2	brotos	1,3
Burseraceae	<i>Protium paniculatum</i>	brotos	1,2
Leguminosae	<i>Machaerium lanceolatum</i>	brotos	1,2
Burseraceae	<i>Protium hebetatum</i>	brotos	1,1
Bombacaceae	<i>Scleronema micranthum</i>	brotos	1,0
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i>	brotos	1,0
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	brotos	0,9
Connaraceae	<i>Connarus</i> sp.	brotos	0,9
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles holostyla</i>	brotos	0,9
Leguminosae	<i>Derris amazonica</i>	brotos	0,9
Polygalaceae	<i>Moutabea</i> sp. 1	brotos	0,8
Cecropiaceae	<i>Pourouma minor</i>	brotos	0,8
Leguminosae	<i>Bocoa viridiflora</i>	brotos	0,8
Leguminosae	<i>Inga</i> cf. <i>perizifera</i>	brotos	0,8
Total			51,6

* PUA = Porcentagem das unidades de alimentação.

Principais espécies por categoria de alimento

Das 201 espécies ingeridas pelo grupo focal (durante os dois períodos), 93,0% foram utilizadas exclusivamente em uma categoria de alimento: 174 espécies para folhas, 4 para flores, 13 para frutos. As porcentagens de sobreposição¹ entre as espécies das diferentes categorias foram de 3,2%, 1,5% e 3,7% para folhas-flores, folhas-frutos e flores-frutos, respectivamente. Estes resultados sugerem que existe uma distinção entre as espécies utilizadas pelos guaribas nas três categorias de alimento.

Na categoria folhas, 34 espécies (de 13 famílias) foram necessárias para atingir mais de 50% da dieta (Tabela 5). Foram altamente consumidas quatro espécies de *Brosimum* (*B. rubescens*, *B. potabile*, *B. sp.1*, *B. sp.2*), *Dipteryx odorata* e *Protium altstonii*. Em contraste, só duas espécies para flores (*Arrabidaea chica* e *Dipteryx odorata*) e uma para frutos (*Goupia glabra*) foram necessárias para representar mais de 50% da dieta nas respectivas categorias (Tabela 5). Estes resultados sugerem que, para o período de estudo, os guaribas geralmente exploraram muitas espécies de folhas em concentrações baixas, enquanto, para frutos e flores, os guaribas aproveitaram intensamente poucas espécies. No entanto, a baixa disponibilidade de frutos no segundo período de coleta, pode explicar o comportamento alimentar descrito.

¹ Sobreposição = número de espécies compartilhadas*100/número total de espécies para as duas categorias.

Tabela 5: Espécies representando mais de 50% das unidades de alimentação em cada categoria de alimento, entre julho e dezembro de 1998.

Família	Espécie	PUA (%)
Folhas		
Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i>	6,2
Leguminosae	<i>Dipteryx odorata</i>	3,2
Moraceae	<i>Brosimum potable</i>	2,5
Moraceae	<i>Brosimum sp.1</i>	2,3
Burseraceae	<i>Protium alstonii</i>	2,2
Sapotaceae	<i>Brosimum sp. 2</i>	2,0
Cecropiaceae	<i>Coussapoa orthoneura</i>	1,8
Leguminosae	<i>Machaerium hoehnneanum</i>	1,8
Leguminosae	<i>Andira parviflora</i>	1,7
Lecythidaceae	<i>Lecythis prancei</i>	1,6
Leguminosae	<i>Machaerium sp. 1</i>	1,6
Leguminosae	<i>Acacia altiscandens</i>	1,5
Leguminosae	<i>Machaerium multifoliatum</i>	1,5
Polygalaceae	cf. <i>Bredemeyra sp. 2</i>	1,5
Burseraceae	<i>Protium paniculatum</i>	1,5
Leguminosae	<i>Machaerium lanceolatum</i>	1,4
Burseraceae	<i>Protium hebetatum</i>	1,3
Bombacaceae	<i>Scleronema micranthum</i>	1,2
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i>	1,2
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	1,1
Connaraceae	<i>Connarus sp.</i>	1,1
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles holostyla</i>	1,1
Leguminosae	<i>Derris amazonica</i>	1,1
Polygalaceae	<i>Moutabea sp. 1</i>	1,0
Cecropiaceae	<i>Pourouma minor</i>	1,0
Leguminosae	<i>Bocoa viridiflora</i>	1,0
Leguminosae	<i>Inga cf. perizifera</i>	1,0
Burseraceae	<i>Protium polybotryum</i>	0,9
Leguminosae	<i>Machaerium sp. 4</i>	0,9
Leguminosae	<i>Swartia polyphylla</i>	0,9
Leguminosae	<i>Machaerium aureiflorum</i>	0,8
Annonaceae	<i>Duguetia flagellaria</i>	0,8
Hippocrateaceae	sp.	0,8
Leguminosae	<i>Machaerium ferox</i>	0,8
Total		51,6
Flores		
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	41,2
Leguminosae	<i>Dipteryx odorata</i>	27,6
Total		68,8
Frutos		
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i>	93,1

Índices de diversidade e variações quinzenais

A diversidade da dieta do grupo focal foi maior para a categoria folhas (6,2) que para flores (3,1). Para frutos observou-se um valor bem menor (1,2), que pode ser explicado pelo baixo número de espécies registradas nessa categoria (5).

Os índices de diversidade da dieta, incluindo todas as categorias de alimento, variaram consideravelmente (2,9-30,4), ao longo das quinzenas amostradas (Tabela 6). Os valores mais baixos corresponderam àquelas quinzenas em que, além de poucas espécies exploradas, uma ou duas espécies foram consumidas intensamente (mais de 15% dos registros totais). Assim explica-se porque a diversidade da dieta foi especialmente baixa na segunda quinzena de novembro (2,9), na qual os guaribas consumiram intensamente uma só espécie de fruto, *Goupia glabra* (57,6% da dieta da quinzena). A segunda quinzena de agosto e a primeira de novembro apresentaram os índices mais elevados (29,7 e 30,4 respectivamente). Além de serem as quinzenas com maior número de espécies, exibiram o consumo mais equitativo das espécies utilizadas.

O número de espécies utilizadas pelo grupo focal variou de uma quinzena para outra. Com exceção da segunda quinzena de novembro, as porcentagens de espécies únicas detectadas por quinzena foram sempre menores do que 50,0% (Tabela 6). A utilização de uma mesma espécie por categoria (especialmente para folhas e flores) ocorreu em diferentes quinzenas, as quais nem sempre foram adjacentes. Diferentes árvores, de uma mesma espécie explorada para folhas, foram utilizadas em diferentes quinzenas, sugerindo que a produção de folhas para algumas espécies da floresta é assincrônica.

Tabela 6: Número de espécies totais e únicas, e índices de reciprocidade de Simpson (1/D) para cada quinzena amostrada entre julho e dezembro de 1998.

Quinzenas	No. spp. totais		1/D
	totais	únicas	
J1	16	4	12,1
J2	11	2	8,9
A1	24	6	16,7
A2	39	11	29,7
S1	38	16	17,3
S2	38	11	16,1
O1	28	12	21,6
O2	21	6	10,2
N1	41	19	30,4
N2	17	9	2,9
D1	36	13	13,6

A curva de acumulação de espécies de plantas utilizadas como alimento pelos guaribas, foi obtida através da soma do número de espécies novas registradas por quinzena. Não foi incluído o número de espécies registradas durante o primeiro período da amostragem, isto é entre abril e maio de 1998. Esta curva correspondeu a uma assíntota que ainda não atingiu o platô esperado de saturação de espécies (Figura 6). Este resultado é de se esperar já que o presente estudo abrangeu apenas cinco meses e meio e não incluiu o pico de frutificação da floresta (janeiro-abril).

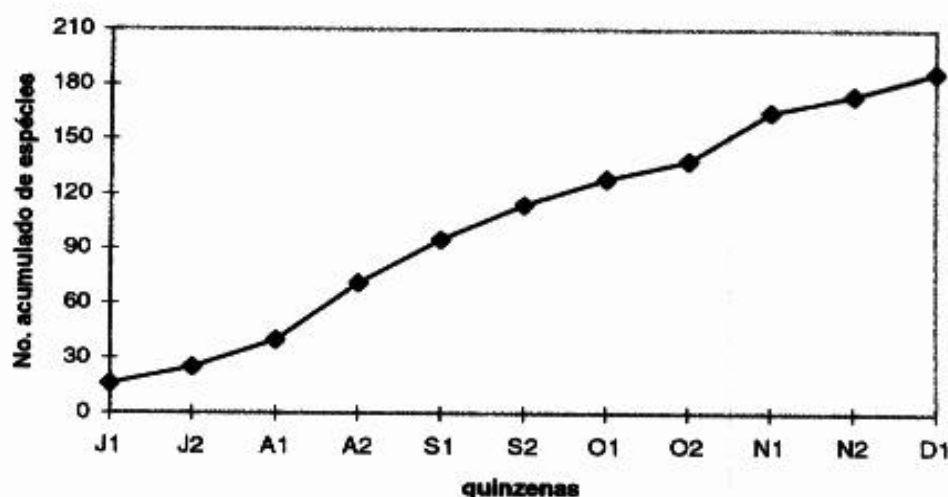


Figura 6: Número acumulado de espécies de plantas ingeridas pelo grupo focal por quinzena entre julho e dezembro de 1998.

3. Dispersão das sementes

O grupo de *Alouatta seniculus* engoliu e dispersou as sementes de 12 espécies de plantas, durante os dois períodos de estudo (Tabela 7). Deste total apenas *Goupia glabra*, foi coletada nas fezes durante o segundo período. As outras 5 espécies de frutos registradas neste período foram consumidas ocasionalmente e em baixas porcentagens. Isto pode explicar o fato das suas sementes não terem sido coletadas nas amostras fecais. Por este motivo, não foram consideradas nos cálculos.

A predação de sementes pelos guaribas não foi observada e só sementes intactas foram encontradas nas fezes coletadas. Um total de 103 amostras fecais (35.265 g de peso fresco de fezes) foram analisadas e só 21 continham sementes (20,4%). Foram separadas e contadas 2.979 sementes. O tamanho das sementes dispersadas variou em comprimento (11,20 - 21,96 mm), largura (7,12 - 14,48 mm) e peso (0,2 - 2,6 g) (Tabela 7).

As sementes de *Goupia glabra* não foram incluídas na contagem total de sementes coletadas devido a seu tamanho pequeno (<2 mm de comprimento). No entanto, mais de 1500 sementes foram estimadas por amostra fecal coletada para esta espécie (n= 9), totalizando aproximadamente 13.500 sementes dispersadas.

Tabela 7: Espécies dispersadas pelo grupo focal durante os dois períodos de estudo. Para cada espécie, calculou-se a média e desvio padrão do comprimento (C), largura e peso das sementes (P). Para *Goupia glabra* não foram realizadas as medições anteriores.

Família	Espécie		N	C (mm)	L (mm)	P (g)
Combretaceae	<i>Buchenavia grandis</i>	X	26	19,46	11,69	1,3
		DP		1,37	0,55	0,2
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea nitida</i>	X	23	17,13	10,66	1,0
		DP		1,09	0,70	0,1
Hippocrateaceae	sp.	X	22	21,96	12,07	1,6
		DP		1,52	1,22	0,2
Icacinaeae	<i>Dendrobangia boliviana</i>	X	18	17,73	9,16	0,7
		DP		1,18	0,54	0,1
Moraceae	<i>Helicostylis tomentosa</i>	X	30	9,01	7,17	0,2
		DP		0,66	0,23	0,0
Myristicaceae	<i>Virola</i> sp.	X	30	22,10	14,54	2,7
		DP		1,77	0,96	0,5
Sapotaceae	<i>Pouteria eugeniifolia</i>	X	27	21,38	11,28	1,3
		DP		1,34	0,78	0,2
Sapotaceae	<i>Pouteria hispida</i>	X	29	20,46	12,71	1,8
		DP		1,68	1,22	0,3
Sapotaceae	<i>Pouteria reticulata</i>	X	29	15,10	8,25	0,5
		DP		0,49	0,39	0,1
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp. 1	X	30	20,78	12,13	1,8
		DP		1,38	0,95	0,3
Indeterminada	Indeterminada	X	22	11,25	7,16	0,4
		DP		0,81	0,52	0,1
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i>			-	-	-

DISCUSSÃO

1. Composição da dieta

Estudos sobre a composição da dieta de vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas geográficas, vêm reportando uma dieta folívora-frugívora (Tabela 8), complementada com flores, terra de cupinzeiro, casca e musgo. Esta dieta básica apresenta mudanças temporais drásticas que variam de acordo com a oferta de recursos. Quando os frutos estão disponíveis na floresta, os guaribas exploram este recurso e consomem folhas paralelamente. Durante o período de escassez de frutos, estes primatas concentram a sua alimentação principalmente em folhagem (Gaulin & Gaulin 1982, Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Neves & Rylands 1991, Julliot & Sabatier 1993, Gilbert 1994, Simmen & Sabatier 1996, Andresen 1999). Na Guiana Francesa, por exemplo, Julliot & Sabatier

(1993) encontraram que o consumo de frutos podia variar entre de 0 e 50,8%.

Os dados obtidos no presente estudo indicam que a composição da dieta do grupo focal foi principalmente folívora. O consumo de folhas foi maior (83,5%) e a ingestão de frutos foi menor (6,4%), em relação aos dados supracitados (Tabela 8). Apesar de dados fenológicos não terem sido coletados paralelamente aos dados quantitativos dos guaribas, Oliveira (1997) reportou (para a mesma área onde se desenvolveu este estudo) que o pico de frutificação concentra-se no primeiro semestre do ano, simultaneamente à estação chuvosa. Levando-se em conta, que a coleta sistemática de dados foi desenvolvida principalmente no período da seca, os resultados sugerem que o período de amostragem correspondeu a uma escassez extrema de frutos na área. Isto refletiu-se na composição da dieta dos guaribas, que responderam a esta situação, obtendo os nutrientes necessários principalmente das folhas (Figura 4).

Tabela 8: Composição da dieta (%) de vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo. I= imaturo, M= maduro, F= frequência de consumo, TA= tempo de alimentação, ISS= "instantaneous scan sampling", MF= método de frequência.

Localização	dieta				Flor	Semente	Tempo (meses)	Método	Referência
	Folha		Fruto						
	I	M	I	M					
Suriname	14,3	14,3	69		2,4	0	11	F	1
Colômbia	44,5	7,5	13,9	28,4	5,4	0	10	TA	2
Peru	44		56		0	0	6	ISS (10')	3
Guiana Francesa	54	3	4	21,5	12,6	0	19	MF	4
Guiana Francesa	55,7	1,2	0,5	41,5	0,7	0	6	MF	5
Brasil (PDBFF-10 ha)	56		13,5		4	27	5	ISS (5')	6
Brasil (PDBFF-vários fragmentos e reserva 1501)	61,7		38,1		0	0	18	ISS (5')	7
Brasil (PDBFF-Reserva 1501)	82,9	0,7	0,3	6,1	7	0	5 1/2	MF	8

1. Mittermeier & Van Roosmalen 1981, 2. Gaulin & Gaulin 1982, 3. Andresen 1999, 4. Julliot & Sabatier 1993, 5. Simmen & Sabatier 1996, 6. Neves & Rylands 1991, 7. Gilbert 1994, 8. Presente estudo.

Da mesma forma que os estudos supracitados (Tabela 8), variações temporais na composição da dieta foram detectadas neste trabalho. De uma dieta quase 100% folívora registrada nos três primeiros meses (seis quinzenas), os guaribas começaram a

complementar a sua dieta com outros recursos nos três últimos meses de coleta. A disponibilidade de flores levou os guaribas a aproveitarem esta fonte de alimento, mas sempre em menor proporção do que as folhas. Igualmente, a coleta massiva de frutos de *Goupia glabra* na floresta foi observada no meio de novembro e correspondeu a um evento curto, de aproximadamente duas semanas de duração. Cinco árvores frutificaram na área de vida dos guaribas, que além de serem intensamente exploradas pelo grupo focal (em especial uma delas), foram aproveitadas por outras quatro espécies de primatas (*Cebus apella*, *Ateles paniscus*, *Chiropotes satanas* e *Pithecia pithecia*) e várias espécies de aves (papagaios, jacus, jacamins, entre outras). Esta concentração de várias espécies de animais nesta fonte de alimento, sugere que a disponibilidade de frutos na área foi baixa nesse período. Na segunda quinzena de novembro, os guaribas concentraram sua atividade de forrageio (55,0%; ver capítulo II) no consumo desta espécie de fruto e isto provocou uma mudança forte na composição da dieta do grupo. A ingestão de frutos foi maior que o consumo de folhas e portanto esta quinzena foi a única na qual os guaribas apresentaram uma dieta folívora-frugívora (Figura 4).

As observações *ad libitum* realizadas entre abril e maio do mesmo ano, indicam que nessa época a utilização de frutos na dieta foi importante. De fato, 12 das 17 espécies totais observadas na categoria frutos foram registradas nesses dois meses. Com exceção de *Goupia glabra*, cada uma das quatro espécies registradas no segundo período de coleta foi consumida oportunisticamente (i.e. numa ocasião e só por alguns membros do grupo). Duas destas espécies foram ingeridas em estado imaturo. Portanto, os resultados obtidos sugerem que a dieta dos guaribas apresenta uma plasticidade, através da qual as mudanças na tendência folívora e folívora-frugívora variam de acordo com a oferta de recursos na área de vida do grupo.

Os resultados sobre a composição da dieta obtidos por Neves & Rylands (1991) num fragmento de 10 ha do PDBFF, mostraram resultados diferentes aos encontrados neste trabalho. Além do consumo de frutos ser maior, os autores reportaram que o grupo de guaribas consumiu sementes. O grupo focal nunca foi observado predando sementes. Estas divergências podem dever-se ao fato de que o grupo estudado por Neves & Rylands (1991),

estava numa área fragmentada onde a composição florística e oferta de recursos são diferentes.

Os guaribas da área de estudo apresentaram algumas características particulares na sua dieta. Enquanto que para várias populações de guaribas (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Gaulin & Gaulin 1982, Thoisy & Richard-Hansen 1997), frutos imaturos e folhas maduras representam uma porcentagem considerável na dieta (8-28% e 6-27% respectivamente), as porcentagens registradas neste estudo foram extremamente baixas (0,3% e 0,6% respectivamente). Valores baixos para essas duas categorias de alimento (4% e 3% respectivamente) foram também reportados para um grupo de *Alouatta seniculus*, na Guiana Francesa durante o período de escassez de frutos (Julliot & Sabatier 1993, Simmen & Sabatier 1996).

Não foram coletadas informações necessárias para esclarecer o alto consumo de folhas jovens (ou o baixo consumo de folhas maduras) pelo grupo focal, em termos energéticos e nutricionais. No entanto, vários aspectos da dieta registrada podem ser avaliados com a informação existente na literatura. De fato, preferências por folhas jovens têm sido reportadas para várias espécies de guaribas (Glander 1978, Milton 1978, 1979, 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Estrada 1984, Julliot & Sabatier 1993). Simmen & Sabatier (1996) propuseram que os guaribas são capazes de minimizar a ingestão de folhas maduras, simplesmente porque as folhas jovens das espécies exploradas encontram-se disponíveis na floresta durante a escassez de frutos. De fato, para o mesmo grupo de macacos, Julliot & Sabatier (1993) encontraram que folhas maduras foram parte importante da sua dieta (17%), unicamente durante o período de abundância de frutos.

Outros estudos sugerem que o maior conteúdo protéico e o menor conteúdo de fibras (digestibilidade) e compostos secundários (toxinas e taninos), estariam influenciando a preferência por folhagem nova por parte dos guaribas (Glander 1978, Milton 1979, Gaulin & Gaulin 1982). Milton (1979) indicou que a proporção de folhas na dieta dos guaribas pode estar igualmente limitada pela necessidade de fontes de energia instantânea, disponível em forma de carboidratos não estruturais. As folhas jovens são deficientes nestes nutrientes, enquanto que a polpa dos frutos maduros e o néctar das flores constituem

as fontes principais de energia instantânea na dieta dos guaribas, necessárias para a manutenção e o desenvolvimento das atividades diárias.

É provável que os guaribas deste estudo enfrentaram problemas para manter seu equilíbrio energético, especialmente nos três primeiros meses de coleta, em que a dieta esteve composta quase 100% por folhas. Sabe-se que a quantidade de alimento ingerido é limitada pela capacidade do trato digestivo e tempo de passagem dos alimentos (Milton 1979). Portanto, para compensar a falta de fontes de energia instantânea na sua dieta, o grupo teve que ingerir principalmente folhas jovens, minimizando assim o consumo de comida de baixa qualidade. Comendo folhas jovens e não maduras, os guaribas estariam ingerindo uma quantidade maior de comida devido ao menor conteúdo de fibras. Nos três últimos meses de coleta, os guaribas sempre incorporaram energia assimilável e instantânea através dos frutos e/ou flores, alternadas com proteína proveniente da folhagem.

A geofagia tem sido observada em primatas neotropicais (Hirabuki & Izawa 1990, Izawa & Lozano 1990, Stevenson *et al.* 1991, Julliot & Sabatier 1993, Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994) e em primatas do Velho Mundo (Harrison & Hladik 1986, Davies & Baillie 1988). Cinco explicações têm sido sugeridas para esclarecer este comportamento comum em primatas folívoros. A primeira indica que os primatas comem terra na procura de minerais suplementares (Davies & Baillie 1988, Hirabuki & Izawa 1990, Julliot & Sabatier 1993). A segunda propõe que este comportamento está associado ao consumo de folhas com conteúdos de taninos e, portanto facilitaria a adsorção de compostos secundários (Hladik & Guegen 1974 em Julliot & Sabatier 1993). A terceira sugere que a terra proveria ajuda mecânica na digestão dos primatas (Jolly 1985 em Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994). A quarta propõe que os primatas consumiriam terra para aliviar os distúrbios digestivos (Davies & Baillie 1988). A quinta indica que os Chimpanzés ingerem terra de cupinzeiro para ter informação sobre o estatus reprodutivo dos cupins (Uehara 1982 em Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994). No presente estudo, as quatro primeiras explicações seriam possíveis. Independente do motivo deste comportamento alimentar, os resultados estão indicando que os guaribas precisam incorporar este alimento na sua dieta.

Neves & Rylands (1991) e Gilbert (1994) acompanharam um e vários grupos de guaribas respectivamente, nas reservas do PDBFF. Os autores não observaram o consumo de terra de cupinzeiro. Este fato poderia ser explicado pela metodologia utilizada no registro da dieta (Tabela 8). O método de frequência exige que o pesquisador esteja continuamente monitorando a ingestão de alimento por qualquer membro do grupo. Em contraste, o método do "instantaneous scan sampling" (ISS), utilizado nos dois estudos citados, registra o tipo de alimento em intervalos de 5 minutos. Levando em conta que o consumo de terra de cupinzeiro é um evento de curta duração, é possível que seja difícil detectar estes eventos com o método do ISS.

2. Diversidade da dieta:

Diferenças na diversidade da dieta de espécies próximas de primatas têm sido atribuídas à disponibilidade das plantas exploradas por elas (Maisels & Gautier-Hion 1994). Lugares que apresentam uma alta diversidade de plantas, estariam oferecendo um número maior de recursos potenciais para os macacos (Neves & Rylands 1991, Julliot 1994a). Os estudos desenvolvidos na região da Amazônia têm encontrado um número elevado de espécies utilizadas pelos guaribas (Neves & Rylands 1991, Julliot 1994a, Simmen & Sabatier 1996). Em contraste, estudos sobre guaribas em outras regiões neotropicais (Panamá, Costa Rica, Colômbia), exibem uma dieta menos diversa (60 espécies aproximadamente) (Smith 1977, Milton 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Estrada 1984). O grupo focal apresentou um padrão similar ao encontrado para a região Amazônica (Tabela 9). Porém, o número total de espécies exploradas pelo grupo foi maior. Em especial, a contribuição de espécies de folhas foi importante em relação aos registrados nos trabalhos da tabela 9. Na área de estudo, a identificação de árvores com DAP (diâmetro à altura do peito) maior do que 10 cm, em três parcelas de 1 hectare cada uma (uma delas incluída na área de vida do grupo), indicou uma alta diversidade de espécies (Oliveira 1997). Foram amostradas 513 espécies pertencentes a 52 famílias nos três hectares, colocando esta área como uma das mais diversas da região amazônica (Oliveira 1997). Através do mesmo método, na Guiana Francesa foram registradas 339 espécies de 55 famílias. Apesar das diversidades de plantas das duas áreas serem diferentes, ambas são elevadas. Portanto, sugere-se que um outro fator poderia esclarecer o registro elevado de

espécies de folhas. Neste estudo foi possível coletar um alto número de espécies de lianas (68,6%), que geralmente são de difícil localização e amostragem. Em contraste, na Guiana Francesa foram identificadas somente 50,9% das espécies de plantas que tiveram suas folhas consumidas. Igualmente, no estudo de Neves & Rylands (1991), além de ter sido desenvolvido numa área fragmentada, não foram coletadas as espécies de lianas exploradas pelos guaribas devido ao difícil acesso e localização (com exceção de três espécies).

Tabela 9: Número de espécies registradas na dieta de vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo.

Localização	Espécies totais	Espécies frutos	Espécies folhas	Duração (meses)	Referência
Colômbia	52	14	33	10	Gaulin & Gaulin 1982
Guiana Francesa	195	97	96	19	Julliot & Sabatier 1993
Brasil (PDBFF-10 ha)	130	18	75	5	Neves & Rylands 1991
Brasil (PDBFF-Reserva Km 41)	201	17	180	7 1/2	Presente estudo

* Inclui os dados do primeiro e segundo período de coleta.

O baixo número de espécies de frutos obtidas no presente estudo, justifica-se pelo fato deste não ter incluído o período de frutificação. De fato, o grupo focal foi observado explorando várias espécies de frutos, especialmente da família Sapotaceae durante o primeiro semestre de 1998 (Ellen Andresen, com. pess.). Comparações com a área da Guiana Francesa, em relação à ingestão de frutos, seriam mais corretas com a obtenção de dados do grupo focal durante o pico de frutificação da floresta.

A frequência de uso das espécies exploradas pelos guaribas parece também estar relacionada à diversidade de plantas da área. O grupo focal consumiu muitas espécies de folhas, mas a maioria em frequências baixas. Isto refletiu-se no fato que o grupo precisou de 30 espécies para atingir 50% da sua dieta total. Igualmente na Guiana Francesa (Julliot 1994a), os guaribas requeriram 40 espécies para atingir o 50% da dieta. Em contraste, outros estudos com guaribas reportam um máximo de 6 espécies para atingir 50% da dieta total (Milton 1980, Chiarello 1994, Limeira 1997).

A nível de famílias, os guaribas estudados apresentaram uma preferência marcada pelas folhas da família Leguminosae, em termos de número de espécies. Porém, não foram as mais ingeridas em termos de unidades de alimentação (com exceção de *Dipteryx odorata*-Tabela 4). As folhas de Leguminosae caracterizam-se por serem ricas em nitrogênio e, simultaneamente, serem atrativas para os herbívoros (Mckey 1994). Para se defender dos ataques destes, as folhas apresentam uma variedade de compostos secundários, um tempo de vida curto e uma rápida taxa de substituição (Mckey 1994). Estas características intrínsecas das folhas desta família poderiam explicar, por um lado, a preferência dos guaribas por elas, os quais as consumiriam pelo alto conteúdo de nitrogênio. Por outro lado, explicariam a ingestão em quantidades pequenas pois evitariam assim um acúmulo de compostos secundários. O baixo consumo de folhas poderia explicar-se igualmente porque as folhas jovens encontram-se disponíveis por um tempo curto na floresta. Para esclarecer este aspecto na dieta dos guaribas, seria necessário realizar análises químicas das folhas exploradas e acompanhar a produção de folhas novas na floresta.

A preferência por folhas de *Brosimum* (Moraceae) é difícil de explicar, porque desconhece-se os compostos presentes nelas. Contudo, seria importante ressaltar o fato de que estas espécies apresentam látex, inclusive nas folhas. Ao ingeri-las, estariam consumindo látex que pode ter nutrientes importantes.

3. Dispersão das sementes

Baseando-se nos poucos dados obtidos, encontrou-se que as espécies de frutos ingeridas (com exceção das cinco espécies consumidas oportunisticamente), foram dispersadas por endozoocoria pelo grupo focal. Neste tipo de dispersão, os frutos são ingeridos afim de aproveitar a polpa, enquanto que as sementes são engolidas sem ser mastigadas e passando intactas através do trato digestivo do animal. As sementes dispersadas apresentaram tamanhos variados, desde sementes pequenas como as de *Goupia glabra* (Celastraceae) até sementes grandes de *Pouteria* spp. (Sapotaceae). Durante o primeiro semestre de 1998, foi observada (Ellen Andresen, com. pess.) a dispersão de mais de 10 espécies pertencentes à família Sapotaceae pelo grupo focal. Isto aconteceu

paralelamente a uma alta disponibilidade de frutos desta família na floresta e ao conseqüente consumo elevado por parte dos guaribas.

Devido a coleta de dados ter sido desenvolvida no período de escassez de frutos, a informação obtida sobre a dispersão de sementes foi limitada. Não foi possível registrar informação sobre o tempo de retenção, lugar, distância e padrões de dispersão das sementes engolidas. No entanto, os resultados concordam com os reportados por Estrada & Estrada-Coates (1984), Julliot (1996b) e Andresen (1999), os quais indicaram que os guaribas atuam como importantes dispersores primários de sementes.

CAPÍTULO II

PADRÕES DE ATIVIDADE DE UM GRUPO DE *ALOUATTA SENICULUS*

INTRODUÇÃO

O estudo sobre como as espécies alocam seu tempo em diferentes atividades permite esclarecer vários aspectos da sua ecologia básica, indicando como as espécies organizam as suas vidas e como elas interagem temporalmente com seu entorno (Smith 1977, Terborgh 1983, Defler 1996). Por outro lado, demonstra a importância que as mesmas atribuem a cada uma das atividades, a fim de garantir a sua sobrevivência e reprodução (Defler 1996).

Estudos sobre a ecologia de várias espécies de primatas neotropicais, indicam que a alocação de tempo nas diferentes atividades destes mamíferos mudam de acordo com fatores como tamanho corporal, dieta, distribuição e abundância de recursos alimentares, entre outros (Smith 1977, Milton 1980, Rylands 1982, Gaulin & Gaulin 1982, Terborgh 1983, Oates 1987). Espécies frugívoras (por exemplo do gênero *Ateles*), com sistemas digestivos adaptados a uma rápida digestão de frutos (ricos em carboidratos e portanto em energia instantânea), investem uma parte importante do dia procurando recursos alimentares concentrados, mais espaçados e nem sempre disponíveis no ambiente (Milton 1978). Em oposição, espécies folívoras, como os guaribas, enfrentam problemas na extração de nutrientes (Gaulin & Gaulin 1982), precisando assim de longos períodos de descanso que lhes permitem processar grandes quantidades de material vegetal de baixa qualidade (ricos em proteína disponível só a longo prazo), mas de aquisição relativamente fácil (Milton 1978, Terborgh 1983).

O objetivo do presente estudo foi determinar os padrões de atividade para o grupo focal de guaribas e estimar as suas variações ao longo das quinzenas amostradas. Paralelamente foi estimado o tempo diário alocado nas atividades, a fim de determinar se existia um padrão na hora da realização destas, ao longo do dia. Também foi avaliada a influência das mudanças da dieta nos padrões de atividade quinzenais.

MÉTODO

Os dados sobre os padrões de atividade do grupo focal, foram registrados no segundo período da amostragem, entre julho e dezembro de 1998. Para detalhes sobre a localização e as características da área de estudo, remeter-se à introdução geral. O método "instantaneous scan sampling" (Martin & Bateson 1986), com intervalos de cinco minutos, foi utilizado para estimar a porcentagem do tempo alocado nas atividades desenvolvidas pelo grupo focal. A cada cinco minutos, registrava-se a atividade de todos os indivíduos visíveis ao observador durante 1 minuto (10 s. por indivíduo). Os infantes não foram incluídos na amostragem. Este método foi selecionado levando em consideração que esta espécie caracteriza-se por ser pouco ativa, ter uma alta coordenação grupal e por realizar a maioria das suas atividades conjuntamente (Milton 1978, Julliot & Sabatier 1993).

As atividades do grupo foram divididas em:

1. *Repouso*: Sentado, deitado ou dormindo, geralmente associado com períodos de inatividade.
2. *Forrageio*: Procurando o alimento na árvore, colhendo, trazendo para a boca e mastigando.
3. *Deslocamento*: Progressão do grupo e movimentos individuais entre as copas das árvores.
4. *Outras*: interações com outros grupos de *A. seniculus* da área, interações com outras espécies simpátricas de primatas, deposições fecais (nesta espécie geralmente o grupo defeca simultaneamente) e vocalizações emitidas pelos membros.

Os dados foram analisados, somando-se o número de indivíduos registrados em cada uma das atividades, durante os quatro dias de amostragem da quinzena, e dividindo pelo número total de horas de observação desses dias da quinzena. Esta padronização dos dados foi realizada devido à variação no tempo de observação por dia, dentro das quinzenas e entre elas (Tabela 1- métodos gerais). Para o período total de estudo e para cada quinzena, o número de registros obtidos foi expresso como a porcentagem do tempo investido em cada uma das atividades. Para saber se existiam diferenças significativas no investimento

em cada uma das atividades entre as quinzenas, foi aplicado o teste de Chi-quadrado para independência, com $p < 0,05$ (Zar 1996). Para esta análise, foram utilizadas as frequências totais obtidas para cada atividade por quinzena.

O investimento nas atividades ao longo do dia foi calculado para o período total de estudo e expressado em porcentagens. O dia foi dividido em seis classes horárias: 5:20-8:00, 8:00-10:00, 10:00-12:00, 12:00-14:00, 14:00-16:00 e 16:00-18:00. Diferenças significativas no tempo diário alocado nas atividades entre as classes horárias foram analisadas aplicando o teste do Chi-quadrado para independência com $p < 0,05$ (Zar 1996). As frequências totais obtidas para cada atividade por classe horária foram utilizadas para esta análise. O tempo alocado em cada atividade ao longo do dia também foi estimado quinzenalmente. Variações consideráveis foram encontradas nos padrões diários de atividade entre as quinzenas. Portanto, os dados foram expressos através da média e o desvio padrão da frequência de indivíduos registrados durante as quinzenas, para cada atividade e por cada classe horária.

RESULTADOS

Durante o período total de estudo, o grupo focal investiu 67,8% do tempo repousando, 22,2% forrageando, 8,8% deslocando-se e 1,5% em “outras” atividades ($n=31.838$ registros). Este padrão de atividades variou significativamente entre as quinzenas ($X^2 = 1457$; g.l. = 30 $p < 0,001$). Estas diferenças atribuem-se principalmente à segunda quinzena de novembro na qual, o grupo alocou tempos similares no forrageio (48,1%) e no repouso (46,0%) e uma porcentagem menor no deslocamento (4,5%) (Figura 7). Nas outras quinzenas, o padrão descrito para o período total foi mantido. Assim, uma alta proporção do tempo foi dedicada a repousar (66-75%), depois a forragear (15-23%), se deslocar (8-12%) e por último a “outras” atividades (1-2%) (Figura 7).

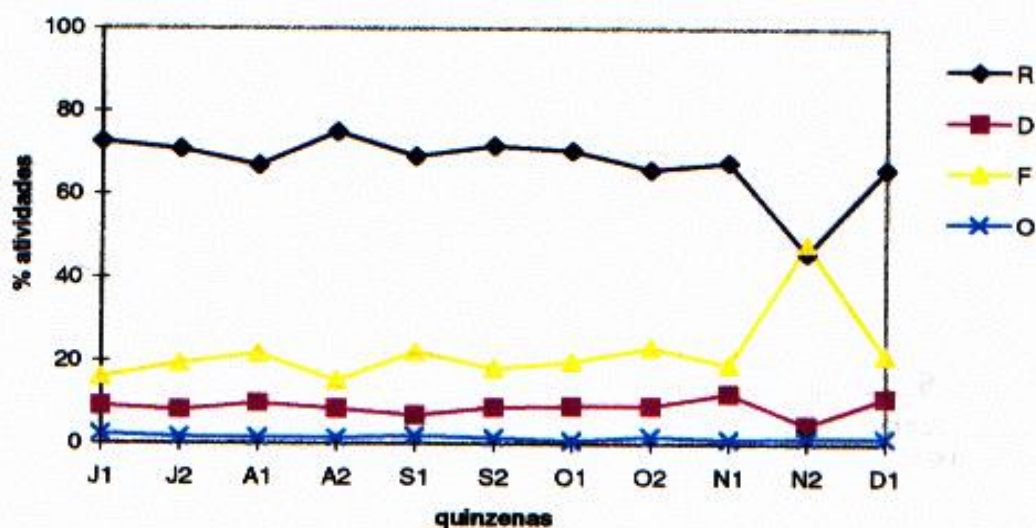


Figura 7: Variação nas porcentagens de cada atividade realizada pelo grupo focal, entre julho e dezembro de 1998 (baseado em registros instantâneos de 5 minutos de intervalo). R= repouso, D= deslocamento, F= forrageio, O= outros.

Para o período total de estudo, a principal atividade realizada ao longo do dia pelo grupo foi o repouso, especialmente antes das 8:00 horas e depois das 16:00 horas (>77%). Com o decorrer do dia, houve uma tendência em reduzir o tempo de descanso e aumentar o tempo de forrageio e deslocamento (Figura 8). Este padrão diário de atividades variou significativamente entre as classes horárias ($X^2 = 1462,1$; g.l. = 20; $p < 0,001$). As atividades de deslocamento e forrageio tenderam a variar conjuntamente mas sempre o tempo de forrageio foi maior do que o de deslocamento. O tempo investido em "outras" atividades foi baixo e manteve-se constante ao longo do dia (1 a 2%) (Figura 8).

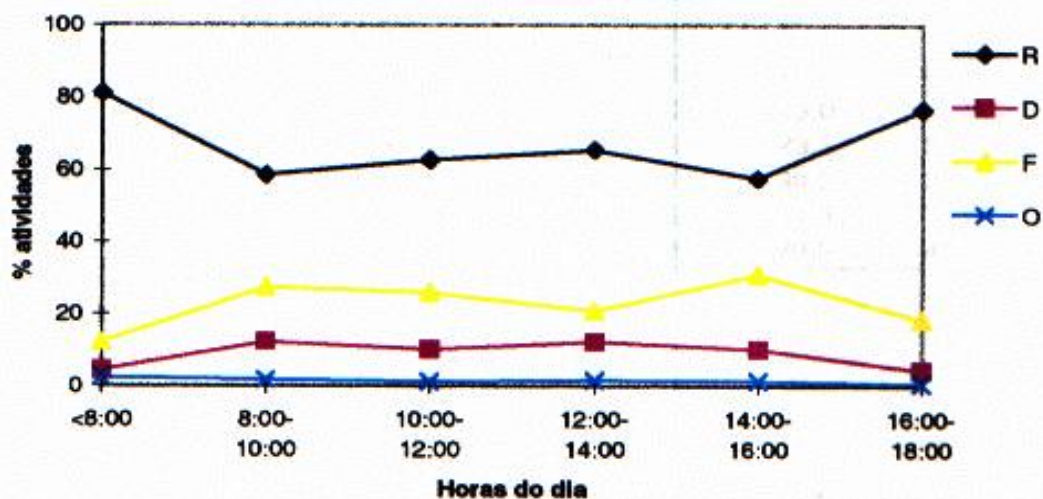


Figura 8: Variação nas porcentagens de cada atividade realizada pelo grupo focal ao longo do dia, durante o período de estudo. R= repouso, D= deslocamento, F= forrageio, O= outros.

Ao analisar os resultados quinzenalmente, encontrou-se que o padrão global supracitado não foi mantido e que apresentou variações consideráveis. Estes resultados foram visualizados através dos grandes desvios padrões obtidos, especialmente para as atividades de forrageio, deslocamento e "outros" (Tabela 10). A atividade de repouso apresentou desvios menores que podem ser explicados por ser a atividade principal desenvolvida pelo grupo (67,5%). De fato, as observações realizadas indicam que os guaribas estudados podiam começar a sua atividade diária tanto às 5:30 como às 8:00 ou 10:00 horas da manhã. No entanto, foi detectada uma seqüência comportamental recorrente de descanso - defecação - forrageio. Durante o dia, observaram-se em geral, dois períodos de descanso de duas a quatro horas de duração cada um. Depois o grupo urinava, defecava e deslocava-se para forragear. O dia terminava com um terceiro período de repouso.

Tabela 10: Média e desvio padrão dos registros totais obtidos por classe horária, em cada uma das atividades realizadas pelo grupo focal durante o período de estudo. R= repouso, D= deslocamento, F= forrageio, O= outros.

	R		D		F		O	
	\bar{X}	DP	\bar{X}	DP	\bar{X}	DP	\bar{X}	DP
<8:00	471,1	64,9	25,5	19,0	70,8	69,0	13,2	5,7
8:00-10:00	274,8	69,6	57,7	31,2	129,0	71,9	7,6	6,6
10:00-12:00	297,3	78,4	47,8	28,0	123,5	55,7	5,2	5,0
12:00-14:00	310,6	46,8	57,8	22,0	99,5	33,8	6,5	5,2
14:00-16:00	269,1	91,8	47,4	24,9	144,9	74,0	5,9	3,1
16:00-18:00	329,2	44,8	18,5	13,8	79,5	41,9	2,4	2,1

DISCUSSÃO

Vários autores vêm reportando que as espécies do gênero *Alouatta* investem entre 60 e 78% do tempo descansando e dedicam tempos menores aos deslocamentos, ao forrageamento e às atividades sociais (Smith 1977, Milton 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Neves & Rylands 1991, Thoisy & Richard-Hansen 1996, Cabrera 1997, Limeira 1997, Andresen 1999). Os resultados obtidos no presente trabalho concordam com o padrão supracitado, tanto para o período total de estudo, como para cada quinzena amostrada (com exceção da segunda quinzena de novembro). Em contraste com os guaribas, primatas com tamanhos corporais similares (por exemplo do gênero *Ateles* e *Lagothrix*), dedicam um tempo menor para descansar (entre 36 e 54%) e alocam um tempo maior para forragear (entre 25 e 36%) (Van Roosmalen 1985, Stevenson *et al.* 1994, Defler 1995).

Considerações sobre o tipo de dieta explicam, em parte, as diferenças nos padrões de atividade entre estas espécies de primatas. Apesar de várias espécies de primatas neotropicais incluírem folhas na sua dieta, os guaribas são o único gênero do Novo Mundo que aloca mais de 40% do tempo de forrageio ingerindo folhagem (Milton 1978). No presente estudo, o grupo focal alocou 83,5% do tempo de forrageio consumindo folhas, indicando uma dieta principalmente folívora (Capítulo I). Paralelamente, o grupo investiu 67,5 % do tempo descansando, com sessões de repouso que podiam demorar até quatro horas contínuas. Portanto, estes longos períodos de inatividade, característicos do gênero

Alouatta, constituem uma adaptação à dieta folívora. Permite-lhes concentrar sua atividade metabólica no processamento de um recurso alimentar de difícil digestão, rico em proteínas disponíveis somente a longo prazo. Isto é especialmente válido ao levar em consideração que a realização de atividades simultâneas pode reduzir a eficiência da digestão (Smith 1977, Gaulin & Gaulin 1982).

As poucas mudanças obtidas no tempo alocado em cada atividade ao longo das quinzenas, podem ser explicadas pelo fato de que o grupo apresentou uma dieta principalmente folívora (Capítulo I). No entanto, a forte mudança de uma dieta principalmente folívora para uma frugívora/folívora, registrada exclusivamente na segunda quinzena de novembro (Capítulo I), explica as modificações detectadas no tempo investido nas atividades para esta quinzena. O alto consumo de frutos de *Goupia glabra* (Celastraceae) (55,0%) durante sessões alimentares de uma a três horas, e de até três vezes por dia, provocou um aumento no tempo de forrageio e conseqüentemente uma diminuição no tempo de repouso e de deslocamento. Este comportamento alimentar tem sido descrito como alimentação estacionária (*sensu* Zhang & Wang 1995) e baseia-se em longos períodos de permanência no recurso alimentar, alternando as sessões de alimentação com as de repouso, e de curtos deslocamentos diários. Isto sugere que para o grupo é energeticamente melhor investir no forrageio intenso de um recurso alimentar disponível, do que se deslocar na procura de outras fontes alimentares. Este comportamento alimentar foi somente registrado para esta quinzena e foi refletido no padrão de atividade obtido.

A tendência a uma variação conjunta das atividades de deslocamento e forrageio (Figuras 7 e 8) sugere que o grupo desloca-se quase exclusivamente para se alimentar. Estes resultados concordam com o postulada por Milton (1980) de que *Alouatta palliata* é um primata minimizador de viagem, restrito energeticamente pelo fato da sua dieta folívora ser baixa em energia instantânea. De fato, observou-se que o grupo deslocava-se em linhas retas entre árvores com recursos disponíveis, dentro da sua área de vida, e forrageava por tempo variável em cada árvore. Isto explica porque os registros de deslocamento são sempre menores do que os de forrageio. No entanto, os registros obtidos na segunda quinzena de novembro não se ajustam a este padrão e são explicados pelo comportamento de alimentação estacionária do grupo, explicado anteriormente.

Várias espécies de primatas neotropicais apresentam um padrão comum de atividade, concentrando as suas atividades de alimentação e deslocamento de manhã e à tarde, e descansando ao meio-dia. Este padrão parece estar determinado, parcialmente, pela necessidade de satisfazer os requerimentos energéticos depois de longos períodos de inatividade noturna, e por facilitar a termoregulação durante as horas mais quentes do dia (Van Roosmalen 1985, Oates 1987, Stevenson *et al.* 1994). Contudo, os guaribas parecem apresentar um padrão diferente (Mittermeier 1973, Neves 1985, Bonvicino 1989, Mendes 1989, Chiarello 1993). Estes estudos indicam que os guaribas tenderam a concentrar os períodos de descanso nas manhãs e nas tardes, com os deslocamentos e a alimentação aumentando no decorrer do dia. Durante o período total do presente estudo, foi obtido um padrão diário de atividade similar ao descrito. No entanto, ao analisar as atividades realizadas ao longo do dia para cada quinzena, este padrão não foi mantido e isto refletiu-se nos grandes desvios padrões encontrados (Tabela 10). As atividades dos guaribas estudados não parecem ocorrer em um horário fixo e determinado. Contudo, a seqüência comportamental geralmente observada de descanso - defecação - forrageio sugere que o tempo de digestão requerido para processar a folhagem ingerida marca o início da seqüência, e assim determina o padrão diário das atividades. Este tempo de digestão poderia variar diariamente dependendo do tipo e da qualidade das espécies de folhas consumidas. De fato, Milton (1979) indicou que a ingestão de alimento por *Alouatta palliata* está limitada pela capacidade do trato digestivo e pelo tempo necessário para a digestão. A seqüência comportamental descrita foi registrada para a mesma espécie numa floresta de neblina por Gaulin & Gaulin (1982).

Paralelamente, eventos aleatórios, tais como chuvas e ventos fortes podem, também, modificar as atividades diárias do grupo, interrompendo o forrageio e o deslocamento (inatividade protetora *sensu* Carpenter 1965) alterando assim o padrão de atividade do dia.

CAPÍTULO III

UTILIZAÇÃO DO ESPAÇO POR UM GRUPO DE *ALOUATTA SENICULUS*

INTRODUÇÃO

Numerosos trabalhos de campo têm avaliado o uso do espaço por diferentes espécies de primatas, contribuindo assim para o esclarecimento da sua ecologia básica (Gaulin & Gaulin 1982, Terborgh 1983, Bonvicino 1989, Mendes 1989, Stevenson *et al.* 1991, Julliot & Sabatier 1993, Chiarello 1993, Norconk & Kinzey 1994, Zhang 1995, Defler 1996). Milton & May (1976) verificaram que os primatas mostram uma relação positiva entre o tamanho corporal e o tamanho da área de vida. Desta forma, espécies maiores requerem áreas mais extensas para viver. Paralelamente, a determinação do tamanho da área de vida encontra-se influenciada pelos hábitos alimentares. Para um tamanho corporal específico, primatas frugívoros e insetívoros apresentam áreas de vida e trechos percorridos diários maiores do que primatas folívoros (Milton & May 1976, Clutton-Brock 1977). Por incluírem uma porção substancial de folhas na sua dieta, as espécies do gênero *Alouatta* classificadas entre as maiores do neotrópico, conseguem ocupar áreas de vida pequenas (menos do que 30 ha) (Milton & May 1976, Rylands 1987, Bonvicino 1989, Mendes 1989, Chiarello 1993, Crockett 1998), podendo sobreviver em fragmentos pequenos de floresta de até 10 ha (Rylands & Keuroghlian 1988, Schwarzkopf & Rylands 1989, Neves & Rylands 1991).

Os movimentos diários dos primatas parecem estar determinados não somente pela distribuição e abundância dos recursos alimentares, mas também pela disponibilidade de fontes de água, e de lugares adequados para dormir, pela defesa dos limites da área de grupos vizinhos, pela preferência de habitats e pela defesa contra predadores (Milton 1980, Terborgh 1983, Rylands 1982, 1987). A interpretação dos movimentos dos primatas é complexa porque mais de um fator parece estar influenciando os padrões de deslocamento observados (Terborgh 1983).

O objetivo do presente estudo foi avaliar o uso do espaço pelo grupo focal de guaribas. O tamanho da área de vida total e as suas variações ao longo das quinzenas amostradas

foram estimados. Paralelamente, foram calculadas as distâncias diárias percorridas e a intensidade de uso da área de vida. Por último, a influência da dieta no uso do espaço é discutida.

MÉTODOS

Os movimentos diários do grupo foram traçados em mapas da reserva entre julho e dezembro de 1998. Para detalhes sobre a localização e as características da área de estudo, remeter-se à introdução geral. Esta reserva possui um sistema de trilhas em forma de quadrícula, orientadas em direção norte-sul, oeste-leste. As trilhas estavam sinalizadas e separadas entre si a cada 100 m e portanto, cada quadrante representa uma área de 1 ha. Devido à alta coordenação grupal típica de guaribas (veja Milton 1978, Julliot & Sabatier 1993), foi possível desenhar facilmente os trechos percorridos diariamente pelo grupo nos mapas da reserva. O grupo deslocava-se de forma compacta, utilizando sempre o mesmo quadrante e dormindo na mesma árvore ou em várias árvores próximas entre si. O macho- α separou-se do grupo apenas durante alguns dos encontros agonísticos com outros grupos de guaribas da área. Estes movimentos não foram levados em consideração no momento de desenhar as rotas, já que o observador permanecia em contato com o grupo e não com o macho- α .

O tamanho total da área de vida do grupo foi determinada através da superposição de todas as rotas diárias registradas, da posterior delimitação das rotas periféricas e da estimativa do número de quadrantes completos incluídos na área delimitada. Levando-se em conta que os quadrantes da periferia não foram utilizados em sua totalidade e que isto poderia ter provocado uma superestimação da área de vida, foi excluída uma parte destes no cálculo. Para cada quinzena, o tamanho da área de vida foi estimada utilizando o procedimento supracitado. Foi calculada a porcentagem da área de vida utilizada em cada quinzena em relação ao tamanho total de área de vida estimado para o grupo.

A distância diária percorrida pelo grupo foi calculada medindo o comprimento das rotas diárias mapeadas. Esta medição foi feita utilizando um compasso de duas pontas, com uma abertura determinada segundo a escala do mapa. Os dados foram agrupados global e quinzenalmente, e posteriormente foram calculadas as médias e os desvios padrões correspondentes. As distâncias obtidas correspondem aos deslocamentos horizontais da progressão do grupo e não de indivíduos focais. Não foram levados em consideração os movimentos verticais realizados dentro de uma árvore, nem os freqüentes retornos que os indivíduos têm que realizar para se deslocar de uma árvore para outra.

A intensidade de uso do espaço pelo grupo foi avaliada em termos da utilização dos quadrantes para forragear. Para isto, foi determinado o número total de unidades de alimentação registrado para cada quadrante, ao longo do estudo. Uma unidade de alimentação corresponde a um registro de um recurso alimentar ingerido por um indivíduo do grupo (Capítulo I). Esta informação foi representada em um mapa da reserva que incluiu igualmente o número de árvores visitadas por quadrante. Tanto as unidades de alimentação como o número de árvores foram agrupados por classes. A correlação por ordenação de Spearman (Zar 1996) foi aplicada para avaliar se existia uma associação entre as unidades de alimentação e o número de árvores por quadrante.

RESULTADOS

Durante o período de estudo, 31 quadrantes diferentes foram utilizados pelo grupo focal. Reduzindo uma parte de cada quadrante periférico de acordo com os limites das rotas traçadas, estimou-se que o grupo utilizou 21 quadrantes completos, o que corresponde a uma área de vida total de 21 ha (Figura 9). O número total de quadrantes registrados foi obtido depois de 32 dias de acompanhamento do grupo. Porém, 94% dos quadrantes utilizados (29) foram registrados até o oitavo dia de observação (Figura 10).

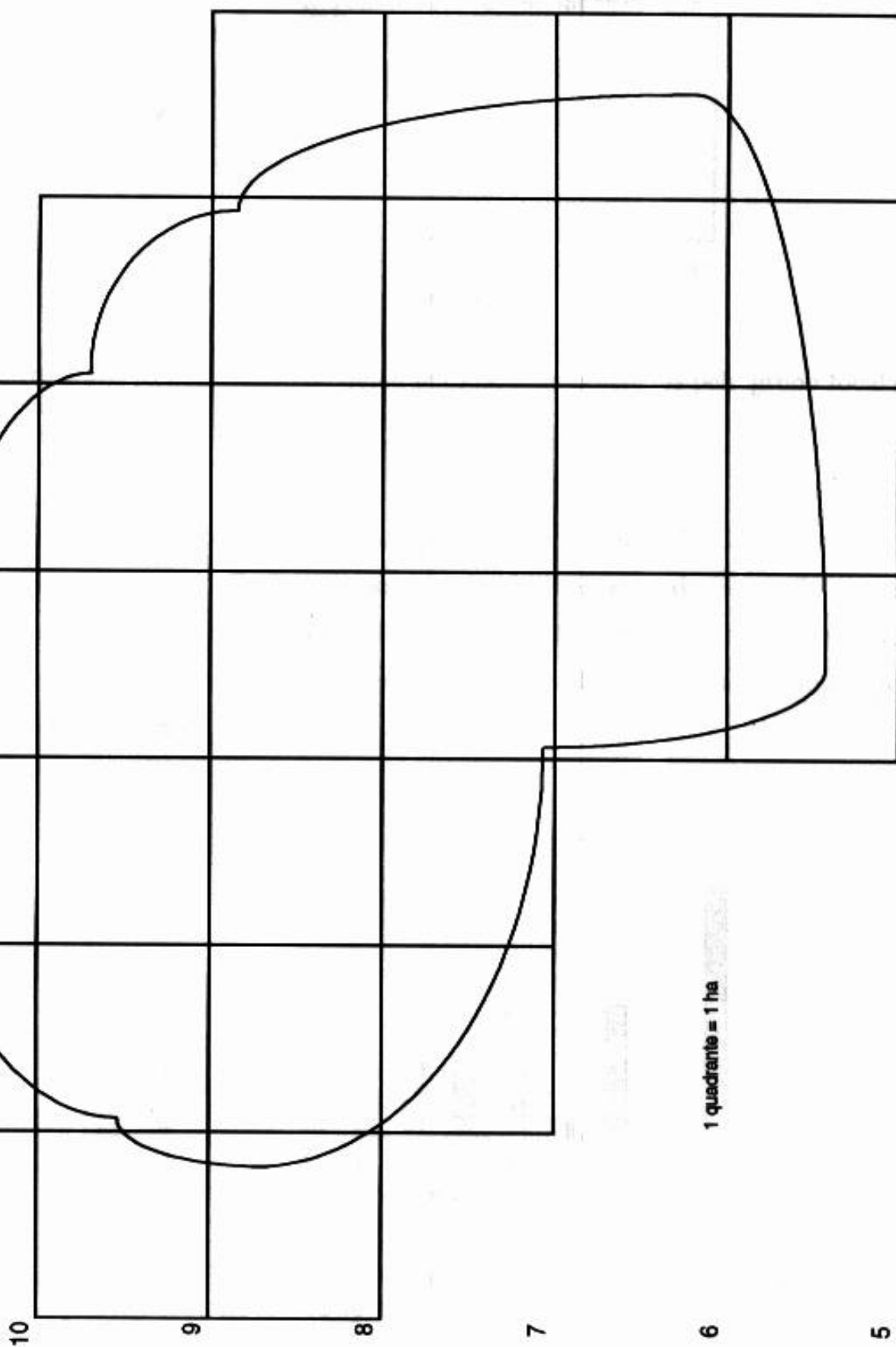


Figura 9: Tamanho da área de vida estimado para o grupo focal entre julho e dezembro de 1998. A linha delimita a área de vida ocupada pelo grupo (21 ha). Trinta e um quadrantes diferentes foram utilizados.

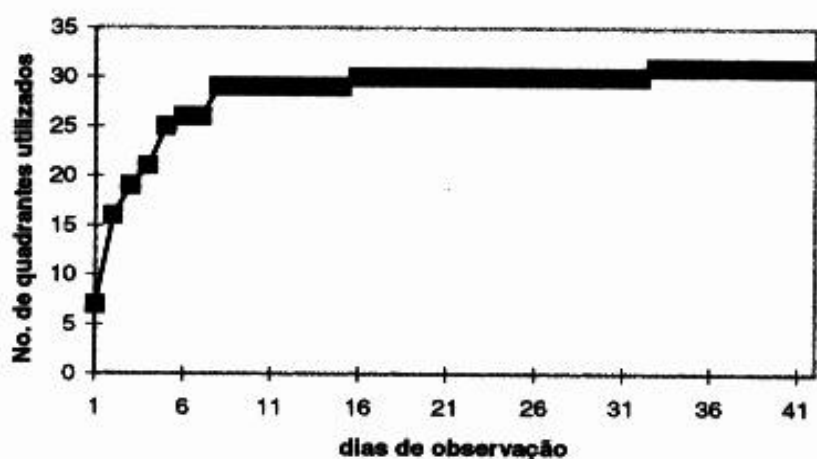


Figura 10: Número acumulado de quadrantes de 1 ha utilizados pelo grupo focal durante os 42 dias de observação.

O tamanho da área de vida utilizada pelo grupo variou de 2 a 15 ha entre as quinzenas amostradas (Figura 11). Com exceção da primeira quinzena de julho (71%), os guaribas utilizaram, a cada quinzena, um quarto ou metade da área de vida total estimada (21 ha) (Tabela 11). Importante ressaltar que a área de vida obtida na segunda quinzena de novembro foi especialmente pequena (2 ha).

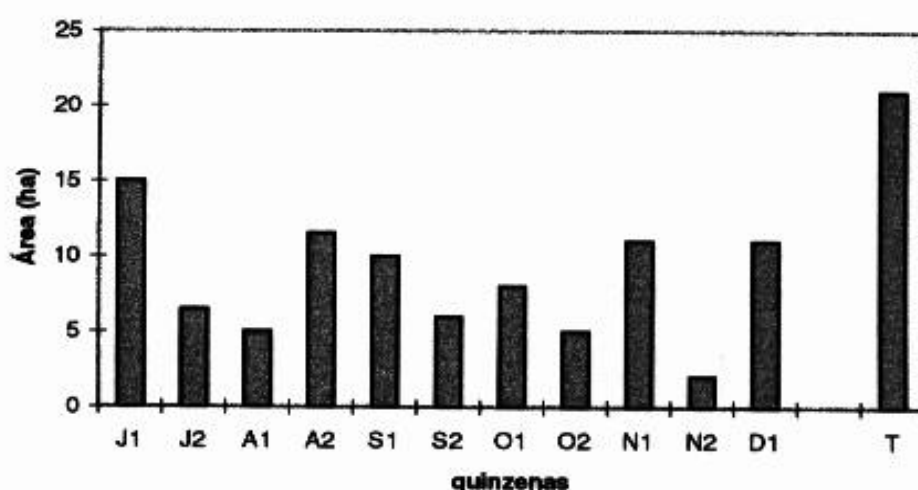


Figura 11: Tamanho da área de vida do grupo focal obtido em cada quinzena e durante o período total da amostragem (T).

Tabela 11: Tamanho da área de vida do grupo por quinzena e porcentagem correspondente da área utilizada em relação a área de vida global estimada.

Quinzenas	Área de vida (ha)	%*
J1	15,0	71,4
J2	6,5	31,0
A1	5,0	23,8
A2	11,5	54,8
S1	10,0	47,6
S2	6,0	28,6
O1	8,0	38,1
O2	5,0	23,8
N1	11,0	52,4
N2	2,0	9,5
D1	11,0	52,4
Total	21,0	100,0

* % da área de vida utilizada por quinzena em relação ao tamanho total de área de vida estimado para o grupo.

Em geral, os limites da área de vida eram bem definidos devido a encontros intergrupais. Entre abril e maio de 1998, nas zonas periféricas noroeste e sudoeste, foram registrados dois encontros agonísticos com dois grupos diferentes de guaribas, cada um numa árvore de *Pouteria hispida* (Sapotaceae). Durante estes encontros, o grupo focal foi deslocado da área. O grupo focal nunca foi observado explorando a área à leste da área de vida, nem foram observados encontros intergrupais. No entanto, a presença de um outro grupo de guaribas foi detectada através das vocalizações emitidas regularmente. Portanto, os resultados e as observações acima descritas indicam uma estimativa confiável de 21 ha de área de vida para o grupo de guaribas estudados.

O grupo focal percorreu distâncias diárias que oscilaram entre 200 e 1350 m. Durante o período de estudo, a distância média diária percorrida foi de 687,8 m (DP = 248,5 m) (Figura 12). Entre as quinzenas, as distâncias médias diárias variaram de 468,8 m (DP = 270,5) a 878,1 m (DP = 88,0 m) (Figura 12), apresentando o valor mais baixo na segunda quinzena de novembro.

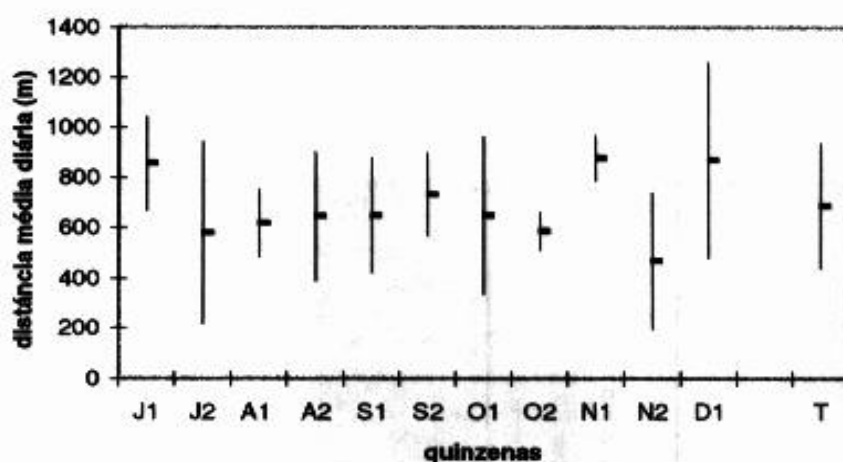
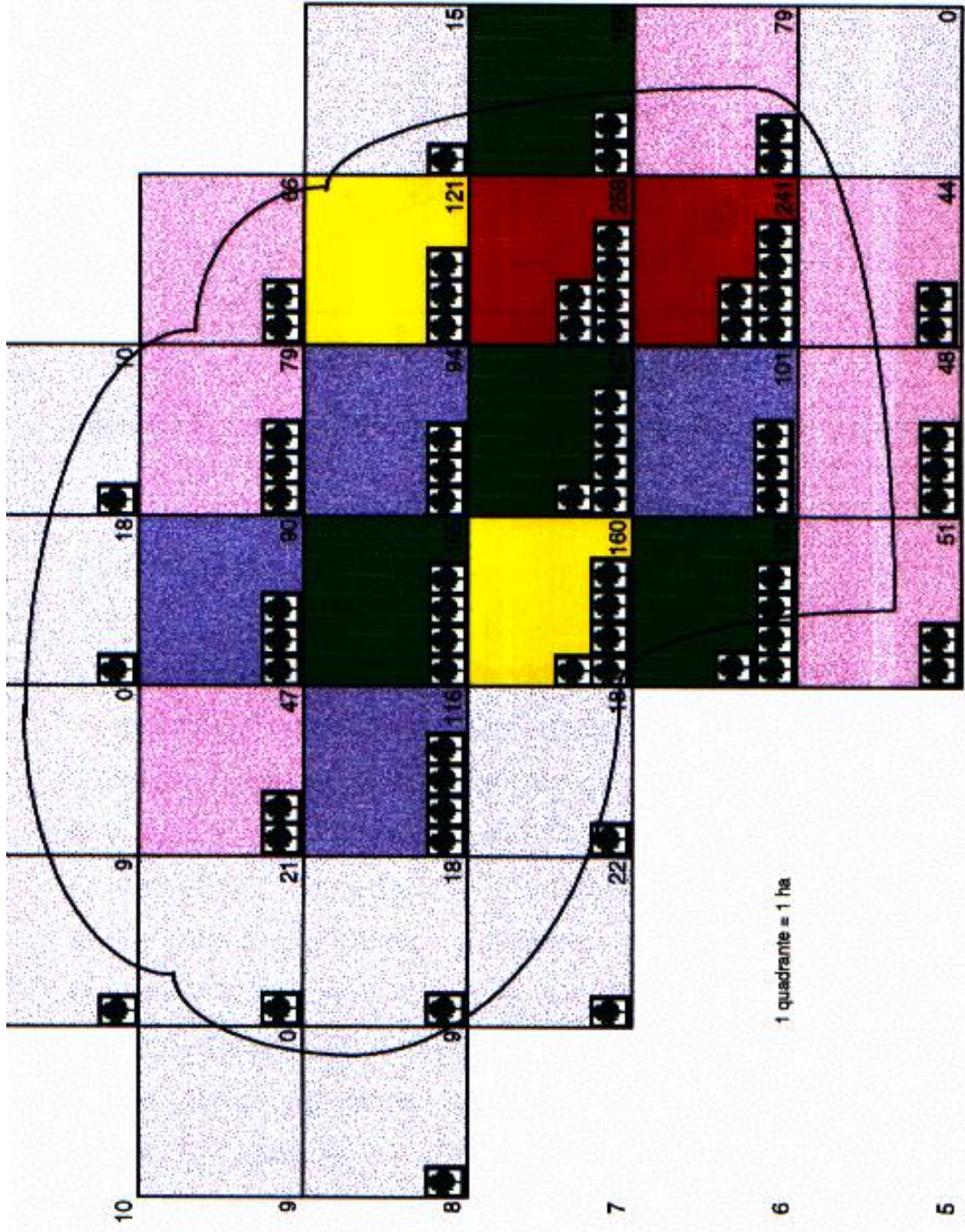


Figura 12: Distância média diária percorrida pelo grupo focal durante cada quinzena e durante o período total de estudo (T).

Durante o período de estudo, uma variação entre 0 e 258 unidades de alimentação foram registradas por quadrante, indicando que eles não foram utilizados homoganeamente para forragear. Em geral, os quadrantes da periferia apresentaram um menor número de unidades de alimentação em relação aos do centro (Figura 13). Desta forma, o grupo focal parece concentrar sua atividade de forrageio na zona central da sua área. O número de árvores utilizadas por quadrante oscilou entre 0 e 33, indicando uma alta concentração de árvores exploradas pelos guaribas em alguns deles, em especial naqueles do centro da área (Figura 13). O número de árvores utilizadas por quadrante esteve significativamente correlacionado com o número de unidades de alimentação ($r_s = 0,91$; $p < 0,001$). Assim os quadrantes com um maior número de unidades de alimentação registradas, tenderam a apresentar um maior número de árvores utilizadas (Figura 14). No entanto, detectou-se uma exceção em relação ao padrão descrito em um dos quadrantes da periferia. No quadrante (Figura 13, quadrante H7-H8, G7-G8), encontrou-se um alto número de unidades de alimentação (168) mas poucos indivíduos de árvores exploradas (8). Isto é observado na figura 14 que apresenta um ponto distante dos outros.



Unidades de alimentação



Número de árvores



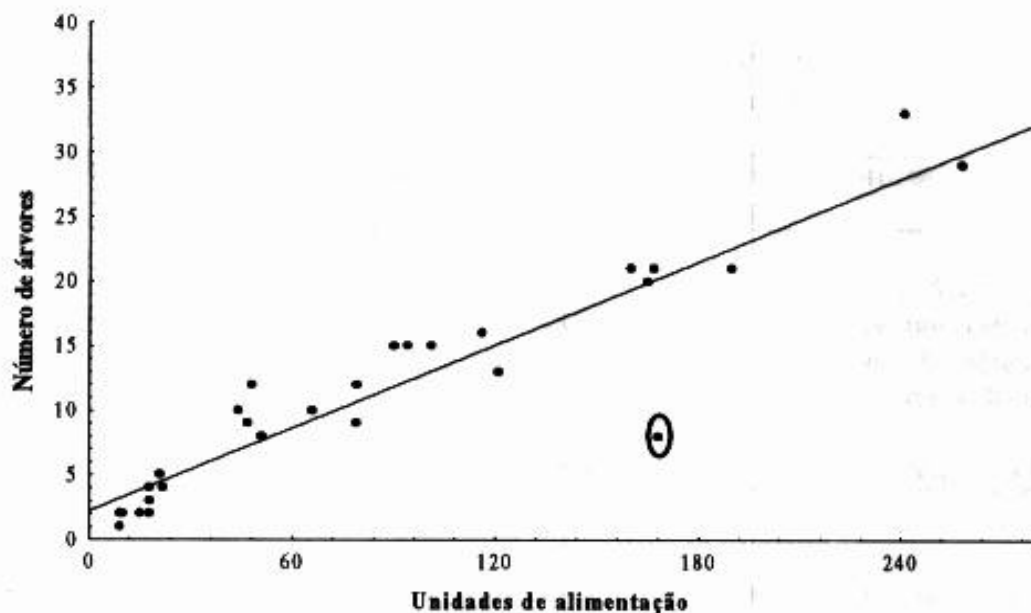


Figura 14: Correlação entre as unidades de alimentação e o número de árvores por quadrante.

DISCUSSÃO

Normalmente, uma área de vida menor que 30 ha tem sido reportada para as espécies de guaribas já estudadas (Milton & May 1976, Rylands 1987, Crockett 1998), sendo que em alguns casos pode ser menor do que 10 ha (Crockett & Eisenberg 1986, Rylands & Keuroghlian 1988, Schwarzkopf & Rylands 1989, Bonvicino 1989, Mendes 1989, Neves & Rylands 1991, Chiarello 1993). A tabela 12 apresenta as áreas de vida estimadas para vários grupos de *Alouatta seniculus* na Amazônia, com exceção do estudo de Gaulin & Gaulin (1982) desenvolvido numa floresta de neblina andina. A área de vida do grupo de guaribas estudado, apresentou um tamanho de vida que concorda com os dados da literatura para o gênero, e.g. menor que 30 ha. Porém, o valor estimado foi pequeno (21 ha) em relação aos indicados na tabela 12. A área de vida, reportada por Stevenson *et al.* (1991), para um grupo de guaribas na Amazônia colombiana foi especialmente elevado (79 ha). Os autores sugerem que este resultado pode ser consequência da baixa densidade populacional de guaribas na área (18,5 ind./km²), o que pode ser explicado pela interação com as outras seis espécies de primatas presentes na área. De fato, nesse estudo, os

guaribas ocuparam o quarto lugar em densidade populacional depois de *Lagothrix lagothricha*, *Cebus apella* e *Ateles belzebuth* (Stevenson *et al.* 1991).

Tabela 12: Tamanho da área de vida e distância diária registradas para vários grupos de *Alouatta seniculus*, em diferentes áreas de estudo.

Localização	Área de vida (ha)	Distância diária percorrida (m)	Referência
Colômbia	22	706	Gaulin & Gaulin 1982
Colômbia	79	663	Stevenson <i>et al.</i> 1991
Guiana Francesa	45		Julliot & Sabatier 1993
Brasil	30		Rylands & Keuroghlian 1988
Brasil	21	687,8	Presente estudo

Assim, o tamanho de área de vida parece variar mais dentro das espécies do que entre elas (Crockett & Eisenberg 1986). De fato, as comparações intraespecíficas sobre a área de vida ocupada pelos primatas são complexas devido a estas variações e à influência de diversos fatores como a distribuição, abundância e qualidade de fontes de alimentação, a densidade populacional, o tamanho grupal e a presença de espécies simpátricas de primatas (Neville *et al.* 1988). Sabe-se que para os guaribas o tamanho de área de vida encontra-se inversamente relacionado à densidade populacional (Crockett & Eisenberg 1986). Porém, a área de estudo não conta com informações sobre a densidade populacional, o número médio de indivíduos por grupo, a porcentagem de sobreposição com outros grupos vizinhos e em geral sobre a estrutura da comunidade de primatas. Portanto, torna-se difícil inferir sobre a relação destes parâmetros com o tamanho da área de vida estimado para o grupo focal. Estudos visando analisar a estrutura da comunidade de primatas na área são essenciais para o esclarecimento dos aspectos gerais do uso do espaço por esta espécie de primata.

Primatas neotropicais de tamanho corporal similar aos guaribas apresentam áreas de vida bem maiores: muriquis (*Brachyteles arachnoides*), 70-168 ha (Milton 1984, Strier 1992), macacos barrigudos (*Lagothrix lagothricha*), 169-860 ha (Stevenson *et al.* 1994, Defler 1996), macacos aranha (*Ateles* spp.), 150-250 ha (Ahumada 1990). Estas diferenças

são explicadas pelos hábitos alimentares, já que quando o efeito do tamanho corporal é controlado, primatas folívoros apresentam áreas de vida menores do que primatas frugívoros e insetívoros (Milton & May 1976, Clutton-Brock 1977). Recursos alimentares como frutos e insetos encontram-se dispersos na floresta enquanto que folhas constituem um recurso mais concentrado no espaço (Milton & May 1976, Clutton-Brock 1977, Gaulin & Gaulin 1982, Rylands 1987). Desta forma, o grupo focal concorda com o padrão supracitado já que durante o período da amostragem, a sua área de vida foi particularmente pequena (21 ha) e paralelamente apresentou uma dieta principalmente folívora (Capítulo I). Durante a estação chuvosa de 1998, que corresponde ao pico de frutificação da floresta (Oliveira 1997), foram realizadas observações *ad libitum* que sugerem que o grupo percorreu, na procura de árvores em fruto, uma área maior que a estimada. De fato, quando disponíveis, os guaribas consomem frutos já que constituem uma fonte de energia instantânea que permitiria a eles deslocarem-se mais. Assim poderiam monitorar uma área maior e ter acesso a fontes de recursos mais distantes entre si. Em especial, a frutificação massiva de árvores de Sapotaceae, evento excepcional que parece estar associado ao “efeito do El Niño” (com. pess. Susan Laurence), e a distribuição esparsa destas árvores, pode ter levado o grupo a explorar áreas adjacentes à sua área de vida. Os encontros com outros grupos nestas zonas periféricas (5) indicam que o grupo focal estava fora da sua área normal, já que sempre foram expulsos. Assim, informações sobre a área de vida dos grupos vizinhos e a sobreposição da suas áreas de vida, são indispensáveis para a compreensão dos movimentos e uso do espaço por esta espécie.

É importante ressaltar que a composição da dieta e os padrões de atividade mudaram drasticamente na segunda quinzena de novembro (Capítulos I e II), estando de acordo com a oferta na floresta de frutos de *Goupia glabra* e seu consumo massivo pelo grupo. Este fato refletiu-se na pequena área de vida registrada para esta quinzena (2 ha). O grupo apresentou assim, um comportamento de alimentação estacionário (*sensu* Zhang & Wang 1995) baseado em longos períodos de permanência num recurso alimentar determinado, alternando as sessões de alimentação com as de repouso e de curtos deslocamentos diários.

Levando-se em conta a variação quinzenal obtida quanto ao tamanho da área de vida, sugere-se que a área total (21 ha) do grupo não foi utilizada homoganeamente ao longo do

tempo. De fato, os guaribas utilizaram um quarto ou metade da área total a cada quinzena (Tabela 11). Este aspecto é reforçado pelas pequenas distâncias médias percorridas pelo grupo a cada quinzena (Figura 12). Os guaribas nunca foram observados utilizando a sua área de vida total em uma quinzena ou em um dia. Os padrões de atividade obtidos para o grupo focal (Capítulo II), indicam que existe uma tendência a uma variação conjunta das atividades de deslocamento e forrageio e, portanto, o grupo parece deslocar-se quase exclusivamente para se alimentar. Milton (1980) sugeriu que *Alouatta palliata* é uma espécie minimizadora de viagem, porque está energeticamente restrita pela dieta folívora de baixa energia instantânea. Portanto, os resultados obtidos quanto à variação na área de vida e às distâncias diárias percorridas representam outro aspecto da ecologia dos guaribas, sendo um reflexo de uma dieta principalmente folívora. Pelo fato das folhas representarem um recurso alimentar de baixa energia instantânea, os guaribas precisam descansar diariamente por um tempo considerável, afim de digerir eficientemente este alimento. Em compensação percorrem distâncias diárias curtas e movimentam-se numa direção determinada, para explorar outras fontes de alimento. O fato do recurso folha ser abundante e concentrado, permite aos guaribas satisfazer seus requerimentos energéticos numa área pequena, sem necessidade de se deslocarem muito. Porém, é provável que durante a abundância de frutos, as distâncias diárias percorridas pelo guaribas sejam maiores em relação à época de escassez. Neste caso, os primatas têm maior disponibilidade de fontes de energia instantânea mas dispersas na sua área, necessitando portanto percorrer distâncias maiores para a utilização dos recursos existentes naquele momento. Este aspecto foi reportado por Stevenson *et al.* (1991) para um grupo de guaribas na Amazônia colombiana.

O fato dos quadrantes da periferia apresentarem um número menor de unidades de alimentação e de árvores exploradas em relação aos do centro, mostra que o grupo focal concentra sua atividade de forrageio na zona central da sua área de vida. Este resultado pode ser um reflexo da presença de grupos vizinhos de guaribas e/ou pela distribuição espacial das árvores exploradas. Por um lado, é provável que a presença de grupos no noroeste e sudoeste da área de vida do grupo focal estejam limitando o uso dessa zona. Contudo isto só poderia ser confirmado estimando o uso do espaço por esses grupos, o número de indivíduos dos mesmos e o desenvolvimento dos encontros com o grupo focal.

Por outro lado, Oliveira (1997) registrou um índice baixo de similaridade na composição das espécies de árvores, entre os três hectares amostrados na mesma área do presente trabalho. Levando em consideração este aspecto, é provável que a qualidade entre quadrantes separados por várias centenas de metros, mude em termos de árvores potencialmente utilizáveis pelo grupo. No entanto, só o estudo da distribuição das espécies de plantas disponíveis e aproveitadas pelo grupo na sua área de vida, permitiria esclarecer este aspecto.

O fato dos quadrantes com um maior número de unidades de alimentação tenderem a apresentar um maior número de árvores utilizadas, sugere que o grupo focal utiliza um amplo número de fontes alimentares. Este aspecto é reforçado com os resultados obtidos sobre a frequência de uso das espécies exploradas pelo grupo (Capítulo I). O grupo focal consumiu muitas espécies de folhas em baixas frequências, precisando de no mínimo 30 espécies para atingir 50% da dieta do grupo na categoria folhas. Porém, o único quadrante da periferia, que não mostrou o comportamento acima descrito (Mapa 2), apresentou uma árvore de *Goupia glabra* (Celastraceae) e outra de *Dipteryx odorata* (Leguminosae), que foram altamente preferidas e exploradas pelo grupo para o consumo de frutos e flores, respectivamente (Capítulo I). Em contraste com a baixa preferência pelas espécies de folhas, só duas espécies para flores (*Arrabidaea chica* e *Dipteryx odorata*) e uma para frutos (*Goupia glabra*) foram necessárias para atingir mais de 50% da dieta nas respectivas categorias, indicando uma alta preferência por estas. Portanto a intensidade de uso do espaço explica-se também pelas preferências alimentares do grupo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As interações entre as plantas com frutos e vertebrados (dispersores e predadores) têm sido objeto de numerosos estudos quantitativos e de discussões teóricas, que têm procurado esclarecer sua evolução e suas implicações ecológicas (Van der Pijl 1972, Janzen 1980, Snow 1981, Howe & Smallwood 1982, Herrera 1985, Gautier-Hion *et al.* 1985, Julliot 1996b). Nas florestas tropicais, estes estudos têm sido desenvolvidos tanto pelo fato da maioria das plantas dependerem de animais frugívoros para a dispersão das suas sementes (Willson *et al.* 1989), quanto pelo fato dos frugívoros constituírem o grupo dominante de animais nestas florestas (Terborgh 1986). Entre estes frugívoros, os primatas representam a maior biomassa, estimada entre 25 a 40% segundo Eisenberg & Thorington (1973).

Entretanto, a disponibilidade de frutos é extremamente variável no tempo e no espaço em florestas tropicais (Terborgh 1986). Estudos fenológicos (Rylands 1982, 1987, Van Schaik *et al.* 1993, Peres 1994) indicam que a maior escassez de frutos maduros acontece no final do período de chuvas e no início do período de seca, produzindo um "bottleneck" que afeta muitas espécies de vertebrados frugívoros. Estas espécies podem responder a esta situação de diferentes maneiras: algumas migram para habitats mais favoráveis (Leighton & Leighton 1983), outras experimentam uma fome generalizada que pode levar a uma mortalidade em massa (Foster 1982) e outras são forçadas a mudar sua dieta e utilizar recursos alternativos, que se suspeita serem de menor qualidade (Leighton & Leighton 1983, Terborgh 1986, Van Schaik *et al.* 1993). Estes recursos alternativos têm sido definidos como "recursos de plantas chaves" e estariam determinando a capacidade de suporte da floresta em animais frugívoros (Terborgh 1986). No caso dos primatas neotropicais, a sua dieta muda conforme as flutuações na oferta de recursos e inclui "recursos de plantas chaves" (Milton 1982, Terborgh 1983, Van Schaik *et al.* 1993, Peres 1994, Julliot 1996a).

As espécies do gênero *Alouatta*, considerados entre os maiores primatas do Novo Mundo (Crockett & Eisenberg 1986), encontram-se entre os primatas mais folívoros. Entretanto, *Alouatta seniculus* (guariba) inclui uma parte substancial de frutos na sua dieta, o que têm se levado a considerar esta espécie como folívora-frugívora. Quando os frutos estão disponíveis na floresta, os guaribas exploram este recurso, que representa uma fonte

de energia instantânea, e paralelamente consomem folhas. Durante o período de escassez de frutos, estes primatas concentram a sua alimentação principalmente no consumo de folhas (Mittermeier & Van Roosmalen 1981, Stevenson *et al.* 1991, Simmen 1992, Julliot & Sabatier 1993, Simmen & Sabatier 1996).

O comportamento acima descrito foi verificado para o grupo de guaribas estudado no presente trabalho. A coleta sistemática de dados foi desenvolvida principalmente no período da seca. Dados fenológicos não foram coletados simultaneamente aos dados quantitativos dos guaribas. Porém, Oliveira (1997) reportou, para a mesma área de trabalho, que a escassez de frutos concentra-se no segundo semestre do ano, durante a estação seca. No presente estudo, os dados obtidos sugerem que o período de amostragem correspondeu a uma escassez extrema de frutos na área e que este aspecto refletiu-se na composição da dieta, nos padrões de atividade e no uso do espaço do grupo focal.

Durante o estudo, o grupo apresentou uma dieta principalmente folívora (83,5% do tempo de forrageio), investiu longos períodos descansando (63,5%), e deslocou-se numa área menor que 21 ha. Os longos períodos de inatividade e a pequena área de vida registrados, duas características marcantes do gênero *Alouatta*, constituem uma adaptação à dieta folívora (Milton 1978, 1979). Sendo as folhas um recurso alimentar de baixo valor em energia instantânea, os guaribas precisam descansar um tempo considerável diário, aumentando assim sua eficiência na digestão do alimento. Os descansos prolongados permitem-lhes concentrar sua atividade metabólica no processamento de um recurso alimentar de difícil digestão, mas rico em proteínas que só podem estar disponíveis depois do alimento ter sido fermentado (Milton 1978, 1979). Por outro lado, os guaribas parecem ser espécies minimizadoras de viagem, isto é, que percorrem distâncias diárias curtas e movimentam-se em direções determinadas pela exploração de fontes de alimento específicas (Milton 1980). O fato da disponibilidade dos recursos de folhas ser abundante e concentrada no espaço, permite que os guaribas possam satisfazer seus requerimentos energéticos numa área pequena, sem necessidade de se deslocarem distâncias longas.

Ao longo do estudo, a disponibilidade de frutos e flores foi escassa, em especial nos três primeiros meses de amostragem (julho-setembro). O consumo de flores foi registrado na dieta a partir de outubro, época coincidente com a sua maior disponibilidade na floresta

(Oliveira 1997). Durante a segunda quinzena de novembro, cinco árvores de *Goupia glabra* (Celastraceae) frutificaram na área de vida do grupo e uma delas foi especialmente explorada. Este evento particular e de curta duração (duas semanas) determinou várias mudanças importantes na composição da dieta, nos padrões de atividade e no uso do espaço do grupo focal em relação às outras quinzenas amostradas. Este fato corrobora a idéia de que, quando disponíveis, os guaribas consomem frutos já que representam fontes de energia instantânea. Nesta quinzena de novembro, a dieta variou de folívora a folívora/frugívora. O alto consumo de frutos de *Goupia glabra* durante sessões alimentares de uma a três horas, até três vezes por dia, provocou um aumento no tempo de forrageio (22,2% na média geral vs 48,0% nesta quinzena), e uma diminuição no tempo de repouso (67,5 vs 46,0%) e de deslocamento (8,8% vs 5,0%). Em consequência, o tamanho da área de vida utilizada foi particularmente pequeno (2 ha). Este comportamento alimentar, descrito como alimentação estacionária (*sensu* Zhang & Wang 1995), baseia-se em longos períodos de permanência em um determinado recurso alimentar, alternando sessões de alimentação com as de repouso, e de curtos deslocamentos diários. O desenvolvimento deste comportamento sugere que, para o grupo, é energeticamente melhor investir no forrageio intenso de um recurso alimentar disponível, do que se deslocar na procura de outras fontes alimentares.

O número total de espécies de plantas exploradas pelo grupo focal (201) foi maior que os reportados em outros estudos da região Amazônica (Neves & Rylands 1991, Julliot 1994a, Simmen & Sabatier 1996). Em especial, a contribuição de folhas jovens na dieta do grupo foi maior em termos de número de espécies (181) e de frequência de consumo (82,9%). Sabe-se que lugares com uma alta diversidade de plantas oferecem um número maior de recursos potenciais para os primatas (Neves & Rylands 1991, Julliot 1994a). Este é o caso da área de estudo que apresenta uma diversidade alta de espécies de plantas (Oliveira 1997), podendo explicar assim a alta diversidade de folhas jovens. Ainda, e em contraste com outros trabalhos (Neves & Rylands 1991, Julliot 1994a), foi possível coletar um alto número de espécies de lianas (68,6%), exploradas em função de suas folhas jovens, que geralmente são difíceis de se localizar e coletar. Por último, o consumo de folhas jovens pode ser explicado em termos da qualidade deste alimento em relação à folhas

maduras. Vários estudos sugerem que o maior conteúdo protéico e o menor conteúdo de fibras (digestibilidade) e compostos secundários (toxinas e taninos) em folhas jovens, estariam influenciando a preferência por parte dos guaribas (Glander 1978, Milton 1979, Gaulin & Gaulin 1982). É provável que para compensar a falta de fontes de energia instantânea na dieta do grupo (em especial nos três primeiros meses em que a dieta foi quase 100% folívora), eles tiveram que ingerir principalmente folhas jovens. Desta forma, o grupo evitou o consumo de folhas maduras, minimizando assim a ingestão de alimento de baixa qualidade.

Estudos desenvolvidos em florestas tropicais de terras baixas (Leighton & Leighton 1983, Terborgh 1986) reportam que as espécies do gênero *Ficus*, atuam como “recursos de plantas chaves”. Pelo grande tamanho da sua colheita e a sua frutificação assincrônica, as espécies de *Ficus* podem ser exploradas pelos primatas e outras espécies frugívoras até que os recursos geralmente utilizados por eles estejam novamente disponíveis na floresta. Através dos dados coletados pelo projeto de fitodemografia do PDBFF, se sabe que as espécies de *Ficus* são escassas na mesma área de trabalho (Patrícia Delamônica; com. pess) e portanto não podem constituir “recursos de plantas chaves”. O presente estudo sugere que a espécie *Goupia glabra* poderia ser uma espécie chave para a comunidade de frugívoros da reserva. Além da colheita desta espécie ter sido abundante e de curta duração, os frutos foram intensamente explorados pelo grupo focal, e paralelamente aproveitados por outras quatro espécies de primatas (*Cebus apella*, *Ateles paniscus*, *Chiropotes satanas* e *Pithecia pithecia*) e várias espécies de aves (papagaios, jacus, jacutis, entre outras). Estudos visando entender o papel de *Goupia glabra* como possível espécie chave, são essenciais para assim esclarecer como a comunidade de primatas sobrevive ao “bottleneck”, que na área de estudo parece ser pronunciado. Informações sobre a abundância, distribuição e fenologia de *Goupia glabra* na área, assim como os visitantes que consomem seus frutos e a variação temporal da dieta dos primatas, permitiriam abordar o problema supracitado.

Como descrito nos capítulos anteriores, os aspectos registrados sobre a história natural do grupo focal de *Alouatta seniculus* concordam com várias das características descritas para este gênero de primatas. A sua plasticidade para mudar de uma dieta

folívora/frugívora a uma dieta folívora na época de escassez de frutos, e a pequena área de vida necessária para sobreviver, situa esta espécie em uma posição privilegiada quanto a sua conservação. De fato, vários grupos de *Alouatta seniculus* conseguem sobreviver em fragmentos de 10 ha. nas reservas do PDBFF (Rylands & Keuroghlian 1988, Schwarzkopf & Rylands 1989, Neves & Rylands 1991, Gilbert 1994) e, portanto, parecem tolerar processos de fragmentação do habitat. No entanto, os guaribas são susceptíveis à caça indiscriminada que geralmente acompanha os processos de fragmentação (Crockett 1998). Atualmente a área de estudo encontra-se protegida e sem problemas de caça intensiva. Porém, o crescimento acelerado e desorganizado da cidade de Manaus e da sua população, assim como a pavimentação da estrada Manaus-Boa Vista, provocam desde já uma preocupação e incerteza a cerca do futuro de reservas ecológicas próximas a esta cidade.

REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agoramoorthy, G. & M.J. Hsu. 1995. Population status and conservation of red howler monkeys and white-fronted capuchin monkeys in Trinidad. *Folia Primatol.*, 64: 158-162.
- Agoramoorthy, G. & R. Rudran. 1992. Adoption in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus* of Venezuela. *Primates*, 3(4): 551-555.
- Agoramoorthy, G. & R. Rudran. 1993. Male dispersal among free-ranging red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Folia Primatol.*, 61: 92-96.
- Agoramoorthy, G. & R. Rudran. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging Red Howler Monkey, *Alouatta seniculus* in Venezuela. *Ethology*, 99: 75-88.
- Ahumada, J.A. 1990. Changes in size and composition in a group of spider monkeys at La Macarena (Colombia). *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 4: 57-60.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 31(1): 145-158.
- Bauchop, T. & R.W. Martucci. 1968. Ruminant-like digestion of the langur monkey. *Science*, 161: 698-700.
- Bicca-Marques, J.C. & C. Calegari-Marques. 1994. A case of geophagy in the black howling monkey *Alouatta caraya*. *Neotropical Primates*, 2(1): 7-8.
- Bonvicino, C.R. 1989. Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. *Rev. Nord. Biol.*, 6: 149-179.
- Braza, F., F. Alvarez & T. Azcarate. 1981. Behaviour of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Primates*, 22: 459-473.
- Braza, F., F. Alvarez & T. Azcarate. 1983. Feeding habits of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Mammalia*, 47(2): 205-214.
- Cabrera, J.A. 1997. Cambios en la actividad de juego en infantes y jóvenes de mono aullador (*Alouatta seniculus*). *Neotropical Primates*, 5(4): 108-112.
- Carpenter, C.R. 1965. The howlers in Barro Colorado Island. In: I. Devore (ed.). *Primate Behaviour*. Holt, Rinehart and Winston. New York, pp. 250-291.
- Chapman, C. 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatol.*, 49: 90-105.

- Chiarello, A.G. 1993. Home range of the brown howler monkey, *Alouatta fusca*, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Folia Primatol.*, 60: 173-175.
- Chiarello, A.G. 1993. Activity Pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, GEOFFROY 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates*, 34(3): 289-293.
- Chiarello, A.G. 1994. Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a semi-deciduous forest fragment of southeastern Brazil. *Primates*, 35(1): 25-34.
- Clutton-Brock, T.H. 1977. *Primate Ecology*. Academic Press, London, pp. 624.
- Crockett, C.M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *Int. J. Primatol.*, 19(3): 549-577.
- Crockett, C.M. & J.F. Eisenberg. 1986. Howlers: variation in group size and demography. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 54-68.
- Crockett, C.M. & R. Sekulic. 1982. Gestation length in red howler monkeys. *Am. J. Primatol.*, 3: 291-294.
- Crockett, C.M. & R. Rudran. 1987a. Red howler monkey birth data. I. Seasonal variation. *Am. J. Primatol.*, 13: 347-368.
- Crockett, C.M. & R. Rudran. 1987b. Red howler monkey birth data. II. Interannual, habitat, and sex comparisons. *Am. J. Primatol.*, 13: 369-384.
- Cuervo, A., C.E. Barbosa & J. de la Ossa. 1986. Aspectos ecológicos y etológicos de primates con énfasis en *Alouatta seniculus* (CEBIDAE), de la región de Coloso, Serranía de San Jacinto (Sucre), costa norte de Colombia. *Caldasia*, XIV(68-70): 709-741.
- Davies, A.G. & I.C. Baillie. 1988. Soil-eating by red leaf monkeys (*Prebistys rubicunda*) in Sabah, Northern Borneo. *Biotropica*, 20: 252-258.
- Defler, T.R. 1996. Aspects of the ranging pattern in a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*). *Am. J. Primatol.*, 38: 289-302.
- Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington. 1973. A preliminary analysis of some Neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5: 150-161.
- Estrada, A. 1984. Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Int. J. Primatol.*, 5: 105-131.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkey (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.*, 6: 77-91.

- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory by howling monkey (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 93-104.
- Fleagle, J.G. & R.A. Mittermeier. 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52: 301-314.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: E.G. Leigh, A.S. Rand, D.M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Neotropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution, Washington D.C., pp. 151-172.
- Froehlich, J.W. & P.H. Froehlich. 1987. The status of Panama's endemic howling monkeys. *Primate Conservation*, 8: 58-62.
- Gaulin, S.J.K. & C.K. Gaulin. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *Int. J. Primatol.*, 3: 1-32.
- Gautier-Hion, A, J.M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J.-P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Mounqazi, C. Roussilhon & J.-M. Thiollay. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65: 324-337.
- Gilbert, K.A. 1994. Endoparasitic infection of red howling monkeys in the central Amazonian basin: A cost of sociality? PhD thesis, Rutgers University, New Brunswick, USA.
- Gilbert, K.A. 1997. Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Anim. Behav.*, 54: 451-455.
- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study strategies. In: G.G. Montgomery (ed.). *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, pp. 561-574.
- Harrison, M.J.S. & C.M. Hladik. 1986. Un primate granivore: Le Colobe noir dans la forêt du Gabon; Potentialité d'évolution du comportement. *Terre Vie*, 41: 281-298.
- Hernández-Camacho, J. & R.W. Cooper. 1976. The non-human primates of Colombia. In: R.W. Thorington & P.G. Heltne (eds.). *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 35-69.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44: 132-141.
- Hirabuki, Y. & K. Izawa. 1990. Chemical properties of soils eaten by wild red howler monkeys (*Alouatta seniculus*): a preliminary study. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 3: 25-28.

- Horwich, R.H. 1998. Effective solutions for howler conservation. *Int. J. Primatol.*, 19(3): 579-598.
- Howe H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 201-228.
- Izawa, K. 1988. Preliminary report on social changes of red howlers (*Alouatta seniculus*) in La Macarena, Colombia. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 1: 29-34.
- Izawa, K. & H. Lozano. 1989. Social changes within a group and reproduction of wild howlers monkeys (*Alouatta seniculus*) in Colombia. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 2: 1-6.
- Izawa, K. & H. Lozano. 1990. Frequency of soil-eating by group of wild howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in La Macarena, Colombia. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 4: 47-56.
- Izawa, K. & H. Lozano. 1991. Social changes within a group of red howlers monkeys (*Alouatta seniculus*). III. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 5: 1-16.
- Izawa, K. & H. Lozano. 1992. Social changes within a group of red howlers monkeys (*Alouatta seniculus*). IV. *Field Stud. New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 7: 15-28.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*, 34: 611-612.
- Julliot, C. 1994a. Diet diversity and habitat of howler monkeys. In: B. Thierry, J.R. Anderson, J.J. Roeder & N. Herrenschmidt (eds.). *Current Primatology Vol. 1. Ecology and Evolution*. Université Louis Pasteur, Strasbourg, pp. 67-71.
- Julliot, C. 1994b. Frugivory and seed dispersal by red howler monkeys: evolutionary aspects. *Terre Vie*, 49: 331-341.
- Julliot, C. 1996a. Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *Am. J. Primatol.*, 40: 261-282.
- Julliot, C. 1996b. Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest, at the Nourage station in French Guiana. *Int. J. Primatol.*, 17: 239-258.
- Julliot, C. & D. Sabatier. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Int. J. Primatol.*, 14: 527-550.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. University of British Columbia, second ed., pp. 620.

- Lambert, J.E. 1998. Primate digestion: interaction among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evol. Anthropol.*, 7(1): 8-20.
- Leighton M. & D.R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. In: S.L. Sutton, T.C. Witmore & A.C. Chadwick (eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 181-196.
- Limeira, V.L.A.G. 1997. Behavioral ecology of *Alouatta fusca clamitans* in a degraded Atlantic Forest fragment in Rio de Janeiro. *Neotropical Primates*, 5(4): 116-117.
- Lovejoy, T.E. & R.O. Bierregaard. 1990. Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems projects. In: A.H. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press, New Haven, pp. 60-71.
- Maisels, F. & A. Gautier-Hion. 1994. Why are Caesalpinioideae so important for monkeys in hydromorphic rainforest of the Zaire basin? In: J.I. Sprent & D. Mckey (eds). *Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor*, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 189-204.
- Martin, P. & P. Bateson. 1986. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 222.
- McKey, D. 1994. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: J.I. Sprent & D. Mckey (eds). *Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor*, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 211-228.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na estação ecológica de Caratinga, M.G. *Rev. Nord. Biol.*, 6: 71-104.
- Milton, K. 1978. Behavioral adaptations to leaf-eating by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). In: G.G. Montgomery (ed.). *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 535-549.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choices by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.*, 114 (3): 362-378.
- Milton, K. 1980. *The Foraging Strategy of Howler Monkey. A Study in Primate Economics*. Columbia University Press, New York, pp. 165.
- Milton, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primates species. *Am. Nat.* 117: 496-505.
- Milton, K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, D.M. Windsor (eds.). *The Ecology of a Neotropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 151-172.

- Milton, K. 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy 1806). *Int. J. Primatol.*, 5: 491-594.
- Milton, K. & M.L. May. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. *Nature, Lond.*, 259: 459-462.
- Mittermeier, R.A. & G.M. Van Roosmalen, 1981. Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia Primatol.*, 36: 1-39.
- Mittermeier, R.A. & G.M. Van Roosmalem. 1982. Conservation of primates in Surinam. *Int. Zoo Yearbook*, 22: 59-68.
- Neves, A.M.S. 1985. Alguns aspectos da ecologia de *Alouatta seniculus* em reserva isolada na Amazônia Central. Monografia de graduação, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Neves, A.M.S. & A.B. Rylands. 1991. Diet of a group of howling monkeys, *Alouatta seniculus* in an isolated forest patch in central Amazonia. In: A.B. Rylands & A.T. Bernardes (eds.). *A Primatologia no Brasil- 3*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, pp. 263-274.
- Neville, M.K. 1972. Social relations within troops of red howler monkeys. *Folia Primatol.*, 18: 47-77.
- Neville, M.K. 1976. The population and conservation of howler monkeys on Venezuela and Trinidad. In: R.W. Thorington & P.G. Heltne (eds). *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 101-109.
- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (eds). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. World Wildlife Fund, Washington D.C., pp. 349-453.
- Norconk, M.A. & W.G. Kinsey. 1994. Challenge of Neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *Am. J. Primatol.*, 34: 171-183.
- Oates, J.F. 1987. Food distribution and foraging behavior. In: D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 197-209.
- Oliveira, A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Petz, A., M.A. Norconk & W.G. Kinsey. 1992. Predation by jaguar on howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Am. J. Primatol.*, 28: 223-228.

- Peres, C.A. 1994. Primate response to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26(1): 98-112.
- Peres, C.A. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.*, 13: 381-405.
- RADAMBRASIL. 1978. *Levantamento de Recursos Naturais*. Folha SA 20 Manaus, p. 261. Ministério de Minas e Energia: Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Rankim-de-Merona, J.M., R.W. Hutchings H. & T.E. Lovejoy. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the central Amazon. In: A.H Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, pp. 573-584.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazônica*, 10(1): 7-41.
- Rylands, A.B. 1982. The behaviour and ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, Primates) in Brasil. Ph thesis, University of Cambridge, Cambridge, UK.
- Rylands, A.B. 1987. Primate communities in Amazonian forests: their habitats and food resources. *Experientia*, 43: 265-279.
- Rylands, A.B. & A. Keuroghlian. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia. *Acta Amazônica*, 18(3-4): 291-307.
- Rylands, A.B., R.A. Mittermeier & E. Rodríguez-Luna. 1995. A species list for the new world primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Lande System, *Neotropical Primates* 3 (suppl.): 113-160.
- Rylands, A.B., E. Rodríguez-Luna & L. Cortés-Ortiz. 1996/1997. Neotropical primate conservation - the species and the UICN/SSC primate specialist group network. *Primate Conservation*, 17: 46-69.
- Schwarzkopf, L. & A.B. Rylands. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation*, 48 (1): 1-12.
- Schön Ybarra, M.A. 1984. Locomotion and postures of red howlers in a deciduous forest-savanna interface. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 63: 65-76.
- Schön Ybarra, M.A. 1986. Loud calls of adult male red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). *Folia Primatol.*, 47: 204-216.
- Sekulic, R. 1982. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. *Folia Primatol.*, 39: 22-48.

- Simmen, B. 1992. Competitive utilization of *Bagassa* fruits by sympatric howler and spider monkeys. *Folia Primatol.*, 58: 155-160.
- Simmen, B. & D. Sabatier, 1996. Diets of some French Guianan primates: food composition and food choices. *Int. J. Primatol.*, 17(5): 661-693.
- Smith, C.C. 1977. Feeding behaviour and social organization in howling monkeys. In: T.H. Clutton-Brock (ed.). *Primate Ecology*. Academic Press, London, pp. 97-126.
- Snow, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13(1): 1-14.
- Soini, P. 1992. Ecología del Coto Mono (*Alouatta seniculus*, Cebidae) en el río Pacaya, Reserva Nacional Pacaya-Samiria, Perú. *Acta Amazonica*, 4(2): 103-118.
- Stevenson, P.R. , M.J. Quiñones & J.A. Ahumada. 1991. Relación entre la abundancia de frutos y las estrategias alimenticias de cuatro especies de primates en la Macarena, Colombia. Informe final presentado al Fondo para la Promoción de la Investigación y la Tecnología. Banco de la República, Bogotá, Colombia.
- Stevenson, P.R., M.J. Quiñones & J.A. Ahumada. 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *Am. J. Primatol.*, 32: 123-140.
- Strier, K.B. 1992. Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 88: 515-524.
- Struhsaher, T.T. 1975. *The Red Colobus Monkey*. Chicago University Press, Chicago, pp. 331.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates. A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, pp. 260.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: M.E. Soulé (eds). *Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. Massachusetts, pp. 330-344.
- Thoisy B. & C. Richard-Hansen. 1997. Diet and social behaviour changes in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. *Folia Primatol.*, 68: 357-361.
- Van Der Pijl, L. 1972. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Second ed., Springer-Verlag, Berlin.
- Van Roosmalen, M.G.M. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus* Linnaeus, 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, 19: 1-238.

- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh & W.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 24: 353-377.
- Vercauteren Drubbel, R. & J.P. Gautier. 1993. On the occurrence of nocturnal and diurnal loud calls, differing in structure and duration, in red howlers (*Alouatta seniculus*) of French Guyana. *Folia Primatol.*, 60: 195-209.
- Whitehead, J.M. 1995. Vox Alouattinae: A preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distances calls of howling monkeys. *Int. J. Primatol.*, 16(1): 121-144.
- Willson, M.F., A.K. Irvine & N.G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica*, 21(2): 133-147.
- Youlatos, D. 1993. Passages within a discontinuous canopy: bridging in the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Folia Primatol.*, 61: 144-147.
- Youlatos, D. 1998. Seasonal variation in the positional behavior of red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Primates*, 39(4): 449-457.
- Youlatos, D. & J.P. Gasc. 1994. A preliminary study of head-first descent of lianas in the red howler monkey, *Alouatta seniculus*, in a primary rain forest of French Guiana. In: B. Thierry, J.R. Anderson, J.J. Roeder & N. Herrenschmidt (eds.). *Current Primatology Vol. 1. Ecology and Evolution*. Université Louis Pasteur, Strasbourg, pp. 203-210.
- Zhang, S.Y. 1995. Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchins (*Cebus apella*) in French Guiana. *Int. J. Primatol.*, 26(3): 489-507.
- 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(3): 397-401.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. Third edition, pp. 718.

Anexo 1: Espécies de plantas ingeridas pelo grupo focal entre abril e dezembro de 1998 (com exceção de junho). Br = broto, Fm = folha madura, Fr = fruto maduro, Fi = fruto imaturo, Fl = Flor.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	PARTE INGERIDA	HÁBITO
Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i>	Br, Fi	árvore
	<i>Duguetia flagellaris</i>	Br	árvore
	<i>Ephedranthis amazonicus</i>	Fm	árvore
	<i>Guatteria discolor</i>	Br	árvore
	<i>Unonopsis</i> sp. sp. 1	Br Br	árvore cipó
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> sp.	Br	árvore
	<i>Forsteronia acouci</i>	Br	cipó
	<i>Lacmellea gracilis</i>	Br	árvore
Araceae	<i>Heteropsis</i> cf. <i>oblongifolia</i>	Fm	árvore
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	Br, Fl	cipó
	<i>Arrabidaea nigrescens</i>	Br	cipó
	<i>Arrabidaea prancei</i>	Br	cipó
	<i>Arrabidaea</i> sp. 1	Fr	cipo
	<i>Distictella parkerii</i>	Br	cipó
	<i>Memora flavida</i>	Br	cipó
	<i>Memora flaviflora</i>	Br, Fl	cipó
	<i>Memora nanaechcarpa</i>	Br	cipó
	<i>Tanaecium</i> sp. sp. 1	Fl Br	cipó cipó
	Bombacaceae	<i>Scleronema micranthum</i>	Br
Burseraceae	<i>Protium alstonii</i>	Br	árvore
	<i>Protium decandrum</i>	Br, Fr	árvore
	<i>Protium hebetatum</i>	Br	árvore
	<i>Protium paniculatum</i>	Br	árvore
	<i>Protium polybotryum</i>	Br	árvore
	<i>Protium</i> sp. 1	Br	árvore
	<i>Protium</i> cf. <i>aracouchini</i>	Br	árvore
	<i>Protium</i> cf. <i>opacum</i>	Br	árvore
	<i>Tetragastris panamensis</i>	Br	árvore
	Cecropiaceae	<i>Coussapoa orthoneura</i>	Br
<i>Pourouma minor</i>		Br	árvore
Celastraceae	<i>Goupia glabra</i>	Br, Fr	árvore
Chrysobalanaceae	<i>Couepia bracteosa</i>	Br	árvore
	<i>Couepia canomensis</i>	Br	árvore
	<i>Couepia elata</i>	Br	árvore
	<i>Couepia guianensis</i>	Br	cipó
	<i>Couepia</i> sp.	Br	árvore
	<i>Hirtella</i> sp.	Br	árvore
	<i>Licania apetala</i>	Br	árvore
	<i>Licania gracilipes</i>	Br	árvore
	<i>Licania micrantha</i>	Br	árvore
	<i>Licania octandra</i> sp. 1	Br Br	árvore árvore
	<i>Licania sandwithii</i>	Br	árvore

Anexo 1: Continuação. Br = broto, Fm = folha madura, Fr = fruto maduro, Fi = fruto imaturo, Fl = Flor.

Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	Br	árvore
	<i>Parinari excelsa</i>	Br	árvore
Combretaceae	<i>Buchenavia grandis</i>	Fr	árvore
Connaraceae	<i>Connarus</i> sp.	Br	cipó
	<i>Rourea cuspidata</i>	Br	cipó
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles holostyla</i>	Br	cipó
Duckeodendraceae	<i>Duckeodendron cestroides</i>	Br, Fm	árvore
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea nitida</i>	Fr	árvore
	<i>Sloanea synandra</i>	Br	árvore
	<i>Sloanea</i> cf. <i>echinocarpa</i>	Fr	árvore
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba martiana</i>	Br	árvore
	<i>Hevea guianensis</i>	Br	árvore
Gnetaceae	<i>Gnetum nodiflorum</i>	Br	cipó
	<i>Gnetum urens</i>	Br	cipó
Hippocrateaceae	<i>Cheiloclinium hippocrateoides</i>	Br	cipó
	<i>Salacia</i> sp.	Br	cipó
	<i>Tontelea fluminensis</i>	Br	cipó
	<i>Trigonia</i> sp.	Br	cipó
	cf. <i>Salacia</i> sp.	Br	cipó
	sp. 1	Br	cipó
	sp. 2	Br, Fr	cipó
Icacinaceae	<i>Dendrobangia boliviana</i>	Fr	árvore
Lauraceae	<i>Ocotea guianensis</i>	Br, Fl	árvore
	<i>Ocotea imersa</i>	Br	árvore
	<i>Ocotea leucoxyton</i>	Br	árvore
	<i>Ocotea rhyncophylla</i>	Br	árvore
Lecythidaceae	<i>Cariniana decandra</i>	Br	árvore
	<i>Eschweilera amazoniciformis</i>	Fl	árvore
	<i>Eschweilera collina</i>	Br	árvore
	<i>Eschweilera micrantha</i>	Br	árvore
	<i>Eschweilera pedicellata</i>	Br	árvore
	<i>Eschweilera pseudodecolorans</i>	Br	árvore
Lecythidaceae	<i>Eschweilera tessmannii</i>	Br	árvore
	<i>Lecythis parvifruca</i>	Br	árvore
	<i>Lecythis prancei</i>	Br	árvore
	<i>Lecythis retusa</i>	Fl	árvore
	<i>Lecythis zabucajo</i>	Br	árvore
Leguminosae	<i>Abarema adenophora</i>	Br	árvore
	<i>Abarema jupunba</i>	Fm	árvore
	<i>Acacia altiscandens</i>	Br	cipó
	<i>Aldina heterophylla</i>	Br	árvore
	<i>Andira micrantha</i>	Br	árvore
	<i>Andira parviflora</i>	Fm	árvore
	<i>Andira unifoliolata</i>	Br	árvore
	<i>Bocoa viridiflora</i>	Br, Fl	árvore
	<i>Derris amazonica</i>	Br	cipó
	<i>Dialium guianense</i>	Br	cipó
	<i>Dimorphandra parviflora</i>	Br	árvore
	<i>Diploptropis triloba</i>	Br	árvore

Anexo 1: Continuação. Br = broto, Fm = folha madura, Fr = fruto maduro, Fi = fruto imaturo, Fl = Flor.

Leguminosae	<i>Diploptropis</i> sp. 1	Br	árvore	
	<i>Diploptropis</i> sp. 2	Br	árvore	
	<i>Dipteryx magnifica</i>	Br	árvore	
	<i>Dipteryx odorata</i>	Br, Fl	árvore	
	<i>Dipteryx punctata</i>	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium excelsum</i>	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium heterocarpus</i>	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium pulcherrimum</i>	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium sericeum</i>	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium</i> sp. 1	Br	árvore	
	<i>Hymenolobium</i> sp. 2	Br	árvore	
	<i>Inga alba</i>	Br	árvore	
	<i>Inga</i> cf. <i>perizifera</i>	Br	árvore	
	<i>Machaerium aureiflorum</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium caudatum</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium ferox</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium hoehnneanum</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium lanceolatum</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium multifoliatum</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium</i> cf. <i>quinata</i>	Br	cipó	
	<i>Machaerium</i> sp. 1	Br	cipó	
	<i>Machaerium</i> sp. 2	Br	árvore	
	<i>Machaerium</i> sp. 3	Br	árvore	
	<i>Machaerium</i> sp. 4	Br	cipó	
	Leguminosae	<i>Machaerium</i> sp. 5	Br	cipó
		<i>Machaerium</i> sp. 6	Br	cipó
		<i>Machaerium</i> sp. 7	Br	cipó
		<i>Machaerium</i> sp. 8	Br	cipó
		<i>Macrolobium limbatum</i>	Br	árvore
		<i>Ormosia grossa</i>	Br	árvore
<i>Parkia multijuga</i>		Br	árvore	
<i>Pterocarpus rorhni</i>		Br	árvore	
<i>Pterocarpus</i> sp.		Br	cipó	
<i>Stryphnodendron paniculatum</i>		Br	árvore	
<i>Swartzia corrugata</i>		Br	árvore	
<i>Swartzia ingifolia</i>		Br	árvore	
<i>Swartzia polyphylla</i>		Br	árvore	
<i>Swartzia</i> sp. 1		Br	árvore	
<i>Swartzia</i> sp. 2		Br	árvore	
<i>Swartzia tessmannii</i>		Br	árvore	
<i>Taralea opositifolia</i>		Fi	árvore	
<i>Vatairea paraensis</i>		Br	árvore	
<i>Zigia racemosa</i>		Br	árvore	
cf. <i>Diploptropis</i> sp.		Br	árvore	
cf. <i>Machaerium</i> sp.		Br	cipó	
cf. <i>Pterocarpus</i> sp.		Br	cipó	
cf. <i>Sclerolobium</i> sp.		Br	árvore	
cf. <i>Vataireopsis</i> sp.		Br	árvore	
cf. <i>Voucapoua</i> sp.		Br	árvore	

Anexo 1 : Continuação. Br = broto, Fm = folha madura, Fr = fruto maduro, Fi = fruto imaturo, Fl = Flor.

Leguminosae	sp. 1	Br	árvore	
Melastomataceae	<i>Bellucia cf. grossularioides</i>	Br	árvore	
Melastomataceae	<i>Miconia gratissima</i>	Br	árvore	
Meliaceae	<i>Guarea trunciflora</i>	Br	árvore	
Menispermaceae	<i>Abuta imene</i>	Br	cipó	
	<i>Abuta grandifolia</i>	Br	cipó	
	<i>Abuta panurensis</i>	Br	cipó	
	<i>Abuta rufescens</i>	Br	cipó	
	<i>Abuta sp. 1</i>	Br	cipó	
	<i>Anomospermum solimoesanum</i>	Br	árvore	
	<i>Telitoxicum rodriguesii</i>	Br	árvore	
	sp. 1	Br	árvore	
	Moraceae	<i>Brosimum guianensis</i>	Br	árvore
		<i>Brosimum potabile</i>	Br	árvore
<i>Brosimum rubescens</i>		Br	árvore	
<i>Brosimum sp.1</i>		Br	árvore	
Moraceae	<i>Brosimum sp.2</i>	Br	árvore	
	<i>Helicostylis tomentosa</i>	Fr, Fl	árvore	
	<i>Maquira calophylla</i>	Br	árvore	
	<i>Maquira scianensis</i>	Br	árvore	
	<i>Maquira sclerophylla</i>	Br	árvore	
	<i>Sorocea guilleminiana</i>	Br	árvore	
	<i>Trymatococcus amazonicus</i>	Br	árvore	
	sp. 1	Br	árvore	
	sp. 2	Br	árvore	
	Myristicaceae	<i>Virola sp.</i>	Fr	árvore
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i>	Br	árvore	
Polygalaceae	<i>Bredemeyra myrtifolia</i>	Br	cipó	
	<i>Moutabea guianense</i>	Br, Fl	cipó	
	<i>Moutabea sp. 1</i>	Br	cipó	
	cf. <i>Bredemeyra sp. 1</i>	Br	cipó	
	cf. <i>Bredemeyra sp. 2</i>	Br	cipó	
	sp. 1	Br	cipó	
	sp. 2	Br	cipó	
	Rubiaceae	<i>Posoqueria maxima</i>	Br	cipó
	Sapindaceae	<i>Talisia cf. carinata</i>	Br	árvore
		<i>Vouarana guianensis</i>	Br	árvore
sp. 1		Br	árvore	
Sapotaceae	sp. 2	Br	cipó	
	<i>Crysophyllum argenteum</i>	Fr	árvore	
	<i>Manilkara cavalcantei</i>	Fl	árvore	
	<i>Manilkara cf. huberi</i>	Br	árvore	
	<i>Micropholis sp.</i>	Br	árvore	
	<i>Pouteria anomala</i>	Br	árvore	
	<i>Pouteria eugeniifolia</i>	Fr	árvore	
	<i>Pouteria frertasii</i>	Br	árvore	
	<i>Pouteria hispida</i>	Fr	árvore	
	<i>Pouteria reticulata</i>	Fr	árvore	

Anexo 1: Continuação. Br = broto, Fm = folha madura, Fr = fruto maduro, Fi = fruto imaturo, Fl = Flor.

Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp. 1	Fr	árvore
	<i>Pouteria</i> sp. 2	Br	árvore
	<i>Pouteria stipulifera</i>	Br	árvore
	<i>Pouteria williamii</i>	Br	árvore
Ulmaceae	<i>Ampelocera edentula</i>	Br	árvore
Violaceae	<i>Rinorea</i> sp.	Br	cipó
Indeterminada	Indeterminada sp. 1	Fr	cipó
Indeterminada	Indeterminada sp. 2	Br	cipó
Indeterminada	Indeterminada sp. 3	Br	cipó
Indeterminada	Indeterminada sp. 4	Br	cipó

