

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LUCAS DE MORAES AGUIAR

**SISTEMA SOCIAL DE GRUPOS MISTOS DE ESPÉCIES DE BUGIOS (*ALOUATTA
CARAYA* E *ALOUATTA CLAMITANS*) E POTENCIAIS HÍBRIDOS NO ALTO RIO
PARANÁ, SUL DO BRASIL**

CURITIBA
2010

LUCAS DE MORAES AGUIAR

SISTEMA SOCIAL DE GRUPOS MISTOS DE ESPÉCIES DE BUGIOS (*ALOUATTA
CARAYA* E *ALOUATTA CLAMITANS*) E POTENCIAIS HÍBRIDOS NO ALTO RIO
PARANÁ, SUL DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia.

Orientador: Fernando C. Passos.

Curitiba

2010

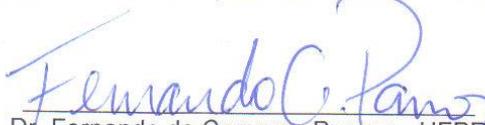
Termo de aprovação

**SISTEMA SOCIAL DE GRUPOS MISTOS DE ESPÉCIES DE BUGIOS (*ALOUATTA CARAYA* E
ALOUATTA CLAMITANS) E POTENCIAIS HÍBRIDOS NO ALTO RIO PARANÁ, SUL DO BRASIL**

por

Lucas de Moraes Aguiar

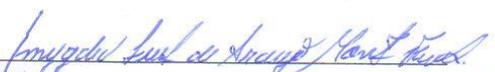
Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Banca Examinadora formada pelos professores


Dr. Fernando de Camargo Passos - UFPR
Presidente e Orientador


Dra. Zelinda Maria Braga Hirano - FURB


Dr. Júlio César Bicca Marques - PUCRS


Dr. Dilmar Alberto Gonçalves de Oliveira -Autônomo


Dr. Emygdio Leite de Araujo Monteiro Filho - UFPR

Curitiba, 12 de novembro de 2009.

Para Wilson Bastos de Aguiar,

In memoriam

*“Early man walked away as modern man took control.
Their minds weren't all the same, to conquer was his big goal,
So he built his great empire and slaughtered his own kind,
Then he died a confused man, killed himself with his own mind.”*

Gregory W. Graffin

Agradecimentos

Antes de tudo, gostaria de lembrar o biólogo amigo Marcelo Brunning. Marcelo foi a primeira pessoa com quem conversei sobre o instigante assunto: “lá os bugios estão todos misturados”. Em meados de 2001, durante as nossas monografias, Marcelo me contou extasiado sobre os tipos de bugios que ele havia observado perto do Paredão das Araras durante um estágio no Parque Nacional de Ilha Grande, juntamente com Kauê C. Abreu. Entusiasmado, Marcelo me aconselhou a ir até lá. Cinco anos depois, Kauê, Daniel M. Mellek, Thiago G. Boscarato e Carlos César (Índio) foram os meus anfitriões e grandes apoiadores do projeto aplicado nos arredores do Paredão das Araras. Para esses cinco, meus sinceros agradecimentos.

Agradeço incondicionalmente minha família pelo apoio e compreensão. Agradeço particularmente à “etóloga” de cães e gatos (mas também médica, enfermeira, cozinheira, conselheira, psicóloga e mãe), Dona Sandra Aguiar; e ao famoso patriarca corintiano, “Seu” João Aguiar, pelo naturalista que me tornei. Ao terem me criado longe de qualquer forma de dogmas e superstições, vocês me deram a maior liberdade que um ser humano pode conhecer: o poder de escolha de visão de mundo! Agradeço também ao carinho da outra pesquisadora de primatas de nossa família (mas pesquisadora daqueles primatas bípedes e arrogantes), minha querida irmã Bruna.

Aqui, torna-se particularmente difícil a distinção do o que é o prolongamento de uma família e do que são grandes parceiros e amigos intelectuais. Mas dedico este parágrafo para dois, ou melhor, quatro grandes amigos com quem convivi durante os anos de minha pós-graduação e que gostaria de gravar minha sincera gratidão. Primeiro, gostaria de responder para José E. Silva-Pereira: Zé, o prazer foi todo meu! Segundo, gostaria de frisar novamente para Rodrigo F. Moro-Rios: Croto, nós continuaremos plantando sementes! Finalmente, aos meus dois cães, Elis e Sinistro, que completaram nosso “mixed-species group”.

Agradeço ao Dr. Fernando C. Passos pela oportunidade que me concedeu em cursar o doutorado e ao CNPQ pela bolsa concedida ao longo do curso de pós-graduação. Agradeço também ao IBAMA pela licença concedida para a minha pesquisa e ao Parque Nacional de Ilha Grande pelo apoio. Agradeço à Prefeitura Municipal de Alto Paraíso e à Prefeitura Municipal de Icaraíma.

Agradeço aos professores Vlamir J. Rocha, Nilza M. Diniz, Fernando C. Passos, Nélio R. Reis, Sirlei T. Bennemann, Claudio Muller e Emerson Suemitsu pelos ensinamentos desde minha graduação. Particularmente à professora Zelinda M. B. Hirano que sempre insistiu sobre o quão interessante é o comportamento social dos bugios. Outros ensinamentos também foram retirados de poucas, mas importantes conversas com outros professores: Rodrigo Torres, James J. Roper, Walter Boeger, Emygdio L. A. Monteiro-Filho, Marco Fábio, José S. Silva Jr., Edmilson Bianchini, Wanderlei de Moraes e Marcio R. Pie.

Agradeço a companhia em campo de Kauê C. Abreu, Daniel M. Mellek, Rodrigo F. Moro-Rios, José E. Silva-Pereira, Alexandre Peixoto, Carlos César, Diego R. Bilski, Cibelle Serur-Santos, Patrícia Z. de Sá, Thiago Silvestre, Carlos Eduardo Nicaretta (Dúdis), Fábio Iurk (Iguana) e João M. D. Miranda.

Agradeço ao apoio dos amigos (as) em diversas ocasiões e por inúmeros motivos: Paulo D. Pozo, Tamy Cordeiro, Maurício F. Benfatti, Rodrigo Fassoni (Marília), Janayna

Bouzon, Luana Freitas, Kelli S. Ramos, Juliana Pazini, Marília Calmon, Mariana Ritchie, Alexandre D. Kassuga, Thiago Silvestre, Josias Rezini, Pedro H. Silva-Pereira (Drope), João Brito, Luana Munster, José Francisco de Oliveira Neto, Ives S. Arnoni, Angélico A. Flores, Mario Killner, André Trevisan, Julio César Jr., Rodrigo (Derol), Antônio Lopes (Tombinho), Eduardo Marchante (Kalunga), João “da Balsa”, Dona Anésia, “Seu José Água Fria”, Carla Bantel, Frederico Henning (Filho!), Thiago Fernandez (Crow), Bruno W. Giraldes (Mogly), Mauricio A. Imazu (Japoneis) e a toda sua família. Agradeço especialmente à Enelise M. Amado pelo carinho e apoio, principalmente durante esses últimos meses conturbados.

Rogério G. T. da Cunha, Diego R. Bilski, José E. Silva-Pereira, Thiago Silvestre e Rodrigo F. Moro-Rios fizeram importantes correções em versões iniciais da tese. Patrícia Izar contribuiu com informações sobre as análises de dominância. Paulo D. Pozo e Maurício F. Benfatti revisaram a escrita da língua portuguesa. Zelinda M. B. Hirano, Helissandra M. Prates, Ilaria Agostini, Ingrid Holzmann, Mario S. Di Bitetti, Liliana Cortés-Ortiz, Dilmar A. G. Oliveira, Julio César Jr., Júlio César Bicca-Marques, Emygdio L. A. Monteiro-Filho, Sérgio Augusto A. Morato, Luís Amilton Foerster, Wanderlei de Moraes, Alcides Rinaldi e Marcos Oliveira contribuíram com valiosas informações e discussões sobre o fascinante tema que compõe esta tese.

Finalmente, gostaria de agradecer à Universidade Federal do Paraná, ao curso de Pós-graduação em Zoologia e à Vera M. Adélio. Sou grato também aos membros da banca que contribuíram com valiosas críticas e sugestões para o aprimoramento desta tese: Zelinda M. B. Hirano, Júlio César Bicca-Marques, Dilmar A. G. Oliveira, Emygdio L. A. Monteiro-Filho e James J. Roper.

Sistema Social de Grupos Mistos de Espécies de Bugios (*Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*) e Potenciais Híbridos no Alto Rio Paraná, Sul do Brasil

Resumo

Zonas híbridas são ambientes complexos e com alta variabilidade, que são balanceados por misturas e seleção. O pouco conhecimento sobre a hibridação entre *Alouatta caraya* e *A. clamitans* dificulta o entendimento do fenômeno na evolução das espécies do gênero *Alouatta* e o quanto a fragmentação pode influenciar. Não se sabe como a coexistência entre duas espécies morfológicamente diferentes, mas ecologicamente similares, afetaria seus parâmetros populacionais e seus sistemas sociais. Estudos ajudariam a entender os custos e as vantagens das interações nas raras áreas de simpatria. Aqui se estudou o sistema social (organização social, sistema de acasalamento e estrutura social) de grupos mistos e híbridos potenciais em um fragmento no Alto Rio Paraná, sul do Brasil, entre outubro de 2006 e junho de 2008 (1618 h em campo). *Alouatta clamitans* foi a espécie mais abundante, o que pode relacionar-se ao tipo de habitat (Mata Atlântica). A proporção de híbridos potenciais foi substancial (semelhante à de *A. caraya*), sendo a maior reportada para as zonas híbridas conhecidas das duas espécies, sugerindo influência da fragmentação na incidência de híbridos e de grupos mistos. Os grupos não foram maiores do que os monoespecíficos, sugerindo algum grau de competição em simpatria. Desvios ocorreram: grupos mistos apresentaram menor proporção de imaturos por FA do que os monoespecíficos, sugerindo menor aptidão deste tipo de associação; a classe mais abundante foi MA de *A. clamitans*; houve um baixo número de FA por grupo; e uma tendência para um maior número de FA entre os híbridos potenciais, sugerindo Regra de Haldane. Os híbridos foram polimórficos em coloração, assemelhando-se mais à *A. clamitans* e, também de acordo com a regra acima, alguns pareceram ginandromórficos. Grupos mistos foram instáveis, pouco coesos e dinâmicos espaço-temporalmente. Em um deles houve emigrações e indivíduos satélites de ambas as espécies. O grupo se deteriorou sem haver nascimentos. Este grupo possuiu área de vida transgredida por outros grupos e foi mais suplantado durante os confrontos. Outro grupo apresentou constituição estável e nascimentos, com dinâmica de fissão-fusão dos subgrupos de *A. caraya* e *A. clamitans*. Os subgrupos utilizaram a mesma área e a defenderam concomitantemente, suplantaram mais grupos em confrontos e não apresentaram área transgredida, sugerindo vantagens de associação entre heteroespecíficos. Quando associados, o grupo apresentou maior taxa de interação social (principalmente devido aos imaturos), mas não de descanso, deslocamento e alimentação, sugerindo baixo custo de associação. Indivíduos de uma espécie que mais se associaram a outra foram machos subordinados ou migrantes que foram tolerados pelos machos ou solicitados pelas fêmeas da outra espécie, obtendo vantagens sexuais. O grupo mais instável foi promíscuo, realizando mais cópulas extragrupo; e o mais estável foi poliginiândrico, com a maioria das cópulas interespecíficas. Comportamentos afiliativos e reprodutivos envolveram mais híbridos potenciais, com aparente preferência destes à espécie fenotípica *A. clamitans*. Estes comportamentos foram mais raros entre heteroespecíficos. Cópulas interespecíficas seguiram um padrão que está de acordo com o modelo baseado em escolhas de parceiros sexuais pelas fêmeas: foram sempre entre fêmeas da espécie mais rara com machos da espécie mais abundante. Comportamentos agonísticos intragrupo foram frequentes, principalmente em contexto sexual, e ocorreram mais entre machos de *A. clamitans*, seguidos dos híbridos potenciais, e menos entre heteroespecíficos. O grupo instável apresentou como indivíduo dominante uma fêmea híbrida e o grupo estável apresentou codominância entre um macho de cada espécie, sendo a fêmea híbrida dominante sobre a fêmea de *A. caraya*. Encontros intergrupais sempre envolveram agonismo e o principal

contexto foi o sexual. A maioria dos encontros entre conspecíficos escalonou para rugidos, sendo um número intermediário com híbridos potenciais, e menor entre heteroespecíficos. Um grupo de supostos híbridos venceu todos os confrontos. Este resultado, aliado às altas posições hierárquicas das fêmeas supostamente híbridas sugerem vigor híbrido. Híbridos de *Alouatta* podem ser mais comuns em fragmentos pequenos, cujas populações sofrem aglomeração, relaxando as barreiras comportamentais. Nestas áreas, os custos para migrantes entrarem em grupos de conspecíficos podem ser maiores do que entrarem em grupos de heteroespecíficos, e grupos pequenos ou vestigiais de uma espécie podem se juntar a grupos da outra espécie formando grupos mistos. Embora a simpatria e a hibridação possam ser fenômenos naturais, a coexistência entre as duas espécies em um fragmento pequeno pareceu alterar a estrutura sexo-etária, influenciando uma maior disputa sexual. A coexistência das duas espécies e híbridos também pareceu produzir alta variabilidade de comportamentos, sistemas e associações, mas poucas foram as novidades observadas e, de fato, os grupos mistos funcionaram com padrões de atividade, dietas e sistemas sociais típicos de *Alouatta*. Por fim, os híbridos potenciais foram socialmente aceitos e viáveis, e desempenharam funções dentro da sociedade na qual estão integrados. Portanto, atenção conservacionista deve ser dada já que a degradação ambiental pode aumentar a hibridação entre os dois táxons, e os híbridos funcionais, com baixa discriminação, podem ajudar a diluir as populações, substituindo as espécies parentais em suas sociedades locais. A fertilidade e a viabilidade social dos morfotipos híbridos podem contribuir para que as zonas híbridas avancem com a contínua degradação dos ambientes florestais.

Social System of Mixed Groups of Howler Species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and Putative Hybrids on the Upper Paraná River, Southern Brazil

Abstract

Hybrid zones are complex and highly variable environments, which are balanced by crosses and selection. The sparse knowledge of hybridization between the two howler species, *Alouatta caraya* and *A. clamitans*, impedes understanding of this phenomenon in the evolution of species of the genus *Alouatta*, and the degree to which it may be influenced by habitat fragmentation. It is not known how coexistence between these two morphologically different but ecologically similar species might affect their population parameters and social systems. Studies will aid in understanding the costs and advantages of the interactions in the few areas of sympatry. The social system (social organization, mating system, and social structure) of mixed groups consisting of both species and putative hybrids was studied in a forest fragment on the Upper Paraná River in southern Brazil, from October 2006 through June 2008 (1618 h in the field). *Alouatta clamitans* was the more abundant species, which may be a result of the kind of habitat (Atlantic Forest). The proportion of putative hybrids was substantial (similar to the proportion of *A. caraya*), and is the highest yet reported for the known hybrid zones of these two species, suggesting that the fragmentation affected the incidence of hybrids and mixed groups. The mixed groups were not larger than the monospecific groups, suggesting some degree of competition in sympatry. There were some differences: mixed groups showed a smaller proportion of immatures to AF (adult females) than did the monospecifics, suggesting a lower fitness of this type of association; the most abundant class was AM (adult males) of *A. clamitans*; and there was a small number of AF per group, with a bias toward AF among the putative hybrids, suggesting Haldane's Rule. The putative hybrids were polymorphic in coloration, and more closely resembled *A. clamitans*. Some of them appeared to be gynandromorphic, also in accord with Haldane's Rule. The mixed groups were unstable and spatio-temporally dynamic. Both of them had low cohesion. In one of them, there were emigrations and satellite individuals of both species, and the group deteriorated, with no births. Other groups transgressed into the home range of this group, and the group was more often supplanted during confrontations. Another group showed a stable composition and births, with a system of fission-fusion of the subgroups of *A. caraya* and *A. clamitans*. The subgroups used the same home range and defended it concurrently, supplanting more groups in confrontations, and no other group transgressed into their area, suggesting that the association between heterospecifics conferred some advantages. When the subgroups were together, the group showed a higher rate of social interaction (mainly because of interactions between immatures and AM), but not of resting, traveling, and feeding, suggesting that the cost of association was low. The individuals of one species that most often associated with the other species were subordinate or migrant males, which were tolerated by males or solicited by females of the other species, obtaining sexual advantages. The most unstable group was promiscuous, performing more extra-group copulations; the most stable was polygynandrous, with the majority of copulations interspecific. Affiliative and reproductive behaviors involved more hybrids, which apparently preferred the conphenotypic species *A. clamitans*. These behaviors were rarer between heterospecifics. The pattern of interspecies copulations agreed with the model based on a female-choice mating system: these were always between females of the less-abundant species and males of the more-abundant species. Intra-group agonistic behaviors were frequent, principally in a sexual context, and occurred most often between males of *A. clamitans*, next most often between putative hybrids,

and least often between heterospecifics. In the unstable group, the dominant individual was a hybrid female; in the stable group, a male of each species was co-dominant, with the hybrid female dominant over the female of *A. caraya*. Inter-group encounters always involved agonism, mainly in a sexual context. Most of the encounters between conspecifics escalated to roaring; an intermediate number of encounters between hybrids reached this stage, and even fewer between heterospecifics. One group of putative hybrids prevailed in all the confrontations. These observations, together with the high hierarchical positions of the putative hybrid females, suggest hybrid vigor. Hybrids of *Alouatta* may be more common in small fragments where the populations become crowded and behavioral barriers are relaxed. In these areas, the costs for migrants to join groups of conspecifics may be higher than to join groups of heterospecifics, and small or vestigial groups of one species may join a group of the other species, forming a mixed group. Although sympatry and hybridization may be natural phenomena for howlers, the coexistence between the two species in a small fragment appeared to alter the age-sex structure, intensifying sexual competition. The coexistence of the two species and their hybrids also appeared to produce a high variability of behaviors, systems, and associations, but few novelties were observed, and in fact the mixed groups functioned with the time budget, diet, and social systems typical of *Alouatta*. In the end, the presumed hybrids were socially accepted and viable, and functioned within the society into which they were integrated. Therefore, attention should be given to conservation, since environmental degradation may increase the rate of hybridization between the two taxa, and the functional hybrids, which show little discrimination between the species, may help to dilute the populations, replacing the parental species in their local societies. The fertility and social viability of the hybrid morphotypes may contribute to the advancement of the hybrid zones as their forest environments continue to be degraded.

Sumário

Resumo	vii
Abstract.....	ix
Lista de figuras	xiv
Lista de tabelas	xvii
1. Introdução Geral.....	19
1.1 Grupos mistos de espécies.....	25
1.1.1 Restrições conceituais e ocorrências	25
1.1.2 Custos e benefícios.....	30
1.2 Híbridação	33
1.2.1 Conceitos e consequências evolutivas.....	33
1.2.2 Nem sempre foi assim: restrições culturais.....	37
1.2.3 Híbridação e conservação.....	39
1.3 Objetivos e organização da tese	42
2. Área de estudo	44
2.1 Mata do Bugio	45
SEÇÃO I: Redescobertas e Estimativas.....	59
Capítulo 1: Simpatria entre <i>Alouatta caraya</i> e <i>Alouatta clamitans</i> e a redescoberta de híbridos potenciais no Alto Rio Paraná.....	61
1. Introdução.....	62
1.1 Sistemática do gênero <i>Alouatta</i>	62
1.2 As raras e desconhecidas zonas de contato entre as espécies de <i>Alouatta</i>	64
2. Material e métodos	66
3. Resultados	66
4. Discussão.....	70
5. Pós-escrito	71
Capítulo 2: Tamanho, composição e dinâmica de grupos mistos de <i>Alouatta caraya</i>, <i>Alouatta clamitans</i> e potenciais híbridos	72
1. Introdução.....	73

1.1 Predições	80
2. Material e métodos	81
2.1 Levantamento de grupos	81
2.2 Dinâmica de grupos.....	83
2.3 Análise dos dados.....	85
3. Resultados	85
3.1 Tamanho e composição de grupos	85
3.2 Dinâmica de grupos.....	88
3.2.1 Grupo Ponte.....	88
3.2.2 Grupo Vespa.....	92
4. Discussão.....	97
4.1 Tamanho e composição de grupos	98
4.2 Dinâmica de grupos.....	104
5. Conclusões	109
6. Considerações finais.....	110
SEÇÃO II: Comportamento social.....	113
Capítulo 3: Padrão de atividades diário e dieta de dois grupos mistos de <i>Alouatta caraya</i>, <i>Alouatta clamitans</i> e potenciais híbridos	115
1. Introdução.....	116
1.1 Predições	122
2. Material e métodos	123
2.1 Análise dos dados.....	126
3. Resultados	127
4. Discussão.....	140
5. Conclusões	147
Capítulo 4: Comportamentos afiliativos, reprodutivos e agonísticos de grupos mistos de <i>Alouatta caraya</i>, <i>Alouatta clamitans</i> e potenciais híbridos	149
1. Introdução.....	150
1.1 Comportamento, sistema de acasalamento e estrutura social de bugios com ênfase em <i>A. caraya</i> e <i>A. clamitans</i>	155

1.2 Predições	161
2. Material e métodos	163
2.1 Análise dos dados	168
3. Resultados	168
3.1 Comportamentos afiliativos	169
3.1.1 Catações	169
3.1.1.1 Catações em G. Ponte.....	175
3.1.1.2 Catações em G. Vespa.....	176
3.1.1.3 Solicitações de catação	178
3.1.1.4 Catações em contexto utilitário evidente	180
3.1.1.5 Catações de fêmeas em contextos manipulativos?.....	180
3.1.1.6 Catações em contexto reprodutivo	181
3.1.1.7 Catações no cuidado da prole.....	182
3.1.2 Cuidados alo-maternais	182
3.1.3 Brincadeiras.....	184
3.1.3.1 Comportamento infantilizado: brincadeiras manipulativas?.....	187
3.2 Comportamentos reprodutivos	188
3.2.1 Cópulas.....	188
3.2.2 Inspeções genitais.....	193
3.2.3 Movimentos linguais	195
3.2.4 Comportamentos pré-copulatórios	196
3.3 Comportamentos agonísticos	182
3.3.1 Intragrupais.....	199
3.3.1.1 Dominância intragrupal.....	204
3.3.2 Agonismo em encontros intergrupais.....	206
4. Discussão	213
5. Conclusões	232
Referências	234

Lista de Figuras

Área de estudo

- Figura 1:** Região de estudo no Alto Rio Paraná. A) Paredão das Araras (Capítulo 1) e B) Mata do Bugio (Capítulos 1, 2, 3 e 4). Localidades na margem esquerda do rio (PR).....48
- Figura 2:** Fragmento Mata do Bugio conectado às matas ripárias do rio Paraná48
- Figura 3:** Fotos da Mata do Bugio (A-C) à margem esquerda do rio Paraná (PR), mostrando sua continuidade com a mata ripária. Fotos: Lucas M. Aguiar50
- Figura 4:** Macho adulto de *Alouatta clamitans* de um grupo misto monitorado na Mata do Bugio (MA1 do Grupo Ponte). Foto: Lucas M. Aguiar51
- Figura 5:** Macho (esquerda) e fêmea (direita) adultos de *A. caraya* de um grupo misto da Mata do Bugio (MAcar e FA2 do Grupo Vespa). Foto: Lucas M. Aguiar52
- Figura 6:** Fêmea potencialmente híbrida (esquerda; FA1) semelhante à *A. clamitans* e macho de *A. caraya* (direita) rugindo no Grupo Ponte. Foto cedida por Daniel M. Mellek52
- Figura 7:** Casal adulto de *A. caraya* (ao fundo) e infante potencialmente híbrido do Grupo Vespa (A-B). Fêmea adulta (FA2) realizando cuidado alomaternal no infante potencialmente híbrido semelhante a *A. clamitans* (INF2). Fotos: Lucas M. Aguiar53
- Figura 8:** Fêmea adulta de *A. caraya* (esquerda) e macho adulto de *A. clamitans* (direita) do Grupo Vespa (FA2 e MA2). Foto: Lucas M. Aguiar54
- Figura 9:** Grupo misto da Mata do Bugio que não foi monitorado. Dois híbridos potenciais em sessão de catação (esquerda) e uma fêmea e um infante de *A. caraya* (direita). Foto: Lucas M. Aguiar54
- Figura 10:** Grupo Ponte em descanso. Um macho adulto satélite de *A. caraya* (acima) e o casal formado pelo macho adulto de *A. clamitans* (MA1) e a fêmea potencialmente híbrida (FA1) (abaixo). Foto: Lucas M. Aguiar55
- Figura 11:** A) Fêmea adulta potencialmente híbrida da Mata do Bugio (FA1 do Grupo Vespa). B) A mesma fêmea com seu infante nas costas (INF2). Fotos: Lucas M. Aguiar56
- Figura 12:** Fêmea adulta potencialmente híbrida (FA1 do Grupo Ponte). Em detalhe, a sua cauda clara e o resto de seu corpo castanho escuro. Foto: Lucas M. Aguiar57
- Figura 13:** Macho adulto potencialmente híbrido pertencente a um grupo formado apenas por híbridos potenciais na Mata do Bugio. Em detalhe, a coloração escura do corpo, e ruiva da cauda e topete. Foto: Lucas M. Aguiar57

Figura 14: Macho potencialmente híbrido capturado em Foz do Iguaçu concomitantemente ao período deste estudo. A) Coloração preta na região proximal (semelhante a *A. caraya*), e B) castanha na dorsal e distal do corpo (semelhante a *A. clamitans*). Fotos cedidas por Marcos Oliveira e Wanderlei de Moraes58

Capítulo 1

Figura 1: Macho de *Alouatta* com o padrão da coloração da pelagem em mosaico. Note a coloração castanho escuro na maior parte do corpo, com porções avermelhadas e a coloração louro-dourada nas mãos (A) e cauda (B). Um diagrama ilustrativo é mostrado em (C). Fotos cedidas por Daniel M. Mellek67

Capítulo 2

Figura 1: Polimorfismo no padrão de coloração da pelagem dos morfotipos híbridos conhecidos no Alto Rio Paraná (vista dorsal). A-G e K são animais registrados na Mata do Bugio; H-J são fêmeas depositadas em museu (revisadas por Gregorin 2006); A: macho (registrado em Aguiar et al. 2007b); B-G: fêmeas [registradas no presente estudo (Aguiar et al. 2008)]; K: novo padrão observado em machos89

Figura 2: Porcentagem do tempo de observação das associações de indivíduos no G. Vespa (n=664h). [(Subgrupo *clamitans*: incompleto n= 2 a 4 indivíduos; completo n=5 indivíduos), (Misto de espécies: incompleto n= 2 a 7 indivíduos; completo n= 8 indivíduos)]95

Capítulo 3

Figura 1: Padrão das categorias comportamentais no G. Ponte (A) e no G. Vespa (B)129

Figura 2: Comparação das proporções dos comportamentos durante os dias em que o subgrupo *clamitans* estava completo e dissociado do subgrupo *caraya* (n=9 dias), dos dias em que ambos estavam completos e associados (n=8 dias)130

Figura 3: Variação sazonal dos comportamentos no G. Ponte (A) e no G. Vespa (B).....131

Figura 4: Distribuição anual dos comportamentos ao longo das horas dos dias no G. Ponte (A) e no G. Vespa (B)133

Figura 5: Proporção anual dos itens alimentares consumidos por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).....135

Figura 6: Porcentagem de folhas novas, folhas maduras e folhas indeterminadas consumidas por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).....136

Figura 7: Variação sazonal no consumo dos itens alimentares por G. ponte (A) e por G. Vespa (B).....138

Figura 8: Variação sazonal no consumo de folhas novas e de folhas maduras por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).....	139
---	-----

Capítulo 4

Figura 1: Sociograma das proporções de catação entre os táxons de <i>Alouatta</i> (n=200). A largura das setas é proporcional às porcentagens de catação. A seta aponta do táxon emissor para o receptor.....	170
--	-----

Figura 2: Sociograma das proporções de catação observadas no G. Vespa (n=83) e no G. Ponte (n=97). A largura das setas é proporcional às porcentagens. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor	172
--	-----

Figura 3: Distribuição sazonal das catações em coleta sistematizada do G. Ponte (n=95) e do G. Vespa (n=82)	173
--	-----

Figura 4: Distribuição anual do somatório das catações para cada hora do dia para A) G. Ponte (n=95) e para B) G. Vespa (n=82)	174
---	-----

Figura 5: Sociograma dos comportamentos com padrão motor de brincadeiras nos grupos de <i>Alouatta</i> (n=60). (*) Ocorrência de um comportamento infantilizado por um macho adulto (brincadeira em contexto manipulativo?). A largura das setas é proporcional ao número de brincadeiras. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor	184
--	-----

Figura 6: Distribuição das brincadeiras no G. Vespa ao longo das estações do ano. O baixo número desses comportamentos no inverno deve-se à presença de somente um juvenil no grupo (JUV) e o aumento nas outras estações corresponde ao desenvolvimento motor do outro infante (INF2) nascido no inverno	186
--	-----

Figura 7: Sociograma das cópulas entre os táxons de <i>Alouatta</i> observadas nos dois grupos de estudo (n=44). A largura das setas é proporcional ao número de cópulas	189
---	-----

Figura 8: Número de cópulas nos grupos de <i>Alouatta</i> ao longo das estações do ano no G. Vespa (n=15) e no G. Ponte (n=35)	190
---	-----

Figura 9: Sociograma dos comportamentos agonísticos intragrupais entre os táxons de <i>Alouatta</i> para os dois grupos de estudo (n=85). A largura das setas é proporcional ao número de agonismo.....	200
--	-----

Figura 10: Sociograma dos comportamentos agonísticos intragrupais no G. Vespa (n=35) e no G. Ponte (n=50). A largura das setas é proporcional ao número de comportamento agonístico. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor.....	203
---	-----

Figura 11: Árvores de dominância intragrupais para o G. Ponte e para o G. Vespa	205
--	-----

Figura 12: Padrão de distribuição dos encontros intergrupais ao longo das horas do dia para A) o G. Ponte (n=41); e para B) o G. Vespa (n=19)	207
--	-----

Lista de Tabelas

Capítulo 2

Tabela 1: Horas de esforço de campo e de observação direta dos grupos de <i>Alouatta</i>	84
Tabela 2: Tamanho, composição, proporção sexo-etária e horas de observação de 12 grupos de <i>Alouatta</i> da Mata do Bugio.....	87
Tabela 3: Composição e dinâmica do G. Ponte	91
Tabela 4: Composição e dinâmica do G. Vespa	93
Tabela 5: Horas de observação de indivíduos do subgrupo <i>clamitans</i> associados ou não a indivíduos do subgrupo <i>caraya</i> do G. Vespa.	94
Tabela 6: Número de horas e dias de observação das diferentes composições do subgrupo <i>clamitans</i> do G. Vespa	96
Tabela 7: Número de horas e dias de observação das diferentes composições de espécies do G. Vespa.....	96

Capítulo 3

Tabela 1: Número de dias, horas, varreduras e registros comportamentais coletados por estação para o G. Ponte e o G. Vespa.....	128
Tabela 2: Teste de Correlação de Spearman entre a quantidade de registros de comportamento e a quantidade de registros de itens alimentares consumidos por estação no G. Ponte	142
Tabela 3: Teste de Correlação de Spearman entre a quantidade de registros de comportamento e a quantidade de registros de itens alimentares consumidos por estação no G. Vespa.....	143

Capítulo 4

Tabela 1: Proporção dos estados de comportamento para o G. Ponte (eventos: n=204) e para o G. Vespa (eventos: n=222).....	168
Tabela 2: Catações registradas no G. Ponte, no G. Vespa e nos grupos vizinhos (n=200)	169
Tabela 3: Cópulas intra- e extragrupo da fêmea híbrida (FA1) do G. Ponte com diferentes machos.....	192

Tabela 4: Cópulas intra- e extragrupo do macho de <i>A. clamitans</i> (MA1) do G. Ponte com diferentes fêmeas	192
Tabela 5: Cópulas intra- e intergrupais do G. Vespa	193
Tabela 6: Cópulas e comportamentos pré-copulatórios no G. Ponte e no G. Vespa	198
Tabela 7: Número de comportamentos agonísticos intragrupais nos grupos de <i>Alouatta</i>	201
Tabela 8: Contextos dos agonismos intragrupais nos grupos de <i>Alouatta</i>	201
Tabela 9: Tipos de interação entre os encontros intergrupais de <i>Alouatta</i>	208
Tabela 10: Porcentagem dos encontros intergrupais entre os táxons de <i>Alouatta</i> em que ocorreram cada um dos tipos de comportamento agonístico	209
Tabela 11: Contextos dos encontros entre os tipos de grupos de <i>Alouatta</i>	210
Tabela 12: Número de “vitórias” e “derrotas” em encontros intergrupais de <i>Alouatta</i>	211

“Não duvido que nossa agressividade e promiscuidade possam ser explicadas devido ao nosso elo de parentesco com os outros macacos. Mas isso não justifica agirmos assim! Como humanos podemos refletir e agir de outra maneira. Podemos ser bons!”

Stephen J. Gould (1998)

1. Introdução geral

Muitos artrópodes, peixes, pássaros e mamíferos são notáveis por viverem em grupos sociais formados por conspecíficos, onde os benefícios de se viver em grupos superaram os custos (Wilson 1975; Silk 2007). Basicamente todas as espécies de primatas vivem em grupos bissexuais de várias idades e apresentam uma ampla variação nos sistemas sociais (Kappeler & van Schaik 2002). Em primatas, os sistemas variam desde semi-solitários como nos orangotangos e em alguns Strepsirhini, passando por pequenos grupos com um casal adulto e suas crias em alguns calitriquídeos, gibões e lêmures, e até mesmo grupos de centenas de indivíduos formados por várias subunidades como em alguns uacaris, ou por milhares de indivíduos que podem formar um sistema organizado em vários níveis como nos babuínos-gelada (“multi-level society”) (Kappeler & van Schaik 2002; Bowler & Bodmer 2009). Entretanto, os primatas são socialmente muito flexíveis, podendo existir grandes variações dentro de uma mesma espécie e mesmo dentro de suas populações (van Schaik 1989; Kappeler & van Schaik 2002; Porter & Garber 2007; Sussman & Garber 2007).

A vida em grupo pode ter sido favorecida pela seleção natural (Wilson 1975; Silk 2008). Para os primatas, os benefícios reprodutivos (diretos ou indiretos) de se viver em um sistema de grupos cooperativos são vários: o compartilhamento de informações, atividades diárias coordenadas, explorar e encontrar um mesmo recurso, defender uma área comum, formar alianças, proximidade com parentes, defender-se contra predadores e contra infanticídio, ganhar companhia, suporte psicológico e emocional (Clutton-Brock 2002;

Sussman & Garber 2007). Pelo menos para os primatas, a cooperação e a companhia são reforçadas por hormônios que promovem bem-estar para os indivíduos ao permanecerem próximos de seus conspecíficos, possibilitando assim, agirem conjuntamente (Sussman & Garber 2007).

Já os principais custos seriam o aumento da disputa por alimento e por parceiros reprodutores, e a maior conspicuidade para os predadores. Em geral, é aceita a ideia de que a pressão de predação agiria principalmente limitando um tamanho mínimo para o grupo, enquanto a disputa gerada com o aumento no número de indivíduos restringiria o limite superior de tamanho dos grupos (van Schaik 1989; Koenig 2002).

Alguns autores têm salientado que as disputas podem ter menor importância do que antes pensado já que os primatas possuem dietas flexíveis e podem fissionar o grupo social em vários subgrupos, evitando ou aliviando as disputas (Sussman & Garber 2007). Além disso, os recursos vegetais em florestas tropicais não perturbadas podem ser abundantes o suficiente para todos os indivíduos do grupo, não havendo a necessidade de competir por alimento (Johnson et al. 2002; Sussman & Garber 2007). Mais ainda, disputas e comportamentos agressivos, que podem sugerir competição, são mais raros do que os comportamentos afiliativos e cooperativos dentro dos grupos sociais dos primatas (Sussman & Garber 2007). Nesta linha de pensamento, os primatas viveriam em grupos mutualísticos relativamente estáveis e resolveriam seus problemas diários principalmente por meio da cooperação (Clutton-Brock 2002; Sussman & Garber 2007). Para alguns autores, a competição seria um fator-chave apenas em ambientes muito perturbados, mas ainda assim seria uma causa próxima e não a última para a explicação da evolução e de como foi moldada a socialidade nos primatas (Sussman & Garber 2007).

Outra linha de pensamento conhecida como socioecologia (uma vertente da sociobiologia) argumenta que a competição é o principal fator que dirige a socialidade, o tamanho e os tipos de sistemas sociais dos grupos de primatas (Wilson 1975; van Schaik 1989; Koenig 2002). Nesta linha, os comportamentos afiliativos e cooperativos podem ser vistos por alguns como puras manipulações egoístas entre os indivíduos (Dawkins 1982). As predições dos modelos socioecológicos têm sido adequadas principalmente para os primatas frugívoros do Velho Mundo, mas ultimamente também têm sido coerentes com alguns primatas folívoros, inclusive do Novo Mundo (Zucker & Clarke 1998; Pope 2000a; Wang & Milton 2003; Harris 2006; Saj et al. 2007; Snaith & Chapman 2007; 2008). Basicamente, a socioecologia prediz que a distribuição e qualidade dos recursos alimentares (e.g. frutos e folhas) influenciariam o tipo de competição alimentar (por interferência e/ou por exploração) que afetaria a aptidão das fêmeas - cuja reprodução é mais custosa do que a dos machos - e conseqüentemente, influenciaria o sistema de relações entre elas (van Schaik 1989; Koenig 2002; Clutton-Brock 2007). Fêmeas poderiam ganhar vantagens agregando-se para defender recursos alimentares em comum contra outras fêmeas. O modelo ainda assume que os sistemas das fêmeas e suas distribuições espaciais e temporais predizeriam os modos como os machos se distribuiriam, ou mesmo as monopolizariam (van Schaik 1989; Nunn 1999; Kappeler & van Schaik 2002; Koenig 2002). Evolutivamente, as associações permanentes de machos e fêmeas de primatas ganhariam vantagens na defesa dos recursos e também na defesa contra infanticídio (van Schaik & Kappeler 1997).

Segundo a socioecologia, se os recursos fossem usurpáveis, de baixa qualidade, homogêaneamente distribuídos e dificilmente monopolizáveis (e.g. folhas), a competição intragrupal por exploração seria a predominante, e as fêmeas não ganhariam muita vantagem em associações para defender os recursos e, portanto, possuiriam fracos laços e coesões.

Deste modo, um sistema igualitário com migrações de fêmeas seria esperado. Se os recursos fossem usurpáveis, de alta qualidade, heterogeneamente distribuídos e ocorressem de forma agregada (e.g. frutos), o alimento poderia ser monopolizado e a competição intragrupal por interferência seria predominante. Indivíduos mais fortes teriam primeiro o acesso ao recurso e poderiam monopolizá-lo, agredindo outros do mesmo grupo. Neste sistema, fêmeas ganhariam vantagens sendo dominantes, e um sistema social de hierarquia entre as fêmeas, com possibilidade de permanecerem no grupo seria esperado. Se os recursos de alta qualidade fossem escassos, mas grandes o bastante para alimentar todo o grupo, a competição intergrupala por interferência seria esperada, e certos grupos poderiam monopolizar o alimento agredindo outros grupos. Um sistema de fêmeas filopátricas e residentes, e um sistema de dominância entre grupos seriam esperados. Vale ressaltar que a competição intergrupala por exploração é difícil de ser mensurada e difícil de fazer previsões e, portanto, é geralmente descartada dos modelos socioecológicos. Deste modo, os diversos sistemas sociais vistos nos primatas poderiam resultar das diversas combinações dos modelos explicados acima.

Embora as predições socioecológicas tenham ajudado a refinar as análises e o entendimento dos fatores que determinam os mecanismos sociais entre as fêmeas, particularmente dos primatas do Velho Mundo, as variáveis ecológicas por si só não são suficientes para explicar a variação dos sistemas sociais e da dispersão dos sexos de todos os primatas, inclusive os do Novo Mundo. Alguns autores têm salientado a necessidade de se adicionar variáveis aos modelos, como a demografia, história de vida, estruturas sociais rígidas e a filogenia (Strier 1999; Pope 2000b). Em relação à última variável, a filogenia, é interessante notar que enquanto nos primatas do Velho Mundo os sistemas sociais exibem uma tendência para a dispersão de machos e filopatria entre fêmeas, essas são características anômalas para os primatas do Novo Mundo. Este último grupo de primatas apresenta em

geral, sistemas moldados pela dispersão de fêmeas ou dispersão de ambos os sexos (Strier 1999; Pope 2000b).

Tão controversa quanto a evolução dos grupos sociais formados por conspecíficos, é a existência de grupos sociais formados por heteroespecíficos (“mixed-species group”). Muitas espécies de aves, peixes e mamíferos formam grupos sociais de duas ou mais espécies que podem viver de várias maneiras simbióticas, desde comensais até mesmo parasíticas. Mas a função de muitas associações nem sempre é tão clara (Wilson 1975; Podolsky 1990; Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010). Tais tipos de associações ocorrem desde os polos até o equador, em florestas úmidas e em desertos, mostrando que as forças seletivas que promovem este comportamento gregário são universalmente disseminadas e suas existências podem independender do tipo de clima ou de vegetação (Wilson 1975; Terborgh 1990). Ao longo do globo, muitas espécies exibem comportamentos atrativos para heteroespecíficos, e é possível que muitos desses comportamentos tenham evoluído para promover essas associações, principalmente em comunidades complexas e antigas (Wilson 1975). Entretanto, a pré-adaptação (“exaptation”) de comportamentos é provavelmente o fator mais frequente para a origem desta forma particular de simbiose (Wilson 1975).

Grupos mistos de espécies ocorrem, claro, entre espécies simpátricas, mas podem ser formados tanto por espécies filogeneticamente distantes (i.e. de diferentes ordens) quanto por espécies filogeneticamente próximas (e.g. espécies-irmãs) (Stensland et al. 2003). Da mesma forma, podem ocorrer entre espécies com comportamentos e morfologias muito similares ou mesmo diferentes (Moynihan 1968). Entretanto, quando espécies de parentesco muito próximo e com comportamento e morfologia muito semelhantes se associam, a disputa por parceiros pode se acirrar, e o risco de hibridação pode se tornar alto e custoso, particularmente se os híbridos forem inviáveis (Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010). Neste sentido,

para os grupos mistos de primatas comumente estudados na literatura, barreiras reprodutivas parecem ocorrer já que as cópulas e hibridação nestas associações são raras (Cords & Würsig 2010). Estes estudos são com espécies amplamente (e historicamente) distribuídas de forma simpátrica, facilitando o aparecimento de tais barreiras. Já em grupos mistos formados por espécies de primatas parapátricas, que apresentam zonas de contato estreitas e temporárias, as barreiras reprodutivas parecem ser menos rígidas e a hibridação é mais comum (Alberts & Altmann 2001; Bergman & Beehner 2004; Bergman et al. 2008; Phillips-Conroy & Jolly 2004). Cópulas interespecíficas e hibridação em grupos mistos de cetáceos também é um evento comum (Cords & Würsig 2010).

Diante do exposto, este estudo aborda e investiga estes dois últimos temas que são resultados diretos, mas não exclusivos, da socialidade dos primatas e da flexibilidade de seus comportamentos: grupos mistos de espécies e hibridação em primatas neotropicais (particularmente em espécies parapátricas de bugios; gênero *Alouatta*). Abaixo, segue uma visão geral de cada um dos temas, revisando os conceitos, modelos, causas e consequências evolutivas.

“Like wolves, dogs are also very much aware of who is who, who is where, and who is doing what. This awareness is an essential feature of both: enabling dogs to fit so well into our human social fabric and enabling the pack-hunting wolves to lead a communal life: moving and hunting together, sharing, etc. This is what in dogs makes it easy for wolfish families to form mixed, multi-species packs: humans, dogs, cats, goats, sheep, horses living in harmony.”

Wolfgang M. Schleidt & Michael D. Shalter (2003)

“The most striking feature of the social life of dogs is that they spend most of their life in mixed-species groups. This is not to deny that many dogs actually have no relationship with humans or only a very loose one, but if dogs have a choice they seem to prefer to join human groups.”

Ádám Miklósi (2007)

1.1 Grupos Mistos de Espécies

1.1.1 Restrições conceituais e ocorrências

Grupos mistos de espécies são associações formadas por duas ou mais espécies que naturalmente formam grupos sociais e que juntas compõem um mesmo grupo social. Estes grupos seriam resultados da própria atração entre as espécies, e esta atração pode ser mútua ou assimétrica, isto é, uma espécie ser a atraída e a outra apenas tolerante (Wilson 1975; Stensland et al. 2003). Assim, muitos autores consideram que os grupos mistos são mais do que meras agregações de espécies formadas ao acaso, ou mesmo mais do que agregações formadas pelo compartilhamento de um recurso alimentar comum (Wilson 1975; Waser 1982, 1984; Stensland et al. 2003). Não sendo as agregações formadas apenas por esses dois motivos acima (acaso e alimento), a tendência das espécies se associarem pode ter sido favorecida pela seleção natural (Waser 1982; Stenslands et al. 2003). Uma vez que tenha se tornado vantajoso para duas espécies agirem mutuamente, a seleção provavelmente favoreceu os indivíduos que começaram a considerar indivíduos de outra espécie em algumas situações sociais como possíveis parceiros, ou mesmo como indivíduos de sua própria espécie (Moynihan 1968).

A definição sobre o que é um grupo misto de espécies já foi muito controversa (Struhsaker 1981). Atualmente é uma definição pragmática que deixa de fora muitas associações de espécies que não são formadas ao acaso, mas que são causadas pelo uso concomitante de um recurso. Recursos em comum poderiam funcionar como “atrativos ecológicos” e poderiam trazer as espécies juntas, tornando a frequência da associação maior do que a esperada ao acaso (Cords & Würsig 2010). Em muitas outras ocasiões, o comportamento de uma espécie pode ser afetado pela outra espécie antes ou durante a agregação (Struhsaker 1981; Stensland et al. 2003). Nessas ocasiões, as espécies podem interagir pacificamente, ou até mesmo responderem umas aos sinais das outras. Entretanto, isso não quer dizer que a associação entre elas ocorreu por causa desses comportamentos (Waser 1984). Mesmo porque, membros de diferentes espécies podem interagir adaptativamente mesmo quando as associações são formadas ao acaso (Waser 1984).

Pode ser difícil discernir se uma associação mista é ou não resultante do encontro ao acaso promovido pelo deslocamento convergente dos participantes. Este discernimento pode tornar-se ainda mais difícil em áreas ricas em espécies simpátricas. Nessas áreas, a probabilidade de se observar uma espécie na presença da outra é alta, e os avistamentos de grupos poliespecíficos pode ser mais comum do que os de monoespecíficos, mesmo que os primeiros ocorram ao acaso (Waser 1982). Em áreas com alta riqueza de espécies como as florestas tropicais africanas e amazônicas, modelos são usados para testar se a frequência de associação entre as espécies diferem ou não do esperado ao acaso (Waser 1982, 1984; Chapman & Chapman 2000; Haugaasen & Peres 2009).

Grupos mistos de espécies são bastante frequentes em aves insetívoras e, de fato, grande parte dos estudos sobre o assunto foi desenvolvido com este grupo (Moynihan 1968; Wilson 1975; Terborgh 1990; Stensland et al. 2003). O fenômeno também é frequente em

peixes coralinos e em mamíferos. Em mamíferos, o fenômeno ocorre entre espécies que normalmente formam grupos sociais de conspecíficos (Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010), sendo conhecidos ocorrer entre espécies de ungulados, cetáceos, carnívoros e primatas (Stensland et al. 2003). São conhecidas também associações entre espécies de diferentes ordens de mamíferos (e.g. Carnivora e Rodentia, Waterman & Roth 2007; Carnivora e Primates, Miklósi 2007) e entre mamíferos e outras classes de vertebrados, como por exemplo, primatas e aves (Boinski & Scott 1988; Cords & Würsig 2010).

A maioria dos estudos sobre grupos mistos em mamíferos ocorre com primatas (Terborgh 1990; Stensland et al. 2003). Associações poliespecíficas de primatas são comuns tanto entre os do Novo Mundo quanto entre os do Velho Mundo, mas ocorrem principalmente entre táxons frugívoros da África (Struhsaker 1981; Terborgh 1990; Stensland et al. 2003). No Novo Mundo, particularmente na Amazônia, os estudos se concentram nas associações quase permanentes entre espécies de *Saguinus*, e destas com *Callimico* (Heymann & Buchanan-Smith 2000; Porter & Garber 2007); e nas associações de durações variáveis entre *Saimiri* e *Cebus* (Terborgh 1983; Podolsky 1990). Há também casos de associações de *Saguinus* com *Pithecia*, e *Saguinus* com *Callicebus* (Heymann & Buchanan-Smith 2000; Haugaasen & Peres 2009). No Velho Mundo, os estudos se concentram nas associações entre espécies de *Cercopithecus*, e destas com *Procolobus*, *Colobus* e *Cercocebus* (Gautier-Hion & Gautier 1974; Struhsaker 1981; Waser 1982; Gautier-Hion et al. 1983; Chapman & Chapman 1996; 2000). Os grandes primatas da família Hominidae (exceto o homem), os primatas asiáticos e os Strepsirhini tendem a se associar menos (Terborgh 1990; Cords & Würsig 2010). Espécies de primatas também se associam com aves, carnívoros, ungulados e cetáceos (Boinski & Scott 1988; Terborgh 1990; Monteiro-Filho 1995; Schleidt & Shalter 2003; Stensland et al. 2003; Haugaasen & Peres 2008).

Os estudos de grupos mistos, principalmente em aves, mostraram que a constituição, abundância e dominância entre as espécies mudam constantemente, inclusive dentro de um mesmo grupo, e que a duração é variável podendo a associação ocorrer desde poucas horas até de forma permanente (Wilson 1975; Terborgh 1990). Algumas espécies estão presentes constantemente e podem contribuir significativamente para a formação e coesão da associação. Outras são atraídas menos frequentemente e outras apenas em ocasiões raras (Wilson 1975). Há também uma tendência quase universal entre espécies de aves que se associam de forma frequente, à existência de convergências de caracteres morfológicos e comportamentais, tornando-se mais semelhantes entre si do que à outras espécies simpátricas que não se associam. Este fenômeno produz maior integração no grupo e é conhecido como mimetismo social (“social mimicry”), e pode variar conforme a intensidade da associação, tipo e idade da comunidade (Moynihan 1968; Barnard 1979; 1982).

As associações entre as aves podem ser divididas em dois tipos principais: as de ambiente aberto e as de floresta fechada (Terborgh 1990). Enquanto os grupos mistos de ambientes abertos são tipicamente grandes, de tamanhos variados, composição fluida, efêmeros e compostos por até 60 espécies morfológicamente e ecologicamente similares, os de florestas são menores, com tamanhos mais definidos, mais coesos e duradouros, com menor número de espécies, sendo que as espécies diferem em morfologia e ecologia (Terborgh 1990). Os grupos mistos de primatas possuem muitas similaridades aos grupos mistos formados por espécies de aves, mas se assemelham mais às associações de florestas fechadas (Terborgh 1990).

Apesar das semelhanças, os grupos mistos de primatas possuem diferenças importantes em relação aos das aves. Segundo Terborgh (1990), grupos mistos de primatas

são menos prevalentes na natureza do que os das aves, talvez porque existe um menor número de espécies simpátricas de primatas do que existe para as aves. Além disso, enquanto as espécies de pássaros juntam-se em pares ou indivíduos, os grupos mistos de primatas que são comumente estudados (de espécies amplamente simpátricas) são formados através da junção de dois ou mais grupos sociais que sobrepõem áreas de vida (Terborgh 1990; Cords & Würsig 2010). Assim, os custos de incremento de vários grupos em uma única associação poderiam restringir o número de espécies em associações de primatas. Vale ressaltar que para grupos mistos de espécies de primatas parapátricas a situação pode ser diferente, uma vez que essas associações tendem a ser formadas através de imigrações de indivíduos (Alberts & Altmann 2001; Phillips-Conroy & Jolly 2004; Agostini et al. 2008).

Outro motivo para as diferenças entre as associações de aves e primatas é que a dieta frugívora (ou parcialmente frugívora) dos primatas que se associam pode também restringir o número de grupos - consequentemente o número de espécies - dado que os frutos são espacialmente distribuídos de forma restrita, o que pode gerar uma disputa alimentar intensa. Ao contrário dos primatas, as espécies de pássaros em associações são insetívoras e forrageiam em diferentes estratos evitando disputas (Terborgh 1990). De fato, interações agonísticas dentro dos grupos mistos de primatas parecem ser mais frequentes do que nos das aves (Wilson 1975; Cords 1987; Stensland et al. 2003), apesar de que nos grupos de primatas a agressão pode ser bastante variável (Struhsaker 1981). Por fim, enquanto muitas espécies de aves que se associam tendem a se tornar semelhantes através do mimetismo social, as espécies de primatas que formam grupos mistos possuem em geral padrões de coloração marcadamente diferentes (Bradley & Mundy 2008).

1.1.2 Custos e benefícios

Se a seleção natural favoreceu a existência de sociedades poliespecíficas, então os grupos mistos de espécies podem ser vistos como adaptações locais em que os benefícios superaram os custos das espécies se associarem (Gautier-Hion et al. 1983; Terborgh 1990). Tem sido afirmado que muitos dos custos e das vantagens de se associar em grupos mistos confundem-se com os custos e as vantagens – já expostos acima – de se associar em grupos sociais monoespecíficos (Terborgh 1990; Stensland et al. 2003). Entretanto, grupos mistos podem ser formados por espécies que possuem diferenças marcantes em massa corpórea, tamanho de grupo e aparência, que irão produzir certas diferenças ecológicas e comportamentais entre os participantes. Essas diferenças podem produzir custos e benefícios que diferem em tipo, direção e intensidade dos vistos em grupos monoespecíficos (Podolsky 1990). Em geral, uma vantagem dos grupos mistos de espécies (amplamente) simpátricas é que eles podem ser maiores do que os grupos monoespecíficos, já que a competição interespecífica (por alimento e por parceiro reprodutivo) é mais baixa do que a intraespecífica, o que atenua as restrições do limite superior do tamanho dos grupos (Struhsaker 1981; Terborgh 1990; Stensland et al. 2003; Waterman & Roth 2007). Deste modo, grupos mistos se beneficiariam com o aumento do número de indivíduos, evitando o aumento da competição que um grupo monoespecífico do mesmo tamanho produziria (Stensland et al. 2003).

Os diversos trabalhos sobre grupos mistos geralmente concordam que as principais vantagens de se associar a heteroespecíficos é 1) o aumento na defesa contra predadores e 2) o aumento na eficiência do forrageamento (Barnard 1979; 1982; Cords 1987; Podolsky 1990; Terborgh 1990; Stensland et al. 2003; Eckardt & Zuberbühler 2004; Porter & Garber 2007; Waterman & Roth 2007). Vantagens contra predação dizem respeito principalmente ao efeito do aumento da segurança em número (e seus efeitos derivados), e das diferenças de

detectabilidade de predadores entre as diferentes espécies. Alguns trabalhos têm mostrado exemplos da diminuição da vigilância individual, existência de respostas a alarmes entre heteroespecíficos e defesa conjunta entre heteroespecíficos contra predadores (“mobbing”) (Barnard 1982; Cords 1987; Gautier-Hion & Tutin 1988; Heymann & Buchanan-Smith 2000; Stensland et al. 2003; Eckardt & Zuberbühler 2004; Cords & Würsig 2010). Vantagens de forrageamento dizem respeito ao aumento do tempo individual em alimentação, aumento do consumo de itens alimentares de qualidade, expansão de nichos alimentares, expansão de áreas de forrageio e defesa conjunta dessas áreas (Wilson 1975; Terborgh 1990; Heymann & Buchanan-Smith 2000; Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010). Apesar das vantagens contra predadores e vantagens de forrageamento parecerem *a priori* dicotômicas, elas, de fato, não são mutuamente exclusivas, já que um aumento na defesa contra predadores pode habilitar vantagens no forrageamento (Struhsaker 1981; Gautier-Hion et al. 1983; Chapman & Chapman 1996; Cords & Würsig 2010). Por exemplo, dado que muitas espécies de primatas e aves são mais especializadas em determinados micro-habitats (e.g. estrato arbóreo), poderia haver vantagens de uma espécie se associar a outra que é mais alerta a predadores de certos micro-habitats, permitindo a outra espécie explorar com mais segurança os recursos deste novo habitat (Barnard 1982; Wilson 1975; Gautier-Hion et al. 1983; Cords & Würsig 2010).

Vantagens sociais afiliativas e reprodutivas são observadas principalmente em grupos mistos de espécies de cetáceos, mas são pouco exaltadas, observadas e exploradas na literatura sobre grupos mistos de primatas (Cords 1987; Frantzis & Herzing 2002; Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010). As principais vantagens sociais seriam 1) brincadeiras entre heteroespecíficos (principalmente entre imaturos), 2) cuidados aloparentais entre heteroespecíficos, 3) acesso à dominância em um grupo de heteroespecíficos e 4) acesso ao sexo com parceiros heteroespecíficos. Embora existam alguns relatos de brincadeiras entre

espécies de primatas, as principais interações entre elas são agonistas, principalmente durante disputas de alimento, sendo poucas as afiliativas, e as reprodutivas são quase inexistentes (Cords 1987; Heymann & Buchanan-Smith 2000; Stensland et al. 2003; Cords & Würsig 2010). Ainda, cópulas, cópulas forçadas, molestadores sexuais (“harassments”) e hibridação são eventos comuns em grupos mistos de cetáceos, mas não nos de primatas (Frantzis & Herzing 2002; Cords & Würsig 2010). Pode ser que as vantagens sociais e a hibridação sejam raramente reportadas nos grupos mistos de primatas porque a maioria dos estudos se concentra em espécies que são historicamente e amplamente distribuídas de forma simpátrica, e que por isso, já evoluíram muitas barreiras reprodutivas e comportamentais. Entretanto, fora deste tipo de associação, o fenômeno da hibridação é bastante comum na Ordem Primates, como será revisado abaixo e nos capítulos seguintes que compõem a tese.

“The very small genetic distance between humans and chimps might tempt us to try the most potentially interesting and ethically unacceptable scientific experiment I can imagine – to hybridize our two species and simply to ask the offspring what it is like to be, at least in part, a chimpanzee.”

Stephen J. Gould (1977)

“Now do these complex and singular rules indicate that species have been endowed with sterility simply to prevent their becoming confounded in nature? I think not. For why should the sterility be so extremely different in degree when various species are crossed? [...] It can thus be shown that neither sterility nor fertility affords any clear distinction between species and varieties.”

Charles Darwin (1859)

1.2 Hibridação

1.2.1 Conceitos e consequências evolutivas

Da mesma maneira que é difícil conceitualizar grupos mistos de espécies, há também dificuldades para se definir o termo hibridação (Allendorf et al. 2001; Avise 2004). Hibridação natural pode ser definida como o cruzamento e reprodução interespecífica que combina conjuntos de genes previamente isolados (Avise 2004; Schwenk et al. 2008). Já Arnold (1997; 2006) definiu hibridação como reprodução sexual por meio de cruzamentos entre indivíduos de duas ou mais populações, ou grupos de populações, que são distinguíveis na base de um ou mais caracteres herdáveis. Com esta definição, o termo pode ser empregado em um senso mais amplo, e inclui cruzamentos entre formas diferenciadas geneticamente, independente de seus status taxonômicos (Arnold 1997; Avise 2004). Assim, restrições impostas pelos diferentes conceitos de espécies, particularmente o Conceito Biológico de Espécie (baseado em isolamento reprodutivo) e o Conceito Filogenético de Espécie (baseado na descendência através de um único ancestral comum), foram atenuadas, permitindo aplicar também a hibridação como um processo responsável pela diversificação biológica de categorias taxonômicas mais altas (Grant & Grant 1992; Arnold 1997; 2006).

A hibridação ocorre geralmente em estreitas regiões onde populações distintas se encontram (zonas de contato), cruzam e produzem híbridos (Barton & Hewitt 1985; Arnold 1997; Avise 2004). O fenômeno é particularmente comum em populações que habitam a periferia ecológica e geográfica das distribuições das espécies, onde as densidades populacionais são baixas, cruzamentos são raros ou a seleção contra híbridos através da competição com espécies parentais é fraca ou inexistente (Wirtz 1999; Randler 2002; Seehausen 2004). Essas regiões são conhecidas como zonas híbridas (Barton & Hewitt 1985).

As zonas híbridas variam em largura desde poucos metros até centenas de quilômetros e podem ser relativamente muito estreitas mesmo para espécies com amplas distribuições geográficas (Barton & Hewitt 1989). As zonas híbridas podem ser persistentes e estáveis, mas também podem ser dinâmicas ao longo do tempo. Em geral são ambientes complexos que envolvem misturas genéticas de diferentes táxons e seleção. Modelos focando principalmente na seleção contra ou a favor dos híbridos têm sido propostos para explicar a existência e a manutenção dessas regiões. As zonas híbridas podem ser mantidas pelo balanço de imigração das espécies parentais e seleção contra híbridos (“tension zone”) (Barton & Hewitt 1985; 1989), ou através da aptidão relativa dos híbridos de acordo com o tipo de ambiente (“mosaic hybrid zones”) (Arnold 1997). Embora alguns exemplos de zonas híbridas tenham sido reportados, não há um cenário ou modelo único que explique todos os casos (Arnold 1997).

Na hibridação, os híbridos resultantes podem ser a linha final, o ralo genético entre a mistura dos táxons devido às suas esterilidades ou baixas viabilidades (Avise 2004). Fenótipos mal adaptados são particularmente comuns nas primeiras gerações híbridas, principalmente em F1, cuja combinação de genes tão diferentes em um único organismo, ainda não havia sido testada pela seleção natural (Darwin 1859; Arnold 1997; mas veja Wiley et al. 2009). De fato, esta baixa viabilidade pode tornar-se reprodutivamente custosa e,

consequentemente, reforçar as barreiras reprodutivas entre os táxons cruzantes (Avisé 2004; Arnold 2006). Ao contrário, gerações híbridas mais tardias podem ser viáveis ou possuir vigor (vigor híbrido¹) maior do que o das espécies parentais (“heterosis”), e até mesmo cruzar com as espécies parentais, permitindo trocas e assimilações genéticas de um táxon para o outro (introgressão genética) (Arnold 1997) - mecanismos de trocas genéticas análogos à hibridação são conhecidos em microorganismos com reprodução assexuada (transferência lateral de genes) e em vírus (recombinação genética) (Arnold 1997; 2006).

Através das trocas genéticas entre táxons pode haver a perda de alelos ou de importantes adaptações locais (“outbreeding depression”) (Alendorff et al. 2001). Por outro lado, pode haver a produção de variação e assimilação de adaptações (Schwenk et al. 2008), ou mesmo a produção de novas linhagens evolutivas (Grant & Grant 1992; Arnold 1997; 2006; Dowling & Secor 1997; Avisé 2004; Seehausen 2004). A hibridação pode resultar em rápidas mudanças entre as espécies ou populações inter cruzantes, fazendo com que mudanças evolutivas possam ocorrer dentro de uma geração (Seehausen 2004; Schwenk et al. 2008). A hibridação pode produzir novidades biológicas, onde neste caso, o híbrido ou o recombinante excede a combinação entre os táxons ou populações parentais (“transgressive segregation”) (Seehausen 2004). Caso os recombinantes sejam novidades biológicas, ou simplesmente possuam aptidão suficiente para conquistar novos nichos ou mesmo habitats alterados, eles podem atuar como matéria-prima para a diversificação e para a especiação (Grant & Grant 2002; Arnold 1997; Dowling & Secor 1997; Grant et al. 2004; Seehausen 2004). De fato, a hibridação pode facilitar a ocupação em transições ecológicas ou em mudanças ambientais drásticas, permitindo o aparecimento de novas espécies (Grant & Grant 2002; Arnold 1997; Dowling & Secor 1997; Grant et al. 2004; Schwenk et al. 2008; Kays et al. 2009). Nota-se, portanto, que os resultados criativos da hibridação são vários: produção de variação, trocas de

adaptações, reforço de barreiras reprodutivas, irradiações adaptativas e especiação híbrida (Arnold 1997, 2006).

As conclusões acima foram derivadas principalmente de estudos com plantas e com alguns poucos invertebrados e pequenos vertebrados. Para os animais, a hibridação parece ser mais rara do que nos vegetais, ocorrendo apenas em aproximadamente 3% dos táxons conhecidos (Dowling & Secor 1997; Schwenk et al. 2008). Entre os vertebrados, a hibridação é disseminada entre as espécies de aves (Grant & Grant 1992). Em mamíferos, a hibridação pode ocorrer mesmo entre espécies conspicuamente diferentes e com alto grau de socialidade como os primatas e os cetáceos, e com grande dimorfismo sexual como os primatas (van Gelder 1977; Arnold & Meyer 2005). A hibridação entre mamíferos produziu vigor híbrido em algumas linhagens (Coimbra-Filho et al. 1984; Kays et al. 2009), novidades evolutivas em outras (e.g. Anderson et al. 2009), e até mesmo espécies novas (e.g. Reich et al. 1999).

Para os primatas, a hibridação pode representar um importante mecanismo evolutivo (Detwiler et al., 2005; Ackermann et al., 2006; Arnold & Meyer, 2005). Os inúmeros registros de híbridos e de zonas híbridas persistentes sugerem que a hibridação é um fenômeno comum na Ordem Primates (Detwiler et al., 2005). Evidências de hibridação natural têm sido registradas tanto para os primatas Strepsirhini e Catarrhini (Velho Mundo) [entre espécies e subespécies dos gêneros *Eulemur*, *Propithecus*, *Trachypithecus*, *Papio*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Hylobates*, e entre os gêneros *Theropithecus* e *Papio* (Detwiler et al., 2005; Arckermann et al., 2006; Arnold & Meyer, 2005)], quanto para os Platyrrhini (Novo Mundo) [entre espécies e subespécies dos gêneros *Saimiri*, *Cebus*, *Callithrix*, *Saguinus* e *Alouatta* (Kinzey 1982; Silva et al. 1992; Peres et al. 1996; Mendes 1997; Coimbra-Filho et al. 2006; Cortés-Ortiz et al. 2003)].

1.2.2 Nem sempre foi assim: restrições culturais

Embora as mitologias e as superstições humanas estejam repletas de figuras e deuses híbridos, há nas sociedades um apreço e uma aprovação para palavras como “puro”, “origem pura”, “cria pura”, etc. (Paterson 1985). Deste modo, palavras como “mistura” e “híbrido” podem ter conotação negativa e caráter pejorativo (Paterson 1985; Allendorff et al. 2001). Essas tendências culturais podem predispor ideias de “mecanismos de isolamento” ou “proteger a integridade” como paradigmas. Nesse sentido, a hibridação pode ser vista apenas como uma violação da integridade de algo perfeito (Paterson 1985; Arnold 2006). Algumas tradições de pesquisas biológicas como a taxonomia/sistemática, a Nova Síntese da Teoria da Evolução, e a Biologia da Conservação sofreram ou ainda sofrem deste pré-conceito (Arnold 1997; 2006).

Mesmo com uma visão essencialista sobre a origem das espécies, o pai da taxonomia Carolus Linnaeus já havia reconhecido que as espécies podem surgir através de gerações híbridas (Arnold 2006). Entretanto, o fenômeno da hibridação e das trocas gênicas ainda causa perplexidade taxonômica: como populações separadas podem manter suas integridades mesmo trocando genes? (Barton & Hewitt 1989; Arnold 2006; mas veja Wu 2001). Ainda, a hibridação e as trocas genéticas restringem tratamentos sistemáticos formais e produzem hipóteses filogenéticas conflitantes. Diferentes genealogias de loci não-ligados podem diferir completamente em topologias devido à introgressão (Grant & Grant 1992; Avise 2004; Arnold 2006). A evolução reticulada do genoma, ou evolução em mosaico, pode ser uma importante causa destas hipóteses discordantes (Grant & Grant 1992; Avise 2004; Arnold 2006).

A hibridação é um fenômeno que há muito intriga os naturalistas. Mesmo que Charles Darwin não tenha dado grande importância para tal fenômeno na diversificação das espécies, ele dedicou um capítulo inteiro sobre hibridação em seu livro *A Origem das Espécies* (Darwin 1859). Darwin reconheceu que muitos híbridos podem ter vigor maior ou igual ao das espécies parentais, e que o grau de fertilidade tanto nos primeiros cruzamentos interespecíficos como nos híbridos vai de zero até a fertilidade perfeita. Darwin concluiu que nem a fertilidade e nem a esterilidade são critérios seguros para a distinção entre as espécies (Darwin 1859).

Embora os botânicos já tivessem reconhecido o papel da hibridação na evolução e diversificação das plantas desde as décadas de 1930 e 1940, o mesmo não foi verdadeiro para os zoólogos em relação à evolução dos metazoários (Arnold 1997; Schwenk et al. 2008). Zoólogos influentes como E. Mayr e T. Dobzhansky enfatizaram a divergência alopátrica e o isolamento reprodutivo em vertebrados como os principais mecanismos evolutivos da Síntese Moderna. A própria metáfora “Hibridação, uma janela para a evolução” dizia respeito apenas ao reforço que este fenômeno produz no isolamento entre espécies devido ao então, supostamente disseminado, baixo valor adaptativo dos híbridos (Arnold 1997; 2006). Assim, a tradição da Síntese Moderna tem tentado explicar os padrões evolutivos de todos os organismos baseado somente em alguns paradigmas zoológicos (Arnold 2006), promovendo também repercussões em outras áreas, como por exemplo, na biologia da conservação. Esta visão da Síntese Moderna teve influência direta nas decisões conservacionistas tomadas pelo chamado “Hybrid Policy” do “Endangered Species Act” do governo dos Estados Unidos da América de 1977, que não assegurava proteção para populações híbridas ou geneticamente introgrididas (Allendorf et al. 2001; Avise 2004). Portanto, não é surpreendente que hoje muitos incitam a expansão e unificação de teorias em uma nova e Estendida Síntese Evolutiva

(Carroll 2000; Pigliucci 2007) e a criação de um novo policiamento para híbridos, que possam incluir o papel da hibridação (e trocas gênicas) como um mecanismo natural da diversificação biológica (Arnold 1997; 2006; Dowling & Secor 1997; Allendorf et al. 2001; Seehausen 2004; Genovart 2009).

Após 150 anos de pesquisas sobre hibridação, cujo início culminou com as descrições dos híbridos de Darwin, hoje se sabe que as misturas e as trocas gênicas entre os táxons são fenômenos biológicos disseminados e que podem, inclusive, ser utilizadas como ferramentas conservacionistas (ver abaixo). Historicamente, as trocas genéticas entre táxons ocorreram desde as linhagens dos vírus, passando pelas bactérias, procariotos e primatas (Arnold et al. 2008). Diversificaram o *bauplan* dos mais antigos metazoários (Williamson 2006) e produziram filogenias cujos ramos se conectam e formam uma rede ao invés de uma simples árvore formada por poli- ou dicotomias (Avice 2004; Arnold 2006; Arnold et al. 2008; Schwenk et al. 2008). Por este motivo, talvez a metáfora “Web of Life” pode ser mais apropriada para ilustrar os padrões de diversificação reticulada da vida do que o atual paradigma metafórico “Tree of Life” (Arnold 2006).

1.2.3 Hibridação e conservação

É impossível divorciar discussões sobre a hibridação e trocas genéticas de discussões sobre medidas de conservação (Arnold 2006). A hibridação tem um papel duplo na biologia (Seehausen et al. 2008). Como já salientado, ela pode ter um potencial biológico criativo - mas ainda há dúvidas se um estoque, ou mesmo um novo táxon híbrido deveria ser alvo de conservação (Allendorf et al. 2001; Avice 2004). Por outro lado, a hibridação também pode ter um potencial destrutivo para espécies raras ou ameaçadas quando entram em contato com espécies exóticas introduzidas, ou espécies mais abundantes devido às mudanças ambientais

mediadas pela ação do homem (e.g. fragmentação, devastação, caça) (Rhymer & Simberloff 1996; Arnold 1997; Alendorff et al. 2001; Avise 2004; Lancaster et al. 2006; Seehausen et al. 2008). A hibridação em ambientes alterados pode levar populações locais à extinção caso a reprodução entre táxons raros resulte apenas nas primeiras gerações híbridas estéreis (Avise 2004). No outro extremo, essas populações poderiam se “fundir” em um único reservatório panmítico de genes promovido pela fertilidade e aptidão de uma multidão de diferentes gerações híbridas (“hybrid swarm”) (Rhymer & Simberloff 1996; Arnold 1997; 2006; Avise 2004; Detwiller et al. 2005).

Segundo Seehausen et al. (2008), uma considerável fração da biodiversidade é de origem evolutiva recente e que divergiu através de adaptações por separações ecológicas em ambientes heterogêneos. O impacto da atividade humana que simplifica e homogeneiza o ambiente pode remover barreiras ecológicas e comportamentais que aumentam a mistura genética através da hibridação, diluindo os táxons, e revertendo a divergência (“speciation reversal”) (Seehausen et al. 2008). Se para os vertebrados o período crítico para produção de isolamento pós-zigótico é muitos graus de magnitude menor do que o tempo requerido para especiação ecológica, a proporção global de espécies suscetíveis aos efeitos da hibridação mediada por distúrbios ambientais humanos pode ser atualmente muito grande (Avise 2004; Seehausen et al. 2008).

Por outro lado, este tipo de hibridação produzida pela simplificação dos habitats naturais através da ação humana pode ser vista por alguns como um mecanismo natural da vida para se recombinar, se manter e se propagar frente a uma rápida mudança ambiental global (Arnold 1997; Margulis & Sagan 2002). Misturar-se em uma população híbrida com maior variação e potencial para responder aos ambientes alterados pode ser uma melhor alternativa do que simplesmente manter-se puro e permanecer sem a capacidade de se adaptar,

podendo ao final se extinguir. Essas populações híbridas agiriam como um reservatório de genótipos e fenótipos parentais frente às mudanças ambientais e que posteriormente poderiam ser reconstituídos após o retorno do habitat ao estado pré-distúrbio (Arnold 1997).

A hibridação e a introgressão genética também podem ser vistas em alguns casos como ferramentas de conservação utilizadas de forma intencional por manejadores ambientais para aumentar a variabilidade e heterosigiosidade genética de pequenas populações ameaçadas (Arnold 1997, 2006; Allendorf et al. 2001). Nestes casos, a hibridação e introgressão de táxons ameaçados com outros mais abundantes e aparentados poderia levar à aquisição ou à restauração de genes, permitindo ao táxon raro aumentar sua probabilidade de responder e evoluir às mudanças ambientais (Arnold 1997, 2006; Allendorf et al. 2001). A adição de variação genética para táxons mais raros pode permitir que eles explorem e aumentem suas distribuições geográficas (Arnold 1997).

Em mamíferos, hibridações de espécies nativas com introduzidas, particularmente lobos africanos, europeus e coiotes americanos com cães (Gottelli et al. 1994; Adams et al. 2003; Randi 2008), e gatos silvestres com domésticos (Oliveira et al. 2008; Randi 2008) são motivos de preocupações. Populações inteiramente híbridas, resultantes de modificação do habitat também são conhecidas para primatas do Velho Mundo (Detwiler et al. 2005). Hibridação intencional entre táxons de pumas, mediada por manejo, também já foi realizada para aumentar a variabilidade genética de pequenas populações que sofreram depressão endogâmica (Land et al. 2000). Nota-se, portanto, que diante das diferentes consequências causadas pela hibridação é fundamental a distinção entre o processo provocado ou acelerado pela ação antrópica, daquele que ocorre de maneira natural. No primeiro caso poderia ser argumentada a necessidade de gestores ambientais e, no segundo, caberia aos biólogos apenas observar o fenômeno, aprender e conservá-lo (Allendorf et al. 2001; Genovart 2009).

“Like bureaucracy, knowledge has an inexorable tendency to ramify as it grows.”

Stephen J. Gould (1998)

1.3 Objetivos e organização da tese

Grupos mistos e hibridação no gênero *Alouatta* são fenômenos raros e pouco estudados (Neville et al. 1988; Cortés-Ortiz et al. 2007). O conhecimento disponível sobre a hibridação entre *A. caraya* e *A. clamitans* dificulta o entendimento do papel deste fenômeno na evolução das espécies do gênero e na evolução de alguns de seus traços (e.g. dicromatismo sexual), além do quanto ele pode estar sendo acelerado pela fragmentação florestal (Rhymer & Simberloff 1996; Genovart 2009). Também não sabemos se, e como, a coexistência e o cruzamento entre as duas espécies afetam a socialidade e a estrutura de suas populações.

Em uma recente revisão, Kappeler & van Schaik (2002) enfatizaram que o sistema social é composto de três componentes distintos: organização social, sistema de acasalamento e estrutura social. O primeiro componente diz respeito à composição, tamanho e estabilidade da unidade social, o segundo componente aos padrões sociais reprodutivos e consequências genéticas e, o terceiro, diz respeito às relações dentro da unidade social. Diante deste prisma, o objetivo geral deste trabalho foi estudar os três componentes do sistema social dos grupos mistos de espécies de bugios (*Alouatta caraya* e *A. clamitans*) e de potenciais híbridos em um fragmento florestal em área de simpatria no Alto Rio Paraná, sul do Brasil. Diante de um objetivo geral amplo, os objetivos específicos foram variados e tratados como objetivos de capítulos individuais. Para uma melhor organização, a tese foi dividida em duas seções, cada uma contendo dois capítulos com objetivos mais relacionados.

A primeira seção, intitulada “Redescobertas e Estimativas” (Capítulos 1 e 2), trata de estudos que lidam com levantamentos e estimativas populacionais. O Capítulo 1 descreve de

maneira qualitativa os resultados do primeiro levantamento das espécies de primatas nas matas ciliares da região, enfocando a redescoberta da simpatria e dos híbridos potenciais entre as duas espécies de bugios. O Capítulo 2 mostra de forma quantitativa algumas estimativas populacionais das espécies e dos potenciais híbridos tais como a abundância relativa e alguns aspectos da organização social como tamanho, composição e dinâmica dos grupos. Neste capítulo também são fornecidas novas evidências (morfológicas e biológicas) que corroboram a real existência dos híbridos.

A segunda seção, intitulada “Comportamento Social” (Capítulos 3 e 4), trata de estudos comportamentais dos grupos mistos, enfocando as interações, os custos e as vantagens das duas espécies e dos híbridos potenciais viverem juntos em grupo sociais. O Capítulo 3 lida com o comportamento social cíclico (padrão de atividades diário), e procurou entender o efeito da variação sazonal e da associação das duas espécies no esforço de tempo alocado nas principais atividades dos bugios. O Capítulo 4 trata dos comportamentos sociais mais conspícuos, ditos “ativos” (afiliativos, agonistas e reprodutivos), a fim de entender o sistema de acasalamento e a estrutura social dos grupos mistos.

ⁱ Vale aqui refletir sobre o conceito de vigor híbrido que será abordado ao longo desta tese e que se refere principalmente às características (fenótipos) dominantes ou superiores de híbridos em relação às das espécies parentais. Na definição aqui adotada, os híbridos podem ser fisicamente ou socialmente superiores e dominantes, o que pode implicar em sobrevivência diferencial desses indivíduos, mas não necessariamente implica em reprodução diferencial. Nos dicionários da língua portuguesa, a palavra “vigor” quer dizer força, energia física, ou mesmo eficácia e, portanto, um primata híbrido poderia ter vigor e seria fisicamente e socialmente dominante e mais eficaz (o que foi alvo de pesquisas desta tese). Mas ao mesmo tempo, mesmo com vigor, esses híbridos poderiam deixar uma prole apenas igual ou em menor número do que a das espécies parentais. Ou simplesmente não conseguiriam se reproduzir devido a uma possível esterilidade (o que necessitaria de capturas, estudos genéticos e de longo prazo, que não foram passíveis de investigações nesta tese). Questionamentos sobre a diferenciação conceitual acima poderiam surgir quando o conceito explicado (vigor) fosse usado como sinônimo do conceito evolutivo de aptidão (“fitness”), que descreve a capacidade de um indivíduo ou genótipo se reproduzir de maneira diferencial. Portanto, faz-se necessária a distinção do conceito de vigor híbrido, do conceito de aptidão, que é amplamente disseminado na biologia evolutiva. Nota-se, portanto, que ao longo desta tese, o conceito de aptidão pode conter o conceito de vigor híbrido, mas o contrário não é necessariamente válido.

“Flutua no ar um desprezo, desconsiderando a razão, que o homem não sabe se vai encontrar um jeito de dar um jeito na situação [...] Neste cenário de tristeza, relembro momentos de real bravura dos que lutaram com ardor em nome do amor à natureza.”

Paulinho da Viola (1975)

2. Área de estudo

A região da área de estudo localiza-se na margem esquerda do rio Paraná, entre os distritos de Porto Figueira (Município de Alto Paraíso) e Porto Camargo (Município de Icaraíma), Estado do Paraná, divisa com o Estado do Mato Grosso do Sul (Figura 1). A região está inserida numa planície de inundação e pertence à Área de Proteção Ambiental (APA) das Ilhas e Várzeas do Alto Rio Paraná, nos arredores do Parque Nacional de Ilha Grande. A temperatura média anual da região é de 22°C e o índice pluviométrico é de 1200 a 1300 mm anuais. O clima da região é subtropical do tipo *Cfa*, de acordo com a classificação de Köppen (Campos 2001).

As florestas, principalmente das ilhas e da margem direita (MS) são inundadas periodicamente e são classificadas como florestas estacionais semidecíduais (FES) aluviais. As florestas da margem esquerda (PR) são constituídas principalmente por florestas de terra firme, pois são localizadas em terrenos mais elevados e são classificadas como FES submontana. Esta última formação está quase extinta no Alto Rio Paraná (Campos 2001). Com base em levantamentos florísticos e faunísticos, autores classificaram a região como um ecótono entre a Mata Atlântica, o Cerrado e o Pantanal (Campos 2001; Souza et al. 2004; Aguiar et al. 2007a).

2.1 Mata do Bugio

O fragmento Mata do Bugio (23°22'49"S, 053°45'59"O; Figura 1B, Figuras 2 e 3) é uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) de aproximadamente 150 ha e que apresenta ligação com a mata ripária contínua da margem esquerda do rio (Figuras 2 e 3). O fragmento é formado por FES submontana, sendo um dos últimos remanescentes desta formação na margem esquerda (Campos 2001). Segundo os proprietários da fazenda na qual a mata está inserida, este fragmento sofreu queimadas e cortes seletivos na década de 1960, principalmente para extração da peroba-rosa *Aspidosperma polyneuron*. Atualmente, a floresta está degradada e, embora não existam dados fitossociológicos ou fenológicos para o fragmento, é nítida a existência de uma baixa densidade arbórea, árvores muito espaçadas, poucas árvores altas, poucas árvores emergentes antigas e com o diâmetro largo, grande quantidade de árvores quebradas e mortas, dossel aberto e descontínuo, sub-bosque denso, e grande quantidade de árvores tomadas por lianas. De fato, a perturbação da Mata do Bugio devido à pressão de cortes seletivos, juntamente com sua estrutura secundária, está de acordo com um ambiente propício para o aumento da abundância e da diversidade de lianas (Laurance et al. 2001).

As árvores da Mata do Bugio ainda sofrem muitas quebras e rachaduras devido às tempestades, dando a impressão de que a floresta está se desfazendo (LM Aguiar, observação pessoal). Também é nítida a mudança na estrutura da floresta conforme ela se afasta da margem do rio. Próximo da margem, a floresta é mais baixa, úmida, com o dossel mais fechado, e possui mais árvores frutíferas como embaúbas (*Cecropia pachystachya*), figueiras (*Ficus*) e densas comunidades de mirtáceas. Esta parece ser uma porção mais produtiva para os bugios, pois além das árvores frutíferas, há mais influência das matas ripárias (Janzen 1974; Rumiz 1990). Conforme a floresta vai se afastando da margem, ela se torna mais alta,

seca, com o dossel aberto, e dominado por leguminosas. Para dentro do continente, a floresta piora o estado de conservação e as árvores ficam mais espaçadas e infestadas por lianas, e o sub-bosque fica mais denso.

Na Mata do Bugio, outros mamíferos arborícolas como os quatis (*Nasua nasua*) e os macacos-prego (*Cebus nigritus*), que podem usar recursos similares aos dos bugios (Estrada & Coates-Estrada 1985; Asensio et al. 2007), estão presentes. Todos os potenciais predadores naturais de primatas [aves rapineiras, anacondas, iraras, pequenos e grandes felinos (incluindo onças pintadas, Cullen Jr. et al. 2005; Aguiar et al. 2007a)] ocorrem na área, inclusive, alguns predando bugios (Ludwig et al. 2007). No entanto, o ambiente da região não é mais primitivo e original, sendo agora resultado de uma substancial modificação devido à ação humana, o que pode fazer com que os predadores de topo de cadeia sejam mais raros (ver Ferrari 2009). A pressão de caça humana para os primatas da região é baixa, senão ausente para os bugios. Macacos-prego são eventualmente perseguidos por atacarem lavouras (Aguiar et al. 2007a). A caça na região é mais dirigida aos ungulados (cateto e queixada), grandes roedores (capivara e paca) e jacarés para alimentação humana, e aos grandes felinos (puma e onça pintada) por atacarem rebanhos (KC Abreu, comunicação pessoal).

As populações de bugios do Alto Rio Paraná parecem sofrer uma pressão considerável de parasitas e patógenos. Esta região é considerada área de risco da febre amarela (Carmo et al. 2001) e epizootias com mortandades de bugios são conhecidas ocorrer ali desde 2001, embora o agente etiológico da doença ainda não tenha sido identificado (Aguiar et al. 2007a). Bugios do Alto Rio Paraná também podem ser parasitados por Toxoplasmose, Paracoccidiodomicose, Oropuche, Leptospirose e Encefalite de Saint Louis (Garcia et al. 2005; Corte et al. 2007; Svoboda 2007). Recentes epizootias e mortandades de bugios ocorreram na região do Alto Rio Paraná no ano de 2008 e foram novamente atribuídas à febre

amarela. Um surto foi registrado no Município de Pato Bragado (PR), a aproximadamente 150 km da Mata do Bugio (Sovoboda WK, comunicação pessoal), e outro, no Parque Provincial de El Piñalito em Misiones na Argentina (Agostini et al. 2008). O período de estudo aqui realizado sobrepôs o período em que foram constatadas as últimas mortandades de bugios no rio Paraná, entretanto, no presente estudo, não foram constatadas mortandades. Apesar da potencial pressão de febre amarela, foi constatado no fragmento que os bugios sofrem infestações de pele causadas por larvas de moscas que podem levar o hospedeiro à morte [provável infestação de *Alouattamya* sp. (Milton 2003); LM Aguiar, observação pessoal]. Durante o verão e outono de 2007, ao menos seis diferentes indivíduos de *A. clamitans* e morfotipos híbridos possuíam erosões na pele em formato característico da miíase acima reportada (ver Capítulo 4: catações em contexto utilitário). Além disso, foram constatados através da análise de fezes, parasitos intestinais levantados durante este estudo, em indivíduos de *A. caraya*, *A. clamitans* e em híbridos potenciais, que são relacionados a enterites e má absorção de nutrientes (Souza Jr. et al. 2009). Constatou-se também que uma fêmea potencialmente híbrida (FA1 de G. Ponte) tossia e vomitava frequentemente ao dia. Isso foi observado durante o outono de 2007, sendo que este comportamento cessou no inverno. Diferente do primata humano, vômitos em primatas não-humanos não são atribuídos a gestação, mas possivelmente a patógenos ou a ejeção de outras toxinas do corpo (Johnson et al. 2007). Esses dados em conjunto sugerem que os parasitas imprimem uma pressão considerável à população local de bugios.

Abaixo, são mostrados alguns dos indivíduos e grupos mistos observados neste estudo e nas áreas arredores (Figuras 4 a 14).

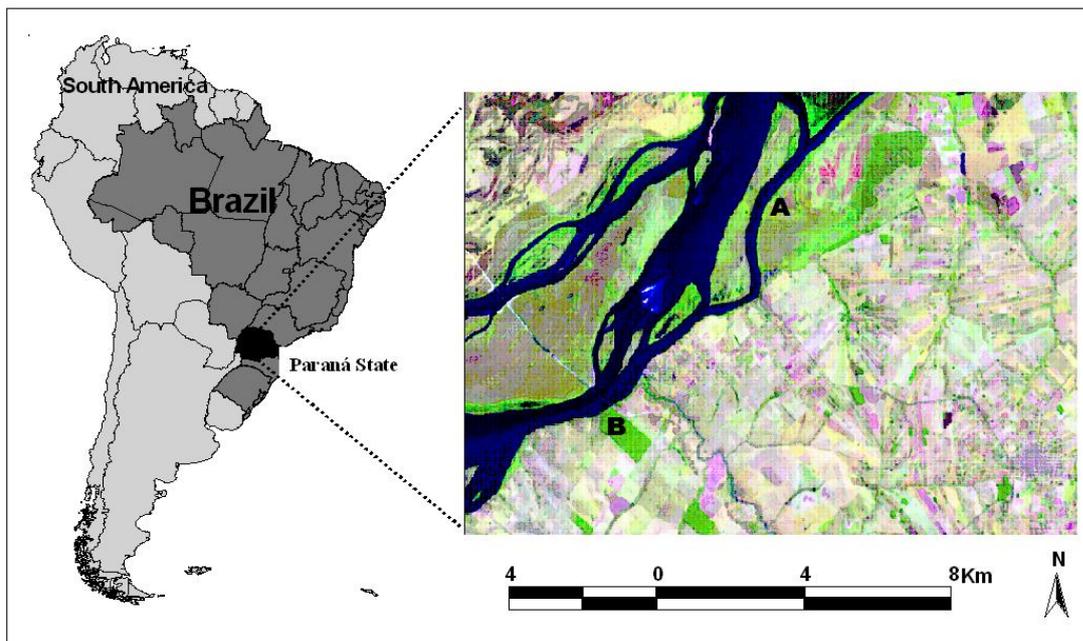


Figura 1: Região de estudo no Alto Rio Paraná. A) Paredão das Araras (Capítulo 1) e B) Mata do Bugio (Capítulos 1, 2, 3 e 4). Localidades na margem esquerda do rio (PR).



Figura 2: Fragmento Mata do Bugio conectado às matas ripárias do rio Paraná.





Figura 3: Fotos da Mata do Bugio (A-C) à margem esquerda do rio Paraná (PR), mostrando sua continuidade com a mata ripária. Fotos: Lucas M. Aguiar.

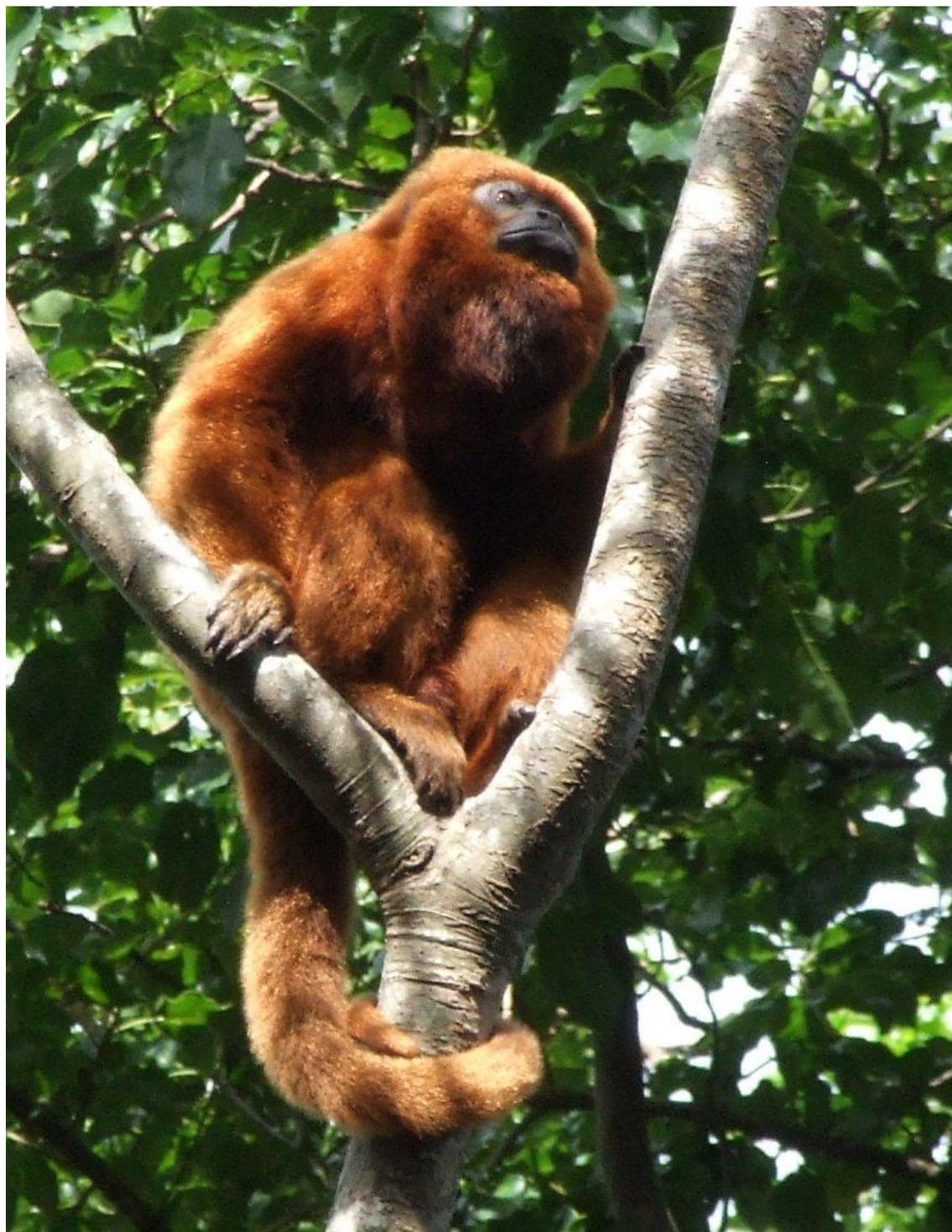


Figura 4: Macho adulto de *Aouatta clamitans* de um grupo misto monitorado na Mata do Bugio (MA1 do Grupo Ponte). Foto: Lucas M. Aguiar.

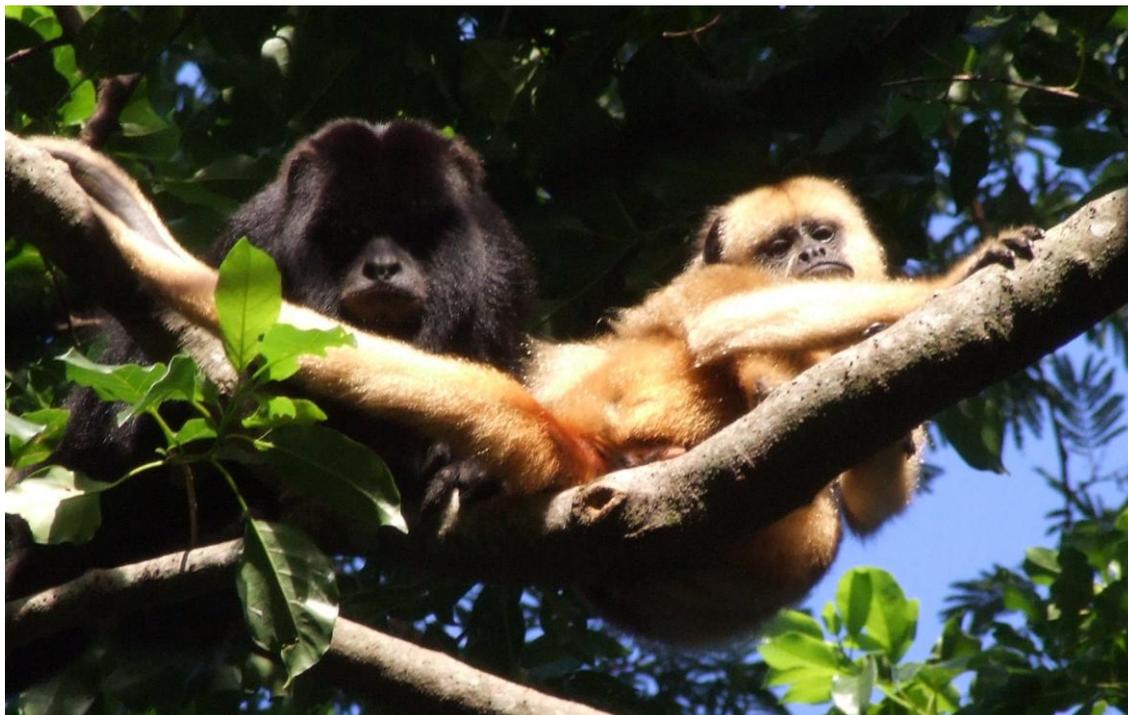


Figura 5: Macho (esquerda) e fêmea (direita) adultos de *A. caraya* de um grupo misto da Mata do Bugio (MAcar e FA2 do Grupo Vespa). Foto: Lucas M. Aguiar.

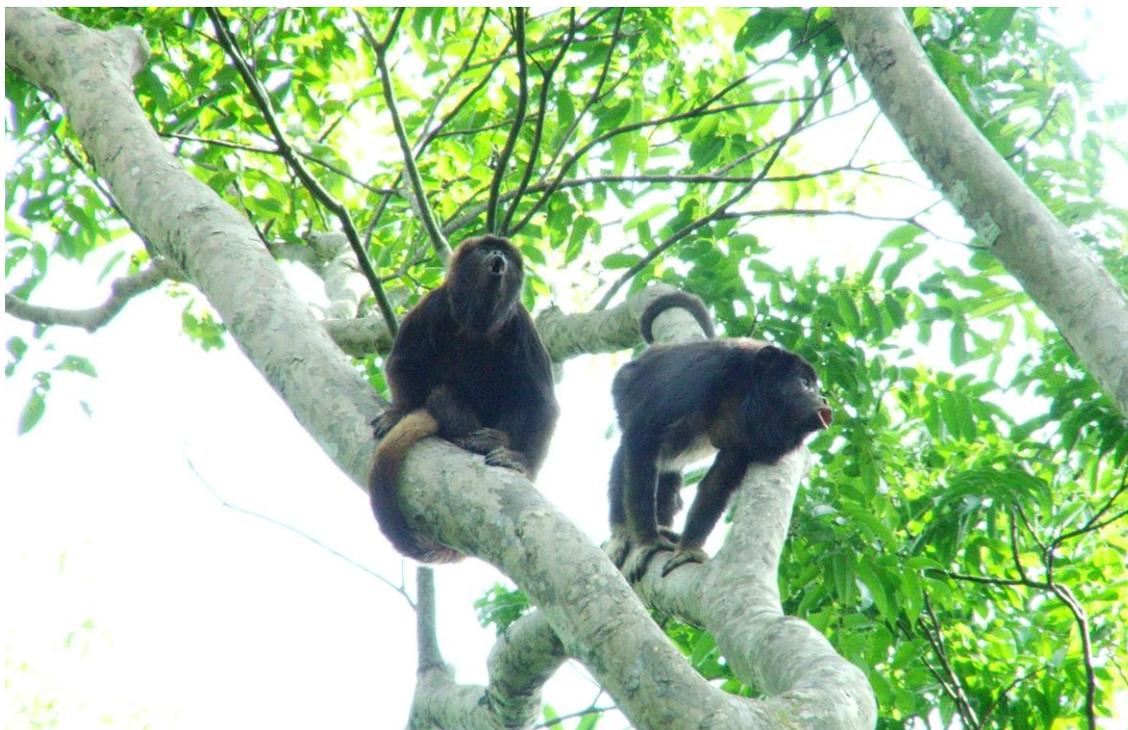


Figura 6: Fêmea potencialmente híbrida (esquerda; FA1) semelhante a *A. clamitans* e macho de *A. caraya* (direita) rugindo no Grupo Ponte. Foto cedida por Daniel M. Mellek.

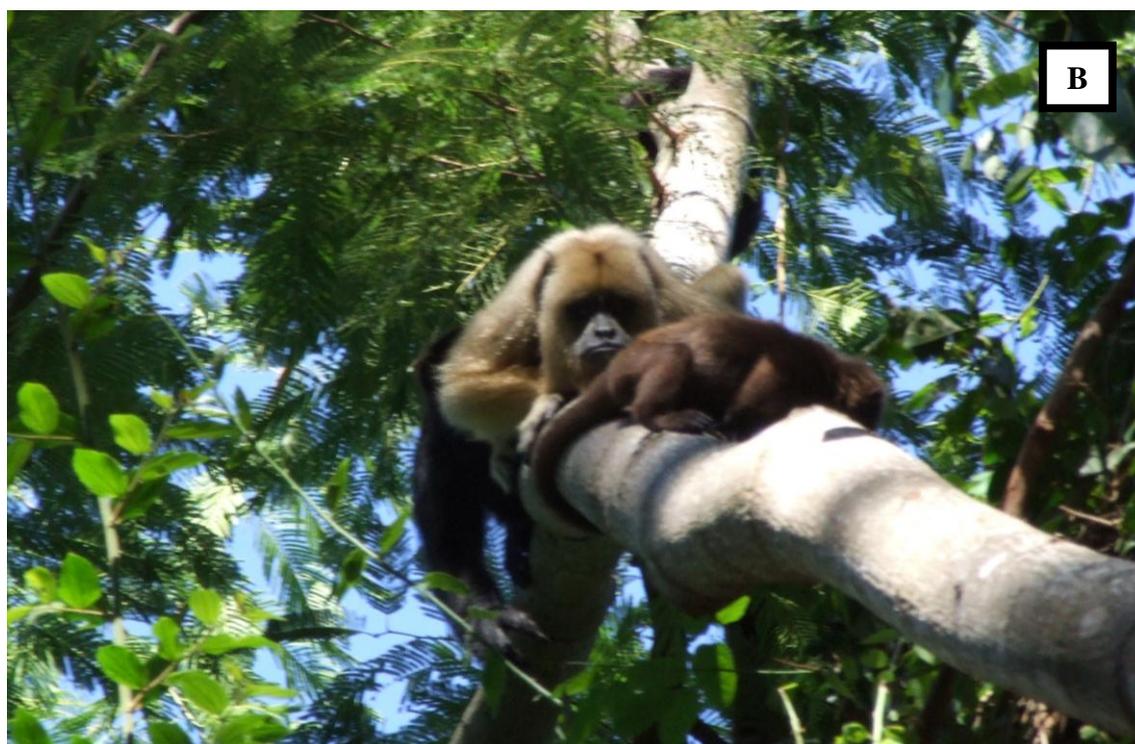
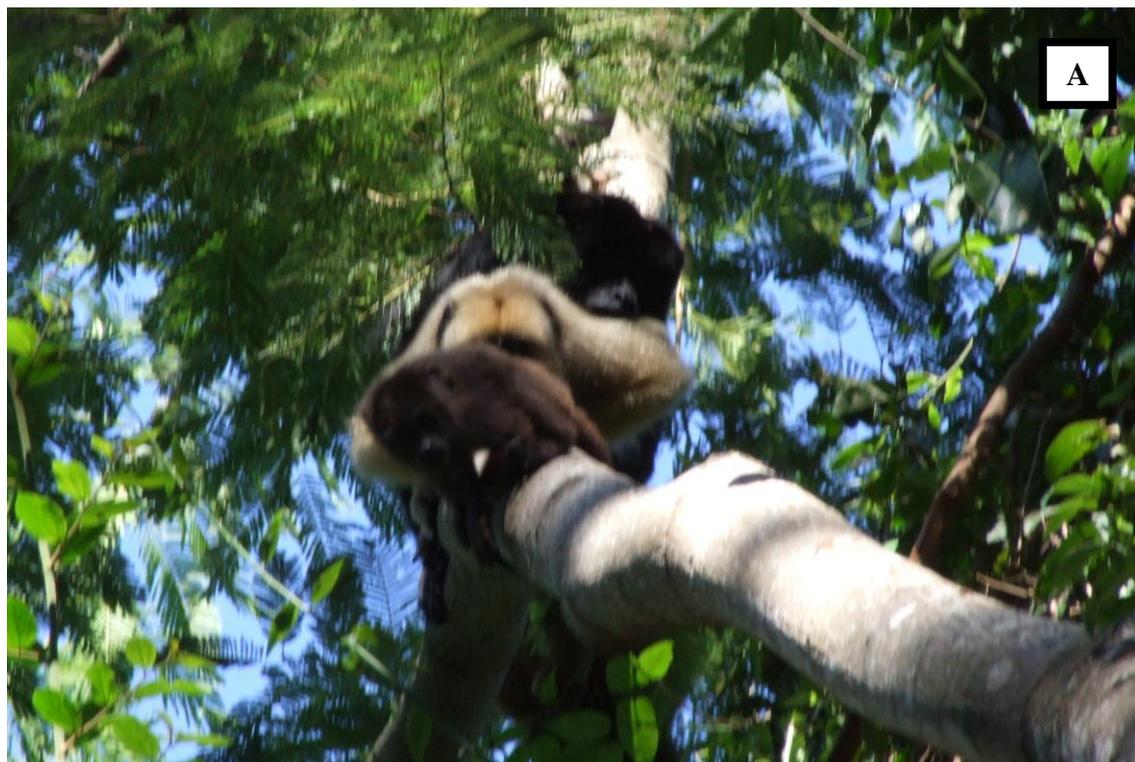


Figura 7: Casal adulto de *A. caraya* (ao fundo) e infante potencialmente híbrido do Grupo Vespa (A-B). Fêmea adulta (FA2) realizando cuidado alomaternal no infante potencialmente híbrido semelhante a *A. clamitans* (INF2). Fotos: Lucas M. Aguiar.

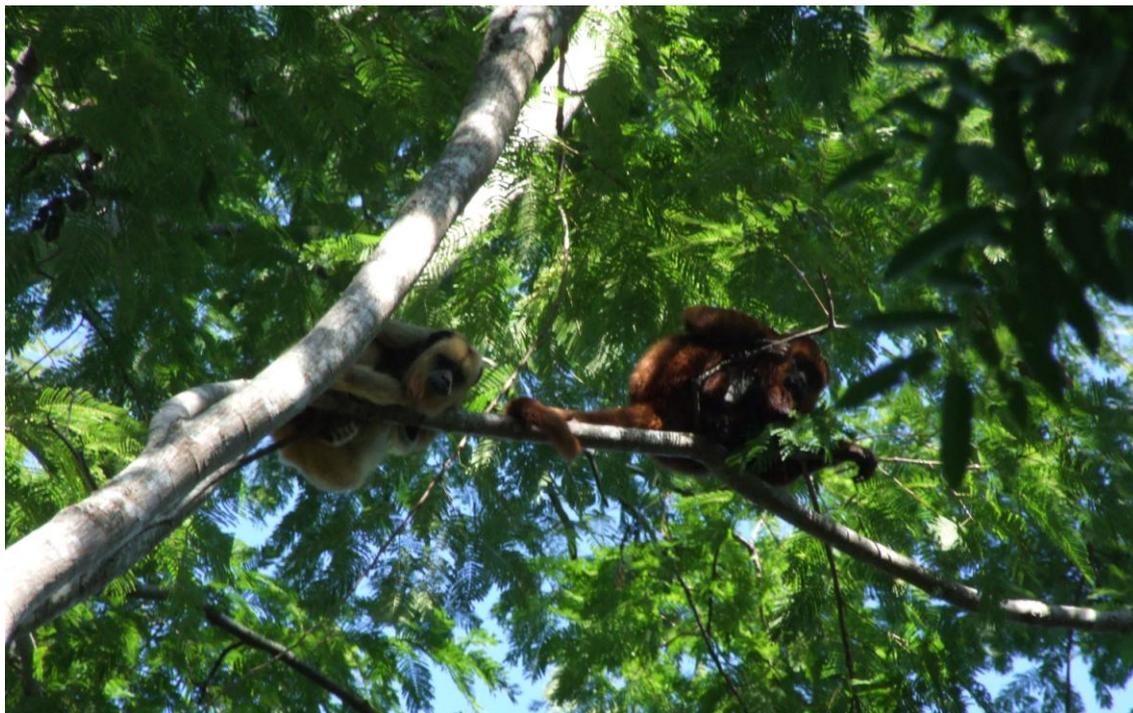


Figura 8: Fêmea adulta de *A. caraya* (esquerda) e macho adulto de *A. clamitans* (direita) do Grupo Vespa (FA2 e MA2). Foto: Lucas M. Aguiar.

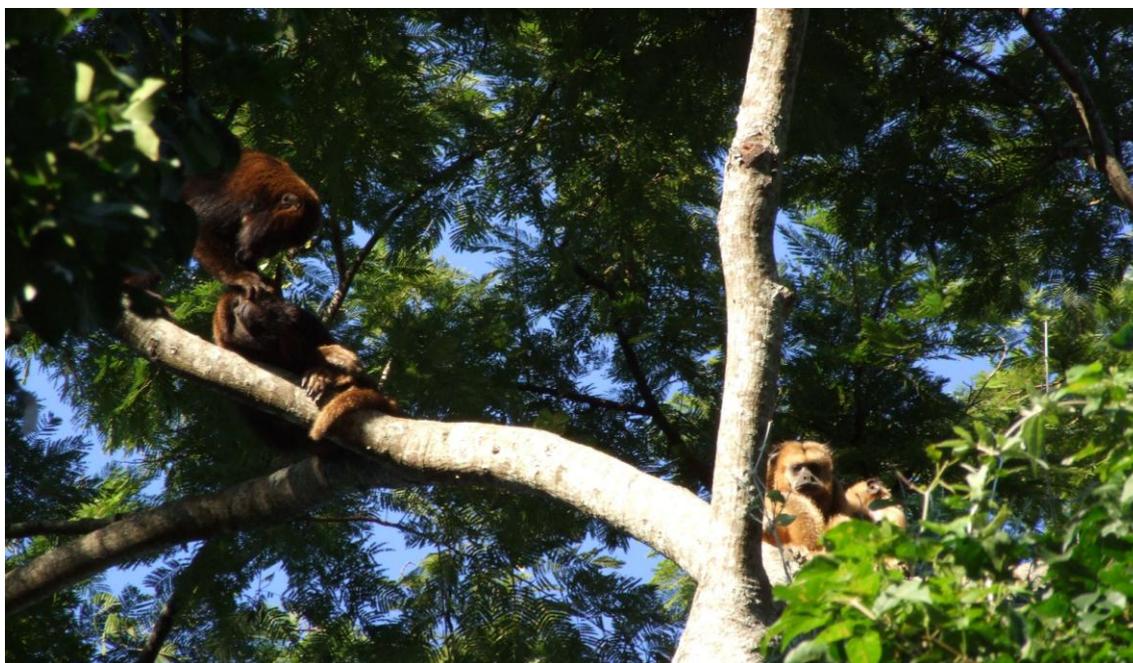


Figura 9: Grupo misto da Mata do Bugio que não foi monitorado. Dois híbridos potenciais em sessão de catação (esquerda) e uma fêmea e um infante de *A. caraya* (direita). Foto: Lucas M. Aguiar.



Figura 10: Grupo Ponte em descanso. Um macho adulto satélite de *A. caraya* (acima) e o casal formado pelo macho adulto de *A. clamitans* (MA1) e a fêmea potencialmente híbrida (FA1) (abaixo). Foto: Lucas M. Aguiar.

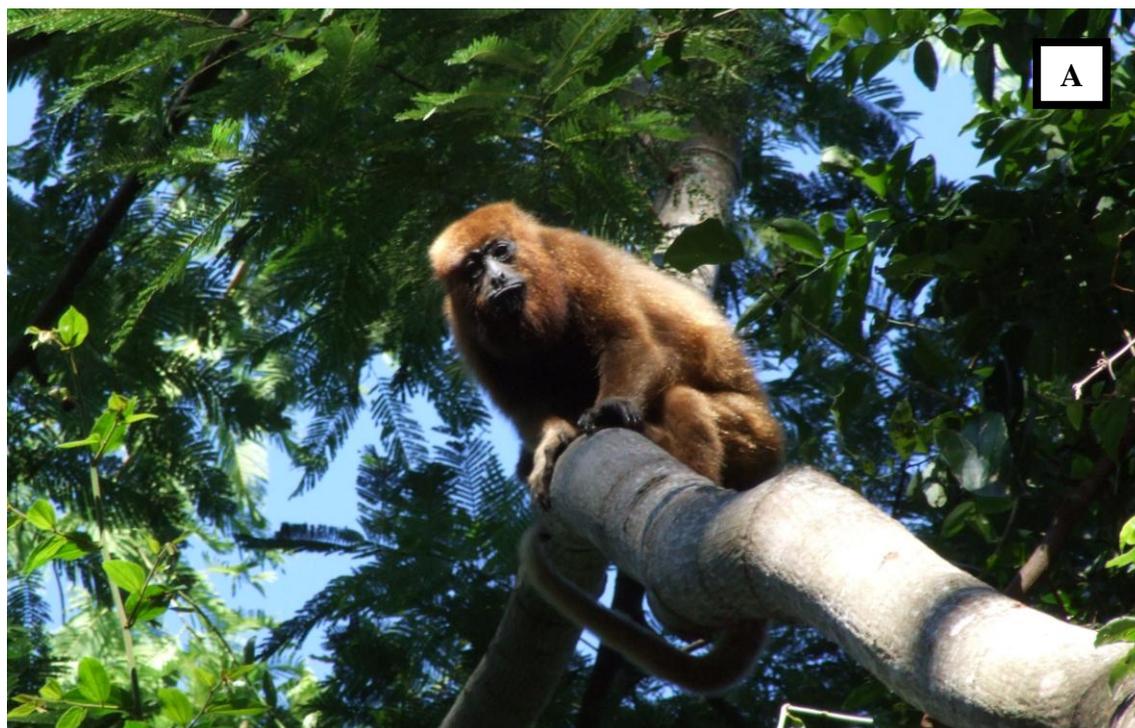


Figura 11: A) Fêmea adulta potencialmente híbrida da Mata do Bugio (FA1 do Grupo Vespa). B) A mesma fêmea com seu infante nas costas (INF2). Fotos: Lucas M. Aguiar.

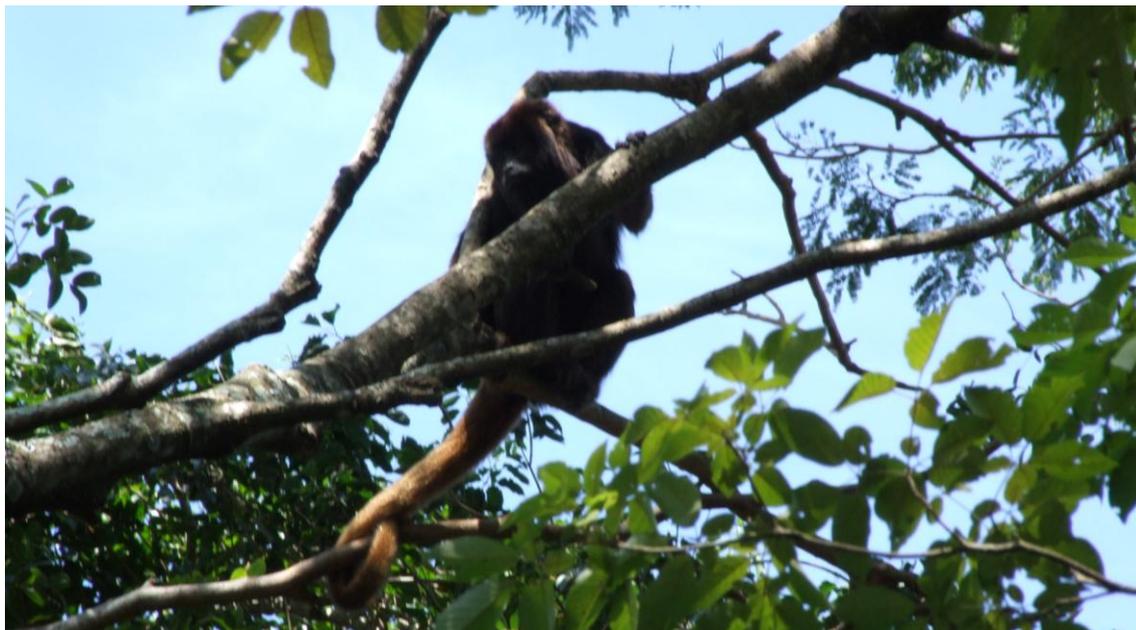


Figura 12: Fêmea adulta potencialmente híbrida (FA1 do Grupo Ponte). Em detalhe, a sua cauda clara e o resto de seu corpo castanho escuro. Foto: Lucas M. Aguiar.



Figura 13: Macho adulto potencialmente híbrido pertencente a um grupo formado apenas por híbridos potenciais na Mata do Bugio. Em detalhe, a coloração escura do corpo, e ruiva da cauda e topete. Foto: Lucas M. Aguiar.

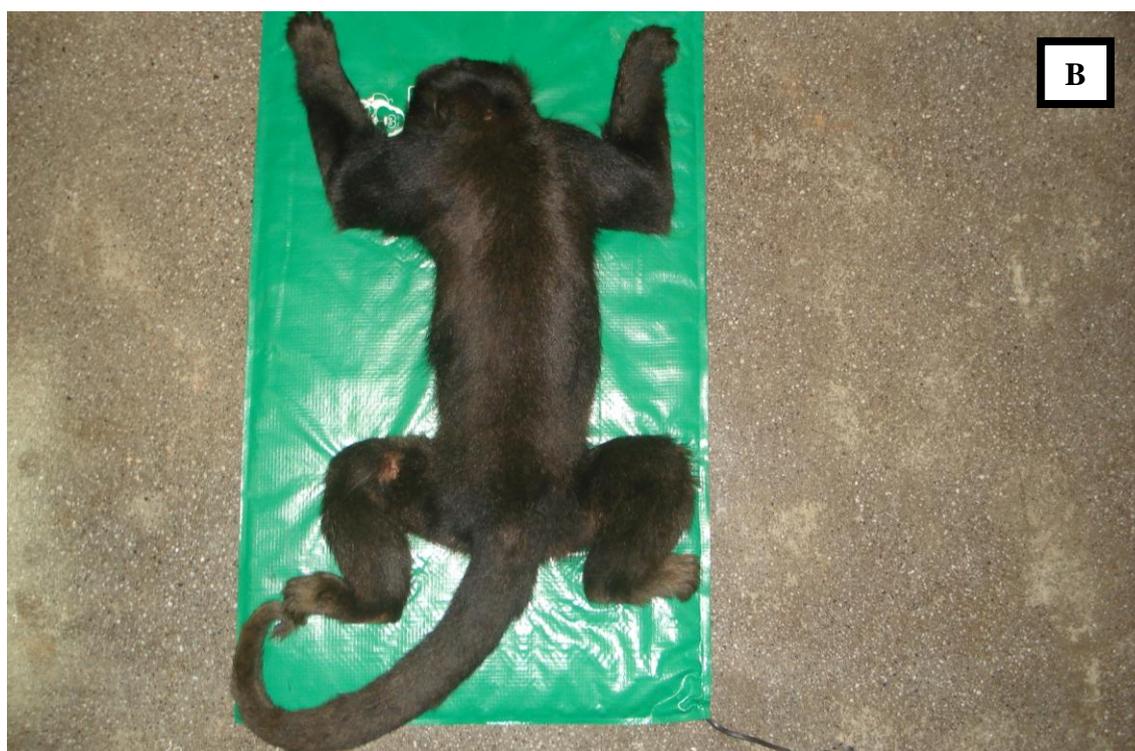


Figura 14: Macho potencialmente híbrido capturado em Foz do Iguaçu concomitantemente ao período deste estudo. A) Coloração preta na região proximal (semelhante a *A. caraya*), e B) castanha na dorsal e distal do corpo (semelhante a *A. clamitans*). Fotos cedidas por Marcos Oliveira e Wanderlei de Moraes.

SEÇÃO I

Redescobertas e Estimativas

“Many observers have noted that the crossing of different animal species produces an offspring one sex of which is rare or absent, or if present sterile, whilst occasionally the missing sex is represented by intermediate forms. I believe that the rule applies to all cases so far observed, with one certain, and a few doubtful exceptions.”

Haldane (1922)

“[...] prorrompia como que um traço sentimental da natureza, como se ela soluçasse por seu despedaçamento em indivíduos.”

Friedrich Nietzsche (1872)

Levantamentos e estimativas populacionais são cruciais para o entendimento de populações em zonas de contato, e estes estudos costumam ser as etapas iniciais para trabalhos com primatas em campo (NRC 1981; Cullen Jr. & Valladares-Padua 1997). Além da importância óbvia de um levantamento inicial numa região cuja fauna de primatas é pouco estudada (Capítulo 1), também foi objetivo nesta seção estudar a organização social dos grupos mistos de bugios e híbridos potenciais, tais como o tamanho, a composição sexo-etária e a dinâmica espaço-temporal dos grupos em um fragmento degradado em área de simpatria (Capítulo 2).

**Simpatria entre *Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans* e a
redescoberta de potenciais híbridos no Alto Rio Paraná**

Capítulo 1

Lucas M. Aguiar

“It is particularly interesting to note that essentially all of the mammalian genera involved in hybridization are of animals that are largely diurnal. In these the species-isolating mechanisms seem to be based importantly on visual identification and a high degree of social complexity and sexual dimorphism has developed. The ready discernment and conspicuousness of these identifying characteristics seems to have biased taxonomic judgment.”

van Gelder (1977)

1. Introdução

O gênero *Alouatta* ocorre desde o sul do México até a Argentina, do nível do mar até 3200 m de altitude, de florestas úmidas até extremamente sazonais, e é o gênero de primata mais estudado no Novo Mundo (Crockett 1998). Mas paradoxalmente, sua taxonomia e suas relações filogenéticas no nível intragenérico permanecem incompletas, incertas e pouco estudadas. Portanto, sua potencialidade como um objeto de estudo da evolução na Região Neotropical e seu próprio entendimento evolutivo é restrito e pouco aproveitado (Cortés-Ortiz et al. 2003).

1.1 Sistemática do gênero *Alouatta*

Apesar de existir um número considerável de hipóteses conflitantes sobre as relações evolutivas entre quase todos os primatas neotropicais, há um consenso sobre a monofilia da família Atelidae (*Alouatta*, *Ateles*, *Lagothrix* e *Brachyteles*), sendo que neste grupo, *Alouatta* é considerado por muitos autores o gênero mais basal (Meireles et al. 1999; Oliveira et al. 2002; Wildman et al. 2009; mas veja Rosenberger & Strier 1989).

A taxonomia do gênero *Alouatta* é conflitante. Desde o estudo de Hershkovitz (1949), que reconheceu apenas cinco espécies, muito se passou e tem se demonstrado, tanto através de estudos morfológicos quanto genéticos, que alguns táxons anteriormente propostos, como por exemplo, *Alouatta seniculus*, *Alouatta belzebul* e *Alouatta guariba* podem ser complexos

de espécies e de populações em diferenciação (Rylands et al. 2000, Oliveira et al. 2002, Harris et al. 2005, Gregorin 2006). Consequentemente, muitas subespécies foram elevadas à categoria de espécie e hoje o gênero consta de aproximadamente 10 a 15 espécies e subespécies. Entretanto, a existência e a aceitação dos táxons ainda variam conforme os métodos e os autores (Rylands et al. 2000, Groves 2001, Gregorin 2006).

A história evolutiva e as relações filogenéticas entre as espécies de *Alouatta* também diferem quanto aos métodos. Segundo Gittleman et al. (2004) isso pode acontecer porque as amostragens moleculares são geralmente oportunistas, sendo difícil abranger todos os clados. Por outro lado, amostragem de traços morfológicos, que é geralmente mais completa quanto à amostragem do número de espécimes, pode ter menor disponibilidade analítica e menor resolução. Estudos morfológicos de *Alouatta*, principalmente sobre a anatomia do osso hióide, apontam os táxons mesoamericanos (e.g. *A. palliata*) como os mais basais, seguidos de *A. caraya* e um clado formado por *A. clamitans* e *A. fusca* (antigas subespécies de *A. guariba*) como grupo irmão das espécies amazônicas (e.g. *A. seniculus*) (Gregorin 2006). Resultados semelhantes de morfologia foram suportados por estudos citogenéticos, entretanto, *A. caraya* foi considerada grupo irmão de *A. belzebul* (Oliveira et al. 2002).

Já estudos de genética molecular evidenciaram a separação em dois grupos distintos: os táxons mesoamericanos (*A. palliata* e *A. pigra*) – que teriam origem de uma forma amazônica – e as espécies sul-americanas, sendo que neste arranjo, *A. caraya* estaria mais relacionada às espécies amazônicas (complexo “*seniculus*”) e *A. guariba*, aos representantes do complexo “*belzebul*” da Mata Atlântica (Bonvicino et al. 2001, Cortés-Ortiz et al. 2003). Nesta tese foi adotada a filogenia acima devido à grande amostragem de táxons e espécimes, além de ela possuir topologias bem resolvidas. Para a nomenclatura dos táxons do complexo *A. guariba*, foi adotada a taxonômica de Gregorin (2006).

1.2 As raras e desconhecidas zonas de contato entre as espécies de *Alouatta*

As espécies de *Alouatta* são distribuídas de forma parapátrica, mas há poucas zonas de contato e áreas de simpatria confirmadas. Potenciais zonas de contato entre as espécies do gênero são registradas principalmente ao longo de rios, e são conhecidas para *A. pigra* e *A. palliata*, ao longo dos rios Grijalva, Usumacinta, Dulce e lago Izabal (Cortés-Ortiz et al. 2003; Baumgarten & Williamson 2007; A. Estrada comunicação pessoal); entre *A. palliata* e *A. seniculus*, entre os rios Atrato e Sinú (Defler 2004); entre *A. seniculus* e *A. belzebul*, entre os rios Santa Helena, Madeira e Tapajós (Hirsch et al. 1991; Pinto & Setz 2000); entre *A. seniculus* e *A. caraya*, entre os rios Blanco e Guaporé (Wallace et al. 2000; Iwanaga & Ferrari 2002); entre *A. belzebul* e *A. caraya*, nas cabeceiras do rio Parnaíba (Chame & Olmos 1997); entre *A. caraya* e *A. sara*, no rio Yacuma (Büntge & Pyritz 2007); e entre *A. caraya* e *A. clamitans*, entre os rios Uruguai e Paraná (Hirsch et al. 1991; Di Bitetti et al. 1994; Di Bitetti 2005; Gregorin 2006).

Embora a zona de contato entre *A. caraya* e *A. clamitans* seja potencialmente extensa, registros de simpatria são raros. A primeira indicação da existência de simpatria veio através dos espécimes capturados por A. Mayer nas florestas do Alto Rio Paraná, na década de 1940. No entanto, o sítio de captura de *A. caraya* (Parque Nacional do Iguaçu) estava a cerca de 300 km de distância do sítio de captura de *A. clamitans*, que foi numa região conhecida como Sertão do Rio Paraná (dados obtidos em Lorini & Persson 1990). Naquela época, três fêmeas foram coletadas no Sertão do Rio Paraná e depositadas no Museu de História Natural do Capão da Imbuía (MHNCI), em Curitiba, Estado do Paraná, sul do Brasil. A coloração da pelagem dessas fêmeas não correspondia aos padrões conhecidos para nenhuma das duas espécies. Entretanto, a coloração era distintamente arranjada em um mosaico formado pelas colorações típicas das fêmeas de *A. caraya* e de *A. clamitans* e, portanto, não puderam ser

classificadas como pertencentes a nenhuma das espécies (Gregorin 2006). Estudos taxonômicos enfatizaram a possibilidade de esses espécimes serem híbridos entre *A. caraya* e *A. clamitans* (Lorini & Persson 1990; Gregorin 2006).

Recentemente, Di Bitetti (2005) registrou *A. caraya* e *A. clamitans* vivendo em simpatria no Parque Provincial El Piñalito, entre os rios Uruguai e Paraná, na Argentina. Mas, em esforços também recentes, as duas espécies não foram encontradas coexistindo na região de Porto Rico, Alto Rio Paraná, uma localidade com potencial para a ocorrência de simpatria (Aguiar et al. 2007a). Mesmo com a possibilidade de ocorrência de *A. clamitans* na região, somente foi encontrada *A. caraya* vivendo em simpatria com espécies de macacos-prego (*Cebus nigrinus* e *C. cay*), e a ocorrência de *A. clamitans* na região passou a ser histórica (Aguiar et al. 2007a).

Em dezembro de 2005, foi coletado por KC Abreu um espécime de *A. clamitans* atropelado na BR-487, município de Icaraíma, Estado do Paraná (região de fronteira com o estado do Mato Grosso do Sul), arredores do Parque Nacional de Ilha Grande. Esta é uma área que em meados de 2004 foi observado *A. caraya* em vida livre (LM Aguiar, observação pessoal). O passo seguinte, portanto, foi organizar uma expedição para a procura das duas espécies nos arredores do Parque. O objetivo de pesquisa neste capítulo foi levantar as espécies de *Alouatta* nas matas ciliares e em um fragmento florestal na região onde o espécime foi coletado, no Alto Rio Paraná. A meta foi mostrar a existência atual da simpatria entre *A. caraya* e *A. clamitans* no rio Paraná, um fenômeno que outrora apenas se conjecturava e era tratado com certa desconfiança na literatura. Mais ainda, pretende-se mostrar que os espécimes potencialmente híbridos, que só eram conhecidos em museu, ainda existem em vida livre.

2. Material e métodos

A expedição para a procura dos primatas ocorreu em abril de 2006, com incursões separadas nas florestas ripárias e no fragmento continental Mata do Bugio da margem esquerda do rio Paraná, Estado do Paraná (Figura 1B, Figuras 2 e 3 da Área de Estudo). Nas florestas ripárias foram realizadas buscas durante dois dias consecutivos, percorrendo a margem do rio dentro de um barco (no primeiro dia). A busca de barco ocorreu desde o distrito de Porto Figueira até 17 km a montante do rio, encerrando a aproximadamente 4 km acima do distrito de Porto Camargo. No segundo dia, o percurso de 17 km foi feito no sentido contrário através de caminhadas no interior da mata. No terceiro dia, foi percorrido o perímetro do fragmento continental e uma trilha de aproximadamente 3 km no interior desta mata. Todos os primatas localizados foram contados e identificados sempre por um mesmo observador (LM Aguiar), no intuito de reduzir confusões e tendências individuais de observação. Dada a carência de dados genéticos, os bugios foram identificados conforme o padrão da coloração da pelagem e, para tanto, foi utilizada a descrição morfológica das espécies contida em Gregorin (2006). Os resultados do presente capítulo podem ser acessados de forma condensada em Aguiar et al. (2007b).

3. Resultados

Ao final de três dias de buscas foram identificadas três espécies de primatas formando grupos monoespecíficos nas matas ripárias: cinco grupos de *A. caraya*, dois grupos de *A. clamitans* e um grupo de *Cebus nigrinus*. No sítio conhecido localmente como “Paredão das Araras” (Figura 1A da Área de estudo) foi observado um grupo de *A. caraya* a aproximadamente 30 m de distância de um grupo de *A. clamitans*.

Na Mata do Bugio foi observado e acompanhado um grupo de *Alouatta* composto por sete indivíduos. Este grupo continha dois machos adultos e duas fêmeas adultas de *A. caraya* e um macho e duas fêmeas adultas com padrão de coloração da pelagem em mosaico. Nestes animais, a pelagem da face, cabeça e pernas era castanho escuro com partes avermelhadas (coloração característica de *A. clamitans*) e a pelagem da cauda, mãos e pés era louro-dourado (coloração característica de *A. caraya*). O padrão de coloração do macho está mostrado na Figura 1. Inicialmente, quando o grupo foi encontrado, todos os animais estavam descansando na mesma árvore. Posteriormente, duas fêmeas com coloração em mosaico foram observadas fazendo catação no macho de *A. caraya*, e uma fêmea de *A. caraya* e o macho com coloração em mosaico começaram a comer as folhas juntos, na mesma árvore em que foram localizados.



Figura 1: Macho de *Alouatta* com o padrão da coloração da pelagem em mosaico. Note a coloração castanho-escuro na maior parte do corpo, com porções avermelhadas e a coloração

louro-dourada nas mãos (A) e cauda (B). Um diagrama ilustrativo é mostrado em (C). Fotos cedidas por Daniel M. Mellek.

4. Discussão

A simpatria aqui observada indica que a região do Alto Rio Paraná pode ser considerada uma zona de contato faunístico, refletindo os limites vegetacionais da Mata Atlântica, do Cerrado, e com influências do Pantanal. *Alouatta caraya* é a espécie de bugio característica do Brasil central, ocorrendo principalmente dentro dos domínios do Cerrado, do Pantanal e da Caatinga, enquanto *A. clamitans* é a espécie de bugio característica do sul e sudeste da Mata Atlântica (Gregorin 2006). Caso a hibridação seja confirmada, esta região passa a ser considerada não apenas uma zona de contato, mas sim uma zona híbrida.

Diferentemente do Velho Mundo, a simpatria entre espécies de primatas congêneres na Região Neotropical é um fenômeno raro por causa da similaridade de seus nichos (Peres & Janson 1999; Ferrari 2004). A degradação e destruição das florestas neotropicais podem tornar a simpatria de primatas congêneres ainda mais incomum, visto que as disputas entre espécies ecologicamente similares podem ficar mais acirradas em ambientes perturbados. Alguns autores têm salientado a ausência de *A. clamitans* em potenciais zonas de contato por efeito dos severos distúrbios causados pela ação antrópica nos ambientes (Di Bitetti et al. 1994; Codenotti et al. 2002; Aguiar et al. 2007a). Por outro lado, os mesmos autores salientaram que *A. caraya* é mais tolerante aos efeitos da fragmentação do hábitat, e alguns encontraram que esta espécie tem maior diversidade alimentar do que *A. clamitans* (Agostini 2009; Agostini et al. 2009), sendo que talvez por isso ela ainda pode ser encontrada nesses ambientes perturbados. A simpatria aqui observada na região do Parque Nacional de Ilha

Grande parece, portanto, indicar a existência de uma área relativamente mais preservada onde as duas espécies ainda coexistem, do que outras porções da APA das Ilhas e Várzeas do Alto Rio Paraná, onde *A. clamitans* está agora ausente (Aguiar et al. 2007a). Em contraste com as observações de Di Bitetti (2005) na Argentina, a região de simpatria do presente estudo é localizada nas margens do rio Paraná. Na Argentina, o registro de simpatria é no inter-flúvio dos rios Paraná e Uruguai, sendo que, conforme sugerido pelo autor, *A. caraya* está substituindo *A. clamitans* em localidades próximas às margens do rio Paraná devido aos distúrbios antrópicos.

Os animais com padrão de coloração em mosaico observados neste estudo são prováveis híbridos entre *A. caraya* e *A. clamitans*. Os padrões aqui observados são muito similares ao da fêmea MHNCL031 que foi capturada no “Sertão do Rio Paraná” no ano de 1945 e que Lorini & Persson (1990) e Gregorin (2006) identificaram como híbridos entre as duas espécies. No entanto, sabe-se que híbridos nem sempre são morfologicamente intermediários entre os progenitores e nem todos que são morfologicamente intermediários são híbridos (Darwin 1859; Dowling & Secor 1997). Portanto, a possibilidade de estes animais com padrão de coloração aberrante representar variações naturais ou resultados de outros processos como, por exemplo, endocruzamento ou deriva genética, ainda não pode ser excluída (ver Buss et al. 2007; Fortes & Bicca-Marques 2008). Apesar da real causa, este estudo confirma a existência desses animais em vida livre e que este padrão em mosaico também ocorre em machos, visto que até então, os espécimes conhecidos eram fêmeas.

O comportamento dos animais observados na Mata do Bugio (e.g. descanso, alimentação e catação simultânea) sugere que os indivíduos formam uma unidade social discreta, um grupo. Embora Cortés-Ortiz et al. (2003) tenham registrado a existência de grupos mistos entre duas espécies irmãs (*A. pigra* e *A. palliata*) que se separaram a cerca de

três milhões de anos, o grupo com híbridos potenciais observados no presente estudo é de particular interesse por dois principais motivos. Primeiro, a evidente diferença de coloração entre as duas espécies que provavelmente reflete adaptações locais (veja Bradley & Mundy 2008) parece não funcionar como uma completa barreira reprodutiva. A coloração das duas espécies parece ser tão importante para o reconhecimento e comunicação intraespecífica que *A. caraya* e *A. clamitans* evoluíram dimorfismo sexual nos adultos, provavelmente por ação da seleção sexual (Hershkovitz 1977; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Hirano 2003; Bradley & Mundy 2008). Se a hibridação for confirmada, tal importante característica desses primatas, a coloração, não funcionou neste caso como uma barreira pré-zigótica para o intercruzamento. Segundo, o tempo de divergência entre as duas espécies (5,1 milhões de anos, Cortés-Ortiz et al. 2003) não foi suficiente para a completa evolução de um isolamento reprodutivo pré-zigótico entre elas. Embora ainda não haja um consenso entre os vários trabalhos, segundo o estudo de Cortés-Ortiz et al. (2003), as duas espécies não são aparentadas dentro do gênero *Alouatta*, sendo *A. caraya* mais próxima às espécies da Amazônia e *A. clamitans* mais próxima a outra espécie da Mata Atlântica, *A. belzebul*. Entretanto, mesmo que divergentes, *A. caraya* e *A. clamitans* ainda não apresentam diferenças suficientes em suas afinidades sistemáticas (sensu Darwin 1859) para impedir o intercruzamento. Ou seja, ainda possuem compatibilidades anatômicas e fisiológicas suficientes para se reconhecerem como potenciais reprodutores e gerarem híbridos (Darwin 1859; Avise 2004). Isso está de acordo com a ideia de que as populações podem adquirir morfologias diferentes e nenhum mecanismo de isolamento. Taxas de divergência molecular e de aquisição de especialização em nichos variam independentemente da aquisição do isolamento reprodutivo (Avise 2004; Mayr 2005).

Vale ressaltar que a viabilidade de híbridos entre táxons de animais pode ser inversamente proporcional ao tempo de divergência dos táxons parentais (principalmente para híbridos homoplóides) (Darwin 1959; Chapman & Burke 2007). Portanto, do ponto de vista evolutivo, seria interessante um estudo comparativo sobre a aptidão e o sucesso reprodutivo dos híbridos formados pelo cruzamento entre espécies de bugios filogeneticamente mais próximas (*A. palliata* e *A. pigra*) e entre espécies mais divergentes (*A. caraya* e *A. clamitans*).

O Parque Nacional de Ilha Grande e seus arredores são de importância rara, pois ali é possível encontrar duas espécies de bugios coexistindo em vida livre. Portanto, a região merece maiores esforços em investigações científicas e em medidas conservacionistas. Estudos genéticos, comportamentais e ecológicos serão necessários para acessar a aptidão dos morfotipos híbridos e para revelar a real natureza dessas variações.

5. Pós-escrito

Este capítulo transcreveu de forma aprimorada os dados da publicação pioneira (Aguiar et al. 2007b) sobre alguns aspectos de zonas híbridas do gênero *Alouatta*. Após a publicação deste trabalho em meados de 2007, pelo menos mais três zonas híbridas de *Alouatta* foram publicadas na literatura científica por colegas no México, Argentina e Brasil (Estado do Rio Grande do Sul). Ao longo dos próximos capítulos serão discutidos e comparados alguns dos resultados aqui levantados com os resultados conhecidos para as outras zonas híbridas.

**Tamanho, composição e dinâmica de grupos mistos de *Alouatta*
caraya, *Alouatta clamitans* e potenciais híbridos**

Capítulo 2

Lucas M. Aguiar

“Species-specific color cues might be especially important for taxa at risk of interbreeding and producing less fit hybrids. It is interesting to note that some of the most colorful primate taxa are those that commonly form polyspecific associations, where the risk of interbreeding might be especially high.”

Brenda J. Bradley & Nicholas I. Mundy (2008)

“It is known that very striking differences in color and color pattern may not prevent hybridization when two previously isolated but closely related populations first come into contact with one another.”

Martin Moynihan (1968)

1. Introdução

Ao mesmo tempo em que os fatores demográficos (tamanho de grupo, estrutura sexo-etária, crescimento populacional) de uma população influenciam diretamente no sucesso reprodutivo, e conseqüentemente nos sistemas sociais, são também os fatores mais variáveis (Pope 1998). Para animais sociais, o tamanho de grupo tem sido a estimativa da socialidade mais comumente avaliada (Silk 2007). No entanto, grupos de tamanhos similares podem diferir em vários aspectos de sua composição, tais como a proporção de machos para fêmeas, a estrutura de idade e o grau de parentesco entre os indivíduos. Variações em qualquer um desses aspectos poderiam influenciar o desempenho reprodutivo do indivíduo e o sucesso do grupo (Pope 1995, 1998; Silk 2007). Por exemplo, para o gênero *Alouatta*, o tamanho e a composição dos grupos sociais podem influenciar diretamente o sucesso reprodutivo de machos e fêmeas (Pope 2000a; Treves 2001). Deste modo, populações de bugios com diferenças de tamanho de grupo e estruturas sexo-etárias poderiam crescer em diferentes proporções. Portanto, estimativas populacionais como essas, são consideradas bons indicadores para avaliar o status das populações de bugios (Zucker & Clarke 2003).

Estimativas populacionais das espécies - e de seus potenciais competidores e predadores - também são importantes para o entendimento das interações e associações interespecíficas. A modificação de uma comunidade através da introdução ou extinção de

predadores, caçadores, competidores e patógenos pode agir diretamente na associação entre as espécies (Gautier-Hion & Gautier 1974; Hoeksema & Bruna 2000). Mudanças na comunidade podem promover alterações das estimativas populacionais que produzirão vários cenários demográficos e que irão influenciar a probabilidade de as espécies se associarem (Cords & Würsig 2010).

Sabe-se que para alguns primatas, cetáceos e pinípedes, as associações entre heteroespecíficos, ou mesmo as hibridações, podem ocorrer especialmente quando e onde os conspecíficos são naturalmente raros (e.g. ecótonos), ou sofreram afunilamento populacional, tornando-se raros (Seehausen 2004; Lancaster et al. 2006; Cords & Würsig 2010). Por exemplo, Gautier-Hion & Gautier (1974) salientaram que grupos monoespecíficos vestigiais de espécies de *Cercopithecus* se associavam mais frequentemente em grupos poliespecíficos em áreas extremamente degradadas e com forte pressão de caça. De fato, a caça é uma pressão que pode retirar de maneira tendenciada, determinados indivíduos de algumas populações (e.g. reprodutores) (Chapman & Peres 2001), aumentando a probabilidade de heteroespecíficos se associarem e hibridarem como uma forma de compensar a baixa densidade de conspecíficos (Gautier-Hion & Gautier 1974; Hoeksema & Bruna 2000; Frantzis & Herzing 2002; Lancaster et al. 2006). Surtos epizoóticos, como por exemplo, os da febre amarela, também podem diminuir populações de certos primatas neotropicais como os bugios, também tornando a composição dos grupos alterada (Chapman & Balcomb 1998; Pope 1998; 2000a; Agostini et al. 2008), e em alguns casos, pode promover a fusão desses grupos (Pope 1998; 2000a).

Uma vez que a hibridação tenha ocorrido, seus efeitos biológicos podem também agir para desviar a proporção sexual das populações. Por exemplo, em animais, muitos cruzamentos interespecíficos produzem uma primeira geração híbrida (F1) com proporção

sexual desviada para o sexo homogamético devido à baixa viabilidade do sexo heterogamético (machos em mamíferos; fêmeas em aves). Este fenômeno é conhecido como Regra de Haldane e prediz que em intercruzamentos, particularmente em F1, se um dos sexos for raro, ausente ou infértil, este será o sexo heterogamético (Haldane 1922; Wu et al. 1996). Apesar da Regra de Haldane ocorrer de forma mais rara em mamíferos por causa da inativação de um dos cromossomos sexuais nas fêmeas (Turelli & Orr 1995), seus efeitos têm sido registrados na hibridação entre bugios da América Central (*A. palliata* e *A. pigra*, Cortés-Ortiz et al. 2007). A ocorrência e os efeitos desses desvios sexuais nos primatas neotropicais ainda não são compreendidos e estudos de estimativas populacionais em outras zonas híbridas são, portanto, necessários.

Estudos de organização social, tais como a composição e a dinâmica de grupos mistos também têm importância no entendimento de sistemas mais fluidos, que apresentam estratégias de fissão-fusão de subgrupos (Chapman & Chapman 1996; Aureli et al. 2008). Espécies em grupos mistos tendem a formar subgrupos discretos onde os indivíduos são geralmente cercados por conspecíficos (Barnard 1979). Para primatas, grupos mistos de espécies representam um análogo aos grupos com fissão-fusão de subgrupos, onde a frequência, duração e composição da associação podem mudar conforme as condições ecológicas (Chapman & Chapman 1996). Em grupos coesos há a necessidade de uma comunicação explícita, especializada e não ambígua entre os indivíduos, o que pode ser dificultada entre heteroespecíficos em grupos mistos (Aureli et al. 2008). Assim, a separação espacial e temporária em subgrupos de diferentes táxons pode ser o resultado da maior facilidade de sinais e comunicação entre conspecíficos, e da menor, entre heteroespecíficos. Estratégias de fissão-fusão em grupos de conspecíficos de primatas ocorrem normalmente em Atelídeos (*Ateles*, *Brachytheles* e *Alouatta*) e Hominídeos (*Homo sapiens*, *Pan troglodytes*),

tanto frugívoros quanto folívoros, e têm sido interpretadas como mecanismos homeostáticos de grandes grupos para evitar as disputas intragrupais que podem surgir em grandes grupos (Jones 1995a; Lehmann et al. 2007; Sussman & Garber 2007; Aureli et al. 2008; Snaith & Chapman 2008). Alguns estudos têm salientado que a composição de indivíduos dentro dos subgrupos pode ser mediada por preferências, por afinidades e, até mesmo, por amizades entre parceiros (Bezanson et al. 2008).

Os bugios vivem geralmente em sociedades monoespecíficas cujos tamanhos, densidades, composições e sistemas de grupo variam geograficamente dentro de uma mesma espécie, entre espécies e, até mesmo, dentro de um mesmo grupo ao longo do tempo (Treves 2001). Os grupos possuem tamanhos que variam desde um casal e sua cria, até grupos com mais de 40 indivíduos em *A. palliata* (Chapman & Balcomb 1998). A proporção de machos adultos para fêmeas adultas varia de 1:0,71 a 1:4,1 e a proporção de imaturos por fêmeas adultas - que pode refletir fecundidade - pode variar de 0:1 a 2:1 (Chapman & Balcomb 1998). Em grupos grandes como os de *A. palliata* e em alguns de *A. caraya*, podem existir sistemas poliginiândricos e fissão-fusão de subgrupos (Jones 1985; 1995a; 2004; Pope 2000b; Wang & Milton 2003; Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007). Para as outras espécies do gênero é mais comum um sistema poligínico com a presença de duas a quatro fêmeas adultas por grupo - sendo uma dominante - um macho adulto dominante e suas crias, além de machos adultos mais velhos e machos subadultos com pouco ou nenhum acesso à reprodução intragrupal (Pope 1990; 2000a; Treves 2001; Jones 2004). No gênero *Alouatta*, ambos os sexos dispersam de seus grupos natais quando ou próximos de atingirem a maturidade sexual. Estudos com *A. seniculus* mostraram que populações com baixas densidades, ou em crescimento, mas que apresentam alta formação de novos grupos através de dispersões de indivíduos, os grupos seriam menores e com baixo grau de parentesco entre as poucas fêmeas

e entre os poucos machos (Pope 1998; 2000a). Entretanto, enquanto a população cresce, as filhas da fêmea dominante podem permanecer no grupo natal e se reproduzir, formando um sistema de fêmeas filopátricas matrilinear (Pope 2000a). Este sistema social foi denominado de “grupo socialmente maduro” e pode ser comum em populações mais densas ou estáveis, que possuem grupos maiores, onde há pouca oportunidade para a formação de novos grupos (Pope 1998; 2000a). Este sistema poderia ser esperado para os grandes grupos de *A. caraya* em ambientes saturados do rio Paraná.

Mesmo neste sistema de fêmeas aparentadas, o número parece se estabilizar em quatro fêmeas adultas devido à competição intrasexual, sendo as novas fêmeas expulsas do grupo pela coalizão das fêmeas residentes (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1996; Giudice 1997; Pope 2000a, b; Jones 2004). Crockett & Janson (2000) propuseram que as fêmeas residentes limitariam o aumento do número de fêmeas em um grupo por causa do aumento do risco de infanticídio, dado que quanto maior o número de fêmeas adultas reprodutoras, maior pode ser o risco de machos extragrupo invadirem e matar os infantes e juvenis. Assim, nestas sociedades, as fêmeas limitariam a reprodução, a entrada e a manutenção de outras fêmeas, conseqüentemente, controlando o tamanho dos grupos (Pope 2000b). De fato, grupos com mais de quatro fêmeas parecem ter a reprodução diminuída (Jones 2004; Aguiar et al. 2009).

Nos sistemas de grupos de primatas poligínicos com poucas fêmeas, há uma tendência de haver menos machos adultos por grupo (comparado ao número de fêmeas) devido à possibilidade de apenas um macho monopolizá-las (Nunn 1999). Entretanto, em grupos maiores e maduros, mais machos podem permanecer no grupo já que os custos para migrar em ambientes saturados podem ser altos (Nunn 1999; Pope 1990; Pope 2000b). Em grupos maduros de *A. seniculus* há maior número de machos, com possibilidades de alianças entre eles (Pope 1990). Em geral, os estudos têm mostrado que o sucesso reprodutivo das fêmeas de

bugios tende a aumentar em grupos maduros com fêmeas aparentadas em um sistema matrilinear (Pope 2000a) e onde ocorre aumento do número de machos adultos e subadultos nos grupos (grupos multimachos) que podem promover a defesa contra a predação e, principalmente, contra o infanticídio (Treves 2001; van Schaik & Kappeler 1997).

Alouatta caraya e *A. clamitans* são espécies geralmente poligínicas (Jones 2004), mas com a possibilidade de existir poliginandria em *A. caraya* (Kowalewski 2007). Ambas as espécies podem diferir em comunicação como as vocalizações (Chiarello 1995b; da Cunha & Byrne 2006; da Cunha & Jalles-Filho 2007) e a coloração (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Hirano 2003). Do ponto de vista ecológico são espécies muito similares, tanto que são tratadas por alguns autores como ecoespécies (Peres & Janson 1999). Em simpatria apresentam uso do habitat, padrão de atividades e dieta muito similares, sendo que *A. caraya* pode apresentar maior diversidade alimentar (Agostini 2009; Agostini et al. 2009). Entretanto, em alopatria, possuem diferentes estimativas populacionais como abundância, tamanho, composição e sistemas de grupos que podem mudar de acordo com as variáveis ambientais (Rumiz 1990; Miranda & Passos 2005; Marques 2006; Kowalewski 2007; Aguiar et al. 2009).

Nos ambientes produtivos das matas ripárias do rio Paraná, *A. caraya* vive em populações densas e tende a possuir grupos grandes de até 21 indivíduos, com média de 12 indivíduos por grupo (Aguiar et al. 2009). Esses grupos são multimachos (com até cinco machos em um grupo) e podem exceder o limite de quatro fêmeas, sendo conhecidos grupos com até seis fêmeas adultas (Bravo & Sallenave 2003; Jones 2004; Kowalewski 2007; Aguiar et al. 2009). Grandes grupos de *A. caraya* também podem apresentar estratégias de fissão-fusão de subgrupos (Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007). O sistema matrilinear é conhecido para a espécie, mas foi observado em animais cativos (Jones 1983). Embora tal sistema fosse esperado ocorrer nos grupos dos ambientes saturados do rio Paraná, ainda não

há estudos sobre o assunto. Médias menores de tamanho de grupo podem ocorrer em outras regiões da distribuição da espécie (e.g. 6,6 indivíduos por grupo; Silva & Codenotti 2007) e pequenos grupos são conhecidos na Caatinga, onde a espécie é mais rara (Moura 2007).

Já *A. clamitans* possui grupos menores, tendo média de aproximadamente seis indivíduos por grupo (Miranda & Passos 2005; Marques 2006). Na grande maioria dos grupos observa-se o sistema de um único macho com duas a três fêmeas adultas, no entanto, grupos com dois, três, ou mesmo com cinco machos são conhecidos (ZMB Hirano, comunicação pessoal). Diferente de *A. caraya*, o tamanho e a composição dos grupos de *A. clamitans* parece não variar conforme varia a abundância da espécie (Marques 2006). *Alouatta clamitans* pode atingir densidades altas em pequenos fragmentos e densidades baixas em grandes áreas protegidas e conservadas de Floresta Ombrófila Densa (Ingberman et al. 2009), mas o tamanho médio dos grupos é quase constante. Entretanto, grupos ligeiramente maiores podem ser encontrados em fragmentos pequenos e isolados onde a dispersão é dificultada (Jardim 2005).

Associações interespecíficas envolvendo bugios são raras (Glander 1979; Jones 1995b). Esses animais tendem a ser neutros ou até mesmo parecem evitar relações associativas com outros primatas e mamíferos (Neville et al. 1988; Haugaasen & Peres 2009). Portanto, grupos mistos entre espécies de bugios são raros, e grupos mistos com intergenéricos ainda não foram reportados (Neville et al. 1988). Alguns registros de grupos mistos entre espécies de bugios são conhecidos em zonas híbridas entre *A. palliata* e *A. pigra* no México (Cortés-Ortiz et al. 2003). Recentemente foi reportado um grupo misto entre *A. caraya* e *A. clamitans* na zona híbrida da Argentina (Agostini et al. 2008), e grupos com potenciais híbridos no Rio Grande do Sul (Bicca-Marques et al. 2008). Esses estudos foram

publicados concomitantemente ao trabalho que expõe parte dos resultados do presente capítulo (Aguiar et al. 2008).

Neste capítulo, o objetivo da pesquisa foi o de estudar as estimativas populacionais tais como o tamanho, a composição e a dinâmica de grupos mistos entre *Alouatta caraya*, *A. clamitans* e potenciais híbridos em um pequeno fragmento florestal localizado em área de simpatria. A meta foi entender como a coexistência das duas espécies e dos híbridos potenciais afeta a organização social dos grupos. Pretende-se também mostrar novas evidências de hibridação interespecífica.

1.1 Predições

(1) Grupos mistos entre espécies de primatas são formados por duas ou mais espécies (geralmente intergenéricas) que diferem em aspectos do nicho (Terborgh 1990, Stensland 2003). Visto que a sobreposição de nicho interespecífico é menor do que a sobreposição intraespecífica (o que diminui o potencial de disputas entre as espécies), os grupos mistos podem ser maiores do que os grupos monoespecíficos (Terborgh 1990, Stensland 2003). Entretanto, se *A. caraya* e *A. clamitans* são espécies ecologicamente muito similares (Peres & Janson 1999; Agostini 2009; Agostini et al. 2009), seria esperado que os grupos poliespecíficos formados pelas duas espécies caíssem no mesmo dilema dos monoespecíficos, onde o maior custo do aumento do tamanho de grupo é o aumento direto da necessidade de partilha de recursos. Mesmo para primatas folívoros como os bugios, o aumento da disputa intragrupal pode restringir o limite superior de tamanho dos grupos (van Schaik 1989; Snaith & Chapman 2007). Portanto, seria esperado que os grupos mistos entre *A. caraya* e *A. clamitans* não fossem maiores do que os grupos monoespecíficos.

(2) Para os bugios, a coloração e as vocalizações são sinais sexuais e sociais importantes e diferem entre as duas espécies. De fato, a distinta coloração das duas espécies,

aliada ao dicromatismo sexual, sugere que a coloração da pelagem seja um importante mecanismo de comunicação intra-específica e intersexual, talvez moldada pela seleção sexual (Hershkovitz 1977; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998, Hirano 2003). Além do mais, as vocalizações de rugido que podem servir para advertência, ocupação ou defesa da área, ou de recursos explorados pelo grupo, podem diferir em contexto e função entre as duas espécies (Chiarello 1995b; da Cunha & Byrne 2006, da Cunha & Jalles-Filho 2007). Portanto, seria esperado que as diferenças nas sinalizações entre as duas espécies gerassem certas incompatibilidades sociais, ou um reconhecimento interespecífico relativamente menor do que o intraespecífico, já que reações entre membros de diferentes espécies tendem a ser mais fracas do que entre membros de uma mesma espécie (Moynihan 1968). Assim, seria esperado que os grupos mistos formados pelas duas espécies fossem instáveis ou pouco coesos. Por outro lado, se as duas espécies são ecologicamente similares e podem disputar recursos em simpatria (Agostini 2009; Agostini et al. 2009) seria esperado nos grupos mistos alguma estratégia, ou dinâmica espaço-temporal, como a de fissão-fusão de subgrupos para aliviar os custos de viverem juntas, ainda mais em um ambiente degradado como o da Mata do Bugio.

2. Material e métodos

2.1 Levantamento e tamanho de grupos

Durante outubro de 2006 a abril de 2007, LM Aguiar, juntamente com KC Abreu e DM Mellek realizaram buscas iniciais por grupos de *Alouatta* na Mata do Bugio em fases mensais de cinco a 10 dias, perfazendo um total 380 h de esforço de campo. Este levantamento inicial foi realizado através de duas principais estratégias: 1) busca ativa utilizando trilhas no interior da mata e ao longo do perímetro do fragmento e 2) através da localização dos rugidos. Parte desses resultados pode ser acessado em Aguiar et al. (2008).

Após esta primeira fase, foram identificados mais dois grupos vizinhos aos grupos que foram escolhidos para ser monitorados (ver abaixo).

Todos os indivíduos localizados foram identificados quanto à espécie e ao sexo sempre pelo mesmo observador (LM Aguiar) no intuito de reduzir confusões e tendências individuais de observação. Existe a possibilidade de que qualquer indivíduo na Mata do Bugio apresente algum grau de contaminação genética (“hybrid swarm”), mesmo aqueles com fenótipo puro. Portanto, existe a possibilidade de que este estudo esteja classificando os indivíduos mais como indivíduos confenotípicos do que indivíduos conspecíficos (Goldsworthy et al. 1999). Entretanto, dada a carência de dados genéticos, os bugios foram identificados apenas conforme o padrão da coloração da pelagem e, para tanto, foi utilizada a descrição morfológica das espécies conforme Gregorin (2006) e também a experiência prévia do autor de observações das duas espécies vivendo em alopatria. Para a classificação sexo-etária dos indivíduos, foram utilizados os estudos com *A. caraya* de Rumiz (1990) e os trabalhos com *A. clamitans* de Mendes (1989) e Hirano (2003) que discriminaram as classes sexo-etárias de acordo com o tamanho e a coloração dos indivíduos. Os indivíduos que apresentaram padrão de coloração da pelagem em mosaico, ou intermediário entre as duas espécies, foram considerados como morfotipos híbridos (Gregorin 2006, Aguiar et al. 2007b). Esses padrões combinaram principalmente a coloração dourada das fêmeas de *A. caraya* e a coloração castanha escura das fêmeas de *A. clamitans*. Foi observado somente um padrão que mesclou a coloração da pelagem dos machos das duas espécies. Todos os padrões de coloração híbrida foram desenhados conforme observado em campo com auxílio de binóculos, ou através de análise *a posteriori* de fotografias.

2.2 Dinâmica de grupos

Depois de realizar o levantamento foram escolhidos dois grupos mistos devido à maior facilidade e frequência de encontros com esses animais. Os dois grupos foram habituados durante três meses cada e, logo após, foi possível iniciar o estudo sistematizado ao longo de 12 meses com cada grupo (Tabela 1). Com o tempo, notou-se que os dois grupos eram vizinhos, entretanto, um grupo habitou as florestas próximas da margem do rio (Tabela 2: grupo J, daqui pra frente G. Ponte) e o outro, mais no interior do fragmento (Tabela 2: grupo G, daqui pra frente G. Vespa). Os dados da dinâmica da constituição dos dois grupos foram, portanto, cumulativos ao longo das duas fases de coleta, totalizando 18 meses de amostragem para G. Ponte e 16 meses para G. Vespa. Durante o período de coleta, cada grupo foi acompanhado de quatro a cinco dias completos por mês (ver detalhes no Capítulo 3), o que totalizou 1618 h em campo. Para ilustrar a dinâmica na constituição dos dois grupos ao longo do período de observação, foi adaptado o diagrama de demografia utilizado por Rudran (1979).

Ao longo da coleta sistematizada, foi registrado o número de horas em que os indivíduos residentes dos grupos (aqueles que compuseram os grupos por mais da metade do estudo) e os indivíduos satélites (aqueles que compuseram o grupo por menos da metade do estudo e estiveram associados ao grupo em meses não consecutivos e/ou periféricamente) estiveram associados. Entretanto, devido à grande dispersão entre os indivíduos de G. Vespa houve uma dificuldade inicial para decidir quais indivíduos deveriam ser acompanhados. Portanto, para padronizar a coleta de dados, optou-se por acompanhar os indivíduos de *A. clamitans* (que se associavam a uma fêmea morfotipo híbrido), que inicialmente foram mais fáceis de serem encontrados. Com isso, foi quantificado o tempo em que esses indivíduos se associavam e o tempo em que eles se associavam aos indivíduos de *A. caraya*.

Também foram registrados os meses em que ocorreram nascimentos e mudanças de classe etária. Além das mudanças na morfologia externa, mudanças de comportamento de alguns indivíduos ao longo dos meses (e.g. aumento da agressividade, maior independência da mãe e de outras fêmeas, maior associação com machos adultos) também foram levadas em conta para realocá-los em outras categorias etárias (Bolin 1981; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1998; Hirano 2003; Clarke *et al.* 2007).

Tabela 1: Horas de esforço de campo e de observação direta dos grupos de *Alouatta*

Período		Esforço de campo	Grupo Ponte	Grupo Vespa
2006				
Primavera	Out/Nov/Dez	45	16*	
2007				
Verão	Jan/Fev	40	7*	
	Março	69	38*	26*
Outono	Abril	75	59	11*
	Maio	70	57	63*
	Junho	81	60	0*
Inverno	Julho	69	55	55
	Agosto	84	60	57
	Setembro	122	62	61
Primavera	Outubro	134	54	65
	Novembro	132	70	52
	Dezembro	142	67	66
2008				
Verão	Janeiro	114	65	54
	Fevereiro	142	60	52
	Março	113	65	50
Outono	Abril	66		52
	Maio	60		0
	Junho	60		100
Total	21 meses	1618 horas	795 horas	764 horas
Coleta sistematizada			734 horas	664 horas

* Tempo alocado na habituação dos grupos.

2.3 Análises dos dados

Para as análises, os grupos foram divididos em dois tipos principais: grupos monoespecíficos e grupos mistos. Grupos mistos compreenderam dois tipos de associações: A) grupos com híbridos e indivíduos de uma das duas espécies, e B) grupos com híbridos e indivíduos das duas espécies (grupo misto de espécies).

Para testar a hipótese nula sobre a diferença no tamanho mediano dos tipos de grupos foi utilizada a estatística não-paramétrica do Teste U de Mann-Whitney. A mesma estatística foi utilizada para testar a hipótese nula sobre a diferença de tamanho dos grupos mistos da Mata do Bugio e dos grupos de ambas as espécies em sociedades monoespecíficas (Miranda & Passos 2005; Marques 2006; Aguiar et al. 2009) ou em outras zonas híbridas apresentados na literatura (Bicca-Marques et al. 2008).

Para testar se as variáveis como o número de indivíduos em cada sexo (adultos) e número de horas em associação ou dissociação entre indivíduos das duas espécies (em *G. Vespa*) diferiram do esperado ao acaso, foi utilizado o Teste do Qui-quadrado e o Teste G. Todos os testes tiveram nível de significância de 0,05 e foram calculados pelo programa BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007).

3. Resultados

3.1 Tamanho e composição de grupos

Foram levantados 13 grupos ao longo de 21 meses consecutivos: dois grupos monoespecíficos de *A. caraya*, dois grupos monoespecíficos de *A. clamitans*, três grupos formados por indivíduos de *A. clamitans* e morfotipos híbridos, e seis grupos com indivíduos das duas espécies e morfotipos híbridos. Um grupo misto de espécies foi formado apenas por

fêmeas cuja composição e tamanho variou muito (de dois a seis indivíduos) ao longo dos meses. Não foi possível afirmar o real tamanho deste agrupamento e, de fato, houve dificuldades em saber se realmente essas fêmeas formaram uma unidade social como um grupo. Portanto, este agrupamento de fêmeas não foi incluído nas análises. A Tabela 2 mostra a composição e o tamanho dos demais grupos levantados.

O tamanho de grupo teve média de $5,4 \pm 1,4$ indivíduos. A proporção sexo-etária foi de 1,0MA: 1,4FA: 0,2MSA: 0,7 imaturos (juvenis + infantes); e 0,5 imaturos: 1FA. A proporção entre as espécies foi de 1,0 *A. caraya*: 1,7 *A. clamitans*: 0,7 potenciais híbridos. Macho adulto de *A. clamitans* foi a classe sexo-etária mais abundante, seguida de fêmeas de *A. clamitans* e fêmeas potencialmente híbridas. O número de FA por grupo foi baixo (média= $2,3 \pm 1,1$), principalmente nos grupos mistos (veja abaixo), e somente dois grupos apresentaram um número maior ou igual a quatro FA(s).

Na Mata do Bugio, o tamanho dos grupos monoespecíficos [média= $4,5 \pm 1,3$ indivíduos (n=4)] não diferiu do tamanho dos grupos mistos de espécies [média= $6,2 \pm 1,3$ indivíduos (n=5)] (U=3,50, Z=1,5922, p=0,1113). O tamanho dos grupos monoespecíficos também não diferiu em tamanho de todos os grupos mistos combinados [grupos mistos de espécies e grupos com híbridos: média= $5,9 \pm 1,4$ (n=8) (U=7,50, Z=1,4437, p=0,1488)]. Grupos monoespecíficos foram unimachos e tiveram proporção sexo-etária de 1MA: 2FA: 1,5 imaturos; e 0,8 imaturos: 1FA. Por outro lado, todos os grupos mistos foram multimachos e apresentaram proporção de 1MA: 1,3FA: 0,3 MSA: 0,4 imaturos; e 0,4 imaturos: 1FA.

Os grupos da Mata do Bugio foram significativamente menores do que os grupos monoespecíficos de *A. caraya* [média= $10,5 \pm 2,6$ (n=11) (U=4,50, Z=3,7851, p=0,0002)] que também habitam o Alto Rio Paraná, 100 km a montante do presente estudo.

Tabela 2: Tamanho, composição, proporção sexo-etária e horas de observação de 12 grupos de *Alouatta* da Mata do Bugio

Grupos	Composição												Total	Horas
	<i>Alouatta caraya</i>				<i>Alouatta clamitans</i>				Morfotipos híbridos					
	MA	FA	MAS	JUV	MA	FA	MSA	JUV	INF	MA	FA	JUV		
A	1	2		2									5	13
B	1	1		1									3	18
C					1	2		1					4	16
D					1	3		1	1				6	4
E					1	1	1		1		1		5	2
F					2				1		1		4	7
G (G. Vespa)	1	1		1	3						1	1	8	764
H			1		1	1		1			1		5	11
I	2	1				1		1			1		6	10
J (G. Ponte)			1		2	1					1		5	795
K		2	1		1	1					2		7	12
L						1		1		3	2		7	15
Total	5	7	3	4	12	11	1	5	3	3	10	1	Média: 5,4	
Proporção sexo-etária	1,0:	1,4:	0,6:	0,8:	2,4:	2,2:	0,2:	1,0:	0,6:	0,6:	2,0:	0,2	DP: ± 1,4	

Na Mata do Bugio foram identificados 14 morfotipos híbridos, sendo quatro machos e 10 fêmeas (1MA: 2,5FA), porém esta relação não diferiu do esperado ao acaso de 1:1 ($\chi^2=2,571$, g.l.=1, p=0,1088). Em relação ao padrão da pelagem, os morfotipos híbridos apresentaram polimorfismo. Pelo menos oito configurações diferentes foram identificadas no fragmento, sendo duas para machos e seis para fêmeas (Figura 1).

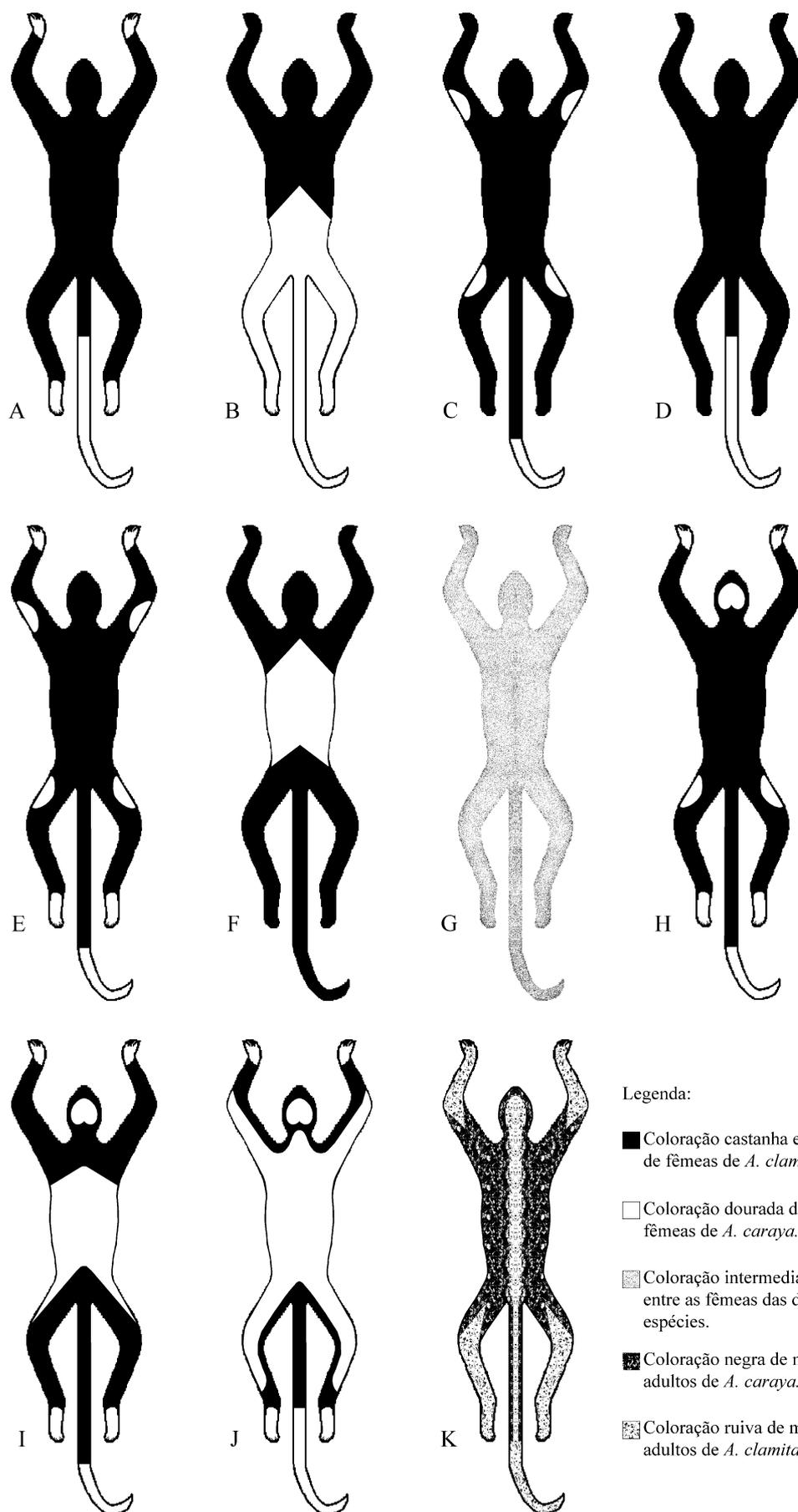
3.2 Dinâmica de grupos

3.2.1 Grupo Ponte

A constituição de indivíduos do G. Ponte não foi conservativa, apresentando poucos indivíduos residentes, além de emigrações e associações temporárias de indivíduos satélites. Não houve registros de nascimento ao longo dos 21 meses.

O G. Ponte foi constituído nos primeiros sete meses por cinco indivíduos: um MA e um MSA de *A. clamitans* (MA1 e MSA), um MSA de *A. caraya*, uma FA de *A. clamitans* (FA2) e uma FA potencialmente híbrida (FA1) (Tabela 3). Dentre os machos, MA1 era de coloração alaranjada e maior do que MSA de *A. clamitans*, que era de coloração vermelha mais escura. O macho(s) de *A. caraya* associado(s) ao longo do estudo, sempre foi menor do que MA1. Em relação às fêmeas, FA1 era menor do que FA2.

Do total de indivíduos, apenas três (MA1 e MSA de *A. clamitans*, e FA1) foram residentes durante a maior parte do estudo. Os demais foram satélites periféricos e associados ao grupo infreqüentemente. Abaixo seguem as descrições das principais mudanças ocorridas:



Legenda:

■ Coloração castanha escura de fêmeas de *A. clamitans*.

□ Coloração dourada de fêmeas de *A. caraya*.

▨ Coloração intermediária entre as fêmeas das duas espécies.

■▨ Coloração negra de machos adultos de *A. caraya*.

▨■ Coloração ruiva de machos adultos de *A. clamitans*.

Figura 1: Polimorfismo no padrão de coloração da pelagem dos morfotipos híbridos conhecidos no Alto Rio Paraná (vista dorsal). A-G e K são animais registrados na Mata do Bugio; H-J são fêmeas depositadas em museu (revisadas por Gregorin 2006); A: macho (registrado em Aguiar et al. 2007b); B-G: fêmeas [registradas no presente estudo (Aguiar et al. 2008)]; K: novo padrão observado em machos.

A partir do sétimo mês (abril/2007) não foi mais observado o MSA de *A. caraya* no grupo. Entretanto, ao final do período de observação (em janeiro e março/2008), macho(s) adulto(s) de *A. caraya* acompanharam perifericamente o grupo, envolvendo-se em episódios de catações e cópulas com FA1, mas não sofreu agonismo por parte de MA1 (Capítulo 4). O tempo de observação direta de todos os machos de *A. caraya* associados ao G. Ponte somaram apenas 26 h. Já a fêmea de *A. clamitans* foi observada associada nos cinco primeiros meses (outubro/2006 a fevereiro/2007) e, após isso, foi observada de forma infrequente e periférica ao grupo em mais três meses (abril, março e agosto de 2007). Em agosto, FA2 sofreu perseguições e investidas de FA1 e depois disso não foi mais observada acompanhando o G. Ponte. No entanto, FA2 foi observada em algumas ocasiões junto ao grupo misto de espécies constituído apenas por fêmeas. No total, FA2 esteve associada ao G. Ponte durante 50 h de observação.

MSA de *A. clamitans* residiu no grupo durante os 12 primeiros meses (outubro de 2006 a setembro de 2007) e sempre sofreu agonismo por parte de MA1 (Capítulo 4). Mas este agonismo se intensificou nos últimos meses em que esteve presente no grupo (principalmente em setembro de 2007) e, em outubro de 2007, não foi observado junto ao G. Ponte. MSA de *A. clamitans* reapareceu junto ao grupo no mês seguinte (novembro), quando estava com a

coloração mais avermelhada (menos escura) e começou a investir e revidar o agonismo emitido por MA1. Devido a essa mudança de coloração e de comportamento ocorrida entre os meses de setembro a novembro de 2007, este indivíduo foi reclassificado como macho adulto (MA2; Tabela 3). A partir de dezembro, MA2 não foi mais observado no grupo. Após dois meses (final de janeiro de 2009), MA2 foi observado junto a um grupo vizinho formado por, pelo menos, um macho adulto de *A. caraya* (maior do que ele) e fêmeas adultas de *A. clamitans* e fêmeas com características híbridas. Nesta ocasião, FA1 localizou MA2 e foi até ele, sentaram-se lado a lado e defecaram juntos. Após isso, MA2 foi afugentado pela aproximação de MA1. Aparentemente, MA2 imigrou em um grupo misto de espécies.

Nos últimos quatro meses de observação (dezembro de 2007 a março de 2008), o grupo foi constituído apenas por dois indivíduos residentes, MA1 e FA1, com associações infrequentes do(s) macho(s) satélite(s) de *A. caraya*.

Tabela 3: Composição e dinâmica do G. Ponte

Táxons e classes	Período																	
	2006			2007									2008					
	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
<i>Alouatta caraya</i>																		
M sub-adulto	→																	
MA(s?)																	→	→
<i>Alouatta clamitans</i>																		
MA1	→																	
MSA	→																	
MA2																		●
FA2	→																	
Híbrido																		
FA1	→			→														
Setas representam a permanência do indivíduo no grupo ao longo dos meses;																		
Setas inclinadas representam mudanças de classe por um indivíduo;																		
Círculo representa emigração observada.																		

3.2.2 Grupo Vespa

O G. Vespa foi mais conservativo em relação à constituição de indivíduos no grupo. Quase todos os indivíduos foram residentes, houve um indivíduo satélite e dois nascimentos (Tabela 4). Porém, a dinâmica foi mais complexa e houve um padrão de associação espaço-temporal de indivíduos em subgrupos.

Inicialmente (março de 2007), o grupo foi composto por sete indivíduos: dois machos adultos [um de coloração alaranjada (MA1) e outro vermelho mais escuro e maior (MA2)] e um macho subadulto (M3) de *A. clamitans*, um macho de *A. caraya* [o maior dos machos (MAcar)], uma fêmea potencialmente híbrida (FA1), e uma fêmea (FA2) e um infante de *A. caraya*. No mês seguinte (abril), este infante não foi mais observado sendo carregado ou descansando no colo de nenhuma das fêmeas e, portanto, a partir de abril de 2007 foi considerado como juvenil (JUV). Em agosto de 2007, FA2 deu à luz um infante (INF1) que desapareceu depois de dois meses (final de outubro de 2007). Um mês após FA2 dar à luz, FA1 deu à luz um infante (INF2). Após sete meses de processo gradual de desmame e de não mais ser carregado pelas fêmeas, INF2 passou a ficar mais com os machos de *A. clamitans* do grupo e, portanto, em maio de 2008 foi reclassificado como juvenil. Após 12 meses de observação do grupo, de março de 2007 a maio de 2008, o macho subadulto de *A. clamitans* (M3) diminuiu sua participação nos comportamentos de brincadeira e passou a emitir de forma frequente agonismos para o maior macho conspecífico (MA2). Portanto, a partir de maio de 2007, foi reclassificado como um macho adulto (MA3).

Todos os indivíduos acima foram considerados como residentes do grupo. A exceção foi um macho adulto satélite de *A. caraya* (de menor porte que MAcar) que esteve associado ao grupo durante três meses não consecutivos (abril a maio de 2007 e outubro de 2007).

Tabela 4: Composição e dinâmica do G. Vespa	
Táxons e classes	Período
	2007 2008
<i>Alouatta caraya</i>	M A M J J A S O N D J F M A M J
MA _{car}	
MA	
FA2	
INF	
JUV	
INF1	
<i>Alouatta clamitans</i>	
MA1	
MA2	
M3 (sub-adulto)	
MA3	
Híbridos	
FA1	
INF2	
Juvenil	

Setas horizontais representam a permanência do indivíduo no grupo ao longo dos meses;
Setas inclinadas representam mudanças de classe por um indivíduo;
Estrelas representam o nascimento de indivíduos, e linhas pontilhadas os conectam às mães.
Numerações dos indivíduos não representam posições de hierarquia.

O G. Vespa esteve completo (composto por todos os indivíduos) somente durante 21% das horas de observação e houve claramente dois subgrupos: um formado pela associação variável dos machos de *A. clamitans* e a fêmea potencialmente híbrida FA1 (e posteriormente, INF2) (subgrupo *clamitans*, n=5 indivíduos), e outro formado pelos indivíduos de *A. caraya* (subgrupo *caraya*, n=3 indivíduos).

A associação com maior número de horas de observação (390 h) ocorreu entre os indivíduos do subgrupo *clamitans*. Associações de indivíduos de um subgrupo com outro foi a segunda observação mais frequente, totalizando 274 h. A quantidade de horas de observação em que indivíduos do subgrupo *clamitans* estiveram dissociados do subgrupo *caraya* foi significativamente maior do que quando estiveram associados ($G=20,3694$, g.l.=1, $p<0,0001$).

Ao longo das estações (Tabela 5), somente na primavera o tempo de associação dos dois subgrupos foi significativamente maior do que o tempo de dissociação ($G=13,2817$, $g.l.=1$, $p=0,0003$). No outono, esta quantidade de tempo não diferiu de forma significativa ($G=3,1954$, $g.l.=1$, $p=0,0738$), enquanto que no inverno e no verão o tempo em dissociação foi significativamente maior do que em associação (Inverno: $G=74,1222$, $g.l.=1$, $p<0,0001$; Verão: $G=6,2960$, $g.l.=1$, $p=0,0121$).

Tabela 5: Horas de observação de indivíduos do subgrupo *clamitans* associados ou não a indivíduos do subgrupo *caraya* do G. Vespa.

Estações	Subgrupo <i>clamitans</i>	
	sem <i>A. caraya</i>	com <i>A. caraya</i>
Inverno	149	36
Primavera	67	116
Verão	87	57
Outono	87	65
Total	390	274

Das 390 h de observação do subgrupo *clamitans* (dissociado do subgrupo *caraya*), em 45,4% do tempo o subgrupo esteve incompleto e em 54,6% esteve completo, mas a quantidade de horas não diferiu significativamente ($G=3,3278$, $g.l.=1$, $p=0,0681$). Em 52% do tempo de associação entre os indivíduos dos dois subgrupos, todos os membros do G. Vespa estiveram presentes. Nos restantes 48%, um dos dois subgrupos estava incompleto. A Figura 2 expressa a porcentagem do tempo em que as principais associações foram observadas.

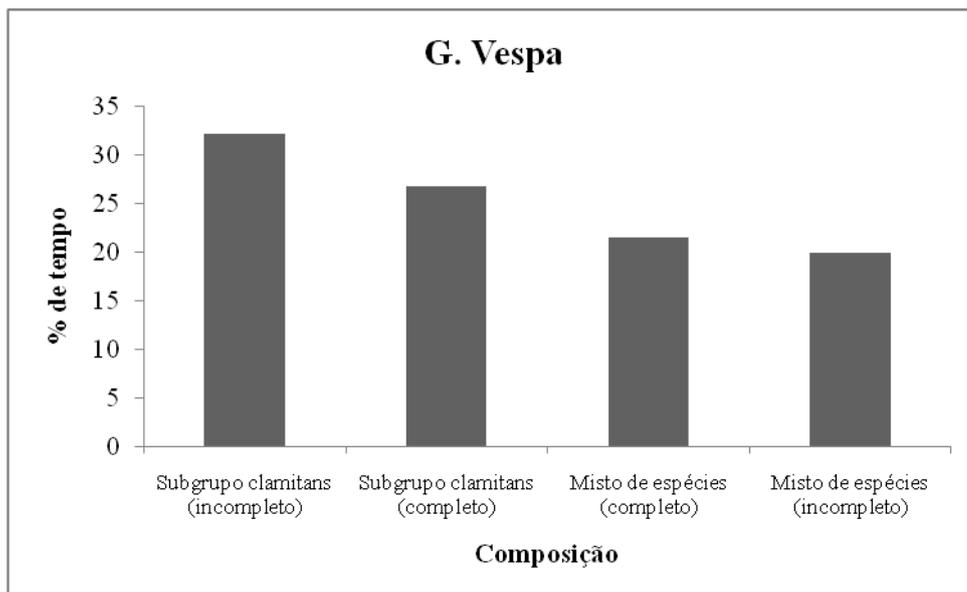


Figura 2: Porcentagem do tempo de observação das principais associações de indivíduos em *G. Vespa* (n=664h). [(Subgrupo *clमितans*: incompleto n= 2 a 4 indivíduos; completo n=5 indivíduos), (Misto de espécies: incompleto n= 2 a 7 indivíduos; completo n= 8 indivíduos)].

Das horas de observação do subgrupo *clमितans* (dissociado do subgrupo *caraya*), FA1, MA2 e MA3 foram os indivíduos que mais ficaram juntos (73,6%) (Tabela 6). Foram observadas temporariamente, associações formadas somente pelos machos de *A. clमितans* e, tanto os machos quanto a fêmea, também foram observados movendo-se solitariamente ao longo de um ou dois dias.

MA1 de *A. clमितans* foi o maior responsável pela ligação das duas espécies. MA1 esteve associado somente aos demais indivíduos do subgrupo *clमितans* durante 62,1% das 390 h. Mas quando indivíduos de ambos os subgrupos estiveram associados, MA1 esteve presente em 95% das 274 h, principalmente na presença de FA2 e JUV (Tabela 7). MA3 foi o segundo indivíduo que mais se associou ao subgrupo *caraya* (68% das 274 h).

Tabela 6: Número de horas e dias de observação das diferentes composições do subgrupo *clamitans* do G. Vespa

Participantes			Horas	Dias
Completo			177	23
			9	1
FA1	MA2	MA3	110	13
		MA1	10,5	1
	MA1		21,5	2
	MA3		13	1
MA1	MA3	MA2	21	3
			12	1
			5	1
MA3			11	1
Total			390	47

Tabela 7: Número de horas e dias de observação das diferentes composições de espécies do G. Vespa

Participantes		Horas	Dias
<i>A. clamitans</i>	<i>A. caraya</i>		
	Subgrupo completo	39	5
	FA2+Juv	26	3
MA1	FA2	12	1
	Juv	12	1
MA3	Subgrupo completo	24	2
	MA2 FA2	5	1
MA3	MAcar+Juv	14	1
G. Vespa complete		142	17
Total		274	31

4. Discussão

Na Mata do Bugio, a existência de um maior número de grupos mistos do que grupos monoespecíficos pode ser causada pela degradação e fragmentação florestal: uma condição anômala devido ao confinamento de duas espécies congêneres de bugios em um ambiente altamente degradado. Em oposto, nas matas de galeria contínuas e adjacentes ao fragmento, foram observados somente grupos monoespecíficos das duas espécies (Capítulo 1). De fato, levantamentos em outras áreas de simpatria, que diferem em tamanho e grau de conservação em relação à Mata do Bugio, têm corroborado a ideia acima. Nos domínios do rio Uruguai, em ambiente de ecótono entre campos, matas de galeria e Mata Atlântica, Bicca-Marques et al. (2008) não encontraram grupos mistos das duas espécies em um fragmento de tamanho duas vezes maior do que a Mata do Bugio. Foram encontrados apenas grupos de uma das duas espécies com supostos híbridos (Bicca-Marques et al. 2008). Esta área é naturalmente fragmentada (embora também existam influências antrópicas), porém mais conservada e com maior quantidade de habitat florestal contínuo do que a Mata do Bugio. Em outro sítio nos domínios do rio Paraná, Argentina, Agostini et al. (2008) encontraram apenas um grupo misto ao longo de todo o levantamento no Parque Provincial de El Piñalito, uma área protegida de aproximadamente 4000 ha de Mata Atlântica onde os bugios são raros (Agostini et al. 2008; Agostini 2009). A comparação dos três sítios formando um gradiente de conservação habilita concluir que grupos mistos das duas espécies serão mais comuns em fragmentos menores e degradados, cujas populações de bugios sofrem o efeito do aglomeramento [“Crowding effect” (Lovejoy *et al.* 1986)]. Nessas áreas de confinamento, a densidade populacional dos bugios costuma ser maior do que em matas contínuas e os custos para indivíduos migrantes entrarem em grupos de conspecíficos pode ser maior do que entrar em grupos da outra espécie, visto que potencialmente, a competição interespecífica tende a ser menor (Agostini et

al. 2008). A imigração de um dos machos de *A. clamitans* do G. Ponte para um grupo cujo único macho adulto era um *A. caraya* e a convivência de até cinco machos adultos em G. Vespa suportam a ideia de afrouxamento da competição interespecífica. Embora a existência de cinco machos adultos em um mesmo grupo possa ocorrer em sociedades monoespecíficas das duas espécies (*A. caraya* em ilhas do rio Paraná, Aguiar et al. 2009; *A. clamitans* no Morro Geisler na Mata Atlântica, ZB Hirano, comunicação pessoal) este parece ser um evento raro para ambas, principalmente para *A. clamitans*.

4.1 Tamanho e composição de grupos

Embora o número de grupos levantados possa ser baixo para comparações mais refinadas entre os diferentes tipos de grupos observados, os grupos mistos de espécies de *Alouatta* não foram maiores do que os grupos monoespecíficos, estando de acordo com a primeira predição e contrários ao padrão conhecido para grupos mistos de primatas que tendem a ser maiores do que os monoespecíficos (Stensland et al. 2003). Isso pode ter ocorrido porque as duas espécies aqui estudadas são ecologicamente muito similares (Agostini 2009; Agostini et al. 2009).

O tamanho médio dos grupos da Mata do Bugio não foi maior do que o tamanho conhecido para grupos monoespecíficos das duas espécies reportados na literatura (Marques 2006; Aguiar et al. 2009), dando também suporte para a primeira predição, e sugerindo algum grau de disputa em simpatria - de acordo com os modelos socioecológicos para a explicação do tamanho de grupos (van Schaik 1989; Koenig 2002). Os grupos mistos foram significativamente menores do que os grupos monoespecíficos de *A. caraya* estudados na mesma ecorregião do Alto Rio Paraná (Aguiar et al. 2009) e menores do que os grupos de *A. clamitans* revisados em Marques (2006) ($n=12$; $U=15$, $Z=3,4267$, $p=0,0006$). Entretanto, não

diferiram em tamanho dos grupos de *A. clamitans* revisados em Miranda & Passos (2005) ($n=12$; $U=63$, $Z=0,8159$, $p=0,4146$). De fato, os grupos da Mata do Bugio foram mais semelhantes ao tamanho dos grupos da espécie mais abundante no fragmento (*A. clamitans*), que tende a possuir grupos menores do que *A. caraya* (Rumiz 1990; Miranda & Passos 2005; Aguiar et al. 2009). É interessante ressaltar que na zona híbrida do Estado do Rio Grande do Sul, onde *A. caraya* foi a espécie mais abundante e houve carência de grupos mistos, os grupos foram significativamente maiores (média: $8,4 \pm 3,2$ indivíduos/grupo) do que os da Mata do Bugio ($U=17$, $Z=2,3917$, $p=0,0168$), dando suporte para a ideia de que nessas áreas de misturas, o tamanho dos grupos mistos é mais semelhante ao tamanho dos grupos da espécie mais abundante.

A proporção entre as espécies e morfotipos híbridos na Mata do Bugio mostra que o táxon mais abundante no fragmento é *A. clamitans* (49,2%), seguido de *A. caraya* (29,2%) e híbridos potenciais (21,5%). A maior abundância do bugio-ruivo pode ter relação direta com a associação espécie/habitat. O tipo de habitat aqui amostrado é um remanescente de Mata Atlântica (*sensu lato*) com florestas mais maduras do que as demais florestas de inundação da região. Florestas de Mata Atlântica é o ambiente característico de *A. clamitans*. Em contrapartida, a espécie menos abundante no fragmento, *A. caraya*, é mais associada às florestas secundárias de galeria ou de inundação (Di Bitetti 1994; Gregorin 2006) que não foram amostradas neste estudo.

A proporção de morfotipos híbridos no fragmento é substancial - semelhante à proporção de *A. caraya* - e ultrapassa a quantidade de híbridos potenciais conhecidos nas outras áreas de simpatria entre as duas espécies (7,5% em Bicca-Marques et al. 2008 e apenas dois híbridos potenciais em Agostini et al. 2008). Mais uma vez, o menor tamanho e a maior degradação da Mata do Bugio, comparado às outras áreas, podem causar maior incidência de

mistura entre as duas espécies devido ao efeito da aglomeração. Porcentagem maior de híbridos de *Alouatta* (36%) do que a verificada aqui foi observada em habitats fragmentados na região de simpatria de *A. palliata* e *A. pigra* no México (Cortés-Ortiz et al. 2007). Entretanto, é necessário um maior detalhamento da área de estudo do México para maiores comparações. Mais ainda, o método de estudo aplicado na América Central (análises morfológicas e genéticas) difere do aplicado na América do Sul (análises morfológicas). Análises genéticas têm produzido dados mais refinados sobre o grau de hibridação em mamíferos neotropicais (e.g. Cortés-Ortiz et al. 2007; Trigo et al. 2008) e visto que muitos híbridos podem possuir morfologias extremamente semelhantes a uma das espécies progenitoras (Darwin 1859; Avise 2004), a aplicação de técnicas moleculares nas zonas híbridas de *A. caraya* e *A. clamitans* poderia revelar mais híbridos entre os animais que já foram identificados apenas conforme as características morfológicas. Outros aspectos como a idade e a dinâmica das zonas híbridas devem ser levados em conta para uma comparação mais robusta entre todos os sítios (Barton & Hewitt 1985; Arnold 1997), entretanto, esses são aspectos que ainda carecem de estudos para as zonas híbridas dos bugios.

A proporção de machos adultos para fêmeas adultas no fragmento é consistente com as proporções observadas para ambas as espécies vivendo em alopatria (*A. caraya*: Rumiz 1990; Aguiar et al. 2009; *A. clamitans*: Miranda & Passos 2005; Marques 2006), e também em nível de gênero (Chapman & Balcomb 1998). Entretanto, uma análise mais minuciosa mostra que o número de fêmeas por grupo é relativamente baixo na Mata do Bugio. De fato, os dois grupos monitorados apresentaram baixo número de FAs residentes e somente dois grupos levantados chegaram ou passaram do limite médio de quatro fêmeas por grupo conhecido para espécies poligínicas de *Alouatta* (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1996; Pope 2000; Jones 2004). Há ainda uma menor proporção de fêmeas adultas (1MA: 1,3FA) e

menor taxa de imaturos por FA (0,4:1) nos grupos mistos, do que nos grupos monoespecíficos (1MA: 2FA e 0,8 imaturos:1FA). Essas proporções vistas na Mata do Bugio também são menores do que as encontradas nos grupos monoespecíficos de *A. caraya* no Alto Rio Paraná (Aguiar et al. 2009). As diferenças aqui discutidas nas estruturas dos grupos sugerem que a reprodução é limitada nos grupos mistos, o que indica menor aptidão neste tipo de grupo. Baixa reprodução pode acontecer talvez pelo menor número de fêmeas nos grupos mistos ou pela menor compatibilidade reprodutiva entre os táxons, ou mesmo pela combinação dos dois casos. Entretanto, o porquê de um menor número de fêmeas ainda não pode ser respondido.

Além disso, há outros desvios quando se analisam classes dentro de cada táxon: há mais machos adultos de *A. clamitans* para fêmeas adultas de *A. clamitans* (1MA: 0,9FA) e mais que o dobro de fêmeas adultas potencialmente híbridas do que machos adultos potencialmente híbridos (1MA: 2,5FA). O primeiro desvio parece ser compensado com o segundo. De fato, as fêmeas potencialmente híbridas completam os grupos de *A. clamitans* com déficit de fêmeas (Tabela 2), ou então ficam associadas a eles em grupos mistos de espécies (ver as dinâmicas de G. Ponte e G. Vespa). O segundo desvio será discutido em maiores detalhes abaixo.

Espécimes de *Alouatta* com padrão de coloração em mosaico, ou intermediário entre as espécies, observados neste e em outros estudos (Cortés-Ortiz et al. 2007; Agostini et al. 2008; Bicca-Marques et al. 2008) são somente conhecidos em área de simpatria, o que já é uma forte evidência de hibridação (mas veja Buss et al. 2007 e Fortes & Bicca-Marques 2008 para colorações anormais em *A. clamitans*). Duas outras características sustentam o *status* dos morfotipos híbridos do Alto Rio Paraná como reais híbridos. Primeiro, os espécimes observados aqui (e nos outros estudos) são polimórficos quanto ao padrão de coloração da pelagem, sendo conhecidas 11 diferentes configurações para o Alto Rio Paraná (oito neste

estudo e três em Gregorin 2006). Como é bem conhecida, alta variabilidade morfológica é um fenômeno disseminado em populações híbridas (Darwin 1859; Ackermann et al. 2006). De acordo com Hershkovitz (1977) e Hirano (2003), cada indivíduo adulto de ambas as espécies de *Alouatta* são monomórficos, pois possuem campos cromatogênicos que produzem somente um tipo de melanina no pelo: eumelanina (cor preta ou castanha escura) em machos de ambas as espécies e fêmeas de *A. clamitans*; ou feomelanina (castanho claro) em fêmeas de *A. caraya*. Entretanto, quase todos os morfotipos observados na Mata do Bugio possuem campos cromatogênicos que expressam as diferentes cores em diferentes posições que variam de indivíduo para indivíduo, sugerindo que não está ocorrendo fixação desses campos. Se o arranjo dos campos cromatogênicos tende a ser fixo para cada espécie (Hershkovitz 1977), os indivíduos observados não podem ser considerados a nenhuma das duas espécies, mas sim à classe de híbridos segundo a teoria de Hershkovitz (1977). Embora sejam conhecidas populações amazônicas polimórficas de *A. belzebul* para campos cromatogênicos (o que contraria a teoria acima) (DAG Oliveira, comunicação pessoal), tais polimorfias não são conhecidas para populações puras das duas espécies alvos deste estudo, suportando a variação aqui observada como resultado de hibridação.

Segundo, embora a proporção sexual de adultos dos potenciais híbridos observada na Mata do Bugio (1MA: 2,5FA) está dentro da proporção sexual esperada para *Alouatta* (até 1MA: 4FA, Chapman & Balcomb 1998), a proporção é mais desviada para fêmeas adultas do que quando comparada com a proporção para toda a população do fragmento (1MA: 1,4FA). Além do mais, a proporção sexual dos híbridos potenciais conhecida para o Alto Rio Paraná (deste estudo e de Gregorin 2006) é ainda mais tendenciada para fêmeas (1MA: 3,3FA) e difere do esperado ao acaso de 1:1 ($\chi^2=4,765$, g.l.=1, $p=0,0290$). De fato, pareceu existir um grupo formado somente por fêmeas na Mata do Bugio [ou uma associação temporária

formada por fêmeas de mais de um grupo (Jones 1995a); ou coalizões de fêmeas emigrantes para fundar um novo grupo (Pope 2000)]. Esta proporção tendenciada para fêmeas é consistente com a baixa viabilidade do sexo heterogamético (machos em mamíferos) em híbridos, conforme o esperado pela Regra de Haldane (Haldane 1922; Wu et al. 1996). Em concordância com esta tendência aqui observada, Cortés-Ortiz et al. (2007) também verificaram efeitos da Regra de Haldane em bugios híbridos no México. Os autores mostraram que a produção de híbridos é resultado de cruzamentos assimétricos entre *A. palliata* e *A. pigra* e, que muitos desses cruzamentos, falham em produzir machos. Entretanto, é interessante notar que na zona híbrida de *A. caraya* e *A. clamitans* do Estado do Rio Grande do Sul houve um maior número de machos do que de fêmeas potencialmente híbridas (1MA: 0,25FA) (Bicca-Marques et al. 2008). Embora esta proporção não suporte *a priori* a Regra de Haldane, ela não diz muito sobre a viabilidade dos machos híbridos. No Rio Grande do Sul, supostos machos híbridos são gerados e se desenvolvem, mas ainda não é possível saber seus desempenhos, aptidões e sucesso reprodutivo nos grupos sociais. Mesmo que esses machos sobrevivam, os efeitos da Regra de Haldane podem agir em suas esterilidades, mas não em mortalidade diferencial (Haldane 1922). Portanto, estudos comportamentais sobre dominância que revelassem as posições hierárquicas destes machos dentro dos grupos de *A. caraya* e, especialmente, estudos sobre a fertilidade desses indivíduos, dariam uma ideia sobre a viabilidade e sucesso reprodutivo desses machos na sociedade dos bugios. Outro ponto a ressaltar é que não sabemos a idade das duas zonas híbridas (Mata do Bugio e RS). Um cenário plausível de explicação seria um no qual a zona híbrida do RS fosse mais antiga e as gerações híbridas fossem mais velhas. Consequentemente F1 seria mais rara, pois cruzamentos de híbridos com as espécies parentais (“backcrosses”) poderiam ser mais comuns (Arnold 1997), diminuindo os efeitos da Regra de Haldane que age principalmente

em F1. Entretanto, precauções devem ser tomadas nas discussões acima. Sabe-se que a Regra de Haldane pode ser mais rara em mamíferos do que em outros táxons por causa da inativação de um dos cromossomos sexuais nas fêmeas (Turelli & Orr 1995), mas não se sabe ainda como os sistemas não usuais de cromossomos sexuais tanto em *A. caraya* quanto em *A. clamitans* ($X_1X_2Y_1Y_2/X_1X_1X_2X_2$, Bonvicino *et al.* 2001) influenciariam a formação de híbridos. Estudos de genética cromossômica e molecular também são necessários para clarificar essas ideias.

Diante das evidências até aqui levantadas sobre hibridação ocorrente entre as espécies de bugios, e até mesmo para facilitar a leitura, os indivíduos com coloração em mosaico ou intermediário tratados até agora como híbridos potenciais serão mencionados, daqui pra frente, somente como híbridos.

4.2 Dinâmica de grupos

Os dois grupos mistos foram dinâmicos e pouco coesos ao longo do estudo, dando suporte para a segunda predição. Entretanto, o tipo de dinâmica observada em cada um dos grupos diferiu. O G. Ponte foi instável, pois apresentou alta variação na constituição de indivíduos, não sendo esta conservativa ao longo do estudo, ocorrendo emigrações e associações temporárias de indivíduos satélites. O grupo pareceu se deteriorar ao longo do tempo, constando de apenas dois indivíduos ao final do estudo e sem o registro de nascimentos. Por outro lado, o G. Vespa possuiu uma constituição de indivíduos conservativa, mas apresentou uma estratégia de fissão-fusão de subgrupos. Embora ainda não se saiba como é a dinâmica na constituição dos grupos monoespecíficos da região para que seja realizada uma comparação mais refinada, os grupos mistos observados foram pouco coesos em comparação aos grupos conhecidos das duas espécies em sociedades monoespecíficas,

principalmente em comparação aos grupos de *A. clamitans* (LM Aguiar, observação pessoal). Mesmo em área de simpatria na Argentina, os grupos monoespecíficos de ambas as espécies foram mais coesos e estáveis do que os grupos aqui monitorados (Agostini 2009), corroborando a ideia de que os grupos mistos de *Alouatta* tendem a ser mais instáveis do que os monoespecíficos. As dinâmicas e as instabilidades aqui observadas nos grupos podem ser resultados tanto da incompatibilidade social causada por um menor reconhecimento interespecífico (Capítulo 4), do aumento das disputas por alimento, quanto das disputas sexuais causadas por desvios das proporções sexo-etárias. A seguir serão discutidas cada uma destas possibilidades.

No G. Ponte, o baixo reconhecimento interespecífico pareceu permitir que macho(s) de *A. caraya* se associassem temporariamente como indivíduos satélites e trocassem comportamentos afiliativos e reprodutivos com a fêmea híbrida do grupo sem receber agonismo por parte dos machos de *A. clamitans* residentes (Capítulo 4). Mas o(s) macho(s) de *A. caraya* participaram pouco das atividades coordenadas do grupo como: alimentação, deslocamento e rugidos. De fato, ele(s) parecia(m) estar somente interessado(s) na fêmea híbrida FA1, cujo interesse era recíproco. Desde que *A. caraya* é a espécie mais rara no fragmento, e que isto poderia impor maior dificuldade para encontrar conspecíficos, esses machos teriam a vantagem temporária de se associar aos grupos com machos da espécie mais abundante, *A. clamitans*, e conseguir com menor custo e agonismo por parte de heteroespecíficos, o acesso às fêmeas. Entretanto, isso não seria vantajoso em longo prazo tanto para o macho de *A. caraya*, que não usufrui das atividades coordenadas de um grupo social (e.g. localização e procura por alimentos, defesa contra predadores), quanto para os machos de *A. clamitans*, que podem ter o sucesso reprodutivo diminuído, por discriminar menos a presença de heteroespecíficos reprodutores. No G. Vespa, o menor reconhecimento

entre heteroespecíficos também pareceu atuar, principalmente permitindo a existência de até cinco machos no grupo. Entretanto, neste grupo, os indivíduos das duas espécies usufruíram das vantagens de se viver em um grupo social (Capítulo 3 e 4) e utilizaram-se da estratégia de fissão-fusão de subgrupos.

De algum modo, variáveis ecológicas ou a própria história do grupo, permitiram às duas espécies viverem em um grupo social (G. Vespa) com constituição estável ao longo do estudo, numa estratégia de fissão-fusão. Tal estratégia é conhecida por permitir aos animais diminuir os custos de viver em grupos grandes, dividindo-se em subunidades menores, servindo como um mecanismo para reduzir disputas intragrupais, aumentando a eficiência de forrageamento do grupo (Lehmann et al. 2007). Essa estratégia tem sido sugerida como um padrão que ocorre em resposta à baixa disponibilidade de alimentos, particularmente em ambientes degradados como a Mata do Bugio (Jones 1995a; Snaith & Chapman 2007; Aureli et al. 2008; Bezanson et al. 2008). Além do mais, quando completo, o G. Vespa é um grupo maior e reside numa área menos produtiva do que o G. Ponte [com menor influência das matas ripárias (veja Área de estudo); e inferido pela menor quantidade de folhas novas e frutos ingeridos em comparação ao G. Ponte (Capítulo 3)], tendo assim maior potencial para disputas intragrupais. É importante notar que somente na estação da primavera, quando houve maior disponibilidade de folhas novas (inferido pelo maior consumo; Capítulo 3) os subgrupos permaneceram mais tempo em associação, talvez pela diminuição de disputas alimentares numa época de oferta de alimentos de alta qualidade. Bravo & Sallenave (2003) estudando *A. caraya* em uma ilha do rio Paraná também notaram que quando os alimentos de alta qualidade como frutos e folhas novas não estavam disponíveis, os grupos de bugios dividiram-se em subgrupos para forragear em diferentes porções das áreas de vida. Em grupos mistos, padrões semelhantes de maior tempo de associação entre espécies de primatas em

épocas de maior oferta de alimento também foram encontrados no Velho Mundo (Struhsaker 1981; Chapman & Chapman 2000; Eckardt & Zuberbühler 2004). Entretanto, outras variáveis podem estar influenciando, como por exemplo, o reconhecimento e a preferência entre parceiros. O maior reconhecimento entre conspecíficos pode ser um importante motivo para a formação do subgrupo *clamitans* e do subgrupo *caraya* e a separação espacial e temporária em subgrupos poderia ser apenas um subproduto resultante da maior compatibilidade de sinais e comunicação entre conspecíficos (ou confenotípicos) do que entre heteroespecíficos.

A baixa proporção de fêmeas vista nos dois grupos também pôde gerar maior tensão e instabilidade devido ao aumento das disputas sexuais entre os machos (Capítulo 4), incitando esses indivíduos a emigrarem (G. Ponte) ou se separarem temporalmente em subgrupos (G. Vespa). Neste sentido, a estratégia de fissão-fusão pode ser vista como um meio de aliviar tensões e evitar conflitos, exigindo menor necessidade de soluções de conflitos (Aureli et al. 2008). No G. Vespa, cada um dos subgrupos foi constituído somente por uma fêmea adulta, sendo esta proporção agravada no subgrupo *clamitans* devido à presença de três machos. Durante o tempo em que os subgrupos estiveram associados, os machos de *A. clamitans* de hierarquia inferior (MA1 e M3), que tinham pouco acesso à fêmea de seu subgrupo (FA1), devido à dominância do outro macho (MA2), conseguiam acesso à fêmea da outra espécie (FA2) (inclusive sendo solicitados por ela) e eram mais tolerados pelo macho heteroespecífico (MAcar) (Capítulo 4).

A constituição alterada com poucas fêmeas e o pequeno tamanho dos núcleos de *Alouatta* monitorados na Mata do Bugio (G. Ponte e subgrupos de G. Vespa) parece com o cenário de grupos vestigiais resultantes de efeitos demográficos sofridos pelas populações de bugio no Alto Rio Paraná. Embora os grupos mistos formados por espécies de primatas parapátricas sejam geralmente formados pela migração de indivíduos (Alberts & Altmann

2001; Phillips-Conroy & Jolly 2004; Agostini et al. 2008), alguns trabalhos têm sugerido que a caça humana, ao desviar parâmetros populacionais, influencia diretamente a associação de grupos vestigiais formando grupos mistos de espécies de primatas – além de aumentar também a incidência de hibridações (Gautier-Hion & Gautier 1974; Hoeksema & Bruna 2000; Frantzis & Herzing 2002; Lancaster et al. 2006). Outras pressões, tais como surtos de patógenos, também podem alterar a composição das espécies e agir de forma semelhante na incidência dessas interações. Por exemplo, grupos vestigiais com poucas fêmeas são conhecidos ocorrer em bugios após surtos epizooticos de febre amarela, sendo que a fusão posterior desses grupos vestigiais foi relatada (Pope 1998, 2000a). De fato, epizootias de febre amarela são pressões conhecidas e que causam mortandades em massa para os bugios do Alto Rio Paraná (Carmo et al. 2001; Agostini et al. 2008). Assim, se cada um dos núcleos discutidos acima forem grupos vestigiais devido a surtos zoonóticos, ou por outros motivos desconhecidos, eles seriam muito pequenos quando sozinhos e poderiam ganhar alguma vantagem em número (defesa de recursos, contra predadores e infanticídio, acesso a parceiros) se associando com outro núcleo, mesmo que seja de heteroespecíficos. Uma vez associados, o maior reconhecimento intraespecífico ou alianças históricas entre os indivíduos poderiam agir na formação dos subgrupos. No entanto, indivíduos de hierarquia inferior de um dos subgrupos poderiam ganhar acesso sexual mais facilmente com parceiros heteroespecíficos do outro subgrupo, onde teoricamente seriam mais tolerados. O G. Vespa parece se encaixar neste raciocínio e o G. Ponte poderá um dia se associar da maneira já conhecida: através de indivíduos heteroespecíficos imigrantes (Agostini et al. 2008), visto os vários indivíduos satélites que se associaram ao grupo ao longo do estudo.

Portanto, diante do exposto, sugere-se que grupos mistos de *Alouatta* podem ser formados através de dois mecanismos: 1) imigração de indivíduos de uma espécie para grupos

da outra espécie (Agostini et al. 2008) e 2) fusão de grupos das duas espécies. Recentemente, em área conservada na Argentina, Agostini (2009) mostrou que grupos monoespecíficos das duas espécies em simpatria sobrepuseram totalmente as áreas vida (mas com baixas interações sociais interespecíficas), desde que a sobreposição fosse entre grupos de diferentes espécies. Talvez, esta permissividade de sobreposição extensiva de áreas de vida entre as duas espécies seja um pré-requisito para que em fragmentos pequenos e degradados em área de simpatria, grupos pequenos ou vestigiais de *Alouatta* se associem e formem grupos mistos de espécies. A implicação de mais de um mecanismo para formação de grupos é que pode haver diferenças na natureza dessas associações, além de diferenças nas estratégias individuais que, por conseguinte, implicariam em diferenças em seus sistemas sociais. Estudos que conseguissem discernir a natureza e as consequências dos diferentes tipos de associações seriam cruciais para o melhor entendimento da variabilidade social dentro das zonas híbridas.

5. Conclusões

Em resumo, os grupos mistos não foram grandes talvez porque ao serem compostos por espécies ecologicamente similares sejam restringidos por pressões semelhantes às que restringem os grupos monoespecíficos (partilhas dos mesmos recursos).

Alguns grupos mistos apresentaram constituição alterada e talvez um baixo potencial reprodutivo quando comparados aos grupos monoespecíficos. Entretanto, outros grupos mistos, mesmo com composição alterada, se reproduziram aparentemente de forma normal (G. Vespa).

Embora ainda não se saiba como é a coesão dos grupos monoespecíficos da região, os grupos mistos estudados foram pouco coesos, sendo um com composição instável e outro com fissão-fusão de subgrupos das duas espécies. A composição sexual alterada, a degradação

ambiental e mesmo a diferença de reconhecimento entre os táxons podem ter papel na dinâmica dos grupos estudados.

Os grupos mistos podem ser formados através de imigrações de indivíduos de uma espécie para grupos da outra espécie, ou mesmo através de fusões de grupos pequenos ou grupos vestigiais de cada uma das duas espécies.

Os híbridos foram polimórficos quanto ao padrão de coloração da pelagem e a maioria foi fêmeas adultas. Embora, para os híbridos, a proporção tendenciada para fêmeas adultas esteja no limite superior para a proporção conhecida entre adultos do gênero *Alouatta*, ela está mais tendenciada para fêmeas do que está para adultos quando se analisa os táxons parentais. Isso sugere que na Mata do Bugio estão sendo produzidas mais fêmeas híbridas, ou que elas possuem uma sobrevivência diferencial em relação aos machos híbridos, mais do que o comum para as espécies de *Alouatta*. Esta desproporção, juntamente com a existência de alguns indivíduos ginandromórficos, sugere a ocorrência da Regra de Haldane.

6. Considerações finais

Diante da inferência de maior taxa de hibridação entre os bugios em ambientes mais degradados, poderia surgir o argumento de que a hibridação entre esses primatas decorre da intervenção humana ou de outras catástrofes. Contra este argumento estão os híbridos capturados por A. Mayer na mesma região deste estudo na década de 1940 (Lorini & Persson 1990). Naquela época, o ambiente do Alto Rio Paraná era mais próximo do original e primitivo, uma vez que a colonização humana só chegou à região nas décadas de 1950 e 1960 (Rosa 1997). Isto corrobora a ideia de que a hibridação entre *A. caraya* e *A. clamitans* é um fenômeno natural.

Segundo o modelo de zonas híbridas (Barton & Hewitt 1985; Arnold 1996), a existência de poucas e estreitas zonas como as vistas no gênero, sugere que *A. caraya* e *A. clamitans* evoluíram em alopatria e, devido a expansões demográficas tiveram um contato secundário (Moynihan 1968; Cortés-Ortiz et al. 2003). Portanto, a existência da hibridação entre as duas espécies (antes da colonização humana) mostra que este é um fenômeno natural como produto de contingências históricas. No entanto, nas décadas de 1940 e 1950, a hibridação poderia ser mais rara e esporádica quando comparada aos dias de hoje, pois naquela época, ambas as espécies parentais poderiam viver em maior separação ecológica nos ambientes do rio Paraná: *A. caraya* viveria nas florestas mais perturbadas de inundação (FES aluvial) e *A. clamitans* nas florestas mais maduras de terrenos mais elevados (FES submontana, Mata Atlântica). A crescente e contínua fragmentação das florestas do rio Paraná causada pela intervenção humana, pode ter diluído ou removido essa separação e, assim, ter acelerado a hibridação dos bugios (ver Seehausen et al. 2008). Alterações populacionais causadas por zoonoses devido à crescente presença humana na região também podem ter tido um papel para o aumento da hibridação.

Acima de tudo, a existência dos híbridos e grupos mistos indica que o isolamento reprodutivo entre os bugios continua incompleto (estando de acordo com o modelo de contato secundário). Tal fenômeno pode aumentar a probabilidade de introgressão genética, e a hibridação acelerada poderia levar à diluição de uma ou de ambas as espécies em nível regional, principalmente em pequenos fragmentos (Rhymer & Simberloff 1996; Detwiler et al. 2005; Seehausen et al. 2008). *Alouatta caraya* é regionalmente abundante nas florestas aluviais, ao passo que *A. clamitans* tem se tornado rara no rio Paraná (Aguiar et al. 2007a; W. Moraes, comunicação pessoal). *Alouatta clamitans* parece ter preferência pelas quase extintas florestas submontanas da região e, sendo a Mata do Bugio, um dos últimos remanescentes

deste tipo de floresta no Alto Rio Paraná, o estudo da interação entre *A. clमितans* e sua congênere deve ser visto como uma medida importante para assegurar sua conservação regional.

SEÇÃO II

Comportamento Social

“Dorme com cachorro, com um gato e um cavaquinho. Dizem lá no morro, que fala com passarinho”

Paulinho da Viola (1976)

“Hybridization is dependent, of course, upon the ability of heterospecifics to meet and to recognize each other as potential mates.”

Kate M. Detwiler et al. (2005)

“We therefore need a theoretical framework that relates fitness-relevant behavior of individuals, such as foraging, predator avoidance, mating and parental care, to defining characters of social system.”

Peter M. Kappeler & Carel P. van Schaik (2002)

Para animais sociais como os primatas, as atividades sincronizadas e a tomada de decisão em grupo são fatores importantes (Conradt & List 2009; Favreau et al. 2009). Grupos podem decidir coletivamente e sincronizar seus biorritmos, movimentos, direções e demais atividades que terão importantes consequências para a aptidão dos indivíduos do grupo (Conradt & List 2009; Favreau et al. 2009). A maioria, senão todas as atividades realizadas pelos indivíduos têm influência (ou são influenciadas) direta ou indiretamente pela socialização. Os tipos de interações sociais diferem consideravelmente em expressão e conspicuidade entre espécies e populações, sendo que muitas interações podem ser consideradas como interações sociais “passivas”, que dizem respeito às atividades cíclicas diárias e biorrítmicas (e.g. descanso, deslocamento, alimentação em grupo), e às interações sociais “ativas” como agonismos, afiliações e comportamentos reprodutivos (Sussman et al. 2005; Sussman & Garber 2007). O objetivo de pesquisa nos próximos capítulos foi o de estudar o comportamento social [“passivo”: padrão de atividades diário (Capítulo 3), e “ativo”: afiliações, agonismos e comportamentos reprodutivos (Capítulo 4)] intra- e intergrupais nos grupos mistos entre *A. caraya*, *A. clamitans* e híbridos. A meta foi entender a estrutura social e o sistema de acasalamento dos bugios em zonas híbridas através do estudo das relações comportamentais. Também é de interesse entender quais são as possíveis vantagens e os possíveis custos das espécies viverem juntas em grupos sociais.

Padrão de atividades diário e dieta de dois grupos mistos de
Alouatta caraya, *Alouatta clamitans* e potenciais híbridos

Capítulo 3

Lucas M. Aguiar

“Nature has the patience to do her sums in terms of survival and fecundity, while the human observer must often be content with estimating time budgets, energy expenditures, and the rate of intake of sundry food materials. We are thus restricted to studying proximate manifestations rather than the ultimate causes of the phenomenon of mixed groups”

John W. Terborgh (1990)

1. Introdução

Um importante fator que afeta a socialidade (e é afetado por ela) é o tempo. A literatura divide o orçamento de tempo alocado pelos animais em quatro categorias comportamentais mutuamente exclusivas: subsistência (forrageamento/alimentação), locomoção (deslocamentos), descanso (inatividade) e interação social “ativa” (outras atividades sociais) (Pollard & Blumstein 2008).

Muitas dessas atividades têm influências circadianas, mas necessidades e variações ecológicas, sociais e fisiológicas também influenciam o tempo alocado pelos animais em cada uma de suas atividades (Pollard & Blumstein 2008). Por exemplo, muitos animais precisam ficar inativos durante grande parte do tempo para diminuir o risco de predação, outros têm que gastar mais tempo em atividade social para organização, coordenação e manutenção de elos sociais, ao passo que outros podem ser obrigados a gastar certa quantidade de tempo em descanso para digerir o alimento ou para termorregular (Moynihan 1968; Pollard & Blumstein 2008).

Muitas espécies de animais são predadas por outras e quase todas as atividades sociais podem render ao indivíduo conspicuidade para os predadores. Portanto, poderia ser obviamente vantajoso manter os períodos de conspicuidade tão breves quanto possíveis (Moynihan 1968). O tempo salvo por abreviar reações sociais poderia ser útil para a manutenção de atividades essenciais, tais como a alimentação e o descanso (Moynihan 1968).

Entretanto, interações sociais podem ser importantes para os animais otimizarem suas atividades, sincronizando-as, tornando o orçamento do tempo mais eficiente (Pollard & Blumstein 2008; Favreau et al. 2009). A sincronização e, conseqüentemente, a eficiência com o gasto de tempo pode variar em qualidade de acordo com o tamanho e a estabilidade dos grupos sociais (Favreau et al. 2009).

Alguns animais são forçados a gastar mais tempo satisfazendo necessidades básicas de manutenção (e.g. subsistência ou descanso) e o tempo para outras atividades sociais pode ser sacrificado, causando menor estabilidade e maior fluidez no grupo (Pollard & Blumstein 2008). Necessidades fisiológicas ou ecológicas de descanso podem render para as espécies a incapacidade de encontrar tempo para outras atividades impostas pela socialidade e, assim, restringir o tamanho do grupo (Pollard & Blumstein 2008). Por exemplo, a digestão é uma necessidade fisiológica que implica em descanso, principalmente para espécies com dietas folívoras como os bugios. Além do mais, o trato digestório dos bugios carece de especialização para digestão de folhas e, portanto, podem ser pouco eficientes para obter energia deste tipo de alimento. Assim, um grande tempo gasto em descanso por esses animais poderia ser uma adaptação comportamental para conservar energia (Milton 1978) e, portanto, eles seriam restringidos a encontrar tempo para atividades sociais ativas.

De fato, *Alouatta* spp. são animais herbívoros com hábito folívoro-frugívoro (mas veja Bicca-Marques et al. 2009) que possuem padrão de atividades filogeneticamente conservado, caracterizados por alto nível de inatividade diária. Esses animais são geralmente vistos como inativos por causa da dieta folívora de baixa qualidade (Pavelka & Knopff 2004). Segundo revisões, a inatividade pode perfazer uma média de 66% de descanso ao longo do dia (de 53% a 80%) (Crockett 1998; Bicca-Marques 2003), seguida de alimentação com uma média de 17% (6% a 24%), deslocamento com uma média de 13% (2% a 19%) e uma baixa

porcentagem de interação social, com uma média de 2,2% (0,8% a 6%) (Bicca-Marques 2003; Bravo & Sallenave 2003; Sussman & Garber 2007). Em algumas localidades com alta abundância e consumo de frutos na Amazônia, *A. belzebul* pode apresentar menores taxas de descanso (48%) e maiores de deslocamento (30%) (Pinto et al. 2003), mas o mesmo não é válido para *A. pigra* que pode possuir altas taxas de descanso mesmo em períodos com alto consumo de frutos (Pavelka & Knopff 2004).

As taxas de interação social também podem variar de acordo com as espécies, mas raramente excedem 5% das atividades diárias. As menores taxas de interação social para o gênero são vistas em *A. palliata* (Martínez et al. 1999; Kowalewski 2007) e as maiores em *A. caraya* e *A. clamitans* (Bicca-Marques 1993; Bravo & Sallenave 2003; Koch & Bicca-Marques 2007; Kowalewski 2007; Prates et al. 2008; Rímoli et al. 2008). Entretanto, as duas espécies também podem apresentar baixos valores de interação social (Giudice 1994; Jardim & Oliveira 2000).

Variações do padrão de atividades ao longo das horas do dia, ao longo das estações e ao longo da ontogenia dos animais podem também existir. Os bugios tendem a ser menos ativos nas horas mais quentes do meio do dia, porém mais ativos nas horas mais frescas da manhã, principalmente no final de tarde (Bonvicino 1989; Chiarello 1993; Martínez et al. 1999). Em dias com temperaturas mais baixas, os animais podem ficar inativos durante grande parte da manhã (Jardim & Oliveira 2000). Variações sazonais podem ocorrer de acordo com as variações de temperatura, fotoperíodo e oferta de alimentos (Zunino 1987; Chiarello 1993; Jardim & Oliveira 2000). Em relação à ontogenia, o tempo investido em descanso tende a aumentar, ao passo que o tempo em deslocamento tende a diminuir com o avanço da idade e do tamanho do animal (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994; Martínez et al. 1999; Koch & Bicca-Marques 2007; Prates & Bicca-Marques 2008; Rímoli et

al. 2008). No entanto, alguns trabalhos não encontraram variação na quantidade de descanso com o avanço na idade e nem com a variação na oferta de alimentos (Pavelka & Knopff 2004).

Apesar de a proporção de itens alimentares consumidos também seja similar entre as espécies e ao longo da ontogenia dos indivíduos (Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994; Bicca-Marques 2003; Pavelka & Knopff 2004; Prates & Bicca-Marques 2008), ela varia mais e tende a ser mais flexível do que a variação nas porcentagens dos comportamentos (Pavelka & Knopff 2004). Para os bugios, as folhas (folhas novas, maduras e brotos foliares) perfazem a maior parte da dieta, seguidas dos frutos (maduros, não maduros e sementes) e flores (incluindo botões florais) (Bicca-Marques 2003), mas há variações entre habitats e estações do ano (Crockett 1998; Pavelka & Knopff 2004; Rímoli et al. 2008).

Bugios são considerados folívoros facultativos de acordo com a disponibilidade dos outros itens alimentares no ambiente. Para eles, os itens alimentares como frutos, folhas novas e flores são os de maior qualidade nutricional (Milton 1980; Rumiz 1990; Silver et al. 2000). Frutos fornecem altas quantidades de carboidratos que são facilmente digeridos, folhas novas possuem maior quantidade de proteínas por fibras, mais carboidratos e menos compostos secundários do que as folhas maduras e, as flores, fornecem proteínas e minerais (Milton 1980; Rumiz 1990; Silver et al. 2000). Sazonalmente, os bugios podem apresentar duas principais estratégias de maximização de energia de acordo com a oferta de alimentos (Zunino 1987): uma de alto custo e alta recompensa nas estações úmidas, quando os animais descansam menos, deslocam-se e alimentam-se mais devido a maior disponibilidade de frutos e folhas novas; e outra de baixo custo e baixa recompensa nas estações mais secas, quando os animais ficam mais inativos devido a menor disponibilidade de alimentos de alta qualidade. Entretanto, algumas atividades podem apresentar padrões contrários: nas estações úmidas, a

taxa de ingestão e o tempo gasto em alimentação podem ser menores devido a maior qualidade alimentar, ao passo que nas estações mais secas, a baixa qualidade dos alimentos pode impor a necessidade de maior tempo de alimentação (Bonvicino 1989; Chiarello 1993).

A taxa de interação social também pode variar ao longo do ano e em diferentes padrões. Ela pode ser maior em épocas quando a alta qualidade alimentar permite maior esforço nessas atividades, mas o contrário também pode ocorrer. Por exemplo, quando esses alimentos estão dispersos (e.g. frutos), os animais necessitariam de maior esforço em deslocamento e com isso as interações sociais poderiam ser restringidas (Pavelka & Knopff 2004). Os bugios também poderiam alocar maior tempo em interação social em épocas de baixa temperatura ou baixa qualidade alimentar, quando a inatividade aumenta e a distância entre eles diminui, o que facilitaria suas interações (RGT da Cunha, comunicação pessoal).

Apesar de muitos trabalhos mostrarem padrões de variações anuais claros, corroborando Zunino (1987), a ausência dessas variações nas atividades de alimentação e de descanso já foi observada em *A. pigra* (Pavelka & Knopff 2004), e a ausência de padrão em todas as atividades também já foi encontrada para *A. caraya* em ambientes produtivos e com menor sazonalidade de alimentos, como nas ilhas do rio Paraná (Bravo & Sallenave 2003).

Nos grupos mistos, as espécies de primatas que os compõem podem diferir em massa corpórea, fisiologia e tamanho de grupo. Assim, diferentes espécies em um mesmo grupo poderiam possuir requerimentos e demandas energéticas diferenciadas e, conseqüentemente, orçamentos de tempo também diferenciados (Podolsky 1990). Portanto, primatas vivendo em grupos mistos podem ter seus padrões de atividades alterados pela presença das outras espécies. Geralmente em grupos mistos, as espécies alocam mais tempo em atividades de alimentação e deslocamento, e menos em descanso do que quando em grupos

monoespecíficos (Podolsky 1990; Chapman & Chapman 2000; Eckardt & Zuberbühler 2004; Porter & Garber 2007). As atividades sociais “ativas” são raramente reportadas nos estudos sobre grupos mistos, sendo que alguns registraram esporadicamente as interações interespecíficas durante as associações (Struhsaker 1981; Cords & Würsig 2010). No entanto, a quantidade de tempo alocada nessas interações durante a associação e dissociação dos grupos não costuma ser analisada.

Espécies do gênero *Alouatta* são ecologicamente similares e com massas corpóreas também similares (Peres & Janson 1999) e, portanto, com demandas energéticas e orçamento de tempo similares (Bicca-Marques 2003). *Alouatta caraya* e *A. clamitans* possuem padrão de atividades e proporção de consumo de itens alimentares também semelhantes (Chiarello 1993; Bicca-Marques & Calegari-Marques 1994; Koch & Bicca-Marques 2007; Prates & Bicca-Marques 2008; Rímoli et al. 2008). De fato, as duas espécies não diferem seus padrões de atividades de maneira significativa mesmo quando em simpatria - embora a diversidade alimentar de *A. caraya* possa ser maior do que a de *A. clamitans* em simpatria (Agostini 2009; Agostini et al. 2009). Assim, os grupos mistos formados pelas duas espécies poderiam ter padrões de atividades inalterados quando comparado aos grupos mistos comumente reportados na literatura. Todavia, isso não seria verdadeiro caso os grupos mistos de *Alouatta* fossem maiores em tamanho do que os monoespecíficos, o que poderia implicar em mais tempo alocado em alimentação e deslocamento devido ao aumento da necessidade de partilha de recursos (van Schaik 1989; Snaith & Chapman 2007; 2008). Entretanto, na Mata do Bugio, os grupos mistos não são maiores do que os monoespecíficos (Capítulo 2).

Diante do exposto acima, a pesquisa deste capítulo teve como objetivo estudar o padrão geral de atividades e a dieta de dois grupos mistos de *A. caraya*, *A. clamitans* e híbridos que diferem em tamanho e porção (qualidade) florestal dentro de um mesmo

fragmento em área de simpatria, analisando as diferenças entre dois grupos e entre as estações do ano. A meta foi entender se a variação sazonal e a variação dos grupos, particularmente a associação das duas espécies, afeta o esforço alocado nas principais atividades diárias dos bugios.

1.1 Predições

(1) Se o padrão de atividades geral dos bugios é conservativo entre as espécies, podendo ter caráter filogenético e, ainda, a proporção de itens alimentares na dieta também é similar entre elas, seria esperado que esses aspectos observados nos grupos mistos da Mata do Bugio não diferissem do padrão geral observado para o gênero.

(2) Eco-espécies como *Alouatta caraya* e *A. clamitans* podem apresentar padrões de atividades e dietas semelhantes e, portanto, poderiam disputar recursos quando em simpatria em ambiente degradado (Sussman & Garber 2007) como é a Mata do Bugio. Quando espécies similares se associam em grupos mistos, um aumento no tamanho de grupo poderia aumentar a disputa e a partilha intragrupal mesmo em primatas folívoros (Snaith & Chapman 2007; 2008). Forrageadores sociais como os primatas, podem compensar o efeito negativo deste tipo de partilha ajustando-se em subgrupos (Capítulo 2) ou ajustando a quantidade de tempo alocada em cada uma de suas atividades diárias. Portanto, seria esperado que no grupo maior, ou quando no grupo misto, ambas as espécies estiverem associadas, poderia haver maior esforço alocado em alimentação e deslocamento, e menor em descanso e socialização (“ativa”) do que nos grupos menores ou quando as espécies estiverem dissociadas.

(3) Se as duas espécies de bugios observadas neste estudo podem chegar aos valores de interações sociais mais altos conhecidos para o gênero *Alouatta*, poderia ser esperado que os grupos mistos formados por elas apresentassem altas taxas de interação social.

(4) Alternativamente, se as reações entre membros de diferentes espécies tendem a ser mais fracas do que entre membros de uma mesma espécie, as diferenças na sinalização entre *A. caraya* e *A. clamitans* poderiam promover baixas taxas de interação social nesses grupos mistos.

(5) Dado que a área de estudo está abaixo do Trópico de Capricórnio, portanto, com influências de zonas subtropicais temperadas, seria esperado que a variação sazonal na produção de alimentos de alta qualidade (principalmente frutos e folhas novas) influenciasse o padrão de atividades dos bugios ao longo das estações. Se os bugios comumente utilizam-se das estratégias comportamentais para conservar energia, seria esperado que eles aumentassem o tempo em descanso e diminuíssem esforço em alimentação, deslocamento e interação social nas estações mais secas (outono e inverno) quando a disponibilidade de alimentos é menor. Ao contrário, nas estações mais úmidas (primavera e verão), quando a disponibilidade de alimentos é maior, os bugios diminuiriam o tempo em descanso e aumentariam o tempo gasto em alimentação, deslocamento e interação social.

2. Material e métodos

Após aproximadamente três meses de habituação para cada grupo, LM Aguiar e quando possível, mais um ou dois assistentes de campo, acompanharam de forma sistematizada dois grupos mistos (G. Ponte e G. Vespa; Capítulo 2) durante abril/2007 a junho/2008 (12 meses com cada grupo), com amostragens que duraram de quatro a cinco dias completos por mês (ver abaixo). Cada grupo foi acompanhado em média por $14 \pm 1,1$ dias (12 a 15 dias) por estação, o que totalizou 58 dias com o G. Ponte e 54 com o G. Vespa. A exceção ocorreu em maio/2008 que por motivos acadêmicos não foi possível visitar o campo, mas a amostragem deste mês foi compensada no mês seguinte. Foi considerado um dia

completo do nascer ao pôr do sol. Entretanto, houve poucas ocasiões em que por motivos de perda do grupo, foram somadas as amostragens de 1/2 ou 2/3 de um dia com a outra 1/2 ou 1/3 complementar do dia consecutivo. A soma de dois períodos complementares entre dois dias consecutivos foi então considerada como um dia completo.

A duração das amostragens variou conforme as estações, as quais ocorreram de forma mais prolongadas em alguns dias na primavera (das 5:30 h até as 20:00 h), ou mais curtas nos dias de outono (das 7:00 h até as 18:00 h). Ao final, foram somadas 734 h (média de $183,5 \pm 8,1$ h por estação) de acompanhamento sistematizado de G. Ponte, e 664 h (média de $166 \pm 14,5$ h por estação) de G. Vespa (Tabela 1).

Para a coleta de dados foi utilizado o método de varredura instantânea “scan sampling method” (Altmann 1974). As amostragens foram de cinco minutos com intervalos de 15 min. para reduzir a dependência das amostras (Setz & Hoyos 1986). Exceto por alguns minutos em que o observador perdia o grupo, as varreduras foram contínuas ao longo das horas do dia e, a cada hora de observação, três varreduras eram realizadas. A cada varredura era registrada a atividade de cada indivíduo que estava à vista e, portanto, cada indivíduo amostrado fornecia um registro comportamental. Tentou-se registrar as atividades de um maior número possível de indivíduos dentro de um período amostral de cinco minutos, inclusive mudando a posição do observador embaixo do grupo para localizar outros indivíduos que estavam fora do campo de observação. Por serem grupos pequenos, a familiarização e identificação individual de todos os animais dos grupos através de suas cores, tamanhos, faces e marcas foi relativamente fácil e, assim, puderam ser prontamente identificados durante as varreduras. Por isso, a tendência de registrar mais de uma vez a atividade do mesmo indivíduo durante um mesmo período amostral foi quase nula. Quando um animal não pôde ser identificado em nível

individual, o registro foi considerado somente conforme a classe sexo-etária e o táxon ao qual pertencia (espécies ou híbridos).

O padrão geral de atividades foi dividido em quatro categorias principais de comportamentos excludentes, tais como os descritos abaixo:

Deslocamento: animal andando, correndo, saltando, trepando em tronco, ou fazendo “ponte” com as mãos em um ramo, e pés ou cauda em outro ramo, independente de outra atividade concomitante (e.g. mastigando). Nesta categoria foram incluídos não somente deslocamentos direcionais como também pequenas mudanças de posição dentro de uma mesma árvore.

Alimentação: Animal mastigando (mas não em deslocamento), manipulando, selecionado alimento, ou levando até a boca qualquer item vegetal como folhas, frutos, flores, caules e sementes. Nesta categoria não foi incluído o comportamento de beber água.

Interação social “ativa”: animal engajado em atividades de interação direta com outros indivíduos tais como catação, agonismo, brincadeira, vocalização, cópula, inspeção, marcação, esfregação (exceto esfregação anal após defecação e esfregação de costas após chuvas; Hirano et al. 2008) e várias formas de cuidados alomaternalis. Não foram considerados aqui os cuidados maternos tais como amamentação e carregamento do infante devido à grande dependência e duração dessas interações entre os dois participantes (mãe e filhote).

Descanso: animal parado ou inativo, deitado ou sentado, sem outra atividade evidente. Esta categoria não inclui apenas os indivíduos dormindo ou inativos durante o período de digestão, mas também os mesmos sentados e olhando ou vigiando seu ambiente.

Dentro da categoria de alimentação, também foi quantificado através das varreduras o consumo dos principais itens vegetais nos dois grupos ao longo do ano, tais como: folhas novas (inclui broto foliar), folhas maduras, frutos (inclui frutos maduros, frutos verdes e sementes), flores (inclui botões florais) e caules (inclui pecíolos).

2.1 Análise dos dados

Com o intuito de padronização das amostras do padrão de atividades, os dados foram tratados da seguinte forma: para comparações intergrupais (ou de subgrupos associados ou dissociados), os registros foram primeiramente transformados em taxas, proporções, dividindo-se o número de registros da categoria de interesse pelo total de registros do grupo. Para comparações intragrúpicos (e.g. sazonais), os registros foram primeiramente transformados em taxas, de acordo com o número de horas de observação em cada estação. Para todas as análises do padrão de atividades, os pares comparados foram os intervalos das horas ao longo do dia.

Para testar a hipótese nula sobre a diferença entre a quantidade de consumo dos itens alimentares entre os dois grupos, utilizou-se o Teste Binomial para Duas Proporções. Para tanto, considerou-se “N”, o total de registros de alimentação do grupo (todos os itens alimentares) como tamanho de cada amostra, enquanto “n”, o número de registros de cada item consumido pelo grupo, como o número de sucessos de cada uma das amostras.

Para testar a hipótese nula sobre a diferença entre a quantidade de cada comportamento entre os dois grupos (duas amostras independentes) foi utilizada a estatística não paramétrica do Teste U de Mann-Whitney. Foi utilizado o mesmo teste para testar a hipótese nula sobre o esforço alocado em cada categoria de comportamento quando o subgrupo *clamitans* estava ou não associado ao subgrupo *caraya* de *G. Vespa*. Para isso,

comparou-se cada atividade nos dias em que o primeiro subgrupo estava completo, mas totalmente dissociado do segundo subgrupo, dos dias em que ambos os subgrupos estavam completos e associados.

Para testar a hipótese nula sobre a diferença entre as atividades e a diferença entre o consumo de itens ao longo das quatro estações do ano (quatro amostras independentes) dentro de um mesmo grupo, foi utilizado o teste de análise de variância não-paramétrico Kruskal-Wallis.

Para testar se a quantidade de cada comportamento foi igualmente distribuída ao longo das horas do dia foi utilizado o Teste G.

Finalmente foram feitas análises exploratórias dos dados sazonais de dieta e de atividades dos grupos para entender se elas covariaram e, assim, tentar entender as estratégias de forrageamento. Para tanto, foi utilizado a estatística não-paramétrica do Teste de Correlação de Spearman com nível de significância protegido de 0,0125 (0,05/quatro testes).

Os demais testes tiveram nível de significância de 0,05 e todos os testes foram calculados pelo programa BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007).

3. Resultados

No total foram obtidos 8482 registros de comportamentos (G. Ponte n=4154, média de $1038,5 \pm 92,7$ registros por estação; G. Vespa n=4328, média de $1082 \pm 106,5$ registros por estação) em 3080 varreduras instantâneas (G. Ponte n=2090, média de $522,5 \pm 21,5$ por estação; G. Vespa n=1718, média de $429,5 \pm 45$ por estação) (Tabela 1).

Tabela 1: Número de dias, horas, varreduras e registros comportamentais coletados por estação para o G. Ponte e o G. Vespa

	Dias	Horas	Varreduras	Registros comportamentais				Total de registros
				Descanso	Alimentação	Deslocamento	Interação Social	
Grupo Ponte								
Outono/2007	15	176	501	786	181	102	9	1078
Inverno/2007	15	177	522	814	170	125	10	1119
Primavera/2007	14	191	552	730	154	140	27	1051
Verão/2008	14	190	515	598	120	159	29	906
Sub-total	58	734	2090	2928	625	526	75	4154
Grupo Vespa								
Inverno/2007	15	173	495	819	193	127	2	1141
Primavera/2007	13	183	423	673	152	171	24	1020
Verão/2008	12	156	400	611	152	192	13	968
Outono/2008	14	152	400	646	310	228	15	1199
Sub-total	54	664	1718	2749	807	718	54	4328
Total		1398	3808	5677	1432	1244	129	8482

A categoria de descanso foi a mais frequente para ambos os grupos, seguida de alimentação, deslocamento e interação social (Figura 1). Não houve diferenças estatísticas entre a quantidade de descanso ($U=98,50$, $Z=0,5807$, $p=0,56140$), alimentação ($U=87,50$, $Z=1,0370$, $p=0,2998$), deslocamento ($U=69,50$, $Z=1,5493$, $p=0,1213$) e interação social ($U=91,00$, $Z=0,6110$, $p=0,5412$) entre os dois grupos.

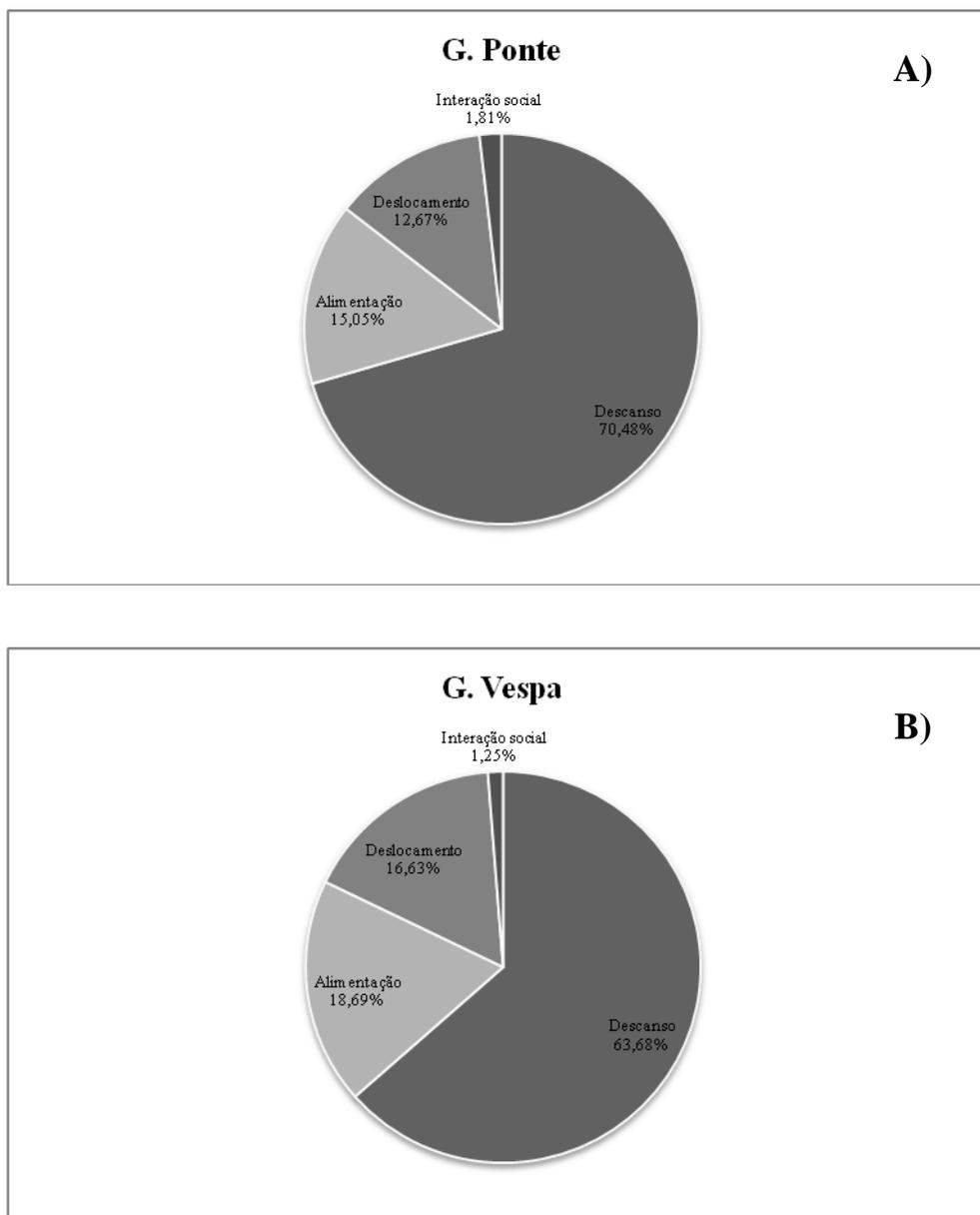


Figura 1: Padrão anual das categorias comportamentais em G. Ponte (A) e em G. Vespa (B).

No G. Vespa, durante os dias em que o subgrupo *clamitans* esteve completo e dissociado do subgrupo *caraya* (n=9 dias), os animais do subgrupo *clamitans* descansaram mais (63,4%) do que nos dias (n=8 dias) em que os subgrupos estavam associados (57,3%) (Figura 2). Ainda, nos dias em que ambos os subgrupos estavam associados, os animais

apresentaram proporcionalmente maior taxa de alimentação, de deslocamento e de interação social do que quando dissociados. Entretanto, diferenças significativas só foram verificadas entre as taxas de interação social ($U=59,00$, $Z=2,2191$, $p=0,0265$).

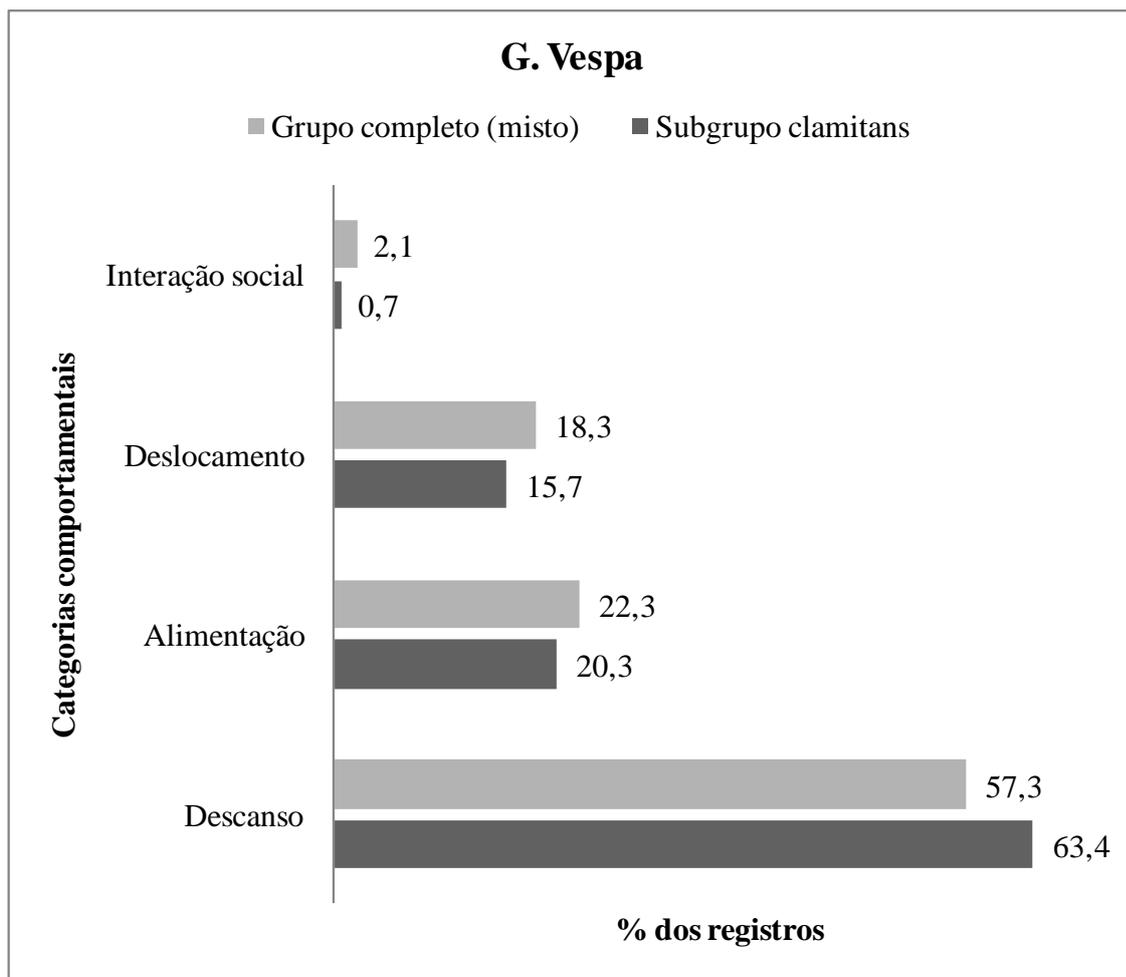


Figura 2: Comparação das proporções dos comportamentos durante os dias em que o subgrupo *clamitans* estava completo e dissociado do subgrupo *caraya* ($n=9$ dias), dos dias em que ambos estavam completos e associados ($n=8$ dias).

Sazonalmente, houve diferenças na quantidade de descanso para o G. Ponte ($H=21,7146$, $g.l.=3$, $p=0,0001$) e para o G. Vespa ($H=8,9804$, $g.l.=3$, $p=0,0296$) (Figuras 3). O G. Ponte descansou menos no verão (66%) e na primavera (69,4%) quando comparado ao outono (71,9%) e ao inverno (72,7%). O G. Vespa descansou menos no verão (63,1%) e na primavera (66%) quando comparado ao inverno (71,8%), e menos no outono (53,9%) quando comparado à primavera.

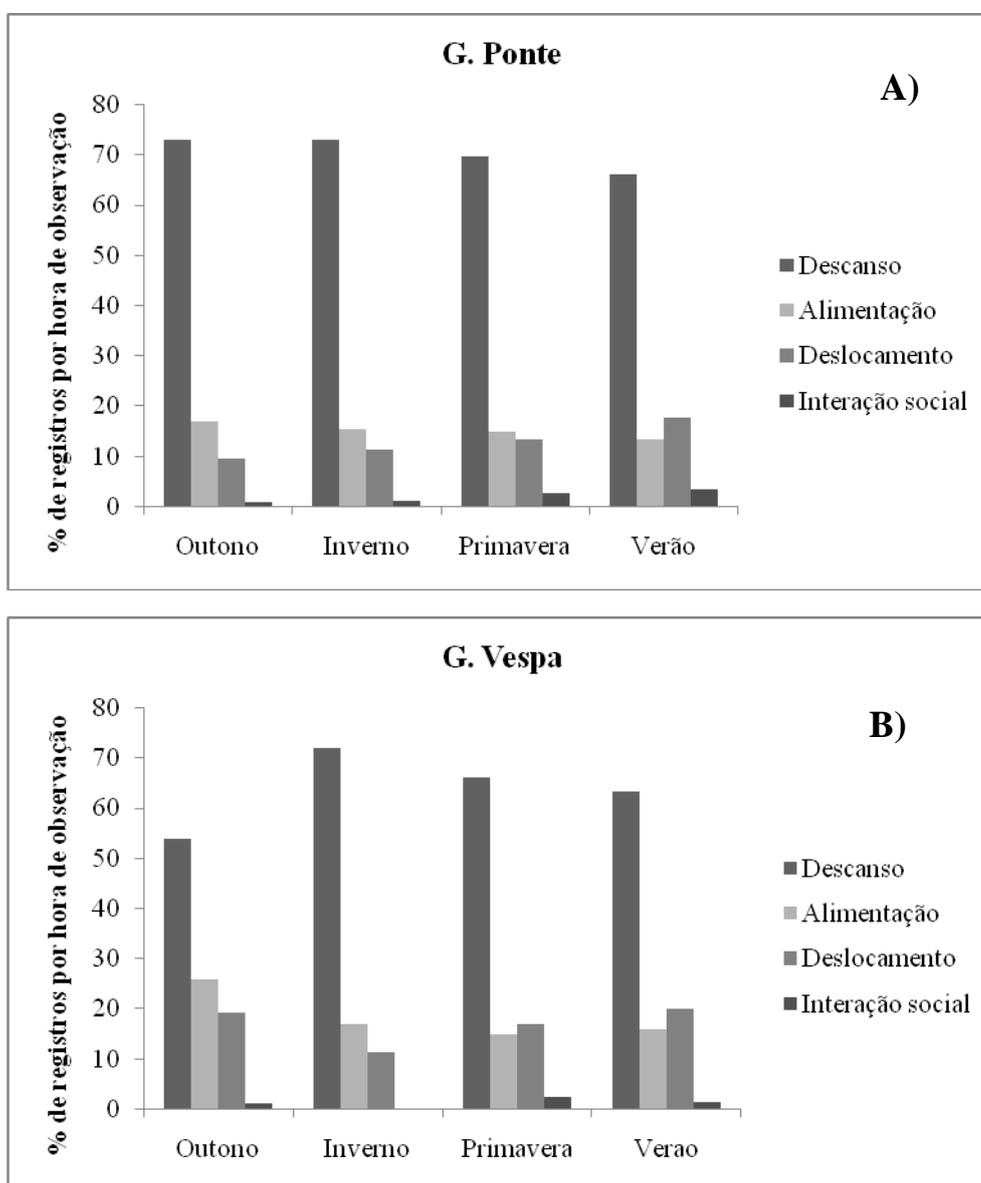


Figura 3: Variação sazonal dos comportamentos em G. Ponte (A) e em G. Vespa (B).

Em relação ao deslocamento sazonal, houve diferença estatística somente para G. Vespa ($H=12,4563$, g.l.=3, $p=0,0060$), sendo que o grupo deslocou mais no verão (19,8%) e no outono (19%) quando comparado ao inverno (11,1%), e deslocou mais no outono quando comparado à primavera (16,8%). O G. Vespa também apresentou diferença estatística na quantidade de interação social ao longo das estações ($H=9,9140$, g.l.=3, $p=0,0193$), sendo que o grupo interagiu mais durante a primavera (2,4%) e o outono (1,3%) quando comparado ao inverno (0,2%). As demais categorias não apresentaram diferenças significativas entre as estações para ambos os grupos.

Os dois grupos apresentaram um padrão anual semelhante na distribuição dos comportamentos ao longo das horas do dia, com um pico de deslocamento e alimentação vespertino (e diminuição do descanso) entre as 15:00 h e 18:00 h (Figura 4). Para o G. Ponte, esses picos foram maiores na primavera e para o G. Vespa, no outono. No entanto, as proporções das categorias não diferiram do esperado para os dois grupos (Descanso: G. Ponte $G=2,3142$, g.l.=14, $p=0,9999$; G. Vespa $G=3,4679$, g.l.= 14, $p=0,9991$), (Alimentação: G. Ponte $G=1,9882$, g.l.=14, $p=1,0$; G. Vespa $G=2,6219$, g.l.=14, $p=1,0$), (Deslocamento: G. Ponte $G=0,6869$, g.l.=13, $p=1,0$; G. Vespa $G=1,2172$, g.l.=14, $p=1,0$), (Interação social: G. Ponte $G=0,1504$, g.l.=13, $p=1,0$; G. Vespa $G=0,1006$, g.l.=14, $p=1,0$).

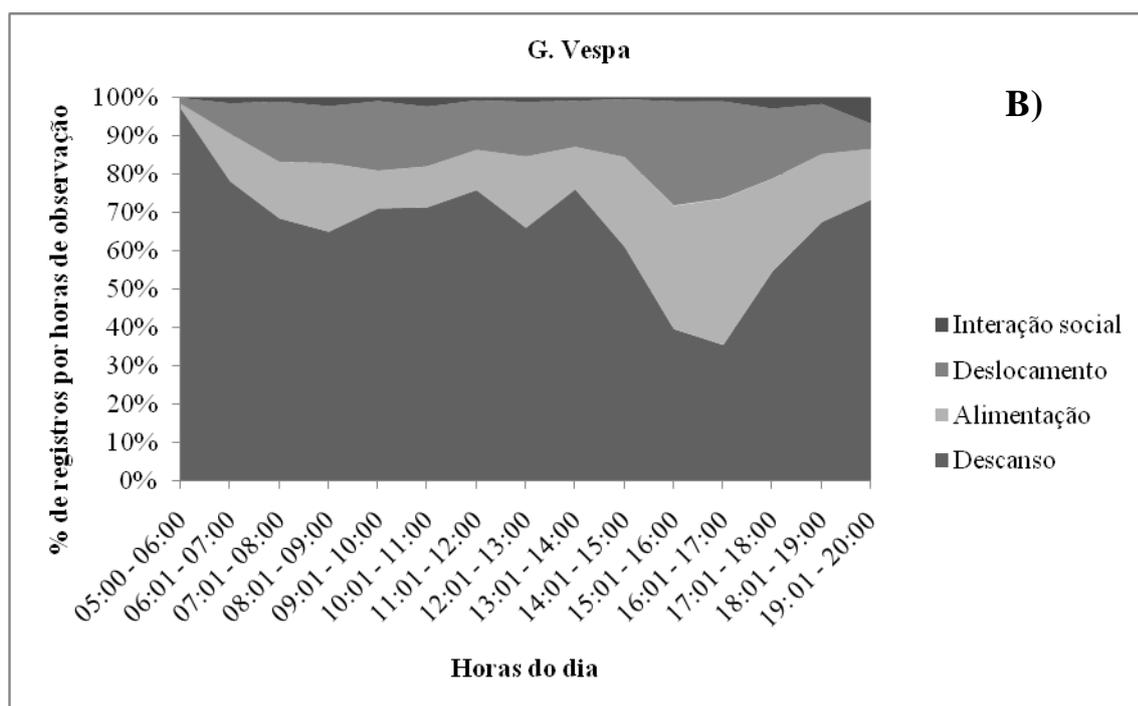
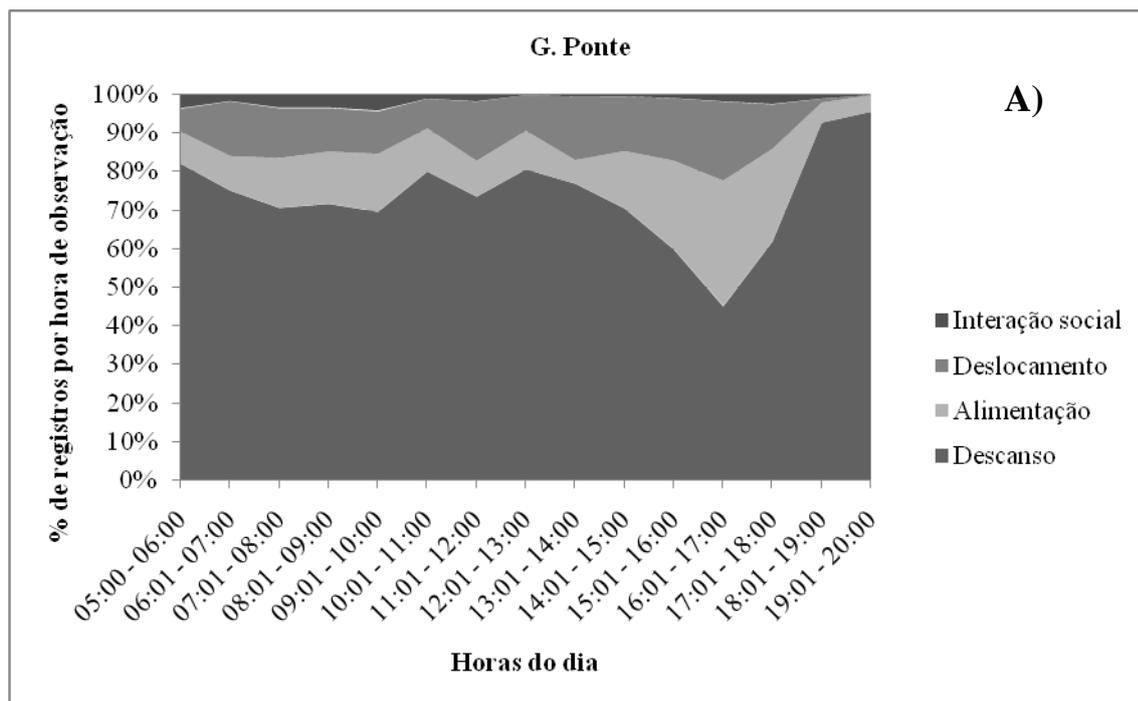
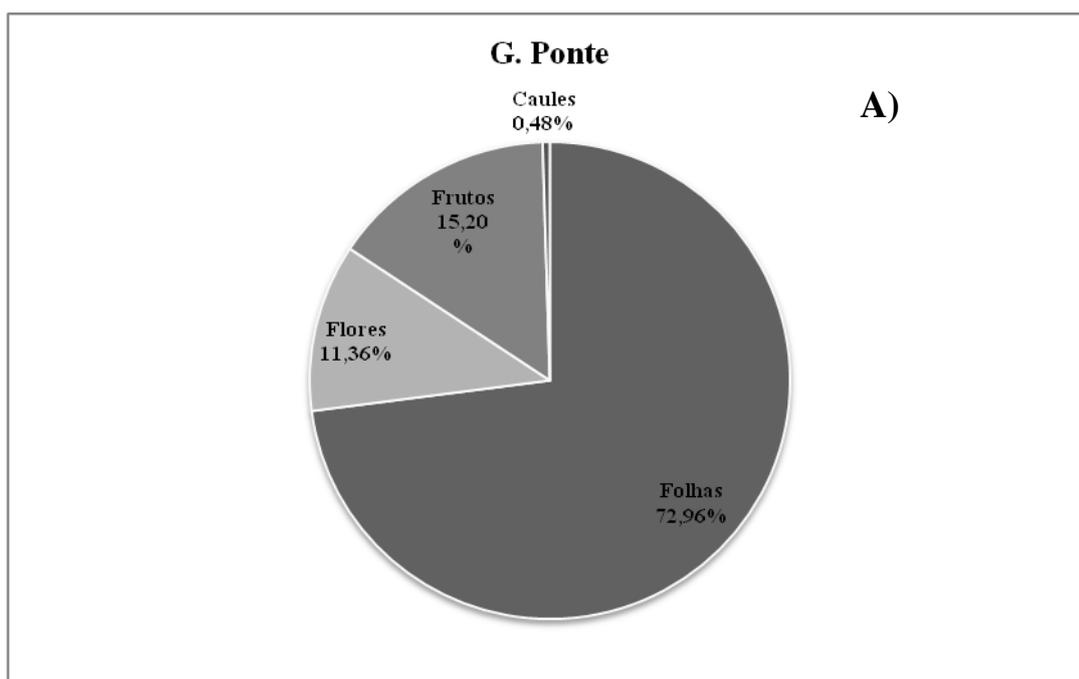


Figura 4: Distribuição anual dos comportamentos ao longo das horas dos dias em G. Ponte (A) e em G. Vespa (B).

Em relação ao comportamento alimentar, o item folha foi o mais consumido por ambos os grupos, seguido de frutos, flores e caules por G. Ponte; e flores, frutos e caules por G. Vespa (Figuras 5). Comparativamente, G. Ponte consumiu significativamente mais frutos ($Z=9,2260$, $p<0,0001$) e menos folhas ($Z=-9,0948$, $p<0,0001$) do que G. Vespa, ao passo que não houve diferenças significativas em relação ao consumo de flores entre os dois grupos ($Z=1,7755$, $p=0,0758$). Quando se considera o total de folhas, G. Ponte consumiu mais folhas novas (54,82%) do que G. Vespa (35,1%) ($Z=6,7479$, $p<0,0001$) e este consumiu mais folhas maduras (54%) do que G. Ponte (27,9%) ($Z=-8,5396$, $p<0,0001$) (Figura 6).



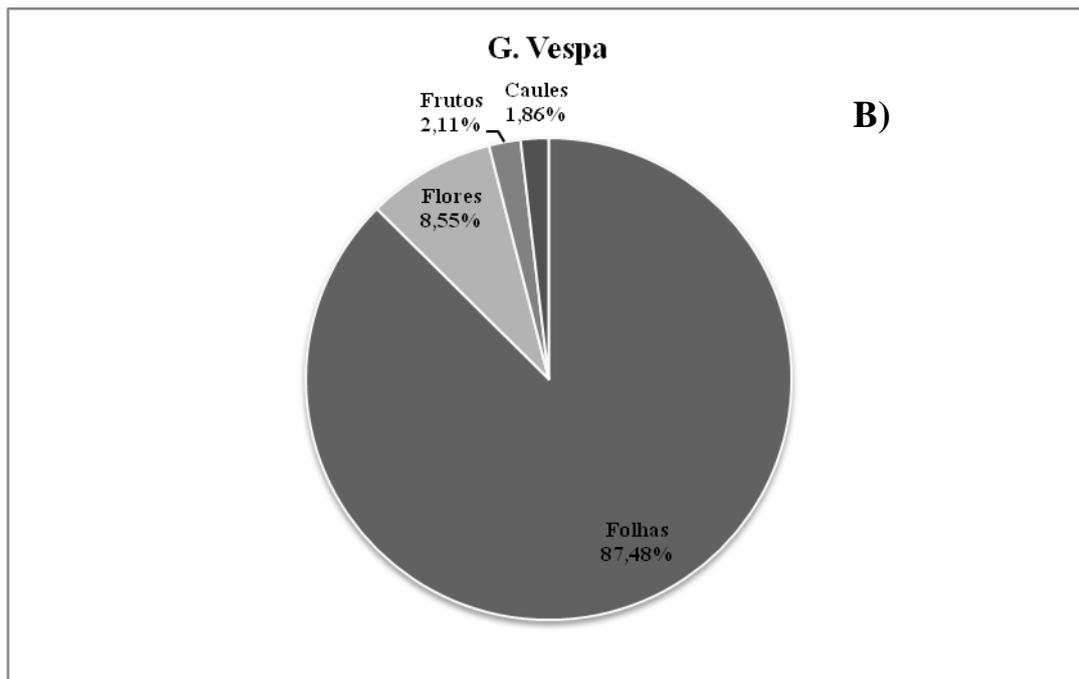
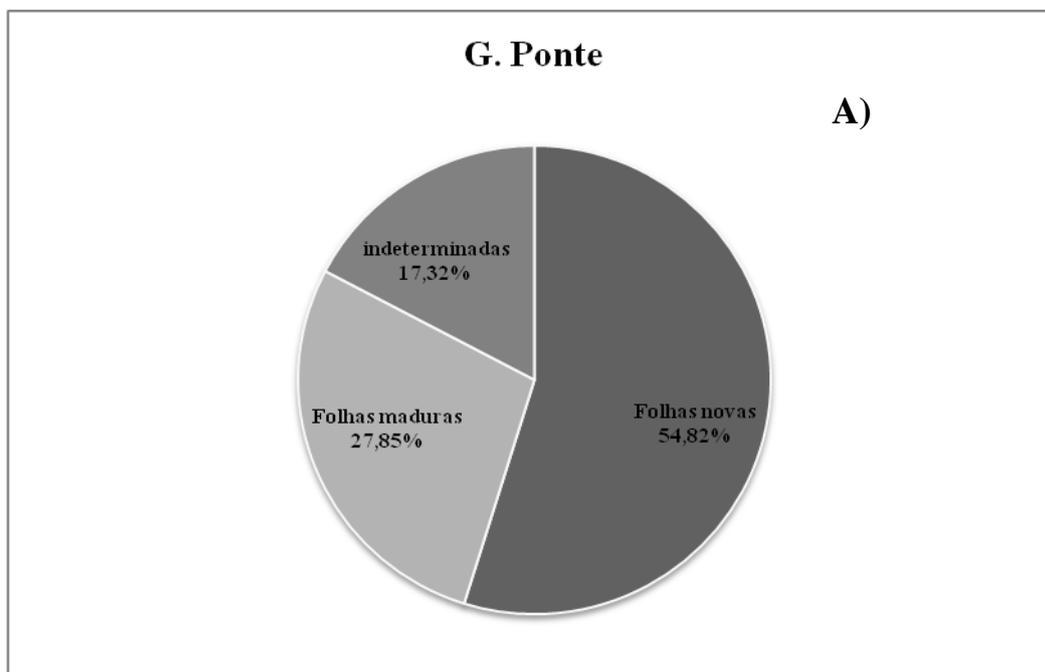


Figura 5: Proporção anual dos itens alimentares consumidos por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).



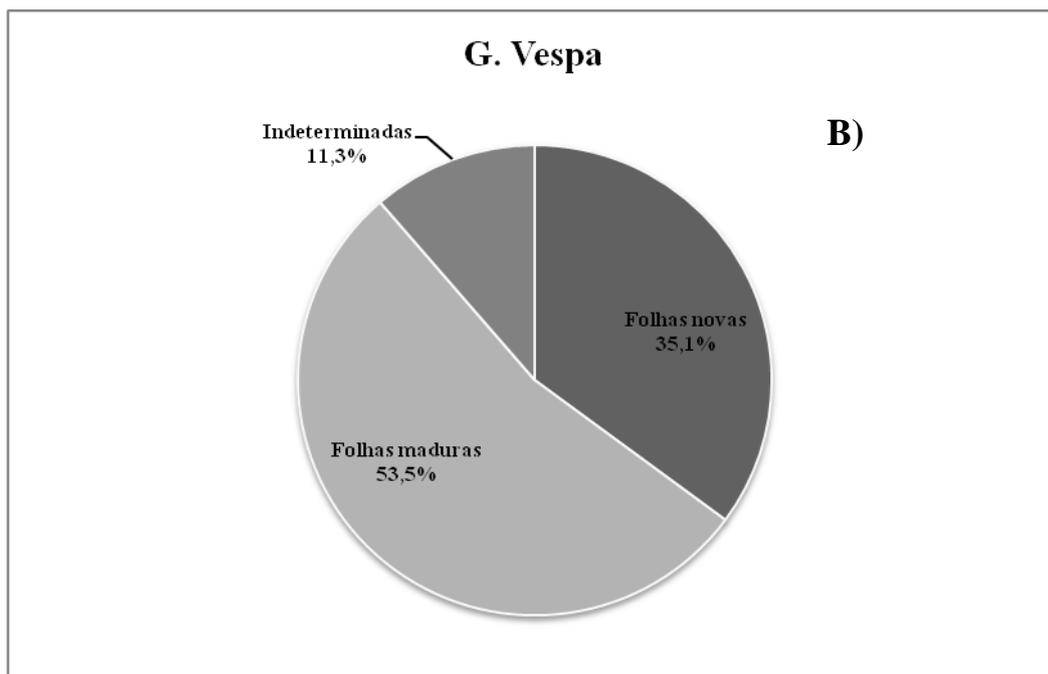


Figura 6: Porcentagem de folhas novas, folhas maduras e folhas indeterminadas consumidas por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).

Em relação ao consumo sazonal dos itens alimentares (Figura 7), ambos os grupos consumiram mais folhas durante as duas estações secas (outono e inverno) (G. Ponte: $H=8,5998$, $g.l.=3$, $p=0,0351$; G. Vespa: $H=15,5007$, $g.l.=3$, $p=0,0014$). Os dois grupos consumiram mais folhas no outono (G. Ponte: 82,9%; G. Vespa: 98,1%) quando comparado à primavera (G. Ponte: 63%; G. Vespa: 80,3%) e ao verão (G. Ponte: 59,2%; G. Vespa: 63,8%); e consumiram mais no inverno (G. Ponte: 81,2%; G. Vespa: 94,8%) quando comparado ao verão.

Ambos os grupos consumiram mais folhas maduras no outono (G. Ponte: 40%; G. Vespa: 87,8%) e no inverno (G. Ponte: 42%; G. Vespa: 53,6%) quando comparado à

primavera (G. Ponte: 3,1%; G. Vespa: 9%) e ao verão (G. Ponte: 5,8%; G. Vespa: 2,1%) (G. Ponte: $H=22,7821$, g.l.=3, $p<0,0001$; G. Vespa: $H=30,5203$, g.l.=3, $p<0,0001$) (Figura 8).

Ambos os grupos consumiram mais folhas novas na primavera (G. Ponte: 91%; G. Vespa: 80,3%) e no verão (G. Ponte: 85,5%; G. Vespa: 72,2%), entretanto, só no G. Vespa houve diferença estatística no consumo da primavera quando comparado ao outono (8,6%) ($H=8,1050$, g.l.=3, $p=0,0439$).

O consumo de frutos também foi diferenciado ao longo das estações para o G. Ponte ($H=11,6795$, g.l.=3, $p=0,0086$), sendo maior no verão (27,5%), primavera (22,1%) e outono (13,8%) quando comparado ao inverno (1,8%). No G. Vespa, o consumo de frutos foi baixo e só foi registrado na primavera (9,9%) e no verão (1,3%).

O Consumo de flores no G. Ponte foi semelhante ao longo do inverno (15,9%), primavera (14,9%) e verão (13,3%), sendo menor no outono (2,8%). Entretanto, diferenças estatísticas no consumo de flores só foram verificadas no G. Vespa ($H=11,5695$, g.l.=2, $p=0,0031$), sendo maior no verão (29,6%) quando comparado à primavera (9,9%) e ao inverno (4,7%). Para este grupo, não houve consumo de flores no outono.

O consumo de caule foi baixo nos dois grupos ocorrendo somente no outono (0,6%) e no inverno (1,2%) no G. Ponte, e no verão (5,3%), no outono (1,9%) e no inverno (0,5%) no G. Vespa.

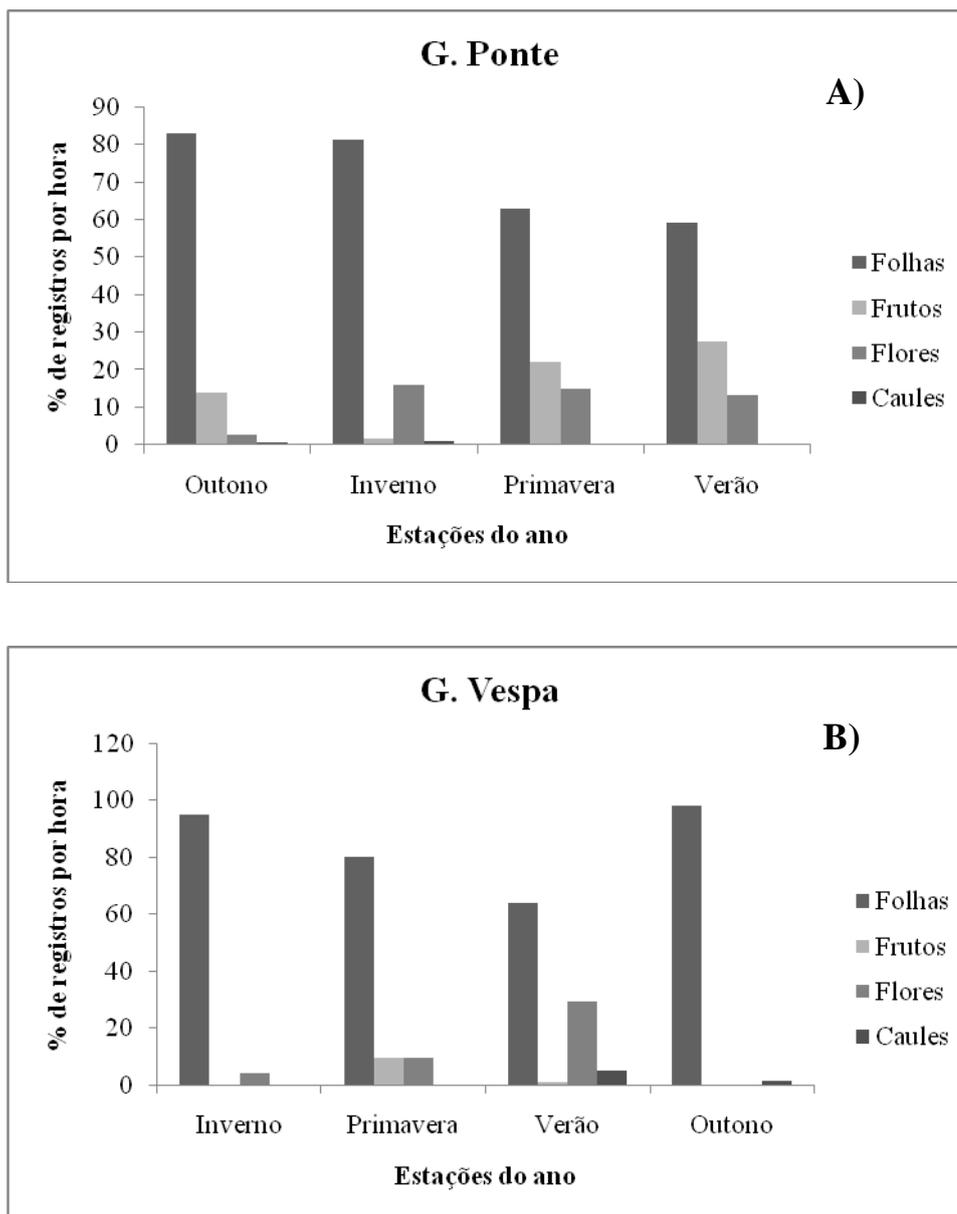


Figura 7: Variação sazonal no consumo dos itens alimentares por *G. ponte* (A) e por *G. Vespa* (B).

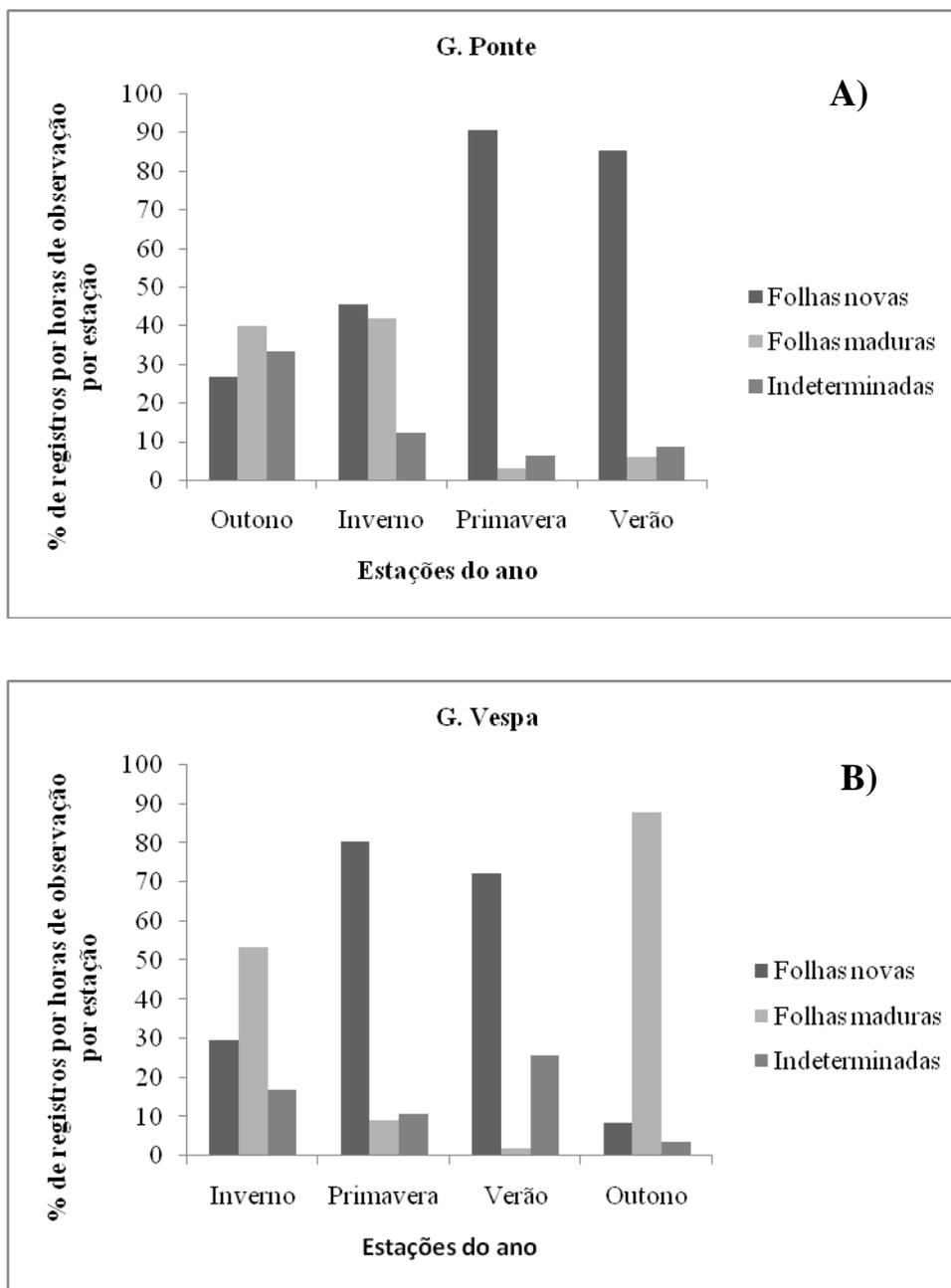


Figura 8: Variação sazonal no consumo de folhas novas e de folhas maduras por G. Ponte (A) e por G. Vespa (B).

Houve correlações sazonais significativas entre algumas categorias de comportamento e alguns itens alimentares para ambos os grupos (Tabelas 2 e 3). Para o G. Ponte (Tabela 2),

na primavera, houve correlações negativas entre a quantidade de descanso e o consumo de folhas novas e de frutos; e correlações positivas entre a quantidade de deslocamento e o consumo de folhas novas e de frutos e, ainda, positiva entre a quantidade de interação social e o consumo de folhas novas. No verão houve correlação negativa entre a quantidade de descanso e o consumo de folhas novas.

Para o G. Vespa (Tabela 3), no verão, houve correlação negativa entre a quantidade de descanso e o consumo de folhas (folhas novas + indeterminadas), e positiva entre a quantidade de interação social e o consumo de folhas (folhas novas + indeterminadas). No inverno, houve correlação negativa entre a quantidade de descanso e o consumo de folhas maduras, e correlações positivas entre a quantidade de deslocamento e o consumo de folhas novas e de folhas maduras.

4. Discussão

Apesar de viverem em um ambiente degradado, e até mesmo em uma situação não usual de simpatria e de associações de espécies e híbridos, os animais da Mata do Bugio não precisaram alterar seus padrões gerais de comportamento, e apresentaram padrões de atividades e consumo de itens alimentares conforme as proporções já conhecidas para o gênero *Alouatta* (Bicca-Marques 2003; Pavelka & Knopff 2004), suportando a primeira predição.

Entretanto, os bugios aqui estudados descansaram mais e interagiram socialmente menos do que é conhecido para *A. caraya* em ambientes produtivos das ilhas do rio Paraná (Bravo & Sallenave 2003), onde o consumo de folhas novas e frutos são maiores do que os vistos na Mata do Bugio. Talvez, a menor produtividade de um ambiente continental e degradado como é a Mata do Bugio possa impor maior restrição energética para os bugios

devido a uma dieta dominada por folhas e, como estratégia, os animais alocaram mais tempo em inatividade. De acordo com esta estratégia, seria esperado que o grupo da Mata do Bugio que apresentou maior consumo de frutos e folhas novas (G. Ponte) tivesse um padrão de atividades mais ativo do que o grupo com menor consumo destes itens e com maior consumo de folhas maduras (G. Vespa). Entretanto, o esforço alocado em cada uma das categorias comportamentais não diferiu entre os dois grupos.

O G. Ponte habitou uma porção de mata que é mais produtiva do que a do G. Vespa, devido às influências ripárias (Janzen 1974; Rumiz 1990; ver Área de Estudo). Isso refletiu em uma dieta de maior qualidade com mais frutos e folhas novas, e menos folhas maduras quando comparada à dieta dominada por folhas maduras do G. Vespa, que habitou uma área mais degradada no interior do fragmento. Mesmo que as diferenças entre as dietas dos dois grupos tenham sido significativas, elas não foram suficientes para diferenciar seus padrões de atividades, dando também suporte para a ideia de que a proporção de esforço alocada nessas categorias de comportamento tende a ser um caráter conservativo para o gênero *Alouatta* (Pavelka & Knopff 2004).

Tabela 2: Teste de Correlação de Spearman entre a quantidade de registros de comportamento e a quantidade de registros de itens alimentares consumidos por estação no G. Ponte.

Estações secas	Atividades	Itens	Estatística	Estações úmidas	Atividades	Itens	Estatística
Outono 2007	Descanso vs.	Folhas	rs = 0,1116; t = 0,3724; p = 0,7167; pares = 13	Primavera 2007	Descanso vs.	Folhas	rs = -0,7075; t = -3,468; p = 0,0046; pares = 14 *
		F. novas	rs = 0,2837; t = 0,9812; p = 0,3475; pares = 13			F. novas	rs = -0,7326; t = -3,7284; p = 0,0029; pares = 14 *
		F. maduras	rs = 0,4671; t = 1,7518; p = 0,1075; pares = 13			Frutos	rs = -0,7335; t = -3,7388; p = 0,0028; pares = 14 *
		Frutos	rs = 0,1166; t = 0,3893; p = 0,7045; pares = 13			Flores	rs = -0,5473; t = -2,2651; p = 0,0427; pares = 14
	Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,4751; t = 1,7909; p = 0,1007; pares = 13		Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,8906; t = 6,7840; p = < 0,0001; pares = 14 *
		F. novas	rs = 0,4003; t = 1,4489; p = 0,1752; pares = 13			F. novas	rs = 0,9071; t = 7,4644; p = < 0,0001; pares = 14 *
		F. maduras	rs = 0,5792; t = 2,3563; p = 0,0380; pares = 13			Frutos	rs = 0,7231; t = 3,6263; p = 0,0035; pares = 14 *
		Frutos	rs = 0,3064; t = 1,0675; p = 0,3085; pares = 13			Flores	rs = 0,6034; t = 2,6209; p = 0,0223; pares = 14
	Interação social vs.	Folhas	rs = 0,2121; t = 0,7199; p = 0,4866; pares = 13		Interação social vs.	Folhas	rs = 0,6822; t = 3,2325; p = 0,0072; pares = 14 *
		F. novas	rs = -0,0832; t = -0,2769; p = 0,7870; pares = 13			F. novas	rs = 0,6624; t = 3,0633; p = 0,0098; pares = 14 *
		F. maduras	rs = 0,1280; t = 0,4280; p = 0,6769; pares = 13			Frutos	rs = 0,3024; t = 1,0988; p = 0,2933; pares = 14
		Frutos	rs = 0,3533; t = 1,2525; p = 0,2363; pares = 13			Flores	rs = 0,1838; t = 0,6477; p = 0,5294; pares = 14
Inverno 2007	Descanso vs.	Folhas	rs = 0,2593; t = 0,8905; p = 0,3922; pares = 13	Verão 2008	Descanso vs.	Folhas	rs = -0,5927; t = -2,4410; p = 0,0327; pares = 13
		F. novas	rs = 0,1637; t = 0,5502; p = 0,5932; pares = 13			F. novas	rs = -0,7500; t = -3,7607; p = 0,0031; pares = 13 *
		F. maduras	rs = 0,0614; t = 0,2039; p = 0,8421; pares = 13			Frutos	rs = -0,1396; t = -0,4677; p = 0,6491; pares = 13
		Flores	rs = 0,0383; t = 0,1270; p = 0,9012; pares = 13			Flores	rs = -0,6495; t = -2,8328; p = 0,0162; pares = 13
	Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,5041; t = 1,9361; p = 0,0789; pares = 13		Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,5218; t = 2,1190; p = 0,0556; pares = 14
		F. novas	rs = 0,5014; t = 1,9223; p = 0,0808; pares = 13			F. novas	rs = 0,4917; t = 1,9559; p = 0,0741; pares = 14
		F. maduras	rs = 0,5182; t = 2,0095; p = 0,0696; pares = 13			Frutos	rs = 0,5854; t = 2,5016; p = 0,0278; pares = 14
		Flores	rs = 0,5364; t = 2,1078; p = 0,0587; pares = 13			Flores	rs = 0,4562; t = 1,7757; p = 0,1010; pares = 14
	Interação social vs.	Folhas	rs = 0,1370; t = 0,4587; p = 0,6553; pares = 13		Interação social vs.	Folhas	rs = 0,2542; t = 0,9105; p = 0,3804; pares = 14
		F. novas	rs = 0,0664; t = 0,2207; p = 0,8294; pares = 13			F. novas	rs = 0,0302; t = 0,1046; p = 0,9184; pares = 14
		F. maduras	rs = 0,0523; t = 0,1738; p = 0,8652; pares = 13			Frutos	rs = 0,6251; t = 2,7745; p = 0,0168; pares = 14
		Flores	rs = 0,4254; t = 1,5589; p = 0,1472; pares = 13			Flores	rs = 0,4118; t = 1,5652; p = 0,1434; pares = 14

* correlação significativa (nível de 0,0125).

Tabela 3: Teste de Correlação de Spearman entre a quantidade de registros de comportamento e a quantidade de registros de itens alimentares consumidos por estação no G. Vespa.

Estações secas	Atividades	Itens	Estatística	Estações úmidas	Atividades	Itens	Estatística
Inverno 2007	Descanso vs.	Folhas	rs = -0,8182; t = -4,2691; p = 0,0021; pares = 12 *	Primavera 2007	Descanso vs.	Folhas	rs = 0,2301; t = 0,8190; p = 0,4287; pares = 14
		F. novas	rs = -0,1236; t = -0,4132; p = 0,6874; pares = 13			F. nova	rs = 0,1522; t = 0,5333; p = 0,6036; pares = 14
		F. maduras	rs = -0,7355; t = -3,6001; p = 0,0042; pares = 13 *			Fruto	rs = -0,0208; t = -0,0722; p = 0,9437; pares = 14
		Flores	rs = -0,3907; t = -1,4076; p = 0,1868; pares = 13			Flores	rs = 0,2339; t = 0,8673; p = 0,4015; pares = 15
	Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,9338; t = 8,6555; p = < 0,0001; pares = 13 *		Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,4409; t = 1,7713; p = 0,0998; pares = 15
		F. novas	rs = 0,7385; t = 3,6331; p = 0,0039; pares = 13 *			F. nova	rs = 0,3011; t = 1,1384; p = 0,2755; pares = 15
		F. maduras	rs = 0,7642; t = 3,9300; p = 0,0023; pares = 13 *			Fruto	rs = 0,0810; t = 0,2932; p = 0,7741; pares = 15
		Flores	rs = 0,5775; t = 2,3461; p = 0,0387; pares = 13			Flores	rs = 0,2339; t = 0,8673; p = 0,4015; pares = 15
	Interação social vs.	Folhas	rs = 0,0571; t = 0,1896; p = 0,8531; pares = 13		Interação social vs.	Folhas	rs = 0,0341; t = 0,1229; p = 0,9041; pares = 15
		F. novas	rs = -0,0288; t = -0,0955; p = 0,925; pares = 13			F. nova	rs = 0,0038; t = 0,0136; p = 0,9893; pares = 15
		F. maduras	rs = -0,0653; t = -0,2071; p = 0,8401; pares = 12			Fruto	rs = 0,1045; t = 0,3790; p = 0,7108; pares = 15
		Flores	rs = -0,2312; t = -0,7881; p = 0,4472; pares = 13			Flores	rs = 0,4115; t = 1,6280; p = 0,1274; pares = 15
Outono 2008	Descanso vs.	Folhas	rs = -0,5053; t = -1,8515; p = 0,0937; pares = 12	Verão 2008	Descanso vs.	Folhas	rs = -0,7062; t = -3,3082; p = 0,0070; pares = 13 *
		F. novas	rs = -0,2883; t = -0,9521; p = 0,3634; pares = 12			F. nova	rs = -0,5903; t = -2,4258; p = 0,0336; pares = 13
		F. maduras	rs = -0,4694; t = -1,6809; p = 0,1236; pares = 12			Flores	rs = -0,4875; t = -1,8517; p = 0,0910; pares = 13
	Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,5423; t = 2,0409; p = 0,0685; pares = 12		Deslocamento vs.	Folhas	rs = 0,3747; t = 1,4001; p = 0,1867; pares = 14
		F. novas	rs = 0,5661; t = 2,1718; p = 0,0549; pares = 12			F. nova	rs = 0,4335; t = 1,6663; p = 0,1214; pares = 14
		F. maduras	rs = 0,4429; t = 1,5621; p = 0,1493; pares = 12			Flores	rs = 0,2009; t = 0,7105; p = 0,4910; pares = 14
	Interação social vs.	Folhas	rs = 0,0492; t = 0,1557; p = 0,8794; pares = 12		Interação social vs.	Folhas	rs = 0,6654; t = 3,0875; p = 0,0094; pares = 14 *
		F. novas	rs = 0,2226; t = 0,7220; p = 0,4868; pares = 12			F. nova	rs = 0,5247; t = 2,1349; p = 0,0540; pares = 14
		F. maduras	rs = 0,1114; t = 0,3545; p = 0,7303; pares = 12			Flores	rs = 0,4141; t = 1,5758; p = 0,1410; pares = 14

* correlação significativa (nível de 0,0125).

Além de possuírem dietas diferentes, os grupos também diferiram em tamanho, sendo o G. Vespa maior que o dobro do tamanho do G. Ponte. A ausência de diferenças no padrão de atividades entre grupos de tamanho diferentes não dá suporte para a segunda predição. Também em desacordo com a segunda predição, não houve diferenças significativas entre as categorias de descanso, alimentação e deslocamento no G. Vespa quando os subgrupos *clamitans* e *caraya* estiveram associados ou dissociados. Esses resultados sugerem que mesmo em ambiente degradado, a partilha alimentar pode ainda não ser suficiente para limitar a associação entre as duas espécies. Entretanto, disputas por outros recursos como, por exemplo, fêmeas, podem ser mais acirradas (Capítulo 4). Se a competição alimentar não é acirrada (mas veja Capítulo 4), a hipótese de que o maior reconhecimento, sinalização e preferência entre conspecíficos (ou entre indivíduos morfologicamente semelhantes) do que entre heteroespecíficos, juntamente com a hipótese de competição sexual, ganharia mais suporte para a explicação da existência e formação dos subgrupos do G. Vespa (Capítulo 2).

A única categoria que diferiu conforme o padrão de associação dos subgrupos do G. Vespa foi a de interação social, que foi maior quando estavam associados, principalmente devido às brincadeiras entre infantes, juvenis e machos subadultos dos dois subgrupos (Capítulo 4). De fato, brincadeiras interespecíficas em grupos mistos podem ser relativamente comuns quando há o encontro de jovens, já que são mais curiosos e seus comportamentos são mais plásticos do que os dos adultos (Struhsaker 1981; Stensland et al. 2003). Ainda em relação às interações sociais, a taxa observada no presente estudo foi baixa em comparação às de estudos com grupos monoespecíficos de *A. caraya* (Bravo & Sallenave 2003; Prates & Bicca-Marques 2008) e *A. clamitans* (Chiarello 1993; Koch & Bicca-Marques 2007) vivendo em alopatria, e também em simpatria (Agostini 2009), estando assim em desacordo com a terceira predição. Embora as proporções de interações aqui observadas estejam conforme as

encontradas para o gênero, elas estão baixas perante o potencial exibido pelas duas espécies quando estudadas em sociedades monoespecíficas, principalmente em comparação aos estudos de *A. caraya* (Bicca-Marques 1993; Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007; Prates et al. 2008). O menor investimento em interações sociais observado aqui poderia ser resultado direto da própria organização social que é menos coesa nesses grupos (JC Bicca-Marques, comunicação pessoal). Como foi sugerido aqui e no Capítulo 2, a menor coesão grupal desses grupos pode ser resultado da diferença de sinalização e reconhecimento entre os táxons e, portanto, a quarta predição faria mais sentido porque assume que diferenças de reconhecimento (ver também Capítulo 4) podem limitar o desenvolvimento das interações sociais em grupos mistos.

Houve padrões sazonais no esforço empregado nas diferentes atividades em relação ao consumo dos itens alimentares e estes foram semelhantes entre os dois grupos, apesar de suas diferenças de tamanho e de dieta. Por exemplo, o G. Ponte descansou mais nas duas estações secas quando consumiu mais folhas maduras e descansou menos nas duas estações úmidas quando consumiu mais frutos, estando de acordo com a estratégia de alto custo e alto retorno energético, assim como a de baixo custo e baixo retorno energético (Zunino 1987). De fato, as correlações vistas na primavera e no verão, suportam a ideia de que os animais alocaram menos tempo em descanso e mais em deslocamento e interação social, conforme o aumento na disponibilidade dos itens de alta qualidade nutricional (folhas novas e frutos). Entretanto, a quantidade de esforço alocada em alimentação não foi maior nas estações úmidas. Uma possibilidade para isso é que a maior qualidade nutricional das folhas novas e frutos satisfaçam os requerimentos nutricionais dos animais em menor quantidade de esforço do que o requerido para se tornarem satisfeitos quando o alimento é de baixa qualidade (Chiarello 1993).

O G. Vespa também descansou mais nas duas estações secas quando consumiu mais folhas e descansou menos na primavera e no verão quando obteve o maior consumo de folhas novas e o maior consumo de flores, respectivamente. No verão, além dos animais se deslocarem mais, houve uma correlação negativa entre a quantidade de descanso e o consumo de folhas (folhas novas + folhas indeterminadas) e ainda, uma correlação positiva entre a quantidade de interação social e o consumo de folhas (folhas novas + folhas indeterminadas). Esses dados sugerem que os animais utilizaram a estratégia de permanecerem mais inativos, guardando energia, conforme a baixa disponibilidade de alimentos e, depois, puderam alocar energia em outras atividades mais custosas como o deslocamento e a interação social quando a oferta de alimentos foi maior, corroborando parte das estratégias de Zunino (1987). Entretanto, para o G. Vespa, dois pontos a serem comentados não estão de acordo conforme o esperado pela quinta predição.

Primeiro, ao contrário do esperado e, da mesma maneira que ocorreu no G. Ponte, a categoria de alimentação não foi maior nas estações mais úmidas, talvez porque os alimentos de alta qualidade satisfaçam os animais com menos esforço de alimentação (Chiarello 1993). Segundo, nas duas estações secas, embora tenha existido uma correlação positiva entre o consumo de folhas novas e o deslocamento no inverno, houve também outros padrões não esperados. Por exemplo, no inverno, houve uma correlação negativa entre o descanso e o consumo de folhas maduras, e positiva entre o consumo desses alimentos com o deslocamento. Essas correlações sugerem estranhamente que em épocas de escassez, os animais empregavam esforços em buscas por alimentos que teoricamente são de baixa qualidade nutricional (folhas maduras). No inverno, o consumo de folhas maduras pelo grupo foi principalmente de peroba-rosa *Aspidosperma polyneuron* e de lianas (40% e 38,3% dos itens identificados, respectivamente). Esses são alimentos que podem ocorrer de maneira não

uniforme na área de vida do grupo fazendo com que os animais se desloquem para procurá-los. Por exemplo, o G. Vespa utilizou-se de ao menos oito indivíduos emergentes de peroba-rosa em sua área para alimentação e essas árvores não eram agrupadas, mas sim esparsas, sendo que o grupo tinha que frequentemente se deslocar entre elas ao longo dos dias para consumir suas folhas (LM Aguiar, observação pessoal). Em relação às lianas, é conhecido que esses vegetais ocorrem principalmente em clareiras e, assim como na Mata do Bugio, são vegetais bastante procurados como alimentos por essas duas espécies de *Alouatta* em outras áreas perturbadas (Chiarello 1994; Bravo & Sallenave 2003; Ludwig et al. 2008; Martins 2009) - inclusive existem estudos que mostraram picos de consumo desses vegetais pelos bugios em estações secas (Chiarello 1994). Assim, os animais pareceram procurar por folhas maduras de alguns vegetais selecionados durante as épocas de escassez e que provavelmente, ao contrário do que se pensa, propiciaram alta recompensa nutricional, ou pelo menos, uma recompensa satisfatória para o esforço empregado. Ainda, em concordância com este padrão não esperado, na outra estação seca, o outono, houve pico de consumo de folhas maduras pelo grupo, principalmente devido ao alto consumo de peroba-rosa (69% dos itens identificados), sendo que o grupo ficou ativo e descansou menos do que na primavera, deslocou mais do que no inverno e do que na primavera, e interagiu socialmente mais do que no inverno. Portanto, diante dos resultados expostos, nota-se que as estratégias sazonais utilizadas pelos dois grupos concordam apenas em parte com a quinta predição.

5. Conclusões

Em resumo, os grupos mistos observados na Mata do Bugio apresentaram padrão de atividades conservativo, mesmo que estes sejam formados por espécies filogeneticamente distantes (em nível intragenérico) e seus híbridos. Variações locais e significativas da dieta e de tamanho entre os dois grupos também não foram suficientes para que houvesse diferenças

significativas no tempo alocado entre as principais atividades, reforçando o caráter conservativo do comportamento para o gênero. Embora a ausência de diferenças significativas na quantidade de deslocamento, alimentação e descanso entre grupos de diferentes tamanhos, ou mesmo quando as espécies se associam ou se dissociam não suporta a competição alimentar, variação sazonal na oferta de alimentos pode incidir na probabilidade das espécies se associarem (Capítulo 2) e não quer dizer que disputas de alimentos entre elas não existam (Capítulo 4). Entretanto, se a competição alimentar não é tão importante, outro tipo de competição (a sexual), ou mesmo a diferença de sinalização e o menor reconhecimento entre heteroespecíficos podem ser as principais forças para a existência de grupos altamente dinâmicos e pouco coesos. As diferenças de sinalização e reconhecimento entre espécies, e a própria dinâmica de subgrupos e as baixas coesões grupais podem produzir menor interação social (Aureli et al. 2008). Entretanto, indivíduos jovens e imaturos parecem se aproveitar do ambiente social interespecífico para interagirem devido aos seus comportamentos mais plásticos. Salvo algumas diferenças, ambos os grupos utilizaram estratégias semelhantes, sendo mais ativos nas estações úmidas quando o maior esforço pode ser recompensado pela maior disponibilidade de alimentos (evidenciado pelo maior consumo de frutos, folhas novas e flores) e menos ativos nas estações secas, quando deve ser vantajoso salvar energia em descanso devido à menor oferta e consumo desses itens. Entretanto, nas estações secas e de escassez de alimentos, os grupos podem alocar energia para se deslocarem e procurarem determinadas folhas maduras de vegetais esparsos, mas que parecem compensar o esforço, tais como as folhas de peroba-rosa e de lianas. Estudos fitossociológicos e estudos sobre a qualidade nutricional dos itens consumidos pelos animais na Mata do Bugio (particularmente das perobas e das lianas) são necessários para clarificar essas ideias.

Comportamentos afiliativos, reprodutivos e agonísticos de grupos mistos de *Alouatta caraya*, *Alouatta clamitans* e potenciais híbridos

Capítulo 4

Lucas M. Aguiar

“Namely, that the origin or the emergence of a thing and its ultimate usefulness, its practical application and incorporation into a system of ends, are entirely separate; that anything in existence, having somehow come about, is continually interpreted anew, requisitioned anew, transformed and directed to a new purpose.”

Friedrich Nietzsche (1887)

“Studies of hybrids help to illuminate the relative importance of genetic predispositions for a particular social organization, social structure or mating system.”

Peter M. Kappeler & Carel P. van Schaik (2002)

“The blood of the hybrid, it’s just a recipe!”

Gregory W. Graffin (1993)

1. Introdução

Para espécies animais se associarem e hibridarem, elas devem possuir afinidades ecológicas, sistemáticas (anatômicas, fisiológicas e genéticas, Darwin 1859; Avise 2004) e comportamentais. Por exemplo, grupos mistos bastante integrados, formados de espécies com extremas disparidades ecológicas são mais raros. Entretanto, no outro extremo, é comum a existência de grupos mistos integrados, formados por espécies com ecologia, comportamento e, até mesmo, morfologia muito semelhantes (Moynihan 1968; Wilson 1975; Barnard 1979). Para os primatas, o exemplo clássico são as associações formadas por espécies semelhantes de *Saguinus* que chegam a formar grupos mistos quase permanentes e que juntas defendem um mesmo território (Heymann & Buchanan-Smith 2000). Com exceção deste caso, a defesa conjunta de territórios por grupos mistos de primatas não é conhecida (Cords & Würsig 2010).

Grupos mistos especializados são mais conhecidos em aves, onde há grande integração entre as espécies através do mimetismo social (“social mimicry”), uma convergência de sinais conciliatórios entre as espécies que serve para otimizar a comunicação e a integração, e diminuir a hostilidade entre as espécies participantes (Moynihan 1968; Wilson 1975). Geralmente esses comportamentos usados como conciliatórios são pré-adaptados (Wilson 1975), ou seja, já existiam no repertório das espécies e passaram a ser usados em outros

contextos (i.e. em contextos de interações interespecíficas), diferentes dos contextos em que foram originados (“exaptation”, Nietzsche 1887; Gould 2002). Esta conciliação de comportamentos pode abrir brechas para que uma espécie manipule a outra através de suas convergências morfológicas e comportamentais (Barnard 1979; 1982).

Para que a hibridação ocorra, além de afinidades genéticas, é claro, há também a necessidade de que os heteroespecíficos tenham a habilidade de se reconhecer como parceiros reprodutivos (Detwiler et al. 2005). Em teoria, todas as espécies com afinidades sistemáticas, comportamentais e de reconhecimento, poderiam produzir híbridos caso se encontrassem. No entanto, se as afinidades comportamentais não existirem, o híbrido dificilmente surgiria mesmo que as outras afinidades existam. Pode haver, portanto, uma dependência inicial das afinidades de comportamento e reconhecimento para associações e geração de híbridos. Assim, os estudos do comportamento e das interações interespecíficas são cruciais tanto para melhor entender a natureza das associações (Struhsaker 1981), quanto para entender o fenômeno da hibridação.

A abundância e o tamanho populacional das espécies também influenciam na quantidade e qualidade (custos e benefícios) das associações entre elas, inclusive agindo na escolha entre parceiros (Hoeksema & Bruna 2000). Por exemplo, para a formação de grupos mistos de primatas, tem-se que a espécie mais rara tende a se juntar com a espécie mais abundante (Struhsaker 1981) e a escassez de conspecíficos é a provável razão – mas não a única – para que ocorra a hibridação entre as espécies animais (Wirtz 1999; Randler 2002; Seehausen 2004). Sistemas sociais também podem agir em conjunto com os parâmetros populacionais e influenciar o resultado das interações entre as espécies. Por exemplo, em animais com sistemas de acasalamento com escolha de parceiros feita pelas fêmeas (como nos primatas e nas aves), geralmente a hibridação tende a ser unidirecional e os híbridos tendem a

possuir a herança materna (DNA mitocondrial) de somente uma das espécies parentais, justamente a da espécie mais rara (Wirtz 1999). Seguindo o modelo de Wirtz (1999), suponha que poucos indivíduos de uma espécie com esse sistema de acasalamento migrem para uma população de uma espécie mais abundante. Machos seriam menos discriminantes e, assim, os machos da espécie mais rara cortejariam as fêmeas da espécie mais abundante. O sexo que mais investe na reprodução tende a ser o mais discriminante e, portanto, as fêmeas rejeitariam esses machos. Deste modo, os machos da espécie mais rara não produziram híbridos, ou produziram poucos híbridos. Fêmeas da espécie mais rara inicialmente rejeitariam os machos da espécie mais comum, mas devido à raridade de machos de sua própria espécie elas se tornariam menos discriminantes e, com o tempo, aceitariam os machos da espécie mais abundante. Portanto, neste sistema, cópulas interespecíficas seriam realizadas por fêmeas da espécie mais rara com os machos da espécie mais abundante e, os híbridos, se formados, resultariam deste tipo de cruzamento. Apesar do modelo acima explicar grande parte dos casos estudados (Wirtz 1999), outras hipóteses são necessárias para explicar todos os casos de hibridação de animais com escolhas de parceiros pelas fêmeas (Randler 2002). Por exemplo, a hibridação pode ocorrer também 1) quando todos os conspecíficos já estão com parceiros e o indivíduo pode então preferir cruzar com heteroespecíficos ao invés de não cruzar (Randler 2002); 2) quando a fêmea escolhe incorretamente devido a falhas no reconhecimento de parceiros reprodutivos, como por exemplo, incapacidade de discernir sinais semelhantes entre espécies irmãs (Randler 2002; Reudink et al. 2006); 3) quando há preferência por heteroespecíficos que possuem características fenotípicas mais atrativas, ou por serem os dominantes do grupo, ou possuem territórios mais atrativos (Pearson 2000; Bronson et al. 2003); 4) ou pode surgir através de cópulas promíscuas entre espécies que possuem cruzamentos extrapar ou extragrupo como uma estratégia reprodutiva natural (Reudink et al.

2006). Portanto, somente a probabilidade de as espécies se encontrarem não é suficiente para que ocorram associações e hibridação, mas existe uma grande influência dos sistemas sociais e do comportamento que fazem com que esses fenômenos ocorram em diferentes circunstâncias (Randler 2002).

Estudos do comportamento de populações de vertebrados em zonas híbridas são raros e ocorrem principalmente com aves (Pearson 2000; Kort et al. 2002a; b; Randler 2002; Bronson et al. 2003; Reudink et al. 2006; Hartog et al. 2007), primatas do Velho Mundo (Bergman & Beehner 2004; Tanaka 2007; Bergman et al. 2008) e pinípedes (Goldsworthy et al. 1999). Esses estudos são importantes por vários motivos. Por exemplo, tais estudos propiciam a análise das aptidões e comportamentos alternativos de animais com diversas formações genéticas vivendo em um mesmo contexto ecológico e social (Bergman et al. 2008). Também permite acessar de maneira mais fácil a escolha de determinados fenótipos (genótipos) pelas fêmeas em uma multidão de genótipos e aptidões variadas (Goldsworthy et al. 1999; Reudink et al. 2006).

Estudos do comportamento também permitem fazer inferências sobre os modelos e dinâmicas das zonas híbridas. Se a manutenção das zonas híbridas tem relação direta com o tipo de seleção que ocorre nos híbridos (Barton & Hewitt 1989; Arnold 1997), o comportamento social dos indivíduos nessas localidades pode refletir suas aptidões. Contrário à ideia de baixa aptidão dos híbridos, alguns estudos mostraram que o caráter intermediário das vocalizações de aves híbridas (Hartog et al. 2007) e do sistema social intermediário de grupos de babuínos híbridos (Bergman & Beehner 2004; Bergman et al. 2008) podem ser tão funcionais e efetivos (entre os híbridos) dentro das zonas híbridas (mas não fora), quanto é o das espécies parentais, suportando o modelo de manutenção das zonas através da aptidão dos híbridos dependente do habitat (Arnold 1997).

Conclusões sobre as aptidões em zonas híbridas também podem ser tiradas de estudos sobre o deslocamento de características (“character displacement”) do comportamento, comparando os resultados dentro e fora das zonas. Por exemplo, alguns estudos têm mostrado que quando os híbridos possuem baixas aptidões, há um reforço para a divergência das características do comportamento (i.e. maior divergência de vocalizações entre as espécies parentais dentro do que fora da zona híbrida) (Kort et al. 2002a; b). Diferenças em hábitos reprodutivos entre espécies, especialmente o comportamento de corte, seriam reforçadas quando em simpatria para prevenir hibridações ou reduzir o tempo e energia gastos em tentativas de cruzamentos com parceiros inadequados (Moynihan 1968). Entretanto, quando os híbridos não possuem aptidões reduzidas, os comportamentos das espécies parentais podem convergir na área de simpatria (Grant & Grant 1992; Kort et al. 2002a; b).

Estudos comportamentais sobre cruzamentos preferenciais e dominância entre as espécies também podem mostrar a direcionalidade da hibridação, sua dinâmica e avanço (Arnold 1996; Wirtz 1999; Bronson et al. 2003). Finalmente, estudos do comportamento de híbridos também são importantes para o entendimento da influência do componente genético nos sistemas e comportamentos sociais (Kappeler & van Schaik 2002; Hartog et al. 2007). Portanto, estudos do comportamento de grupos mistos e híbridos de *Alouatta* seriam imprescindíveis para acessar as aptidões dos indivíduos nessas zonas, dando assim os primeiros passos rumo ao entendimento dos modelos, dinâmicas, causas e consequências das zonas híbridas dos bugios.

Mas, infelizmente, esses dados ainda são raros e insuficientes. Até o momento, dados comportamentais para os primatas são existentes principalmente nas zonas híbridas de babuínos no Velho Mundo (Alberts & Altmann 2001; Bergman & Beehner 2004; Bergman et al. 2008; Phillips-Conroy & Jolly 2004) e, para o Novo Mundo, apenas na zona híbrida entre

A. caraya e *A. clamitans* na Argentina - uma área conservada de aproximadamente 3800 ha (Agostini 2009; Agostini et al. 2008). Ali, os grupos mistos e híbridos são raros e as interações entre as duas espécies também foram raras e na maioria das vezes indiferentes (Agostini 2009). Entretanto, foi observado o processo de surgimento de um grupo misto através da imigração de uma fêmea de *A. caraya* para um grupo de *A. clamitans* (Agostini et al. 2008). Inicialmente esta fêmea era periférica ao grupo e posteriormente houve um aumento gradual de aproximação e catações dela com os membros do grupo, até que se tornou residente. Foram observadas cópulas interespecíficas intra- e extragrúpis desta fêmea com machos de *A. clamitans*, e posterior nascimento de um infante supostamente híbrido (Agostini et al. 2008).

1.1 Comportamento, sistema de acasalamento e estrutura social de bugios com ênfase em *A. caraya* e *A. clamitans*

Alouatta caraya e *A. clamitans* são espécies que vivem em grupos sociais monoespecíficos onde machos e fêmeas podem migrar ao atingir a maturidade sexual (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1996; Giudice 1997; Jones 2004; Jardim 2005). Em *A. caraya*, a emigração de machos e fêmeas pode ser forçada por outros indivíduos do grupo e as fêmeas podem ser expulsas por coalizões internas de outras fêmeas, evidenciando competição sexual (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1996; Giudice 1997). Fêmeas de bugios são poliétricas com duração do ciclo ovariano de 15 a 20 dias e estro de aproximadamente três dias (Jones 1985; van Belle et al. 2009a; 2009b). Geralmente, as duas espécies vivem em sistemas poligínicos (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993a; Jones 2004) onde é esperado que o macho dominante monopolize o acesso às cópulas das fêmeas residentes em estro, tentando garantir a paternidade da maior parte dos nascimentos do grupo (Pope 2000b; van Belle et al. 2009a; 2009b). Machos, principalmente os dominantes, podem monitorar os

ciclos das fêmeas inspecionando regularmente suas genitálias e podem fazer a guarda das fêmeas em estro seguindo-as (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993a; Kowalewski 2007; van Belle et al. 2009a; 2009b). *Alouatta caraya* pode apresentar sistema mais flexível com poliginiandria quando em grupos grandes nos ambientes saturados das ilhas do rio Paraná, onde vários machos copulam com várias fêmeas dentro ou fora do estro (Kowalewski 2007). Entretanto, mesmo neste sistema, os machos dominantes detêm a maior parte das cópulas (Jones 1985; Kowalewski 2007).

Nas duas espécies, ambos os sexos (mas principalmente os machos dominantes) emitem comportamentos pré-copulatórios estereotipados de testes de receptividade como inspeções genitais e de solicitações de cópulas como apresentação da genitália, catações e movimentos linguais rítmicos “tong flick” (Jones 1983; Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993a; Fialho & Setz 2007; Kowalewski 2007). Interrupções de cópulas por outros indivíduos do grupo já foram observadas para *A. caraya* e outras espécies do gênero (Jones 1983; 1985; Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993a; Kowalewski 2007). Tentativas de cópulas forçadas já foram observadas por machos de *A. palliata* (Jones 1985).

É esperado que em grupos poligínicos de *Alouatta*, as fêmeas residentes, quando em estro, raramente copulariam com outros machos do grupo (van Belle et al. 2009a). Entretanto, quando fora do estro, poderiam copular com machos subordinados de forma mais frequente (Jones 1983; 1985; Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993a). Esta última ocasião, juntamente com observações de cópulas durante a gravidez, amamentação e, até mesmo, interrupções de cópulas pela própria fêmea, sugere outras funções sociais além da reprodutiva para o comportamento de cópula em *Alouatta* (Jones 1985; Wallen 2001; Kowalewski 2007). Deste modo, um comportamento cuja função primordial é, ou foi a reprodução, passou a funcionar em outros contextos dentro de uma sociedade (“exaptation”).

Independente do sistema de acasalamento, machos e fêmeas das duas espécies também podem utilizar estratégias promíscuas de cópulas extragrupais com indivíduos de grupos vizinhos, sendo que as vantagens para as fêmeas seriam de diminuir o risco de infanticídio ao confundir a paternidade e aumentar a qualidade e a variabilidade genética da prole (Agoramoorthy & Hsu 1999; Fialho & Setz 2007; Kowalewski 2007). Os principais riscos seriam a maior vulnerabilidade a predação, a injúrias de outras fêmeas e a doenças sexualmente transmissíveis (Nunn et al. 2000; Nunn 2003; Kowalewski 2007).

O cuidado da prole é realizado principalmente pela mãe, entretanto, cuidados alomaternalis ocorrem ao longo do desenvolvimento do filhote nas duas espécies, principalmente por outras fêmeas do grupo e mais raramente por juvenis e machos subadultos e adultos (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993b; Bravo & Sallenave 2003; Miranda et al. 2005a). Além do cuidado maternal e alomaternal, os bugios possuem outros comportamentos afiliativos como o comportamento de catação e o de brincadeira.

A catação (“alograming”) é um comportamento social cuja função primordial, chamada de função “utilitária”, é ou foi a de remoção de parasitos (Hutchins & Barash 1976; Sánchez-Villagra et al. 1998). Por exemplo, primatas quando solitários tendem a ter maior carga de ectoparasitos do que quando em grupos sociais, e receptores e emissores de catação tendem a fazê-la em áreas do corpo que são de difícil acesso para a autocatação (Hutchins & Barash 1976; Sánchez-Villagra et al. 1998). Entretanto, este é um comportamento que pode ser pré-adaptado para outras funções, tornando a catação um comportamento multifuncional. Por exemplo, as catações podem ser realizadas em contexto de reprodução, para reduzir tensões, para afirmar alianças, para reciprocidade e para manipulação (Dawkins 1982; Jones 1983; Schino 2007; Schino & Aureli 2008; Clutton-Brock 2009). Poucos estudos sobre o comportamento de catação foram realizados com as duas espécies alvos deste estudo, seja em

cativeiro (Jones 1983) ou em vida livre (Mendes 1989; Kowalewski 2007; Chiarello 1995a). Os poucos estudos existentes parecem mostrar que *A. caraya* (Jones 1983; Kowalewski 2007) tende a realizar mais catação do que *A. clamitans* (Mendes 1989; Chiarello 1995a). Nas duas espécies o macho dominante é o indivíduo que mais recebe catações das fêmeas (principalmente da dominante) e é o que menos emite; e as fêmeas são as que mais emitem, principalmente as subordinadas (Jones 1983; Chiarello 1995a; Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997a; Kowalewski 2007). Solicitação de catação, isto é, quando indivíduos oferecem parte do corpo para outro indivíduo catar, têm importância como teste de receptividade entre indivíduos e é conhecido ocorrer tanto em *A. caraya* (Jones 1983) quanto em *A. clamitans* (DAG Oliveira, comunicação pessoal).

O comportamento de brincadeira é frequente quando há presença de infantes e juvenis, embora também possa ser realizado entre fêmeas e entre machos adultos e subadultos (Jones 1983; Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007). Entretanto, as brincadeiras tendem a diminuir com o avanço da idade do animal. Comportamentos semelhantes a brincadeiras também podem ser pré-adaptados e usados em outros contextos (ver abaixo).

Agressões em bugios são raras e de fato esses animais exibem os níveis mais baixos dentre os primatas (Klein 1974; Jones 2004). Entretanto, as que ocorrem são geralmente por disputas sexuais (Crockett & Pope 1988). Muitos autores têm notado que o agonismo intragrupal é mais comum entre as fêmeas adultas do que entre os machos, uma feição característica de sistemas onde as fêmeas disputam intensivamente pelas oportunidades reprodutivas (Zucker & Clarke 1998; Jones 2004; Clutton-Brock 2007). Já para os machos, a agressão é realizada contra outros machos durante eventos de migração, durante o estro das fêmeas, durante encontros intergrupais e principalmente contra machos solitários que podem impor grandes níveis de estresse para os machos residentes (Calegari-Marques & Bicca-

Marques 1997a; Cristóbal-Askarate et al. 2006; Van Belle et al. 2009b). Agressões intersexuais são raras e tendem a ocorrer em contextos de briga por alimento (Wang & Milton 2003). Machos dominantes tendem a tomar a iniciativa em comportamentos de risco como a defesa de recursos contra outros grupos (Kowalewski 2007; van Belle et al. 2009b) e nessas situações tendem a emitir uma vocalização de longo alcance característica do gênero (ronco ou rugido) e que geralmente é acompanhada pelos rugidos das fêmeas. Outras vocalizações importantes são o latido, cuja função principal é o alarme e o alerta dentro do grupo, e o mugido, realizado pelas fêmeas principalmente para o chamamento de outros indivíduos, possivelmente ajudando manter a coesão grupal (da Cunha & Byrne 2009; DAG Oliveira, comunicação pessoal).

Os rugidos são comportamentos estereotipados e ritualizados, que podem ser usados para acessar o oponente como uma alternativa menos custosa do que as perseguições e as lutas (Chiarello 1995b). Tanto para *A. caraya* quanto para *A. clamitans* o número de encontros intergrupais e o número de rugidos, tendem a ser maiores em áreas de alta densidade das espécies (Chiarello 1995b; Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997b). Entretanto, os contextos e as funções dos rugidos podem diferir entre populações e entre as duas espécies (Chiarello 1995b; Bravo & Sallenave 2003; da Cunha & Byrne 2006; da Cunha & Jalles-Filho 2007; Kowalewski 2007). Por exemplo, para *A. caraya*, em áreas com densidades mais baixas como no Pantanal, os rugidos podem ter a principal função de alerta sobre a ocupação da área, pois são realizados de forma espontânea ao longo de toda área de vida do grupo (da Cunha & Byrne 2006). Já em áreas com densidades altas como nas ilhas do rio Paraná, os encontros entre grupos de *A. caraya* são frequentes e os rugidos são geralmente realizados nas bordas das áreas de vida durante os confrontos (Bravo & Sallenave 2003). Nessas áreas, a principal função dos confrontos parece ser a defesa de parceiros sexuais, mas

não de alimentos (Kowalewski 2007). Entretanto, grande parte destes encontros intergrupais não são agonísticos ou não escalonam para rugidos (Kowalewski 2007). Para *A. clamitans*, quase todos os encontros intergrupais escalonam para rugidos e a maioria dos rugidos ocorre durante esses encontros (DAG Oliveira, comunicação pessoal). Geralmente os confrontos ocorrem na borda da área ou próximo a ela e a função parece ser a defesa de área ou de alimento (Chiarello 1995b; da Cunha & Jalles-Filho 2007). Em áreas com baixa densidade da espécie, Steinmetz (2005) observou que rugidos desta espécie foram usados frequentemente por machos para contatar o resto do grupo quando eles se perdiam.

Comportamentos agressivos são perigosos para a integridade do indivíduo e são energeticamente custosos. Devido à dieta folívora ser energeticamente mais pobre, bugios podem ser restringidos e obrigados a negligenciar a agressividade através de comportamentos ritualizados, com baixa probabilidade de escalonar para agressão (Jones 1983). Neste sentido, indivíduos subordinados também podem usar comportamentos reprodutivos, ou afiliativos estereotipados como a catação e a brincadeira, que minimizem a chance de escalonamento para luta, na tentativa de manipular os dominantes e conseguir acesso aos recursos sem receber hostilidades (“agonistic buffering”; Jones 1983; Clarke et al. 1998; Clutton-Brock 2009). Em outras palavras, esses manipuladores modificam seus comportamentos para ganhar vantagens das respostas fixas de seus conspecíficos (Clutton-Brock 2009). Deste modo, comportamentos afiliativos e reprodutivos podem ser pré-adaptados para outros contextos, refletindo conflitos de interesse (Dawkins 1982; Jones 1983). Há casos em *A. palliata* onde indivíduos subordinados carregam infantes em aparente cuidado alomaternal, mas os usam para conseguir acesso às fontes alimentares sem receber hostilidades de indivíduos dominantes (Clarke et al. 1998). Para a mesma espécie também há um caso onde um macho adulto subordinado emitiu comportamento com padrão motor de brincadeira, um

comportamento infantilizado, fazendo vocalizações pedomórficas para ter acesso às fêmeas em estro sem receber agressão dos machos dominantes (Jones 1980). Este comportamento foi interpretado como uma mímica social para facilitar a convivência em um mesmo grupo de indivíduos com interesses conflitantes, ou mesmo um caso particular de mimetismo social (intraespecífico) entre potenciais competidores (Jones 1980; 1995c). Mais tarde foi também interpretado como uma forma de parasitismo social intraespecífico (Jones 2005).

Os comportamentos afiliativos, agonísticos e reprodutivos fazem parte da vida social dos primatas e são usados em vários contextos (Sussman & Garber 2007). Seus estudos são fundamentais, pois ajudam a entender o sistema de acasalamento e a estrutura social dos grupos (Kappeler & van Schaik 2002). O objetivo de pesquisa neste capítulo foi estudar essas interações sociais em grupos mistos de *A. caraya*, *A. clamitans* e híbridos em um fragmento em área de simpatria. No Capítulo 2 foi mostrado que a coexistência das duas espécies em grupos sociais pode alterar a composição, a dinâmica e a coesão dos grupos de *Alouatta*. No Capítulo 3 foi mostrado que a associação das duas espécies não parece ser energeticamente custosa e que os grupos mistos apresentam padrão de atividades e dieta conservativa para o gênero. A meta aqui foi entender o reconhecimento entre os diferentes táxons de *Alouatta* e os sistemas de acasalamento e estrutura social dos grupos mistos. Pretende-se também averiguar se há influência da proporção sexo-etária alterada no comportamento dos animais.

1.2 Predições

(1) Se a sinalização, o reconhecimento e as disputas intraespecíficas tendem a ser maiores do que as interespecíficas, seria esperado maior quantidade de comportamentos afiliativos, reprodutivos e agonísticos entre conspecíficos e menor entre heteroespecíficos (Moynihan 1968).

(2) Híbridos poderiam ter um grau de reconhecimento intermediário (codominância), respondendo para as duas espécies em proporções similares.

(3) Alternativamente, híbridos poderiam ter algum tipo de preferência por confenotípicos, sejam eles outros híbridos ou a espécie parental que mais se assemelham.

(4) De acordo com o modelo de Wirtz (1999), híbridos surgiriam do cruzamento entre fêmeas da espécie menos abundante com machos da espécie mais abundante. Se, *A. caraya* é a espécie mais rara no fragmento (Capítulo 2), seria esperado de acordo com o modelo acima, que as cópulas interespecíficas fossem mais frequentes entre fêmeas desta espécie com os machos da espécie mais abundante, *A. clamitans*.

(5) Os bugios são principalmente folívoros e as folhas são recursos que podem ser abundantes, dispersos e não monopolizáveis. Segundo os modelos socioecológicos (van Schaik 1989; Koenig 2002), este tipo de alimento pode gerar baixa disputa alimentar e caso houvesse competição, seria principalmente por exploração. Assim, agonismos (interferências) em contextos alimentares seriam raros. Fêmeas não ganhariam muita vantagem se associando para defender este tipo de recurso e, portanto, seriam esperados fracos laços e fracas coalizões entre elas, levando a uma tendência de migração de fêmeas. De fato, algumas espécies de bugios como *A. palliata* parecem se encaixar nos modelos socioecológicos (Zucker & Clarke 1998; Wang & Milton 2003). Se os modelos socioecológicos predizem o sistema de afiliação nos grupos mistos de *Alouatta*, seria esperado que ocorresse baixa taxa de afiliação entre as fêmeas de bugios e maior taxa entre as fêmeas com os machos (Saj et al. 2007) - mesmo porque, há poucas fêmeas nos grupos mistos (Capítulo 2). Ainda, agonismos intragrupais em contextos alimentares também seriam baixos.

(6) No sistema acima, seria esperada uma baixa taxa de disputas alimentares entre grupos já que as coalizões entre fêmeas folívoras (o sexo que em teoria mais ganharia defendendo os

recursos alimentares) são baixas devido à natureza e distribuição de seus alimentos (van Schaik 1989; Koenig 2002). Entretanto, como um paradoxo, primatas folívoros podem apresentar altas taxas de confrontos entre grupos, o que sugere alta disputa por alimentos (Harris 2006; Saj et al. 2007), ou que as disputas estão sendo realizadas por outros motivos, como, por exemplo, por parceiros sexuais (Kowalewski 2007). Estudos mostraram que as espécies vegetais que compõem a dieta folívora de alguns primatas (e.g. *Colobus guereza*) podem ocorrer de forma agregada o que facilita suas defesas e, de fato, muito desses confrontos podem ocorrer nessas áreas de agregação de alimento ou durante o período de alimentação (Harris 2006). Já outros estudos com primatas folívoros encontraram uma relação direta dos confrontos com os períodos férteis das fêmeas de bugios, mas não com relação à distribuição dos itens da dieta, nem em contextos alimentares, sugerindo disputas por parceiros sexuais (Kowalewski 2007). Bugios são em grande parte folívoros o que alivia disputas alimentares (Koenig 2002; van Schaik 1989) e no rio Paraná, *A. caraya* em sociedades monoespecíficas confronta principalmente por parceiros reprodutivos e não por alimento (Kowalewski 2007). Na Mata do Bugio, há desvios nas proporções sexuais de adultos, o que pode gerar ainda uma maior disputa sexual. Portanto, seria esperado que o principal contexto dos confrontos e agonismos intergrupais (e intragrupal) na Mata do Bugio fosse por defesa de parceiros reprodutivos e não por alimento.

2. Material e métodos

Foram acompanhados de forma sistematizada por LM Aguiar, com ou sem o auxílio de assistentes de campo, dois grupos mistos (G. Ponte e G. Vespa, ver Capítulo 2) durante abril/2007 a junho/2008 (12 meses com cada grupo), com amostragens mensais de quatro a cinco dias, o que totalizou 734h e 664h de observação com cada grupo, respectivamente (detalhes no Capítulo 3). Antes da coleta de dados, cada grupo foi habituado por

aproximadamente três meses. Os eventos comportamentais sociais foram quantificados através do método de todas as ocorrências e descritos “*ad libitum*” (Altmann 1974).

Os eventos de comportamento foram divididos em três principais estados: afiliativos, reprodutivos e agonísticos, embora alguns desses tenham sido expressos em contextos e funções de outros estados. Por exemplo: expressão de comportamentos afiliativos (e.g. catação) em contextos e funções reprodutivas (e.g. pré-copulatório). Abaixo seguem as descrições dos comportamentos observados. Em geral, os comportamentos abordados neste capítulo seguem as definições e as funções abordadas por outros autores (Jones 1980; 1983; 1985; Neville et al. 1988; Albuquerque & Codenotti 2006; da Cunha & Byrne 2006; 2009; da Cunha & Jalles-Filho 2007; Hirano et al. 2008).

Comportamentos afiliativos

Catação (alocatação): O animal passa a mão ou lambe o pelo ou ferida do outro animal que se encontra próximo a ele, examinando-o. A catação pode ocorrer em qualquer parte do corpo, mas principalmente em porções de difícil acesso para o animal receptor. Algumas vezes, após examinar a pelagem do outro, o catador retira partículas que leva à boca.

Brincadeiras: os animais (principalmente juvenis) simulam lutas, batem com as mãos na cabeça e no corpo do outro indivíduo, dão mordiscadas e tapinhas (em outros indivíduos ou mesmo em galhos), tentam pegar com a mão, e balançam a cabeça para um lado e para o outro emitindo rosnados. Podem correr um atrás do outro, agarrar-se e, até mesmo, brincar pendurados pela cauda. Indivíduos adultos podem emitir vocalizações infantilizadas semelhantes a esses rosnados, durante comportamentos com padrão motor de brincadeiras, semelhantes aos descritos acima.

Cuidados alomaternais: indivíduos que não a mãe fazem catação, inspecionam, carregam ou confortam os infantes e os juvenis nas costas ou no ventre.

Comportamentos reprodutivos

Cópulas: monta do macho por trás sobre a fêmea, que fica apoiado com o ventre no dorso da fêmea que ele agarra, emitindo movimentos pélvicos por tempo variado, mas em geral menos que um minuto. A fêmea pode ficar sentada ou apoiada pelas quatro pernas no galho.

Movimentos linguais (solicitação de cópulas): macho ou fêmea adulta mostra a língua de maneira rítmica para o indivíduo do sexo oposto.

Inspeções genitais (teste de receptividade sexual): indivíduo lambe ou fareja a genitália ou a região pubiana do outro indivíduo. Algumas inspeções genitais podem ocorrer em outro contexto (e.g. de adultos em filhotes, ou entre fêmeas).

Mostrar a parte traseira do corpo: indivíduo (principalmente fêmeas) apoiado pelas quatro patas levanta a cauda e a parte traseira do corpo expondo a genitália para outro indivíduo (principalmente para machos).

Comportamentos agonísticos

Eriçamento de pelos: animal eriça os pelos aparentando ficar maior. Este comportamento pode mostrar o grau de excitação do animal perante uma ameaça ou estresse.

Investidas: animal de pelo eriçado impulsiona seu corpo e o investe em direção a outro indivíduo, ameaçando-o, podendo ou não emitir vocalizações durante a investida.

Perseguições: animal anda ou corre atrás de outro animal afugentado por ele.

Esfregações: um indivíduo esfrega repetidamente uma parte do corpo contra um substrato (galho ou tronco) em situações de conflito. Neste trabalho, atenção foi dada às esfregações gulares dos machos (região do hióide) e esfregação das costas pelas fêmeas em situações de conflito.

Mordidas: o animal com a boca aberta investe contra o oponente, mordendo-o rapidamente.

Brigas com as mãos: puxões, tapas ou empurrões em situações de conflito. Um animal rapidamente leva a mão até outro. Geralmente este comportamento é acompanhado por alguma vocalização (e.g. grunhido de fêmeas).

Demonstração dos dentes: em situação de conflito, um animal abre parcialmente a boca e exhibe os dentes fechados para o oponente, podendo estar com os pelos eriçados ou não.

Vocalizações do tipo rugido: som de longo alcance que é alto e grave, que pode ser emitido por indivíduos dos dois sexos, mas principalmente por machos adultos, sendo o som com características acústicas típicas de cada categoria sexual. É realizado principalmente em direção a outro grupo de conspecíficos ou indivíduos solitários. Os emissores levam a cabeça levemente para frente quando emitem os rugidos, permanecendo com o corpo sentado ou apoiado nas quatro pernas. A boca fica aberta, com os lábios superiores formando um “8”. Geralmente é um comportamento ritualizado expresso principalmente em situações de conflito e pode ser coordenado por mais de um indivíduo do grupo.

Vocalizações do tipo latido: som de pequeno a médio alcance, emitidos em pulsos, principalmente por adultos durante situações de alarme, alerta ou conflito do grupo.

Estas duas últimas vocalizações (rugidos e latidos), juntamente com outras vocalizações como o mugido de fêmea (para chamar outros indivíduos) foram analisadas principalmente em contextos intergrupais. A análise destas vocalizações é importante para entender o tipo de reconhecimento entre os diferentes indivíduos e grupos (ver abaixo).

A maioria dos emissores e receptores de todos os comportamentos citados acima foi identificada em nível individual. Quando tal identificação não foi possível, os emissores e receptores foram identificados conforme a classe sexo-etária e o táxon pertencente.

Para acessar a dominância e hierarquia dentro dos dois grupos utilizou-se o método de árvores de dominância, com auxílio do programa Domina (Izar et al. 2006a). Para tanto,

foram construídas matrizes sociométricas dos comportamentos agonísticos intragrupais observados entre díades. O método assume transitividade e irreflexibilidade para as relações de dominância entre os indivíduos. Por exemplo, se o indivíduo A domina B ($A > B$) e se B domina C ($B > C$), logo A domina C (transitividade). Se B domina C, C não pode dominar B (irreflexibilidade).

Para facilitar as análises dos confrontos intergrupais, os grupos confrontantes foram categorizados da seguinte forma: grupos de *A. clamitans* (grupos monoespecíficos, podendo ou não ocorrer híbridos), grupos de *A. caraya* (grupos monoespecíficos) e grupos mistos (grupos com indivíduos das duas espécies, podendo ou não ocorrer híbridos). Tal divisão foi necessária porque na Mata do Bugio, grupos monoespecíficos (puros) são raros. Foi considerado um encontro intergrupais quando indivíduos de dois ou mais grupos estiveram próximos à distância inferior de 50 m, ou quando foi percebido que os grupos tiveram contato visual. Em confronto, o grupo “vitorioso” foi considerado aquele que suplantou o outro em uma árvore ou em uma área, sem que o observador influenciasse a fuga do grupo (i.e. fuga de grupos não habituados). O grupo “derrotado” foi aquele que recuou ou foi suplantado pelo grupo “vitorioso”.

Tanto para os agonismos em encontros intergrupais quanto para os agonismos intragrupais foram registrados os principais contextos em que esses comportamentos foram expressados. Caso ocorressem antes, durante ou após a alimentação seriam relacionados à disputa ou à defesa de alimentos. Caso ocorressem antes, durante ou após comportamentos reprodutivos, seriam relacionados à disputa ou à defesa de parceiros sexuais. Este último caso era particularmente fácil de discernir de outros contextos, pois ocorria principalmente quando as fêmeas estavam sexualmente mais receptivas (provavelmente em estro), ou mesmo devido ao marcante interesse de FA1 do G. Ponte por machos extragrupo (ver sessão resultados).

Contextos que não puderam ser identificados foram classificados como “outros” e ocorreram principalmente durante os deslocamentos ou descanso dos grupos.

2.1 Análise dos dados

Para testar se a quantidade de comportamentos (estados) diferiu entre os dois grupos foi utilizado o Teste Binomial para Duas Proporções. Para tanto, considerou-se “N”, o total de registros de eventos comportamentais de cada grupo como tamanho de cada amostra, enquanto “n”, o número de registros de cada estado comportamental, como o número de sucessos de cada uma das amostras.

Para testar se a quantidade de comportamentos diferiu do esperado ao acaso entre os sexos, estações do ano, ou horas do dia, foram utilizados o Teste do Qui-quadrado e o Teste G. Todos os testes foram calculados pelo programa Biostat 5.0 (Ayres et al. 2007), com nível de significância de 0,05.

3. Resultados

Foram registrados 204 eventos de comportamentos sociais intragrupais no G. Ponte, e 222 no G. Vespa. Ao comparar os dois grupos, o G. Ponte emitiu significativamente mais comportamentos agonísticos ($Z=2,2559$, $p=0,0241$) e reprodutivos ($Z=5,5130$, $p<0,0001$), e menos comportamentos afiliativos ($Z=-6,3538$, $p<0,0001$) do que o G. Vespa (Tabela 1).

Tabela 1: Proporção dos estados de comportamento para o G. Ponte (eventos: n=204) e para o G. Vespa (eventos: n=222).

	<u>G. Ponte</u>			<u>G. Vespa</u>		
	<u>Estados Comportamentais</u>			<u>Estados Comportamentais</u>		
	Afliativos	Agonísticos	Reprodutivos	Afliativos	Agonísticos	Reprodutivos
n	90	50	64	165	35	22
proporção	1:	0,6:	0,7	1:	0,2:	0,1
registros/hora	0,1	0,06	0,1	0,2	0,05	0,03

3.1 Comportamentos afiliativos

3.1.1 Catações

No total foram registrados 200 episódios de catação (Tabela 2) (0,1431 registros/hora) em 62 dias (56,4% dos 110 dias amostrados). Somente três episódios ocorreram em tríades e todos os demais ocorreram em díades. Foram observadas autocatações e catações recíprocas, porém foram raras e não foram quantificadas. Do total de registros, a maioria foi realizada entre híbridos e indivíduos de *A. clamitans* (51,5%) (Figura 1). As outras catações foram interespecíficas (11,5%), entre híbridos e indivíduos de *A. caraya* (10,5%), entre híbridos (10%), entre indivíduos de *A. caraya* (9%) e entre indivíduos de *A. clamitans* (7,5%).

Tabela 2: Catações registradas em G. Ponte, G. Vespa e em seus grupos vizinhos (n=200)

Receptores		Emissores							
		<i>A. clamitans</i>			<i>A. caraya</i>			Híbrido	
		♂ adulto	♀ adulta	Imaturo	♂ adulto	♀ adulta	Imaturo	♀ adulta	Imaturo
<i>A. clamitans</i>	♂ adulto	8 (7*, 1**)	3 (2*)	1	0	10 (4*, 6**)	8 (8**)	65 (48*, 17**)	4 (4**)
	♀ adulta	2 (1*)	0	1	0	2	0	3 (2*)	0
	♂ adulto	0	0	0	0	7 (6**)	0	7 (3*, 3* **, 1**)	0
<i>A. caraya</i>	♀ adulta	1 (1**)	2	0	1 (1**)	0	2 (1**)	6 (2**)	0
	Imaturo	0	0	0	0	8 (8**)	0	0	0
	♀ adulta	30 (25*, 5**)	1 (1*)	0	2 (1***)	2 (2**)	0	8	6 (6**)
Híbrido	♀ adulta	30 (25*, 5**)	1 (1*)	0	2 (1***)	2 (2**)	0	8	6 (6**)
	Imaturo	0	0	0	0	4 (4**)	0	6 (6**)	0

Valores fora dos parênteses representam os totais observados e valores entre parênteses representam apenas os observados em coletas sistematizadas de G. Ponte (*) ou de G. Vespa (**). G. Ponte emissor em G. Vespa (***) ; G. Vespa emissor em G. Ponte (***) .

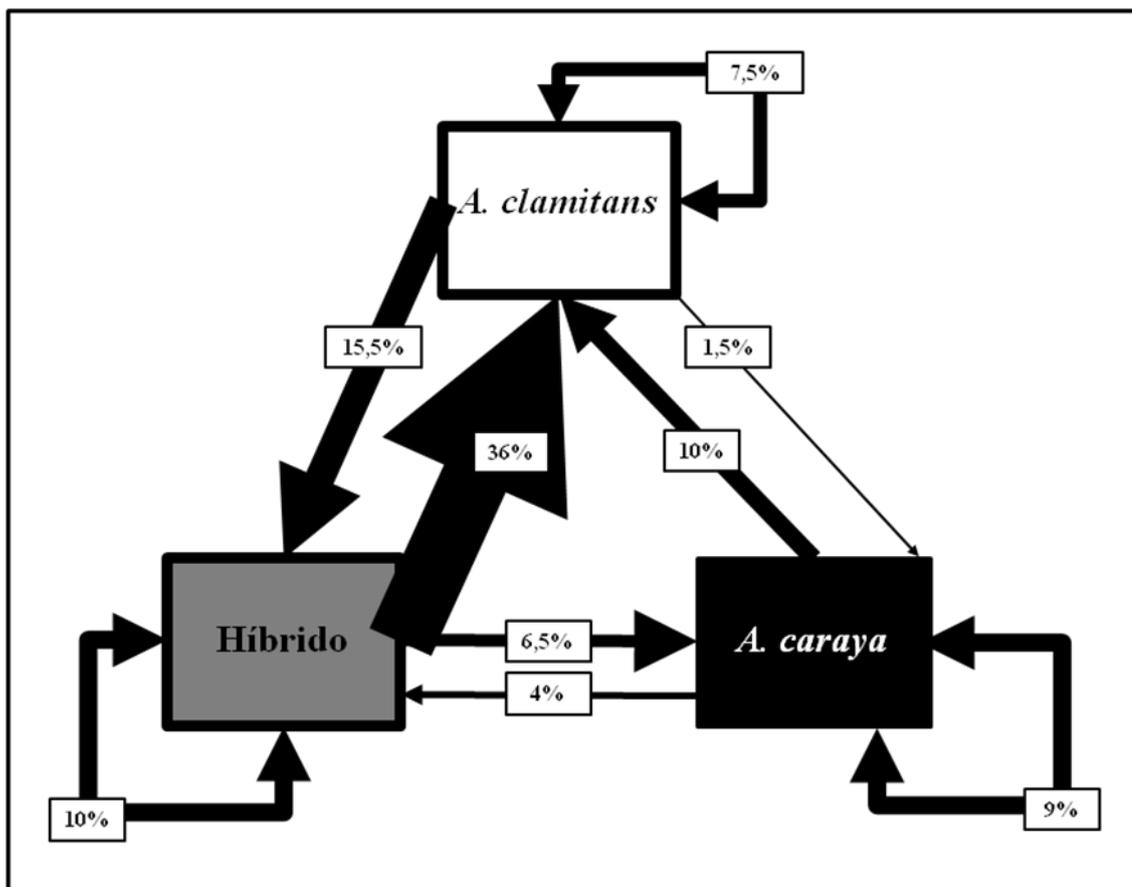


Figura 1: Sociograma das proporções de catação entre os táxons de *Alouatta* (n=200). A largura das setas é proporcional às porcentagens de catação. A seta aponta do táxon emissor para o receptor.

Do total de registros, 176 foram coletados de forma sistematizada nos dois grupos de estudo e outros 24 foram registrados em grupos vizinhos dos grupos de estudo (Tabela 2). Para o G. Ponte foram registrados 97 episódios (0,1322 registro/hora) em que pelo menos um indivíduo do grupo esteve presente e, da mesma forma, para o G. Vespa, foram registrados 83 episódios (0,1250 registro/hora) (Figura 2). Quatro registros foram comuns aos dois grupos e ocorreram durante um encontro intergrupar. As catações corresponderam a baixos percentuais do padrão de atividade diário anual de ambos os grupos (0,2% para cada grupo).

Fêmeas adultas foram as maiores emissoras e os machos adultos os maiores receptores de catação. Fêmeas adultas mais emitiram (34,3 registros por fêmea adulta ou 0,0737 registros/hora) do que receberam catações (14,7 registros por fêmea adulta ou 0,0315 registros/hora) e machos adultos mais receberam (17,7 registros por macho adulto ou 0,0758 registros/hora) do que emitiram (7 registros por macho adulto ou 0,030 registros/hora). Indivíduos imaturos emitiram e receberam em proporções iguais (9,5 registros/imaturos ou 0,0136 registros/hora e 9 registros/imaturo ou 0,0129 registros/hora, respectivamente).

Catações intrassexuais entre indivíduos adultos foram raras. Somente 4% foram entre fêmeas adultas (1,7% no G. Ponte e 2,3% no G. Vespa) e 4,6% entre machos adultos (4% no G. Ponte e 0,6% no G. Vespa). A maior parte das catações (71%) foram intersexuais entre indivíduos adultos (49,4% no G. Ponte e 21,6% no G. Vespa).

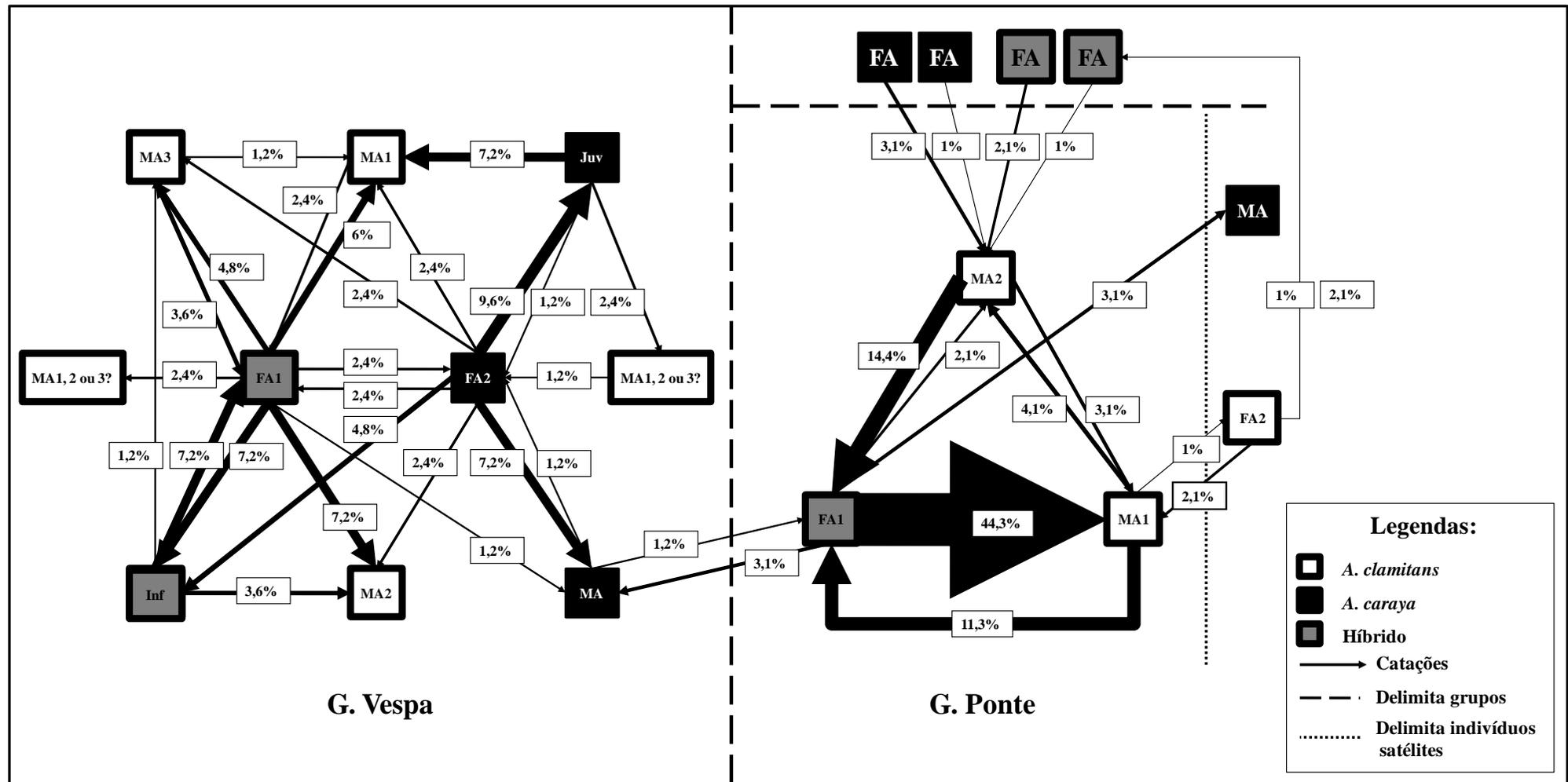


Figura 2: Sociograma das proporções de catação observadas no G. Vespa (n=83) e no G. Ponte (n=97). A largura das setas é proporcional às porcentagens. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor.

Ao longo do ano, o número de catações diferiu entre as estações nos dois grupos (G. Ponte: $\chi^2 = 16,113$, g.l.= 3, p= 0,0011; G. Vespa: $\chi^2 = 15,843$, g.l.= 3, p= 0,0012) e para ambos, a maior parte ocorreu no outono (Figura 3) [G. Ponte: 39,2% no outono, 29,9% no inverno, 17,5% no verão e 13,4% na primavera (n=97); G. Vespa: 43,4% no outono, 22,9% no verão, 18,1% na primavera e 15,7% no inverno (n=83)].

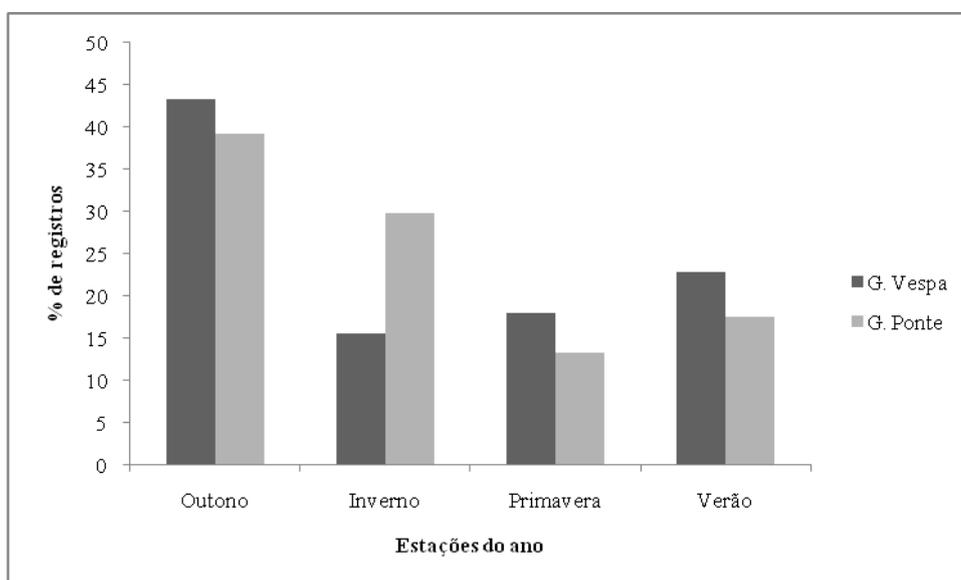


Figura 3: Distribuição sazonal das catações em coleta sistematizada do G. Ponte (n=95) e do G. Vespa (n=82).

Nos dois grupos, as catações foram observadas em todos os períodos do dia, com proporções similares para o período da manhã e da tarde (G. Ponte: 53,7% à tarde e 46,3% pela manhã, n=95; G. Vespa: 54,3% pela manhã e 45,7% à tarde, n=82). Entretanto, não foram distribuídas igualmente ao longo das horas do dia (G. Ponte: $\chi^2 = 41,263$, g.l.= 14, p= 0,0002; G. Vespa: $\chi^2 = 40,561$, g.l.= 14, p= 0,0002), apresentando ao menos três picos que

ocorreram em horários semelhantes nos dois grupos (Figura 4). Um pico ocorreu pela manhã das 7:01 h às 9:00 h nos dois grupos; outro pico ocorreu durante o meio do dia e começo da tarde, das 12:01 h às 15:00 h no G. Ponte, e no meio da tarde, das 14:01 h às 15:00 h no G. Vespa; e um último pico no final do dia das 17:00 h às 18:00 h nos dois grupos.

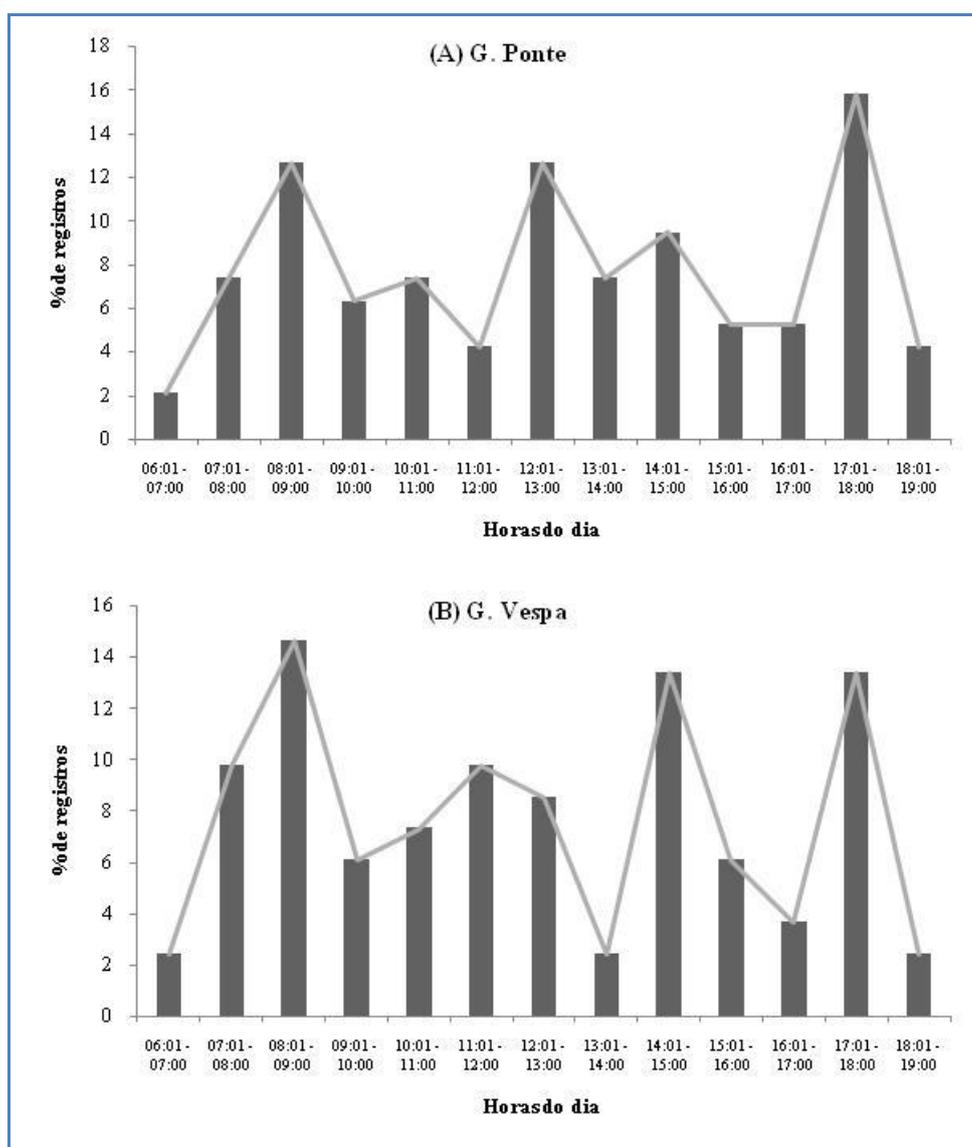


Figura 4: Distribuição anual do somatório das catações para cada hora do dia para A) G. Ponte (n=95) e para B) G. Vespa (n=82).

3.1.1.1 Catações no G. Ponte

Do total de catações do grupo (n=97), 79,4% foram realizadas entre os indivíduos residentes, 6,2% entre indivíduos residentes e satélites, e 14,4% foram entre o G. Ponte e indivíduos de outros grupos (catações intergrupais).

A fêmea híbrida (FA1) foi quem mais emitiu [0,0694 registros/hora (51 catações em 734 h)], mas pouco recebeu [0,0354 registros/hora (26 catações em 734 h)]. FA1 emitiu 88,2% de suas catações para os dois machos de *A. clamitans* residentes do grupo. Deste total, 84,3% foi para MA1 e 3,9% para MA2. As restantes foram direcionadas em iguais proporções para machos adultos de *A. caraya* (5,9% para um macho satélite e 5,9% para MAcar do G. Vespa). Das catações recebidas, 96,2% foram dos machos residentes de *A. clamitans* (53,9% e 42,3% provenientes de MA2 e MA1, respectivamente) e 3,9% foram extragrupo provenientes do macho adulto de *A. caraya* (MAcar) do G. Vespa.

O macho de *A. clamitans* MA1 foi o indivíduo que menos emitiu [0,0218 registros/hora (16 em 734 h)] e o que mais recebeu catações [0,0640 registros/hora (47 em 734 h)]. MA1 não participou de catações com indivíduos extragrupo, nem com indivíduos da outra espécie. MA1 emitiu 93,8% de suas catações para os indivíduos residentes, sendo a maioria para a fêmea híbrida FA1 (68,8%), seguido do macho MA2 (25%), e da fêmea satélite FA2 (6,3%). Das catações recebidas, 93,6% foram provenientes dos indivíduos residentes, principalmente emitidas por FA1 (89,4%), seguidas de MA2 (6,4%) e de FA2 (4,3%).

O macho de *A. clamitans* MA2 emitiu 0,0402 registros/hora (17 em 423 h) e recebeu 0,0307 registros/hora (13 em 423 h). MA2 emitiu mais catações e recebeu menos do que MA1. MA2 emitiu catações apenas para indivíduos residentes, sendo 82,4% para FA1 e

17,7% para MA1. Entretanto, recebeu mais catações extragrupo (53,9%) do que de indivíduos residentes (46,15: 30,8% e 15,4% de MA1 e FA1, respectivamente), e 30,8% das catações recebidas foram interespecíficas (n=4) realizadas no mesmo dia por duas fêmeas de *A. caraya* durante um encontro intergrupar. Em três dessas catações, uma dessas fêmeas foi até ele para realizar a catação, e em outra, ele foi até a outra fêmea se oferecer para ser catado. As restantes 23,1% de catações recebidas foram feitas por duas fêmeas híbridas. Todas essas fêmeas extragrupo que interagiram com MA2 pertenceram ao agrupamento formado só por fêmeas (Capítulo 2).

Em relação aos indivíduos satélites, a fêmea de *A. clamitans* FA2 emitiu e recebeu catações em mesma quantidade [0,0429 registros/hora (três emissões e três recepções em 70 h)]. FA2 emitiu 66,7% de suas catações para o macho MA1 e 33,3% para outra híbrida do grupo que só continha fêmeas. Recebeu 33,3% de MA1 e 66,7% da híbrida do grupo de fêmeas. O macho de *A. caraya*, associado nos meses de janeiro e março de 2008, participou de catações somente recebendo de FA1 [0,1875 registros/hora (três em 16 horas)]. Já o macho de *A. caraya* associado no começo do estudo em 2007 não participou de catações junto ao grupo.

3.1.1.2 Catações no G. *Vespa*

Do total de catações do grupo (n=83), a maioria ocorreu entre indivíduos residentes (95,2%), sendo 47% entre indivíduos do subgrupo *clamitans*, 19,3% entre indivíduos do subgrupo *caraya*, 29% entre os subgrupos e 4,8% intergrupais (entre MAcar e FA1 do G. Ponte). A maioria das catações envolveu híbridos (61,4%: 31,3% com *A. clamitans*, 18,1% entre híbridos e 12% com *A. caraya*). Catações intraespecíficas corresponderam a 20,5% (apenas um registro foi entre indivíduos de *A. clamitans* e o restante foi entre indivíduos de *A.*

caraya) e as interespecíficas corresponderam a 18,1%. Em cinco episódios não foi possível identificar em nível individual qual dos machos de *A. clamitans* foi o participante das catações.

Os indivíduos de *A. caraya* (FA2 e MAcar) foram os que, respectivamente, mais emitiram e receberam catações em proporção ao número de horas de observação. FA2 mais emitiu [0,1008 registros/hora (26 em 258 horas)] do que recebeu [0,0193 registros/hora (5 em 258 horas)], e MAcar mais recebeu [0,0437 registros/hora (10 em 229 horas)] do que emitiu [0,0087 registros/hora (2 em 229 horas)]. Cerca de 53,9% das catações que FA2 emitiu foram para conspecíficos de seu subgrupo (30,8% para JUV e 23,1% para MAcar), 23,1% para híbridos [15,4% para INF2 e 7,7% para FA1)] e 23,1% para heteroespecíficos (7,7% para cada um dos machos de *A. clamitans*). Cerca de 40% das catações que FA2 recebeu foram da híbrida FA1, 40% de conspecíficos (20% de MAcar e 20% de JUV) e 20% de heteroespecíficos (de um macho de *A. clamitans* residente não identificado). MAcar emitiu apenas duas catações, sendo uma intragrupal para FA2 e outra extragrupo para FA1 do G. Ponte. Cerca de 60% das catações que recebeu foram de FA2, 10% de FA1 e 30% de FA1 do G. Ponte.

A fêmea híbrida FA1 foi a segunda maior emissora do grupo [0,0549 registros/hora (26 em 473 horas)] e recebeu maior taxa de catação [0,0275 registros/hora (13 em 473 horas)] do que FA2. Cerca de 88,5% das catações que FA1 emitiu foram para indivíduos do seu subgrupo (23,1% para INF2, 23,1% para MA2, 19,2% para MA1, 15,4% para MA3, 7,7% para machos de *A. clamitans* não identificados) e 11,5% foram para indivíduos do outro subgrupo (7,7% para FA2 e 3,8% para MAcar). Das catações que recebeu, 46,2% foram de INF2, 23,1% de MA3, e iguais de 15,4% de MA1 e FA2.

Depois das fêmeas, os indivíduos imaturos foram os que mais emitiram catações, mas receberam exclusivamente das fêmeas e em proporções similares às que emitiram. JUV emitiu 0,0350 registros/hora (9 em 257 horas) e recebeu 0,0311 registros/hora (8 em 257 horas); INF2 emitiu e recebeu 0,0277 registros/hora (10 em 361 horas). Das catações que JUV emitiu, 88,9% foram interespecíficas para os machos de *A. clamitans* (66,7% para MA1 e 22,2% para um não identificado) e 11,1% conspecíficas para FA2, da qual foi o único indivíduo de quem recebeu catações. Das catações que INF2 emitiu, 60% foram para sua mãe FA1 e 40% para machos de *A. clamitans* (30% para MA2 e 10% para MA3). Cerca de 60% das catações que INF2 recebeu foram provenientes de sua mãe e 40% de FA2.

Todos os machos de *A. clamitans* mais emitiram do que receberam catações. O maior emissor [0,0077 registros/hora (4 em 519 horas)] e menor receptor [0,0135 registros/hora (7 em 519 horas)] foi MA3. MA1 emitiu 0,0040 registros/hora (2 em 497 horas) e foi o que mais recebeu [0,0282 registros/hora (14 em 497 horas)]. MA2 não emitiu catações e recebeu 0,0241 registros/hora (11 em 455,5 horas). Todas as catações que MA3 emitiu foram direcionadas para o subgrupo *clamitans* (75% para FA1 e 15% para MA1), e recebeu de ambos os subgrupos (57,1% de FA1, 28,6% de FA2 e 14,3% de INF2). MA1 emitiu somente duas catações (para a híbrida FA1) e recebeu mais dos indivíduos do subgrupo *caraya* (57,1%: 42,9% de JUV e 14,3% de FA2) do que do subgrupo *clamitans* (42,9%: 35,7% de FA1 e 7,2% de MA3). MA2 recebeu mais do subgrupo *clamitans* (81,8%: 54,5% de FA1 e 27,3% de INF2) do que do subgrupo *caraya* (18,2% de FA2).

3.1.1.3 Solicitações de catação

O comportamento de solicitação de catação foi observado em todas as classes sexo-etárias de ambas as espécies e também entre heteroespecíficos. As solicitações ocorreram

principalmente nos machos adultos em direção às fêmeas adultas. Os indivíduos solicitantes se aproximavam de outro indivíduo, deitavam-se de costas exibindo e oferecendo a barba, ou de lado expondo a lateral do corpo e então o outro indivíduo realizava a catação na parte exposta. No G. Ponte houve maior taxa de solicitações (n=31, 32% das catações) do que no G. Vespa (n=16, 19,3% das catações), entretanto, somente no G. Ponte houve casos em que o solicitante não obteve sucesso em receber catações.

Das solicitações observadas no G. Ponte, a maior parte foi de MA1 em direção a FA1 (74,2%). As demais foram de MA2 a FA1 (6,5%), MA1 a MA2 (6,5%); um macho satélite de *A. caraya* a híbrida FA1 (6,5%), MA2 a uma fêmea híbrida (3,2%) e, uma interespecífica, sendo deste macho a uma fêmea de *A. caraya* (3,2%). Solicitações não correspondidas foram observadas somente entre MA1 em direção a FA1. A não correspondência de FA1 para MA1 foi verificada ao longo de todo o estudo, porém, MA1 solicitou FA1 em maior quantidade e recebeu em menor quantidade no verão, quando FA1 estava interessada nos machos de outros grupos e mais resistente às solicitações deste macho residente.

No G. Vespa todas as solicitações observadas foram correspondidas e, metade das ocorrências foi realizada por machos de *A. clamitans* em direção às fêmeas (50%). MA3 foi o macho que mais solicitou (25%: 18,8% a FA1 e 6,3% a FA2), seguido por MA2 (12,5%: 6,3% a FA1, e 6,3% a FA2) e por fim MA1 (6,3% a FA2). MAcar solicitou FA2 (6,3%). Fêmeas solicitaram apenas os machos de seus subgrupos (25%: 12,5% FA1 a MA3, 6,5% FA1 a MA1, e 6,5% FA2 a MAcar) e imaturos solicitaram apenas suas mães (18,8%: 12,5% INF2 a FA1, e 6,5% JUV a FA2).

3.1.1.4 Catações em contexto utilitário evidente

No G. Ponte, durante a primeira estação de coleta (outono), notou-se que MA2 e FA1 possuíam bicheiras (provável infestação de *Alouattamyia* sp.) na região do peito e do pescoço, respectivamente, e FA1 tinha ânsias e vômitos frequentemente. Durante este período foram registradas 11 catações nesses ferimentos. Destas, nove foram realizadas por MA2 em FA1 (53% de todas as catações emitidas por MA2) e duas por MA1, sendo uma em MA2 e outra em FA1. As catações que FA1 recebeu nesses ferimentos corresponderam a 38,5% do total de catações que recebeu ao longo do estudo.

3.1.1.5 Catações de fêmeas em contextos manipulativos?

Foram observadas no G. Ponte 13 ocasiões de catações realizadas por FA1 em MA1, em aparente contexto manipulativo ou para alívio de tensões. FA1 iniciou catações em MA1 logo após três cópulas que ela realizou com machos extragrupo: duas ocasiões diferentes com machos de *A. clamitans* do G. Vespa e uma ocasião com um macho híbrido. Em outra ocasião, FA1 seguia um macho de *A. caraya* que estava interessada e MA1 a seguia muito próximo. Durante este deslocamento, FA1 parou três vezes e catou rapidamente MA1, e instantaneamente voltava a seguir o outro macho. FA1 também catou MA1 logo após cinco encontros intergrupais onde MA1 acompanhou os rugidos que FA1 iniciou para o grupo de fêmeas que emitia comportamentos agonísticos contra ela (e.g. esfregação das costas, investidas, coalizões de investidas). Em outra ocasião, FA1 catou MA1 imediatamente após ele ter rugido em área de confronto para outro grupo que não pôde ser identificado. FA1 também catou MA1 imediatamente após ele ter expulsado um macho de *A. caraya* que se aproximava.

No G. Vespa, catações de fêmeas em contextos semelhantes foram menos aparentes e foram evidentes em sete ocasiões que tiveram aparente papel de alívio de tensões após ou durante eventos de estresse. Em duas ocasiões, FA2 foi até FA1 e a catou. Em seguida, pegou o infante (INF2) das costas de FA1 para abraçá-lo e carregá-lo. Após alguns minutos FA1 foi até eles e pegou o infante das costas da outra fêmea sem agonismo aparente. Em outra ocasião, FA1 fez catação em MAcar enquanto ele estava de pelos eriçados e rugindo durante um encontro intergrupar. FA1 também fez catação em MA2 que estava de pelos eriçados, pois entrou em agonismo com MA3, por este macho ter chegado perto dela. FA2 fez catação em MAcar imediatamente após ele ter eriçado os pelos porque detectaram um grupo vizinho. Após isso, macho e fêmea de pelos eriçados começaram a latir em direção ao outro grupo e imediatamente JUV fez catação em FA2 que ainda estava de pelos eriçados.

3.1.1.6 Catações em contexto reprodutivo

Catações em contextos reprodutivos foram utilizadas por adultos de ambos os sexos, de ambas as espécies e híbridos e, de modo interespecífico, tanto como comportamento pré-copulatório como pós-copulatório.

No G. Ponte, as catações emitidas por machos adultos pareceram estar relacionadas principalmente a contextos reprodutivos. Machos adultos emitiram catações em fêmea adulta (FA1) em apenas 12 dos 58 dias amostrados. Destes 12, oito dias apresentaram episódios reprodutivos (em cinco ocorreram cópulas e inspeções genitais e em outros três ocorreram ao menos inspeções genitais de machos em fêmeas). Machos emitiram catações imediatamente antes de duas cópulas e imediatamente após duas outras cópulas. FA1 também emitiu catações em contextos reprodutivos e estas foram imediatamente antes de quatro cópulas. Vale ressaltar um registro de catação recíproca entre uma fêmea híbrida (mas com

característica ginandromórficas) e uma fêmea de *A. caraya* pertencentes ao grupo formado apenas por fêmeas. Essas catações precederam as inspeções vaginais entre elas, que também foram recíprocas.

No G. Vespa, as catações dos machos adultos em fêmeas adultas não foram aparentemente tão relacionadas a contextos reprodutivos como no G. Ponte. Machos adultos emitiram catações em nove dos 54 dias amostrados, mas, em apenas três desses dias ocorreram comportamentos reprodutivos (cópulas). Nos outros dias os machos emitiram catações nas fêmeas (principalmente MA3 em FA1 e MAcar em FA2), pois elas solicitavam sem contexto reprodutivo aparente. Machos emitiram catações em apenas duas cópulas, sendo uma catação interespecífica realizada antes da cópula por um dos machos de *A. clमितans* em FA2 e outra realizada por MAcar após a cópula extragrupo com FA1 do G. Ponte. Em relação às fêmeas, somente FA2 realizou duas catações (interespecíficas) pré-copulatórias em MA2, mas este se afastou dela e, imediatamente após isso, ela foi até MA1 para copular.

3.1.1.7 Catações no cuidado da prole

No G. Vespa, todas as catações recebidas pelos imaturos foram provenientes das duas fêmeas adultas, que corresponderam a 21,7% do total de catações do grupo. As catações emitidas pelas fêmeas em direção aos imaturos corresponderam a 34,6% de todas as catações que elas emitiram. Catações maternais foram importantes: FA1 dirigiu mais catações para seu filho INF2 e FA2 para seu filho JUV, do que dirigiram para qualquer outro indivíduo do grupo. Catações alomaternais ocorreram somente de FA2 para INF2 (ver abaixo).

3.1.2 Cuidados alomaternais

Cuidados alomaternais só foram observados no G. Vespa (n=31, 0,0467 registros/hora). O comportamento mais frequente foi o de indivíduos adultos (que não as

mães) deixarem os imaturos explorarem seus corpos (64,5%), seguidos de catação (9,7%), mexer no filhote que está no colo da mãe (6,5%), descansar o imaturo no ventre (6,5%), descansar o imaturo nas costas (3,2%), abraçar (3,2%), carregar nas costas durante deslocamento (3,2%) e inspecionar a genitália (3,2%). As fêmeas executaram mais desses comportamentos (58,1%) do que os machos (41,9%), entretanto a diferença não foi significativa ($\chi^2 = 0,806$, g.l.= 1, $p = 0,3692$). A maior parte foi entre indivíduos do subgrupo *clamitans* com os do subgrupo *caraya* (61,3%) do que entre indivíduos do mesmo subgrupo (38,7%), mas a diferença também não foi significativa ($\chi^2 = 1,581$, g.l.=1, $p = 0,2812$). Comportamentos alomaternais foram mais frequentes entre *A. caraya* e híbridos (54,8%), seguido de *A. clamitans* e híbrido (35,5%), interespecíficos (6,5%) e entre indivíduos de *A. caraya* (3,2%).

FA2 foi quem mais executou (35,5%), seguida de MA2 (29%), MAcar (12,9%), FA1 (6,5%) e MA3 (6,5%). MA1 e um macho não identificado de *A. clamitans* executaram apenas 3,2% cada um. INF2 foi o maior receptor com 83,9% dos registros. As díades mais frequentes foram FA2 e INF2 (35,5%), MA2 e INF2 (29%), MAcar e INF2 (12,9%) e iguais 3,2% para outras díades [FA1 e JUV, FA1 e INF1, MAcar e INF1, MA3 e INF1, MA3 e INF2, MA(?) e INF2, e MA1 e JUV]. Vale ressaltar dois comportamentos alomaternais de longa duração: um ocorrido entre FA1 e JUV (quando este ainda era infante) em uma ocasião em que este imaturo foi descansar no ventre de FA1 no final do dia e amanheceu no dia seguinte também no ventre desta fêmea. Outro caso ocorreu quando MA1 descansava deitado de ventre em um galho e permitiu que JUV dormisse também deitado de ventre em suas costas durante aproximadamente três horas consecutivas.

3.1.3 Brincadeiras

As brincadeiras (n=60) ocorreram em todas as classes etárias de ambas as espécies e híbridos, mas principalmente envolvendo imaturos (juvenis e infantes) e estes com machos adultos e subadultos (Figura 5). A participação de fêmea adulta só foi observada em uma ocasião. Apenas quatro registros ocorreram em tríades (no G. Vespa), sendo todos os demais em díades. No G. Ponte foram registradas três brincadeiras intragrupais e no G. Vespa 55 brincadeiras intragrupais. Uma brincadeira foi comum aos dois grupos e houve uma brincadeira interespecífica entre imaturos de um grupo vizinho do G. Ponte.

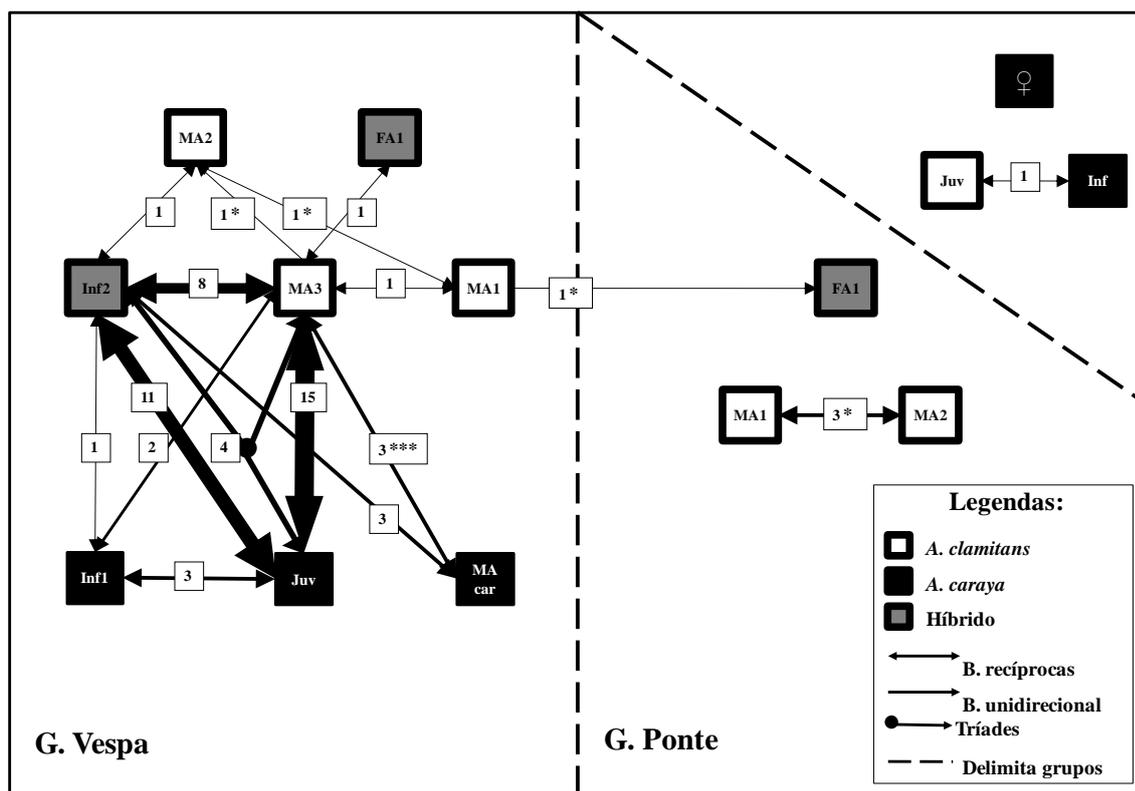


Figura 5: Sociograma dos comportamentos com padrão motor de brincadeiras nos grupos de *Alouatta* (n=60). (*) Ocorrência de um comportamento infantilizado por um macho adulto

(brincadeira em contexto manipulativo? Ver abaixo). A largura das setas é proporcional ao número de brincadeiras. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor.

No G. Ponte as três brincadeiras intragrupais (0,0041 registros/hora) envolveram somente os dois machos adultos. FA1 foi alvo de uma tentativa de brincadeira intergrupais realizada por MA1 do Grupo Vespa, no entanto ela aparentemente não respondeu (ver abaixo).

No G. Vespa foram observados 55 episódios de brincadeiras intragrupais (0,0828 registros/hora). Neste grupo, as brincadeiras ocorreram ao longo de todo o ano, mas não foram distribuídas uniformemente ao longo das estações ($\chi^2 = 11,545$, g.l.= 3, $p = 0,0091$), sendo baixas apenas no inverno e altas e constantes nas outras estações em que houve o desenvolvimento do infante INF2 (Figura 6). A maioria das brincadeiras ocorreu entre indivíduos dos subgrupos *clamitans* e *caraya* (61,8%), envolvendo na maior parte das vezes indivíduos imaturos (87,3%: 54,6% entre imaturos e adultos; 32,7% entre imaturos) e o restante ocorreu somente entre adultos (12,7%). Os quatro registros de tríades envolveram um *A. clamitans* (MA3), um *A. caraya* (JUV) e um híbrido (INF2). De fato, estes foram os indivíduos que mais brincaram. Dos registros em díades (n=51), 39,2% foram interespecíficos, 29,4% foram entre híbrido e *A. caraya*, 19,6% entre híbrido e *A. clamitans* e iguais 5,9% foram monoespecíficos tanto para *A. clamitans* quanto para *A. caraya*.

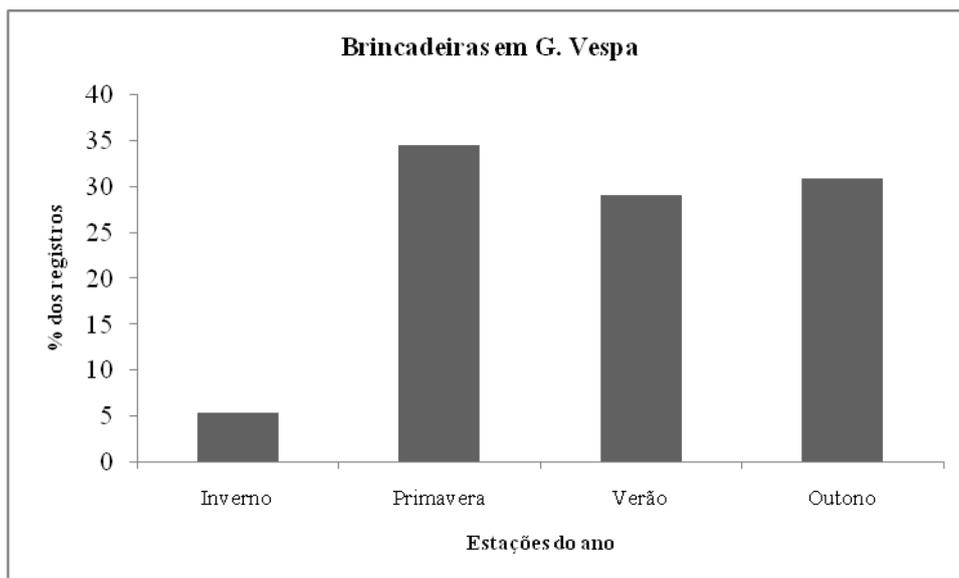


Figura 6: Distribuição das brincadeiras no G. Vespa ao longo das estações do ano. O baixo número desses comportamentos no inverno deve-se à presença de somente um juvenil no grupo (JUV) e, o aumento nas outras estações, corresponde ao desenvolvimento motor do outro infante (INF2), nascido no inverno.

O macho de *A. clamitans* MA3 foi o indivíduo que mais participou, estando presente em 63,6% das brincadeiras. Depois se seguiram JUV que participou de 60%, INF2 que participou de 51%, INF1 e MAcar que participaram cada um em 11% das brincadeiras, MA1 e MA2 que participaram cada um em 3,6% das brincadeiras e FA1 que participou somente em 1,8% do total. As duplas que mais brincaram juntas foram MA3 e JUV (34,5%), JUV e INF2 (27,3%), MA3 e INF2 (21,8%), INF1 e JUV (5,5%), INF2 e MAcar (5,5%) e MA3 e MAcar (5,5%). As outras díades ocorreram em menos do que 2% do total. Vale ressaltar duas ocasiões em que INF2 quis brincar com MA2 e este macho adulto investiu contra ele nas duas vezes. Na terceira tentativa de INF2, MA2 brincou com o infante.

3.1.3.1 Comportamentos infantilizados: brincadeiras manipulativas?

Alguns comportamentos infantilizados emitidos por machos, com padrões motores de brincadeiras, pareceram ter função manipulativa (n=7). Este comportamento foi emitido (em aparente situação de estresse ou conflito) por machos subordinados de *A. clamitans* em direção aos machos dominantes. Este comportamento consistiu em se deslocar em direção ao outro macho de hierarquia superior, ou passando entre mais de um desses machos, indo em direção a uma fêmea (ou fonte de alimento como flores e folhas novas), balançando a cabeça e emitindo vocalizações infantilizadas semelhantes a rosnados e, em algumas vezes, dando mordiscadas em cipós e tentando pegar com a mão o outro indivíduo. Após este comportamento, o animal emissor seguia até o recurso.

No G. Ponte houve uma ocasião que MA2 emitiu este comportamento para MA1 que estava ao lado de FA1 e após a brincadeira, MA2 tentou chegar ao lado da fêmea, mas MA1 não permitiu. Após dois minutos do término da brincadeira, MA2 investiu e suplantou MA1 para dormir ao lado de FA1.

No G. Vespa houve seis emissões de comportamentos semelhantes, emitidas quatro vezes por MA3 e duas vezes por MA1. MA3 emitiu três vezes de forma interespecífica para MAcar, sendo que duas vezes foram logo após sua cópula com FA2 quando MAcar se aproximou, e uma vez para transpassar MAcar e chegar perto de FA2 que estava no estro. Em nenhuma dessas vezes MAcar emitiu agonismo em direção a MA3. MA3 também emitiu este comportamento para MA2 quando este último chegou ao mesmo galho em que ele se alimentava e imediatamente após o comportamento infantilizado, MA2 suplantou MA3. Já MA1 emitiu uma vez para MA2 imediatamente após copular com FA2, quando MA2 viu e eriçou o pelo. MA1 parou de copular e emitiu o comportamento infantilizado e não recebeu

agonismo. Na outra vez, MA1 emitiu este comportamento durante um encontro intergrupar com o G. Ponte para transpassar ao menos três machos de *A. clamitans* e chegar perto e tocar em FA1 do G. Ponte. Durante esta ocasião, MA1 do G. Ponte e MA2 e MA3 do G. Vespa estavam em agonismo, alguns latindo e outros com o pelo eriçado, quando MA1 do G. Vespa transpôs todos os machos emitindo o comportamento infantilizado e chegou perto de FA1 do G. Ponte e a tocou. Aparentemente nenhum dos machos, nem FA1, responderam e após isso, o macho saiu da árvore de confronto rapidamente.

3.2 Comportamentos reprodutivos

3.2.1 Cópulas

As cópulas envolveram indivíduos adultos e subadultos de ambas as espécies e híbridos (n=44; 0,0315 registros/hora). A maioria das cópulas, 59,1%, envolveu híbridos (38,1% com *A. clamitans*, 25% com *A. caraya* e 2,3% entre híbridos) (Figura 7). Cópulas entre indivíduos de *A. clamitans* corresponderam a 25%, e cópulas interespecíficas corresponderam a 15,9% do total. Não foram observadas cópulas entre indivíduos de *A. caraya*.

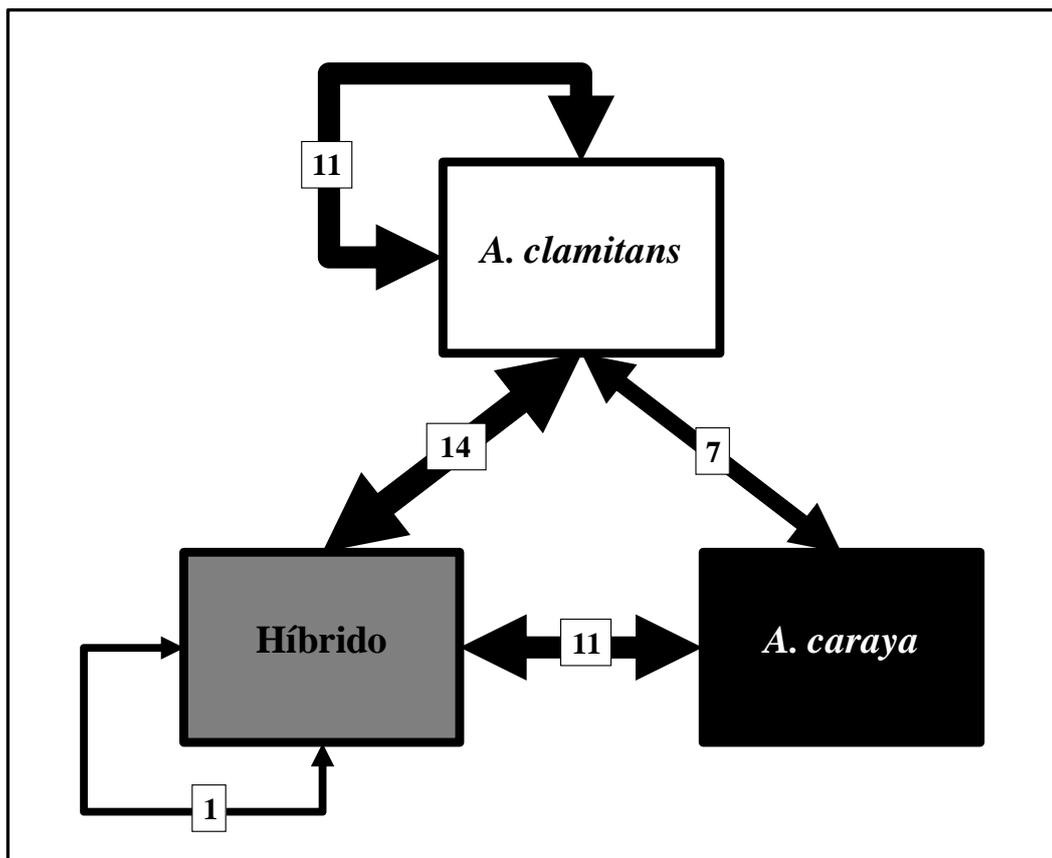


Figura 7: Sociograma das cópulas entre os táxons de *Alouatta* observadas nos dois grupos de estudo (n=44). A largura das setas é proporcional ao número de cópulas.

No G. Ponte foram registradas 35 cópulas (0,0477 registros/hora) em 15 dias diferentes em que pelo menos um indivíduo do grupo participou da cópula. As cópulas no G. Ponte não foram distribuídas igualmente ao longo das estações do ano ($\chi^2 = 12,886$, g.l. = 3, $p = 0,0049$), ocorrendo em maior número nas duas estações úmidas (42,9% no verão e 37,1% na primavera) e menos nas duas estações secas (11,4% no outono e 8,6% no inverno) (Figura 8). No G. Vespa foi registrado um número menor de cópulas, 15 (0,0223 registros/hora), em 10 dias diferentes e ocorreram em proporções semelhantes ao longo do ano ($G = 1,8003$, g.l. = 3, $p = 0,6149$) (33,3% no inverno, 33,3% no verão, 20% no outono, e 13,3% na primavera)

(Figura 8). Seis cópulas foram comuns aos dois grupos e ocorreram em encontros intergrupais.

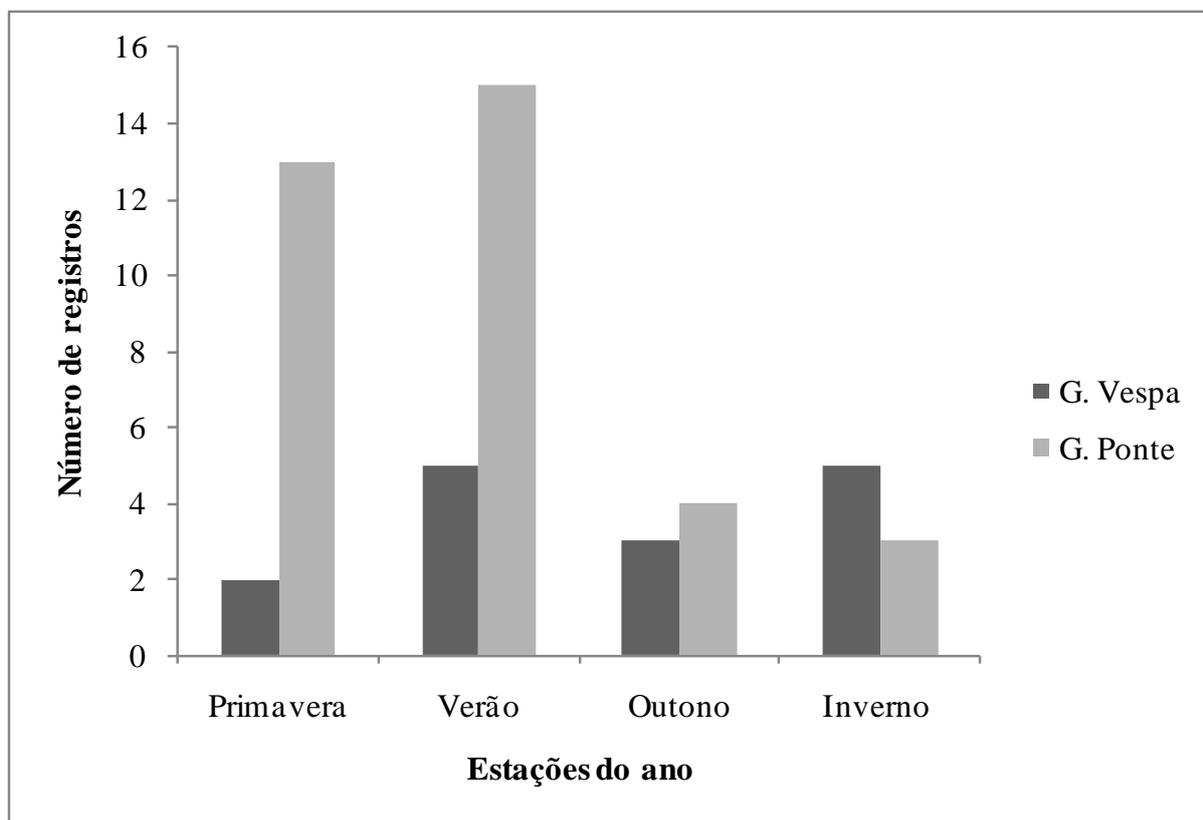


Figura 8: Número de cópulas nos grupos de *Alouatta* ao longo das estações do ano no G. Vespa (n=15) e no G. Ponte (n=35).

No G. Ponte somente sete cópulas (20%) foram entre os indivíduos residentes e ocorreram somente entre MA1 e FA1 (Tabelas 3 e 4). Dessas, notou-se que apenas uma vez (no outono) FA1 foi até MA1 para copular. Este então saiu de perto de MA2 onde estava descansando e imediatamente FA1 foi atrás dele e então copularam na árvore vizinha. As duas cópulas entre esta díade ocorridas no verão foram forçadas por MA1 que segurava e levantava

a cauda da fêmea por várias vezes. Em duas outras ocasiões, uma no outono e outra no verão, MA1 tentou forçar uma cópula com FA1 e esta não permitiu, vocalizando (grunindo) e saindo de perto dele.

Cinco cópulas (14,3%) foram observadas entre FA1 e machos satélites de *A. caraya* (uma com o macho subadulto associado no começo do estudo e outras quatro com o macho associado no final do estudo) e as demais 23 cópulas (65,7%) foram entre indivíduos do G. Ponte e indivíduos de grupos vizinhos (cópulas extragrupo).

Tanto MA1 quanto FA1 copularam 21 vezes cada um ao longo do estudo (Tabelas 3 e 4). FA1 copulou 10 vezes com machos de *A. clamitans* (MA1 e mais dois outros), 10 vezes com machos de *A. caraya* (quatro machos diferentes) e uma vez com um macho híbrido, totalizando oito parceiros diferentes. Em todas as cópulas extrapar de FA1, notou-se que ela era extremamente interessada nesses machos, sendo que os procurava, vocalizava (mugido) e ia até eles para copular. Todas as cópulas extrapar de FA1 foram à vista do macho residente que só ficava indiferente perante as cópulas com os machos satélites de *A. caraya*. Nas outras ocasiões, MA1 eriçava os pelos, vocalizava (latido), seguia FA1 ou investia contra os outros machos, mas não conseguia impedir.

MA1 copulou 11 vezes com uma única fêmea extragrupo de *A. clamitans* (cópulas consecutivas em uma única manhã) e outras 10 vezes com três híbridas diferentes (FA1 e mais outras duas extragrupo), totalizando quatro parceiras. Na cópula com a fêmea de *A. clamitans*, esta esperou MA1 chegar, separada do resto de seu grupo, enquanto FA1 seguia um grupo de *A. caraya*. Nas cópulas com as duas outras fêmeas híbridas, elas que vieram até MA1 para copular e investiram e expulsaram FA1.

Tabela 3: Cópulas intra- e extragrupo da fêmea híbrida (FA1) do G. Ponte com diferentes machos

	Machos de <i>A. clamitans</i>			Machos de <i>A. caraya</i>				Macho híbrido	Total
	MA1	MA a	MA G. Vespa	MA a	MA b	MA c	MA G. Vespa	MA a	
FA1	7	1	2	1	4	1	4	1	
Total			10			10		1	21

Tabela 4: Cópulas intra- e extragrupo do macho de *A. clamitans* (MA1) do G. Ponte com diferentes fêmeas

	Fêmea de <i>A. clamitans</i>		Fêmeas híbridas			Total
	FA a	FA1	FA a	FA b		
MA1	11	7	2	1		
Total	11		10		21	

No G. Vespa, a maioria das cópulas foi entre os subgrupos *clamitans* e *caraya* (53,3%), seguido das cópulas extragrupo (46,7%). Não foram observadas cópulas internas aos subgrupos (Tabela 5). O indivíduo que mais copulou foi a fêmea de *A. caraya* FA2 (n=7), sendo que todas as vezes foram cópulas interespecíficas (cinco vezes com MA3 e duas vezes com MA1). MA3 foi o segundo indivíduo que mais copulou (n=6), sendo uma vez com uma fêmea híbrida extragrupo e as demais foram interespecíficas com FA2. Em duas cópulas com MA3, FA2 estava com um recém nascido carregado nas costas (INF1). Depois se seguiu MAcar (n=5) que copulou somente com híbridas e a maioria das vezes extragrupo (uma vez com FA1 e quatro vezes com FA1 do G. Ponte). Esses três indivíduos que mais copularam tiveram apenas dois parceiros de cópula cada um. Os outros registros foram de MA1 que copulou duas vezes com FA2 e duas cópulas de macho(s) de *A. clamitans* do grupo [não identificado(s) individualmente] que copularam com FA1 do G. Ponte em dois encontros intergrupais diferentes.

No G. Vespa, apenas uma cópula ocorreu separada do resto do grupo que foi entre MA3 e FA2. Todas as outras vezes foram à vista dos demais membros do grupo. Em três vezes foram observadas interferências nas tentativas de cópulas feitas por indivíduos residentes, na forma de investidas e vocalizações (latido de machos e grunhidos de fêmeas). Uma ocasião foi emitida por MAcar em direção a MA3 que tentou copular com FA2. Duas outras interferências foram dirigidas a MA1 quando este tentou copular em duas ocasiões diferentes com FA2. A primeira foi emitida por MA2, mas após algum tempo houve a cópula. A segunda foi emitida por FA1.

Tabela 5: Cópulas intra- e intergrupais do G. Vespa

Díades		G. Vespa				Total
		<i>A. clamitans</i>		<i>A. caraya</i>		
		MA1	MA3	MA(?)	MAcar	
G. Vespa	<i>A. caraya</i> FA2	2	5	0	0	
	FA1	0	0	0	1	
G. Ponte	Híbrido FA1	0	0	2	4	
Outros	FA	0	1	0	0	
Total		2	6	2	5	15

3.2.2 Inspeções genitais

Inspeções genitais (n=27; 0,0193 registros/hora) foram realizadas principalmente por machos em fêmeas adultas. Exceção foi uma inspeção de FA2 em INF2 do G. Vespa e um evento em que duas fêmeas adultas (uma híbrida ginandromórfica e uma de *A. caraya*) de um grupo vizinho do G. Ponte fizeram inspeções recíprocas.

A maioria das inspeções envolveu híbridos (74,1%: 48,2% com *A. clamitans* e 22,2% com *A. caraya*), seguidas das inspeções interespecíficas (14,8%), entre indivíduos de *A. clamitans* (7,4%) e entre indivíduos de *A. caraya* (3,7%). Levando-se em conta o total de inspeções que ao menos um indivíduo dos grupos de estudo esteve envolvido (n=25), o G. Ponte envolveu-se em mais inspeções (n=19; 0,0256 registro/hora; em nove dias diferentes) do que o G. Vespa (n=8; 0,0120 registros/hora; em seis dias). Dessas, duas inspeções foram comuns aos dois grupos.

No G. Ponte, uma inspeção não foi realizada diretamente na genitália do indivíduo receptor, sendo que neste caso a fêmea de *A. clamitans* FA2 esfregou repetidamente sua vulva quando estava sentada em um galho ao lado de MA1 e logo após se deslocou cerca de um metro. Imediatamente após isso, MA1 cheirou e lambeu o galho onde ela havia se esfregado. Dos nove dias em que ocorreram inspeções, em oito (88,9% dos dias) ocorreram cópulas. Entretanto, outros sete dias ocorreram cópulas sem inspeções. O número de inspeções foi maior nas estações secas (57,9%: três no outono e oito no inverno) do que nas estações úmidas (47,4%: uma na primavera e sete no verão), entretanto não diferiu significativamente ao longo das estações ($G= 7,8960$, g.l.= 3, $p= 0,559$). A maior parte das inspeções foi realizada entre os indivíduos residentes (68,4%), sendo baixas as taxas com indivíduos satélites (15,8%) e indivíduos de outros grupos (inspeções extragrupo) (15,8%). MA1 foi o maior emissor de inspeções (73,7%), principalmente direcionadas a FA1 (63,2%). MA1 também inspecionou uma vez FA2 e uma vez uma fêmea de *A. clamitans* extragrupo. Já MA2 inspecionou FA1 somente uma vez. FA1 foi a principal receptora de inspeções genitais (89,5%), sendo feitas principalmente pelo indivíduo residente MA1 (70,6% das que recebeu), seguido pelos machos de *A. caraya* (11,8% por um macho satélite e 11,8% pelo macho do G. Vespa) e somente uma vez pelo MA2.

No G. Vespa, todas as inspeções ocorreram em dias com cópulas, mesmo a inspeção entre FA2 e INF2. 50% das inspeções no grupo foram interespecíficas realizadas pelos machos de *A. clamitans* (uma vez MA1, uma vez MA2 e duas vezes MA3) em FA2. As outras inspeções foram realizadas por MAcar em FA1 do G. Ponte (intergrupar) (25%), MAcar em FA2 (12,5%) e FA2 em INF2 (12,5%). FA2 e INF2 foram os únicos residentes do grupo que foram receptores de inspeções.

3.2.3 Movimentos linguais

O comportamento de movimento lingual foi verificado entre machos e fêmeas de *A. clamitans*, de híbridos e, entre híbridos e *A. clamitans*. Nesses casos, ambos os sexos foram emissores e receptores e todas as combinações possíveis ocorreram. Em relação à *A. caraya*, o comportamento só foi observado em machos emitindo e recebendo de fêmeas híbridas. Esse comportamento não foi observado em contexto interespecífico.

Movimentos linguais só envolveram indivíduos do G. Ponte (n=10; 0,0136 registro/hora; em 8 dias diferentes). Somente uma vez este comportamento foi realizado entre indivíduos residentes do grupo (FA1 e MA1) e uma vez com um indivíduo satélite de *A. caraya* (FA1 para o macho). A maioria (80%) foi entre o G. Ponte e indivíduos de outros grupos. Machos e fêmeas emitiram este comportamento em iguais proporções (50% cada sexo). Exceto um registro no outono, todos os demais ocorreram nas estações úmidas (90%), sendo um registro a mais no verão (50%) do que na primavera (40%).

FA1 emitiu 40% e recebeu 40% do total. FA1 emitiu uma vez para MA1, uma vez para um macho satélite de *A. caraya*, uma vez para um macho de *A. clamitans* e uma vez para um macho híbrido, sendo os dois últimos machos extragrupo. Recebeu uma vez de um macho de *A. clamitans*, uma vez de um macho de *A. caraya* e duas vezes de machos híbridos. MA1

emitiu uma vez para uma fêmea extragrupo de *A. clamitans* e recebeu uma vez desta mesma fêmea, nesta mesma ocasião.

Metade dos movimentos linguais realizados foi sucedida por cópulas: um entre FA1 e MA1, entre MA1 e a fêmea de *A. clamitans* (onde cada um emitiu uma vez) e outros dois foram entre duas cópulas de FA1 com machos de *A. caraya*. Em uma cópula ela emitiu para o segundo macho satélite e, em outra cópula, um macho de outro grupo emitiu para ela.

3.2.4 Comportamentos pré-copulatórios

Comportamentos pré-copulatórios envolveram tanto comportamentos afiliativos, reprodutivos quanto agonísticos. Em 23 cópulas (52,3% do total) foram possíveis distinguir 51 comportamentos pré-copulatórios (média = 2,2 por cópula). No G. Ponte foram discriminados mais comportamentos (n=46) do que no G. Vespa (n=11), sendo seis comuns aos dois grupos. Comportamentos pré-copulatórios foram observados entre machos e fêmeas de *A. clamitans*, de híbridos, de híbridos com *A. clamitans* e interespecíficos. Entre híbridos e *A. caraya* só foram observados entre fêmeas híbridas e machos de *A. caraya*.

Do total de comportamentos, os testes de receptividade foram os mais frequentes (inspeção genital 29,4%), seguidos dos de solicitação de cópula (catação 21,6%, mugido 11,8%, movimento lingual 9,8% e mostrar a parte traseira do corpo 2%), agonismo contra competidores sexuais (deslocar oponente 9,8% e rugido 3,9%), forçar a cópula levantando a cauda da parceira (9,8%) e incitar o parceiro a segui-lo (2%). Este último comportamento ocorreu uma vez no G. Ponte quando MA1 olhou diretamente para FA1 e se deslocou para uma árvore ao lado da que eles estavam anteriormente descansando juntos a MA2. Imediatamente após isso, FA1 o seguiu e então copularam afastados de MA2. Em duas ocasiões FA1 do G. Ponte, após procurar e localizar machos de outros grupos, rugiu na

direção deles antes de copular. Na primeira vez foi para um macho de *A. caraya* e na outra para os machos de *A. clamitans* do G. Vespa. Nessas ocasiões não foram observadas outras fêmeas.

Em uma mesma cópula ocorreram de um a quatro tipos de comportamentos diferentes em sequência, com ou sem a repetição de um mesmo tipo de comportamento (Tabela 6). Por exemplo, em uma cópula envolvendo FA1 e o segundo macho satélite de *A. caraya*, FA1 primeiro o chamou através de duas emissões seguidas de mugido e ele prontamente atendeu. Após a chegada do macho ela fez movimento lingual em direção ao macho que veio diretamente inspecionar sua genitália. Imediatamente após a inspeção, o macho levantou a cauda da fêmea para copular.

Os comportamentos pré-copulatórios interespecíficos ocorreram no G. Vespa na forma de inspeções genitais (n=2) e catações (n=3). Em duas ocasiões distintas, MA3 inspecionou FA2 imediatamente antes de copularem. Em outra, um macho de *A. clamitans* não identificado catou FA2 e após menos de um minuto ela copulou com o macho de *A. clamitans* MA1, mas não se sabe se os dois machos em questão são o mesmo indivíduo. Por fim, FA2 em estro catou MA2 por duas vezes consecutivas em aparente solicitação de cópula, mas ele saiu de perto e foi atrás da híbrida FA1, então FA2 foi imediatamente até MA1 copular.

Tabela 6: Cópulas e comportamentos pré-copulatórios no G. Ponte e no G. Vespa

Cópulas (díades)		Emissores										Sem			
		Catação		Inspeção genital	Movimento lingual		Mostrar a traseira	Mugido	Rugido	Deslocar oponente			Incitar a seguir	Levantar a cauda	
		♂	♀		♂	♀				♂	♀				♂
MA1 G. Ponte	Vs.	♀ híbridas			1										
			FA1 G. Ponte		1		1					1			
				2	1	2									
				1		2								2	
						1								2	
				FA a								1			
				FA a										1	
				FA b								1			
				♀ <i>A. clमितans</i>	FA										10*
		FA1 G. Ponte	Vs.	♂ <i>A. caraya</i>	MA a										
MA b							1						1		
MA b	2					1			1						
MA b															1
MA c							1						1		
MAcar G. Vespa														1	
MAcar G. Vespa					1						1				
MAcar G. Vespa	1														
MAcar G. Vespa					1						1				
MA b										1					
♂ <i>A. clमितans</i>		MA G. Vespa											1		
		MA G. Vespa							1						
		MA a											1		
♂ Híbrido		MA											4		
MA1 G. Vespa	Vs.		1												
				2											
MA3 G. Vespa	Vs.	♀ <i>A. caraya</i>	FA2 G. Vespa		1									1	
					1									1	
MAcar G. Vespa	Vs.	♀ Híbrida	FA											1	
			FA1 G. Vespa												1
Total			11	15	2	3	1	6	2	2	3	1	5	21	

Cada linha representa uma cópula, exceto (*) onde considerou aqui as 10 cópulas consecutivas como um evento reprodutivo.

3.3 Comportamentos agonísticos

3.3.1 Intragrupais

No total foram observados 85 comportamentos agonísticos intragrupais (0,0608 registros/hora), sendo mais frequentes no G. Ponte (n=50; 0,0681 registros/hora) do que no G. Vespa (n=35; 0,0527 registros/hora) (Tabela 7; Figura 9). Entretanto, o número de dias com tais comportamentos foram mais numerosos no G. Vespa (42,6% dos dias) do que no G. Ponte (32,8% dos dias). No G. Ponte, 86% do agonismo ocorreu entre *A. clamitans* e 14% entre *A. clamitans* e híbrido. No G. Vespa, 60% ocorreu entre *A. clamitans*, 34,3% envolveram híbridos (14,3% entre híbridos, 11,43% com *A. clamitans* e 8,6% com *A. caraya*) e 11,4% foram interespecíficos (Figura 9). Comportamentos agonísticos intersexuais entre adultos foram baixos 13% (16% dos observados no G. Ponte e 8,6% no G. Vespa) quando comparado aos intrassexuais 79% (84% dos observados no G. Ponte e 71,4% no G. Vespa). O restante envolveu imaturos.

Os comportamentos observados foram esfregação gular (37,7%), investidas (36,5%), vocalizações (9,4%: um rugido e as demais foram latidos), briga com a mão (9,4%), mostrar os dentes (3,5%), mordida (1,2%), chacoalhar galho (1,2%) e chacoalhar a cabeça (1,2%) (Tabela 7). Esfregação gular, chacoalhar galho e chacoalhar a cabeça foram observados somente entre machos. Houve casos de brigas com a mão que envolveram a fêmea tirando à força o infante das costas (FA1 em INF2 do G. Vespa) e o comportamento de mostrar os dentes ocorreu entre ambos os sexos somente em contexto de brigas por alimento. Agonismos foram emitidos principalmente para a manutenção de distância entre os indivíduos (37,7%), sendo mais frequentes entre os machos. Nesta categoria (manutenção de distância) não foi possível perceber se indivíduos mantinham distância através de agonismo por causa de

contextos alimentares ou sexuais. Depois desta categoria, seguiram-se as que foram possíveis distinguir contextos, como por exemplo, a guarda do parceiro sexual (29,4%), briga por alimento (20%), para tirar o infante das costas (4,7%), por que não quis brincar (3,5%), para interromper brigas (2,4%) e por que não quis copular (2,4%) (Tabela 8).

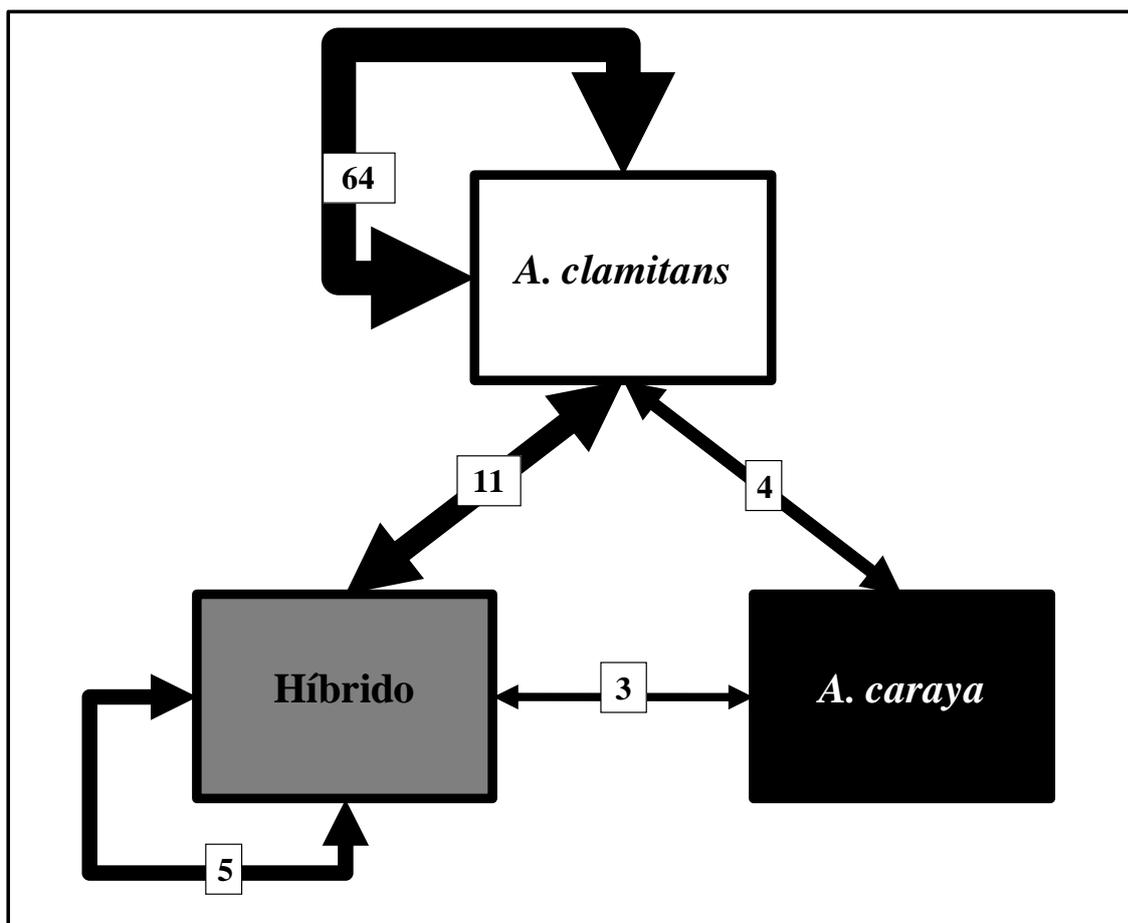


Figura 9: Sociograma dos comportamentos agonísticos intragrupais entre os táxons de *Alouatta* para os dois grupos de estudo (n=85). A largura das setas é proporcional ao número de agonismo.

Tabela 7: Número de comportamentos agonísticos intragrupais nos grupos de *Alouatta*

Comportamentos	Grupos		Total
	G. Ponte	G. Vespa	
Esfregação gular	21	11	32
Investidas	15	16	31
Vocalizações (latido e rugido)	6	2	8
Brigas com as mãos	4	4	8
Mostrar os dentes	2	1	3
Mordida	0	1	1
Chacoalhar a cabeça	1	0	1
Chacoalhar o galho	1	0	1
Total	50	35	85

Tabela 8: Contextos dos agonismos intragrupais nos grupos de *Alouatta*

Contextos	Grupos		Total
	G. Ponte	G. Vespa	
Manter distância	21	11	32
Guarda do parceiro reprodutor	12	13	25
Por alimento	13	4	17
Tirar infante das costas	0	4	4
Não querer brincar	0	3	3
Para interromper brigas	2	0	2
Não querer copular	2	0	2
Total	50	35	85

Machos adultos emitiram (82,4% ou 11,7 registros/indivíduo) e receberam (78,8% ou 11,8 registros/indivíduo) mais comportamentos agonísticos do que as fêmeas (emitiram 3,8 registros/indivíduo e receberam 2 registros/indivíduo). Fêmeas mais receberam (18,8%) do que emitiram (16,5%). Houve apenas um registro de coalizão agonística (1,2% das emissões) que envolveu os dois indivíduos adultos de *A. caraya* do G. Vespa (MAcar e FA2) investindo

contra dois machos de *A. clamitans* (MA2 e MA3) por disputa de alimento (folhas novas de leguminosa). Também no G. Vespa houve um registro no qual dois indivíduos receberam juntos uma investida de um único indivíduo (1,2% das recepções) e foi quando MA1 e FA2 tentavam uma cópula interespecífica quando foram interrompidos pela híbrida FA1. A Figura 10 esquematiza os agonismos intragrupais em ambos os grupos focais.

No G. Ponte, a díade mais frequente foi entre os machos de *A. clamitans* MA1 e MA2 (82%). MA1 foi o indivíduo que mais participou (94%) e emitiu agonismo (82%: 78% para MA2, 2% para FA1 e 2% para FA2), recebendo pouco (10%: 6% de FA1 e 4% de MA2). O outro macho MA2 mais recebeu (81,25%, somente de MA1) do que emitiu (6%: 4% para MA1 e 2% para FA1). FA1 emitiu (8%: 6% para FA1 e 2% para FA2) e recebeu (4%: 2% de MA1 e 2% de MA2) em baixas proporções. Em relação aos indivíduos satélites, FA2 somente recebeu agonismo (4%: 2% de MA1 e 2% de FA1) e não houve interações agonistas com os machos satélites de *A. caraya* que estiveram associados em diferentes períodos de estudo.

No G. Vespa, 80% do agonismo foi interno ao subgrupo *clamitans* e apenas 20% foi entre os subgrupos *clamitans* e *caraya*. Agonismos interespecíficos (n=4) só ocorreram na forma de investidas e corresponderam a 11,4%. Agonismos interespecíficos ocorreram tanto em disputa por alimento (n=1), quanto para a guarda do parceiro reprodutor (n=2) e para evitar brincadeiras (n=1). Em três ocasiões, *A. caraya* suplantou *A. clamitans* e, em apenas uma ocasião, *A. clamitans* suplantou *A. caraya*.

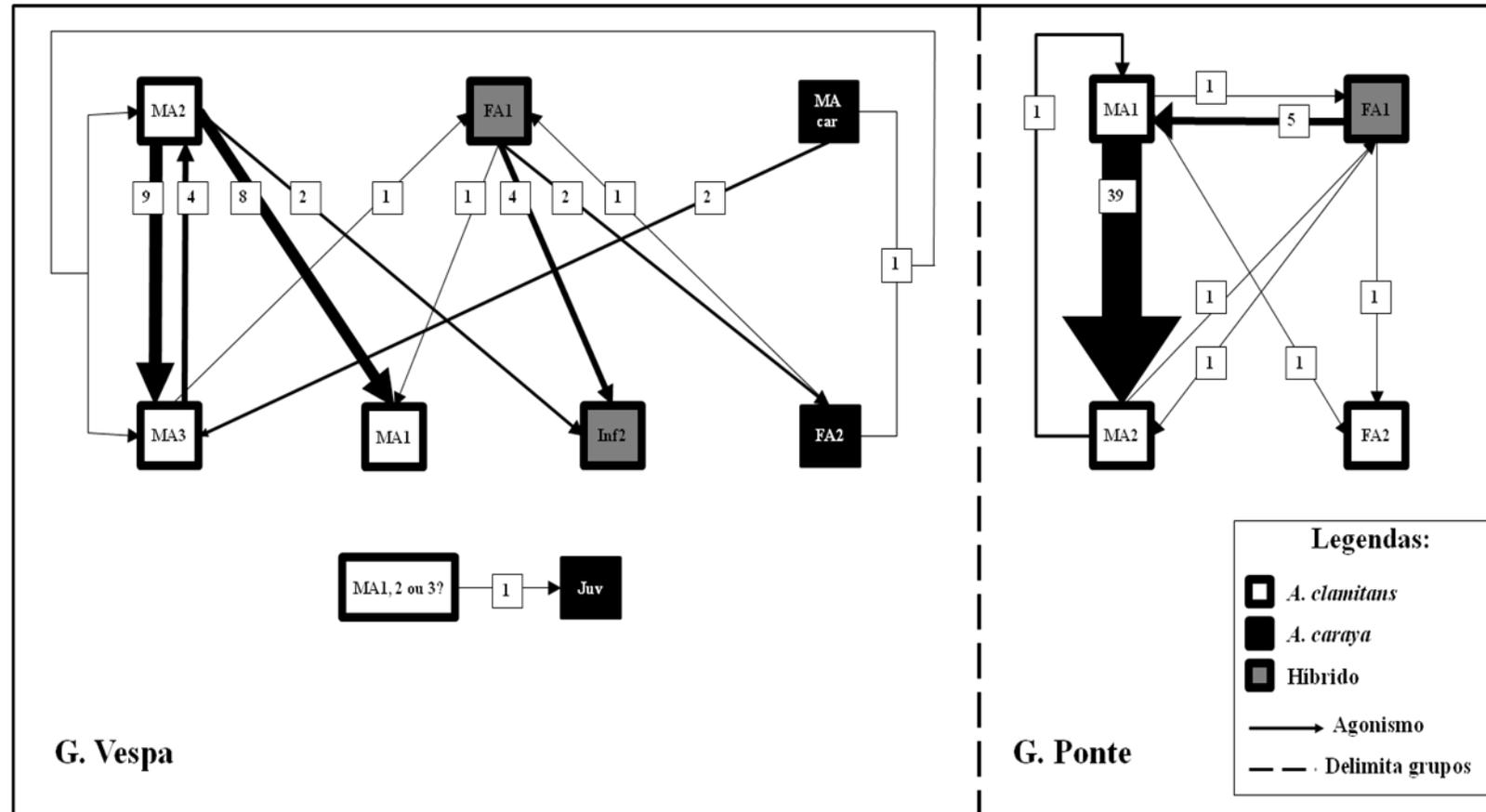


Figura 10: Sociograma dos comportamentos agonísticos intragrupais no G. Vespa (n=35) e no G. Ponte (n=50). A largura das setas é proporcional ao número de comportamento agonístico. A seta aponta do indivíduo emissor para o indivíduo receptor.

A maior parte do agonismo no G. Vespa aconteceu entre os machos de *A. clamitans* (60%). A díade mais comum foi entre MA2 e MA3 (37,1%; Figura 9), sendo que ela se intensificou na última estação de estudo, o outono (34,3% do total), seguida da díade MA2 e MA1 (20%). MA2 foi o indivíduo que mais emitiu agonismo (51,4%: 25,7% para MA3, 20% para MA1 e 5,7% para INF2) e recebeu pouco (14,3%: 11,4% de MA3 e 2,9% da coalizão MAcar e FA2). MA3 foi o indivíduo que mais recebeu (34,3%: 25,7% de MA2, 5,7% de MAcar e 2,9% da coalizão MAcar e FA2) e emitiu pouco [(14,3%: 11,4% para MA2 (somente no outono) e 2,9% para FA1]. Já o macho MA1 apenas recebeu agonismo (22,9%: 20% de MA2 e 2,9% de FA1). FA1 emitiu mais vezes (17,2%: 11,43% para INF2, 2,9% para FA2, e 2,9% para FA2 e MA1) do que recebeu (5,7%: 2,9% de MA3 e 2,9% de FA2), e FA2 emitiu (5,7%: 2,9% para FA1 e 2,9% junto com MAcar para MA2 e MA3) e recebeu em proporções iguais (5,7% de FA1). MAcar somente emitiu agonismo e todas as vezes foram interespecíficas (8,6%: 5,7% para MA3 e 2,9% junto com FA2 para MA2 e MA3). Outro agonismo interespecífico foi emitido por um macho de *A. clamitans* não identificado para o JUV de *A. caraya* (2,9%). Esta foi a única ocasião em que *A. clamitans* suplantou *A. caraya* em agonismo intragrupal. Nas demais três ocasiões, foram indivíduos adultos de *A. caraya* que investiram e suplantaram adultos de *A. clamitans*.

3.3.1.1 Dominância intragrupal

Uma árvore de dominância foi gerada para cada grupo (Figura 11) a partir das matrizes sociométricas de agonismo intragrupal. A árvore do G. Ponte apresentou três categorias hierárquicas e possuiu como indivíduo dominante a fêmea híbrida FA1. A hierarquia é linear e pode ser desmembrada em duas linhagens (FA1>MA1>MA2 e FA1>MA1>FA2), pois de MA1 partem dois indivíduos subordinados (MA2 e FA2) sem relação de dominância entre eles.

A árvore do G. Vespa possui quatro categorias hierárquicas e um sistema de hierarquia parcial. A árvore apresenta codominância de dois indivíduos, sendo eles um macho de *A. clamitans* (MA2) e um macho de *A. caraya* (MAcar). A partir da fêmea híbrida FA1 partem três indivíduos subordinados sem relação de dominância entre eles (FA2, MA1 e INF2). Essas relações produzem seis linhagens diferentes em que cada um dos dois machos acima pode dominar de maneira linear as seguintes combinações de indivíduos subordinados: MA3>FA1>FA2, MA3>FA1>MA1 e MA3>FA1>INF2.

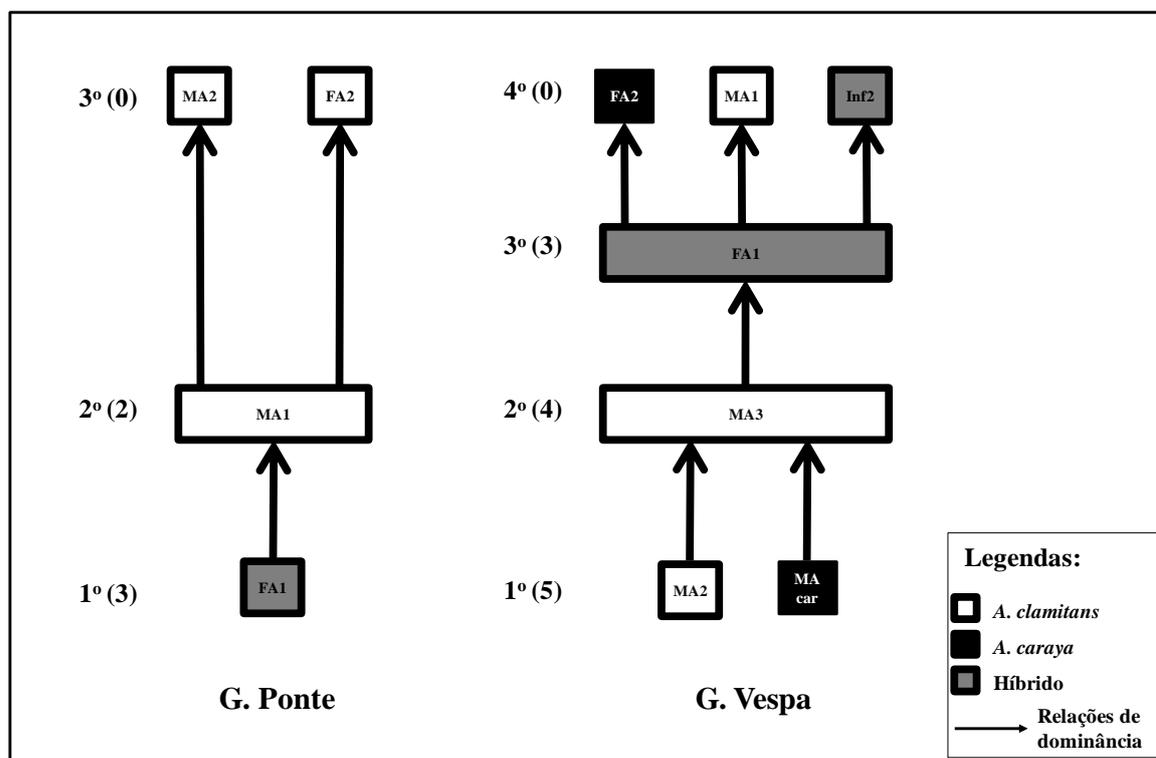


Figura 11: Árvores de dominância intragrupal para o G. Ponte e para o G. Vespa.

3.3.2 Agonismo em encontros intergrupais

Foram observados 59 encontros intergrupais, sendo 56 durante a coleta sistematizada (0,0401 registros/hora) e três durante a fase de habituação. Do total, quatro foram entre os dois grupos de estudo, quatro contra machos solitários (N=3; um *A. clamitans*, um *A. caraya* e um híbrido), quatro não foi identificado qual era o grupo rival e 47 foram com outros grupos presentes na área (N=6 grupos: um grupo de *A. caraya*, um grupo de *A. clamitans*, um grupo de *A. clamitans* com híbrido, um grupo de híbridos, um grupo misto e um grupo misto formado apenas por fêmeas). Em duas ocasiões houve confrontos entre três grupos: uma vez, um grupo misto confrontava contra um grupo formado na maioria por híbridos e FA1 do G. Ponte seguiu o som e foi até a área, e lá entrou em confronto. Em outra ocasião, o G. Ponte confrontava com um grupo de *A. clamitans* e híbridos quando um grupo de híbridos chegou e os dois primeiros grupos passaram a rugir contra o grupo de híbridos.

Em coleta sistematizada, o G. Ponte envolveu-se em mais encontros (n=41) e teve sua área completamente transgredida por outros grupos. O G. Vespa envolveu-se em menos confrontos (n=19) e estes foram na periferia de sua área, não havendo transgressão. Desses confrontos, três foram entre os dois grupos de estudo.

O número de encontros intergrupais no G. Ponte diferiu significativamente ao longo das estações do ano ($G=12,4638$, g.l.=3, $p=0,0060$) sendo mais frequentes nas duas estações úmidas (Primavera n=12; Verão n=18), intermediário no outono (n=8) e menor no inverno (n=3). Já no G. Vespa não houve diferença no número de encontros entre as estações ($G=3,3980$, g.l.=3, $p=0,3550$). Os encontros intergrupais na Mata do Bugio não foram distribuídos igualmente ao longo do dia ($G= 32,4073$, g.l.=13, $p=0,0021$) e ambos os grupos tiveram maior número de encontros na parte da manhã (G. Ponte: $G=5,3442$, g.l.=1,

$p=0,0208$; G. Vespa: $G=12,3953$, $g.l.=1$, $p=0,0004$) (Figura 12). Para o G. Vespa, 88,9% ocorreu pela manhã e para o G. Ponte, apesar de a distribuição ter sido bimodal, a grande maioria (67,4%) ocorreu também pela manhã.

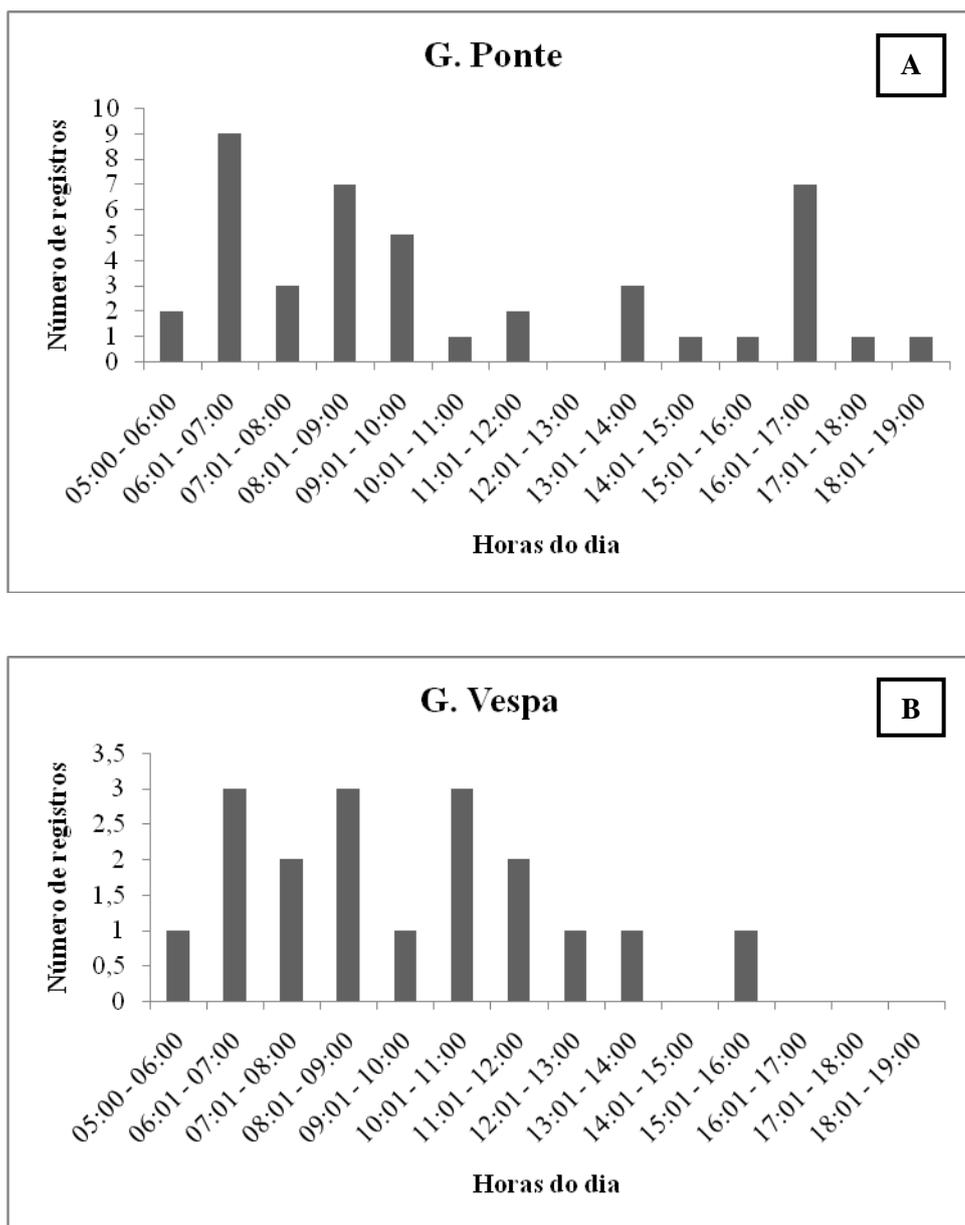


Figura 12: Padrão de distribuição dos encontros intergrupais ao longo das horas do dia para A) o G. Ponte ($n=41$); e para B) o G. Vespa ($n=19$).

Exceto em um encontro, todos os demais envolveram agonismos (em diferentes intensidades), a despeito dos tipos dos grupos conflitantes (Tabelas 9 e 10). Os comportamentos agonísticos foram praticamente os mesmos vistos entre os agonismos intragrupais, entretanto, nos intergrupais os rugidos, as perseguições e as mordidas foram mais frequentes, e o comportamento das fêmeas de esfregar as costas, e o comportamento de defecação em grupo só ocorreu durante os encontros intergrupais. Vale ressaltar que durante um encontro intergrupar entre os dois grupos focais, a híbrida do G. Ponte mordeu a híbrida do G. Vespa na cabeça, mas a mordida não resultou em injúria aparente.

Encontros	Interações		Total
	Agonismo	Indiferente	
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. clamitans</i>	19	0	19
<i>A. clamitans</i> vs. Mistos	12	1	13
<i>A. clamitans</i> vs. Híbridos	11	0	11
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. caraya</i>	10	0	10
Misto vs. Misto	1	0	1
Misto vs. Híbridos Vs. <i>A. clamitans</i>	1	0	1
<i>A. clamitans</i> vs. ?	2	0	2
Misto vs. ?	2	0	2
Total	58	1	59

(?) Grupo oponente não foi detectado. (vs.) Versus.

Rugidos ocorreram com maior frequência entre encontros de grupos de *A. clamitans* (79%) e de *A. clamitans* contra grupos mistos de espécies (77%) - que também possuíam indivíduos de *A. clamitans* (Tabela 10). Frequência intermediária de rugidos ocorreu entre grupos de *A. clamitans* contra grupos híbridos (64%), e a menor (50%) ocorreu entre encontros de grupos de *A. clamitans* contra grupos de *A. caraya*. É interessante notar que os

animais ficaram com os pelos eriçados (principalmente machos) em todos os encontros entre grupos de *A. clamitans*, e de *A. clamitans* contra grupos mistos de espécies, e apenas em metade dos outros tipos de encontros. Vale ressaltar a ocorrência de dois rugidos que não ocorreram em confrontos, feitos por machos de *A. clamitans* dos grupos focais (um por MA2 do G. Ponte e outro por MA1 do G. Vespa). Nestas situações, estes machos estavam sozinhos e afastados de seus grupos, aparentemente perdidos. Ainda sobre as vocalizações, as do tipo latido ocorreram em proporções semelhantes (em aproximadamente 30%) entre os diferentes tipos de encontro.

Tabela 10: Porcentagem dos encontros intergrupais entre os táxons de *Alouatta* em que ocorreram cada um dos tipos de comportamento agonístico

Encontros	Comportamentos									
	Rugido	Pelo Eriçado	Latido	Esfregação Gular	Investida	Perseguição	Mordida	Esfregar costas	Banlançar galho	Defecar
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. clamitans</i>	79%	100%	31,6%	31,6%	15,8%	31,6%	5,3%	5,3%	0	5,3%
<i>A. clamitans</i> vs. Híbridos	64%	50%	27,3%	18,2%	45,5%	54,5%	0	0	0	0
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. caraya</i>	50%	50%	30%	30%	40%	40%	10%	0	20%	0
<i>A. clamitans</i> vs. Mistos	77%	45%	30,8%	0	30,8%	15,4%	0	0	0	5,3%
Misto vs. Misto ⁽¹⁾	100%	100%	100%	0	0	0	0	0	0	0
Misto vs. Híbrido vs. <i>A. clamitans</i> ⁽¹⁾	100%	100%	100%	100%	100%	0	0	0	0	0

(¹) Apenas um encontro observado. (vs.) Versus.

O contexto sexual foi o principal motivo de agonismo, independente dos tipos de grupo em confronto (50% - 79% dos encontros entre os diferentes tipos de grupos, n=55; Tabela 11) e foi emitido tanto entre machos quanto entre fêmeas. Encontros em contextos de alimentação foram menos frequentes (16% - 23%). Encontros em outros contextos variaram de 8% a 32%.

Foi possível detectar “vitórias” e “derrotas” em apenas 50,8% dos encontros observados. No restante, a presença do observador influenciou na fuga do grupo rival que não estava habituado e isso comprometeu a distinção entre o grupo que suplantou e o que foi suplantado. O G. Ponte foi “derrotado” em 68,2% dos encontros e “venceu” apenas 31,8% (n=22). O G. Vespa “venceu” 57,1% dos encontros e foi “derrotado” em 42,9% (n=7) (Tabela 12). O grupo de híbridos “venceu” 10 encontros contra os grupos focais (n=11). Este grupo só foi “derrotado” quando o G. Ponte e um grupo de *A. clamitans* rugiram concomitantemente (mas em árvores separadas) contra o grupo (ver acima).

Tabela 11: Contextos dos encontros entre os tipos de grupos de *Alouatta*

Encontros	Contextos			Total
	Sexual	Alimentação	Outros	
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. clamitans</i>	10	3	6	19
<i>A. clamitans</i> vs. Misto	9	3	1	13
<i>A. clamitans</i> vs. Híbridos	6	2	3	11
<i>A. clamitans</i> vs. <i>A. caraya</i>	5	2	3	10
Misto vs. Misto	0	1	0	1
Misto vs. Híbridos Vs. <i>A. clamitans</i>	1	0	0	1
<i>A. clamitans</i> vs. ?	?	?	?	2
Misto vs. ?	?	?	?	2
Total	31	11	13	59

(?) Oponentes e contextos não detectados. (vs.) Versus.

Grupos focais	Oponentes	“Vitórias”	“Derrotas”
G. Ponte	vs. G. <i>Vespa clamitans</i>	2	0
	G. <i>Vespa caraya</i>	1	1
	G. <i>A. clamitans</i> *	0	4
	G. Misto	2	1
	<u>A. <i>caraya</i> solitário</u>	2	0
G. Vespa	vs. G. Híbridos	0	9
	G. <i>A. clamitans</i> *	0	1
	G. <i>A. clamitans</i> *	2	3
	A. <i>clamitans</i> solitário	1	0
	Total		10

(*) Representa um mesmo grupo. (vs.) Versus.

Dos encontros em coleta sistematizada do G. Ponte (n=41), 63,4% foram provocados pela fêmea híbrida FA1. Em 48,8% das vezes, FA1 seguia e procurava por machos extragrupo. FA1 chamava-os através de mugidos ou ficava interessada por rugidos próximos à sua área e corria para essas áreas procurando os emissores, e lá tentava se aproximar dos machos. Houve uma manhã em que FA1 estava sexualmente receptiva (possível estro) e deslocou-se por duas vezes seguidas de um extremo a outro de sua área de vida (e MA1 proximamente a seguia) e mugia nas fronteiras da área na direção conhecida de outros grupos. Esses encontros geralmente acarretavam em agonismo das fêmeas dos outros grupos em direção a FA1 e de MA1 para com os machos que se interessavam por ela. Cerca de 14,6% dos encontros ocorreram porque FA1 localizava e tentava expulsar o grupo misto formado apenas por fêmeas. Do total de encontros provocados por FA1, em 46,2% houve rugidos e todos foram iniciados por ela. Aproximadamente um minuto após, MA1 a acompanhava rugindo ao seu lado (exceto em uma ocasião que ela rugiu sozinha contra o grupo de fêmeas). É interessante notar que quando FA1 rugia junto com MA1, ela rugia semelhante a A.

clamitans e, em três ocasiões, FA1 rugiu concomitante com machos de *A. caraya* e seu rugido foi mais semelhante ao rugido desta espécie (nessas situações MA1 não rugiu). A fêmea híbrida FA1 pareceu modificar seu rugido conforme as características das vocalizações da espécie parental acompanhante.

Dos encontros em coleta sistematizada do *G. Vespa* (n=19), 42,1% envolveram somente indivíduos do subgrupo *clamitans*, 21,1% envolveram somente indivíduos do subgrupo *caraya* e 31,6% houve a participação conjunta de indivíduos dos subgrupos *clamitans* e *caraya*. Das seis participações conjuntas, em cinco o grupo estava completo, e destas, apenas em duas todos os indivíduos rugiram concomitantemente. Uma vez FA2 começou a rugir contra um grupo misto de fêmeas e, após ela ter iniciado, todos os demais membros do grupo a acompanharam. Na outra ocasião não foi detectado o grupo oponente. Nos três outros encontros em que o grupo estava completo, em duas vezes foram contra um grupo de *A. clamitans* e em outra contra um grupo híbrido. Nos dois primeiros casos, o subgrupo *clamitans* latiu e seus componentes ficaram com o pelo eriçado, indo até a área de encontro. O subgrupo *caraya* seguiu, mas não emitiu qualquer forma de agonismo em nenhuma das vezes, apenas observou o outro grupo junto aos *clamitans* residentes. Em ambas as ocasiões o grupo oponente de *A. clamitans* foi o suplantado. Na outra ocasião, o grupo híbrido suplantou o *G. Vespa* na fronteira de área. Interessante notar que todos fugiram dos machos híbridos e o INF2 fugiu correndo, descendo ao solo e escondeu-se em baixo de uma moita, a cerca de dois metros do observador. A outra vez em que indivíduos de ambos os subgrupos aturaram conjuntamente, o grupo não estava completo. FA2 de *A. caraya* rugiu junto com os três machos de *A. clamitans* contra um grupo de *A. clamitans*, mas o *G. Vespa* foi perseguido e suplantado.

Houve uma ocasião, fora da coleta sistematizada em que o subgrupo *caraya* se deslocou correndo em uma determinada direção, fora do alcance de visão do observador e, após alguns minutos começou a rugir. Imediatamente após o início do rugido, os machos de *A. clamitans* do outro subgrupo foram correndo em direção ao rugido. Chegaram junto ao macho e à fêmea de *A. caraya* que estavam rugindo e começaram a latir e ficaram com os pelos eriçados olhando para a direção em que os indivíduos rugiam. Entretanto, não foi possível determinar o contexto e nem para o que estavam rugindo.

4. Discussão

Para os dois grupos mistos estudados, os comportamentos afiliativos representaram a maioria das interações sociais. A coexistência das duas espécies e dos híbridos em grupos sociais, não alterou, portanto, o padrão geral da estrutura social dos primatas, onde, independente do sistema social e da filogenia, os comportamentos afiliativos e cooperativos formam a base dos elos entre os indivíduos dentro dos grupos (Sussman et al. 2005; Sussman & Garber 2007). Entretanto, ficou claro que o G. Ponte, o grupo com dinâmica mais instável (Capítulo 2) foi proporcionalmente mais agressivo e mais promíscuo do que o grupo mais estável, o G. Vespa. O maior agonismo (a cada dois comportamentos afiliativos, um foi agonismo), a maior promiscuidade (maior parte das cópulas foram extragrupo), a ausência de nascimentos e a dinâmica instável do G. Ponte dão indícios da baixa aptidão deste grupo misto de espécies e híbrido. Entretanto, o mesmo não é válido para o G. Vespa, o que sugere variação local nas aptidões entre grupos mistos e híbridos.

Conforme o esperado pela primeira predição, a proporção de comportamentos afiliativos (catações), reprodutivos (exceto inspeções) e agonísticos intra- e intergrupais (particularmente rugidos e eriçamento dos pelos) foi mais baixa entre heteroespecíficos,

sugerindo um reconhecimento relativamente menor entre as duas espécies de *Alouatta* (Moynihan 1968). Entretanto, ao contrário do esperado, nem todos os comportamentos foram mais frequentes entre conspecíficos (exceto o agonismo que foi maior entre os indivíduos de *A. clamitans*) e houve comportamentos que foram mais frequentes entre heteroespecíficos (e.g. brincadeiras). Por exemplo, a maior parte das catações e dos comportamentos reprodutivos envolveu híbridos e indivíduos de *A. clamitans*, talvez por causa da tendência na escolha de grupos focais com fêmeas adultas híbridas associadas a machos dessa espécie. Se fêmeas adultas são as maiores emissoras de catação em *Alouatta*, maior catação entre híbridos e *A. clamitans* está de acordo com o esperado que ocorra nesse tipo de grupo. Entretanto, a associação dessas fêmeas com machos desta espécie pode não ser ao acaso e pode refletir um caso de seleção social que prediz que quanto maior a similaridade de cores entre os membros de um grupo, maior o elo e a atração entre eles (Hershkovitz 1977). As híbridas aqui estudadas podem ter preferência ou maior reconhecimento por confenotípicos (Goldsworthy et al. 1999) já que a coloração da maior parte de suas pelagens (castanho escuro ou ruiva) assemelha-se mais ao fenótipo da espécie a qual estiveram mais associadas, *A. clamitans* (Figuras 11 e 12 da Área de Estudo). Mesmo a fêmea híbrida do G. Ponte que pareceu não discriminar machos das duas espécies como parceiros reprodutivos - o que *a priori* dá suporte para a segunda predição - assemelha-se mais em coloração a uma fêmea de *A. clamitans* e ficou mais associada aos machos de *A. clamitans* de seu grupo. De fato, como visto no Capítulo 2, fêmeas híbridas estão mais presentes nos grupos com *A. clamitans* do que nos com *A. caraya*, o que pode refletir algum reconhecimento dessas fêmeas a confenotípicos, dando suporte, portanto, para a terceira predição. Entretanto, esse tipo de associação também pode ocorrer simplesmente porque *A. clamitans* é a espécie mais abundante no fragmento.

Portanto, estudos mais abrangentes nesta e em outras zonas híbridas são necessários para clarificar essas ideias.

Também ao contrário do esperado, brincadeiras ocorreram mais frequentemente entre heteroespecíficos e envolveram principalmente a participação de um imaturo do G. Vespa (principalmente entre JUV de *A. caraya* e machos de *A. clamitans*). Brincadeiras envolvendo heteroespecíficos imaturos são relativamente comuns em primatas e em cetáceos, principalmente porque nessa fase da vida os indivíduos são mais curiosos e seus comportamentos são mais plásticos do que os dos adultos (Struhsaker 1981; Cords & Würsig 2010). Segundo Lewis (2000), as brincadeiras são comportamentos sociais associados aos juvenis, e os primatas em geral foram selecionados com um período juvenil extenso em relação aos outros mamíferos. Este período extenso tem sido associado a uma grande aprendizagem e, portanto, parece provável que as brincadeiras ocorram neste período crítico para maximizar o potencial de aprendizado e de cognição social (Lewis 2000). Se nos grupos mistos da Mata do Bugio, imaturos podem interagir com heteroespecíficos de forma expressiva através de brincadeiras durante a fase jovial da vida, uma espécie pode ter importante papel no desenvolvimento motor e social da outra espécie, facilitando que heteroespecíficos aprendam a se reconhecer como possíveis parceiros para alianças e até mesmo como potenciais parceiros reprodutivos. Além das brincadeiras, o juvenil de *A. caraya* esteve bastante associado com machos de *A. clamitans* (Capítulo 2), participando de catações e sendo cuidado (alomaternal) por eles. Isso também enfatiza a participação de uma espécie no desenvolvimento ontogenético da outra. Se a história de vida dos animais pode influenciar seus padrões sociais, é de se supor que as diferentes interações e com diferentes espécies ao longo da vida do indivíduo, produzam grande variabilidade nas estratégias, preferências,

comportamentos, associações (e.g. reprodutivas) e nos componentes dos sistemas sociais dos grupos mistos de zonas híbridas (DAG Oliveira, comunicação pessoal).

Apesar da participação de machos, os cuidados alomaternais seguiram o padrão conhecido para o gênero *Alouatta*, onde as fêmeas são as maiores emissoras (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1993b; Bravo & Sallenave 2003; Miranda et al. 2005a). Mas o interessante é que no G. Vespa, tais comportamentos ocorreram principalmente entre indivíduos com padrão de colorações muito diferentes de seus padrões espécie-específicos: entre uma fêmea com coloração dourada de *A. caraya* e um infante castanho escuro híbrido (semelhante à coloração de *A. clamitans*). Entretanto, isso pode não ser tão surpreendente, uma vez que esta fêmea acima havia perdido um filhote (INF1) o que a tornaria mais propensa para se interessar por outros imaturos. Além disso, cuidados alomaternais e até mesmo adoção em primatas em vida livre são conhecidos ocorrer entre espécies pertencentes a gêneros, tamanhos, hábitos e até mesmo colorações muito distintas (e.g. Izar et al. 2006b).

Alguns comportamentos infantilizados, com padrão motor de brincadeiras, podem, de fato, não ser brincadeiras, pois diferem em contextos e possivelmente em função dos comportamentos discutidos acima por Lewis (2000). Esses comportamentos com gestos e vocalizações infantilizadas foram emitidos por machos subordinados de *A. clamitans* a conspecíficos e a heteroespecíficos de hierarquias mais altas do que a do emissor, durante momentos de estresse em alimentação e acesso às fêmeas. Esses comportamentos vistos na Mata do Bugio são muitos semelhantes aos discutidos por Jones (1980; 1983; 1995c; 2005), onde alguns machos de *A. palliata* podem emitir comportamentos infantilizados ou com padrões motores de comportamentos afiliativos para manipular (sensu Clutton-Brock 2009) outros machos e evitar hostilidades. Se os comportamentos afiliativos possuem baixas probabilidades de escalonarem para agressão (Jones 1980; 1983; 1995c; 2005), seria

vantajoso utilizá-los em situações de estresse para evitar agressão. De fato, na Mata do Bugio, esses comportamentos foram eficientes em evitar hostilidades e podem servir para abafar a hostilidade de outros indivíduos já que das sete observações, somente uma escalonou para agonismo, e foi entre conspecíficos durante a alimentação. O interessante é que na Mata do Bugio esses comportamentos aparentemente manipulativos também foram eficientes entre heteroespecíficos vivendo em grupos mistos. Por exemplo, quando o macho de *A. clamitans* não emitiu comportamentos infantilizados sofreu agonismo do macho adulto de *A. caraya* em contextos alimentares e sexuais (Figura 10). Entretanto, quando emitiu, não recebeu agonismo em contexto sexual. A existência de comportamentos pré-adaptados para servir como conciliadores quando uma espécie manipula e explora a outra em grupos mistos dá indícios de que o mimetismo social, que foi descrito primeiramente em contextos interespecíficos (Moynihan 1968; Barnard 1979; 1982), está presente como um mecanismo regulador nos grupos mistos de espécies de *Alouatta*.

Em ambos os grupos mistos, as catações foram principalmente intersexuais, sendo as intrassexuais muito baixas, estando de acordo com o esperado pela quinta predição. Embora este padrão esteja de acordo com o previsto pelos modelos socioecológicos, estudos quantitativos sobre a distribuição dos recursos alimentares na Mata do Bugio ainda são necessários para entender se há o efeito entre alimento e sistema social. Em um dos grupos mistos (G. Vespa), a maior taxa de emissão e recepção de catações foi observada, respectivamente, na fêmea e no macho de *A. caraya*, estando de acordo com a ideia de que esta espécie tende a realizar mais catações do que *A. clamitans* (Jones 1983; Mendes 1989; Chiarello 1995a; Kowalewski 2007). Para ambos os grupos, as catações foram emitidas principalmente pelas fêmeas e recebidas principalmente pelos machos, o que está de acordo também com o que é conhecido para a estrutura social das duas espécies (Jones 1983;

Chiarello 1995a; Calegario-Marques & Bicca-Marques 1997a; Kowalewski 2007). Se a maior parte das fêmeas aqui estudadas foram fêmeas híbridas, a concordância com o padrão acima de maior emissão pelas fêmeas sugere que essas híbridas possuem sistemas afiliativos compatíveis com as necessidades sociais para viver em grupos de *Alouatta*. Essas fêmeas híbridas (principalmente FA1 de G. Ponte) realizaram o comportamento de catações tanto no contexto original (limpeza de parasitas) quanto em contextos mais derivados como os reprodutivos (pré- e pós-copulatório e alomaternais) e os manipulativos (e.g. alívio de estresse). Isso mostra que comportamentos evoluídos e multifuncionais presentes nas espécies parentais estão no repertório comportamental desses híbridos, sugerindo um componente genético. Entretanto, diferenças comportamentais foram observadas entre as duas fêmeas híbridas.

Embora as híbridas de ambos os grupos tenham apresentado taxas de catação semelhantes, FA1 do G. Ponte desviou parte de suas catações para indivíduos extragrupo durante suas atividades sexuais - fato não observado na híbrida FA1 do G. Vespa. Embora a extrema promiscuidade e ausência de discriminação entre machos heteroespecíficos como parceiros sexuais pela fêmea acima sugere uma alteração comportamental, seu par, o macho de *A. clamitans* (MA1) aparenta ser velho (devido à sua coloração alaranjada) e não consegue defender seus recursos contra outros grupos. Consequentemente, isso pode estar influenciando o interesse e a escolha de FA1 por outros machos com características mais atrativas. A não correspondência desta fêmea para muitas das solicitações de catação feitas por MA1 em direção a ela e até mesmo algumas cópulas forçadas por ele e outras tentativas de cópulas sem sucesso, corroboram o seu baixo interesse pelo macho. Portanto, a promiscuidade (cópulas extrapar) vista nesta híbrida pode ser interpretada como um comportamento esperado, uma estratégia de acordo com o sistema de escolhas de parceiros pelas fêmeas, mais do que uma

alteração comportamental em híbridos. Além do mais, cópulas extragrupo também são conhecidas ocorrer em fêmeas das duas espécies (Fialho & Setz 2007; Kowalewski 2007), até mesmo em proporções semelhantes às aqui observadas (Kowalewski 2007), sugerindo que a alta taxa de promiscuidade pode ser uma estratégia normal de fêmeas de *Alouatta*. Entretanto, a extrema promiscuidade desta fêmea híbrida pode ser custosa devido ao alto agonismo de outras fêmeas emitidos a ela nessas situações, e a um maior risco de transmissão de doenças sexuais (Nunn et al. 2000; Nunn 2003). De fato, esta fêmea foi o único indivíduo que esteve extremamente debilitado devido a uma aparente doença, com tosses e vômitos frequentes, mas a real causa dessas alterações não pôde ser identificada. Estudos comportamentais em longo prazo e envolvendo um maior número de híbridos são necessários para avaliar as aptidões de seus comportamentos.

Como já discutido, o número de cópulas entre as duas espécies foi baixo. Entretanto, o padrão ocorrido está de acordo com o esperado pela quarta predição, pois todas as observadas foram entre fêmeas da espécie mais rara (*A. caraya*) com machos da espécie mais abundante (*A. clamitans*) (Wirtz 1999). O modelo de Wirtz (1999) pode, portanto, inicialmente prever o principal tipo de cruzamento para o surgimento da primeira geração híbrida na Mata do Bugio. Embora as cópulas interespecíficas observadas tenham sido todas em contexto intragrupal (entre os subgrupos do G. Vespa), cópulas extragrupo também podem contribuir para o surgimento de híbridos, dada a alta frequência desses comportamentos promíscuos no fragmento. De fato, em ambos os grupos, machos e fêmeas de ambas as espécies e híbridos foram observados copular com diferentes membros do grupo, entre subgrupos, e com grupos vizinhos. Essas observações sugerem que os grupos mistos aqui estudados diferem dos sistemas poligínicos que geralmente são conhecidos para as duas espécies (Jones 2004). Para que a poliginia ocorra também é preciso haver mais fêmeas nos grupos e o baixo número de

fêmeas existentes em ambos os grupos estudados contribui para o impedimento desse tipo de sistema (ELA Monteiro-Filho, comunicação pessoal). No entanto, os dados aqui encontrados corroboram o sistema de acasalamento observado em *A. caraya* no rio Paraná, onde os grupos são poliginiândricos, e o comportamento reprodutivo dos bugios parece funcionar não apenas no nível dos grupos sociais, mas também no nível da comunidade local (Kowalewski 2007).

Outro aspecto importante das cópulas interespecíficas é que foram realizadas pela fêmea (FA2) de *A. caraya* do G. Vespa com machos da outra espécie (MA1 e MA3), que possuíam hierarquia inferior dentro do outro subgrupo (*clamitans*). Esses machos não tinham acesso sexual à fêmea híbrida devido à dominância do outro macho de *A. clamitans* (MA2), mas em contrapartida, obtiveram acesso sexual na fêmea da outra espécie com pouco ou sem agonismo por parte do macho de *A. caraya*, par de FA2. Como visto no Capítulo 2, esses foram os machos de *A. clamitans* que mais se associaram ao subgrupo *caraya* e ali obtiveram sexo mais facilmente com heteroespecíficos, evitando hostilidades de conspecíficos. Portanto, na Mata do Bugio, indivíduos subordinados, especialmente machos, com pouco ou nenhum acesso às fêmeas conspecíficas (ou confenotípicas), podem obter mais facilmente acesso às fêmeas da outra espécie, já que os machos desta outra espécie os reconheceriam fracamente como oponentes ou competidores sexuais e, portanto, emitiriam menor hostilidade nesses contextos. Interessante também é que em duas cópulas interespecíficas com machos subordinados, FA2 estava com seu pequeno infante nas costas (INF1). Se bugios fêmeas e outros primatas dificilmente concebem nos estágios iniciais da amamentação (nesta fase as fêmeas não entram em estro), algumas cópulas interespecíficas aqui observadas também podem ter outra função social, como, por exemplo, a afiliação ou mesmo a confusão de paternidade (Jones 1985; van Belle et al. 2009a; van Schaik & Kappeler 1997).

Embora as vantagens sociais interespecíficas em grupos mistos de primatas existam de modo raro (e.g. catação, brincadeira), o aumento de oportunidades de acasalamento quase não ocorre em grupos mistos (Chapman & Chapman 1996). Talvez isso se deva porque a maioria dos grupos mistos de primatas estudados é entre espécies que naturalmente possuem distribuições simpátricas (e.g. entre *Saimiri* e *Cebus*) e já possuem diferenças suficientes para o isolamento reprodutivo. Entretanto, em grupos mistos entre espécies parapátricas como os dos bugios, cujas áreas de simpatria são produtos de contato secundário entre as espécies, as vantagens sociais, principalmente a sexual, pode ser extremamente importante para a formação deste tipo de unidade social mista.

Comportamentos pré-copulatórios ocorreram em aproximadamente metade das cópulas e muitas vezes ocorreram em sequência de diferentes comportamentos, mostrando que o reconhecimento sexual dos bugios pode ser plástico, mas complexo. Entretanto, ambas as espécies e híbridos utilizaram os mesmos tipos de comportamento, sugerindo que a sinalização entre eles é compatível para que se reconheçam como potenciais parceiros reprodutivos. A ocorrência de comportamentos pré-copulatórios interespecíficos em mais da metade das cópulas interespecíficas também reforçam essas ideias. Os comportamentos pré-copulatórios interespecíficos ocorreram na forma de catações e inspeções genitais, mas não movimentos linguais, embora na Mata do Bugio ambas as espécies e híbridos podem emitir este tipo de comportamento. Movimentos linguais (e mugidos de fêmeas) foram emitidos quase que exclusivamente em cópulas extrapar e, talvez por isso, não tenham sido observados nas cópulas interespecíficas já que estas foram todas intragrupais. Diferente dos outros comportamentos, movimentos linguais podem ser vantajosos como sinalizações extrapar já que são de significados explícitos, rápidos e podem ser emitidos e recebidos a uma distância considerável entre os indivíduos. Isso permite uma avaliação rápida e econômica em tempo e

energia em situações perigosas e com alta probabilidade de recebimento de hostilidades de membros de outros grupos. Mugidos, entretanto, podem ter significado mais ambíguo para serem usados nesse contexto, pois são também emitidos por fêmeas em outras situações, como por exemplo, manutenção da coesão grupal (*A. caraya*; da Cunha & Byrne 2009). Entretanto, o mugido pode atingir uma distância de alcance maior para chamar parceiros do que o alcance dos movimentos linguais, mas essa vantagem também pode trazer problemas, porque é um sinal que pode ser detectado mais facilmente por competidores e oponentes. Outro aspecto que chama a atenção nos comportamentos pré-copulatórios observados são os comportamentos agonísticos (contra terceiros) realizados tanto por machos quanto por fêmeas imediatamente antes das cópulas para espantar potenciais oponentes, o que sugere disputa sexual. Finalmente, é interessante notar que alguns comportamentos interespecíficos no *G. Vespa*, ou mesmo extrapares no *G. Ponte*, como por exemplo, os reprodutivos, foram mais pronunciados do que outros (e.g. afiliativos, catações). Segundo Kappeler & van Schaik (2002), isto sugere que alguns dos componentes do sistema social dos bugios (sistema de acasalamento) é mais flexível do que outros (estrutura social). Esta maior flexibilidade reprodutiva é, talvez, a principal razão para a formação de grupos mistos na Mata do Bugio como já mencionado acima.

A quantidade de comportamento agonístico seguiu um padrão interessante e similar tanto nas ocorrências intra- quanto nas intergrupais. O maior agonismo foi observado entre conspecíficos de *A. clamitans*, intermediário entre *A. clamitans* e híbridos, e baixo entre heteroespecíficos, o que pode refletir proporcionalmente nesta ordem, o grau de reconhecimento entre eles. A maior parte do agonismo intragrupal foi intrassexual, principalmente entre os machos de *A. clamitans* em disputas ou guarda do parceiro sexual. Embora ao contrário do que é conhecido para o gênero, onde a maior parte do agonismo é

entre fêmeas (Zucker & Clarke 1998; Jones 2004), este padrão de maior agressão vista entre machos de *A. clamitans* poderia ser esperado já que de forma anômala, esses indivíduos pertencem à classe mais abundante no fragmento e, nos grupos estudados, eles estão associados a um baixo número de fêmeas, o que pode gerar intensa disputa sexual. As formas mais frequentes de agonismo intragrupal entre esses machos foram comportamentos estereotipados, como investidas, vocalizações e (principalmente) esfregação gular, que não escalonaram para agressão. Diferente de Hirano et al. (2008) que observaram baixa frequência de esfregações gular em sociedades monoespecíficas de *A. clamitans*, sendo que estas ocorreram principalmente em agonismos entre grupos, as esfregações aqui observadas foram frequentes entre indivíduos dessa espécie pertencentes a um mesmo grupo e, menos frequente entre grupos. Essa mudança de alvo dos emissores vista entre os dois estudos sugere que a causa para emissão desses comportamentos (i.e. disputas entre machos por recursos, incluindo parceiros sexuais; Hirano et al. 2008) pode ser mais acentuada dentro dos grupos da Mata do Bugio do que é em sociedades monoespecíficas, talvez pela baixa proporção de fêmeas por machos adultos nos grupos aqui estudados. Poderia ser argumentado que a taxa de comportamento agonístico geral observada na Mata do Bugio não está alta e, de fato, taxas muito mais altas podem ocorrer para *A. caraya* em fragmentos pequenos (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997a). Entretanto, o agonismo pode ser expresso através de várias formas e por vários motivos. Na Mata do Bugio, o tipo de comportamento que pode funcionar principalmente em contextos de defesa e competição sexual entre machos de *A. clamitans* (esfregação gular) foi muito frequente em contexto sexual intragrupal, sugerindo aumento interno da disputa sexual entre os machos, o que está de acordo com a sexta predição. Agonismos entre híbridos com as duas espécies e agonismos entre indivíduos das duas espécies, ambos em contextos sexuais como interrupções de cópula (no *G. Vespa*), sugerem

que todos os tipos se reconhecem e disputam entre si por parceiros sexuais. Finalmente, embora já seja conhecido em alguns estudos que os agonismos e as agressões no gênero *Alouatta* ocorram principalmente por disputa sexual, mais do que por alimento (Crockett & Pope 1988; Kowalewski 2007), agonismos em contextos de alimentação intragrupal foram frequentes na Mata do Bugio. Ainda, ao contrário do padrão que ocorre em *Alouatta*, em que o agonismo por alimento acontece geralmente entre macho e fêmea (Wang & Milton 2003), nos grupos mistos esses eventos ocorreram tanto entre os dois sexos, quanto entre o mesmo sexo, quanto entre heteroespecíficos (coalizão do macho e da fêmea de *A. caraya* contra dois machos de *A. clamitans* no G. Vespa). Tais frequências e tipos de ocorrências sugerem que a disputa alimentar existe e pode ser relevante para a sociedade desses primatas em um ambiente extremamente degradado.

Os padrões de interações agonísticas (intragrupais) mostraram relações de dominância interessantes e pouco usuais para o observado em grupos de espécies de *Alouatta* em sociedades monoespecíficas. Embora poucos trabalhos tenham acessado as relações de dominância dentro dos grupos de bugios, muitos foram através de outros tipos de dados comportamentais (e.g. afiliativos e reprodutivos) e morfológicos (Hirano 2003; Wang & Milton 2003; van Belle et al. 2009a; 2009b) e não através das relações agonísticas, cuja definição de dominância é embasada (ver Izar et al. 2006a). Alguns estudos encontraram dificuldades em definir prontamente os machos dominantes tanto em grupos pequenos com sistemas poligínicos de *A. pigra* quanto em grupos grandes com sistemas poliginiândricos de *A. palliata*. Entretanto, outros trabalhos identificaram o macho dominante do grupo como o mais agressivo através de estudos que analisaram padrões de agonismo tanto para *A. palliata* (Dias et al. 2010) quanto para *A. caraya* (Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997a). Para *A. clamitans*, Hirano (2003) tem sugerido que os machos dominantes possuem coloração mais

avermelhada e seriam geneticamente superiores aos machos subordinados de colorações mais escuras ou alaranjadas do grupo. Nos grupos mistos da Mata do Bugio, essa relação de dominância e coloração ocorreu no G. Vespa (mas não no G. Ponte; veja abaixo), sendo o macho dominante MA2 mais vermelho e agressivo do que os demais machos conspecíficos subordinados com coloração mais escura (MA3) ou mais alaranjada (MA1).

Apesar da concordância acima, o G. Vespa apresentou codominância de dois machos adultos, cada um pertencente a uma espécie. Além disso, ao contrário do esperado, os dois machos dominantes (MA2 e MAcar) não foram os indivíduos que mais copularam nem os que mais receberam catações dentro do grupo, mas sim os subordinados. Entretanto, em uma análise mais minuciosa, e ao excluírem-se as relações das fêmeas adultas com os filhotes, o macho dominante de *A. clamitans* foi quem mais recebeu catação da fêmea dominante de seu subgrupo *clamitans*, e o macho dominante de *A. caraya* foi quem mais recebeu da fêmea de seu subgrupo *caraya*, estando assim de acordo com o padrão comportamental de catação para os indivíduos dominantes do gênero *Alouatta*. Mas, os machos dominantes não foram os que mais copularam com as fêmeas de seus próprios subgrupos, evidenciando novamente que o sistema de acasalamento pode ser mais flexível do que a estrutura social dentro dos sistemas de grupos de bugios. Por fim, é interessante notar no G. Vespa, que dentro de um mesmo grupo social, um indivíduo de uma espécie (*A. caraya*) pode dominar indivíduos da outra espécie (*A. clamitans*) (e.g. MAcar>MA3>MA1) e que uma fêmea híbrida pode dominar uma fêmea da espécie parental, *A. caraya* (e.g. FA1>FA2). Este último caso e outros que serão discutidos abaixo podem sugerir vigor híbrido.

No G. Ponte houve desacordo com a relação de cores e dominância para os machos de *A. clamitans* segundo o proposto por Hirano (2003). Neste grupo, o macho de hierarquia mais alta foi alaranjado (MA1) e o subordinado foi mais avermelhado (MA2). Entretanto, o macho

mais dominante foi o maior dos machos do grupo. Estando de acordo com os padrões comportamentais de dominância vistos para o gênero, o macho de hierarquia mais alta do grupo foi o mais agressivo, o que mais copulou, mais recebeu catação das fêmeas, e menos emitiu catações. Já a dominância de uma fêmea adulta (FA1) no grupo foi o aspecto não esperado. Ao mesmo tempo em que a dominância desta fêmea híbrida sobre a fêmea e os machos de *A. clamitans* pode sugerir vigor híbrido, também pode ser uma ocasião temporária, pois o macho com maior posição hierárquica do grupo, aparenta, devido à sua coloração alaranjada, ser um indivíduo senil (Hirano 2003) e já não mais hábil para defender os recursos com eficiência, como foi corroborado durante os encontros intergrupais – notem que no outro grupo, o indivíduo senil com coloração alaranjada foi o de mais baixa hierarquia. Casos em que fêmeas de *A. clamitans* foram temporariamente os indivíduos de maior hierarquia dentro de seus grupos devido à ausência de machos dominantes existem na literatura, mas são raros, circunstanciais e possivelmente temporários (Miranda et al. 2005b). Assim, o sistema de dominância visto no G. Ponte pode ser casual e resultante da própria história do grupo e, um monitoramento em longo prazo, ajudaria no melhor entendimento deste aspecto do grupo.

Em relação aos encontros intergrupais, a distribuição observada ao longo do dia se assemelha mais ao padrão conhecido para a espécie mais abundante do fragmento, *A. clamitans*. Por exemplo, para o G. Ponte esta distribuição foi bimodal, que é típica de *A. clamitans*, espécie mais abundante do grupo (Chiarello 1995b; DAG Oliveira, comunicação pessoal). Para o G. Vespa, os encontros foram concentrados quase que exclusivamente na parte da manhã, como é conhecido para as duas espécies (da Cunha & Byrne 2006; da Cunha & Jalles-Filho 2007). Mas difere do padrão conhecido para *A. caraya*, onde a maioria se concentra durante a primeira ou segunda hora do dia (da Cunha & Byrne 2006; LMAguiar, observação pessoal). Em relação ao número de encontros observados, este foi baixo quando

comparado aos estudos com *A. caraya* em ilhas do rio Paraná, onde os animais vivem em altas densidades e confinados em pequenas áreas de vida (Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007). Entretanto foi mais alto do que o observado na zona híbrida da Argentina onde *A. caraya* e *A. clamitans* ocorrem em baixas densidades em uma mata contínua e preservada (Agostini 2009). Nesta área, as duas espécies raramente formam grupos mistos e os encontros que escalonaram para rugidos ou para algum outro tipo de agonismo foram principalmente entre conspecíficos, enquanto que os encontros entre heteroespecíficos foram na maioria neutros (Agostini 2009). Diferente da zona híbrida da Argentina, em quase todos os encontros na Mata do Bugio, independente do tipo de grupo, ocorreu algum grau de agonismo. Isto sugere que fragmentos pequenos e degradados podem acirrar as disputas e os confrontos entre os bugios, fazendo com que heteroespecíficos se reconheçam como potenciais competidores e esses diferentes grupos alarmem-se, avaliem-se e enfrentem-se. Ainda sobre os confrontos acima, o principal contexto identificado foi o sexual, estando de acordo com a sexta predição. Entretanto, os confrontos em contextos alimentares também foram frequentes, o que sugere que além da disputa sexual, existe uma disputa alimentar considerável entre grupos em ambiente degradado (Sussman & Garber 2007).

A frequência do eriçamento de pelos e do comportamento ritualizado do rugido durante os diferentes encontros seguiram padrões semelhantes dos agonismos intragrúpicos, o que pode, da mesma maneira, refletir o grau de reconhecimento e excitação entre os táxons. Por exemplo, em todos os encontros entre conspecíficos (de *A. clamitans*) houve eriçamento de pelos e a maioria escalonou para rugidos. Um valor intermediário foi observado quando os encontros envolveram grupos de híbridos (contra *A. clamitans*) e em apenas metade dos encontros entre heteroespecíficos houve rugidos e eriçamento de pelos. Diferente destes comportamentos, a vocalização de latido teve um valor constante entre os tipos de grupos,

talvez porque os bugios também se utilizam desta vocalização como alerta para qualquer risco ou perigo (DAG Oliveira, comunicação pessoal). De fato, as vocalizações dos bugios (e.g. mugido, rugido e latido), principalmente as de *A. clamitans*, também pareceram ter sido multifuncionais, já que um mesmo tipo foi utilizado em diferentes contextos e em diferentes situações, tanto internas ao grupo, quanto entre grupos. Por exemplo, latidos e principalmente rugidos foram utilizados pelos animais durante confrontos intergrupais, mas também foram expressos em agonismos intragrupais, além de que alguns rugidos foram registrados quando machos se perderam do resto do grupo, semelhantes aos observados por Steinmetz (2005) (veja também o caso acima dos mugidos de fêmea).

O grupo menor, mais instável, com maior nível de agonismo intragrupal e mais promíscuo (G. Ponte) foi o grupo que mais confrontou, foi mais “derrotado” e teve sua área de vida totalmente transgredida por outros grupos, sugerindo novamente uma baixa aptidão deste grupo misto. Como já explicado em outras sessões, este grupo habitou uma área aparentemente de maior qualidade que era frequentemente visitada por outros grupos vizinhos maiores do que ele e não conseguia expulsar os grupos intrusos. A fêmea híbrida FA1 foi responsável por grande parte dos encontros intergrupais de seu grupo, pois patrulhava sua área, aparentemente à procura de outros machos. Essas situações geravam muitos confrontos e o macho do G. Ponte não conseguia impedir que outros machos conspecíficos, híbridos ou heteroespecíficos se aproximassem ou até mesmo copulassem com seu par. Sua inabilidade de defesa pode estar relacionada à sua senilidade e à ausência de alianças com outros machos em seu grupo. De fato, casos de grupos unimachos sendo hábeis para evitar machos de grupos multimachos e defender-se deles são raros (Pope 2000b). Em contrapartida, o grupo maior (G. Vespa), mais estável, com menos agonismo e menos promiscuidade, e que habitou aparentemente uma área de menor oferta de alimentos, confrontou menos, venceu mais e não

apresentou área transgredida por outros grupos. Este maior sucesso pode ser devido a um maior número de machos residentes, mas também à maior integração e participação conjunta de heteroespecíficos na defesa de recursos do grupo, um evento até então conhecido para primatas somente nos grupos mistos de *Saguinus* (Heymann & Buchanan-Smith 2000; Cords & Würsig 2010). A integração entre os heteroespecíficos do G. Vespa durante encontros intergrupais foi notável, tanto que machos de uma espécie se alertavam e se dirigiam em direção do rugido ou latido da outra espécie de seu grupo e lá poderiam ajudar na defesa. Ou seja, no G. Vespa, uma espécie reconhecia e podia até atender à vocalização da outra, parecendo que as duas espécies tinham um mesmo objetivo: defesa de recursos comuns contra uma ameaça em comum. A utilização, a compreensão e a coordenação através de sinais entre diferentes espécies em um mesmo grupo misto estão de acordo com o fenômeno do mimetismo social (Moynihan 1968; Barnard 1979; 1982).

Portanto, na Mata do Bugio, o reconhecimento entre heteroespecíficos existe, mas como já discutido pode ser mais fraco do que entre conspecíficos. Esse menor reconhecimento permite que indivíduos de uma espécie usem os recursos da outra com menos hostilidade do que se usassem os recursos de conspecíficos. Assim, uma espécie (ou grupo) estaria sendo “inadvertidamente” explorada pela outra. Neste cenário, a associação de indivíduos ou grupos das duas espécies em um mesmo grupo misto poderia ser vantajosa, pois além de aliviar a disputa intragrupal, uma espécie defenderia os recursos de maneira mais eficiente contra conspecíficos externos, enquanto a outra parte formada pela outra espécie defenderia tais recursos com a mesma eficiência contra os seus conspecíficos. Assim, este grupo teria dois tipos de “armas” específicas (ou mais eficientes) para dois tipos de ameaças. O G. Vespa parece encaixar-se neste modelo e de fato possui maior aptidão (inclusive com

vários nascimentos) do que o outro grupo estudado que não apresentou integração entre heteroespecíficos.

Ainda em relação ao tópico “vitórias” e “derrotas”, o grupo formado em maioria por híbridos que venceu quase todos os confrontos (Grupo L, Tabela 2, Capítulo 2), dá indícios novamente da existência de vigor híbrido. Este grupo só foi derrotado quando dois outros grupos rugiram ao mesmo tempo contra ele. Dois grupos rugindo contra um terceiro e mesmo grupo, sugere que este terceiro grupo é uma ameaça maior e comum aos dois grupos. Embora com um número menor de machos do que o G. Vespa, os três machos híbridos com coloração semelhante à da espécie *A. belzebul* (padrão de coloração K, Figura 1, Capítulo 2) foram os maiores machos observados na Mata do Bugio. Em alguns encontros em que não foi possível detectar um vencedor por causa da interferência humana, notou-se que os machos de *A. clamitans* residentes dos grupos que estavam sendo monitorados permaneciam em silêncio e imóveis quando percebiam a aproximação desses híbridos. Possivelmente, os animais ficavam em silêncio para não serem detectados e perseguidos por eles. Interessante também foi o comportamento de fuga do infante híbrido (INF2 do G. Vespa) para um abrigo no chão quando seu grupo foi perseguido por esses machos híbridos. Comportamentos semelhantes já foram observados em juvenis durante encontros intergrupais de *A. clamitans* em sociedades monoespecíficas na Mata Atlântica (ELA Monteiro-Filho, comunicação pessoal). Este comportamento pareceu ser uma contra-estratégia do infante a uma possível ameaça de infanticídio, que é um comportamento disseminado entre machos adultos das duas espécies parentais (Zunino et al. 1985; Galleti et al. 1994; Aguiar et al. 2005). Esses machos híbridos podem ser vistos, portanto, como potenciais ameaças aos imaturos de grupos vizinhos. O monitoramento em longo prazo deste grupo e de suas relações é, portanto, crucial para o esclarecimento das ideias de vigor híbrido.

Outras características dos híbridos também merecem pesquisas futuras. Por exemplo, foi observado por várias vezes um indivíduo adulto híbrido, com características morfológicas de macho e de fêmea (face, comprimento da pelagem e até mesmo comportamentos). Foi extremamente difícil identificar se este animal era um macho ou uma fêmea adulta. Este pode ser um caso de ginandromorfismo que é comum ocorrer em híbridos (Haldane 1922). Casos de ginandromorfia em outros indivíduos híbridos também são aparentes. Note por exemplo, a dificuldade de classificar se os indivíduos híbridos que estão em comportamento de catação na Figura 9 da sessão “Área de estudo” são machos ou são fêmeas. Em alguns casos pareciam indivíduos machos com características femininas, e outros pareciam fêmeas masculinizadas.

Outro importante objeto de pesquisa nos híbridos são suas vocalizações (e as de ambas as espécies parentais dentro da zona híbrida), particularmente o rugido. *Alouatta caraya* e *A. clamitans* possuem rugidos diferenciados que podem ser distinguidos pelo observador mesmo em simpatria (LM Aguiar, observação pessoal). O da primeira espécie é mais grave e em pulsos, ao passo que o da segunda espécie é menos grave e mais contínuo. Já os híbridos possuem rugidos intermediários ou completamente alterados, sugerindo que os rugidos dos bugios têm um forte caráter genético (Kort et al. 2002a). Mais interessante ainda é a capacidade observada em uma híbrida (FA1 do G. Ponte) em modificar seu rugido conforme a espécie acompanhante. Isto mostra que além de seu comportamento ser extremamente plástico, ela pode reconhecer prontamente as diferenças entre as duas espécies parentais e responder de maneira específica, menos ambígua e mais eficiente, para a espécie acompanhante ou receptora em questão. Estudos observacionais e experimentos para testar a eficiência dessas vocalizações dentro e fora da área de simpatria são de grande importância para entender melhor o reconhecimento e as aptidões entre os indivíduos dentro da zona híbrida (Hartog et al. 2007).

5. Conclusões

Em resumo, a maior parte, senão todos os comportamentos, sistemas e estratégias observadas nos grupos mistos da Mata do Bugio já são conhecidos em sociedades monoespecíficas do gênero. Entretanto, houve uma grande variabilidade de sistemas, preferências e associações observadas em somente dois grupos monitorados, o que pode sugerir alta variabilidade de comportamentos sociais em zonas híbridas.

Os grupos mistos apresentaram poucas novidades (e.g. fêmea híbrida dominante; grupos poliginiândricos em ambiente não saturado; maior agonismo intragrupal entre machos) e, de fato, pareceram funcionar com sistemas sociais típicos de *Alouatta*. Nos grupos mistos, as duas espécies e os híbridos compartilharam os mesmos componentes dos sistemas sociais (organização e estrutura social e, principalmente, o sistema de acasalamento) que são típicos da unidade social discreta (grupo) conhecida para a sociedade dos bugios. Este compartilhamento corrobora a ideia de que os dois táxons e os híbridos podem formar um mesmo e verdadeiro grupo social. Embora diferenças de reconhecimento entre os táxons, ou entre confenotípicos possam ocorrer, elas não foram suficientes para que as espécies e os híbridos se isolassem socialmente um dos outros. Ao contrário, os diferentes táxons funcionaram dentro de um mesmo ambiente social e influenciaram diretamente na vida e no desenvolvimento ontogenético do outro. Tal influência de diferentes táxons e híbridos ao longo da história de vida dos indivíduos pode, ao final, produzir alta variabilidade comportamental e social, como as aqui observadas.

Portanto, diferente dos outros grupos mistos de primatas conhecidos na literatura, as vantagens sociais interespecíficas, principalmente as sexuais, foram importantes para a existência dos grupos mistos de bugios. Talvez esta diferença deva-se porque no caso aqui

estudado, os grupos são formados por espécies que se distribuem de forma quase que inteiramente separadas e que possuem contatos secundários nas estreitas zonas de simpatria e, assim, as barreiras comportamentais ainda não evoluíram de forma suficiente.

Em relação aos híbridos, embora ainda não saibamos qual é a geração que eles pertencem, eles foram socialmente viáveis e desempenharam funções e comportamentos aparentemente normais e viáveis dentro dos grupos. Pode-se dizer que na Mata do Bugio, os híbridos foram socialmente aceitos e funcionais.

Alguns indícios de baixa aptidão foram encontrados em um dos grupos mistos (G. Ponte) e ambos os grupos pareceram ter taxas de disputas internas elevadas entre os machos, talvez pelo baixo número de fêmeas adultas. Mas até o momento não é possível discernir se esses são resultados de diferentes histórias de grupo, ou mesmo resultado direto do confinamento em um pequeno fragmento – o que até mesmo sociedades monoespecíficas sofreriam em situações semelhantes – ou se realmente são resultados depressivos das misturas entre as espécies e os híbridos. Contra esta última possibilidade é que um dos grupos estudados (G. Vespa) reproduziu-se, teve bom desempenho e integração entre as duas espécies e híbridos, e outro grupo formado quase que exclusivamente por híbridos foi o grupo dominante deste estudo. Este último caso e até mesmo a alta posição hierárquica das fêmeas híbridas dentro do G. Ponte e do G. Vespa sugere a existência de vigor híbrido, ou seja, alguns desses animais podem ter características dominantes em relação aos animais com fenótipos “puros”. Entretanto, esses híbridos, mesmo que pareçam ser individualmente ou socialmente superiores ainda precisam ter suas aptidões (reprodução diferencial) e suas descendências verificadas ao longo do tempo, para o melhor entendimento de seus papéis evolutivos.

Referências

- Ackermann RR, Rogers J, Cheverud JM. 2006. Identifying the morphological signatures of hybridization in primate and human evolution. *Journal of Human Evolution* 51: 632-645.
- Adams JR, Leonard JA, Waits LP. 2003. Widespread occurrence of a domestic dog mitochondrial DNA haplotype in southeastern US coyotes. *Molecular Ecology* 12: 541-546.
- Agoramoorthy G, Hsu MJ. 1999. Extragroup copulation among wild red howler monkeys in Venezuela. *Folia Primatologica* 71: 147-151.
- Agostini I. 2009. Ecology and behavior of two howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) living in sympatry in northeastern Argentina. [Thesis]. Roma: Università degli studi Roma La "Sapienza". 202p. Disponível na Università degli studi Roma La "Sapienza", Roma, Italia.
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS. 2008. Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkey (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *Primates* 49: 304-307.
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS. 2009. Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology* 72: 173-186.
- Aguiar LM, Ludwig G, Hilst CLS, Malanski LS, Passos FC. 2005. Tentativa de infanticídio por um macho dominante de *Alouatta caraya* (Humboldt) (Primates, Atelidae) em um infante extra-grupo devido a influência do observador. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 1201-1203.
- Aguiar LM, Ludwig G, Svoboda WK, Hilst CLS, Navarro IT, Passos, FC. 2007a. Occurrence, local extinction and conservation of primates in the corridor of the Upper Paraná River, with notes on other mammals. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 898-906.
- Aguiar LM, Mellek DM, Abreu KC, Boscarato TG, Bernardi IP, Miranda JMD, Passos FC. 2007b. Sympatry between *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in southern Brazil. *Primates* 48: 245-248.
- Aguiar LM, Pie MR, Passos FC. 2008. Wild mixed groups between howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. *Primates* 49: 149-152.
- Aguiar LM, Ludwig G, Passos FC. 2009. Group size and composition of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) on the Upper Paraná River, southern Brazil. *Primates* 50: 74-77.
- Alberts SC, Altmann J. 2001. Immigration and hybridization patterns of yellow and anubis baboons in and around Amboseli, Kenya. *American Journal of Primatology* 53: 139-154.

- Albuquerque VJ, Codenotti TL. 2006. Etograma de bugios-pretos, *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) (Primates, Atelidae) em um habitat fragmentado. *Revista de Etologia* 8: 97-107.
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK. 2001. The problems with hybrids: settings conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 613-622.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 40: 227-267.
- Anderson TM, vonHoldt BM, Candille SI, Musiani M, Greco C, Stahler DR, Smith DW, Padhukasahasram B, Randi E, Leonard JA, Bustamante CD, Ostrander EA, Tang H, Wayne RK, Barsh GS. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science* 323: 1339-1343.
- Arnold ML. 1997. Natural hybridization and evolution. New York: Oxford University Press, 215p.
- Arnold ML. 2006. Evolution through genetic exchange. New York: Oxford University Press, 252p.
- Arnold ML, Meyer A. 2005. Natural hybridization in primates: one evolutionary mechanism. *Zoology* 109: 261-276.
- Arnold ML, Sapir Y, Martin NH. 2008. Genetic exchange and the origin of adaptations: prokaryotes to primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2813-2820.
- Asensio N, Arroyo-Rodríguez V, Cristóbal-Azkarate J. 2007. Feeding encounters between a group of a howler monkeys and white-nosed coatis in a small forest fragment in Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 23: 253-255.
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, Bearder SK, Call J, Chapman C, Connor R, Di Fiore A, Dunbar RIM, Henzi SP, Holekamp K, Korstjens AH, Layton R, Lee Phyllis, Lehman J, Manson JH, Ramos-Fernandez G, Strier KB, Van Scheik CP. 2008. Fission-fusion dynamics. *Current Anthropology* 49: 627-654.
- Avise JC. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution. Sunderland: Sinauer Publishers, 541p.
- Ayres M, Ayres JrM, Ayres DL, Santos AS. 2007. BioEstat 5.0, aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá/ MCT-CNPq/ Conservation International.
- Barnard CJ. 1979. Predation and the evolution of social mimicry in birds. *Evolution* 113: 613-618.
- Barnard CJ. 1982. Social mimicry and interspecific exploitation. *The American Naturalist* 120: 411-415.
- Barton NH, Hewitt GM. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review in Ecology and Systematics* 16: 113-148.

- Barton NH, Hewitt GM. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341: 497-503.
- Baumgarten A, Williamson GB. 2007. Distribution of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) and the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) in their contact zone in the eastern Guatemala. *Neotropical Primates* 14: 11-18.
- Bergman TJ, Beehner JC. 2004. Social system of a hybrid baboon group (*Papio anubis* x *P. hamadryas*). *International Journal of Primatology* 25: 1313-1330.
- Bergman TJ, Phillips-Conroy JE, Jolly CJ. 2008. Behavioral variation and reproductive success of male baboons (*Papio anubis* x *Papio hamadryas*) in a hybrid social group. *American Journal of Primatology* 70: 136-147.
- Bezanson M, Garber PA, Murphy JT, Premo LS. 2008. Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of Mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) *American Journal of Primatology* 70: 282-293.
- Bicca-Marques JC. 1993. Padrão de atividades diárias do bugio-preto *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae): uma análise temporal e bionenergética. In: Yamamoto ME, Sousa MBC (Eds.). *A Primatologia no Brasil* 4. Natal: Editora Universitária da UFRN, p. 35-49.
- Bicca-Marques JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK (Ed.). *Primates in fragments, ecology and conservation*. Boston: Kluwer Academic Press, p. 283-299.
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques C. 1994. Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: an age-sex analysis. *Folia Primatologica* 63: 216-220.
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques C. 1998. Behavioral Thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic Neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology* 106: 533-546.
- Bicca-Marques JC, Prates HM, Aguiar FRC, Jones CB. 2008. Survey of *Alouatta caraya*, the black-and-gold howler monkey, and *Alouatta guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates* 49: 246-252.
- Bicca-Marques JC, Muhle CB, Prates HM, Oliveira SG, Calegari-Marques C. 2009. Habitat impoverishment and egg predation by *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology* 30: 743-748.
- Boinski S, Scott PE. 1988. Association of birds with monkeys in Costa Rica. *Biotropica* 20: 136-143.
- Bolin I. 1981. Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates* 22: 349-360.
- Bonvicino CR. 1989. Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. *Revista Nordestina de Biologia* 6: 149-179.
- Bonvicino CR, Lemos B, Seuánez HN. 2001. Molecular phylogenetics of howler monkeys (*Alouatta*, Platyrrhini), a comparison with karyotypic data. *Chromosoma* 110: 241-246.

- Bowler M, Bodmer R. 2009. Social behavior in fission-fusion groups of red uakari (*Cacajao calvus ucayalii*). *American Journal of Primatology* 71: 976-987.
- Bradley BJ, Mundy NI. 2008. The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology* 17: 97-111.
- Bravo S, Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology* 24: 825-846.
- Bronson CL, Grubb Jr TC, Sattler GD, Braun MJ. 2003. Mate preference: a possible causal mechanism for a moving hybrid zone. *Animal Behaviour* 65: 489-500.
- Büntge ABS, Pyritz LW. 2007. Sympatric occurrence of *Alouatta caraya* and *Alouatta sara* at the río Yacuma in the Beni Department, northern Bolivia. *Neotropical Primates* 14: 82-83.
- Buss G, Rossato RS, Printes RC. 2007. Bugio-ruivo (*Alouatta clamitans*, Cabrera 1940) com deficiência de pigmentação na Vila de Itapuã, Viamão/RS, Brasil. In XII Congresso Brasileiro de Primatologia. Belo Horizonte: Anais do XII Congresso Brasileiro de Primatologia.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1993a. Reprodução de *Alouatta caraya* Humboldt, 1812 (Primates, Cebidae). In: Yamamoto ME, Sousa MBC (Eds.). *A Primatologia no Brasil 4*. Natal: Editora Universitária da UFRN, p.51-66.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1993b. Allomaternal care in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatologica* 61: 104-109.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1996. Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology* 17: 229-237.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1997a. Comportamento agressivo em um grupo de bugios-preto, *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). In: Ferrari SF, Schneider H. (Eds.). *A Primatologia no Brasil 5*. Belém: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 29-38.
- Calegario-Marques C, Bicca-Marques JC. 1997b. Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). In: Ferrari SF, Schneider H. (Eds.). *A Primatologia no Brasil 5*. Belém: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 129-140.
- Campos JB. 2001. Parque Nacional de Ilha Grande, re-conquista e desafios. Maringá: IAP/Coripa, 118p.
- Carmo EH, Araújo ESO, Martins E, Pelucci H, Maia MLS, Almeida MG, Dusi R, Tuboi S, Guerra Z. 2001. Situação atual da febre amarela no Brasil. *Boletim Eletrônico Epidemiológico/FUNASA* 1: 1-11.
- Carroll RL. 2000. Towards a new evolutionary synthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 27-32.
- Chame M, Olmos F. 1997. Two howler species in southern Piauí, Brazil? *Neotropical Primates* 5: 74-77.

- Chapman C, Chapman L. 1996. Mixed-species primate groups in the Kibale Forest: ecological constraints on association. *International Journal of Primatology* 17: 31-50.
- Chapman C, Balcomb S. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19: 385-403.
- Chapman C, Chapman L. 2000. Interdemic variation in mixed-species association patterns: common diurnal primates of Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 129-139.
- Chapman C, Peres CA. 2001. Primate conservation in the new millennium: the role of scientists. *Evolutionary Anthropology* 16-33.
- Chapman MA, Burke JM. 2007. Genetic divergence and hybrid speciation. *Evolution* 61: 1773-1780.
- Chiarello AG. 1993. Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 34: 289-293.
- Chiarello AG. 1994. Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a semi-deciduous forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 35: 25-34.
- Chiarello AG. 1995a. Grooming in brown howler monkeys, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology* 35: 73-81.
- Chiarello AG. 1995b. Role of loud calls in brown howlers, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology* 36: 213-222.
- Clarke MR, Glander KE, Zucker EL. 1998. Infant-nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 19: 451-472.
- Clarke MR, Zucker EL, Ford RT, Harrison RM. 2007. Behavior and endocrine concentrations do not distinguish sex in monomorphic juvenile howlers (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology* 69: 477-484.
- Clutton-Brock T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296: 69-72.
- Clutton-Brock T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318: 1882- 1885.
- Clutton-Brock T. 2009. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* 462: 51-57.
- Codenotti TL, Silva VM, Albuquerque VJ, Camargo EW, Silveira RMM. 2002. Distribuição e situação atual de conservação de *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Primates* 10: 132-141.
- Coimbra-Filho AF, Silva RR, Pissinatti A. 1984. Heterose em fêmea híbrida de *Callithrix* (Callitrichidae – Primates). *A Primatologia no Brasil* 1. In: Mello MT (Ed.). *Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Primatologia*, p. 213-215.

- Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA, Rylands AB, Mendes SL, Kierulff MCM, Pinto LPS. 2006. The taxonomic status of Wied's Black-tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhlii* (Callitrichidae, Primates). *Primate Conservation* 21: 1-24.
- Conradt L, List C. 2009. Group decisions in humans and animals: a survey. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 364: 719-742.
- Cords M. 1987. Mixed species association of *Cercopithecus* monkeys in the Kakamega Forest, Kenya. *University of California Publications in Zoology* 117: 1-109.
- Cords M, Würsig B. 2010. A mix of species: heterospecific associations among primates and dolphins. In: Karczmarski L, Yamagiwa J (Eds.). *Social Ecology of Dolphins, Monkeys and Apes: A Comparative Overview*. Chicago: University of Chicago Press.
- Corte AC, Svoboda WK, Navarro IT, Freire RL, Malanski LS, Shiozawa MM, Ludwig G, Aguiar LM, Passos FC, Maron A, Camargo ZP, Itano EM, Ono MA. 2007. Paracoccidioidomycosis in wild monkeys from Paraná State, Brazil. *Mycopathologia* 164: 225-228.
- Cortés-Ortiz L, Bermingham E, Rico C, Rodríguez-Luna E, Sampaio I, Ruiz-García M. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 64-81.
- Cortés-Ortiz L, Duda JrTF, Canales-Espinosa D, García-Orduña F, Rodríguez-Luna E, Bermingham E. 2007. Hybridization in large-bodied New World Primates. *Genetics* 176: 2421-2425.
- Cristóbal-Askarate J, Chavira R, Boeck L, Rodríguez-Luna E, Veàl JJ. 2006. Testosterone levels of free-ranging resident mantled howler monkey males in relation to the number and density of solitary males: a test of the challenge hypothesis. *Hormones and Behavior* 49: 261-267.
- Crockett CM. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19: 549-578.
- Crockett CM, Pope T. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *American Journal of Primatology* 15: 289-308.
- Crockett CM, Janson CH. 2000. Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory. In: Van Schaik CP, Janson CH (Eds.). *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 75-98.
- Cullen Jr L, Valladares-Padua C. 1997. Métodos para estudos de ecologia, manejo e conservação de primatas na natureza. In: Valladares-Padua C, Bodmer RE, Cullen Jr L (Eds.). *Manejo e conservação de vida silvestre no Brasil*. Brasília: Sociedade Civil Mamirauá/CNPq, p.239-269.
- Cullen Jr L, Abreu KC, Sana D, Nava AFD. 2005. Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil. *Natureza & Conservação* 3: 147-161.

- da Cunha RGT, Byrne RW. 2006. Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing. *Behavior* 10: 1169-1199.
- da Cunha RGT, Jalles-Filho E. 2007. The roaring of southern brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) as a mechanism of active defense of borders. *Folia Primatologica* 78: 259-271.
- da Cunha RGT, Byrne RW. 2009. The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (Eds.). *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation*. New York: Springer, p. 341-363.
- Dawkins R. 1982. *The extended phenotype, the gene as the unit of selection*. Oxford: Oxford University Press, 295p.
- Darwin C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Defler TR. 2004. *Primates of Colombia*. Bogotá: Conservation International, 550p.
- Detwiler KM, Burrell AS, Jolly CJ. 2005. Conservation implications of hybridization in African cercopithecine monkeys. *International Journal of Primatology* 26: 661-684.
- Di Bitetti MS. 2005. Perspectivas para a conservação de primatas em Misiones. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (Eds.). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional, p. 194-199.
- Di Bitetti MS, Placci G, Brown AD, Rode DI. 1994. Conservation and population status of the brown howling monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in Argentina. *Neotropical Primates* 2: 1-4.
- Dias PAD, Rangel-Negrin A, Veà JJ, Canales-Espinosa D. 2010. Coalitions and male-male behavior in *Alouatta palliata*. *Primates* 51: 91-94.
- Dowling TE, Secor CL. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 593-619.
- Eckardt W, Zuberbühler K. 2004. Cooperation and competition in two forest monkeys. *Behavioral Ecology* 15: 400-411.
- Estrada A, Coates-Estrada R. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 9: 27-37.
- Favreau A, Richard-Yris M, Bertin A, Houdelier C, Lumineau S. 2009. Social influences on circadian behavioural rhythms in vertebrates. *Animal Behaviour* 77: 983-989.
- Ferrari SF. 2004. Biogeography of Amazonian primates. In: Mendes SL, Chiarello AG (Eds.) *A Primatologia no Brasil* 8. Vitória: IPEMA/SBPr, p. 101-122.

- Ferrari SF. 2009. Predation risk and antipredator strategies. In: South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation. Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (Eds.). New York: Springer, p. 251-277.
- Fialho, MS, Setz EZF. 2007. Extragroup copulations among brown howler monkeys in southern Brazil. *Neotropical Primates* 14: 28-30.
- Fortes VB, Bicca-Marques JC. 2008. Abnormal pelage color in an isolated population of *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 in South Brazil. *International Journal of Primatology* 29: 717-722.
- Frantzis A, Herzing DL. 2002. Mixed-species associations of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*), short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*), and Risso's dolphins (*Grampus griseus*) in the Gulf of Corinth (Greece, Mediterranean Sea). *Aquatic Mammals* 28: 188-197.
- Galleti M, Pedroni F, Paschoal M. 1994. Infanticide in the brown howler monkey, *Alouatta fusca*. *Neotropical Primates* 2: 6-7.
- Garcia JL, Svoboda WK, Chryssafidis AL, Malanski LS, Shiozawa MM, Aguiar LM, Teixeira GM, Ludwig G, Silva LR, Hilst C, Navarro IT. 2005. Sero-epidemiological survey for toxoplasmosis in wild New World monkeys (*Cebus* spp.; *Alouatta caraya*) at the Paraná river basin, Paraná State, Brazil. *Veterinary Parasitology* 133: 307-311.
- Gautier-Hion A, Gautier JP. 1974. Les associations polyspecificques de cercopitheques du Plateau de M'passa (Gabon). *Folia Primatologica* 22: 134-177.
- Gautier-Hion A, Quris R, Gautier JP. 1983. Monospecific vs polyspecific life: a comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 325-335.
- Gautier-Hion A, Tutin CEG. 1988. Simultaneous attack by adult males of a polyspecific troop of monkeys against a crowned hawk eagle. *Folia Primatologica* 51: 149-151.
- Genovart M. 2009. Natural hybridization and conservation. *Biodiversity and Conservation* 18: 1435-1439.
- Gittleman JL, Jones KE, Price SA. 2004. Supertrees, using complete phylogenies in comparative biology. In: Bininda-Emonds ORP (Ed.). *Computational Biology*. Boston: Kluwer Academic Publishers, p. 439-460.
- Giudice AM. 1994. Activity patterns, diet and social behavior in howler monkeys in Corrientes, Argentina. In: *Congresso Brasileiro de Primatologia*. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Giudice AM. 1997. Comportamiento social em aulladores: El caso de la emigración de una hembra sub-adulta em *Alouatta caraya*. *Neotropical Primates* 5: 39-43.
- Glander KE. 1979. Feeding associations between howling monkeys and basilisk lizards. *Biotropica* 11: 223-236.

- Goldsworthy SD, Boness DJ, Fleischer RC. 1999. Mate choice among sympatric fur seals: female preference for conphenotypic males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 253-267.
- Gottelli D, Sillero-zubiri C, Applebaum GD, Roy MS, Girman DJ, Garcia-Moreno J, Ostrander EA, Wayne RK. 1994. Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Molecular Ecology* 3: 301-312.
- Gould SJ. 1977. *Ever since Darwin*. New York: WW Norton & Company Incorporated, 285p.
- Gould SJ. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Massachusetts: Harvard University Press. 1392p.
- Grant PR, Grant BR. 1992. Hybridization of Bird species. *Science* 256: 193-197.
- Grant PR, Grant BR, Markert JA, Keller LF, Petren K. 2004. Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection. *Evolution* 58: 1588-1599.
- Gregorin R. 2006. Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 64-144.
- Groves CP. 2001. *The taxonomy of primates*. Washington: Smithsonian Institution Press, 350p.
- Haldane JBS. 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of Genetics* 12: 101-109.
- Harris TR. 2006. Between-group contest competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 317-329.
- Harris EE, Gifalli-Iughetti C, Hirano ZB, Koiffmann CP. 2005. Cytochrome b sequences show subdivision between populations of the brown howler monkey (*Alouatta guariba*) from Rio de Janeiro and Santa Catarina, Brazil. *Neotropical Primates* 13: 16-21.
- Hartog PM, Kort SR, Cate C. 2007. Hybrid vocalizations are effective within, but not outside, an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 18: 608-614.
- Haugaasen T, Peres C. 2008. Associations between primates and other mammals in a central Amazonian forest landscape. *Primates* 49: 219-222.
- Haugaasen T, Peres C. 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50: 239-251.
- Hershkovitz P. 1949. *Mammals of Northern Colombia*. Preliminary report n.4: monkeys (primates), with taxonomic revisions of some forms. *Proceedings of the United States National Museum* 98: 323-327.
- Hershkovitz P. 1977. *Living New World monkeys (Platyrrhini): with an introduction to primates*. Vol. 1. Chicago: The University of Chicago Press, 1177p.

- Heymann EW, Buchanan-Smith HM. 2000. The behavioural ecology of mixed-species troops of Callitrichine primates. *Biological Reviews* 75: 169-190.
- Hirano ZMB. 2003. Secreção epidérmica de *Alouatta guariba clamitans* (Primates, Atelidae) [Thesis]. Ribeirão Preto (SP): Universidade de São Paulo. 144p. Disponível na Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil.
- Hirano ZM, Correa IC, Oliveira DA. 2008. Contexts of rubbing behavior in *Alouatta guariba clamitans*: a scent-marking role? *American Journal of Primatology* 70: 575-583.
- Hirsch A, Landau EC, Tedeschi ACM, Menegheti JO. 1991. Estudo comparativo das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède, 1799 (Platyrrhini, Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. In: Rylands AB, Bernardes AT (Eds.). *A Primatologia no Brasil* 3. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas, p. 239-262.
- Hoekseman JD, Bruna EM. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia* 125: 321-330.
- Hutchins M, Barash DP. 1976. Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates* 17: 145-150.
- Ingberman B, Fusco-Costa R, Monteiro-Filho ELA. 2009. Population survey and demographic features of a coastal Island population of *Alouatta clamitans* in Atlantic Forest, southern Brazil. *International Journal of Primatology* 30: 1-14.
- Iwanaga S, Ferrari SF. 2002. Geographic distribution of red howlers (*Alouatta seniculus*) in southwestern Brazilian Amazonia, with notes on *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology* 23: 1245-1256.
- Izar P, Ferreira RG, Sato T. 2006a. Describing the organization of dominance relationships by Dominance-Directed Tree Method. *American Journal of Primatology* 68: 189-207.
- Izar P, Verderane MP, Visalberghi E, Ottoni EB, Oliveira MG, Shirley J, Fragaszy D. 2006b. Cross-genus adoption of a marmoset (*Callithrix jacchus*) by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*): case report. *American Journal of Primatology* 68: 692-700.
- Janzen DH. 1974. Tropical Blackwater rivers, animals, and mast fruiting by Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Jardim MMA. 2005. Ecologia populacional de bugios-ruivos (*Alouatta guariba*) nos municípios de Porto Alegre e Viamão, RS, Brasil. [Thesis]. Universidade Estadual de Campinas.
- Jardim MMA, Oliveira LFB. 2000. Aspectos ecológicos e do comportamento de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil. In: Alonso C, Langguth A. *A Primatologia no Brasil* 7. João Pessoa: Editora Universitária, p. 151-169.
- Johnson DP, Kays R, Blackwell PG, Macdonald DW. 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 563-570.
- Johnson EC, Hill E, Cooper MA. 2007. Vomiting in wild bonnet macaques. *International Journal of Primatology* 28: 245-256.

- Jones CB. 1980. The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray: intraspecific competition for group membership in a folivorous Neotropical primates. *Primates* 21: 389-405.
- Jones CB. 1983. Social organization of captive black howler monkeys (*Alouatta caraya*): "Social competition" and the use of non-damaging behavior. *Primates* 24: 25-39.
- Jones CB. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates* 26: 130-142.
- Jones CB. 1995a. Howler subgroups as homeostatic mechanisms in disturbed habitats. *Neotropical Primates* 3: 7-9.
- Jones CB. 1995b. The potential for metacommunity effects upon howler monkeys. *Neotropical Primates* 3: 43-45.
- Jones CB. 1995c. Mimicry in primates: implications for heterogeneous conditions. *Neotropical Primates* 3: 69-72.
- Jones CB. 2004. The number of adult females in groups of polygynous howling monkeys (*Alouatta* spp.): theoretical inferences. *Primate Report* 68: 7-25.
- Jones CB. 2005. Social parasitism in mammals with particular reference to Neotropical primates. *Mastozoología Neotropical* 12: 19-35.
- Kappeler PM, van Schaik CP. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23: 707-740.
- Kays R, Curtis A, Kirchman JJ. 2009. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biology Letters*. Doi: 10.1098/rsbl.2009.0575.
- Kinzey WG. 1982. Distribution of primates and forest refuges. In: Prance GT (Ed.). *Biological diversification in the Tropics*. New York: Columbia University Press, p 455-482.
- Klein LL. 1974. Agonistic behavior in Neotropical Primates. In: Holloway RL (Ed.). *Primate aggression, territoriality, and xenophobia*. New York: Academic Press, p. 77-122.
- Koch F, Bicca-Marques JC. 2007. Padrão de atividades e dieta de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: uma análise sexo-etária. In: Bicca-Marques JC. *A Primatologia no Brasil* 10. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 353-361.
- Koenig A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23: 759-783.
- Kort SR, Hartog PM, Cate C. 2002a. Diverge or merge? The effect of sympatric occurrence on the territorial vocalizations of the vinaceous dove *Streptopelia vinacea* and ring-necked dove *S. capicola*. *Journal of Avian Biology* 33: 150-158.
- Kort SR, Hartog PM, Cate C. 2002b. Vocal signals, isolation and hybridization in the vinaceous dove (*Streptopelia vinacea*) and the ring-necked dove (*S. capicola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 378-385.

- Kowalewski MM. 2007. Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: an alternative model to explain social organization in non-human primates. [Thesis]. Urbana: University of Illinois. 362p. Disponível na University of Illinois, Urbana, Estados Unidos.
- Land ED, Lacy RC. 2000. Introgression level achieved through Florida panther genetic restoration. *Endangered Species Update* 17: 100–105.
- Lancaster ML, Gemmill NJ, Negro S, Gouldsworthy S, Sunnucks P. 2006. Ménage à trois on Macquaire Island: hybridization among three species of fur seal (*Arctocephalus* spp.) following historical population extinction. *Molecular Ecology* 15: 3681-3692.
- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamônica P, Fearnside PM, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Lehman J, Korstjens AH, Dunbar RIM. 2007. Fission-fusion social system as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evolutionary Ecology* 21: 613-634.
- Lewis KP. 2000. A comparative study of primate play behaviour: implications for the study of cognition. *Folia Primatologica* 71: 417-421.
- Lorini ML, Persson VG. 1990. A contribuição de Andre Mayer a História Natural no Paraná (Brasil) II. Mamíferos do Terceiro Planalto Paranaense. *Arquivos Brasileiros de Biologia e Tecnologia* 33: 117-132.
- Lovejoy TE, Bierregaard RO, Rylands AB, Malcolm JR, Quintela CE, Harper LH, Brown JrKS, Powell AH, Powell GVN, Schubart HOR, Hays MB. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé ME (Ed.). *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates Inc Publishers, p. 257-285.
- Ludwig G, Aguiar LM, Miranda JMD, Teixeira GM, Svoboda WK, Malanski LS, Shiozawa MM, Hilst CLS, Navarro IT, Passos FC. 2007. Cougar predation on black-and-gold howlers on Mutum Island, Southern Brazil. *International Journal of Primatology* 28: 39-46.
- Ludwig G, Aguiar LM, Svoboda WK, Hilst CLS, Navarro IT, Passos FC. 2008. Comparison of the diet of *Alouatta caraya* (Primates: Atelidae) between a riparian island and mainland on the Upper Parana River, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 419-426.
- Margulis L, Sagan D. 2002. *O que é vida?* Rio de Janeiro: Jorge Zahar Editor, 289 p.
- Marques AAB. 2006. Ecologia e conservação do bugio-ruivo e de outros guaribas: todos iguais ou completamente diferentes? In: Freitas TRO, Vieira E, Pacheco S, Christoff A (Eds.). *Mamíferos do Brasil: genética, sistemática, ecologia e conservação*. São Carlos: Sumprema, p. 3-26.
- Martínez TJO, Solano SJ, Estrada A, Coates-Estrada R. 1999. Patrones de actividad de *Alouatta palliata* em um fragmento de selva em Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* 7: 80-83.

- Martins MM. 2009. Lianas as a food resource for brow howlers (*Alouatta guariba*) and southern miquis (*Brachyteles arachnoides*) in a forest fragment. *Animal Biodiversity and Conservation* 32: 51-58.
- Mayr E. 2005. *Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica*. São Paulo: Companhia das Letras, 266p.
- Meireles CM, Czelusniak J, Schneider MPC, Muniz JAPC, Brigido MC, Ferreira HS, Goodman M. 1999. Molecular Phylogeny of Ateline New World Monkeys (Platyrrhini, Atelinae) Based on g-Globin Gene Sequences: Evidence That *Brachyteles* is the Sister Group of *Lagothrix*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 10-30.
- Mendes SL. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia* 6: 71-104.
- Mendes SL. 1997. Hybridization in free-ranging *Callithrix flaviceps* and the taxonomy of the Atlantic Forest marmosets. *Neotropical Primates* 5:6-8.
- Miklósi A. 2007. *Dog behavior, evolution and cognition*. Oxford: Oxford University Press, 274p.
- Milton K. 1978. Behavioral adaptations to leaf-eating by the mantled howler monkey. In: Montgomery GG (Ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Washington: Smithsonian Press, p. 535-549.
- Milton K. 1980. *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. New York: Columbia University Press, 165p.
- Milton K. 2003. Something to howl about: howler monkeys and their bot fly parasites. *Natural History*: 20-24.
- Miranda JMD, Passos FC. 2005. Composição e dinâmica de grupos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (Primates, Atelidae) em Floresta Ombrófila Mista no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 99-106.
- Miranda JMD, Aguiar LM, Ludwig G, Moro-Rios RF, Passos FC. 2005. The first seven months of an infant of *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae): interactions and the development of behavioral patterns. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 1191-1195.
- Miranda JMD, Bernardi IP, Moro-Rios RF, Aguiar LM, Ludwig G, Passos FC. Social structure of *Alouatta guariba clamitans*: a group with a dominant female. *Neotropical Primates* 12: 135-138.
- Monteiro-Filho ELA. 1995. Pesca interativa entre o golfinho *Sotalia fluviatilis guianensis* e a comunidade pesqueira da região de Cananéia. *Boletim do Instituto de Pesca* 22: 15-23.
- Moura AC. 2007. Primate group size and abundance in the Caatinga dry forest, northeastern Brazil. *International Journal of Primatology* 28: 1279-1297.

- Moynihan M. 1968. Social mimicry; character convergence versus character displacement. *Evolution* 22: 315-331.
- Neville MK, Glander KE, Braza F, Rylands AB. 1988. The Howling Monkeys, Genus *Alouatta*. In: Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA. (Eds.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates v.2*. Washington: World Wildlife Fund, p. 349-453.
- NRC. 1981. *Techniques for the study of primate population ecology*. Washington: National Research Council, National Academy Press, 836 p.
- Nietzsche F. 1872. *O nascimento da tragédia, ou helenismo e pessimismo*. São Paulo: Companhia de Bolso, 177p.
- Nietzsche F. 1887. *On the genealogy of morals*. Arlington: Richer Resources Publications, 136p.
- Nunn CL. 1999. The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 1-13.
- Nunn CL. 2003. Behavioural defences against sexually transmitted diseases in primates. *Animal Behaviour* 66: 37-48.
- Nunn CL, Gittleman JL, Antonovics J. 2000. Promiscuity and the primate immune system. *Science* 290: 1168-1170.
- Oliveira EH, Neusser M, Figueiredo WB, Nagamachi C, Pieczarka JC, Sbalqueiro IJ, Wienberg J, Müller S. 2002. The phylogeny of howler monkeys (*Alouatta*, Platyrrhini): reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting. *Chromosome Research* 10: 669-683.
- Oliveira R, Godinho R, Randi E, Alves PC. 2008. Hybridization versus conservation: are domestic cats threatening the genetic integrity of wildcats (*Felis silvestris silvestris*) in Iberian Peninsula? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2953-2961.
- Paterson HEH. 1985. The recognition concept of species. In: Vrba ES (Ed.). *Species and speciation*. Pretoria: Transvaal Museum Monograph, p. 21-29.
- Pavelka MSM, Knopff KH. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-111.
- Pearson SF. 2000. Behavioral asymmetries in a moving hybrid zone. *Behavioral Ecology* 11: 84-92.
- Peres CA, Patton JL, Da Silva MNF. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarin monkeys. *Folia Primatologica* 67: 113-124.
- Peres CA, Janson CH. 1999. Species coexistence, distribution, and environmental determinants of neotropical primate richness: a community-level zoogeographic analysis. In: Fleagle JG, Janson CH, Reed KE (Eds.). *Primate communities*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 55-74.

- Phillips-Conroy JE, Jolly CJ. 2004. Male dispersal and philopatry in the Awash baboon hybrid zones. *Primate Report* 68: 27-52.
- Pigliucci M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution* 61: 2743-2749.
- Pinto LP, Setz EZF. 2000. Sympatry and new locality for *Alouatta belzebul discolor* and *Alouatta seniculus* in the Southern Amazon. *Neotropical Primates* 8: 150-151.
- Pinto ACB, Azevedo-Ramos C, Carvalho Jr O. 2003. Activity patterns and diet of the *Alouatta belzebul* in areas of logged and unlogged forest in eastern Amazonia. *Animal Biodiversity and Conservation* 26: 39-49.
- Podolsky RD. 1990. Effects of mixed-species association on resource use by *Saimiri sciureus* and *Cebus apella*. *American Journal of Primatology* 21: 147-158.
- Pollard KA, Blumstein DT. 2008. Time allocation and the evolution of group size. *Animal Behaviour* 76: 1683-1699.
- Pope TR. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 439-446.
- Pope TR. 1995. Socioecology, population fragmentation, and patterns of genetic loss in endangered primates. In: Avise JC, Hamrick JL (Eds.). *Conservation genetics: case histories from nature*. London: Chapman and Hall, p. 119-159.
- Pope TR. 1998. Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys. *Journal of Mammalogy* 79: 692-712.
- Pope TR. 2000a. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 253-267.
- Pope TR. 2000b. The evolution of male philopatry in Neotropical monkeys. In: Kappeler PM (Ed.). *Primate males, causes and consequences of variation in group composition*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 219-235.
- Porter LM, Garber PA. 2007. Niche expansion of a cryptic primate, *Callimico goeldii*, while in mixed species troops. *American Journal of Primatology* 69: 1340-1353.
- Prates HM, Bicca-Marques JC. 2008. Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology* 29: 703-715.
- Randi E. 2008. Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular ecology* 17: 285-293.
- Randler C. 2002. Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behaviour* 63: 103-119.
- Reich DE, Wayne RK, Goldstein DB. 1999. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves. *Molecular Ecology* 8: 139-144.
- Reudink MW, Mech SG, Curry RL. 2006. Extrapair paternity and mate choice in a chickadee hybrid zone. *Behavioral Ecology* 17: 56-62.

- Rhymer JM, Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review in Ecology and Systematics* 27: 83-109.
- Rímoli OA, Valdivino EM, Rímoli J, Ferrari SF. 2008. Behavior patterns of a group of black howler monkeys *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) in a forest fragment in Terenos, Mato Grosso do Sul: a seasonal analysis. In: Ferrari SF, Rímoli J (Eds.). *A Primatologia no Brasil* 9. Aracaju: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 179-191.
- Rosa MC. 1997. Processo de ocupação e situação atual. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (Eds.). *A Planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: Eduem Nupélia, p. 371-394.
- Rosenberger AL, Strier KB. 1989. Adaptive radiations of the ateline primates. *Journal of Human Evolution* 18: 717-750.
- Rudran R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. In: Eisenberg JE (Ed.). *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 107-126.
- Rumiz DI. 1990. *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21: 279-294.
- Rylands AB, Schneider H, Langguth A, Mittermeier RA, Groves C, Rodríguez-Luna E. 2000. An assessment of the diversity of the New World Primates. *Neotropical Primates* 8: 61-93.
- Saj TL, Martenson S, Chapman CA, Sicotte P. 2007. Controversy over the application of current socioecological models to folivorous primates: *Colobus vellerosus* fits the predictions. *American Journal of Physical Anthropology* 133: 994-1003.
- Sánchez-Villagra MR, Pope TR, Salas V. 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology* 19: 473-491.
- Schino G. 2007. Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 115-120.
- Schino G, Aureli F. 2008. Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis. *Biology Letters* 23: 9-11.
- Schleidt WM, Shalter MD. 2003. Co-evolution of human and canids, an alternative view of dog domestication: *Homo homini lupus?* *Evolution and cognition* 9: 57-72.
- Schwenk K, Brede N, Streit B. 2008. Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2805-2811.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 198-207.
- Seehausen O, Takimoto G, Roy D, Jokela J. 2008. Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology* 17: 30-44.

- Setz EZF, Hoyos A. 1986. Partição do tempo: o problema da dependência entre observações comportamentais sucessivas. In: Mello MT (Ed.). A primatologia no Brasil 2. Campinas: Imprensa Universitária UFMG, p. 191-201.
- Silk JB. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 539-559.
- Silva BTF, Sampaio MIC, Schneider H, Schineider MPC, Montoya E, Encarnación F, Salzano FM. 1992. Natural hybridization between *Saimiri* Taxa in the Peruvian Amazônia. *Primates* 33: 107-113.
- Silva VM, Codenotti TL. 2007. Mapeamento das áreas de ocorrência de *Alouatta caraya* em fragmentos florestais de Tupanciretã, Rio Grande do Sul. In: Bicca-Marques JC (Ed.). A Primatologia no Brasil 10. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 181-191.
- Silver SC, Ostro LET, Yeager CP, Dierenfeld S. 2000. Phyto-chemical and mineral components of foods consumed by black howler monkeys (*Alouatta pigra*) at two sites in Belize. *Zoo Biology* 19: 95-109.
- Snaith TV, Chapman CA. 2007. Primate group size and interpreting socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology* 16: 94-106.
- Snaith TV, Chapman CA. 2008. Red colobus monkeys display alternative behavioral responses to the costs of scramble competition. *Behavioral Ecology* 19: 1289-1296.
- Souza MC, Romagnolo MB, Kita KK. 2004. Riparian vegetation: ecotones and plant communities. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (Eds.). The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, p. 353-367.
- Souza Jr. JC, Aguiar LM, Haffmann AC, Greinert JA, Correa IC, Hirano ZMB. 2009. Parasitos intestinais de grupos mistos de bugios (*Alouatta caraya* e *Alouatta clamitans*) em área de simpatria, Alto Rio Paraná, Brasil. In: ZMB Hirano (Ed.). XIII Congresso Brasileiro de Primatologia. Blumenau: Furb.
- Steinmetz S. 2005. Vocalizações de longo alcance como comunicação intra-grupal nos bugios (*Alouatta guariba*). *Neotropical Primates* 11-15.
- Stensland E, Angerbjörn A, Berggren P. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33:205-223.
- Struhsaker TT. 1981. Polyspecific associations among tropical rain-forest primates. *Zeit Tierpsychol* 57: 268-304.
- Strier KB. 1999. Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of Neotropical primates. In: Lee P (Ed.). *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 300-319.
- Sussman RW, Garber PA, Cheverud JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 84-97.

- Sussman RW, Garber PA. 2007. Cooperation and competition in primate social interactions. In: Campbell CJ, Fuentes A, Mackinnon KC, Panger M, Bearder SK (Eds.). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press, p. 630-651.
- Svoboda WK. 2007. Vigilância de epizootias em primatas não humanos (PNH) como instrumento de monitoramento de arbovirose e outras viroses de interesse em saúde pública. [Thesis]. Londrina: Universidade Estadual de Londrina. Disponível na Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Brasil.
- Tanaka M. 2007. Habitat use and social structure of a brown lemur hybrid population in the Berenty Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology* 69: 1189-1194.
- Terborgh J. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology* 21: 87-100.
- Treves A. 2001. Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta* spp.) groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 61-71.
- Trigo TC, Freitas TRO, Kunzler G, Cardoso L, Silva JCR, Johnson WE, O'Brien SJ, Bonatto SL, Eizirik E. 2008. Inter-species hybridization among Neotropical cats of the genus *Leopardus*, and evidence for an introgressive hybrid zone between *L. geoffroyi* and *L. tigrinus* in southern Brazil. *Molecular Ecology* 17: 4317-4333.
- Turelli M, Orr HA. 1995. The dominance theory of Haldane's rule. *Genetics* 140: 389-402.
- van Belle S, Estrada A, Ziegler TE, Strier KB. 2009a. Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *American Journal of Primatology* 71: 153-164.
- van Belle S, Estrada A, Ziegler TE, Strier KB. 2009b. Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior* 56: 355-363.
- van Gelder RG. 1977. Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates* 2635: 1-25.
- van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V, Foley RA (Eds). *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Hoboken: Blackwell Scientific Publications, p. 195-218.
- van Schaik CP, Kappeler PM. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society B* 264: 1687-1694.
- Wallace RB, Painter RLE, Rumiz DI, Taber AB. 2000. Primate diversity, distribution and relative abundances in the Rios Blanco y Negro Wildlife Reserve, Santa Cruz Department, Bolivia. *Neotropical Primates* 8: 24-28.
- Wallen K. 2001. Sex and context: hormones and primate sexual motivation. *Hormones and Behavior* 40: 339-357.

- Wang E, Milton K. 2003. Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island. *International Journal of Primatology* 24: 1227–1243.
- Waser PM. 1982. Primate polyspecific associations: do they occur by chance? *Animal Behaviour* 30: 1-8.
- Waser PM. 1984. “Chance” and mixed-species associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 197-202.
- Waterman JM, Roth JD. 2007. Interspecific associations of Cape ground squirrels with two mongoose species: benefit or cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1675-1683.
- Wildman DE, Jameson NM, Opazo JC, Yi SV. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of Neotropical primates (Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 694-702.
- Wiley C, Qvarnström A, Andersson G, Saetre G. 2009. Postzygotic isolation over multiple generations of hybrid descendents in a natural hybrid zone: how well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? *Evolution* 63: 1731-1739.
- Williamson DI. 2006. Hybridization in the evolution of animal form and life-cycle. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 585–602.
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology, the new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 697p.
- Wirtz P. 1999. Mother species – father species: unidirectional hybridization in animals with female choice. *Animal Behaviour* 58: 1-12.
- Wu CI. 2001. The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 851-865.
- Wu CI, Johnson NA, Palopoli MF. 1996. Haldane’s rule and its legacy: why are there so many sterile males? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 281-284.
- Zucker EL, Clarke MR. 1998. Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology* 19: 433-449.
- Zucker EL, Clarke MR. 2003. Longitudinal assessment of immature-to-adult ratios in two groups of Costa Rican *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 24: 87-101.
- Zunino GE, Chalukian SC, Rumiz DI. 1985. Infanticídio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. In: Mello MT (Ed.). *A Primatologia no Brasil 2*. Campinas: Sociedade Brasileira de Primatologia, p. 185-190.
- Zunino GE. 1987. Nutrición en primates folívoros: la dieta de *Alouatta caraya* en vida silvestre. *Boletim Primatológico* 5: 78-87.