

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

LUCI FERREIRA RIBEIRO

**DISPERSÃO E PREDACÃO DE GRANDES SEMENTES POR
Sciurus aestuans L. EM FRAGMENTOS DE FLORESTA
ATLÂNTICA MONTANA NO ESTADO DO ESPÍRITO SANTO,
BRASIL**

RECIFE / AGOSTO / 2004

LUCI FERREIRA RIBEIRO

**DISPERSÃO E PREDACÃO DE GRANDES SEMENTES POR
Sciurus aestuans L. EM FRAGMENTOS DE FLORESTA
ATLÂNTICA MONTANA NO ESTADO DO ESPÍRITO SANTO,
BRASIL**

Orientador: Dr. Marcelo Tabarelli

Co-orientador: Dr. Antônio Rossano
Mendes Pontes

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

RECIFE / AGOSTO / 2004

R848d RIBEIRO, Luci Ferreira

Dispersão e predação de grandes sementes por *Sciurus aestuans* L. em fragmentos de Floresta Atlântica Montana no estado do Espírito Santo, Brasil / Luci Ferreira Ribeiro. – Recife : UFPE, 2004.

X, 177 f. : il.; 30 cm.

Orientador: Dr. Marcelo Tabarelli

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2004.

1. Dispersão de Sementes. 2. Floresta Atlântica Montana. 3. Fragmentação Florestal. 4. *Sciurus aestuans*. 5. Biologia Vegetal – Tese. I. Tabarelli, Marcelo. II. Universidade Federal de Pernambuco. III. Título.

CDD 581
CDU 581.5

LUCI FERREIRA RIBEIRO

**DISPERSÃO E PREDÇÃO DE GRANDES SEMENTES POR *Sciurus
aestuans* L. EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA
MONTANA NO ESTADO DO ESPÍRITO SANTO, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal na área de concentração em Ecologia Vegetal.

Recife, Agosto de 2004

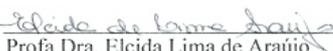
COMISSÃO AVALIADORA



Prof. Dr. Marcelo Tabarelli
Universidade Federal de Pernambuco
Orientador



Profa Dra Ariadna Valentina Freitas Lopes
Universidade Federal Rural de Pernambuco



Profa Dra. Elcida Lima de Araújo
Universidade Federal Rural de Pernambuco



Profa Dra Inara Roberta Leal
Universidade Federal de Pernambuco



Prof Dr Paulo Santos
Universidade Federal de Pernambuco

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL

1.1. INTRODUÇÃO	06
1.2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	09
1.2.1. Atributos Ecológicos da Dispersão de Sementes	09
1.2.2. Dispersão e Conservação	11
1.2.3. Dispersão por Roedores	13
1.2.4. Dispersão por <i>Sciurus aestuans</i> L. (1766)	15
1.2.5. Fragmentação da F. Atlântica e sua Influência na Comunidade de Roedores	17
1.3. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS	23

Artigo I: PADRÃO DE FRUGIVORIA DE *SCIURUS AESTUANS* L. E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE ÁRVORES DA FLORESTA ATLÂNTICA

ASBSTRACT	31
RESUMO	32
INTRODUÇÃO	33
MATERIAIS E MÉTODOS	34
RESULTADOS	42
DISCUSSÃO	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55

Artigo II: DISPERSÃO E PREDACÃO DE SEMENTES DE DUAS ESPÉCIES DE *LICANIA* AUBL. (CHRYSOBALANACEAE) POR *SCIURUS AESTUANS* L. EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA MONTANA

RESUMO	88
ASBSTRACT	89

INTRODUÇÃO	90
MATERIAL	92
MÉTODOS	96
RESULTADOS	100
DISCUSSÃO	108
LITERATURA CITADA	112

Artigo III: PREDACÃO E REMOÇÃO DE SEMENTES DE SETE ESPÉCIES DE PALMEIRAS POR *SCIURUS AESTUANS* L. EM UM FRAGMENTO URBANO DE FLORESTA ATLÂNTICA MONTANA

RESUMO	136
ASBTRACT	137
INTRODUÇÃO	138
MATERIAIS E MÉTODOS	140
RESULTADOS	144
DISCUSSÃO	147
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	152

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

DISCUSSÃO GERAL	167
CONSIDERAÇÕES FINAIS	171
CONCLUSÕES	171
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	173

RESUMO	176
---------------------	-----

ABSTRACT	177
-----------------------	-----

INTRODUÇÃO GERAL

1.1. INTRODUÇÃO

Angiospermas arbóreas apresentam uma alta taxa de mortalidade de propágulos e indivíduos jovens, e uma maior sobrevivência relacionada a adultos. Esta alta mortalidade nos estágios iniciais de desenvolvimento está associada, na maior parte dos casos, a processos de interação biológica, tais como predação, parasitismo e competição inter e intra-específicas (colonização de nicho: substrato, nutrientes, luz) (Janzen 1970, Connell 1971, Grubb 1977, Harms *et al.* 2000).

Em florestas tropicais, esta mortalidade é descrita pela hipótese de Janzen (1970) e Connell (1971), como consequência de uma dependência negativa da densidade. Em espécies arbóreas com sombra de sementes semelhante a uma curva leptocúrtica, ou seja, com alta densidade próxima à planta parental e uma diminuição da densidade diretamente relacionada ao afastamento da mesma, a densidade próxima à fonte de propágulos atrai e agrupa predadores de sementes, patógenos e herbívoros. Isto torna a sombra de sementes próxima à planta mãe uma “zona de mortalidade” tanto para sementes como para plântulas. Baseando-se neste contexto, esta hipótese prediz que as plantas jovens mais afastadas da zona de alta densidade possuem maior probabilidade de sobrevivência e recrutamento, o que favoreceria uma demografia baseada em um padrão espacial mais agregado para indivíduos jovens e menos agregado para adultos. Janzen (1970) e Connell (1971) atribuem à mortalidade dependente da densidade a função de principal força de organização estrutural de comunidades de árvores em florestas tropicais e de manutenção da diversidade.

O escape desta zona de alta densidade pode ser e é proporcionado por uma miríade de animais frugívoros e granívoros presentes em florestas tropicais, o que torna a presença de predadores de sementes e consumidores de frutos um aspecto positivo no que diz respeito ao recrutamento de espécies arbóreas. Tais relações transformam o caráter das interações biológicas envolvidas, as quais deixam de apresentar uma simples unilateralidade no que se refere aos aspectos positivos envolvidos.

O conjunto destas interações promove a evolução de estratégias de adaptação moduladas pela complexidade e pelo número de organismos envolvidos. Por exemplo, *Attalea butiraceae* (Arecaceae) apresenta variação regional em características morfológicas do fruto. Dependendo da

região de ocorrência, pode apresentar diferentes proporções de frutos multicarpelares (27% na Costa Rica e 5,07% no Panamá). Esta diferença morfológica pode estar associada às características históricas da evolução destas populações em relação aos riscos de predação de sementes por roedores e insetos bruquídeos (Harms & Dalling 2000). Um outro caso se refere ao fato de que roedores *scatterhoarders* (granívoros que realizam um armazenamento não-agrupado de sementes) podem apresentar comportamento diferenciado no que se relaciona à interação com predadores de sementes. Cutias, por exemplo, podem exercer a atividade de armazenamento de endocarpos de determinadas espécies de palmeiras e diminuir a oviposição de insetos predadores em uma parcela destes propágulos (Harms & Dalling 2000) ou, simplesmente, manipular os frutos e deixá-los sob o solo, proporcionando condições para a oviposição de insetos predadores e se beneficiar desta infestação como suprimento adicional de nutrientes (Silvius 2002). Ainda, algumas plantas podem apresentar um padrão de produtividade e sazonalidade específicos, responsáveis por uma estratégia de saciação do predador, baseada na produção massiva e sincronizada observada em plantas com dispersão associadas a predadores de sementes. Esta estratégia seria um escape à predação a partir da saciação dos granívoros associados (Smythe 1970).

Sobretudo, deve-se considerar que o escape da “zona de mortalidade” e o alcance de sítios seguros e específicos de colonização de espécies arbóreas é proporcionado por frugívoros e granívoros. Portanto, padrões de deslocamento e estratégias de frugivoria destes animais são responsáveis pelas características demográficas e reprodutivas das espécies de plantas a que estão associados. Segundo Jordano & Godoy (2002), o comportamento de forrageamento de frugívoros controla o recrutamento e a estrutura genética de populações de plantas.

Nas florestas tropicais, roedores *scatterhoarders* (e.g. esquilos, cutias e ratos de espinho) são responsáveis pela manutenção das características populacionais de algumas espécies arbóreas de grandes sementes, especialmente no que se refere ao padrão espacial de distanciamento entre adultos coespecíficos; porém, como a área de vida destes roedores é de pequeno tamanho, os mesmos são principalmente responsáveis pelas características demográficas em pequena escala (Peres & Baidar 1997, Wright *et al.* 2000, Wright & Duber 2001, Fragoso *et al.* 2003, Wright 2003). Por exemplo, de acordo com Peres & Baidar (1997), a dispersão de *Bertholletia excelsa*, mediada por cutias (*Dasyprocta leporina*), resulta em uma distribuição altamente agregada e com distância média entre adultos coespecíficos de 21 m. Em média, as cutias dispersaram as

sementes de *B. excelsa* a 5 m do ponto amostral e raramente a mais de 20 m (Peres & Baider 1997). No entanto, antas (*Tapirus terrestris*) dispersam os mesmos tipos de espécies arbóreas e podem estar associadas à caracterização e à manutenção dos padrões demográficos destas espécies em uma escala maior (mesoescala), considerando que esta espécie percorre territórios mais abrangentes (Silvius & Fragoso 2002, Fragoso *et al.* 2003).

O enfoque desta pesquisa foi reconhecer padrões no comportamento do roedor *scatterhoarder*, *Sciurus aestuans*, com o objetivo de estabelecer parâmetros relacionados à atividade de frugivoria e de avaliar seus efeitos nas características populacionais de espécies arbóreas. A escolha deste predador de sementes se baseia na sua resistência aos processos de fragmentação (conforme suas características populacionais, Cosson *et al.* 1999) e em sua baixa importância como espécie caçada (Redford 1992, Cullen Jr. *et al.* 1999). Deste modo, este roedor se constitui num dos melhores representantes da atividade *scatterhoarder* na fauna remanescente presente nos fragmentos de floresta Atlântica.

A apresentação desta tese encontra-se subdividida em três artigos. O primeiro deles descreve experimentos e observações realizados em fragmentos de floresta Atlântica montana relacionados ao padrão de frugivoria e preferência de recurso por *S. aestuans*, em relação a espécies arbóreas com grandes frutos, analisando as possíveis influências da atuação deste roedor no padrão demográfico das espécies vegetais por ele dispersas. O segundo artigo relata o estudo duas espécies arbóreas com grandes sementes e filogeneticamente relacionadas (*Licania kunthiana* e *Licania leptostachya*) e as diferenças no padrão de frugivoria de *S. aestuans* para estas espécies. Por último, o terceiro artigo se refere à atuação de *S. aestuans* como dispersor de espécies arbóreas com grandes frutos, comparando diversas espécies de palmeiras em um pequeno fragmento urbano com alto grau de defaunação.

Especificamente, entre as questões que este trabalho enfoca estão: (1) Existe uma preferência de *S. aestuans* por frutos de espécies que apresentam grande safra anual e com sementes duras que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas?; (2) *S. aestuans* é o principal agente dispersor de espécies arbóreas com grandes sementes em fragmentos de floresta Atlântica com baixa densidade de roedores frugívoros?; (3) O padrão de frugivoria de *S. aestuans* é, em parte, responsável pela distribuição espacial das populações vegetais na floresta Atlântica Montana?; (4) O tempo de permanência aumenta em espécies arbóreas com maior oferta de recurso?; (5) As taxas de remoção das sementes aumentam em espécies arbóreas com maior

oferta de recurso?; e (6) O tempo de remoção destinado a frutos maiores e menos perecíveis (maior tempo de germinação) é maior, quando comparada à de frutos menores e mais perecíveis?; (7) Frutos e sementes de uma comunidade de palmeiras (com diversificação, entre espécies, no tamanho da semente, na época de frutificação e na estratificação) são diferencialmente manipulados e predados por *S. aestuans*?

1.2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.2.1. Atributos Ecológicos da Dispersão de Sementes

A dispersão é tratada como o deslocamento de diásporos (unidade de dispersão, independente da designação morfológica) em relação à planta-mãe ou a sua proximidade, e este deslocamento é determinante para a estrutura demográfica e a manutenção local e regional de populações vegetais (Harper 1977, Bawa 1995). As características morfológicas dos diásporos podem demonstrar evidências da estratégia de dispersão de uma determinada espécie. De uma forma geral, os mecanismos de dispersão usados por uma planta podem ser divididos em abióticos (não mediada por animais) e bióticos (mediada por animais). Os abióticos podem ser: (1) autocóricos, plantas que possuem mecanismo de explosão do fruto e expulsão da semente; (2) anemocóricos, dispersão pelo vento; (3) hidrocóricos, diásporos dispersados pela água. E os diásporos bioticamente dispersos são denominados, comumente, como diásporos zoocóricos, podendo ser (1) ectozoocóricos, que envolvem transporte sem ingestão do diásporo, (2) endozoocóricos, que indicam dispersão efetuada pela ingestão de diásporos. A ectozoocoria pode apresentar caráter acidental (epizoocoria) ou intencional (sinzoocoria). Na sinzoocoria, os diásporos podem ser estocados (como em roedores) ou carregadas temporariamente por curtas distâncias (como em primatas) (Vander Pijl 1982, Van Roosmalen 1985).

Nas florestas neotropicais, 50 a 90% das árvores de dossel apresentam frutos adaptados à dispersão animal e, aproximadamente, 100% dos arbustos e árvores do sub-bosque produzem frutos carnosos, adaptados à frugivoria (Howe & Smallwood 1982). A ação de dispersores frugívoros-granívoros pode ser essencial no ciclo reprodutivo das plantas que apresentam diásporos típicos dessa interação (Janzen 1971, Howe 1984).

Os agentes dispersores podem deslocar os diásporos de plantas para um sítio de colonização fora do campo de ação da planta-mãe e da sua chuva de sementes, proporcionando um escape à alta predação de sementes pré e pós-dispersão e à alta mortalidade de plântulas, conseqüências do efeito da densidade e da distância em relação à planta-mãe, de acordo com o modelo de Janzen-Connell. Este modelo, apresentado por Janzen (1970) e Connell (1971), propõe que a concentração de diásporos e plântulas próximos dos indivíduos adultos também promoveria concentrações proporcionais de predadores e patógenos específicos, sendo a predação inversamente e o recrutamento diretamente relacionados à distância aos adultos coespecíficos. Esta relação entre a distância e a sobrevivência seria, segundo o modelo, uma das causas da manutenção das características demográficas das populações de plantas (baixa densidade de adultos coespecíficos).

A dispersão mediada por animais atuaria de forma crítica na caracterização da demografia e recrutamento de muitas ou da maior parte das espécies arbóreas tropicais (Howe 1984). O deslocamento de diásporos efetivado por animais estaria diretamente relacionado ao escape da mortalidade influenciada pela densidade e pela distância em relação aos adultos coespecíficos (Janzen 1970).

O deslocamento efetivado por agentes de dispersão resultaria no padrão de recrutamento considerado por Janzen como o mais freqüente em espécies arbóreas tropicais, promovendo uma demografia baseada em baixa densidade de indivíduos adultos e longas distâncias entre adultos coespecíficos (Janzen 1970). Todo este sistema, que envolve fatores bióticos, como predação, doenças, herbivoria e dispersão, e fatores abióticos, como incidência de luz, tipo de solo, resultaria nos padrões de recrutamento e demografia das espécies arbóreas, que ainda segundo Janzen (1970, 1971), seriam responsáveis pela alta diversidade nas florestas tropicais. Em estudo feito em floresta úmida de terras baixas no Panamá, foram comparadas a diversidade de espécies de sementes (386.027 unidades capturadas em 200 armadilhas ao longo de quatro anos) e a de plântulas recrutadas (13.068 indivíduos ao redor das 200 armadilhas ao longo de quatro anos). A diversidade de plântulas foi significativamente maior do que a de sementes, o que foi parcialmente explicado através de diferenças interespecíficas no sucesso médio de recrutamento. Mesmo levando-se em conta estas diferenças entre espécies, o recrutamento negativamente dependente da densidade foi considerado como sendo importante para a maior diversidade de plântulas recrutadas quando comparada à de sementes encontradas (Harms *et al.* 2000).

Além disso, a dispersão mediada por animais estaria associada ao alcance de sítios de colonização propícios ao estabelecimento de algumas espécies (Howe 1984, Hoch & Adler 1997). Por exemplo, a espécie pioneira de floresta Atlântica *Hortia arborea* (Rutaceae) possui alta especificidade para germinação e recrutamento em áreas de grande incidência de luz. Independente da origem das sementes (frutos podres, banco de sementes ou em fezes de cutias), estas só apresentaram germinação e recrutamento em áreas de clareira (Melo & Tabarelli 2003). A espécie tolerante à sombra, *Ocotea endresiana* (Lauraceae), comum em florestas montanas da Costa Rica, é favorecida por uma dispersão direcional mediada pela “ave-campainha” (*Procnias tricarunculata*, Cotingidae), a qual regurgita parte das sementes consumidas em clareiras onde estabelece poleiros de canto. A sobrevivência das plântulas é maior em locais dos poleiros destas aves (áreas de clareiras), quando comparadas a outros pontos de dispersão ou nas proximidades da planta-mãe (Wenny & Levey 1998).

A dispersão mediada por animais pode trazer outras vantagens para populações de plantas, as quais estariam diretamente relacionadas ao padrão de frugivoria e manipulação dos frutos por animais. A ação de frugívoros pode liberar as sementes dos frutos, remover predadores invertebrados da superfície da semente e promover a quebra de dormência das sementes através da passagem pelo trato digestivo, facilitando, assim, o processo de sobrevivência e germinação das sementes (Rick & Bowman 1961, Smythe 1989, Asquith *et al.* 1999).

1.2.2. Dispersão e Conservação

Howe (1984) apresenta algumas características populacionais relacionadas aos componentes dos sistemas planta–dispersor, as quais devem ser consideradas como pressupostos para a manutenção da integridade de uma comunidade tropical: (1) a distribuição desigual de espécies dentro dos táxons; (2) a dependência, total ou parcial, de muitos animais a uma dieta baseada em frutos, bem como a necessidade de animais para a disseminação de sementes e a otimização do recrutamento de plântulas em muitas espécies vegetais e (3) a influência da sazonalidade nos períodos de frutificação. Estas características do sistema planta–dispersor evidenciam a fragilidade de comunidades e de populações que sofrem a influência da ação antrópica.

No entanto, nem todos os animais que visitam espécies vegetais, que disponibilizam frutos e sementes como recurso alimentar, realizam a dispersão: alguns são apenas predadores, sendo o dispersor efetivo sempre de difícil predição ou quantificação (Howe 1984). Nas florestas tropicais, primatas, ungulados, roedores, carnívoros e aves possuem diferentes formas de manipulação e utilização dos frutos (Howe & Smallwood 1982, Price & Jenkins 1986, Lambert 2002, Silvius & Fragoso 2002). Ademais, alguns destes vertebrados funcionam como predadores/dispersores, como pode ser observado para a maior parte das plantas visitadas por esquilos e ratos de espinhos, os quais se apresentam como predadores de sementes e não realizam um deslocamento de diásporos (Paschoal & Galetti 1995, Bordignon & Monteiro-Filho 1999, 2000, Jansen & Forget 2001, Wright 2003). Porém, para algumas plantas, estes roedores são considerados como dispersores efetivos (Paschoal & Galetti 1995, Hoch & Adler 1997, Bordignon & Monteiro-Filho 1999, 2000, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004).

A interação com predadores e dispersores de frutos e sementes pode ser considerada, para muitas espécies arbóreas, como fonte de acesso à heterogeneidade espacial em pequena e média escalas (Svenning 2001). O padrão de comportamento, a área de vida e as rotas de deslocamento de predadores de sementes, como o porco do mato (*Tayassu pecari*), ou de dispersores de sementes, como a anta (*Tapirus terrestris*), moldam a estrutura e composição de comunidades vegetais (Kiltie 1981, Fragoso *et al.* 2003). Sendo assim, a variação na presença e densidade destes animais promovem diferenças ambientais. No sudeste do Peru, os porcos do mato (*Tayassu pecari*) forrageiam nos locais típicos de armazenamento de diásporos realizados por roedores *scatterhoarders* (bases de árvores, raízes expostas, troncos e lianas) reduzindo significativamente a densidade de alguns tipos de sementes nestes locais e, conseqüentemente, interferindo no recrutamento de algumas espécies vegetais (Kiltie 1981). Segundo Fragoso *et al.* (2003), a distribuição espacial agregada de *Maximiliana maripa* (Arecaceae), na Reserva Ecológica da Ilha de Maracá (Roraima), estaria associada aos locais de latrinas de antas (*Tapirus terrestris*) e a área de deslocamento de *T. terrestris* estaria determinando a colonização desta palmeira em novas áreas (influenciando na dinâmica das zonas de contatos entre floresta e savana).

Após estas considerações, pode-se voltar a analisar os pressupostos de Howe (1984) sobre a integridade das comunidades naturais. Uma assembléia (grupamento ecológico formado por indivíduos que partilham um mesmo recurso no ambiente, no qual seus membros representam

espécies ecologicamente similares e taxonomicamente circunscritas, cf. Fauth *et al.* 1996) de frugívoros ou granívoros com dieta associada a um grupo de vegetais de determinada síndrome está relacionada às características populacionais dessas plantas, como distribuição, densidade e frequência, e também à sazonalidade na frutificação. Uma dependência tão forte quanto esta é atribuída ao grupo de plantas que apresentam uma síndrome específica e uma relação com a estabilidade populacional de seus visitantes.

1.2.3. Dispersão por Roedores

A definição generalizada e mais conhecida para a caracterização da síndrome de frutos com dispersão por roedores é a de frutos grandes, com coloração escura, polpa fibrosa e grandes sementes em pequeno número (Howe & Smallwood 1982). Gautier-Hion *et al.* (1985), em pesquisa realizada em uma floresta tropical no Gabão, dividiram os roedores em categorias associadas aos tipos de frutos incluídos em suas dietas: (1) pequenos roedores, associados a frutos preferencialmente pequenos mas de características variáveis, com dieta relacionada mais à área de vida e à disponibilidade do recurso; (2) esquilos, associados a frutos de coloração escura, secos, fibrosos e com poucas sementes, sendo que o peso ou o tamanho do fruto não foram considerados importantes para essa categoria e (3) grandes roedores, com associação a frutos grandes, fibrosos e com poucas, grandes e bem protegidas sementes.

A maior distinção entre os roedores e os outros consumidores de frutos e sementes é a tendência dos roedores a enterrarem os recursos coletados para armazenagem, oferecendo assim uma chance à germinação e ao estabelecimento de plântulas, caso essas sementes não sejam redescobertas e consumidas (Price & Jenkins 1986).

Após a coleta, o roedor pode consumir ou armazenar o recurso, garantindo assim alimentação em épocas de escassez, resultantes das flutuações na oferta de recursos já mencionadas anteriormente. Esse recurso pode ser redescoberto tanto pelo mesmo indivíduo como por qualquer outro competidor, sendo esse segundo encontro mediado por olfato ou, no caso da redescoberta pelo mesmo indivíduo, olfato e memória (Price & Jenkins 1986). De acordo com a variação entre as espécies de dispersor, existem distinções nas formas de armazenamento, sendo estas, de forma simplificada, categorizadas em dois grupos, conforme os hábitos ligados à confecção desses locais de armazenamento de recursos: (1) os *scatterhoarders* e os (2)

larderhoarders, com os primeiros enterrando seus suprimentos em buracos menos profundos, e em uma menor quantidade por cova que o segundo; além disso, a distância entre os locais de armazenagem também costuma ser diferente, maior nos *scatterhoarders*, os quais mantêm seus recursos mais espalhados (Jansen *et al.* 2002). A escolha dos locais de armazenamento estaria relacionada às características do ambiente (competição e tipo de recurso consumido) e ao forrageamento e à área de vida dos roedores. Cabe salientar, ainda, que o consumo desses suprimentos armazenados depende diretamente da oferta e da disponibilidade de outras fontes de alimentação (Price & Jenkins 1986).

Vander Wall (2002) e Jansen *et al.* (2002) acrescentam uma outra característica peculiar aos roedores *scatterhoarders*, o reenterramento de frutos. Segundo estes autores, após o primeiro armazenamento, o fruto pode ser consumido ou realocado (reenterrado). Este procedimento, segundo Vander Wall (2002), resulta numa distribuição menos agregada, em relação à primeira armazenagem, e num maior distanciamento em relação à planta- mãe. Ainda segundo este autor, esta redistribuição seria responsável pela distância entre adultos, maior que a esperada quando se considera a primeira armazenagem.

A atividade de enterramento realizada por roedores *scatterhoarders* também pode ser responsável por aumentar a chance de germinação e recrutamento de espécies arbóreas (Smythe 1989, Forget 1990, Wenny 1999, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004). Embora alguns trabalhos tenham demonstrado que o enterramento em si não evita a predação por outros vertebrados e insetos e que as proporções de sementes enterradas podem não estar associadas às maiores taxas de germinação em algumas espécies dispersas por roedores (Kiltie 1981, Harms & Dalling 2000, Silvius & Fragoso 2002). Para *B. excelsa*, por exemplo, a atividade de frugivoria da cutia (distância de dispersão das sementes e armazenamento dos frutos sob a superfície do solo) é responsável pelo recrutamento e pela distribuição espacial em micro e meso escala (Peres & Baider 1997). Segundo os autores, o armazenamento evitou ou diminuiu a predação por invertebrados; e o padrão de distância média de dispersão, de 5 m do ponto amostral e raramente a mais de 20 m, determinou uma distribuição espacial agregada em meso-escala (950 ha) e aleatória em micro-escala (1 ha).

Os benefícios dessa interação, para as espécies de plantas visitadas por roedores, podem ser identificados no momento em que se considera que o armazenamento de sementes ou frutos apresenta potencialidade para se converter em uma dispersão efetiva e que a distância de

dispersão pode estar levando esses diásporos até sítios de colonização, tanto fora do alcance dos efeitos de mortalidade ocasionados pela densidade, quanto ao alcance de micro-ambientes específicos de luminosidade e tipos de solo propícios ao estabelecimento dessas espécies.

Nas florestas neotropicais, grande parte das famílias de plantas apresentam espécies com diásporos dispersos por roedores (Van Roosmalen 1985). Dentre elas, é possível citar algumas das famílias mais ricas, tais como Lecythidaceae, Arecaceae e Chrysobalanaceae, as quais apresentam centros de dispersão associados a esta região (Barroso 1991, Svenning 2001, Tabarelli & Mantovani 1999).

1.2.4. Dispersão por *Sciurus aestuans* L. (1766)

Segundo Emmons & Feer (1997) e Eisenberg & Redford (1999), existe apenas uma espécie de esquilo na floresta Atlântica, *Sciurus aestuans*. Embora alguns autores citem esta espécie como *Sciurus ingrami*, neste trabalho foi adotada a denominação mais antiga, *S. aestuans*, sendo *S. ingrami* admitida como sinonímia.

Sciurus aestuans é um mamífero diurno, escansorial, primariamente frugívoro/granívoro, utilizando na complementação da sua dieta fungos e insetos, além de outras partes vegetais como casca de árvores e flores (Bordignon & Monteiro-Filho, 1999). Esta espécie recebe diversos nomes populares, de acordo com a região podendo ser chamada de caxixé ou catité (Norte e Nordeste), quatipuru (norte da Amazônia), caticoco (interior do Espírito Santo), caxinguelê (litoral do Sudeste), esquilo e serelepe (São Paulo até Rio Grande do Sul) e caxerengueguê (Minas Gerais) (Moojen 1952). Não possuem restrições ao tipo de habitat, tendo ocorrência citada para florestas primárias, secundárias, fazendas e plantações (Emmons & Feer 1997). Embora não seja uma espécie caçada pelas populações humanas com a finalidade de alimentação (Redford 1992, Emmons & Feer 1997), Carvalho (1985) notifica o uso comercial da espécie para a domesticação.

Sua distribuição geográfica cobre, na América do Sul, as seguintes regiões: do Norte da Amazônia até o Oeste do Rio Negro, Venezuela, Guiana Francesa, Guiana e, possivelmente, Bolívia. No Brasil, ocorre a partir do Sul da Amazônia a Oeste até o Rio Madeira e na floresta Atlântica de Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Emmons & Feer 1997).

Segundo Bordignon & Monteiro-Filho (2000), em estudos realizados em floresta secundária de Mata de Araucária, a densidade populacional de *S. aestuans* foi de 0,89 indivíduos/ha, sendo as áreas de vida ocupadas por machos e fêmeas sobrepostas, apesar de apresentarem variações nas extensões durante o ano. A área de vida dos machos é duas vezes maior no outono e decresce gradativamente no inverno, até chegar ao equivalente do tamanho da área de vida das fêmeas para esta estação (Bordignon & Monteiro-Filho, 2000).

Sciurus aestuans pode ser caracterizada como uma espécie de frugívoro *scatterhoarder*, guardando seus suprimentos em depósitos espalhados dentro da sua área de vida, e com comportamento essencial para a dispersão e o recrutamento de espécies vegetais (Henry 1999). Gautier-Hion *et al.* (1985), ao caracterizarem os padrões de alimentação para uma comunidade de roedores (apresentada anteriormente), enquadraram os esquilos em uma categoria particular, pelo fato dos mesmos apresentarem preferência por frutos com síndrome semelhante à categoria de grandes roedores e por não apresentarem seletividade em relação ao tamanho do fruto.

De acordo com Paschoal & Galetti (1995), aparentemente, os sciurídeos neotropicais são especializados em poucas espécies de plantas caracterizadas por uma grande safra anual e com sementes duras que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas. Como exemplo, podem ser citadas as espécies *Attalea oleifera*, *Syagrus romanzoffiana*, *S. pseudococos* e *Dalechampia pentaphylla* (Paschoal & Galetti 1995, Pimentel & Tabarelli 2004, Conde & Ribeiro em prep.).

Vinte e uma espécies de plantas nativas da mata atlântica, distribuídas em 14 famílias, encontram-se incluídas na dieta de *S. aestuans*. Entre as famílias mais citadas, estão Arecaceae (com 19% das espécies), Myrtaceae (*Eugenia uniflora* e *Eugenia ligustrina*) e Euphorbiaceae (*Croton floribundos* e *Dalechampia pentaphylla*, com 9,5% das espécies) (Paschoal & Galetti 1995, Bordignon & Monteiro-Filho 1999, 2000, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004). Entretanto, *S. aestuans* foi considerado como dispersor sinzoocórico para apenas seis espécies (*Attalea oleifera*, *Syagrus romanzoffiana* e *Bactris acanthocarpa*, Arecaceae; *Araucaria angustifolia*, Araucariaceae; *Dalechampia pentaphylla*, Euphorbiaceae; e *Dicella bracteosa*, Malpighiaceae), e como dispersor endozoocórico para uma única espécie (*Ficus enormis*, Moraceae) (Paschoal & Galetti 1995, Bordignon & Monteiro-Filho 1999, 2000, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004). Todavia, é provável que *S. aestuans* seja o principal dispersor de espécies de árvores pertencentes às famílias Sapotaceae, Chrysobalanaceae e

Lecythidaceae, as quais representam dezenas de espécies na floresta Atlântica e centenas nas florestas neotropicais (Tabarelli & Mantovani 1999).

O fato dos esquilos possuírem uma certa sobreposição na dieta em relação a grandes roedores (Gautier–Hion *et al.* 1985) os credencia para competição ou, no caso de extinção localizada, a ocupar o nicho de outros *scatterhoarders*. Este fato é reforçado pela descrição das características das espécies vegetais com dispersão relacionada a *S. aestuans*, as quais se sobrepõem, em alguns casos, com as de *Dasyprocta spp.*, como por exemplo em *A. oleifera*, *S. romanzoffiana* e *B. acanthocarpa* (Paschoal & Galetti 1995, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004). A análise da comunidade de frugívoros associados a espécie *Euterpe edulis* nos fornece um retrato da diversidade de animais que ocorrem de forma sintópica em um sítio de floresta Atlântica (Reis & Kageyama 2000). Os autores relatam a presença de mais de 11 aves e um roedor (*S. aestuans*) atuando na dispersão primária, e apontam indícios da presença de outros frugívoros visitando os frutos de *E. edulis*, tais como macacos, veados, porcos do mato, antas, cutias e pequenos roedores (Reis & Kageyama 2000).

1.2.5. Fragmentação da Floresta Atlântica e sua Influência na Comunidade de Roedores *Scatterhoarders*

O Domínio da Floresta Atlântica é ocupado por um mosaico vegetacional de elevada diversidade fisionômica e se encontra distribuído ao longo de 27 graus de latitude, com grande variação altitudinal (16% do território nacional, localizando-se em quatro regiões geográficas do país). É considerado como um verdadeiro *hotspot*, apresentando excepcionais níveis de biodiversidade (com riqueza estimada de 20.000 espécies de plantas vasculares, sendo 8.000 endêmicas) e encontrando-se sob enorme pressão de ocupação antrópica (Myers *et al.* 2000). A longa história de extração de recursos eliminou grande parte da área florestal deste domínio, restando menos de 8% da cobertura vegetal original. Hoje, aproximadamente 70% da população do país encontra-se na área de Domínio da Floresta Atlântica (Câmara 2003, Pinto & Brito 2003).

Este domínio florestal é formado por complexos de tipos distintos de florestas, em geral latifoliadas, pluviais tropicais a subtropicais. Sua cobertura florestal se encontra em um sistema de serras cristalinas e áreas sedimentares, formadas sobre a decomposição generalizada de

rochas, constituindo um manto de intemperismo de até 50 m de profundidade (Fernandes 1990, Dean 1996). Na porção meridional, que corresponde aos estados das Regiões Sul e Sudeste do país, as florestas ombrófila densa e estacional semi-decidual predominam e estão subdivididas em: (1) floresta de terras baixas; (2) floresta sub-montana; (3) floresta montana; e (4) floresta alto-montana (sensu Veloso *et al.* 1991).

A fragmentação resulta em uma variedade de efeitos físicos e biológicos, onde padrões de dispersão e de migração são interrompidos, populações são reduzidas e entradas e saídas dos ecossistemas são alteradas pela modificação de áreas adjacentes (Offerman *et al.* 1995). Em florestas tropicais, espécies de plantas lenhosas são eliminadas, ao nível local e regional, pela perda de habitats (Laurance 1997), por alterações microclimáticas nos fragmentos (i.e. efeito de borda, Benitez-Malvido 1998, Laurance *et al.* 2000) e por interferência nas interações com dispersores de sementes e polinizadores, resultantes do isolamento das populações (Murcia 1996). O efeito de borda pode trazer como consequência, também, a redução do recrutamento de plântulas, aumentar a mortalidade de árvores de dossel e emergentes e permitir a invasão de plantas ruderais (Laurance *et al.* 1998, Didham & Lawton 1999, Tabarelli *et al.* 1999).

De acordo com Silva & Tabarelli (2000), a floresta Atlântica do Nordeste possui apenas 2% da sua cobertura florestal original e suas áreas protegidas são representadas por pequenos fragmentos, isolados, mal manejados e com alta pressão de caça. Este processo de fragmentação resultou na extinção local e regional de grandes e médios frugívoros, limitando a dispersão de sementes e levando à extinção espécies arbóreas de grandes sementes, com o consequente aumento da presença de espécies vegetais com pequenos frutos.

Espécies arbóreas com grandes sementes são tidas como vulneráveis à extinção em ambientes fragmentados, por serem, na sua maioria, associadas a nichos de regeneração típicos de interior de mata e, portanto, susceptíveis ao efeito de borda. Ainda, por atraírem predadores de sementes, os quais são menos susceptíveis ao efeito da fragmentação e têm suas densidades aumentadas em pequenos fragmentos, espécies arbóreas com grandes sementes sofrem intensa predação em remanescentes florestais (Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli & Peres 2002, Tabarelli *et al.* 2002).

Os resultados encontrados por Oliveira *et al.* (no prelo), em fragmentos de floresta Atlântica nordestina, suportam a idéia de que a borda de floresta (200 m do interior à margem do fragmento) contrasta com o seu interior, tanto no que se refere à riqueza e à diversidade de

espécies quanto à composição ecológica e taxonômica. Na borda da floresta, a chuva de sementes é influenciada pela chegada de espécies de outros habitats reduzindo a frequência e a abundância de espécies arbóreas de grandes sementes. A partir destas evidências, este estudo conclui que a fragmentação florestal leva ao estabelecimento de duas assembléias de espécies arbóreas: o interior da floresta mantém uma assembléia rica em espécies arbóreas composta, em sua maioria, por espécies tolerantes à sombra, de dossel e/ou emergentes; por outro lado, a borda mantém uma assembléia empobrecida de espécies arbóreas, na qual prevalecem aquelas adaptadas à perturbações (Oliveira *et al.*, no prelo).

Em estudo sobre os efeitos da fragmentação na floresta Atlântica, Tabarelli *et al.* (1999) concluíram que o aumento do processo de fragmentação influencia na distribuição e frequência de espécies florestais associadas à dispersão por vertebrados frugívoros, sugerindo que pequenos fragmentos não são aptos a sustentar e preservar a organização de comunidades naturais. Segundo Chiarello (1999), a combinação de elevada mortalidade de árvores e a conseqüente proliferação de vegetação secundária, observada em pequenos fragmentos, são certamente prejudiciais à comunidade de frugívoros.

Resultados obtidos por Chiarello (1999), sobre comunidades de mamíferos, em fragmentos de floresta Atlântica de tabuleiro no norte do estado do Espírito Santo, demonstram uma perda na densidade de roedores em pequenos fragmentos. Ao dividir os fragmentos em três categorias: (1) grandes fragmentos, reservas com mais de 20.000 ha; (2) fragmentos de tamanho médio, reservas entre 1.500 e 2.400 ha; e (3) pequenos fragmentos, reservas entre 200 e 260 ha, este autor encontrou uma maior densidade de roedores nas reservas de grande e de médio portes, em relação aos pequenos fragmentos. Este autor também evidenciou, para roedores scatterhoaders, a ausência de representantes do gênero *Dasyprocta* e a persistência de *Sciurus aestuans*, nos pequenos fragmentos.

Os dados de Chiarello (1999) também mostram um aumento na frequência de encontros visuais com *S. aestuans* em fragmentos médios, nos quais os encontros com *D. leporina* diminuíram em aproximadamente 45%. Silva & Tabarelli (2001), em pesquisa realizada em um fragmento de 387 ha, relataram uma maior frequência de manipulação de frutos de *Bactris acanthocarpa* (Arecaceae) por *S. aestuans*, quando comparada à frequência de manipulação por *Dasyprocta prymnolopha*.

Algumas espécies podem ser mais suscetíveis aos efeitos da fragmentação (empobrecimento das matas e ao efeito de caça). No caso de *scatterhoarders* presentes na floresta Atlântica (*Dasyprocta spp.* e *S. aestuans*), as espécies pertencentes ao gênero *Dasyprocta* seriam mais suscetíveis aos efeitos de fragmentação e caça que *S. aestuans*. Em estudo realizado em fragmentos de floresta Atlântica de Planalto, no estado de São Paulo, foi verificado que o nível de predação das sementes de *Syagrus romanzoffiana* por *S. aestuans* não foi influenciado pela intensidade de caça ou tamanho dos fragmentos (Costa 2004).

Neste caso, *S. aestuans* substituiria outros frugívoros roedores na função de dispersor efetivo de várias espécies arbóreas que necessitam de manipulação do fruto seguida de enterramento, para efetivar sua germinação e posterior recrutamento na população. Existem evidências diretas de que as espécies de cutia respondem negativamente à pressão de caça e à fragmentação (Redford 1992, Cosson *et al.* 1999, Chiarello 1999, 2000, Silva & Tabarelli 2001), o que justificaria a importância de *S. aestuans* na manutenção de pequenos fragmentos de floresta Atlântica.

Sciurus aestuans não é uma espécie usada na alimentação humana e, conseqüentemente, o efeito de caça é menor para estes animais (Redford 1992). Somado ao baixo impacto da caça, esta espécie possui características que a incluem na categoria de espécies resistentes à fragmentação, proposta por Cosson *et al.* (1999), em trabalho realizado com vertebrados no Projeto de Fragmentos da Estação de Saint Eugène (Museu de História Natural da França), na Guiana Francesa: (1) pequena área de vida; (2) alimentação generalista (sementes, frutos, fungos e invertebrados); (3) aumento de abundância em florestas perturbadas; e (4) ampla distribuição geográfica dentro da floresta Atlântica.

De acordo com Tabarelli *et al.* (2004), a fragmentação florestal não ocorre isolada de outros fatores, encontrando-se associada a outras atividades antropogênicas que afetam negativamente a comunidade arbórea, tais como a extração de madeira, as queimadas e a caça de importantes vertebrados dispersores de sementes (Figura 1). Os mesmos autores descrevem uma série de predições em relação à biodiversidade e à conservação de florestas fragmentadas: (1) empobrecimento de espécies arbóreas devido a uma combinação de fatores catalisados pela fragmentação de habitat; (2) perda de espécies proporcional ao grau de ameaça; (3) maior nível de extinção local e regional para espécies de alto valor madeireiro, dependentes de vertebrados para dispersão de sementes e de alta sensibilidade aos efeitos de borda, fogo ou competição com

lianas, trepadeiras e espécies ruderais; e (4) conservação dos fragmentos dependente de políticas de conservação capazes de controlar os fatores isolados e sinérgicos dos vários tipos de ameaças.

As considerações feitas sobre a fragilidade da floresta Atlântica, seu atual estado de fragmentação e as consequências relacionadas a este último fato, tornam esse bioma propício a pesquisas direcionadas ao impacto da fragmentação sobre os sistemas planta–dispersor e às consequências para a demografia de espécies vegetais e a manutenção da diversidade em florestas tropicais.

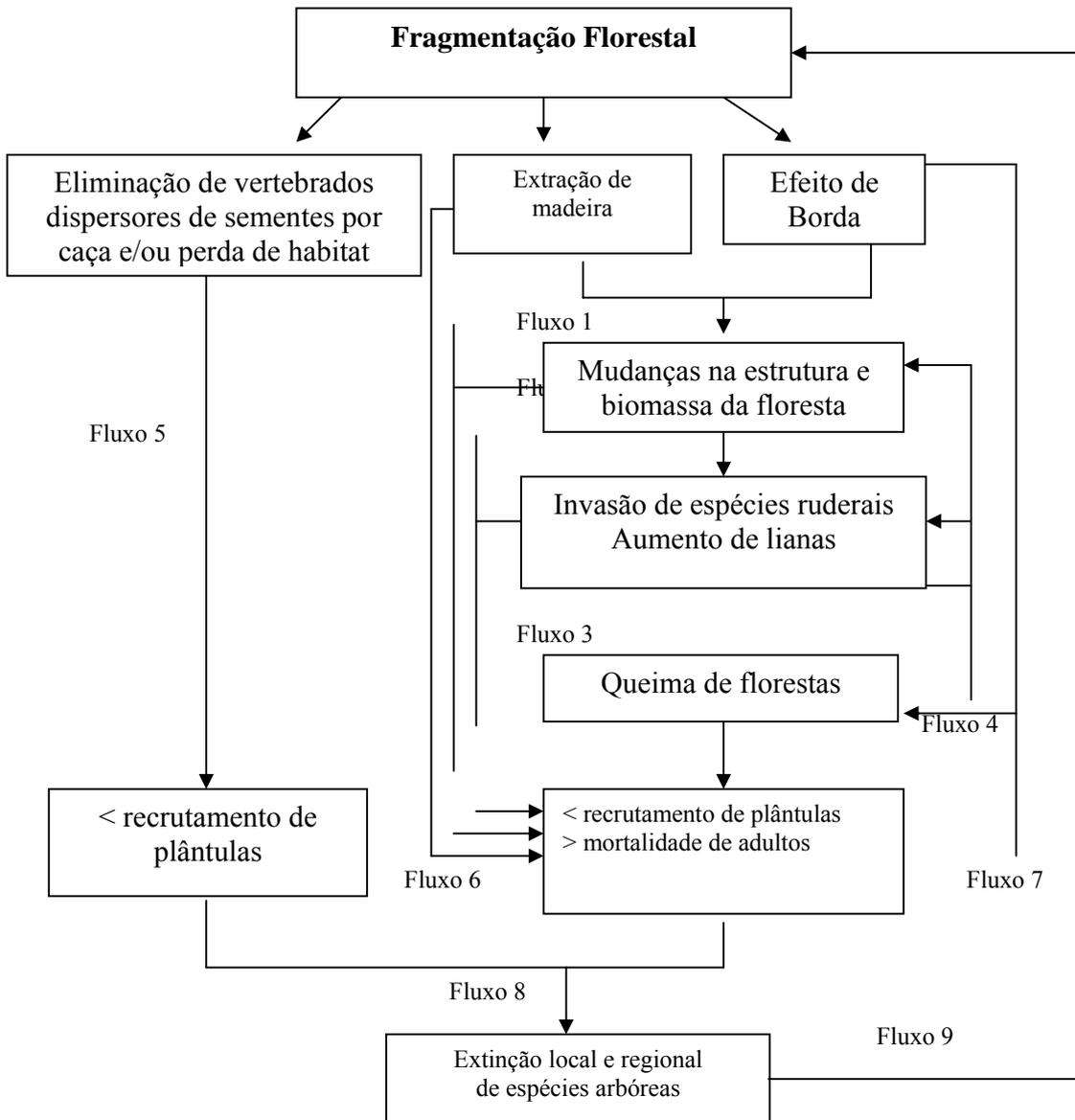


Figura 1. Fragmentação florestal e suas relações com outras ameaças e processos ecológicos que levam à extinção local e regional de populações de espécies arbóreas (adaptado de Tabarelli *et al.* 2004).

1.3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASQUITH, N. M.; TERBORGH, J.; ARNOLD, E. & RIVEROS, C. M. The fruits the agouti ate: *Hymanaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 229–235, 1999.

BARROSO, G. M. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. Vol. 2. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1991.

BAWA, K. S. Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. **Tree**, v. 10, p. 311–312, 1995.

BENITEZ–MALVIDO, J. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v. 12, p. 380–389, 1998.

BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Seasonal food resource of the squirrel *Sciurus ingrami* in a secondary Araucaria Forest in Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna & Environment**, v. 34, p. 137–140, 1999.

BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). **Arquivos de Ciência Veterinária**. UNIPAR, v. 3, n. 2, p. 139–144, 2000.

CÂMARA, I. G. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: GALINDO–LEAL, C. & CÂMARA, I. G. (eds.). **The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: Island Press, 2003. p. 31–42.

CARVALHO, C. E. S. Lista preliminar da fauna comercializada na feira de Caxias–RJ. Rio de Janeiro. **Boletim Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza**, v. 20, p. 90–102, 1985.

CHIARELLO, A. G. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south–eastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 89, p. 71–82, 1999.

CHIARELLO, A. G. Influência da caça ilegal sobre mamíferos e aves das matas de tabuleiro do norte do estado do Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 11/12, p. 229–247, 2000.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Beler, P. J. & Gradwell, G. R. (eds.). **Dynamics Populations. Proceedings of Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations**. Oosterbeek, 1971. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298–310.

COSSON, J. F.; RINGUET, S.; CLAESSENS, O.; MASSARY, J. C. DE; DALECKY, A.; VILLIERS, J. F.; GRAJON, L. & PONS, J. N. Ecological changes in recent land–bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. **Biological Conservation**, v. 91, p. 213–222, 1999.

COSTA, C. P. A. **Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal**. 2004. 118 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.

CULLEN Jr., L.; BODMER, R. E. & PÁDUA, V. C. Caça e biodiversidade nos fragmentos da mata atlântica, São Paulo, Brasil. In: FANG, T. G., MONTENEGRO, O. L. & BODMER, R. E (eds.). **Manejo y Conservación de Fauna Silvestre en América Latina**, 1999.

DEAN, W. **A Ferro e Fogo: A História e a Devastação da Mata Atlântica Brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras, 1996.

DIDHAM, R. K. & LAWTON, J. H. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. **Biotropica**, v. 31, p. 17–30, 1999.

EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. **Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics**. Vol. 3 Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: The University of Chicago Press, 1999.

EMMONS, L. H. & FEER, F. **Neotropical rainforest mammals: A field guide**. 2nd ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1997.

FAUTH, J. E.; BERNARDO, J.; CANARA, M.; RESETARITS JR., W. J.; VAN BUSKIRK, J. & MCCOLOM, S. A. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. **American Naturalist**, v. 147, p. 282–286, 1996.

FERNANDES, A. **Estudo Fitogeográfico do Brasil**. Fortaleza: Stylus Comunicações, 1990.

FORGET, P.–M. Seed dispersal of *Voucapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, p. 459–468, 1990.

FRAGOSO, J. M. V.; SILVIUS, K. M. & CORREA, J. A. Long–distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. **Ecology**, v. 84, p. 1998–2006, 2003.

GAUTIER–HION, A.; DUPLANTIER, J. M.; QURIS, R.; FEER, F.; SOURD, C.; DECOUX, J.–P.; DUBOST, G.; EMMONS, L.; ERARD, C.; HECKETSWEILER, P. & GENTRY, A. H. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. **Naturwiss**, Ver. Hamburg, v. 7, p. 303–314, 1985.

GRUBB, P. J. The maintenance of species–richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biology Review**, v. 52, p. 107–145, 1977.

HARMS, K. E. & DALLING, J. W. A bruchid beetle and a viable seedling from a single diaspore of *Attalea butiraceae*. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 319–325, 2000.

HARMS, K. E.; WRIGHT, S. J.; CALDERON, O.; HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E. A. Pervasive density–dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, p. 493–495, 2000.

HARPER, J. **The population biology of plants**. London: Academic Press, 1977.

HENRY, O. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange–humped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 291–300, 1999.

HOCH, G. A. & ADLER, G. H. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 51–58, 1997.

HOWE, H. F. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. **Biological Conservation**, v. 30, p. 261–281, 1984.

HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201–208, 1982.

JANSEN, P. A. & FORGET, P.–M. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. *In*: BONGERS, E. (ed.). **Dynamics and plant–animal interactions in a neotropical rainforest**. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 2001.

JANSEN, P. A.; BARTHOLOMEUS, M.; BONGERS, F.; ELZINGA, J. A.; OUDEN, J. & VAN WIEREN, E. E. The role of seed size in dispersal by scatter–hoarding rodent. *In*: LEVELEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 209–225.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, p. 501–526, 1970.

JANZEN, D. H. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 465–492. 1971.

JORDANO, P. & GODOY, J.A. Frugivore–generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. *In*: LEVELEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 305–321.

KILTIE, R. A. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white–lipped peccaries forage near objects. **Biotropica**, v. 13, n. 2, p. 141–145, 1981.

LAMBERT, J. E. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and post–dispersal seed fate. *In*: LEVELEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 351–364

LAURANCE, W. F. Plants and plant–animal interactions: Introduction. *In*: LAURANCE, W. F. & BIERREGAARD Jr., R. O. (eds). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. Chicago: Chicago University Press, 1997.

LAURANCE, W. F.; FERREIRA, L. V.; RANKIN DE MERONA, J. M.; LAURANCE, S. G.; HUTCHING, R. G. & LOVEJOY, T. E. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v. 12, p. 460–464, 1998.

LAURANCE, W. F.; DELAMONICA, P.; LAURANCE, S. G.; VASCONCELOS, H. L. & LOVEJOY, T. E. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v. 404, p. 836–836, 2000.

MELO, F. P. L. & TABARELLI, M. Seed dispersal and demography of pioneer trees: the case of *Hortia arborea*. **Plant Biology**, v. 5, p. 359–365, 2003.

MOOJEN, J. **Os Roedores do Brasil**. Acervo da Biblioteca Científica Brasileira. Série A – II. Rio de Janeiro, 1952.

- MURCIA, C. Forest fragmentation and pollination of Neotropical plants. *In*: SCHELLAS, J. & GREENBERG, R. (eds). **Forest patches in tropical landscapes**. Washington D.C.: Island Press. 1996.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.
- OFFERMAN, H. L.; DALE, V. H.; PEARSON, S. M.; BIERREGAARD Jr., R. O. & O'NEILL, R. V. Effects of forest fragmentation on neotropical fauna. **Environmental Reviews**, v. 3, p. 191–211, 1995.
- OLIVEIRA, M. A.; GRILLO, A. S. & TABARELLI, M. Forest edge in Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx**, no prelo.
- PASCHOAL, M. & GALETTI, M. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 27, n. 2, p. 268–273, 1995.
- PERES, C.A. & BAIDER, C. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p.595-616, 1997.
- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 74–84, 2004.
- PINTO, L. P. & BRITO, M. C. W. Dynamics of biodiversity loss in the Brazilian Atlantic Forest: An introduction. *In*: GALINDO–LEAL, C. & CÂMARA, I. G. (eds.). **The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats, and outlook**. Washington: Island Press, 2003. p. 27–30.
- PRICE, M. V. & JENKINS, H. Rodents as seed consumers and dispersers. *In*: MURRAY, D. R. (ed.). **Seed Dispersal**. Sydney: Academic Press, 1986. p. 191–235.
- REDFORD, K. H. The empty forest. **BioScience**, v. 42, p. 412–422, 1992.
- REIS, A. & KAGEYAMA, P. Y. Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius Palmae. *In*: REIS, M. S. & REIS, A. (eds.). *Euterpe edulis* Martius (palmitreiro): biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues. 2000. p. 60–92.
- RICK, C.M. & BOWMAN, R.I. Galapagos tomatoes and tortoises. **Evolution**, v. 15, p. 407-417, 1961.
- SILVA, J. M. C. & TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72–73, 2000.
- SILVA, M.G. & TABARELLI, M. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Oecologia**, v. 22, p. 259–268, 2001.
- SILVIUS K. M. Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or 'grubivory'? **Journal of Ecology**, v. 18, p. 707–723, 2002.

- SILVIUS, K. M. & FRAGOSO, J. M. V. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the Northern Amazon. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 1024–1032, 2002.
- SMYTHE, N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **The American Naturalist**, v. 104, n. 935, p. 25–35, 1970.
- SMYTHE, N. Seed survival in palm *Astrocarium standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. **Biotropica**, v. 21, p. 50–56, 1989.
- SVENNING, J.–C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain–forest palms (Arecaceae). **The Botanical Review**, v. 67, n. 1, p. 1–53, 2001.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo (Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v.22, n.2, p.217-223, 1999.
- TABARELLI, M. & PERES, C. A. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic Forest: implications for forest regeneration. **Biological Conservation**, v. 91, p. 119–127, 2002.
- TABARELLI, M., MANTOVANI, W. & PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 91, p. 119–127, 1999.
- TABARELLI, M.; MARINS, J. F. & SILVA, J. M. C. La biodiversidad brasileña amenazada. **Investigación y Ciencia**, v.38, p.42–49, 2002.
- TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. & GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.
- VAN ROOSMALEN, G. M. **Fruits of the Guianan Flora**. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands, 1985.
- VANDER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 3^a ed. Berlin: Springer-Verlag, 1982.
- VANDER WALL, S. B. Secondary dispersal of Jeffrey Pine seeds by rodent scatter–hoarders: the roles of pilfering, caching and variable environment. *In*: LEVEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 193–208.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- WENNY, D. G. Two–stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 481–496, 1999.
- WENNY, D. G. & LEVEY, D. J. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, v.95, 6204–6207, 1998.

WRIGHT, S. J. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1/2, p. 73–86, 2003.

WRIGHT, S. J. & DUBER, H. C. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. **Biotropica**, v. 33, n. 4, p. 583–595, 2001.

WRIGHT, S. J.; ZEBALLOS, H.; DOMÍNGUEZ, I; GALLARDO, M. M.; MORENO, M. C. & IBÁÑEZ, R. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. **Conservation Biology**, v. 14, p. 227–239, 2000.

**ARTIGO I: PADRÃO DE FRUGIVORIA DE *SCIURUS AESTUANS* L. E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE
ÁRVORES DA FLORESTA ATLÂNTICA**

PERIÓDICO: REVISTA BRASILEIRA DE BOTÂNICA

Padrão de Frugivoria de *Sciurus aestuans* L. e Distribuição Espacial de Árvores da Floresta Atlântica

LUCI FERREIRA RIBEIRO¹ & MARCELO TABARELLI²

Título resumido: Padrão de Frugivoria de *Sciurus aestuans* em floresta Atlântica

¹ Autor para correspondência. Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, Cep: 29650-000, Brasil. E-mail: ribeiro.luz3@gmail.com

² Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE, Brasil. 50670-901

ABSTRACT**Frugivory Pattern of *Sciurus aestuans* L. and Spatial Distribution of Atlantic Forest Trees**

This study investigated the frugivory pattern of *Sciurus aestuans* L., considering removal, predation and caching of the fruits of tree species (*Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. and *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh.) in two forest fragments of montane Atlantic forest at Espírito Santo state, Southeastern Brazil. In relation to the effective seed dispersal, *S. aestuans* L. showed a specialized pattern, with a preference by trees with a high productivity and whose fruits were large, with few seeds covered by rigid endocarps and that are not utilized by other arboreal seed predators. These species showed an annual or supra-annual fruit production. The results indicated that the spacial structure of the tree species with large fruits can be influenced by the interaction with *Sciurus aestuans* L. However, as a result of the high specificity showed by the squirrel's activities related to seed dispersal, this rodent should be important in compensatory shifts only in small, defaunated forest fragments. If so, *Sciurus aestuans* L. should act as a seed predator to a great number of other species in this context, resulting in decreasing of the tree species diversity in small, defaunated forest fragments at short or medium term.

Keywords: *Atallea oleifera*; Atlantic forest; *Caryocar edule*; defaunation; *Hymenaea aurea*; *Licania kunthiana*; *L. leptostachya*; *Sciurus aestuans*; seed dispersal; *Vantanea obovata*.

RESUMO

Padrão de Frugivoria de *Sciurus aestuans* L. e Distribuição Espacial de Árvores da Floresta Atlântica

Em dois fragmentos de floresta ombrófila densa montana no estado do Espírito Santo (Sudeste do Brasil), foi avaliado o padrão de frugivoria, bem como as proporções de remoção, predação e armazenamento de frutos, efetuados por *Sciurus aestuans* L., em relação às espécies arbóreas *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. Os resultados demonstraram que *S. aestuans* L. é especializado (no que refere à dispersão efetiva) em poucas espécies de plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arbóricolas, podendo apresentar safra anual ou não. Além disso, *S. aestuans* L. é capaz de influenciar a estrutura espacial de espécies arbóreas com grandes frutos. Porém, devido a sua especificidade na atividade de dispersão de sementes, este roedor deverá atuar apenas em trocas compensatórias específicas em pequenos fragmentos defaunados e, provavelmente, deverá agir como um predador de sementes para um grande espectro de outras espécies. Sendo assim, seu padrão de frugivoria pode acarretar em perda da diversidade arbórea a médio ou longo prazos, em pequenos fragmentos defaunados.

Palavras-chave: *Atallea oleifera*; *Caryocar edule*; defaunação; dispersão de sementes; Floresta Atlântica; *Hymenaea aurea*; *Licania kunthiana*; *L. leptostachya*; *Sciurus aestuans*; *Vantanea obovata*.

Introdução

Uma comunidade de frugívoros pode ser dividida em três categorias: (1) frugívoros especialistas, ou aqueles animais exclusivamente frugívoros ao longo de todas as estações; (2) frugívoros generalistas, com dieta total ou parcialmente baseada em frutos; e (3) predadores de sementes, animais que se alimentam de sementes ricas em lipídios e proteínas (Mckey 1975). Para cada categoria de frugívoro, é sugerido um padrão de adaptação ao sistema planta–dispersor. No primeiro grupo, os frugívoros se alimentam de frutos que necessitam de um maior investimento por parte da planta, e que são caracterizados por apresentarem grandes sementes e uma polpa firme, densa e rica em nutrientes; a recompensa deste investimento seria a certeza da presença de frugívoros especializados e de dispersão efetiva. No segundo grupo, os frutos consumidos apresentam baixo investimento e produção massiva, sendo estes pequenos frutos com um grande número de pequenas sementes e polpa succulenta, cujos principais nutrientes seriam provavelmente carboidratos; neste caso, o baixo investimento estaria ligado à incerteza da dispersão (Mckey 1975, Howe & Smallwood 1982).

Para a categoria de predadores de sementes, o modelo de dispersão se refere à eficiência dos roedores *scatterhoarders*. As plantas envolvidas neste sistema apresentam, usualmente, sementes grandes e comestíveis, com grande produção e maturação sincronizada (Smythe 1970). Neste caso, a grande oferta de recurso propiciaria uma maior realocação de sementes por estes roedores, que enterram as sementes em locais de baixa densidade e distantes da fonte do recurso, protegendo-as do ataque de outros predadores.

Sciurus aestuans L. é um roedor do tipo *scatterhoarder*, que armazena seus suprimentos em depósitos espalhados dentro da sua área de vida, e possui, portanto, um comportamento essencial para a dispersão e o recrutamento de espécies vegetais (Henry 1999). Porém, diferentemente de outros roedores *scatterhoarders*, os esquilos realizam dispersão primária (retirada dos frutos na copa da árvore) e são mais flexíveis em relação a sua dieta (Gautier–Hion *et al.* 1985). De acordo com Paschoal e Galetti (1995), aparentemente, os sciurídeos neotropicais são especializados em poucas espécies de plantas com grande safra anual e com sementes duras que não são usadas por outros predadores de sementes arbóricolas.

Todavia, poucos são os trabalhos relacionados à importância do esquilo como dispersor de sementes em florestas neotropicais. Alguns autores citam estes roedores apenas como predadores de sementes, sem nenhuma relação com o deslocamento efetivo de diásporos (Galetti

et al. 1999, Jansen & Forget 2001, Silvius & Fragoso 2002). Porém, trabalhos em ambientes defaunados na floresta Atlântica sugerem que o esquilo atua de forma decisiva no recrutamento de algumas espécies arbóreas (Bordignon & Monteiro-Filho 2000, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004).

O objetivo deste artigo foi caracterizar o padrão de comportamento de *S. aestuans* em relação a espécies arbóreas com grandes sementes, em pequenos fragmentos de Floresta Atlântica Montana, e analisar as seguintes questões: (1) Existe uma preferência de *S. aestuans* por frutos de espécies que apresentam grande safra anual e com sementes duras que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas? (2) *S. aestuans* é o principal agente dispersor de espécies arbóreas com grandes sementes em fragmentos de Floresta Atlântica com baixa densidade de roedores frugívoros? (3) O padrão de frugivoria de *S. aestuans* é, em parte, responsável pela distribuição espacial das populações vegetais na Floresta Atlântica Montana?

Material e métodos

Áreas de estudo — Este trabalho foi realizado em dois fragmentos de floresta Atlântica Montana na região centro-serrana do Estado do Espírito Santo. Os fragmentos se encontram no Município de Santa Teresa (19°56'12'' S, 40°35'28'' W), o qual está inserido no domínio geomorfológico do Escudo Cristalino Brasileiro e faz parte do complexo da Serra da Mantiqueira (Xavier-da-Silva & Carvalho-Filho 1992) (Fig. 1). O Município apresenta relevo montanhoso e fortemente ondulado. Os solos predominantes são classificados como latossolo vermelho amarelo distrófico (Tabacow 1992). A floresta pode ser classificada como floresta ombrófila densa montana, uma das formações que compõem a Floresta Atlântica Brasileira (Veloso *et al.* 1991).

Os dois fragmentos florestais onde foi feita a coleta de dados são denominados de: (1) Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL) e (2) Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML). Estes encontram-se separados por aproximadamente 9 Km, sendo áreas de fácil acesso, próximas a estradas e concentrações populacionais. A EBSL está localizada entre as coordenadas 19°57'10'' a 19°59'00'' S e 40°31'30'' a 40°32'25'' W, com altitude variando entre 550 e 950 m (Mendes & Padovan 2000). O MBML está localizado na sede do Município de Santa Teresa, e possui aproximadamente 7,7 ha. Nesta área, podem ser delineados, a grosso modo, três setores de acordo com a topografia da área: o vale (Setor I) e a encosta, na qual podem ser distinguidas a vertente Norte (Setor II) e a vertente Sul (Setor III) (Chamas & Fernandes

1995). Esses setores apresentam gradientes de altitude que variam de 670 a 750 m e o total de área florestada nessas vertentes é de 4,3 ha.

A classificação climática para a região é, segundo Köpen, tipo subtropical úmido, sem estiagem (Cfa), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3° e 18°C. A precipitação média anual está em torno de 1.868 mm, sendo os períodos entre novembro e janeiro e entre maio e agosto relacionados às estações mais e menos chuvosas, respectivamente (Mendes & Padovan 2000).

A Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL) compreende um fragmento de floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.* 1991) com área de 440 ha. Esta floresta apresenta dossel não contínuo, variando de 10 a 20 m de altura, com estrato emergente podendo atingir mais de 30 m e sub-bosque contínuo com altura variando entre 5 e 9 m. As famílias melhor representadas, em relação ao número de espécies, são: Myrtaceae (86 espécies), Lauraceae (50 espécies), Sapotaceae (31 espécies) e Rubiaceae (21 espécies) (Thomaz & Monteiro 1997). No Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML), as áreas vegetadas são circundadas por residências e plantações de café e eucalipto, não possuindo conexões com outros remanescentes de mata encontrados na sede do município. As espécies arbóreas com grandes sementes se restringem a apenas sete espécies de palmeiras (*Syagrus pseudococos*, *S. ruschiana*, *S. romanzoffiana*, *Bactris setosa*, *Attalea oleifera*, *Euterpe edulis* e *Polyandrococos caudescens*), sendo que seis destas espécies, apesar de serem nativas (floresta Atlântica do estado do Espírito Santo), estão presentes apenas por terem sido cultivadas na área de visitação (Setor I), e a sétima espécie é encontrada apenas no setor III e possui ocorrência espontânea (*A. oleifera*).

Na EBSL, em relação aos mamíferos não voadores, foram registradas 5 espécies de frugívoros terrestres que se alimentam de grandes sementes (*Tapirus terrestris*, *Mazama americana*, *Pecari tajacu*, *Agouti paca* e *Dasyprocta leporina*). Entretanto, estas espécies são raras na área de estudo, o que provavelmente se deve ao tamanho do fragmento (área pequena para atividades de forrageamento das espécies) e à atividade de caça (Passamani *et al.* 2000). Segundo Chiarello (2000), *D. leporina* é extremamente rara no município de Santa Teresa. A EBSL conta também com a presença de cinco espécies de primatas, sendo duas espécies de Callitrichidae (*Callithrix geoffroyi*, *Callithrix flaviceps*) e três de Cebidae (*Allouatta fusca*, *Callicebus personatus* e *Cebus apella*) (Passamani *et al.* 2000). E, no que se refere à avifauna, as famílias com maior número de espécies registradas foram os passeriformes Tyrannidae (44),

Emberezidae (36) e Furnariidae (18). Das espécies amostradas, 35,48% se alimentam de frutos e, dentre as aves frugívoras, os Psittacidae estão representados por 7 espécies, os Cotingidae também representados por 7 espécies, os Rhamphastidae por 4 e os Cracidae por apenas 1 espécie (Simon 2000)

Os mamíferos encontrados no fragmento de 7 ha do MBML se restringem a duas espécies de marsupiais (*Didelphis aurita* e *Marmosops incanus*) e *S. aestuans*. Além disso, pequenos grupos de sagüis raramente utilizam o fragmento como ponto de passagem (Barbini & Passamani 2003, Conde & Ribeiro em prep.). Um levantamento da avifauna mostrou que as famílias mais representativas do MBML são Emberezidae ($N = 23$), seguida de Trochilidae ($N = 17$) e Tyrannidae ($N = 12$), as quais perfizeram um total de 41,46% das espécies amostradas. No total, a avifauna corresponde a apenas 50% das espécies amostradas em áreas vizinhas (fragmentos maiores) (Vieira 2002).

Estudos realizados na EBSL e em outras áreas do município de Santa Teresa indicam as maiores riquezas até então publicadas para a Mata Atlântica, tanto no que se refere à flora (443 espécies em 1,08 ha na EBSL) (Thomaz & Monteiro 1997) quanto à fauna (62 espécies de mamíferos não-voadores registrados para o município) (Passamani *et al.* 2000). Outras informações sobre a composição da flora e da fauna, bem como sobre aspectos ecológicos, podem ser obtidas em Chamas e Fernandes (1995), Chiarello *et al.* (1997), Thomaz e Monteiro (1997), Chiarello (1998a, b), Passamani (2000), Passamani *et al.* (2000) e Simon (2000).

Na EBSL, foram realizadas as seguintes atividades relacionadas: (1) identificação dos agentes de remoção, (2) à fenologia das espécies estudadas, (3) taxa de produção dos frutos, e (4) à distribuição espacial das espécies arbóreas. No MBML foram investigados: (1) padrão de manipulação de *S. aestuans*, (2) às taxas de remoção e predação de sementes, e (3) destino dos diásporos após a remoção, sendo estes últimos inferidos a partir de experimentos com oferta simulada de frutos.

Sciurus aestuans L. — *Sciurus aestuans* (Rodentia, Sciuridae) é um mamífero diurno escansorial. São animais primariamente frugívoros/granívoros, mas que utilizam também na sua dieta fungos, além de outras partes vegetais como casca de árvores e flores (Bordignon & Monteiro-Filho 1999). Sua distribuição geográfica é citada para a América do Sul, se restringindo às regiões do Norte da Amazônia até o Oeste do Rio Negro, Venezuela, Guiana Francesa, Guiana e,

possivelmente, Bolívia. Sua distribuição mais ao Sul é referida para a província de Misiones na Argentina. No Brasil, esta espécie é encontrada a partir do Sul da Amazônia ao Oeste, até o Rio Madeira, e na floresta Atlântica, de Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Emmons & Feer 1997, Eisenberg & Redford 1999).

Plantas lenhosas — A seleção das espécies arbóreas teve como principal critério as características dos seus diásporos. Foram selecionadas espécies com grandes sementes (como definido por Tabarelli *et al.* 1999) e diásporos típicos à dispersão por esquilos (Gautier-Hion *et al.* 1985):

Licania kunthiana Hook. (Chrysobalanaceae) – árvore com altura média de 17 m ($\pm 1,9$ m DP; $N = 10$) e perímetro de 72 cm ($\pm 5,8$ cm; $N = 10$). Apresentam inflorescências do tipo panícula axilares e terminais, raque e ráquila ligeiramente pubescentes. Seu fruto é uma drupa oblongo-elíptica com 5 cm ($\pm 0,7$ cm; $N = 100$) x 3,5 cm ($\pm 0,5$ cm; $N = 100$), epicarpo verde imaturo, amarelo-amarronzado, pulverulento e glabro quando maduro, mesocarpo carnoso e endocarpo lenhoso de 0,7 cm ($\pm 0,11$ cm; $N = 100$); apresenta uma única semente (Ribeiro L.F. obs. pess.). Seu mesocarpo é usado na alimentação de aves e primatas em floresta da Guiana (Van Roosmalen 1985, Mendes-Pontes 2000).

Licania leptostachya Benth. (Chrysobalanaceae) – árvore com altura média de 12,8 m ($\pm 3,8$ m; $N = 10$) e perímetro de 46,3 cm ($\pm 14,6$ cm; $N = 10$). Apresenta estípulas axilares marrom-tomentoso e infrutescência glabra. Sua drupa é oblonga, com 2 cm ($\pm 0,2$ cm; $N = 100$) x 1,5 cm ($\pm 0,1$ cm; $N = 100$), possuindo alargamento em direção ao ápice, sendo este lobado. O epicarpo é verde a verde-amarronzado e, quando maduro, creme claro, tomentoso; seu mesocarpo é carnoso, possuindo um endocarpo de 0,3 cm ($\pm 0,1$ cm; $N = 100$), resistente; apresenta uma única semente (Ribeiro L.F. obs. pess.).

A dispersão associada ao gênero *Licania* é sinzoocórica (roedores *scatterhoarders*, algumas espécies de primatas e morcegos) (Van Roosmalen 1985).

Caryocar edule Casar. (Caryocaraceae) – árvore com altura média de 20,5 m ($\pm 2,1$ m; $N = 10$) e perímetro de 187 cm ($\pm 15,6$ cm; $N = 10$). Apresenta drupa elipsóide-ovóide com 7,2 cm ($\pm 1,2$ cm; $N = 50$) de comprimento e 5,9 cm de largura ($\pm 0,7$ cm; $N = 50$); apresenta uma única

semente (Ribeiro L. F. obs. pess.), com embrião comestível (Barroso *et al.* 1999). Endocarpo com alongamentos em forma de agulhas ou espinhos. A dispersão associada ao gênero *Caryocar* é sinzoocórica (roedores *scatterhoarders* e, possivelmente, morcegos) (Van Roosmalen 1985).

Vantanea obovata (Ness. Mart.) Benth. (Humiriaceae) – árvore com altura média de 16,3 m ($\pm 2,5$ m; $N = 10$) e perímetro de 90,7 cm ($\pm 45,9$ cm; $N = 10$). Apresenta drupa elipsóide–ovóide com 5,7 cm de comprimento ($\pm 0,9$ cm; $N = 50$) e 4,3 cm de largura ($\pm 0,6$ cm; $N = 50$), de mesocarpo carnoso, endocarpo lenhoso com 1,2 cm ($\pm 0,9$ cm; $N = 50$) (Ribeiro L.F. obs. pess.), apresentando deiscência longitudinal com opérculos germinativos, de 2 a 3 sementes (Barroso *et al.* 1999).

Hymenaea aurea Y.T. Lee & langenh. (Caesalpinaceae) – árvore com altura média de 13,2 m ($\pm 3,8$ m; $N = 10$) e perímetro de 49,9 cm ($\pm 23,4$ cm; $N = 10$). O ovário e a parte abaxial das folhas são tomentosos com coloração amarelo ouro. Seus frutos apresentam comprimento médio de 9,6 cm ($\pm 2,5$ cm; $N = 50$) e 4,5 cm de largura ($\pm 0,8$ cm; $N = 50$), apresentando de 2 a 3 sementes (Ribeiro L. F. obs. pess.). Espécies deste gênero são referidas como dispersadas por cutias (Asquith *et al.* 1999) e, segundo Van Roosmalen (1985), espécies deste gênero, encontradas na Guiana, apresentaram dispersão sinzoocórica feita por primatas e roedores *scatterhoarders*.

Attalea oleifera Barb. Rodr. (Arecaceae) – palmeira de tronco solitário com altura média de 15,9 m ($\pm 2,3$ m; $N = 10$) e perímetro de 77,6 cm ($\pm 25,5$ cm; $N = 10$). Apresenta estípulas axilares marrom–tomentosas e infrutescência glabra. Frutos com 7,3 cm ($\pm 0,29$ cm; $N = 100$) x 3,9 cm ($\pm 0,23$ cm; $N = 100$), possuindo alargamento em direção ao ápice, sendo este lobado. Seu mesocarpo é seco e o endocarpo é lenhoso, medindo cerca de 0,8 cm ($\pm 0,1$ cm; $N = 100$) (Ribeiro L. F. obs. pess.); apresenta 1 semente e raramente 2 ou 3. Esta espécie apresentou dispersão associada a *S. aestuans* em um fragmento defaunado de floresta Atlântica no estado de Alagoas (Pimentel & Tabarelli 2004).

Todas as espécies acima se enquadram na categoria de grandes frutos com 1 ou 2 grandes sementes, as quais se encontram bem protegidas (endocarpo lenhoso ou com alongações em forma de agulhas) (Fig. 2).

Fenologia de frutificação — Durante um período de três anos e sete meses (abril de 2000 a novembro de 2003) foram realizados censos quinzenais para avaliar a época de frutificação das espécies estudadas, nas trilhas da EBSL (seis trilhas totalizando cerca de 5 km de extensão) e nos dois hectares demarcados para análise da distribuição espacial. Depois de detectada a frutificação, cada indivíduo foi acompanhado semanalmente (conf. Fournier & Charpantier 1975). Os indivíduos foram classificados por categoria de fenologia. A fenologia de frutificação foi classificada em três categorias: (1) frutos novos (final da floração); (2) frutos imaturos; e (3) frutos maduros. Foram acompanhados, no mínimo, cinco indivíduos por espécie/ano.

De acordo com a classificação de Forget *et al.* (2002), a EBSL apresenta a estação de alta frutificação (maior riqueza de frutos, HFS) nos meses de novembro e dezembro; a estação de declínio nos meses de janeiro e fevereiro (DFS) e a estação de baixa frutificação (aumento na diversidade de frutificação, LFS), nos meses de setembro e outubro (Fig. 3). É importante salientar que, embora neste gráfico o mês de outubro apresente uma queda que não justificaria este padrão, esta pode ter sido um erro de amostragem (Fig. 3) (Mileipe & Ribeiro em prep.). Segundo Forget *et al.* (2002), roedores *scatterhoarders* apresentam uma maior taxa de armazenamento de sementes na estação de declínio (DFS) de frutificação, onde as taxas de armazenamento são maiores do que as taxas de predação.

PRODUÇÃO DE FRUTOS — Os dados referentes à produção de frutos foram coletados durante o período de acompanhamento fenológico, sendo relativos a todos os indivíduos das seis espécies estudadas, presentes em uma área de 2 ha. A abundância de frutos produzidos foi classificada de acordo com Fournier (1974), cuja categorização consiste de uma escala com pesos de 0 a 4, variando da total ausência até a máxima produção. O valor da produção mensal dos frutos, para cada espécie, foi obtida através da soma dos valores de abundância de cada indivíduo em frutificação, considerando-se o perímetro do caule à altura do peito, como segue:

$$\text{Prod. mensal} = P \times \sum n A_i,$$

onde P = perímetro médio dos indivíduos de uma dada espécie; n = número de indivíduos; A_i = classe de abundância de frutos (0–4).

Distribuição espacial das plantas lenhosas — A distribuição espacial dos adultos nas populações das espécies vegetais estudadas foi estimada através do Índice de Dispersão de Morisita Padronizado (I_p) (Krebs 1989). Os valores estimados por este índice variam entre $-1,0$ e $+1,0$, apresentando confiabilidade de 95% e limites de confiança de $+0,5$ e $-0,5$. Valores menores, iguais e maiores que zero indicam, respectivamente, uma distribuição uniforme, aleatória e agregada. Este índice foi calculado através do censo de indivíduos adultos em 2 ha, subdividido em 50 parcelas de 20 x 20 m cada uma (atividade realizada entre abril de 2001 e novembro de 2003). A partir do censo de indivíduos adultos nos hectares amostrados para análise da distribuição espacial, foi estimada a distância média entre os mesmos.

Identificação dos agentes de remoção dos diásporos — O reconhecimento dos agentes diurnos foi realizado com base no monitoramento de cinco indivíduos focais (para cada uma das espécies arbóreas), através de binóculo (Zenit 8–24 x 50), em áreas distintas da EBSL. O monitoramento foi realizado semanalmente, entre 04:30 e 17:00 h, durante o período de frutificação das espécies (novembro de 2002 a janeiro de 2003), a uma distância de 10–15 m. No total, foram 125 h de observação por espécie.

População de *Sciurus aestuans* no local de estudo — Os dados referentes à população residente de *S. aestuans* no pátio do MBML foram obtidos entre os meses de março e outubro de 2001. Durante 10 dias consecutivos por mês, foi realizada a atividade de captura e marcação de indivíduos de *S. aestuans*. Foram utilizadas 27 armadilhas do tipo Tomahawk, dispostas no solo e a 2 m de altura do solo, espalhadas de forma a abranger todo o pátio do MBML. As armadilhas continham iscas com coco, abacate e banana. As armadilhas foram montadas ao amanhecer (entre 04:30 e 05:00 h) e, desmontadas ao final da tarde (entre 16:30 e 17:00 h). O esforço total de captura correspondeu a 3.240 horas por mês, durante 8 meses.

Os indivíduos capturados foram sexados, pesados e medidos. Além disso, foi realizada a observação sobre o estágio reprodutivo das fêmeas, através da dilatação abdominal e lactação, a partir do qual foi inferido o período reprodutivo da espécie. Após a descrição dos dados

biométricos e reprodutivos, os indivíduos eram marcados e soltos. A marcação foi feita com uma coleira flexível formada por bolinhas de metal, na qual eram inseridas duas marcas coloridas (pequenas bolas de plástico ou acrílico), sendo uma cor indicativa do sexo e a outra usada para individualização dos espécimes.

Padrão de manipulação dos frutos — Os dados sobre o padrão de frugivoria de *S. aestuans* foram obtidos a partir de experimentos realizados em um fragmento de 7 ha pertencente à área do MBML, localizado na sede do município de Santa Teresa. Os experimentos consistiam na oferta simulada de frutos de *L. kunthiana*, *L. leptostachya*, *V. obovata*, *C. edule*, *A. oleifera* e *H. aurea*, para uma população de *S. aestuans* previamente conhecida, com indivíduos identificados e de fácil acompanhamento. Os frutos foram coletados na EBSL, na Estação Biológica da Caixa D'água e na Reserva Biológica Augusto Ruschi, todas localizadas no município de Santa Teresa.

A área na qual os experimentos foram realizados se restringiu a três dos sete hectares, estando localizada na parte administrativa e de visitação (Setor I), a qual possui área verde com espécies nativas e introduzidas (árvores frutíferas, palmeiras e plantas ornamentais).

Após a marcação dos indivíduos da população residente foram realizados experimentos com os frutos das espécies vegetais estudadas. Para investigar o padrão de frugivoria para a espécie, foram colocados 100 frutos, por espécie, em um alimentador de pássaros (um metro de altura), na área de visitação. Os frutos foram dispostos sobre o alimentador no início da manhã, às 05:00 h. A partir disso, foi feito o acompanhamento do comportamento de manipulação de frutos por *S. aestuans*. O acompanhamento era interrompido quando a remoção totalizava 100 frutos ou no final de cinco dias consecutivos. A cada novo dia de observação, eram disponibilizados 100 frutos, no intuito de manter a oferta constante. Para cada uma das espécies, foram quantificados os tempos de inspeção, despolpa, predação e enterramento.

Taxas de remoção, predação e armazenamento — Com base nos dados obtidos nos experimentos de simulação de oferta de frutos no MBML, foram avaliados os diferentes destinos dos frutos manipulados por *S. aestuans*. O destino dos frutos foi classificado em três categorias: (1) enterrados, (2) predados, e (3) armazenados acima do solo. A partir destes experimentos, foram estimadas as taxas de remoção, armazenamento e predação.

Distância de enterramento — O experimento de oferta de recurso foi repetido para as espécies de *L. kunthiana* e *L. leptostachya*, com o objetivo de estimar as distâncias de enterramento, em relação aos alimentadores.

Análise estatística — A diferença entre a produção de frutos, em anos com a frutificação das espécies de *Licania* e em anos em que estas espécies não frutificaram, foi avaliada através de Qui quadrado. Para determinar a independência (H_0) ou associação entre o tempo gasto por categoria de manipulação e o número de frutos removidos das diferentes espécies arbóreas, foi utilizado o teste G. O teste G também foi realizado para avaliar o número de frutos predados e outro para o número de frutos armazenados, para as diferentes espécies (Sokal & Rohlf 1995). A comparação entre as distâncias médias de enterramento efetivadas por *S. aestuans*, para as espécies de *Licania*, foi realizada através do teste t, após a verificação da distribuição normal dos dados (Zar 1996). Os dados biométricos (tamanho do corpo, cabeça e cauda) de machos e fêmeas de *S. aestuans* foram comparados entre si, através de análise de variância de um fator, seguida de teste de Fisher. Os testes citados acima foram executados pelos programas Statistica 5.0 (StatSoft 1995) e Systat 5.0.

Resultados

Fenologia de frutificação — Durante três anos e sete meses de observação, foi acompanhado o período de frutificação das seis espécies com síndrome típica para esquilos (*S. aestuans*). Quatro das seis espécies apresentaram frutificação nos períodos de início das chuvas e chuvoso (Figura 3); apenas para *C. edule* e *H. aurea*, foi verificada frutificação fora deste padrão (Fig. 4). Os meses de maior sobreposição de frutificação para as espécies acompanhadas foram em outubro (4 espécies), novembro (4) e dezembro (4), sendo este um padrão semelhante à frutificação para a comunidade arbórea, como um todo, na EBSL (Fig. 3).

Produção de frutos — Os indivíduos das espécies de *L. kunthiana* (entre 1.500 e 3.000 frutos/árvore), *L. leptostachya* (entre 2.000 e 4.000 frutos/árvore), *A. oleifera* (entre 500 e 599 frutos por cacho, podendo apresentar de 1 a 2 cachos) e *C. edule* (entre 2.000 e 3.500 frutos/árvore) apresentaram uma alta produção de frutos (abundância total, ou nível 4, segundo Fournier 1974). Porém, apenas *A. oleifera* e *C. edule* apresentaram frutificação anual. Os

indivíduos de *L. kunthiana* e *L. leptostachya* tiveram uma frutificação sincrônica (ao nível intraespecífico) e supra-anual. A frutificação dos indivíduos de *L. kunthiana* foi registrada somente para o primeiro ano de observação e a dos de *L. leptostachya*, para o segundo ano.

As espécies *H. aurea* e *V. obovata* apresentaram frutificação anual e baixa produção; seus indivíduos apresentaram uma abundância referente a 25% da abundância total (nível 1, segundo Fournier 1974), equivalendo a um total entre 100 a 200 frutos/árvore.

A produção de frutos obtida através da soma dos valores de abundância de cada indivíduo em frutificação, considerando-se o perímetro do caule à altura do peito, foi transformada em proporções mensais e totais (ao longo dos 28 meses), no intuito de proporcionar um retrato comparativo da produção em diferentes anos (Fig. 5). Os meses de outubro de 2001 e outubro de 2002 foram os meses que, proporcionalmente, apresentaram uma maior produção em relação às espécies observadas nos 2 ha amostrados. O mês de outubro foi, também, o mês de maior número de espécies em frutificação, para os anos de 2001 e 2002. Comparando-se os anos em que *L. kunthiana* (novembro/2000–fevereiro/2001) e *L. leptostachya* (outubro/2001–janeiro/2002) frutificaram, foi significativa a modificação na produção total de frutos, por mês, e relação ao período de não-frutificação destas espécies. As produções do meses de novembro de 2000 ($X_2 = 194,73$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2001 ($X_2 = 309,72$; g.l. = 1; $P < 0,001$) foram superiores à de 2002 (ano de não-frutificação das espécies de *Licania*). Nos meses de dezembro de 2001 ($X_2 = 909,49$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2002 ($X_2 = 1.048,49$; g.l. = 1; $P < 0,001$), a produção também foi maior que em 2003. O mesmo se confirmou para os meses de janeiro de 2001 ($X_2 = 773,69$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2002 ($X_2 = 390,43$; g.l. = 1; $P < 0,001$), em relação a 2003, e para outubro de 2001 ($X_2 = 68,56$; g.l. = 1; $P < 0,001$) (frutificação de *L. leptostachya*) em relação a outubro de 2002 (Fig. 5).

Distribuição espacial das plantas lenhosas — O Índice de Dispersão de Morisita Padronizado, elaborado a partir dos indivíduos adultos encontrados nos 2 ha delimitados indica uma distribuição aleatória para as espécies *L. kunthiana*, *L. leptostachya* e *A. oleifera*, (*L. kunthiana*: $I_p = -0,09$; *L. leptostachya*: $I_p = 0,4$ e *A. oleifera* $I_p = 0,03$) . Já para as espécies *C. edule*, *V. obovata* e *H. aurea*, o índice indica uma distribuição agregada (*C. edule*: $I_p = 0,66$; *V. obovata*: $I_p = 0,53$ e *H. aurea* $I_p = 0,54$) . No total, foram encontrados 66 indivíduos adultos das seis espécies, sendo 4 indivíduos de *L. kunthiana*, 11 de *L. leptostachya*, 11 de *A. oleifera*, 6 de *C. edule*, 20 de

V. obovata e 14 de *H. aurea* (Fig. 6). A distância média entre indivíduos adultos de *L. kunthiana* foi de 17,78 m ($\pm 5,05$ m), a distância mínima de 12,10 m e a máxima de 21,33 m. A distância média para *L. leptostachya* foi de 17,40 m ($\pm 9,96$ m), a distância mínima de 8,67 m e a máxima de 33,33 m. Para a espécie *A. oleifera* esta distância foi de 12,0 m ($\pm 8,76$ m) a distância mínima de 2,0 m e a máxima de 28,0 m. Para *C. edule* a distância média entre indivíduos adultos foi de 2,4 m ($\pm 2,13$ m), a distância mínima de 0,8 m e a máxima de 2,4 m. Para *V. obovata* a distância média foi de 4,22 m ($\pm 3,85$ m), a distância mínima de 1,2 m e a máxima de 12 m. A distância média para *H. aurea* foi de 11,0 m ($\pm 10,51$ m), a distância mínima de 1,2 m e a máxima de 25,2 m.

No mês março de 2001, foram contados os frutos das espécies *L. kunthiana* (frutificação de novembro de 2000 e fevereiro de 2001) e *A. oleifera* (frutificação anual entre outubro e janeiro) encontrados predados sobre o solo e em relação aos adultos mais próximos (Fig. 7). A partir das marcas de predação nos endocarpos, foi possível associar estes frutos à manipulação por *S. aestuans*. Foram também plotados, junto aos indivíduos adultos e frutos no solo, os poleiros de alimentação utilizados por *S. aestuans* para consumo dos frutos destas duas espécies (Fig. 7). Em *L. kunthiana*, a distância média entre os indivíduos adultos mais próximos e os frutos encontrados (predados) foi de 26,79 m (distância máxima = 42,86 m; distância mínima = 14,29 m; $N = 8$). A distância média entre os indivíduos adultos mais próximos de *A. oleifera* e os frutos encontrados foi de 39,62 m (distância máxima = 71,43 m; distância mínima = 4,76 m; $N = 15$).

Para que houvesse parâmetros comparativos, foi realizado o cálculo da sombra de sementes (dispersão primária originada da queda natural dos frutos) das espécies *L. kunthiana* e *A. oleifera*, no intuito de avaliar as médias de distância dos frutos encontrados sobre o solo e com associação direta à provável sombra de sementes resultante da dispersão por *S. aestuans* (dispersão primária - retirada dos frutos na copa da árvore, ou, secundária - remoção de frutos após a queda natural dos frutos). Foram marcadas as distâncias de 150 frutos da dispersão primária (queda natural dos frutos) das cinco árvores de *A. oleifera* mais próximas dos frutos encontrados sobre o solo, bem como de três árvores de *L. kunthiana*. A distância média de frutos em relação à planta-mãe, para *L. kunthiana*, foi de 5,3 m (distância máxima = 10,2 m; distância mínima = 0,7 m) e, para *A. oleifera*, foi de 0,8 m (distância máxima = 2 m; distância mínima = 0,1 m). O que pode indicar que a sombra de sementes efetivada por *S. aestuans* é diferente em

relação à sombra de sementes (dispersão primária originada da queda natural dos frutos) destas espécies arbóreas.

Identificação dos agentes de remoção dos frutos — Para as espécies *L. kunthiana*, *A. oleifera*, *V. obovata* e *C. edule*, foi constatada somente a presença de *S. aestuans*. Porém, para as espécies *L. leptostachya* e *H. aurea*, foram presenciadas as visitas de araçari (*Selenidera maculirostris*) em *L. leptostachya* e sagüi (*Callithrix geoffroyi*) e macaco prego (*Cebus apella*) em ambas.

Para as espécies *L. kunthiana*, *A. oleifera* e *L. leptostachya*, a presença de *S. aestuans* foi registrada em todos os dias de observação e de maneira quase que contínua durante as observações (439 visitas em *L. kunthiana*, 301 em *L. leptostachya* e 456 em *A. oleifera*). A atividade, nas copas das árvores, era realizada, na grande maioria dos casos, por um indivíduo por vez, às vezes por dois e, raramente, por três indivíduos. O pico de maior atividade de *S. aestuans*, na árvores amostrais, ocorreu entre 06:00 e 11:00 h (consistindo de vistoria dos frutos, remoção e predação) e 16:00 e 17:00 h (vistoria e predação, mas com remoção moderada); entre 12:00 e 15:00 h, em geral a atividade era discreta (consistindo apenas de vistoria). A presença de mais de dois esquilos ocasionava um comportamento agonístico (perseguição e vocalização).

Foram observados, apenas, 47 registros da presença de *S. aestuans* nos indivíduos de *V. obovata* e 71 nos de *C. edule*. Nesta última, as visitas ocorreram, preferencialmente, no início da manhã (06:30–09:00 h) e foram bem mais curtas que as visitas em *L. kunthiana*, *A. oleifera* e *L. leptostachya*. Os esquilos não apresentaram um padrão de forrageamento claramente demarcado, em relação à hora do dia, em *V. obovata*.

Os registros de *S. aestuans*, nos indivíduos de *H. aurea*, restringiram-se a 4 visitas às copas das árvores, em apenas dois dos dias de observação. Nestas visitas, as copas somente foram vistoriadas por *S. aestuans*.

Durante o acompanhamento das árvores focais, foi registrado o uso de outras espécies arbóreas por parte do esquilo. Em todas, *S. aestuans* se alimentou apenas de polpa e descartou as sementes sob a planta-mãe. Este padrão foi observado em duas espécies de *Pouteria* (Sapotaceae), em *Guapira* sp. (Nyctaginaceae), em *Inga* sp. (Mimosaceae) e em *Euterpe edulis* (Arecaceae). Além disso, em uma espécie de Myrtaceae, foi observada a ingestão de sementes.

População de *Sciurus aestuans* no MBML — Com esforço de captura de 3.240 horas por mês ao longo de 8 meses, foram capturados 13 indivíduos de *S. aestuans* no pátio do MBML, compreendendo sete fêmeas adultas, quatro machos adultos e dois machos juvenis. O comprimento médio do corpo, nas fêmeas adultas, foi de 18,33 cm ($\pm 1,96$ cm; $N = 7$), o da cauda foi de 18,9 cm ($\pm 0,37$ cm; $N = 7$) e o peso médio foi de 242,6 g ($\pm 2,51$ g; $N = 5$, não considerando duas fêmeas grávidas). As fêmeas em gestação ($N = 2$) pesaram, em média, 23,25% a mais do que a média referente ao período não-reprodutivo. Através de um teste *t*, levando se em conta os dados morfométricos de ambos os sexos, pôde-se observar que os machos não apresentaram uma diferença significativa no que se refere ao tamanho do corpo ($t = -0,14$; g.l. = 9; $P = 0,89$) e à cauda ($t = -2,03$; g.l. = 9; $P = 0,07$), em relação às mesmas medidas realizadas nas fêmeas. Porém, as fêmeas possuíram um peso significativamente maior que o dos machos ($t = -13,83$; g.l. = 7; $P < 0,001$), o qual foi de 207,5 g (± 5 g; $N = 4$).

Na primeira quinzena de setembro, foi presenciada a atividade de perseguição de acasalamento (cf. Bordignon & Monteiro-Filho 1997, Thompson 1977) e, no mês de outubro, foram capturadas duas fêmeas gestantes.

Padrão de manipulação dos frutos — Para cada uma das espécies, foram quantificados os tempos de inspeção, despolpa, predação e enterramento, como apresentado na Tabela 1.

Licania spp. — Na Tabela 1, encontram-se os dados relacionados aos experimentos de oferta de frutos no MBML, onde estão indicados os tempos médios para as atividades de manipulação dos frutos de *L. kunthiana* e *L. leptostachya* por *S. aestuans*. Exemplos dos frutos predados por *S. aestuans* são mostrados nos Anexos 1 e 2, referentes à *L. kunthiana* e *L. leptostachya*, respectivamente. Os tempos médios referentes ao enterramento foram extremamente variáveis, justamente em função das diferentes distâncias percorridas para tal. Em *L. kunthiana*, foram despendidos cerca de 3 min para o enterramento das sementes próximo à fonte e cerca de 12 min para os maiores deslocamentos, correspondendo a uma média de 3,8 min. Em *L. leptostachya*, cujo tempo médio de enterramento foi de 2,7 min, as sementes enterradas próximo à fonte consumiram quase 2 min, enquanto aquelas levadas para mais longe consumiram cerca de 8 min.

Os esquilos iniciaram suas atividades entre 06:00 e 09:15 h e levaram, em média, quatro horas na manipulação dos primeiros 50 frutos. A manipulação dos frutos seguiu o seguinte padrão: (1) inspeção dos frutos no alimentador e no solo (sendo que a inspeção inicial era a mais detalhada e as inspeções seguintes, mais objetivas); (2) despolpa (após a coleta do fruto, a despolpa era feita no próprio alimentador ou em um galho de árvore acima do mesmo); (3) após a despolpa, o destino dos diásporos pôde ser dividido em três categorias: (3.1) os frutos foram removidos para um dos três poleiros de alimentação identificados, os quais foram usados por aproximadamente cinco indivíduos diferentes; os frutos que não eram predados podiam ser (3.2) armazenados acima do solo, em galhos de árvores ou moitas de palmeiras ou (3.3) enterrados individualmente.

Os frutos foram visitados por cinco indivíduos de *S. aestuans* (três fêmeas e dois machos). E, para as duas espécies de *Licania*, a remoção foi total em dois dias de observação.

Para *L. kunthiana*, foram registradas duas atividades diferenciais de manipulação dos frutos. Após a despolpa, 6,6% dos frutos foram removidos para uma distância superior a 100 m (por fêmeas) e 2,8% caíram ao longo da rota de remoção. Outra diferenciação de manipulação entre as duas espécies de *Licania* se refere ao fato dos esquilos provocarem uma ranhura no fruto de *L. kunthiana*, próximo ao pedúnculo, para o encaixe dos dentes, o que facilitaria o transporte de frutos maiores ou mais pesados. Todos os frutos perdidos no transporte, justamente, não apresentavam as ranhuras.

Ao longo dos períodos de permanência de *S. aestuans* nos alimentadores, foram observados períodos regulares de descansos curtos ou longos. Os descansos curtos variaram entre

5 e 6 min e os mais longos, entre 50 e 70 min. Nestes períodos, os esquilos se posicionavam em forquilhas de galhos, assumiam uma posição de recolhimento e permaneciam completamente inativos. Na maioria dos casos, os períodos mais longos eram antecedidos pela alimentação (predação de frutos de *Licania*) e, após o descanso, os indivíduos abandonavam o recurso.

Caryocar edule — O tempo médio para as atividades de manipulação dos frutos de *C. edule* por *S. aestuans* podem ser observados na Tabela 1 e, no Anexo 3, podem ser vistos frutos após a predação por *S. aestuans*. O tempo médio gasto na atividade de enterramento foi de 1,8 min.

O padrão de manipulação de *S. aestuans* foi idêntico ao citado para as espécies de *Licania*. Entretanto, os frutos foram visitados por apenas três indivíduos da população (em *Licania*, foram registrados cinco indivíduos diferentes), sendo estes, duas fêmeas e um macho. Apenas o macho realizou despolpa e a retirada das agulhas ou espinhos do endocarpo, predação ou armazenamento (acima do solo e enterramento). As fêmeas chegaram a deslocar os frutos para o poleiro de alimentação ($N = 3$), mas os descartavam logo após a despolpa e da tentativa de retirada dos espinhos do endocarpo (Anexo 3).

Apenas 42% dos frutos foram removidos dos alimentadores durante um período de observação de cinco dias, e todos eles no primeiro dia de oferta. Nos dias seguintes, houve apenas inspeção, por uma das fêmeas.

Vantanea obovata — O padrão de manipulação de *S. aestuans* pode ser observado na Tabela 1. Em média, os endocarpos de *V. obovata* foram enterrados em 2,3 min. O Anexo 4 mostra o resultado do consumo destes frutos por *S. aestuans*.

O padrão de manipulação de *S. aestuans* foi idêntico ao citado para as espécies de *Licania*. Os frutos foram visitados por dois indivíduos de *S. aestuans* (duas fêmeas). E apenas 27% dos frutos de *V. obovata* foram removidos ao longo de cinco dias.

Hymenaea aurea — Os frutos de *H. aurea* foram visitados por duas fêmeas no primeiro dia de oferta; estas inspeções duraram menos de 3 min. Após a inspeção, os indivíduos deixaram o local sem consumir ou manipular os frutos. Esta breve inspeção se repetiu em três dos quatro dias seguintes.

Attalea oleifera — A Tabela 1 traz os tempos médios destinados às atividades de manipulação de *A. oleifera* por *S. aestuans*. As marcas da predação nos frutos podem ser vistas no Anexo 5. Em média, a atividade de enterramento consumiu 3,9 min, apresentando, como valor mínimo, 2,9 min e máximo, 9,2 min.

O padrão de manipulação de *S. aestuans* foi idêntico ao citado para as espécies de *Licania*. Os frutos foram visitados por quatro indivíduos de *S. aestuans* (três fêmeas e um macho). Dos frutos ofertados, 89% foram removidos.

Taxas de remoção, predação e armazenamento — Dos 100 frutos de cada espécie disponibilizados diariamente *S. aestuans* manipulou, por *S. aestuans*, 53% de *L. kunthiana*, 100% de *L. leptostachya*, 89% de *A. oleifera*, 42% de *C. edule*, 27% de *V. obovata*, e nenhum fruto de *H. aurea*. As taxas de remoção não foram iguais para todas as espécies monitoradas ($G = 198,4$; g.l. = 4; $P < 0,001$); havendo maior remoção em *Licania* e *A. oleifera* são maiores que as demais.

Do total de frutos manipulados, 7% foram predados em *L. kunthiana*, 18% em *L. leptostachya*, 1% em *A. oleifera*, 3% em *C. edule*, e nenhum em *V. obovata*. Foram enterrados 80% dos frutos de *L. kunthiana*, 66% de *L. leptostachya*, 81% de *A. oleifera*, 28% de *C. edule*, e 19% de *V. obovata*. E os frutos armazenados acima do solo totalizaram 13% em *L. kunthiana*, 16% em *L. leptostachya*, 7% em *A. oleifera*, 11% em *C. edule* e 8% em *V. obovata* (Fig. 8). As taxas de predação ($G = 23,9$; g.l. = 4; $p < 0,001$) e enterramento ($G = 21,7$; g.l. = 4; $p < 0,001$) são maiores para as espécies de *Licania* e para *A. oleifera* (Fig. 8).

Quando são comparadas as taxas de predação e enterramento nas espécies de *Licania* e *A. oleifera*, pode-se verificar uma maior taxa de predação ($G = 18,85$; g.l. = 2; $P < 0,001$) e menor taxa de enterramento ($G = 18,41$; g.l. = 2; $P < 0,001$) nos frutos de *L. leptostachya* (Fig. 9).

Distância de enterramento — Em relação à distância de enterramento, grande parte dos frutos de *L. kunthiana* (61,02%) (Fig. 10) e de *L. leptostachya* (71,20%) (Fig. 11) foram levados a intervalos de distâncias entre 1 e 9 m da fonte do recurso. A classe de distância mais comum, em ambas as espécies, foi a de 5–9 m, porém uma parcela bem maior dos diásporos de

L. leptostachya se concentrou nesta distância. Já em relação a *L. kunthiana*, uma parcela representativa dos frutos foi enterrada entre 25 e 28 m do alimentador (20,78%).

A distância média de enterramento dos frutos de *L. kunthiana* foi de 11,48 m (\pm 8,84 m) e de *L. leptostachya* de 8,98 m (\pm 6,65 m). As médias das distâncias de enterramento não foram estatisticamente diferentes, apesar do valor obtido estar muito próximo ao valor crítico ($t = 11,52$; g.l. = 144; $P = 0,054$). Se for considerada a proporção de frutos além de 9 m de distância em relação à fonte do recurso, *L. kunthiana* apresenta 39% dos diásporos enterrados além desta classe de distância, enquanto *L. leptostachya*, apenas 29%. Portanto, *S. aestuans* transporta, proporcionalmente, os frutos de *L. kunthiana* até distâncias maiores.

Na manhã seguinte ao primeiro dia referente ao experimento com *L. kunthiana* no MBML, pôde-se observar que, dos 77 frutos enterrados, apenas 17 permaneciam no local e, neste mesmo dia, foi presenciada a redistribuição dos 17 frutos restantes para outros locais de armazenamento. Durante a redistribuição, nenhum fruto foi predado.

Discussão

De acordo com os dados de caracterização das espécies na área de estudo, as mesmas podem ser classificadas como espécies de dossel com grandes frutos, que possuem sementes bem protegidas e, de acordo com a atividade de identificação dos agentes de dispersão, são visitadas por poucos frugívoros. O que difere na caracterização destas espécies são os aspectos fenológicos, de produção e distribuição espacial.

Os frutos de *Licania kunthiana*, *L. leptostachya* e *Attalea oleifera* frutificaram no mesmo período do ano (início e durante a época de maior precipitação) e apresentaram uma alta produção de frutos. Estas espécies também apresentaram o maior número de registros de *S. aestuans* e as maiores taxas de predação e armazenamento de frutos. A distribuição espacial (em pequena escala) foi aleatória diferente das demais espécies que apresentaram distribuição agregada. Portanto, existe uma clara preferência alimentar de *S.aestuans* por espécies que frutificam em determinada época do ano e que possuem alta produção, esta preferência pode afetar positivamente o recrutamento destas plantas (deslocamento e enterramento de frutos) e, conseqüentemente, a sua demografia.

Os frutos preferencialmente utilizados e dispersados por *S. granatensis* são aqueles os quais frutificam no

período reprodutivo deste esquilo (Glanz *et al.* 1982); Alvarenga (2003) propõe que a elevada utilização de *S. romanzoffiana* por *S. aestuans* estaria ligada a grande disponibilidade destes frutos na época de lactação dos filhotes. Segundo os dados obtidos no MBML a época de frutificação das espécies *L. kunthiana*, *L. leptostachya* e *A. oleifera* corresponde ao final da gestação e ao período de lactação dos filhotes de *S. aestuans*. Deve-se considerar também que *L. kunthiana*, *L. leptostachya* e *A. oleifera* prolongam o seu período de frutificação até o mês de janeiro, época de declínio de frutificação (DFS) da EBSL, que de acordo com Forget *et al.* (2002), é a época em que os roedores scatterhoarders despendem maior tempo de sua atividade para o armazenamento de frutos. No que se refere a produção de frutos a preferência seria explicada pela relação simples de custo-benefício relacionada no padrão de forrageamento proposto para animais scatterhoarders de uma forma geral (Stapanian & Smith 1978, 1984). Segundo Smythe (1970), a grande produção de frutos estaria ligada à estratégia evolutiva das espécies arbóreas dispersas por *scatterhoarders*, e funcionaria como um mecanismo de saciação do predador e escape de predação.

Dentre os frutos observados e que não apresentaram indícios de benefícios direto da manipulação de *S. aestuans*, os frutos de *V. obovata*, embora apresentem frutificação na mesma época das espécies citadas acima, e não sejam visitados por outros frugívoros (em observações na EBS), foram produzidos em baixa quantidade. E, além disso, apesar de terem sido removidos e armazenados por *S. aestuans*, em testes no MBML, os frutos de *V. obovata* foram significativamente menos predados e armazenados. E, embora *C. edule* tenha apresentado grande produção de frutos e tenha sido visitado apenas por *S. aestuans*, esta espécie apresenta época de frutificação diferenciada das demais e seus frutos foram predados e armazenados em pequenas proporções e apenas por machos de *S. aestuans*. Já no que se refere a *H. aurea*, nenhum fruto foi manipulado pelo esquilo, tendo esta espécie apresentado baixa produção de frutos e sendo visitada por outros frugívoros (sagüi e macaco prego), além da época de frutificação não estar associada ao período reprodutivo de *S. aestuans*.

Assim sendo, os resultados referentes às taxas de remoção total, predação e enterramento parecem corroborar a hipótese de preferência de *S. aestuans* no que se refere a espécies com sementes duras que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas. Entretanto, o período de frutificação das espécies, bem como a produtividade, são indicados, nos resultados deste trabalho, como uma parte importante deste padrão de preferência alimentar. Portanto, *S.*

aestuans seria especializado (no que refere à dispersão efetiva) em poucas espécies de plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas, podendo apresentar safra anual ou não.

A preferência alimentar de *S. aestuans* está de acordo com as predições do modelo de forrageamento para roedores *scatterhoarders*, na qual a dispersão ótima de alimentos escondidos e armazenados se encontra baseada no custo-benefício relacionado ao espaçamento entre estes esconderijos (locais de armazenamento). Neste modelo, o benefício do armazenamento de alimentos é o produto do conteúdo energético do alimento e da probabilidade de que este sobreviva, sendo que a probabilidade destes locais de armazenamento permanecerem intactos aumenta com o aumento da distância entre estes locais, já que, desta forma, é reduzida a oportunidade de outro animal pilhar este recurso. Portanto, a estratégia seria direcionada a alimentos mais nutritivos e a maiores distâncias entre os locais de enterramento deste recurso (Stapanian & Smith 1978, 1984). Espécies com grandes sementes, geralmente, possuem alto valor nutritivo e, conseqüentemente, tendem a apresentar uma densidade menor, resultado da atividade de dispersores *scatterhoarders*, quando comparadas às espécies com sementes menores (Stapanian & Smith 1984, Vander Wall 1995).

São citadas 25 espécies (14 famílias) de plantas nativas da floresta Atlântica na dieta de *S. aestuans*, e a família com maior representação é Arecaceae (32%) (Paschoal & Galetti 1995, Bordignon & Monteiro-Filho 1999, Silva & Tabarelli 2001, Alvarenga 2003, Conde 2003, Pimentel & Tabarelli 2004). E, dentro das espécies citadas na literatura com comprovada dispersão por esquilo, estão *Araucaria angustifolia* (Bordignon & Monteiro-Filho 2000), *Syagrus romanzoffiana* (Paschoal & Galetti 1995, Alvarenga 2003), *Bactris setosa* (Silva & Tabarelli 2001) e *Attalea oleifera* (Pimentel & Tabarelli 2004). Todas estas espécies apresentam características reprodutivas e morfológicas compatíveis ao padrão encontrado para as espécies deste estudo.

Entretanto, os resultados obtidos na identificação dos agentes de remoção mostraram *S. aestuans* como o único roedor observado e, conseqüentemente, o principal agente de remoção das espécies estudadas. A comprovação do comportamento de remoção dos frutos para longe da fonte de recurso, seguido de enterramento, propicia a estes diásporos o escape da mortalidade

conseqüente da densidade, e uma chance para germinação e recrutamento (Smythe 1989, Forget 1990, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004).

Os processos de degradação antrópica associados à fragmentação tornaram menores ou ausentes as populações de anta, porcos do mato, veados e cutias, na área de estudo (Passamani *et al.* 2000). Deste modo, dispersores de grandes sementes responsáveis por uma dispersão à longa distância, tais como a anta (cuja última observação, na EBSL, ocorreu em 1991) e o mono carvoeiro (presente em outros fragmentos da região e ausente na EBSL), se encontram ausentes. E, dos dois roedores *scatterhoarders* (esquilo e cutia), a cutia é extremamente rara no município de Santa Teresa, tornando *S. aestuans* e *Agouti paca* os predadores/dispersores de sementes mais representativos do local de estudo.

Apesar da sua seletividade, *S. aestuans* deverá atuar em trocas compensatórias relacionadas a espécies com grandes sementes e grande produção anual. Estas trocas compensatórias, segundo Wright (2003), podem ocorrer entre espécies não-caçadas remanescentes após a retirada das espécies preferencialmente caçadas, provavelmente envolvendo um relaxamento em interações competitivas. As evidências disponíveis, mesmo que limitadas, sugerem que trocas compensatórias sejam surpreendentemente comuns. Elas podem ser filogeneticamente associadas, como no caso da família Cebidae, onde grandes Cebidae são espécies preferencialmente caçadas e, após sua eliminação, pequenos ou médios Cebidae aumentam de densidade e ocupam o nicho vago. Ou podem ocorrer entre espécies filogeneticamente não relacionadas, mas que compartilham um recurso em comum (Wright 2003), como é o caso de *S. aestuans* e *Dasyprocta leporina* na floresta Atlântica montana de Santa Teresa. Embora não tenha sido registrada a visita, para as espécies estudadas, de outros frugívoros, espécies dos gêneros de *Attalea* e *Licania* têm dispersão associadas a roedores do gênero *Dasyprocta* ou *Myoprocta*, em outras florestas neotropicais (Jansen & Forget 2001, Silvius & Fragoso 2002).

Existe apenas uma citação, na literatura especializada, indicando o fato de que *S. aestuans* atuaria em trocas compensatórias, no que se refere à dispersão. Segundo Bordignon e Monteiro-Filho (2000), a dispersão efetiva de *Araucaria angustifolia* por *S. aestuans*, em fragmentos urbanos, é comprovada não só através do enterramento dos pinhões, sem danificá-los, mas também pelo fato de levá-los para locais distantes (> 25 m) em relação à planta-mãe. Estes autores concluem que o esquilo pode atuar como importante recuperador de áreas florestais

alteradas pelo ser humano, particularmente na Mata de Araucária. Entretanto, em ambientes não alterados, Müller (1986) considera a gralha-azul (*Cyanocorax caerulus*) como a única dispersora efetiva de pinhões, além dos dispersores ocasionais *S. aestuans* e *Coendou preensilis*, os quais são citados pelo autor como os principais predadores de sementes em Mata de Araucária.

Embora as distâncias médias de enterramento para as espécies de *Licania* tenham variado de 8 a 11 m de distância em relação à fonte do recurso, foi presenciada a atividade de realocação, a qual, segundo Vander Wall (2002) e Jansen *et al.* (2002), resulta numa distribuição menos agregada, em relação à primeira armazenagem, e num maior distanciamento em relação à planta-mãe. E, quanto a *A. oleifera*, há indicativos de que a sombra de sementes efetivada por *S. aestuans* é diferenciada em relação à sombra de sementes resultante da dispersão primária (originada da queda natural dos frutos), proporcionando um maior distanciamento em relação à planta-mãe. Este contexto explicaria a distribuição aleatória e uma maior distância entre adultos coespecíficos, para estas três espécies, como observado no interior dos 2 ha amostrados neste estudo, salientando a importância de *S. aestuans* como dispersor efetivo destas espécies.

Estes resultados mostram que, embora *S. aestuans* apresente uma dieta generalizada (polpa de frutos, sementes, fungos, insetos, espécies de plantas exóticas), esta espécie é seletiva na atividade de armazenamento e manipulação de frutos e, portanto, mesmo que ele possa visitar e consumir frutos de espécies onde os dispersores efetivos se encontram ausentes, ele não necessariamente deverá atuar como dispersor destas espécies. Neste caso, este roedor irá atuar em trocas compensatórias específicas em pequenos fragmentos defaunados e atuará, provavelmente, como predador de sementes para um grande espectro de espécies, o que pode acarretar em perda de diversidade, em relação a espécies arbóreas, a médio ou longo prazos.

Referências bibliográficas

- ALVARENGA, C. A. 2003. Estudo de uma população de *Sciurus ingrami* Thomas, 1901 (RODENTIA, SCIURIDAE) na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Caraça, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Zoologia dos Vertebrados, Pontifícia Universidade Católica, Belo Horizonte, MG.
- ASQUITH, N. M., TERBORGH, J., ARNOLD, E. & RIVEROS, C. M.. 1999. The fruits the agouti ate: Hymanaea courbaril seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229–235.
- BARBINI, I. G. & PASSAMANI, M. 2003. Pequenos mamíferos e a predação de ninhos artificiais no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (ES). *Natureza on line* 1: 56–61. [ON LINE] [HTTP://WWW.NATUREZAONLINE.COM.BR](http://www.naturezaonline.com.br)
- BARROSO, G. M., MORIN, M. P., PEIXOTO, A. L., & ICHASO C. L. F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO E. L. A. 1997. Comportamentos e atividades diárias de *Sciurus ingrami* (Thomas) em cativeiro (Rodentia, Sciuridae). *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 707–722.
- _____. 1999. Seasonal food resource of the squirrel *Sciurus ingrami* in a secondary Araucaria Forest in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 34: 137–140.
- _____. 2000. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). *Arquivos de Ciência Veterinária* 3: 139–144.
- CHAMAS, C. C. & FERNANDES H. Q. B. 1995. Relatório Manejo do Parque do Museu de Biologia Professor Mello Leitão: Aspectos de Estética, Funcionalidade e Segurança. Relatório Técnico Interno MBML.
- CHIARELLO, A. G. 1998A. Activity budgets and ranging patterns of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). *Journal of Zoology* 246: 1–10.
- _____. 1998B. Diet of the Atlantic forest maned sloth *Bradypus torquatus* (Xenarthra: Bradypodidae). *Journal of Zoology* 246: 11–19.

- _____. 2000. Influência da caça ilegal sobre mamíferos e aves das matas de tabuleiro do norte do estado do Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 229–247.
- CHIARELLO, A. G., PASSAMANI, M. & ZORTÉA, M. 1997. Field observation of the thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Rodentia; Echimyidae). *Mammalia* 61: 29–36.
- CONDE, L. O. M. 2003. Padrão comportamental de *Sciurus aestuans* L. (1766) em um fragmento urbano de floresta ombrófila densa montana, Santa Teresa, ES. Monografia de Bacharelado. Curso de Ciências Biológicas, Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Santa Teresa, ES.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. 1999. *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. Vol. 3: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press, Chicago.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. The University of Chicago Press, Chicago.
- FORGET, P.-M. 1990. Seed dispersal of *Voucapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459–468.
- FORGET, P.-M., HAMMOND, D. S., MILLERON, T. & THOMAS, R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. *In* D. J. Levey, W. R. Silva e M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árboles. *Turrialba* 24: 422–423.
- FOURNIER, L. A. & CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles. *Turrialba* 24: 45–48.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, INPE E ISA. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990–1995. Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais e Instituto Socioambiental, São Paulo.
- GALETTI, M., ZIPPARRO, V. B. & MORELLATO, P. C. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115–122.

- GAUTIER–HION, A., DUPLANTIER, J. M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.–P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P. & GENTRY, A. H. 1985. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Naturwiss* 7: 303–314.
- GLANZ, W.E.; THORINGTON, R.W JR.; GIACALONE–MADDEN, J. & HEANEY, L. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. In E.G. Leigh, Jr.; D. Windsor e A. S. Rand, (eds.). Pp. 239–252. Smithsonian Inst. Press. Washington, Dc.
- HENRY, O. 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange–rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 291–300.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–208.
- JANSEN, P. A., & FORGET, P.–M. 2001. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. In E. Bongers (Ed.). *Dynamics and plant–animal interactions in a neotropical rainforest*. Pp. 275–288. Kluwer, Amsterdam.
- JANSEN, P. A., BARTHOLOMEUS, M., BONGERS, F., ELZINGA, J. A, OUDEN, J. & VAN WIEREN, E. E. 2002. The role of seed size in dispersal by scatter-hoarding rodent. In D. J. Levey, W. R. Silva e M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. Pp. 209–225. CAB International. 2002.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins, New York.
- MCKEY, D. 1975. Seed dispersal. In L. E. Gilbert e P. H. Raven (Eds.). *Coevolution of Animal and Plants*. pp.53–77.
- MENDES, S. L., & PADOVAN, M. P. 2000. A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 7: 24–29.
- Mendes–pontes, A. R. 2000. Ecology of a mammal community in a seasonally-dry forest in roraima, brazilian amazonia. Doctor of Philosophy (Wildlife Research Group). Department of Anatomy Cambridge. Cambridge.
- MORELLATO, P. C., ROMERA, E. C., TALORA, D. C., TAKAHASHI, A., BENCKE, C. C. & ZIPPARRO, V. B. 2000. Phenology of Atlantic rainforest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 185–198.

- MÜLLER, J. A. 1986. A influência dos roedores e aves na regeneração da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, UFPR, Curitiba.
- PASCHOAL, M. & GALETTI, M. 1995. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 27: 268–273.
- PASSAMANI, M. 2000. Análise da comunidade de marsupiais em Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 215–228.
- PASSAMANI, M., MENDES, S. L. & CHIARELLO, A. G. 2000. Non-volant mammals of the Estação Biológica de Santa Lúcia and adjacent areas of Santa Teresa, Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 201–214.
- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36: 74–84.
- SILVA, M. G. & TABARELLI, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologia* 22: 259–268.
- SILVIUS, K. M. & FRAGOSO, J. M. V. 2002. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the Northern Amazon. *Journal of Ecology* 90: 1024–1032.
- SIMON, J. E. 2000. Composição da avifauna da Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa – Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 149–170.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25–35.
- _____. 1989. Seed survival in palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seeds dispersers. *Biotropica* 21: 50–56.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. G. 1995. *Biometry*. Freeman, New York.
- STAPANIAN, M. A. & SMITH, C. C. 1978. A model for scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology* 59: 884–896.
- _____. 1984. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology* 65: 1387–1396.
- STATSOFT. 1995. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.

- TABACOW, J. 1992. Proposta de zoneamento ambiental para o município de Santa Teresa. Monografia de Especialização. UFES, Vitória.
- TABARELLI, M., MANTOVANI, W. & PERES, C. A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119–127.
- THOMAZ, L. D. & MONTEIRO, R. 1997. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa – ES. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 7: 3–48.
- THOMPSON, D. C. 1977. Reproductive behaviour of grey squirrel. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1176–1184.
- VAN ROOSMALEN, G. M. 1985. Fruits of the Guianan Flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands.
- VANDER WALL, S. B. 1995. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos* 74: 533–537.
- _____. 2002. Secondary dispersal of Jeffrey Pine seeds by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, caching and variable environment. *In* D. J. Levey, W. R. Silva e M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. Pp. 193–208. CAB International.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- VIEIRA, L. A. 2002. Caracterização da avifauna do parque do Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa, Espírito Santo. Monografia de Bacharelado. Curso de Ciências Biológicas, Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Santa Teresa, ES.
- WRIGHT, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics* 6: 73–86.
- XAVIER-DA-SILVA, J. & CARVALHO-FILHO, L. M. 1992. Esboço da sinopse da evolução geológico-geomorfológica do município de Santa Teresa-ES. Relatório Técnico. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Tabela 1. Tempos médios para as atividades de manipulação dos frutos de *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. por *Sciurus aestuans* L. Dados relacionados aos experimentos de oferta de frutos no MBML (Santa Teresa, ES).

Table 1. Mean times spent in fruit manipulation activities by *Sciurus aestuans* L., regarding to diaspores from *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. and *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. Data obtained from fruit offering experiments conducted at MBML (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Brazil).

Espécies Arbóreas	Inspeção	Despolpa	Predação
	Média (\pm DP) minutos	Média (\pm DP) minutos	Média (\pm DP) minutos
<i>Licania kunthiana</i>	1 (\pm 0,3)	0,4 (\pm 0,1)	22 (\pm 10,5)
<i>Licania leptostachya</i>	0,8 (\pm 0,2)	0,2 (\pm 0,1)	4,5 (\pm 3,8)
<i>Caryocar edule</i>	2,3 (\pm 0,4)	3 (\pm 0,9)	14 (\pm 8,5)
<i>Vantanea obovata</i>	0,7 (\pm 0,2)	0,6 (\pm 0,2)	43 (\pm 21,3)
<i>Hymenaea aurea</i>	–	–	–
<i>Attalea oleifera</i>	0,6 (\pm 0,1)	1,5 (\pm 0,5)	54 (\pm 26,6)

Figura 1. Localização e contextualização da fragmentação do município de Santa Teresa, ES. As manchas escuras no mapa representam os fragmentos de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo e no município de Santa Teresa. Mapa baseado em: Remanescentes Florestais de Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA 1998) e Remanescentes Florestais de Santa Teresa (Tabacow 1992). A seta em preto indica a localização do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão e a seta em cinza, a Estação Biológica de Santa Lúcia.

Figure 1. Location and landscape fragmentation scenario at Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil. Dark patches represent Atlantic forest fragments. Maps based on Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA (1998) and Tabacow (1992). Black arrow indicates the location of Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML) and gray arrow points to Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL).

Figura 2. Diásporos das espécies estudadas, as quais apresentam endocarpo lenhoso ou alongações em forma de agulhas. (A) *Licania kunthiana* Hook., (B) *Licania leptostachya* Benth., (C) *Atallea oleifera* Barb. Rodr., (D) *Caryocar edule* Casar., (E) *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e (F) *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. Os endocarpos apresentam marcas de predação por *Sciurus aestuans* L.

Figure 2. Diaspores from studied species which show woody endocarp or expansions like needles. (A) *Licania kunthiana* Hook., (B) *Licania leptostachya* Benth., (C) *Atallea oleifera* Barb. Rodr., (D) *Caryocar edule* Casar., (E) *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e (F) *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. The endocarps show signs of predation by *Sciurus aestuans* L.

Figura 3. Período de frutificação das espécies arbóreas da Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES), durante o período de novembro de 2002 a dezembro de 2003 (Mileipe & Ribeiro, dados não publicados).

Figure 3. Fructification period of the tree species from Estação Biológica Santa Lúcia (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil), during November 2002–December 2003 (Mileipe & Ribeiro, unpublished data).

Figura 4. Fenologia de frutificação das espécies *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES), durante o período de março de 2000 a março de 2003. As espécies *L. kunthiana* e *L. leptostachya* frutificaram apenas nos anos de 2000 e 2001, respectivamente, enquanto as demais apresentaram frutificação nos três anos e durante os mesmos períodos.

Figure 4. Fruiting phenology of the studied tree species (*Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. and *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh.) at Estação Biológica Santa Lúcia (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil), during March 2000–March 2003. *L. kunthiana* and *L. leptostachya* fructified only at 2000 and 2001, respectively, whilst the all other species fructified at all years and at the same season.

Figura 5. Representação da produção de frutos ao longo de 28 meses na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa (ES). Em cada coluna, é mostrada a proporção de cada espécie em relação à produção total de todas as espécies em frutificação do respectivo mês (% mensal). A linha se refere à contribuição da produção de cada mês para o período total (% total).

Figure 5. Fruit production over 28 consecutive months at Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil). Each column shows monthly

proportion of each species (measured in relation to entire fruit production of the respective month). Line indicates the proportional contribution of each month to the total fruit production (over all months).

Figura 6. Distribuição espacial dos indivíduos adultos das espécies *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh. na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figure 6. Spatial distribution of adult individuals of the studied species (*Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. and *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh.) at Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil).

Figura 7. Distribuição espacial dos indivíduos adultos e dos frutos encontrados predados acima do solo, das espécies *Licania kunthiana* Hook. e *Atallea oleifera* Barb. Rodr., em um hectare da Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES), durante o período de março de 2000 a março de 2003.

Figure 7. Spatial distribution of adult individuals and predated fruits found on soil, from tree species *Licania kunthiana* Hook. and *Atallea oleifera* Barb. Rodr., in one hectare at Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil), during March 2000–March 2003.

Figura 8. Categorias de manipulação dos 100 primeiros frutos, de cada espécie, por *Sciurus aestuans* L. no MBML (Santa Teresa, ES), durante o período de março de 2000 a março de 2003. São mostradas as porcentagens de predação e armazenamento dos frutos de *Licania kunthiana*

Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. e *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh.

Figure 8. Fruit manipulation categories by *Sciurus aestuans* L. The data refer to predation and caching proportions of the former one hundred manipulated fruits of each studied species (*Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth., *Atallea oleifera* Barb. Rodr., *Caryocar edule* Casar., *Vantanea obovata* (Ness. Mart.) Benth. and *Hymenaea aurea* Y.T. Lee & Langenh). Tests were performed during March 2000–March 2003 at Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil).

Figura 9. Taxas de predação e armazenamento dos frutos das espécies *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth. e *Atallea oleifera* Barb. Rodr., em relação ao total de frutos retirados, no MBML (Santa Teresa, ES), durante o período de março de 2000 a março de 2003 (N = 300).

Figure 9. Predation and caching of fruits from *Licania kunthiana* Hook., *Licania leptostachya* Benth. and *Atallea oleifera* Barb. Rodr. Data are showed as predation and caching rates (N = 300), calculated over all removed fruits, during March 2000–March 2003, at Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil).

Figura 10. Distância de enterramento dos frutos de *Licania kunthiana* Hook. por *Sciurus aestuans* L., em experimento realizado no MBML (Santa Teresa, ES) (N = 77).

Figure 10. Caching distance of fruits (N = 77) from *Licania kunthiana* Hook., performed by *Sciurus aestuans* L. Tests were conducted at Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil).

Figura 11. Distância de enterramento dos frutos de *Licania leptostachya* Benth. por *Sciurus aestuans* L., em experimento realizado no MBML (Santa Teresa, ES) (N = 69).

Figure 11. Caching distance of fruits (N = 69) from *Licania leptostachya* Benth., performed by *Sciurus aestuans* L. Tests were conducted at Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil).

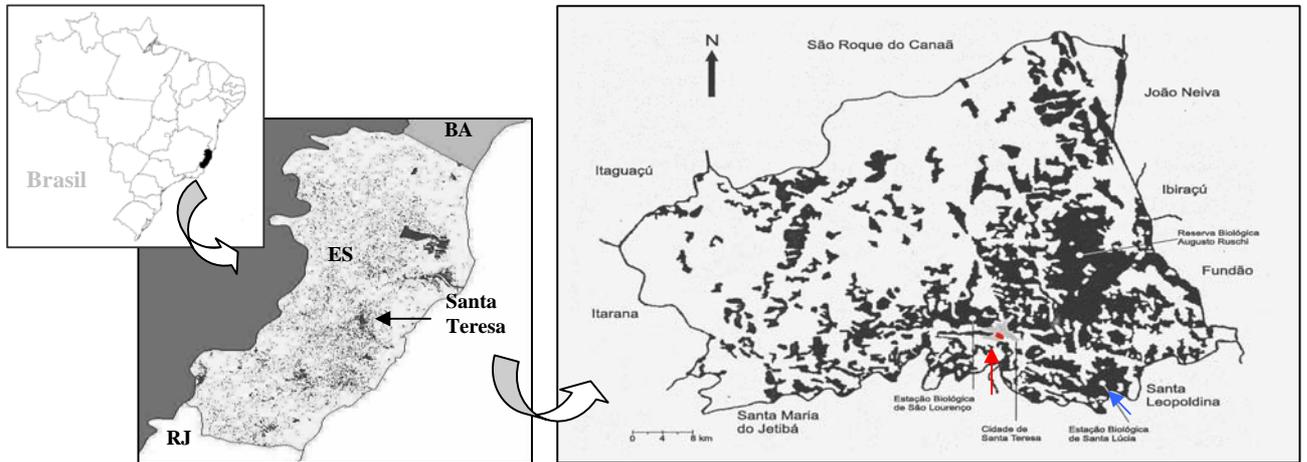


Figura 1



Figura 2

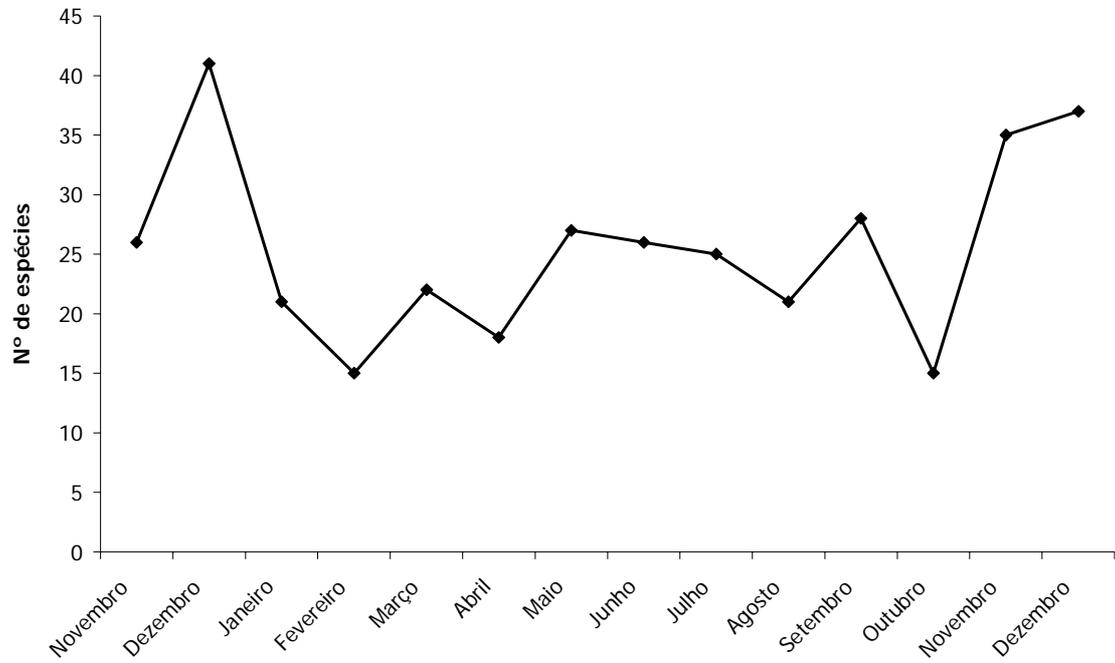


Figura 3

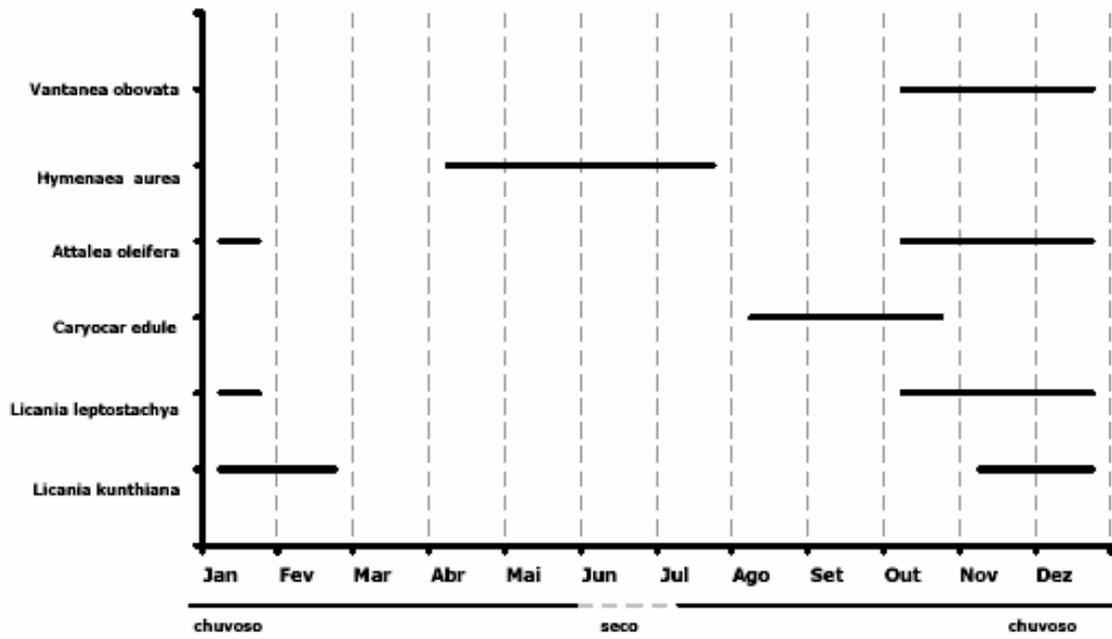


Figura 4

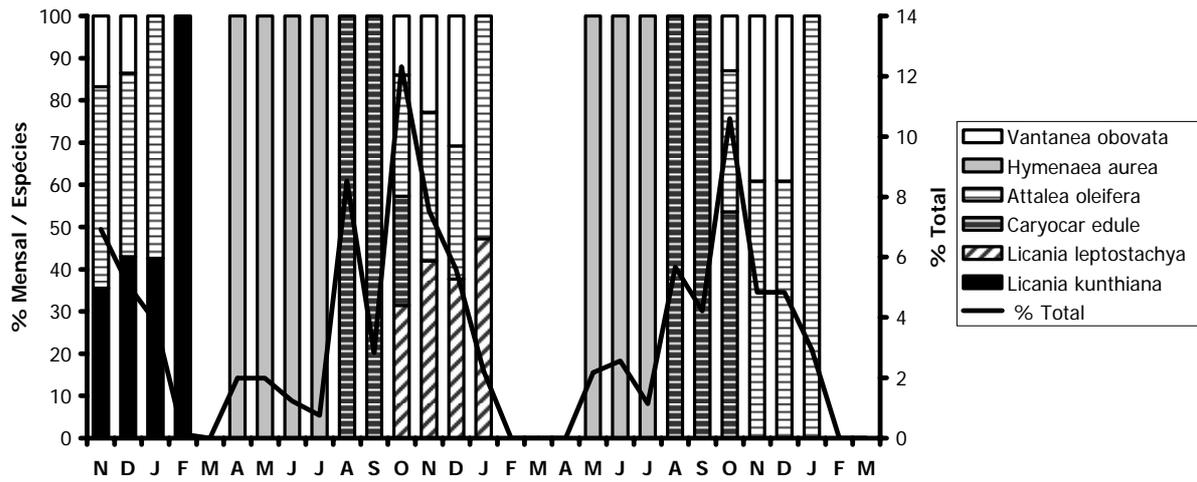


Figura 5

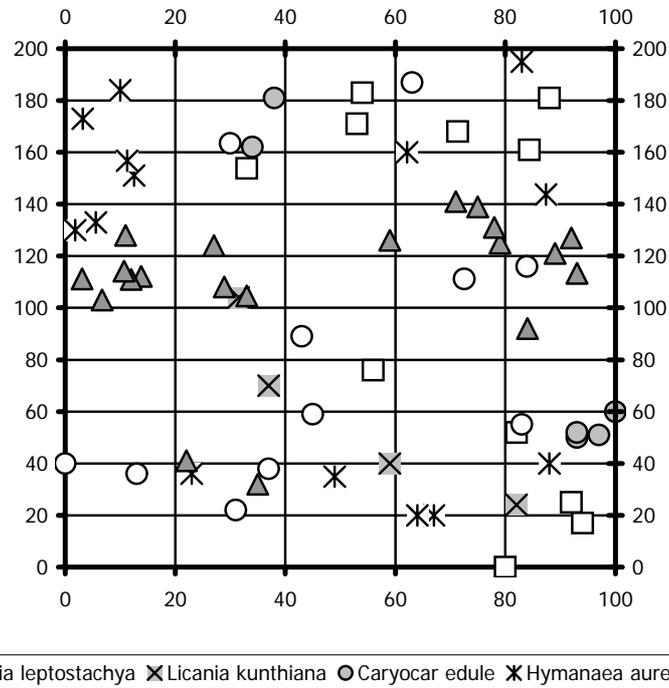


Figura 6

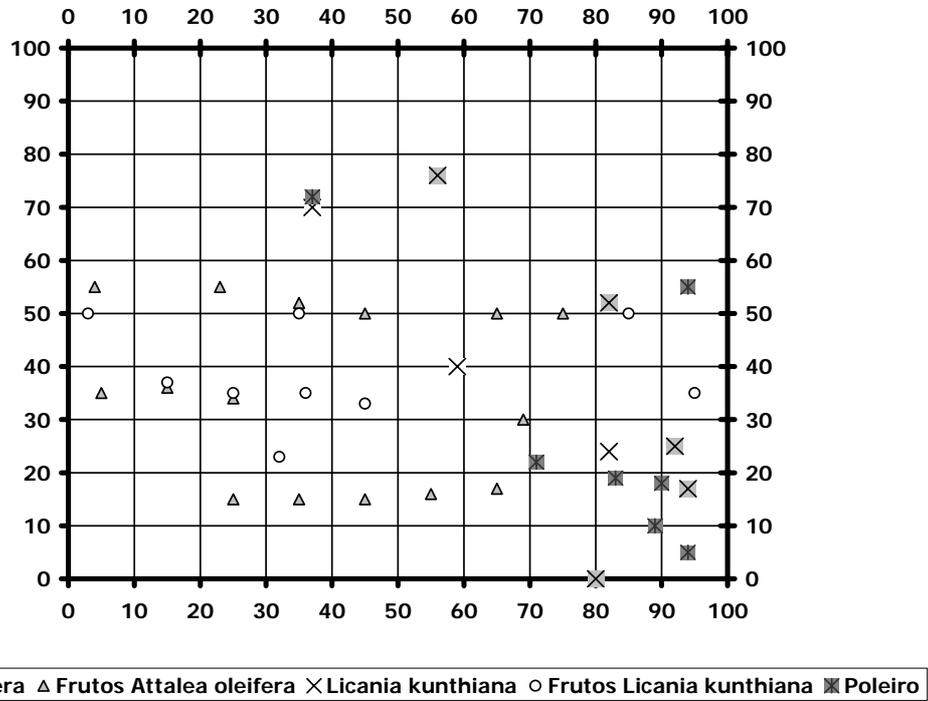


Figura 7

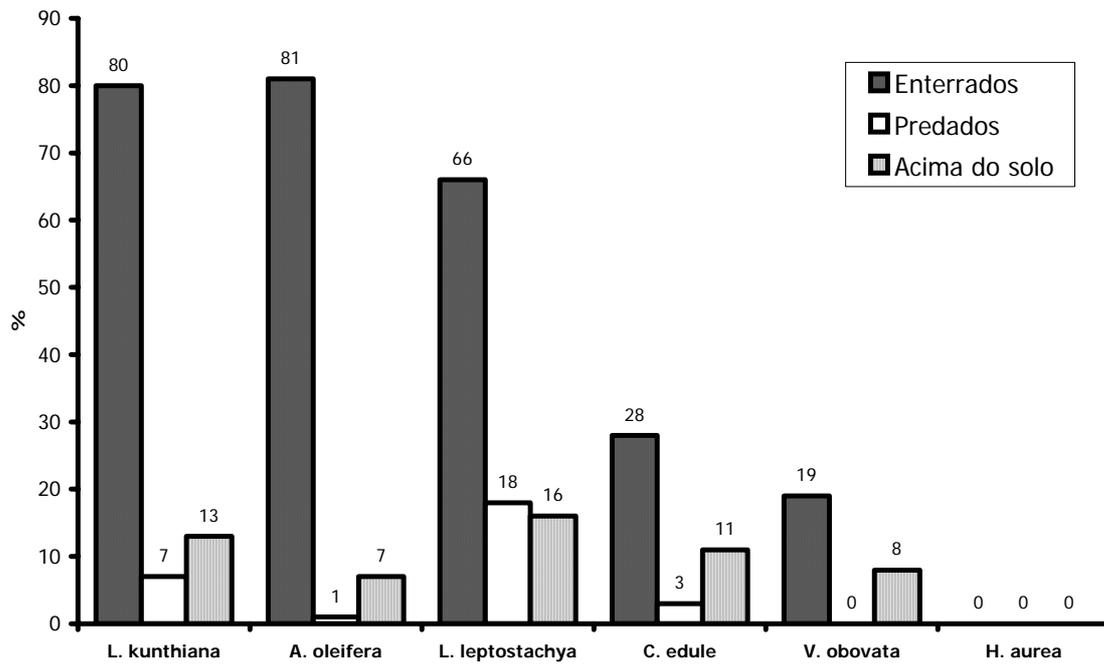


Figura 8

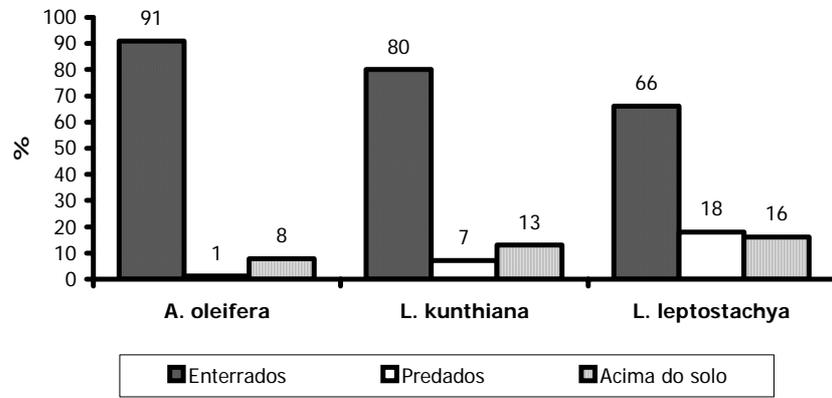


Figura 9

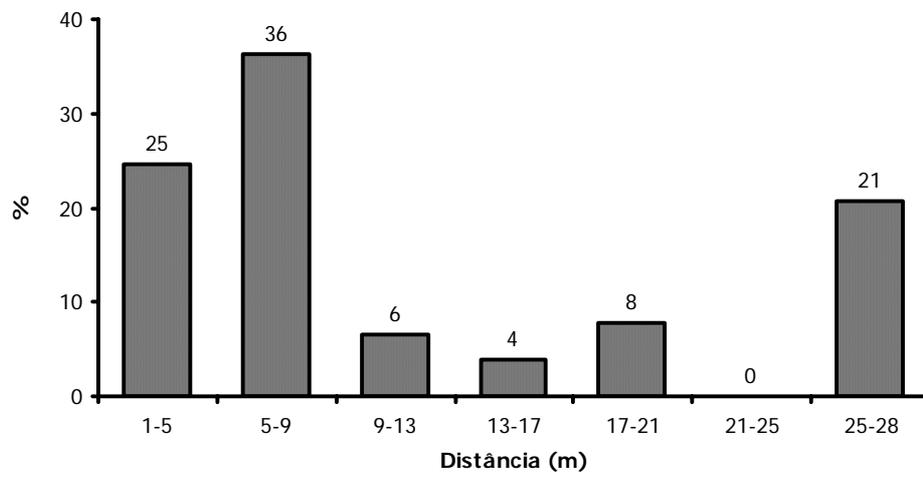


Figura 10

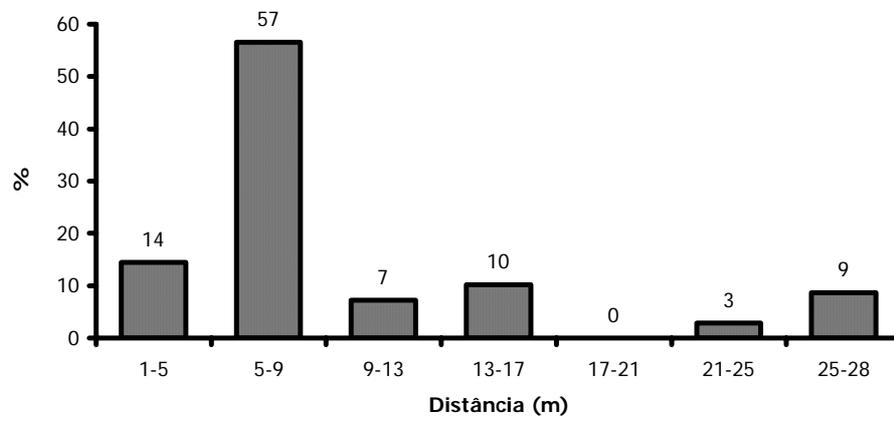


Figura 11

ANEXO 1: Diásporos predados de *Licania kunthiana*



Figura 1. Diásporo de *L. kunthiana* mostrando sinais de predação por *S. aestuans*.
Notar orifício provocado por bruquídeos, em um dos frutos.

ANEXO 2: Diásporos de *Licania leptostachya*



Figura 1. Diásporo de *L. leptostachya* mostrando sinais de predação por *S. aestuans*.

ANEXO 3: Diásporos de *Caryocar edule*



Figura 1. Diásporo de *C. edule* mostrando sinais de predação por *S. aestuans*. A seta indica sinais da manipulação inicial efetuada pelas fêmeas.

ANEXO 4: Diásporos de *Vantanea obovata*



Figura 1. Diásporo de *V. obovata* mostrando sinais de predação por *S. aestuans*.

ANEXO 5: Diásporos de *Attalea oleifera*



Figura 1. Diásporo de *A. oleifera* mostrando sinais de predação por *S. aestuans*.

ANEXO 6: INSTRUÇÕES PARA AUTORES – Revista Brasileira de Botânica

Os manuscritos completos (incluindo figuras e tabelas), **em quatro cópias**, devem ser enviados ao [Editor Responsável](#) da **Revista Brasileira de Botânica** no [endereço abaixo](#).

A aceitação dos trabalhos depende da decisão do Corpo Editorial. Os artigos devem conter as informações estritamente necessárias para a sua compreensão. Artigos que excedam 15 páginas impressas (cerca de 30 páginas digitadas, incluindo figuras e tabelas), poderão ser publicados, a critério do Corpo Editorial, **devendo o(s) autor(es) cobrir(em) o custo adicional de sua publicação**. Igualmente, **fotografias coloridas** poderão ser publicadas a critério do Corpo Editorial, **devendo o(s) autor(es) cobrir(em) os custos de publicação** das mesmas. As notas científicas deverão apresentar contribuição científica ou metodológica original e não poderão exceder 10 páginas digitadas, incluindo até 3 ilustrações (figuras ou tabelas). Notas científicas seguirão as mesmas normas de publicação dos artigos completos. Serão fornecidas gratuitamente 20 separatas dos trabalhos nos quais pelo menos um dos autores seja sócio quite da SBSP. Para os demais casos, as separatas poderão ser solicitadas por ocasião da aceitação do trabalho e fornecidas mediante pagamento.

Instruções aos autores

Preparar todo o manuscrito com numeração seqüencial das páginas utilizando: Word for Windows versão 6.0 ou superior; papel A4, todas as margens com 2 cm; fonte Times New Roman, tamanho 12 e espaçamento duplo. Deixar apenas um espaço entre as palavras e não hifenizá-las. Usar tabulação (tecla Tab) apenas no início de parágrafos. Não usar negrito ou sublinhado. Usar itálico apenas para nomes científicos ou palavras e expressões em latim.

Formato do manuscrito

Primeira página - Título: conciso e informativo (em negrito e apenas com as iniciais maiúsculas); nome completo dos autores (em maiúsculas); filiação e endereço completo como nota de rodapé, indicando autor para correspondência e respectivo e-mail; título resumido. Auxílios, bolsas recebidas e números de processos, quando for o caso, devem ser referidos no item Agradecimentos.

Segunda página - ABSTRACT (incluir título do trabalho em inglês), RESUMO (incluir título do trabalho em português), Key words (até 5, em inglês). O Abstract e o Resumo devem conter no máximo 250 palavras.

Texto - Iniciar em nova página colocando seqüencialmente: Introdução, Material e métodos, Resultados/ Discussão, Agradecimentos e Referências

bibliográficas.

Citar cada figura e tabela no texto em ordem numérica crescente. Colocar as citações bibliográficas de acordo com os exemplos: Smith (1960) / (Smith 1960); Smith (1960, 1973); Smith (1960a, b); Smith & Gomez (1979) / (Smith & Gomez 1979); Smith *et al.* (1990) / (Smith *et al.* 1990); (Smith 1989, Liu & Barros 1993, Araujo *et al.* 1996, Sanches 1997).

Em trabalhos taxonômicos, detalhar as citações de material botânico, incluindo ordenadamente: local e data de coleta, nome e número do coletor e sigla do herbário, conforme os modelos a seguir: BRASIL: Mato Grosso: Xavantina, s.d., H.S. Irwin s.n. (HB 3689). São Paulo: Amparo, 23/12/1942, J.R. Kuhlmann & E.R. Menezes 290 (SP); Matão, ao longo da BR 156, 8/6/1961, G. Eiten *et al.* 2215 (SP, US).

Citar referências a resultados não publicados ou trabalhos submetidos da seguinte forma: (S.E. Sanchez, dados não publicados)

Citar números e unidades da seguinte forma:

- Escrever números até nove por extenso, a menos que sejam seguidos de unidades ou indiquem numeração de figuras ou tabelas.

- Utilizar, para número decimal, vírgula nos artigos em português ou espanhol (10,5 m) ou ponto nos artigos escritos em inglês (10.5 m).

- Separar as unidades dos valores por um espaço (exceto para porcentagens, graus, minutos e segundos de coordenadas geográficas); utilizar abreviações sempre que possível.

- Utilizar, para unidades compostas, exponenciação e não barras (Ex.: mg.dia⁻¹ ao invés de mg/dia, $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}$ ao invés de $\mu\text{mol}/\text{min}$).

Não inserir espaços para mudar de linha, caso a unidade não caiba na mesma linha.

Não inserir figuras no arquivo do texto.

Referências bibliográficas - Indicar ao lado da referência, a lápis, a página onde a mesma foi citada.

Adotar o formato apresentado nos seguintes exemplos:

ZAR, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

YEN, A.C. & OLMSTEAD, R.G. 2000. Phylogenetic analysis of *Carex* (Cyperaceae): generic and subgeneric relationships based on chloroplast DNA. In Monocots: Systematics and Evolution (K.L. Wilson & D.A. Morrison, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, p.602-609.

BENTHAM, G. 1862. Leguminosae. Dalbergiae. *In* Flora brasiliensis (C.F.P. Martius & A.G. Eichler, eds.). F. Fleischer, Lipsiae, v.15, pars 1, p.1-349.

DÖBEREINER, J. 1998. Função da fixação de nitrogênio em plantas não leguminosas e sua importância no ecossistema brasileiro. *In* Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S. Watanabe, coord.). ACIESP, São Paulo, v.3, p.1-6.

FARRAR, J.F., POLLOCK, C.J. & GALLAGHER, J.A. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154:1-11.

Citar dissertações ou teses **somente em caráter excepcional**, quando as informações nelas contidas forem imprescindíveis ao entendimento do trabalho e quando não estiverem publicadas na forma de artigos científicos. Nesse caso, utilizar o seguinte formato:

SANO, P.T. 1999. Revisão de *Actinocephalus* (Koern.) Sano - Eriocaulaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Não citar resumos de congressos.

Tabelas

Usar os recursos de criação e formatação de tabela do Word for Windows. Evitar abreviações (exceto para unidades).

Colocar cada tabela em página separada e o título na parte superior conforme exemplo:

Tabela 1. Produção de flavonóides totais e fenóis totais (% de peso seco) em folhas de *Pyrostegia venusta*.

Não inserir linhas verticais; usar linhas horizontais apenas para destacar o cabeçalho e para fechar a tabela.

Em tabelas que ocupem mais de uma página, acrescentar na(s) página(s) seguinte(s) "(cont.)" no início da página, à esquerda.

Figuras

Submeter **um conjunto de figuras originais** em preto e branco e **três cópias** com alta resolução.

Enviar ilustrações (pranchas com fotos ou desenhos, gráficos mapas, esquemas) no **tamanho máximo de 15 x 21 cm**, incluindo-se o espaço necessário para a legenda. Não serão aceitas figuras que ultrapassem o tamanho estabelecido ou que apresentem qualidade gráfica ruim. Figuras digitalizadas podem ser enviadas, desde que possuam nitidez e que sejam impressas em papel fotográfico ou "glossy paper".

Gráficos ou outras figuras que possam ser publicados em uma única coluna (7,2 cm) serão reduzidos; atentar, portanto, para o tamanho de números ou letras, para que continuem visíveis após a redução. Tipo e tamanho da fonte, tanto na legenda quanto no gráfico, deverão ser os mesmos utilizados no texto. Gráficos e figuras confeccionados em planilhas eletrônicas **devem vir acompanhados do arquivo com a planilha original.**

Colocar cada figura em página separada e o conjunto de legendas das figuras, seqüencialmente, em outra(s) página(s).

Utilizar escala de barras para indicar tamanho. A escala, sempre que possível, deve vir à esquerda da figura; o canto inferior direito deve ser reservado para o número da(s) figura(s).

Detalhes para a elaboração do manuscrito são encontrados nas últimas páginas de cada fascículo. Sempre que houver dúvida consulte o fascículo mais recente da Revista.

O trabalho somente receberá data definitiva de aceitação após aprovação pelo Corpo Editorial, tanto quanto ao mérito científico como quanto ao formato gráfico. A versão final do trabalho, aceita para publicação, deverá ser enviada em uma via impressa e em disquete, devidamente identificados

**ARTIGO II: DISPERSÃO E PREDACÃO DE SEMENTES DE DUAS ESPÉCIES DE *LICANIA* AUBL.
(CHRYSOBALANACEAE) POR *SCIURUS AESTUANS* L. EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA
ATLÂNTICA MONTANA**

PERIÓDICO: *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY*

**DISPERSÃO E PREDAÇÃO DE SEMENTES DE DUAS ESPÉCIES DE *LICANIA* AUBL.
(CHRYSOBALANACEAE) POR *SCIURUS AESTUANS* L. EM UM FRAGMENTO DE
FLORESTA ATLÂNTICA MONTANA**

Luci Ferreira Ribeiro¹, Antônio Rossano Mendes Pontes² & Marcelo Tabarelli³

1 Autor para correspondência: Curso de Ciências Biológicas, Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29.650-000. E-mail: luz@esfa.edu.br

2. Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE, Brasil.
50670-901

3. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE, Brasil. 50670-901

Título resumido: Dispersão e predação de sementes por *Sciurus aestuans*

Palavras-Chave: dispersão de sementes, floresta Atlântica, *Licania kunthiana*, *Licania leptostachya*, *Sciurus aestuans*.

RESUMO. Em um fragmento (440 ha) de floresta Atlântica montana no estado do Espírito Santo (Sudeste do Brasil), foi avaliado o padrão de frugivoria, e as proporções de remoção, predação e armazenamento de frutos, por *Sciurus aestuans*, em relação às espécies arbóreas *Licania kunthiana* e *Licania leptostachya*. Ambas as espécies são árvores de dossel e se enquadram na síndrome associada à dispersão por *Sciurus aestuans* (plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas). Ambas apresentam safra supra-anual. Os resultados demonstraram que, de uma forma geral, existem indicativos de que, entre espécies com a mesma síndrome, aquelas que apresentam frutos maiores, com sementes mais protegidas e com menor perecibilidade são mais beneficiadas com o padrão de frugivoria de *S. aestuans*. Os resultados evidenciam que *S. aestuans* atua de forma significativa no recrutamento e na distribuição espacial de ambas as espécies, deslocando seus diásporos além da distância limite proporcionada pela sombra de sementes (queda natural dos frutos) das mesmas. Entretanto, esta seletividade por parte do agente dispersor, bem como as vantagens associadas, não se apresentam numa magnitude que resulte em diferenças entre os padrões de recrutamento ou estruturas populacionais dessas espécies.

ABSTRACT. This study investigated the frugivory pattern of *Sciurus aestuans*, considering removal, predation and caching of the fruits of tree species (*Licania kunthiana* and *L. leptostachya*) in a 440 ha forest fragment of montane Atlantic forest at Espírito Santo state, Southeastern Brazil. Both *Licania* species are canopy trees whose fruits fit to the seed dispersal syndrome by *S. aestuans* (plant species with high productivity and with large fruits with few seeds covered by rigid endocarp and that are not utilized by other arboreal seed predators). *L. kunthiana* and *L. leptostachya* showed a supra-annual fruit production. Comparing the effects provided by *S. aestuans* frugivory, we suggest that *L. kunthiana*, whose fruits are larger and whose seeds are more protected and less propense to perish than the other, are more benefited by the interaction with the squirrel. The results indicated that *S. aestuans* influence significantly in the recruitment and spatial distribution of both tree species, dispersing their diaspores at distances beyond that provided by the primary dispersal associated to their seed shadows. However, the selectivity exhibited by the dispersal agent as well as the associated adaptive advantages to the plant species have not produced significant differences in the recruitment pattern or population structure between the *Licania* species.

KEYWORDS: Atlantic forest, *Licania kunthiana*, *Licania leptostachya*, *Sciurus aestuans*, seed dispersal.

INTRODUÇÃO

A dispersão é tratada como o deslocamento de diásporos em relação à planta-mãe ou a sua proximidade, e este deslocamento é determinante para a estrutura demográfica e para a manutenção local de populações vegetais (Bawa 1995, Harper 1977). Em florestas neotropicais, o deslocamento de diásporos efetivado por animais é muito representativo; de 50 a 90% das árvores de dossel apresentam frutos adaptados à dispersão animal e, aproximadamente, 100% dos arbustos e árvores do sub-bosque produzem frutos carnosos, adaptados à frugivoria (Howe & Smallwood 1982). Em um fragmento florestal de Mata Atlântica no estado de São Paulo, foi verificada uma proporção de 88% de espécies com dispersão mediada por animais (Morellato *et al.* 2000). Estes agentes dispersores podem deslocar os diásporos de plantas para um sítio de colonização distante da planta-mãe e de sua sombra de sementes, proporcionando um escape à alta predação de sementes pré e pós-dispersão e à alta mortalidade de plântulas, conseqüências do efeito da densidade e da distância em relação à planta-mãe, de acordo com o modelo de Janzen-Connell (Connell 1971, Janzen 1970).

O modelo apresentado por Janzen (1970) e Connell (1971) propõe que a concentração de diásporos e plântulas próximos aos indivíduos adultos também promoveria concentrações proporcionais de predadores e patógenos específicos, sendo a predação inversamente e o recrutamento diretamente relacionados à distância aos adultos coespecíficos. Esta relação entre a distância e a sobrevivência seria, segundo o modelo, uma das causas da manutenção das características demográficas das populações de plantas (baixa densidade de adultos coespecíficos).

A dispersão mediada por animais pode trazer outras vantagens para populações de plantas; tais vantagens estariam diretamente relacionadas ao padrão de frugivoria e manipulação dos frutos por animais. A ação de frugívoros pode liberar as sementes dos frutos, remover predadores invertebrados da superfície das sementes e promover a quebra de dormência das mesmas com a passagem através do trato digestivo, facilitando, assim, o processo de sobrevivência e germinação (Asquith *et al.* 1999, Rick & Bowman 1961, Smythe 1989). Além disso, a dispersão mediada por animais estaria associada ao alcance de sítios de colonização propícios ao estabelecimento de algumas espécies (Hoch & Adler 1997, Howe 1984).

Dentre os diferentes mecanismos de dispersão, na sinzoocoria os diásporos podem ser estocados (por roedores, por exemplo) ou carregadas temporariamente por curtas distâncias (por primatas, por exemplo) (Van der Pijl 1982, Van Roosmalen 1985). O forrageamento do tipo *scatterhoarding*, por exemplo, envolve o transporte da semente, o espalhamento (*scattering*), o enterramento e as mudanças micro e macroambientais relacionadas às sementes. As características envolvidas neste tipo de forrageamento trazem uma vantagem em potencial para as plantas. A preferência alimentar, a atividade de armazenamento, bem como o manejo deste recurso (reenterramento), e a distância de enterramento (espalhamento = *scattering*) dependem do valor da semente, o qual, por sua vez, reflete o seu conteúdo energético/nutritivo e a sua vida útil em armazenamento (Forget *et al.* 2002, Jansen & Forget 2001, Jansen *et al.* 2002).

Estudos realizados com *Sciurus carolinensis* (América do Norte) concluíram que esta espécie consegue detectar o tempo de dormência e a presença de ovos ou larvas de insetos nos frutos em que manipula. Esta habilidade é utilizada para selecionar frutos menos perecíveis, com maior tempo de dormência e não infestados por insetos para realizar o armazenamento (Hadjchikh *et al.* 1996, Smallwood *et al.* 2001, Steele *et al.* 1996, Steele *et al.* 2001). Segundo estes autores, espécies com menor tempo de germinação e frutos com presença de insetos apresentam uma menor proporção de enterramento e sofrem maior predação. Poucos trabalhos foram realizados com enfoque no padrão de forrageamento de esquilos neotropicais e a sua relação com padrões reprodutivos de plantas. Todos os trabalhos realizados até o momento focalizaram a atividade de armazenamento e a distância de deslocamento em relação à planta-mãe (Alvarenga 2003, Bonacorso *et al.* 1980, Bordignon & Monteiro-Filho 2000, Conde & Ribeiro em prep., Glanz *et al.* 1982, Heaney & Thorington 1978, Paschoal & Galetti 1995, Pimentel & Tabarelli 2004, Silva & Tabarelli 2001); ou seja, apenas uma parte desta interação.

Existe, portanto, uma seleção, exercida pelo predador de sementes, de características morfológicas e fisiológicas presentes em espécies de plantas, as quais dimensionam a atividade de forrageamento de animais *scatterhoarders*. A sazonalidade na oferta de recursos também influencia o comportamento de forrageamento destes animais. Forget *et al.* (2002) identificaram um período ótimo para a atividade de armazenamento destas espécies, bem como sua relação com a diversidade de espécies em frutificação. Segundo os autores, nos períodos de alta diversidade ou de aumento de diversidade, o armazenamento é menor que a predação e, durante os períodos

de declínio ou início de queda do número de espécies em frutificação, o armazenamento é maior do que a predação.

De acordo com os resultados obtidos por Ribeiro (2004), existe uma preferência, em relação ao recurso alimentar, por parte do roedor *scatterhoarder* *S. aestuans*, especialmente no que se refere à taxa de enterramento. As espécies de plantas cujos diásporos apresentaram as maiores taxas de enterramento são caracterizadas por uma alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas, podendo apresentar safra anual ou não. Esta preferência pode ser um indício de coevolução no sistema planta–dispersor que tem com agente de dispersão o esquilo. É importante salientar que espécies com grandes sementes são associadas à famílias que representam a maior parte da riqueza de árvores na floresta Atlântica, sendo elas *Arecaceae*, *Leguminosae*, *Sapotaceae*, *Lecythidaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Lauraceae* e *Myrtaceae* (Mori *et al.* 1983, Tabarelli 1997).

A proposta deste estudo é investigar a preferência de *S. aestuans* em relação a duas espécies de *Chrysobalanaceae* com oferta diferenciada de recurso (no que se refere ao tamanho, à dureza e à biomassa dos frutos), em condições naturais. Mais detalhadamente, este estudo pretende, enfocando espécies com características associadas ao padrão de preferência de *S. aestuans* no que se refere à remoção e ao armazenamento de diásporos, analisar as questões: (1) O tempo de permanência aumenta em espécies arbóreas com maior oferta de recurso? (2) As taxas de remoção das sementes aumentam em espécies arbóreas com maior oferta de recurso? (3) O tempo de remoção destinado a frutos maiores e menos perecíveis (maior tempo de germinação) é maior, quando comparada à de frutos menores e mais perecíveis? (4) A atividade dos esquilos afeta características demográficas das populações vegetais, como a distribuição espacial de plântulas e adultos?

MATERIAL

Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL), um fragmento de floresta Atlântica montana localizado na região centro–serrana do estado do Espírito Santo. O fragmento se encontra no município de Santa Teresa (19°56'12'' S, 40°35'28'' W), o qual está

inserido no domínio geomorfológico do Escudo Cristalino Brasileiro e faz parte do complexo da Serra da Mantiqueira (Xavier-da-Silva & Carvalho-Filho 1992) (Figura 1). O município apresenta relevo montanhoso e fortemente ondulado. Os solos predominantes são classificados como latossolo vermelho amarelo distrófico (Tabacow 1992). A floresta pode ser classificada como floresta ombrófila densa montana, uma das formações que compõem a Floresta Atlântica Brasileira (Veloso *et al.* 1991). A EBSL está localizada entre as coordenadas 19°57'10'' a 19°59'00'' S e 40°31'30'' a 40°32'25'' W, com altitude variando entre 550 e 950 m (Mendes & Padovan 2000). A estação biológica compreende um fragmento de floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.* 1991) com área de 440 ha. Esta floresta apresenta dossel não contínuo, variando de 10 a 20 m de altura, com estrato emergente podendo atingir mais de 30 m e sub-bosque contínuo com altura variando entre 5 e 9 m. As famílias melhor representadas, em relação ao número de espécies, são: Myrtaceae (86 espécies), Lauraceae (50 espécies), Sapotaceae (31 espécies) e Rubiaceae (21 espécies) (Thomaz & Monteiro 1997).

(Figura 1)

Em estudo de zoneamento ambiental, Tabacow (1992) classificou as diferentes formações geomorfológicas para este município, e a EBSL encontra-se no tipo “Borda Montanhosa do Planalto” que tem como característica a presença de encostas íngremes sub-retilíneas, pequenas várzeas intermontanas e afloramentos rochosos. Thomaz & Monteiro (1997) analisaram os solos nas áreas de várzeas intermontanas e encostas íngremes na EBSL e encontraram, para as primeiras, um solo tipo Cambissolo Álico Hidromórfico e, para as segundas, solo do tipo Latossolo Vermelho Álico Hidromórfico.

A classificação climática para a EBSL é, segundo Köpen, tipo subtropical úmido, sem estiagem (Cfa), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3° e 18°C. A precipitação média anual está em torno de 1.868 mm, sendo os períodos entre novembro e janeiro e entre maio e agosto relacionados às estações mais e menos chuvosas, respectivamente (Mendes & Padovan 2000).

De acordo com a classificação de Forget *et al.* (2002), a EBSL apresenta a estação de alta frutificação (maior riqueza de frutos, HFS) nos meses de novembro e dezembro; a estação de declínio nos meses de janeiro e fevereiro (DFS); e a estação de baixa frutificação (aumento na

diversidade de frutificação, LFS), nos meses de setembro e outubro (Mileipe & Ribeiro, em prep.). Segundo Forget *et al.* (2002) roedores *scatterhoarders* apresentam uma maior taxa de armazenamento de sementes na estação de declínio (DFS) de frutificação, onde as taxas de armazenamento são maiores do que as taxas de predação.

Sciurus aestuans

Sciurus aestuans L. (Rodentia, Sciuridae) é um mamífero diurno escansorial. São animais primariamente frugívoros/granívoros, mas que utilizam também na sua dieta fungos, além de outras partes vegetais como casca de árvores e flores (Bordignon & Monteiro-Filho 1999). Sua distribuição geográfica é citada para a América do Sul, se restringindo às regiões do norte da Amazônia até o oeste do Rio Negro, Venezuela, Guiana Francesa, Guiana e, possivelmente, Bolívia. Sua distribuição mais ao sul é referida para a província de Misiones na Argentina. No Brasil, esta espécie é encontrada a partir do sul da Amazônia ao oeste, até o Rio Madeira, e na floresta Atlântica, de Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Emmons & Feer 1997, Eisenberg & Redford 1999).

Comunidade de frugívoros

No que se refere à avifauna, as famílias com maior número de espécies registradas foram os passeriformes Tyrannidae (44), Emberezidae (36) e Furnariidae (18). Das espécies amostradas, 35,48% se alimentam de frutos e, dentre as aves frugívoras, os Psittacidae estão representados por 7 espécies, os Cotingidae também representados por 7 espécies, os Rhamphastidae por 4 e os Cracidae por apenas 1 espécie (Simon 2000). Em relação aos mamíferos não-voadores, foram registradas cinco espécies de frugívoros terrestres que se alimentam de grandes sementes (*Tapirus terrestris*, *Mazama americana*, *Pecari tajacu*, *Agouti paca* e *Dasyprocta leporina*). Entretanto, estas espécies são raras na área de estudo, o que provavelmente se deve ao tamanho do fragmento (área pequena para atividades de forrageamento das espécies) e à atividade de caça (Passamani *et al.* 2000). Segundo Chiarello (2000), *D. leporina* é extremamente rara no município de Santa Teresa. A EBSL conta também com a presença de cinco espécies de primatas, sendo duas espécies de Callitrichidae (*Callithrix geoffroyi*, *Callithrix flaviceps*) e três de Cebidae (*Allouatta fusca*, *Callicebus personatus* e *Cebus apella*) (Passamani *et al.* 2000).

Espécies arbóreas

As espécies pertencentes à família Chrysobalanaceae são árvores ou arbustos, com folhas simples, flores andróginas, ordenadas em cimeiras ou panículas terminais. Seus frutos são drupóides, secos ou carnosos, de tamanho variado, com parte interna densamente pilosa nos gêneros *Parinari*, *Licania* e *Hirtella*; endocarpo variando de fino a espesso, fibroso ou ósseo. Suas sementes são únicas, sem endosperma, com embrião carnoso e cotilédones plano-convexos; a semente é usualmente protegida por endocarpo rígido e apresenta odor amargo e cor rosada ou avermelhada quando cortada. A família apresenta distribuição Pantropical, sobretudo americana, tendo como centro de diversidade a Amazônia. A dispersão de seus frutos é efetuada por roedores *scatterhoarders*, macacos e morcegos (Barroso 1991, Barroso *et al.* 1999, Gentry 1996, Van Roosmalen 1985).

Licania Aubl. é o maior gênero neotropical dentre as Chrysobalanaceae. São árvores ou arbustos, em sua maioria árvores de dossel. Seus frutos são caracterizados como drupas secas ou carnosas com tamanho variado, podendo ser densamente tomentosas, pulverulentas ou glabras, lisas ou verrucosas; pericarpo às vezes em uma camada, porém, mais frequentemente, dividido em mesocarpo carnoso e endocarpo rígido, lenhoso e ósseo. O endocarpo não apresenta nenhum mecanismo de escape para a semente, a qual é única, grande e ereta, preenchendo completamente o lóculo. Este gênero apresenta dispersão por roedores *scatterhoarders* e, em algumas espécies, por macacos e morcegos (Gentry 1996, Van Roosmalen 1985).

Licania kunthiana Hook: árvore com altura média de 17 m ($\pm 1,87$ m; N = 10) e perímetro de 72 cm ($\pm 5,77$ cm; N = 10). Apresentam inflorescências do tipo panícula axilares e terminais, raque e ráquila ligeiramente pubescentes. Drupa oblongo-elíptica com 5 cm ($\pm 0,7$ cm; N = 100) x 3,5 cm ($\pm 0,5$ cm; N = 100); epicarpo verde imaturo, amarelo-amarronzado, pulverulento e glabro quando maduro; mesocarpo carnoso; endocarpo de 0,7 cm ($\pm 0,11$ cm; N = 100), lenhoso (Ribeiro obs. pess.).

Licania leptostachya Benth: árvore com altura média de 12,8 m ($\pm 3,77$ m; N = 10) e perímetro de 46,3 cm ($\pm 14,57$ cm; N = 10). Apresenta estípulas axilares marrom-tomentoso e infrutescência glabra. Drupa oblonga, com 2 cm ($\pm 0,2$ cm; N = 100) x 1,5 cm ($\pm 0,1$ cm;

N = 100), possuindo alargamento em direção ao ápice, sendo este lobado. Epicarpo é verde a verde-amarronzado e, quando maduro, creme claro, tomentoso; mesocarpo carnosos; endocarpo de 0,3 cm ($\pm 0,1$ cm; N = 100), resistente (Ribeiro obs. pess.).

A média de altura de ambas as espécies de *Licania* se encontra acima da média e abaixo da altura máxima da comunidade, quando comparadas aos dados apresentados por Thomaz & Monteiro (1997), o que caracteriza estas espécies como pertencentes ao dossel.

MÉTODOS

Estrutura e organização da comunidade arbórea

A caracterização das populações das espécies arbóreas estudadas foi realizada em 50 parcelas contíguas de 20 x 20 m, totalizando uma área amostral de 2 ha. No interior da área foi escolhido, através de sorteio, um ponto amostral para a elaboração de um perfil de vegetação. O perfil consistiu de uma área de 30 m de comprimento por 10 m de largura, onde foram amostrados todos os indivíduos com perímetro do caule à altura do peito superior a 20 cm. Para cada indivíduo, foi mensurado a altura e perímetro do caule (conf. Braun-Blanquet 1979).

Fenologia de frutificação e produção de frutos

A caracterização, o acompanhamento e a análise da distribuição espacial dos indivíduos das espécies de *Licania* foram realizados na EBSL, a partir da amostragem em 50 parcelas contíguas de 20 x 20 m, totalizando uma área amostral de 2 ha. Além dessa área amostral, durante um período de três anos e oito meses (abril/2000–novembro/2003), foram realizados censos quinzenais, para avaliar as épocas de frutificação das espécies estudadas, nas trilhas da EBSL (seis trilhas totalizando cerca de 5 km de extensão). Depois de detectada a frutificação, cada indivíduo era acompanhado semanalmente (conf. Fournier & Charpantier 1975). Em relação à fenologia de frutificação, os indivíduos foram classificados em três categorias: (1) frutos novos (final da floração); (2) frutos imaturos; e (3) frutos maduros. Foram acompanhados, no mínimo, cinco indivíduos por espécie ano⁻¹.

Os dados de produção de frutos foram coletados ao longo do período de novembro/2000 a fevereiro/2002 e são relativos a todos os indivíduos em frutificação das duas espécies presentes nas trilhas percorridas. A produção de frutos foi estimada por contagem direta e a biomassa foi calculada através da pesagem de 100 frutos (em balança de precisão), os quais foram coletados a partir de cinco indivíduos diferentes (20 frutos por indivíduo), e extrapolada para a produção total dos indivíduos de cada espécie.

Dados relativos à produção de frutos de espécies com grandes sementes em 2 ha de mata na EBSL foram coletados ao longo do período de novembro/2000 a março/2003 (Ribeiro 2004). Estes dados foram calculados a partir da abundância de frutos produzidos, a qual foi classificada de acordo com Fournier (1974), cuja categorização consiste de uma escala com pesos de 0 a 4, variando da total ausência até a máxima produção. O valor da produção mensal dos frutos, para cada espécie, foi obtida através da soma dos valores de abundância de cada indivíduo em frutificação, considerando-se o perímetro do caule à altura do peito, como segue

$$\text{Prod. mensal} = P \times \sum n A_i$$

onde P; = perímetro médio dos indivíduos de cada espécie; n = número de indivíduos; A_i = classe de abundância de frutos (0–4).

A produção de frutos obtida através da soma dos valores de abundância de cada indivíduo em frutificação, considerando-se o perímetro do caule à altura do peito, foi transformada em proporções mensais e totais (ao longo de 28 meses), para formar um retrato comparativo entre a produção de diferentes anos

Distribuição espacial

Para avaliar os efeitos dos frugívoros nas populações das espécies vegetais estudadas, foram estimadas suas distribuições espaciais através do Índice de Dispersão de Morisita Padronizado (I_p) (Krebs 1989). Os valores estimados por este índice variam entre -1,0 e +1,0, apresentando confiabilidade de 95% e limites de confiança de +0,5 e -0,5. Valores menores, iguais e maiores que zero indicam, respectivamente, uma distribuição uniforme, aleatória e agregada. Este índice foi calculado através do censo de indivíduos adultos em 2 ha, subdivididos

em 50 parcelas de 20 x 20 m cada uma. A partir do censo de indivíduos adultos nos hectares amostrados para análise da distribuição espacial, foi estimada a distância média entre os mesmos.

Padrão de manipulação dos frutos

O reconhecimento do padrão de manipulação foi realizado com base no monitoramento de cinco indivíduos focais (para cada espécie de planta), através de binóculo (Zenit 8–24x50). A distância do observador variou de acordo com as condições de campo (entre 15 e 20 m), com as observações sendo realizadas em poleiros semelhantes aos utilizados em caça artesanal e com o registro das atividades dos roedores sendo feito com auxílio de gravador e caderneta de campo.

O monitoramento foi realizado semanalmente, entre 0430 e 1700 h, durante o período de frutificação das duas espécies (*L. kunthiana*, de novembro/2000 a fevereiro/2001 e *L. leptostachya*, de outubro/2001 a janeiro/2002). No total, foram realizadas 125 h de observação, por espécie. A partir deste monitoramento, foram estimados o padrão de manipulação por *S. aestuans*, seu tempo de permanência nas árvores de *Licania* e o tempo gasto em diferentes formas de manipulação: (1) inspeção; (2) despolpa; (3) remoção; e (4) predação, a partir de uma adaptação da metodologia usada em Silva & Tabarelli (2001) e Pimentel & Tabarelli (2004).

O monitoramento seguiu os padrões semelhantes ao método de animal focal (Altmann 1974) com registro contínuo (Lehner 1979). Os registros, de um determinado dia, iniciaram a partir da visualização do primeiro animal; caso este saísse do campo de visão do observador, era substituído por um outro indivíduo. E, no caso de visitas simultâneas, foi anotada apenas a presença dos indivíduos e de suas respectivas espécies.

Dispersão/predação de diásporos

As taxas de remoção e predação primárias (referentes a atividade do esquilo) foram estimadas através dos dados obtidos no monitoramento dos indivíduos focais das espécies de *Licania*, como descrito acima. Para investigar a remoção secundária (referentes a atividade do esquilo), foi feito o acompanhamento, em condições naturais, a partir da sombra de sementes originada da queda natural dos frutos, das espécies de *Licania*. Para cada fruto proveniente da sombra de sementes, foi colocada uma referência individual (palito de bambu), e cada fruto foi localizado por um sistema de coordenadas, baseado no ângulo e na distância em relação à planta-mãe. Foram acompanhados sete indivíduos de *L. kunthiana* e cinco de *L. leptostachya*, até

totalizar a remoção ou predação de 150 unidades de fruto para cada indivíduo observado. Para caracterizar a sombra de sementes (queda natural dos frutos) das espécies estudadas, foram marcadas as distâncias, em relação à fonte dos propágulos, de 150 frutos (primeiros) da sombra de sementes de cinco indivíduos para ambas as espécies de *Licania*.

A identificação dos agentes de predação foi realizada através da análise das marcas deixadas no endocarpo. Foram identificados apenas dois padrões de marcas de predação: por esquilo (*sensu* Bordignon *et al.* 1996, Maia *et al.* 1987, obs. pess.) e por pequenos roedores de solo (obs. pess). Para identificação dos agentes de remoção noturnos (já que os diurnos foram monitorados conforme descrito no padrão de manipulação), foram colocadas armadilhas (N = 6) na área de cobertura da sombra de sementes (queda natural dos frutos), as quais variaram de tamanho (três armadilhas para pequenos vertebrados de 15 x 15 x 30 cm e três para animais de tamanho médio, de 15 x 20 x 37 cm). As iscas usadas foram abacate (*Persea americana*, Lauraceae), banana (complexo relacionado à *Musa paradisiaca*, Musaceae) e côco da praia (*Cocos nucifera*, Arecaceae).

Para avaliar as remoções primária e secundária, nas observações acima e nos experimentos posteriores, os frutos foram classificados nas seguintes categorias: (1) removidos, se não encontrados no local ou nas proximidades; (2) brocados, se houve alguma evidência (endocarpo com uma ou mais perfurações) de terem sido atacados por insetos; (3) predados, se houve alguma evidência (endocarpo quebrado no local, sem a amêndoa) de terem sido atacados por roedores; (4) intactos, se não sofreram nenhum ataque aparente e (5) germinados, se emitida a plântula (conforme Silva & Tabarelli 2001).

Germinação

Com o objetivo de avaliar os efeitos do enterramento sobre as taxas de germinação e o tempo de germinação dos endocarpos (percebibilidade), foram realizados ensaios em casa de vegetação e acompanhamento do destino dos frutos em condições naturais, enterrados ou deixados sob a planta-mãe. A análise de germinação em casa de vegetação foi feita em três tratamentos: (1) frutos enterrados, (2) frutos deixados na superfície do solo, sem cobertura de serrapilheira e (3) frutos na superfície, cobertos por serrapilheira. Em cada tratamento, foram utilizados 50 frutos distribuídos em 16 copos descartáveis, perfurados no fundo, sendo um com dois frutos e o restante com três. Os copos continham solo das áreas amostradas como substrato,

sendo mantidos umedecidos com água potável e à temperatura ambiente sob sombreamento constante. O solo, a serrapilheira e os frutos foram coletados diretamente na Reserva Biológica Augusto Ruschi e na Estação Biológica da Caixa D'água, ambas em Santa Teresa. O acompanhamento foi realizado durante um período de 12 meses (dezembro/2000–dezembro/2001 para *L. kunthiana*, e novembro/2001–novembro/2002 para *L. leptostachya*).

Após o término da frutificação das duas espécies, foi feita uma varredura em um raio de 30 m em torno da planta-mãe (10 indivíduos de cada espécie), à procura de frutos enterrados ou sobre o solo. Os frutos encontrados foram classificados em: germinados, brocados, desaparecidos, predados e intactos, como descrito anteriormente. E, a partir dos frutos intactos, foi feito o acompanhamento de germinação e recrutamento em condições naturais.

Análise estatística

As diferenças entre as produções de frutos e o tempo de permanência de *S. aestuans*, para as duas espécies de *Licania*, foram avaliados através de Qui-quadrado. E as comparações entre as médias de remoção e predação (primária e secundárias), estimadas a partir dos 10 dias de observação, para cada uma das espécies, foram estimadas a partir do teste t após a verificação da distribuição normal dos dados. Utilizando este mesmo teste, foram comparadas as médias (estimadas a partir dos 10 dias de observação) de remoção primária total, predação e remoção secundária, entre as espécies. O tempo de permanência de *S. aestuans* nas duas espécies de *Licania* foram comparados entre si, em relação às categorias de manipulação (inspeção, despolpa, remoção e predação) através de *One-Way Anova*, seguida de teste de Fisher. E, para avaliar a relação entre o número total de frutos no solo e o número de frutos predados na dispersão secundária, foi realizada uma análise de regressão (Sokal & Rohlf 1995). Os testes citados acima foram executados pelos programas Statistica 5.0 (StatSoft 1995) e Systat 5.0.

RESULTADOS

Estrutura e organização da comunidade arbórea

No perfil de vegetação foram amostrados 101 indivíduos (300 m²), com altura média de 12 metros (± 4 m), a mínima, 2,5 m e a máxima de 21 m, sendo a altura de 9 m a mais freqüente.

O perímetro médio foi de 49 cm (\pm 32 cm), o mínimo de 20 cm e o máximo de 204 cm, sendo a medida mais freqüente a de 22 cm. (anexo 1)

Fenologia de frutificação e produção de frutos

Durante o censo de maio/2000, foram observados frutos, em estágio inicial, de *L. kunthiana* e, em julho, estes frutos foram caracterizados como imaturos. A maturação dos frutos teve início em novembro do mesmo ano, a partir do que os frutos maduros começaram a cair. A frutificação para esta espécie foi finalizada apenas em fevereiro/2001. A frutificação não se repetiu nos anos seguintes (2001–2003). *L. leptostachya* apresentou frutos em estágio inicial em junho/2001, frutos imaturos em julho e agosto, e frutos maduros na primeira quinzena de outubro. A queda de frutos maduros durou até janeiro/2002. Não foi observada frutificação para a espécie em 2000, nem em 2002 e 2003.

A produção para as duas espécies foi muito alta. Em média, os indivíduos de *L. kunthiana* produziram 1.812,5 frutos, equivalente em biomassa a 33,1 kg, enquanto os de *L. leptostachya* produziram, em média, 4.210 frutos, ou 16,76 kg de biomassa. Comparativamente, a oferta de recurso foi maior em *L. kunthiana* ($\chi^2 = 4,30$; g.l. = 1; $P < 0,05$).

As duas espécies apresentaram semelhanças no que se refere à fenologia de frutificação e à produção: um longo tempo de maturação dos frutos (seis meses para *L. kunthiana* e quatro para *L. leptostachya*), frutificação não-anual, presença de frutos maduros no início das chuvas e frutificação massiva. Outra semelhança registrada foi uma alta taxa de abortamento. Estes frutos possuíam tamanho e aspecto semelhantes a um fruto maduro, porém caíam ao solo antes do período de maturação da espécie. Foram recolhidos, no solo, entre 100 e 500 frutos abortados de ambas as espécies, na sombra das plantas-mãe.

Em 250 frutos abortados, coletados de *L. leptostachya* (cinco indivíduos), foi detectada a presença de insetos brocadores em 32% deste total. Para *L. kunthiana*, foi apenas observada a presença de insetos predadores de sementes nos frutos abortados, mas esta presença não foi quantificada.

Dados relativos à produção de frutos de espécies com grandes sementes em 2 ha de mata na EBSL foram transformados em proporções mensais e totais (ao longo de 28 meses), para formar um retrato comparativo entre a produção de diferentes anos (Figura 2). As espécies de *Licania* apresentaram padrão de frutificação supra-anual e comparando-se os anos em que *L.*

kunthiana (novembro/2000–fevereiro/2001) e *L. leptostachya* (outubro/2001–janeiro/2002) frutificaram com o período restante, existe uma significativa diferença na produção total de frutos, por mês. As produções do meses de novembro de 2000 ($\chi^2 = 194,73$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2001 ($\chi^2 = 309,72$; g.l. = 1; $P < 0,001$), foram superiores a de 2002 (ano de não frutificação das espécies de *Licania*). Nos meses de dezembro de 2001 ($\chi^2 = 909,49$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2002 ($\chi^2 = 1.048,49$; g.l. = 1; $P < 0,001$), a produção também foi maior que em 2003. O mesmo se confirmou para os meses de janeiro de 2001 ($\chi^2 = 773,69$; g.l. = 1; $P < 0,001$) e 2002 ($\chi^2 = 390,43$; g.l. = 1; $P < 0,001$), em relação a 2003, e para outubro de 2001 ($\chi^2 = 68,56$; g.l. = 1; $P < 0,001$) (frutificação de *L. leptostachya*) em relação a outubro de 2002 (Figura 2).

(Figura 2)

Distribuição espacial

O Índice de Dispersão de Morisita Padronizado, elaborado a partir dos indivíduos adultos encontrados nos 2 ha delimitados, indica, para as duas espécies de *Licania*, uma distribuição aleatória (*L. kunthiana*: $I_p = -0,09$ e *L. leptostachya*: $I_p = 0,4$). No total, foram encontrados quatro indivíduos adultos de *L. kunthiana* e 11 de *L. leptostachya* (Figura 3).

A distância média entre indivíduos adultos de *L. kunthiana* foi de 17,78 m ($\pm 5,05$ m), a distância mínima de 12,10 m e a máxima de 21,33 m. A distância média para *L. leptostachya* foi de 17,40 m ($\pm 9,96$ m), a distância mínima de 8,67 m e a máxima de 33,33 m. Também foram plotados, nos hectares demarcados, os frutos encontrados no solo da mata (Figura 3), e a maior distância encontrada entre os frutos de *L. kunthiana* e o indivíduo adulto mais próximo foi de 30,15 m e a menor, de 6,67 m. As distâncias médias entre os adultos coespecíficos compreendem uma classe de distância superior ao limite da sombra de sementes (queda natural dos frutos), para as duas espécies, as quais estão relacionados à distribuição dos diásporos efetivada por *S. aestuans*.

(Figura 3)

Padrão de manipulação dos frutos

Após 250 h de observação em 10 indivíduos de *Licania* em frutificação, foi registrada, quase que exclusivamente, a presença de *Sciurus aestuans*. Como exceção, em apenas um indivíduo de *L. kunthiana* foi registrada a presença de *Orizomis sp.* (N = 2) carregando frutos da sombra de sementes (queda natural dos frutos) para debaixo da serrapilheira.

A permanência de *S. aestuans* em *L. leptostachya* (14,10%) foi menor do que em *L. kunthiana* (23,40%), em relação ao total de horas de observação (250 h), sendo esta diferença estatisticamente significativa ($\chi^2 = 349,63$; g.l. = 1; $P < 0,001$). No restante do tempo (64,49%), não foi registrada a presença do esquilo. Das 125 h de observação em *L. kunthiana*, em 62,47% do tempo foi registrada a presença de *S. aestuans*, e em relação a um tempo de observação semelhante em *L. leptostachya*, a presença desta espécie representou 23,44% do período de observação.

De um total de 3.512 minutos de permanência de *S. aestuans* nas árvores de *L. kunthiana*, 19,82% foram gastos com atividade de inspeção, 10,56% com despolpa dos frutos, 46,58% com atividade de remoção (267 frutos) e 23,04% com a predação de 35 frutos (Tabela 1). Em relação ao tempo de permanência de *S. aestuans* em *L. kunthiana*, existe uma predominância significativa da atividade de remoção ($F = 13,6$; g.l. = 3; $p < 0,001$).

O padrão de frugivoria para os frutos de *L. kunthiana* pode ser assim descrito: os esquilos chegavam, preferencialmente, entre as 0600 e 0700 h, e iniciavam um comportamento padrão para cada fruto coletado: (1) inspeção da árvore – a inspeção inicial era a mais detalhada, com o esquilo percorrendo todos ou quase todos os galhos com frutos, a partir do que a inspeção se restringia a apenas alguns galhos; (2) escolha e despolpa – uma vez escolhido o fruto, o esquilo se deslocava para uma copa de árvore vizinha, onde realizava a despolpa em apenas dois ou três poleiros (específicos para esta atividade) por indivíduo em frutificação; e (3) destino do diásporo – após a despolpa, ou o esquilo se deslocava para um poleiro de alimentação (predação), um pouco mais distante do poleiro de despolpa, ou desaparecia na mata (remoção). O tempo entre a despolpa e o retorno à árvore de *Licania* variou entre 1 e 6 min. Foram encontrados frutos predados de *L. kunthiana* a 33 m de distância de um indivíduo adulto mais próximo.

(Tabela 1)

Para *L. leptostachya*, somente foi possível a visualização da remoção de frutos, pois o padrão de manipulação foi diferenciado em relação àquele descrito para *L. kunthiana*. Ou seja, não foi possível distinguir, dentre os frutos coletados, quais seriam transportados e quais seriam predados. Durante os 2.110 minutos de permanência de *S. aestuans*, 29,56% foram utilizados na atividade de inspeção, 11,47% para despolpa e 58,97% na atividade de remoção (Tabela 1).

O padrão de frugivoria em *L. leptostachya* pode ser descrito como a seguir: os esquilos iniciavam suas atividades entre 0600 e 0800 h e passavam, em média, três horas e meia nos indivíduos de *L. leptostachya*, sendo observado o seguinte padrão de atividades: (1) inspeção da árvore – assim como em *L. kunthiana*, a inspeção inicial era a mais detalhada e as inspeções seguintes mais objetivas; (2) escolha e despolpa – após a coleta do fruto, a despolpa era feita na própria árvore; (3) destino dos diásporos – após a despolpa, o esquilo desaparecia na mata carregando o fruto (remoção), não sendo possível localizar poleiros de alimentação. O tempo entre a despolpa e o retorno à árvore de *Licania* variava entre 0,6 e 11 min.

A manipulação dos frutos, no solo, foi observada apenas duas vezes em *L. kunthiana* e nenhuma em *L. leptostachya*, sendo ambas as observações no início da frutificação. Após a inspeção dos frutos na copa, o esquilo desceu pelo tronco da planta-mãe e inspecionou os frutos no solo da mata; um deles foi predado no mesmo local (tronco de liana a 0,5 m de altura) e o segundo foi removido. Após a queda de cerca de 90% dos frutos, foram realizadas 10 h de observação consecutivas (0600–1600 h) em um indivíduo de cada uma das espécies de *Licania*. Foi presenciada a remoção, por *S. aestuans*, de 18 frutos em *L. kunthiana* e 7 em *L. leptostachya*.

No final dos quatro meses de frutificação, quando os indivíduos das duas espécies não apresentavam mais frutos na copa, foram realizadas vistorias de frutos no solo, sob cada planta-mãe, na qual foram encontrados apenas frutos predados.

Dispersão/predação de diásporos

Licania kunthiana

Durante 10 dias de observações relativas à dispersão primária (retirada dos frutos da copa da árvore), foram removidos ou predados 302 frutos de *L. kunthiana*, o equivalente a uma taxa de 3,32% do total de frutos produzidos. Deste total, 79,8% foram removidos e 20,2% foram predados (Figura 4a) Houve um predomínio de frutos removidos em relação aos frutos manipulados diretamente na copa desta espécie ($t = 4,6$; g.l. = 18; $P < 0,0001$).

Em relação ao destino dos frutos no solo, resultantes da sombra de sementes (queda natural dos frutos) dos sete indivíduos, foi feito o acompanhamento de 59,72% dos frutos (1.521 frutos). Destes, 63,31% (963 frutos) foram removidos e 36,69% (558 frutos) foram predados. Não há uma diferença estatisticamente significativa entre as taxas de predação e remoção ($t = -0,86$; g.l. = 14; $P = 0,41$). Porém, existe uma dependência negativa entre predação e o número total de frutos no solo, quando são comparados diferentes indivíduos (Figura 4b); ou seja, quanto maior o número de frutos encontrados no solo, menor foi a predação ($b = -0,82$; $P < 0,001$).

(Figura 4)

Dos frutos predados, em apenas 2,8% foram verificados vestígios de predação (marcas de abertura no endocarpo) efetuados por pequenos roedores, com todo o restante sendo associado à predação por esquilos. A partir das armadilhas de solo colocadas na área da sombra de sementes (queda natural dos frutos), foram capturadas duas espécies de marsupiais, *Didelphis aurita* (em três dos sete indivíduos de *L. kunthiana*) e *Caluromys philander*.

No que se refere à caracterização da sombra de sementes (queda natural dos frutos) de *Licania kunthiana*, cerca de 85% dos frutos foram encontrados até 6 m de distância em relação à planta-mãe. Para todos os indivíduos observados, a sombra de sementes não se estendeu além dos 11 m em relação à fonte de propágulos (Figura 5).

(Figura 5)

Um experimento realizado com oferta simulada de frutos de *L. kunthiana* para *S. aestuans*, em um fragmento urbano de Santa Teresa (ES) (Ribeiro 2004), forneceu dados sobre as distâncias dos locais de armazenamento de frutos em relação à fonte de propágulos. Se compararmos estes dados com a sombra de sementes (queda natural dos frutos) desta espécie, pode-se verificar que *S. aestuans* desloca cerca de 35% dos frutos removidos para fora da área de espalhamento inicial em relação à planta-mãe e a até 15 m além desta dispersão inicial (Figura 6). Ou seja, a sombra de sementes derivada das atividades deste roedor é mais ampla do que a sombra de sementes derivada da queda natural dos frutos.

(Figura 6)

Licania leptostachya

Durante os 10 dias de observação para avaliação do destino inicial dos diásporos, 382 frutos foram manipulados por *S. aestuans*, o que equivale a cerca de 2,61% da produção total de frutos. Como já descrito, diferentemente de *L. kunthiana*, só foi possível reconhecer para *L. leptostachya* a atividade de remoção relacionada à dispersão primária (retirada dos frutos da copa da árvore). Entretanto, se for considerado o total de frutos predados e removidos de *L. kunthiana* como remoção total, para efeito de comparação com a remoção observada em *L. leptostachya*, não existe uma diferença significativa entre as duas espécies no que se refere à remoção por *S. aestuans* ($t = -1,4$; g.l. = 18; $P = 0,18$) (Figura 7).

(Figura 7)

Foi acompanhado o destino de 727 frutos provenientes da sombra de sementes (queda natural dos frutos), dos quais 92,7% (674 frutos) foram predados, e 7,3% (53 frutos) removidos (Figura 8). Não foi possível distinguir os diferentes agentes de predação, pois em grande parte dos frutos predados o endocarpo não estava intacto (em pedaços), o que impediu o reconhecimento das marcas. Existe uma predominância estatisticamente significativa da atividade de predação para frutos no solo, em *L. leptostachya* ($t = 28,7$; g.l. = 8; $P < 0,001$).

(Figura 8)

A partir das armadilhas de solo colocadas na área da sombra de sementes (queda natural dos frutos), foram capturados apenas *Didelphis aurita* (N = 8 em dois indivíduos de *L. kunthiana*).

A diferença entre as taxas de predação verificadas para ambas as espécies de *Licania* não foi estatisticamente significativa, apesar da proximidade ao valor crítico ($t = -1,94$; g.l. = 11; $P = 0,08$). A comparação entre as taxas de remoção também não revelou uma diferença estatisticamente significativa ($t = 1,61$; g.l. = 11; $P = 0,14$).

A análise da sombra de sementes (queda natural dos frutos) de *L. leptostachya* demonstra que mais de 96% dos frutos se encontram até 6 m de distância em relação à planta-mãe e, para todos os indivíduos observados, a sombra de sementes não se estendeu além dos 8 m em relação à fonte dos propágulos (Figura 9).

(Figura 9)

Da mesma forma que para *L. kunthiana*, também foi realizado um experimento com oferta simulada de frutos de *L. leptostachya* para *S. aestuans* em um fragmento urbano de Santa Teresa (ver metodologia em Ribeiro 2004) e este forneceu dados sobre as distâncias dos locais de armazenamento de frutos em relação à fonte dos propágulos. Se estes dados forem comparados à sombra de sementes (queda natural dos frutos) desta espécie, pode-se verificar que *S. aestuans* desloca cerca de 31% dos frutos removidos para fora da área de espalhamento inicial em relação à planta-mãe e a até 17 m além desta dispersão inicial (Figura 10). Ou seja, a sombra de sementes derivada da atividades deste roedor é mais ampla do que a sombra de sementes resultante da queda natural dos frutos.

(Figura 10)

Germinação

No experimento em casa de vegetação, os endocarpos de *L. leptostachya* iniciaram a germinação após 11 dias do início do experimento, enquanto que nenhuma das sementes de *L. kunthiana* germinaram durante um acompanhamento de 12 meses. Não houve diferenças entre os tratamentos de germinação (acima do solo, enterrados, ou sob serrapilheira), em *L. leptostachya*.

Após o término da frutificação das duas espécies, foi feita uma varredura em um raio de 20 m em torno da planta-mãe (cinco indivíduos de cada espécie), à procura de frutos enterrados ou sobre o solo. Em nenhum dos indivíduos das duas espécies foram encontrados frutos intactos para efetivar um acompanhamento em condições naturais, como citado na metodologia. Nesta varredura, foram encontrados apenas frutos predados.

DISCUSSÃO

As duas espécies de *Licania* são árvores de dossel com síndrome associada à dispersão por *S. aestuans*, a qual envolve alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas, apresentando safra supra-anual. A diferença entre as espécies de *Licania* reside no tamanho do fruto, na sua dureza e na sua biomassa. *L. kunthiana* possui um fruto maior (*L. kunthiana* = 5 cm; *L. leptostachya* = 2 cm), mais resistente (endocarpo lenhoso de *L. kunthiana* = 0,7 cm e de *L. leptostachya* = 0,3 cm) e, em relação à produção média dos indivíduos observados, uma maior biomassa (*L. kunthiana* = 33 Kg; *L. leptostachya* = 16,76 Kg).

Nas 250 h de observação, foi verificada a preferência de *S. aestuans* pela coleta de frutos na copa das árvores (dispersão primária). E, também, foi constatado que *S. aestuans* apresentou um maior tempo de permanência em *L. kunthiana*, quando comparado ao tempo de permanência em *L. leptostachya*. O padrão de manipulação observado em *L. kunthiana* apresentou estratégias mais elaboradas para utilização de seus frutos, como o uso de poleiros de despolpa e de alimentação.

Apesar das diferenças na oferta de recurso, as taxas de remoção total, para dispersão primária, e as de predação e de remoção, na dispersão secundária, não apresentaram diferenças significativas entre as espécies. Porém, diferentemente de *L. kunthiana*, *L. leptostachya* apresentou uma taxa de predação muito superior à remoção na dispersão secundária. Infelizmente, não foi possível obter um padrão de predação para dispersão primária; porém, segundo os dados obtidos por Ribeiro (2004), as taxas de predação de *L. leptostachya* se mostraram superiores quando comparadas às de *L. kunthiana*, a qual obteve, como consequência, uma proporção maior de frutos armazenados.

Roedores *scatterhoarders* são seletivos quanto ao armazenamento, com frutos maiores e com sementes menos perecíveis (maior tempo de vida quando enterradas) sendo mais freqüentemente armazenados, sofrendo realocação a partir do local primário de enterramento e alcançando distâncias maiores em relação à fonte de propágulo (Jansen *et al.* 2002, Vander Wall 2002). Esta pode ser a justificativa para os dados encontrados para as espécies de *Licania*, em função da compatibilidade, a este conjunto de considerações, do observado durante as observações e experimentos deste trabalho.

Foi realizado um experimento de germinação com os frutos despolidos de *L. kunthiana*, no qual, mesmo após 12 meses, nenhum endocarpo havia germinado. A espécie *Licania alba* apresentou um período superior a 10 meses para germinação, em experimentos feitos, mais ainda não publicados, por Siepel & Jansen (Jansen & Forget 2001), e estes autores constataram uma preferência de enterramento, por roedores, direcionada a esta espécie, quando comparada a outras com a mesma síndrome de dispersão, porém com tempo de estocagem menor (tempo menor de germinação) (Jansen & Forget 2001).

A maior permanência de *S. aestuans*, associado a um padrão de manipulação dos frutos mais elaborado, com maiores proporções de frutos removidos que predados, em *L. kunthiana*, podem indicar uma preferência de *S. aestuans*, o que proporciona um maior benefício em termos de dispersão a esta espécie arbórea.

Outro dado relevante foi a diferença encontrada nas taxas de predação secundária entre indivíduos da mesma espécie, onde indivíduos com maior produção (número de frutos) tiveram taxas de predação significativamente menores que os indivíduos com menor produtividade. Este dado corrobora a hipótese de escape à predação e indica uma forma de pressão seletiva contra os indivíduos da população com menor capacidade produtiva; ou seja, indivíduos mais produtivos teriam uma maior chance de ter seus frutos removidos e enterrados em relação aos demais indivíduos da população.

Portanto, conclui-se que os dados corroboram totalmente apenas a hipótese de que o tempo de permanência do agente dispersor é maior na espécie com a maior oferta de recurso. Ainda, de uma forma geral, existem uma série de indicativos de que, entre espécies com a mesma síndrome de dispersão, aquela que apresenta frutos maiores, com sementes mais protegidas e com menor perecibilidade, neste caso *L. kunthiana*, é mais beneficiada com o padrão de frugivoria de *S. aestuans*. Entretanto, esta seletividade por parte do agente dispersor, bem como as vantagens associadas, não se apresentam numa magnitude que resulte em diferenças entre o padrão de recrutamento ou a estrutura das populações de *L. kunthiana* e de *L. leptostachya*. Ou seja, os resultados evidenciam que *S. aestuans* atua de forma significativa no recrutamento e na distribuição espacial de ambas as espécies, deslocando seus diásporos além da distância limite proporcionada pela sombra de sementes (queda natural dos frutos) das mesmas. Dados relacionados às proporções de enterramento entre espécies que possuem características relacionadas à dispersão efetiva por *S. aestuans* devem ser mais investigados para que se possa

evidenciar as diferenças relacionadas ao padrão de frugivoria de *S. aestuans* e melhor compreender suas conseqüências nas características populacionais de espécies destas plantas.

Na literatura especializada, existem algumas predições relacionadas a espécies de plantas com grandes sementes. Sementes maiores estariam associadas a grupos de espécies arbóreas persistentes (ou tolerantes ao sombreamento em estágios sucessionais mais avançados) e suas sementes apresentariam maior longevidade, maior período de dormência e maior concentração de compostos secundários (ou precursores) do que as sementes menores, típicas de espécies pioneiras. No que se refere as suas plântulas, sementes maiores crescem em condições de grande sombreamento, acumulam proporcionalmente mais tecido de reserva e podem ser mais resistentes à herbivoria (através da translocação de compostos secundários das sementes para as plântulas) (Foster 1986, Foster & Janson 1985). Espécies com sementes maiores apresentam, portanto, adaptações biológicas relacionadas à estrutura física e biológica de ambientes localizados em interior de mata madura ou com baixo nível de perturbação.

Assim sendo, poderia-se classificar *S. aestuans* como dispersor típico em florestas maduras. Porém, a sua aparente resistência à fragmentação e à caça o tornam a principal espécie citada como dispersor efetivo em fragmentos defaunados (Bordignon & Monteiro-Filho 2000, Pimentel & Tabarelli 2004, Silva & Tabarelli 2001).

Apesar das observações referentes à preferência alimentar e à dispersão indicarem um certo grau de especialização na atividade de frugivoria de *S. aestuans*, esta espécie apresenta características associadas à resistência à fragmentação, conforme citado por Cosson *et al.* (1999), tais como uma pequena área de vida (Bordignon & Monteiro-Filho 1999), um aumento de abundância em florestas perturbadas (Passamani, com. pess.) e uma ampla distribuição geográfica dentro da floresta Atlântica (Eisenberg & Redford 1999). De acordo com Wright (2003), as espécies preferencialmente caçadas incluem ungulados, grandes primatas e, particularmente em florestas tropicais, grandes roedores (> 1 kg); excluindo-se, portanto, o esquilo em floresta Atlântica. O que é confirmado pela constatação de Emmons & Feer (1997) de que *S. aestuans* não é uma espécie caçada pelas populações humanas com a finalidade de alimentação. Ainda, de acordo com Terborgh *et al.* (2001), *S. aestuans* ocupa uma das categorias tróficas dentre as três que se mostram persistentes em pequenos fragmentos: predadores de invertebrados, predadores de sementes (pequenos roedores) e herbívoros. Portanto, pode-se considerar o esquilo de floresta Atlântica como uma espécie tolerante à fragmentação.

Dados relacionados ao padrão da dieta e da dispersão de sementes, citados na literatura para *S. aestuans*, também corroboram esta categorização. Conde (2003), presenciou a predação e armazenamento de sementes de ameixa amarela (*Eriobotrya japonica*, Rosaceae), a qual se constitui numa espécie exótica, por *S. aestuans*. Paschoal & Galetti (1995) verificaram que o esquilo de floresta Atlântica atua na dispersão de duas espécies de liana (*Dicella bracteosa*, Malpigiaceae e *Dalechampia pentaphylla*, Euphorbiaceae). E Pimentel & Tabarelli (2004) notificaram que esta espécie de roedor é a principal dispersora de *Attalea oleifera*, a qual se constitui numa espécie de Arecaceae associada à clareiras e bordas. Todas estas espécies possuem grandes sementes e poderiam ser classificadas como apresentando as características reprodutivas associadas à dispersão por *S. aestuans* (sensu Ribeiro 2004). Considerando-se, então, a sua seletividade no que se refere à predação e à dispersão, bem como sua associação à espécies tipicamente pioneiras, de borda de mata ou até exóticas, pode-se inferir uma atuação importante em pequenos fragmentos. *S. aestuans*, como espécie resistente à fragmentação, atuaria nestes fragmentos como dispersor efetivo de espécies com grandes sementes, podendo efetivar trocas compensatórias em relação aos grandes roedores, menos resistentes à fragmentação e à caça.

LITERATURA CITADA

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227–265.
- ALVARENGA, C. A. 2003. *Estudo de uma população de Sciurus ingrami Thomas, 1901 (Rodentia, Sciuridae) na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Caraça, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Zoologia dos Vertebrados, Pontifícia Universidade Católica, Belo Horizonte, MG. 43 pp.
- ASQUITH, N. M., TERBORGH, J., ARNOLD, E. & RIVEROS, C. M. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymanaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15:229–235.
- BARROSO, G. M. 1991. *Sistemática de angiospermas do Brasil*. Vol. 2. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 377 pp.
- BARROSO, G. M., MORIN, M. P., PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 443 pp.
- BAWA, K. S. 1995. Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. *Tree* 10:311–312.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid, H.Blume Ediciones. 820pp.
- BONACCORSO, F. J., GLANZ, W. E. & SANDFORD, C. M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal, and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28:61–71.
- BORDIGNON, M., MARGARIDO, T. C. & LANGE, R. R. 1996. Formas de abertura dos frutos de *Syagrus romanzoffiana* (Chamisso) Glassman efetuadas por *Sciurus ingrami* Thomaz (Rodentia, Sciuridae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13:821–828.
- BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 1999. Seasonal food resource of the squirrel *Sciurus ingrami* in a secondary Araucaria Forest in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 34:137–140.
- BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. 2000. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). *Arquivos de Ciência Veterinária* 3:139–144.
- CHIARELLO, A. G. 2000. Influência da caça ilegal sobre mamíferos e aves das matas de tabuleiro do norte do estado do Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12: 229–247.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298–310 in Den Beler, P. J. & Gradwell, G. R. (eds.). *Dynamics Populations. Proceedings of Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Oosterbeek.

- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. 1999. *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. Vol. 3 Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University of Chicago Press, Chicago. 535 pp.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. *Neotropical rainforest mammals: A field guide* (2ª edição). University of Chicago Press, Chicago. 313 pp.
- FORGET, P.-M., HAMMOND, D. S., MILLERON, T. & THOMAS, R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. Pp. 241–256 in Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International.
- FOSTER, S. A. & JANSON, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical wood plants. *Ecology* 66:773–780.
- FOSTER, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52:260–299.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422–423.
- FOURNIER, L. A. & CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles. *Turrialba* 24:45–48.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, INPE & ISA. 1998. *Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990–1995*. Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais e Instituto Socioambiental, São Paulo.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J. M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P. & GENTRY, A. H. 1985. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Naturwiss* 7:303–314.
- GENTRY, A. H. 1996. *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. University of Chicago Press, Chicago. 895 pp.
- GLANZ, W. E., THORINGTON Jr., R. W., GIACALONE-MADDEN, J. & HEANEY, L. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. Pp. 38–65 in Leigh Jr., E. G., Windsor, D. & Rand, A. S. (eds.). *Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes on Barro Colorado Island*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- HADJ-CHIKH, L. Z., STEELE, M. A. & SMALLWOOD, P. D. 1996. Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypothesis. *Animal Behaviour* 52:941–948.
- HARPER, J. 1977. *The population biology of plants*. Academic Press, London. 284 pp.

- HEANEY, L. & THORINGTON Jr., R. W. 1978. Ecology of Neotropical red-tailed squirrels, *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 59:846–851.
- HOCH, G. A. & ADLER, G. H. 1997. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology* 13:51–58.
- HOWE, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30:261–281.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–208.
- JANSEN, P. A., BARTHOLOMEUS, M., BONGERS, F., ELZINGA, J. A., OUDEN, J. & VAN WIEREN, E. E. 2002. The role of seed size in dispersal by scatter-hoarding rodent. Pp. 209–225 in Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International.
- JANSEN, P. A. & FORGET, P.-M. 2001. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. Pp. 275–288 in Bongers, E. (ed.). *Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–526.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers, New York. 654 pp.
- LEHNER, P. N. 1979. *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York. 345 pp.
- MAIA, A.A., SERRAN, F. P., FERNANDES, H. Q. B., OOLIVEIRA, R. R., OLIVEIRA, R. F. & PENNA, T. M. P. 1987. Inferências faunísticas por vestígios vegetais III: Inter-relações do caxinguelê (*Sciurus aestuans ingrami*, Thomaz, 1901) com a palmeira baba de boi (*Syagrus romanzoffiana* (Chamisso) Glassman). *Atas da Sociedade Botânica do Brasil* 3:89–96.
- MENDES, S. L. & PADOVAN, M. P. 2000. A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 7:24–29.
- MORELLATO, P. C., ROMERA, E. C., TALORA, D. C., TAKAHASHI, A., BENCKE, C. C. & ZIPPARRO, V. B. 2000. Phenology of Atlantic rainforest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:185–198.
- MORI, S. A., BOOM, B. M., CARVALINO, A. M. & SANTOS, T. S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in a eastern Brazilian wet forest. *Biotropica* 15:68–70.
- PASCHOAL, M. & GALETTI, M. 1995. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 27:268–273.
- PASSAMANI, M., MENDES, S. L. & CHIARELLO, A. G. 2000. Non-volant mammals of the Estação Biológica de Santa Lúcia and adjacent areas of Santa Teresa, Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12:201–214.

- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36:74–84.
- RIBEIRO, L. F. 2004. Dispersão e predação de grandes sementes por *Sciurus aestuans* L. em fragmentos de floresta Atlântica montana no estado do Espírito Santo, Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE.
- RICK, C.M. & BOWMAN, R.I. 1961. Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution* 15:407–417.
- SILVA, M.G. & TABARELLI, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologia* 22:259–268.
- SIMON, J. E. 2000. Composição da avifauna da Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa – Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12:149–170.
- SMALWOOD, P. D., STEELE, M. A. & FAETH, S. H. 2001. The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak–dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination. *American Zoologist* 41:840–851.
- SMYTHE, N. 1989. Seed survival in palm *Astrocarium standleyanum*: evidence for dependence upon its seeds dispersers. *Biotropica* 21:50–56.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. G. 1995. *Biometry*. Freeman, New York. 685 pp.
- STATSOFT. 1995. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.
- STEELE, M. A., HADJ-CHIKH, L. Z. & HAZELTINE, J. 1996. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil–infested acorns. *Journal of Mammalogy* 77:305–314.
- STEELE, M. A., SMALLWOOD, P. D., SPUNAR, A. & NELSEN, E. 2001. The proximate basis of the oak dispersal syndrome: detection of seed dormancy by rodents. *American Zoologist* 41:852–864.
- TABACOW, J. 1992. *Proposta de zoneamento ambiental para o município de Santa Teresa*. Monografia de Especialização, UFES, Vitória. 58 pp.
- TABARELLI, M. 1997. *A regeneração da floresta Atlântica montana*. 1997. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo (USP), São Paulo. 120 pp.
- TERBORGH, J; LOPEZ, L.; NUÑEZ, P V., RAO, M.; SHAHABUDDIN, G.; ORIHUELA, G.; RIVEROS, M.; ASCANIO, R.; ADLER, G. H.; LAMBERT, T. D.; & BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments 194:1923–1926.
- THOMAZ, L. D. & MONTEIRO, R. 1997. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa – ES. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 7:3–48.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer–Verlag, Berlin. 445 pp.

- VAN ROOSMALEN, G. M. 1985. *Fruits of the Guianan Flora*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Netherlands. 483 pp.
- VANDER WALL, S. B. 2002. Secondary dispersal of Jeffrey Pine seeds by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, caching and variable environment. Pp. 193–208 in Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 124 pp.
- WRIGHT, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 73–86.
- XAVIER-DA-SILVA, J. & CARVALHO-FILHO, L. M. 1992. *Esboço da sinopse da evolução geológico-geomorfológica do município de Santa Teresa-ES*. Relatório Técnico. Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Rio de Janeiro. 82 pp.

Tabela 1. Proporções de tempo gastas nas atividades de manipulação dos frutos de *L. kunthiana* (N = 3.512 min) e de *L. leptostachya* (N = 2.110 min) por *S. aestuans*, na copa das árvores, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Espécies	Inspeção (%)	Despolpa (%)	Remoção (%)	Predação (%)
<i>L. kunthiana</i>	19,82	10,56	46,58	23,04
<i>L. leptostachya</i>	29,56	11,47	58,97	–

Figura 1. Localização e contextualização da fragmentação do município de Santa Teresa, ES. As manchas escuras no mapa representam os fragmentos de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo e no município de Santa Teresa. Mapa baseado em: Remanescentes Florestais de Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA 1998) e Remanescentes Florestais de Santa Teresa (Tabacow 1992). O ponto em vermelho indica a localização da sede do município e a seta em azul, a Estação Biológica de Santa Lúcia.

Figura 2. Representação da produção de frutos ao longo de 28 meses na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa (ES). Em cada coluna, é mostrada a proporção de cada espécie em relação à produção total de todas as espécies em frutificação do respectivo mês (% mensal). A linha se refere à contribuição da produção de cada mês para o período total (% total).

Figura 3. Distribuição espacial dos indivíduos adultos das espécies *L. kunthiana* e *L. leptostachya*, em 2 ha de floresta ombrófila densa montana, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 4. Taxas de predação e remoção primária e secundária dos frutos de sete indivíduos de *L. kunthiana*: (a) taxas de predação e remoção primária, realizadas por *S. aestuans*, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES) (N = 302); (b) taxas de predação e remoção secundária em relação à produção individual de frutos, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 5. Proporções dos frutos de *L. kunthiana* encontrados em cada classe de distância em relação às árvores parentais (N = 750). Dados coletados na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 6. Comparação entre as classes de distância, em relação à fonte de propágulos, da sombra de sementes (queda natural dos frutos) e do deslocamento proporcionado por *S. aestuans*, para os diásporos da espécie arbórea *Licania kunthiana*. Dados coletados na Estação Biológica de Santa Lúcia e no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES).

Figura 7. Remoção total de frutos de *L. kunthiana* e *L. leptostachya* realizada por *S. aestuans*, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 8. Taxas de predação e remoção secundária dos frutos de cinco indivíduos de *L. leptostachya*, em relação à produção individual de frutos, na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 9. Classes de distância em relação às árvores parentais dos frutos de *Licania leptostachya* (N = 730). Dados coletados na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

Figura 10. Comparação entre as classes de distância, em relação à fonte de propágulos, da sombra de sementes (queda natural dos frutos) e do deslocamento proporcionado por *S. aestuans*, para os diásporos da espécie arbórea *Licania leptostachya*. Dados coletados na Estação Biológica de Santa Lúcia e no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES).

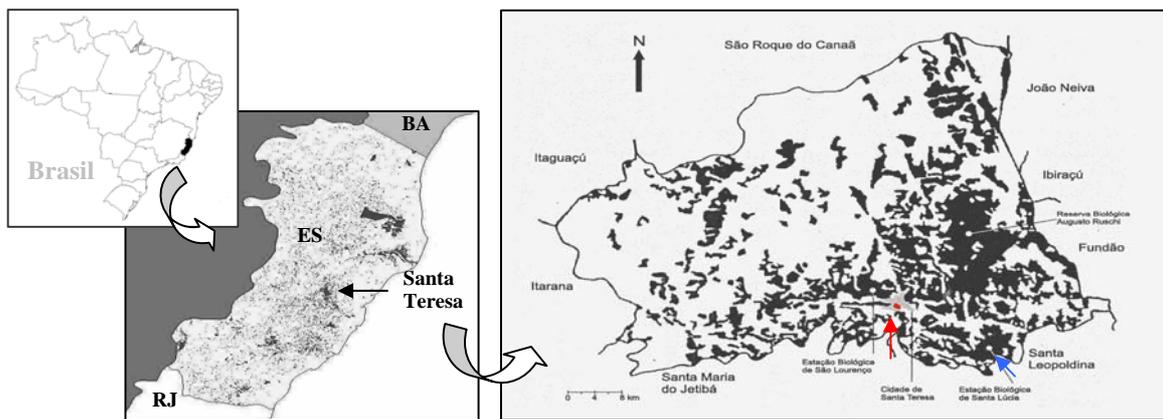


Figura 1

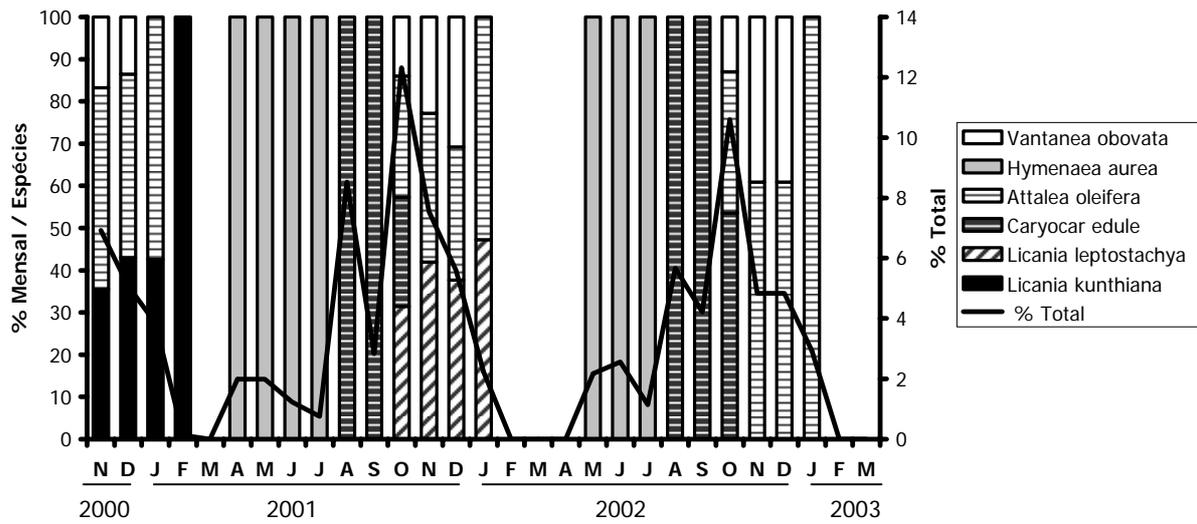


Figura 2

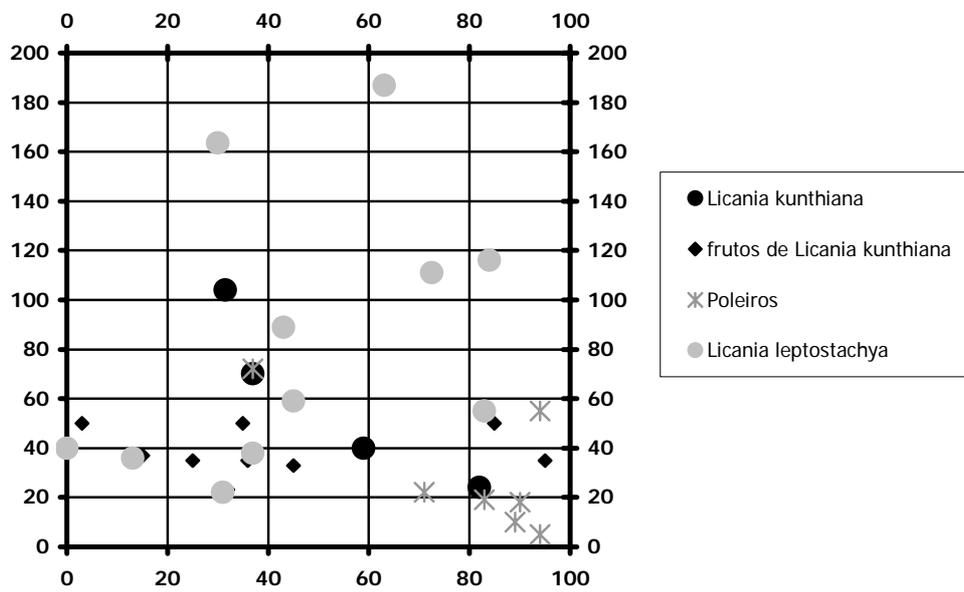


Figura 3

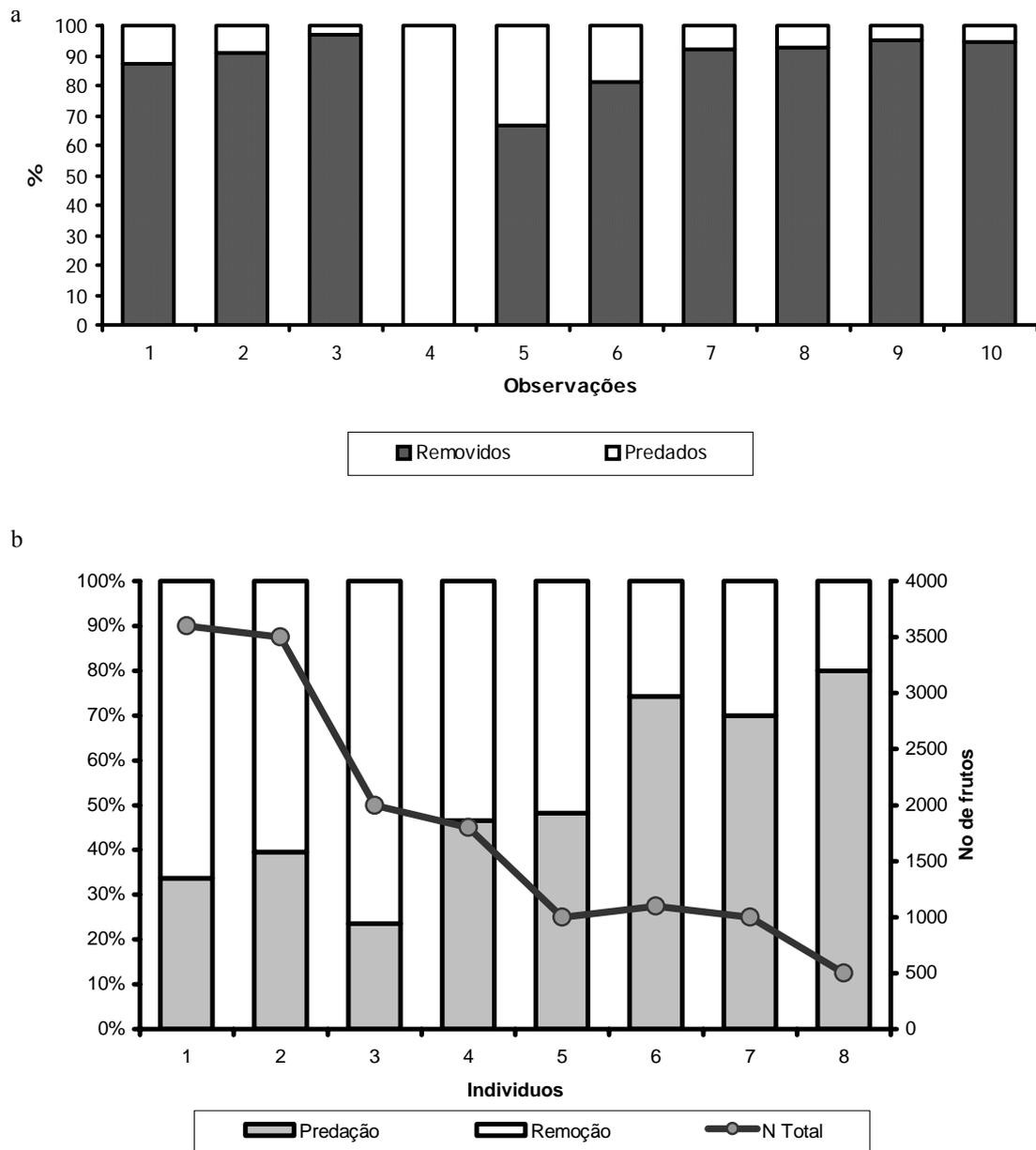


Figura 4

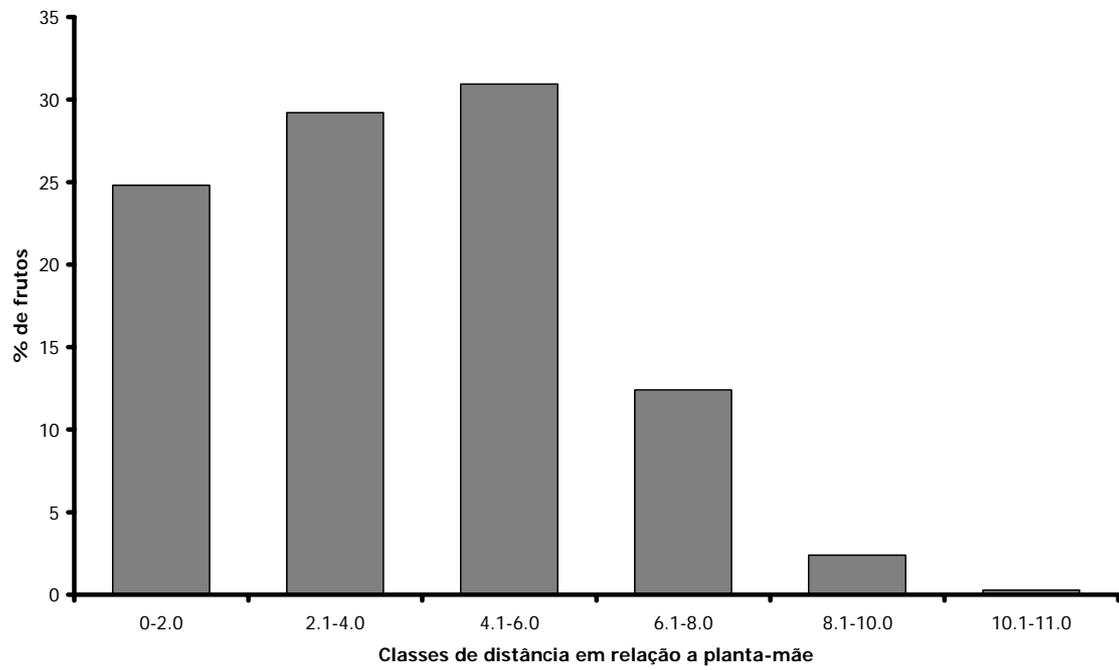


Figura 5

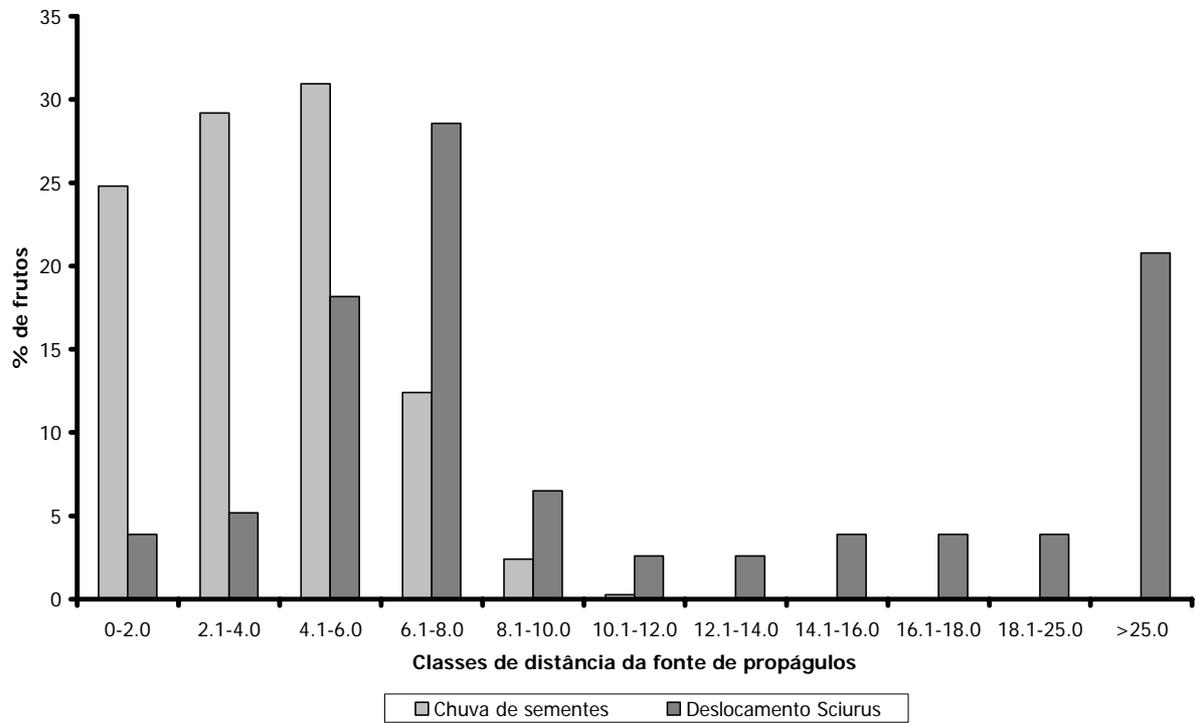


Figura 6

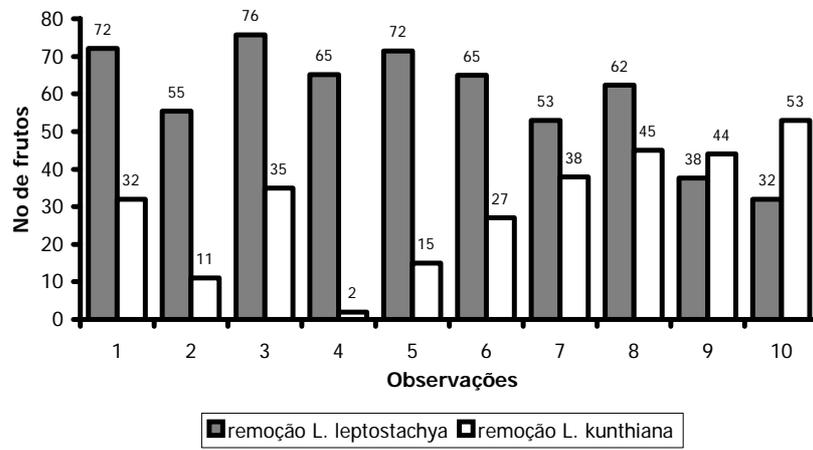


Figura 7

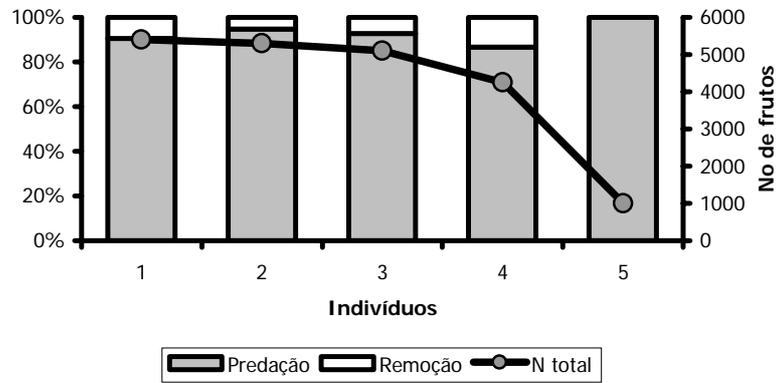


Figura 8

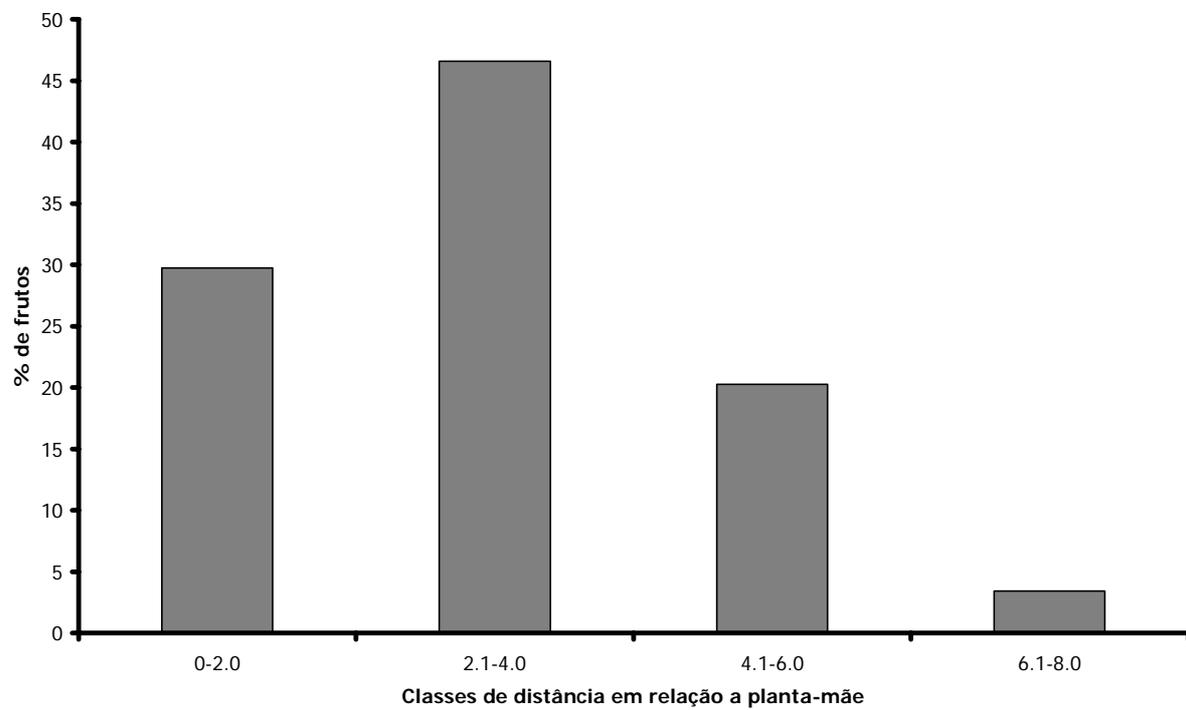


Figura 9

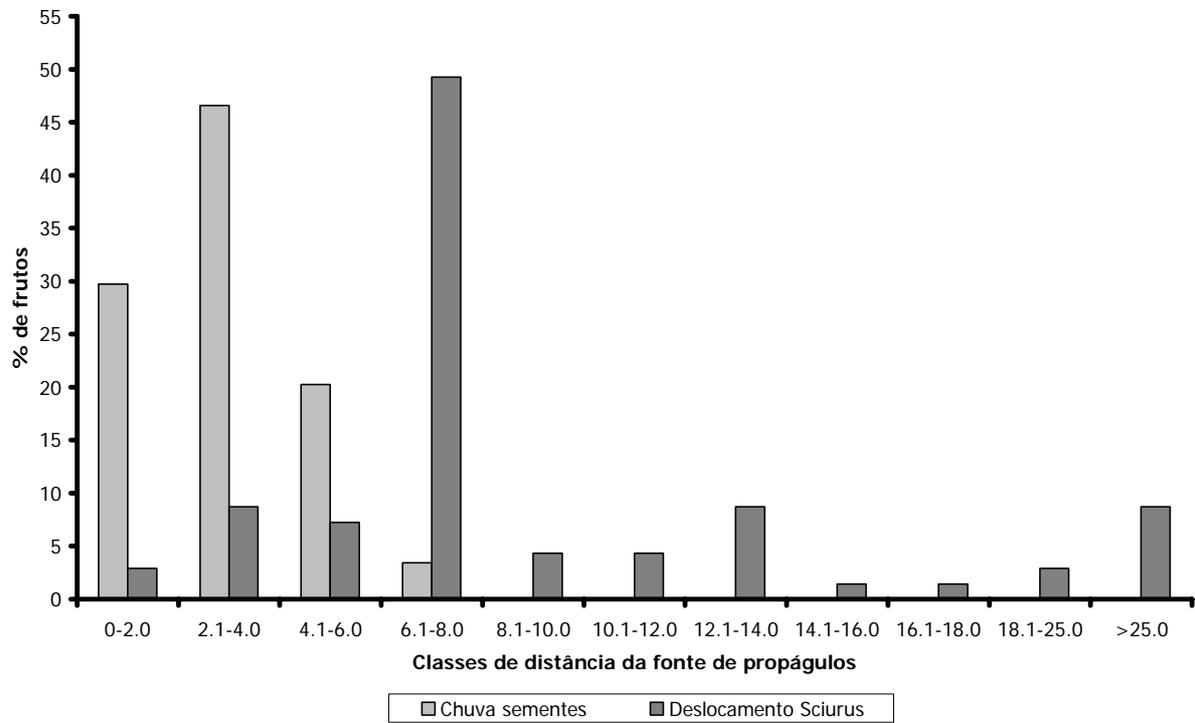


Figura 10

ANEXO 1: PERFIL DE VEGETAÇÃO – ESTAÇÃO BIOLÓGICA DE SANTA LÚCIA

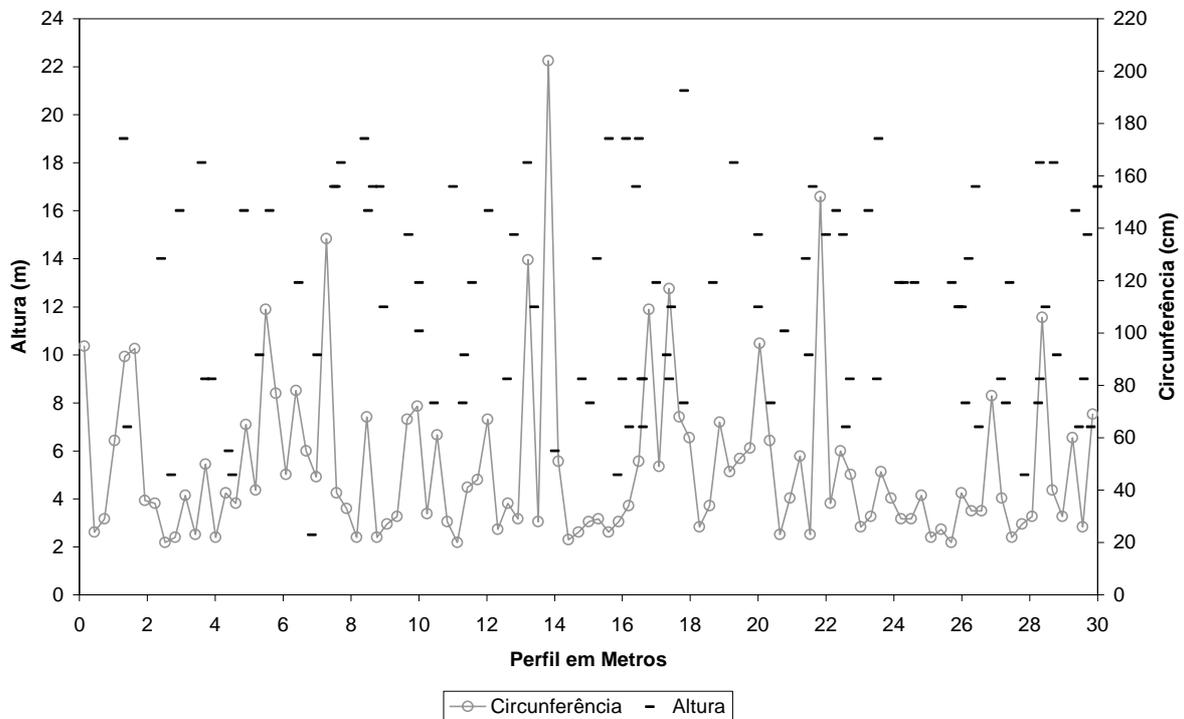


Figura 1. Perfil vegetal de um trecho de mata na Estação Biológica de Santa Lúcia (Santa Teresa, ES).

ANEXO 2: INSTRUÇÕES PARA AUTORES – JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY

Journal of Tropical Ecology

Potential contributors are advised that careful attention to the details below will greatly assist the Editor and thus speed the processing of their manuscripts. Poorly prepared manuscripts will be returned to authors.

Scope of the journal

Papers may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results or original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of text. *Short Communications* are acceptable: they should not exceed six printed pages in total length.

Submission

Manuscripts should be sent to the Editor: Dr Ian Turner, P.O. Box 20, Winchelsea, East Sussex TN36 4WA. The submission of a manuscript will be taken to imply that the material is original, and that no similar paper has been published or is currently submitted for publication elsewhere. The original typescript and three complete copies must be submitted. Original figures should not be sent until they are requested; instead, submit four photocopies with the copies of your text and tables. In your covering letter please indicate the number of pages of text, references and appendices and the number of tables, figures and plates. Papers are first inspected for suitability by the Editor or a Board member. Those suitable papers are then critically reviewed by usually two or three expert persons. On their advice the Editor provisionally accepts, or rejects, the paper. If acceptance is indicated the manuscript is usually returned to the author for revision. In some cases a resubmission is invited and on receipt of the new version the paper will be sent to a third referee. If the author does not return the revised or resubmitted version within six months the paper will be classified as rejected. Final acceptance is made when the manuscript has been satisfactorily revised.

Language

All papers should be written in English, and spelling should generally follow *The Concise Oxford Dictionary of Current English*. Abstracts in other languages will be printed if the author so desires together with an abstract in English. All abstracts must be provided by the author.

Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the *JTE* to acquaint themselves with the general layout of articles. Manuscripts should be neatly typewritten on one side only of the paper (preferably A4, i.e. 21 cm x 30 cm). Double spacing must be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

When a revised ms is being returned the author is requested to send a copy of the final version on computer disk (Apple Macintosh or IBM compatible PC) *together with* the hard copy typescript, giving details of the wordprocessing software used (e.g. Microsoft Word, Word or Word Perfect). However, the publisher reserves the right to typeset material by conventional means if an author's disk proves unsatisfactory.

A paper should be prepared using the following format:

Page 1. *Title page*. This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present postal address of the author to whom proofs should be sent.

Page 2. *Abstract*. This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, a concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3 *et seq.* The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site *or* Study Species might be necessary.

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and italicised. A *Short Communication* has a title and keywords but no abstract or section headings until Acknowledgements and item Literature Cited.

Acknowledgements should be brief. *Notes* should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

Scientific names. The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard reference is available which can be cited. Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used.

Underlining. The only underlining permitted is that of Latin names of genera and species; and subheadings.

Units of measurement. Measurements must be in metric units; if not, metric equivalents must also be given. The minus index (m⁻¹, mm⁻³) should be used except where the unit is an object, e.g. 'per tree', not 'tree⁻¹'). Use d⁻¹, mo⁻¹ and y⁻¹ for per day, per month and per year.

Abbreviations. In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997*. The 24-hour clock should be used, e.g. 1615 h.

Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system: e.g. Fleming (1982); (Goh & Sasekumar 1980); Montgomery *et al.* (1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should be arranged alphabetically and not chronologically. In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Russian, Thai).

FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325 in Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. 425 pp.

GOH, A. H. & SASEKUMAR, A. 1980. The community structure of the fringing coral reef, Cape Rachado. *Malayan Nature Journal* 34:25-27.

MONTGOMERY, G. G., BEST, R. C. & YAMAKOSHI, M. 1981. A radio-tracking study of the American manatee *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). *Biotropica* 13:81-85.

WHITMORE, T. C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East* (2nd edition). Oxford University Press, Oxford. 352 pp.

Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.'; but 'unpubl. data', 'in press'. Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

Tables and figures

Tables should be typed, together with their titles, on separate sheets. Column headings should be brief, with units of measurement in parenthesis. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table should be numbered consecutively with arabic numerals. The author should mark in the margin of the text where tables and figures are to be inserted; all tables and figures must be mentioned in the text.

Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Draw both diagrams and lettering in black ink on white drawing paper or tracing film, or on graph paper with *faint* blue ruling. Laser printer, or high quality ink-jet printer, output from computer graphics programs is preferable. Photographs should be provided as glossy black-and-white prints. If lettering or a scale is to be inserted on a print, this should be shown on a spare copy or an overlay, and an unmarked print should be provided for marking by the printer. Make sure that all figures are boldly drawn.

Figures need be no more than 50% larger than the final printed size (which is no more than 13 cm x 21 cm), great care being taken to make sure that all parts (e.g. lettering, scales, shading) will reduce satisfactorily. Especially ensure that histogram shading is simple and clear. Avoid solid black infills. Small illustrations should be grouped to occupy the least space consistent with good appearance. All unnecessary parts should be trimmed (e.g. borders of photographs). Allowing at least 3 cm margin on all sides, groups should be mounted on stout white paper using rubber cement. On the back of each figure the name of the author(s) and the figure number should appear. Send figures flat; do not fold or roll. All figures should be numbered consecutively with arabic numerals, using lower case letters for their subdivisions. Legends should be typed on a separate sheet. Where possible put keys to symbols and lines in Legends not on figures.

Proofs

When proofs are received they should be corrected carefully and returned to the Editor without delay, together with the final marked-up typescript. Authors should adhere to the colour codes (blue for authors new changes/errors, red only for typesetter's errors) and complete and sign the accompanying "notes to authors". Authors, when returning proofs, should indicate whether they want the originals of their figures returned to them; typescripts will not be returned. Errors remaining in these first proofs after the author has checked them are the authors responsibility. Any further editorial changes, apart from minor grammatical and syntactical improvements, will be communicated to the author before second proofs are prepared. Ensure that the editorial office knows of changes in your address.

Offprints

Twenty-five offprints of each paper will be provided free. Additional copies may be purchased from Cambridge University Press, and these should be ordered from the Press when the proofs are returned using the order form provided.

Copyright

Authors of articles published in the journal assign copyright to Cambridge University Press (with certain rights reserved) and you will receive a copyright assignment form for signature on acceptance of your paper. Authors receiving requests for permission to reproduce their work should contact Cambridge University Press for advice.

Business correspondence

Correspondence concerning offprints, copyright, back numbers, advertising and sales to libraries should be addressed to the publishers: Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, Cambridge CB2 2RU, UK *or* Cambridge University Press, 40 West 20th Street, New York, NY 10011-4211, USA.

**ARTIGO III: PREDACÃO E REMOÇÃO DE SEMENTES DE SETE ESPÉCIES DE PALMEIRAS POR
SCIURUS AESTUANS L. EM UM FRAGMENTO URBANO DE FLORESTA ATLÂNTICA MONTANA**

PERIÓDICO: *PLANT BIOLOGY*

**PREDACÃO E REMOÇÃO DE SEMENTES DE SETE ESPÉCIES DE PALMEIRAS
POR *SCIURUS AESTUANS* L. EM UM FRAGMENTO URBANO DE FLORESTA
ATLÂNTICA MONTANA**

Luci Ferreira Ribeiro¹, Antônio Rossano Mendes Pontes² e Marcelo Tabarelli³

1. Endereço para correspondência: Curso de Ciências Biológicas, Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29.650-000. Tel.: 55 27 3529-1322. E-mail: luz@esfa.edu.br

2. Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE. Brasil. 50670-901.

3. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE. Brasil. 50670-901.

Título resumido: Dispersão de Arecaceae em fragmento urbano

Palavras-Chave: Arecaceae, dispersão de sementes, floresta Atlântica montana, fragmento urbano, *Sciurus aestuans*.

RESUMO: Em um fragmento urbano (7 ha) de floresta ombrófila densa montana no estado do Espírito Santo (Sudeste do Brasil), foi avaliado o padrão de frugivoria, e as proporções de remoção, predação e armazenamento de frutos, por *Sciurus aestuans*, em relação a cinco espécies de palmeira (*Syagrus pseudococos*, *S. ruschiana*, *Bactris setosa*, *Polyandrococos caudescens* e *Euterpe edulis*). As espécies de Arecaceae se enquadram na síndrome associada à dispersão por *S. aestuans*, na qual as espécies de plantas apresentam alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas. Os resultados demonstraram que existem diferenças no padrão de frugivoria de *S. aestuans*, quando comparadas espécies com a mesma síndrome; aquelas que apresentam frutos maiores apresentaram uma maior taxa de remoção e de armazenamento de seus diásporos. E, devido à especificidade exibida por *S. aestuans* na atividade de dispersão de sementes, este roedor deverá atuar apenas em trocas compensatórias específicas em pequenos fragmentos defaunados. Portanto, a seletividade de *S. aestuans* poderia indicar que o seu papel como dispersor em pequenos fragmentos estaria restrito, em função da maior probabilidade de mortalidade associada às plantas preferencialmente dispersas por esta espécie, e sua atuação como predador de sementes deve ser quantificada para que os efeitos da sua atuação, em pequenos fragmentos, sejam melhor compreendidos.

ABSTRACT: This study investigated the frugivory pattern of *Sciurus aestuans*, considering removal, predation and caching of the fruits of palm species (*Syagrus pseudococos*, *S. ruschiana*, *Bactris setosa*, *Polyandrococos caudescens* and *Euterpe edulis*) in a 7 ha urban forest fragment of montane Atlantic forest at Espírito Santo state, Southeastern Brazil. The Arecaceae species fit to the seed dispersal syndrome by the squirrel (trees with a high productivity and whose fruits are large, with few seeds covered by rigid endocarps and that are not utilized by other arboreal seed predators). We found differences in the frugivory pattern showed by *S. aestuans*, when plant species with the same dispersal syndrome were compared. The diaspores of species with larger fruits were removed and cached by the squirrel at rates higher than the palms with small fruits. As a result of the high specificity showed by the squirrel's activities related to seed dispersal, this rodent should be important in compensatory shifts only in small, defaunated forest fragments. If so, *S. aestuans* should act as a seed predator to a great number of other species in this context, resulting in decreasing of the tree species diversity in small, defaunated forest fragments at short or medium term.

Keywords: Arecaceae, Atlantic forest, *Sciurus aestuans*, seed dispersal, urban fragment.

Introdução

A heterogeneidade microambiental é um fator determinante no que se refere às características ecológicas e à diversidade da comunidade de palmeiras, em florestas neotropicais. Fatores ambientais relacionados às condições de dossel, às interações interespecíficas e com coespecíficos, à liteira (serrapilheira), às condições edáficas, à topografia e à relação com dispersores e predadores de sementes e plântulas afetam, de muitas maneiras, a distribuição, em pequena escala, das espécies de palmeiras. Espécies simpátricas com forma de crescimento semelhante se diferenciam em relação aos requerimentos de luz e às preferências edáfico-topográficas e, possivelmente, no que se refere aos padrões de dispersão de sementes (Svenning, 2001a).

Alguns dos modelos de maior influência propostos para explicar a riqueza de plantas em florestas tropicais se referem ao nicho de regeneração, baseados na heterogeneidade ambiental em pequena escala (Grubb, 1977; Welden et al., 1991; Condit, 1995; Clark et al., 1998; Svenning, 2001b; Harms et al., 2004) e na dependência negativa da densidade (Janzen, 1970; Connell, 1971).

Algumas espécies de palmeiras podem ter seu recrutamento influenciado, também, pela dependência negativa da densidade, como efeito da predação de sementes e plântulas (Silva e Tabarelli, 2001; Wright e Duber, 2001; Beck e Terborgh, 2002; Pimentel e Tabarelli, 2004; Silvius e Fragoso, 2002). Porém, esta forma de recrutamento foi avaliada quase que exclusivamente para algumas palmeiras com grandes sementes, enquanto poucas pesquisas se dedicaram à investigação de recrutamento dependente da densidade em espécies de palmeiras com pequenas sementes (Svenning, 2001a).

A dispersão mediada por animais atua de forma crítica na caracterização da demografia e recrutamento de muitas ou na maior parte das espécies arbóreas tropicais (Howe, 1984). O deslocamento de diásporos efetivado por animais está, segundo alguns autores, diretamente relacionado ao escape da mortalidade influenciada pela densidade e pela distância em relação aos adultos coespecíficos, além de associado ao alcance de sítios de colonização propícios ao estabelecimento de algumas espécies (Howe, 1984). Este deslocamento resultaria no padrão de recrutamento considerado por Janzen como o mais freqüente em espécies arbóreas tropicais, promovendo uma demografia baseada em baixa densidade de indivíduos adultos e longas distâncias entre adultos coespecíficos (Janzen, 1970). Todo este sistema que envolve fatores bióticos, como predação por patógenos, herbivoria e dispersão, e fatores abióticos, como incidência de luz, resultaria nos padrões de recrutamento e demografia das espécies arbóreas, que ainda segundo Janzen (1970; 1971), seriam responsáveis pela alta diversidade nas florestas tropicais.

A grande maioria das palmeiras possui dispersão de sementes mediada por animais, sendo estes mamíferos e, na maioria das vezes, aves (Zona e Henderson, 1989). Suas sementes e frutos são um importante recurso alimentar para muitos invertebrados e vertebrados, e algumas espécies são consideradas como recursos-chave para frugívoros

(Peres, 1994; Terborgh, 1986). A dispersão por mamíferos é citada para espécies dos gêneros *Astrocaryum*, *Attalea*, *Bactris*, *Syagrus*, *Scheelea*, *Welfia*, *Iriartea*, *Jessenia*, *Mauritia*, *Chamaedorea* e *Euterpe* (Janzen, 1971; Vandermeer, 1979; Kiltie, 1981; Wright, 1983; Smythe, 1989; Forget, 1991; Terborgh et al., 1993; Paschoal e Galetti, 1995; Cintra e Horna, 1997; Hoch e Adler, 1997; Holl e Lulow, 1997; Adler e Kestell, 1998; Sánchez-Cordero e Martínez-Gallardo, 1998; Brewer e Rejmánek, 1999; Olmos et al., 1999; Rios-Aramayo e Loayza-Freire, 2000; Reis e Kageyama, 2000; Silva e Tabarelli, 2001; Charles-Dominique et al., 2003; Pimentel e Tabarelli, 2004).

Os mamíferos associados à dispersão de espécies de palmeiras se enquadram em duas categorias, (1) os de maior biomassa, onde estão incluídos os grandes roedores (*Agouti*, *Dasyprocta* e *Myoprocta*), primatas (*Cebus* e *Ateles*) e ungulados (*Tayassu* e *Tapirus*); e (2) os pequenos roedores *scatterhoarders* (*Proechimys* e *Sciurus*) (Paschoal e Galetti, 1995; Bordignon e Monteiro-Filho, 2000; Jansen e Forget, 2001; Silva e Tabarelli, 2001; Svenning, 2001a; Wright e Duber, 2001; Alvarenga, 2003; Fragoso et al., 2003; Silvius e Fragoso, 2003; Pimentel e Tabarelli, 2004).

A fragmentação e o efeito de caça afetam o sistema de interação planta–dispersor e aumentam o recrutamento de espécies vegetais, elevando a sobrevivência de indivíduos perto de adultos coespecíficos e tornando a demografia de algumas espécies arbóreas mais agregadas. Isto, por sua vez, favoreceria o aparecimento de espécies gregárias e dominantes o que, conseqüentemente, levaria a uma diminuição da diversidade (Wright, 2003). Estas afirmações são baseadas nos trabalhos de Wright et al. (2000) e Wright e Duber (2001), realizados a partir da análise populacional de duas espécies de palmeiras dos gêneros *Astrocaryum* e *Attalea*.

Um dos fatores responsáveis pelas alterações no sistema planta–dispersor é o fato de que alguns frugívoros respondem negativamente às alterações antrópicas. Grandes aves e mamíferos frugívoros (e granívoros) são mais sensíveis aos efeitos de fragmentação e caça (Chiarello, 1999; Silva e Tabarelli, 2000; Cordeiro e Howe, 2001; Peres e Van Roosmalen, 2002; Wright, 2003). Enquanto que espécies menores, mais generalistas e de crescimento reprodutivo maior, são as que podem ser caracterizadas como mais resistentes à fragmentação e à caça (Cosson et al., 1999; Wright, 2003).

A informação teórica até então acumulada demonstra um quadro claro sobre as possíveis características de uma comunidade de palmeiras em ambientes sob efeito da interferência antrópica: maior agregamento das populações (o que pode eliminar espécies com o mesmo nicho de regeneração) e diminuição na diversidade de vertebrados dispersores (podendo beneficiar apenas parte das espécies locais, no que se refere ao alcance de nichos específicos e fluxo metapopulacional).

Foi verificada uma preferência de armazenamento de frutos, por *S. aestuans*, em relação às espécies com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas (Ribeiro, 2004). E, dentro desta síndrome, foi observada uma maior permanência de *S. aestuans* e um padrão de manipulação dos frutos mais elaborado em espécies com maior produtividade e com frutos de maior tamanho e dureza. Além disso, houve a indicação de menores taxas de predação

e maiores taxas de armazenamento para espécies com frutos com estas características, embora tais informações não sejam conclusivas (Ribeiro, 2004).

Este artigo descreve a preferência de manipulação e de enterramento, efetuados por *Sciurus aestuans* L., dos diásporos de uma comunidade de palmeiras encontrada em um fragmento urbano de sete hectares de floresta ombrófila densa montana. Será analisada a possibilidade de que os frutos e sementes de uma comunidade de palmeiras (com diversificação, entre espécies, no tamanho da semente, na época de frutificação e na estratificação) são diferencialmente manipulados e predados por *S. aestuans*. Se tal hipótese for confirmada, *S. aestuans* se caracterizaria como um sujeito modelador da composição e da diversidade em pequenos fragmentos defaunados.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Este trabalho foi realizado em um fragmento urbano de floresta Atlântica montana na região centro-serrana do estado do Espírito Santo, pertencente à área do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML). O fragmento está localizado na sede do município de Santa Teresa (19°56'12'' S, 40°35'28'' W), o qual está inserido no domínio geomorfológico do Escudo Cristalino Brasileiro e faz parte do complexo da Serra da Mantiqueira (Xavier-da-Silva e Carvalho-Filho, 1992) (Fig. 1). O município apresenta relevo montanhoso e fortemente ondulado. Os solos predominantes são classificados como latossolo vermelho amarelo distrófico (Tabacow, 1992). A floresta pode ser classificada como floresta ombrófila densa montana, uma das formações que compõem a Floresta Atlântica Brasileira (Veloso et al., 1991). O clima para o município é, segundo Köpen, tipo subtropical úmido, sem estiagem (Cfa), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3° e 18°C (Fig. 2). A precipitação média anual está em torno de 1.868 mm, sendo os períodos entre novembro e janeiro e entre maio e agosto relacionados às estações mais e menos chuvosas, respectivamente (Mendes e Padovan, 2000).

O MBML possui aproximadamente 7,7 ha. Nesta área, podem ser delineados, a grosso modo, três setores de acordo com a topografia da área: o vale (Setor I) e a encosta, na qual podem ser distinguidas a vertente norte (Setor II) e a vertente sul (Setor III) (Chamas e Fernandes, 1995). Esses setores apresentam gradientes de altitude que variam de 670 a 750 m e o total de área florestada nessas vertentes é de 4,3 ha. Neste fragmento, *S. aestuans* é o único roedor *scatterhoarder* encontrado (Ribeiro, obs. pess.).

Estrutura e organização da comunidade arbórea

As áreas vegetadas são circundadas por residências e plantações de café e eucalipto, não possuindo conexões com outros remanescentes de mata encontrados na sede do município. As espécies arbóreas com grandes sementes se restringem a apenas sete espécies de palmeiras (*Syagrus pseudococos* (Raddi) Glassman, *S. ruschiana* (Raddi) Glassman, *S. romanzoffiana* (Chamisso) Glassman, *Bactris setosa* Mart., *Attalea oleifera* Barb. Rodr., *Euterpe edulis* Mart. e *Polyandrococos caudescens* (Mart.) Barb. Rodr., sendo que seis destas espécies, apesar de serem nativas (da floresta Atlântica do estado do Espírito Santo), estão presentes apenas por terem sido cultivadas na área de visitação (Setor I), e a sétima espécie é encontrada apenas no setor III e possui ocorrência espontânea (*A. oleifera*). As seis primeiras (ocorrentes no Setor I) foram aqui enfocadas. A Fig. 3 mostra a porção do MBML na qual as atividades pertinentes a este trabalho foram desenvolvidas.

Espécies de palmeiras

Henderson (2002) distingue em dois grupos distintos de palmeiras neotropicais no que se refere a padrões de predação e dispersão. O primeiro seria representado pelos gêneros pertencentes a tribo Cocoeae (*Syagrus*, *Polyandrococos*, *Bactris*), suas espécies apresentam grandes frutos, castanhos e ou opacos, emitem cheiros quando maduros, com mesocarpo e endosperma com maior concentração de gorduras e baixa porcentagem de carboidratos, com endocarpo espesso. O outro grupo seria representado pelas espécies do gênero *Euterpe* (Tribo Areceae), apresentando frutos pequenos, vermelhos ou purpura escuro, não apresentando cheiro na maturação, mesocarpo e endosperma com baixa proporção de gorduras e alta proporção de carboidratos, com endocarpo delgado e fibroso. Segundo Henderson o primeiro grupo atrairia a dispersão de mamíferos e o segundo grupo a dispersão por aves. As espécies amostradas no pátio do MBML compreendem estes dois grupos.

Cocoeae

Syagrus pseudococos (Raddi) Glassman – palmeira de tronco simples com altura média de 8 m ($\pm 2,45$ m; N=10) e perímetro de 46,7 cm ($\pm 11,68$ cm; N=10). Apresenta estípulas axilares marrom-tomentosas e infrutescência glabra. Frutos com 6,11 cm ($\pm 0,11$ cm; N=100) x 0,25 cm ($\pm 0,01$; N=100), possuindo alargamento em direção ao ápice, sendo este lobado. Mesocarpo seco e endocarpo de 0,8 cm ($\pm 0,08$ cm; N=100), lenhoso (Ribeiro obs. pess.). A frutificação desta espécie, no pátio do MBML, ocorreu de outubro a janeiro (Fig. 4).

Syagrus ruschiana (Raddi) Glassman – palmeira com caules múltiplos, de 2 a 8 m de altura e de 5 a 15 cm de diâmetro. Inflorescências formadas por 40 a 70 ramos floríferos finos e longos, protegidas por espata estreita e alongada. Frutos subglobosos, com cerca de 2,5 cm de comprimento, com mesocarpo fibroso e suculento (Lorenzi et al., 1996). A frutificação desta espécie, no MBML, ocorreu de fevereiro a maio (Fig. 4).

Polyandrococos caudescens (Mart.) Barb. Rodr.– palmeira de tronco único, de 4 a 8 m de altura e 12 a 18 cm de diâmetro. Frutos globosos–comprimos, com cerca de 4,5 cm de comprimento, de polpa succulenta e fibrosa (Lorenzi et al., 1996). A frutificação desta espécie, no MBML, ocorreu de novembro a janeiro (Fig. 4).

Syagrus romanzoffiana (Chamisso) Glassman – Embora esteja presente no área de amostragem, esta espécie não frutificou durante o período de coleta de dados (março/2001–maio/2002); entretanto, a produção de frutos foi verificada para o ano seguinte, durante os meses de junho–agosto/2002 (Fig. 4), quando foi verificada a presença de *S. aestuans* se alimentando de seus frutos. Esta espécie é citada como parte importante da dieta de *S. aestuans* (Paschoal e Galetti, 1995; Bordignon e Monteiro–Filho, 1999).

Bactris setosa Mart. – palmeira de caules agrupados, com 2 a 6 m de altura e 3 a 4 cm de diâmetro, com presença de espinhos. Frutos com 1 a 1,5 cm de comprimento, com epicarpo negro–vinhático (Lorenzi et al., 1996). A frutificação desta espécie, no MBML, ocorreu de janeiro a fevereiro (Fig. 4).

Areceae

Euterpe edulis Mart. – palmeira de tronco simples, de até 20 m de altura. Frutos com aproximadamente 1 cm de comprimento, negros ou violáceos durante a maturação (Lorenzi et al., 1996). A frutificação desta espécie, no MBML, ocorreu de janeiro a abril (Fig. 4).

Estas espécies formam um grupo ecológico, no que se refere à oferta de frutos para a comunidade de mamíferos frugívoros, e possuem uma oferta diferenciada em relação ao tamanho destes frutos. Esta investigação está baseada no gradiente de tamanho de frutos oferecidos por estas espécies, do maior (disponibilizado por *S. pseudococos*) ao menor (disponibilizado por *E. edulis*).

Sciurus aestuans

Sciurus aestuans L. (Rodentia, Sciuridae) é um mamífero diurno escansorial. São animais primariamente frugívoros/granívoros, mas que utilizam também na sua dieta fungos, além de outras partes vegetais como casca de árvores e flores (Bordignon e Monteiro–Filho, 1999). Sua distribuição geográfica é citada para a América do Sul, se restringindo às regiões do norte da Amazônia até o oeste do Rio Negro, Venezuela, Guiana Francesa, Guiana e, possivelmente, Bolívia; sua distribuição mais ao sul é referida para a província de Misiones na Argentina. No Brasil, esta espécie é encontrada a partir do sul da Amazônia ao oeste, até o Rio Madeira, e na floresta Atlântica, de Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Emmons e Feer, 1997; Eisenberg e Redford, 1999).

Fenologia das palmeiras

Durante um período de dois anos (março/2001 a fevereiro/2003), foram realizados censos quinzenais para avaliar as épocas de frutificação das espécies estudadas, as quais se encontravam distribuídas ao longo dos 3 ha do Setor I.

Caracterização da População de Sciurus aestuans na Área de Estudo

Com o objetivo de reconhecer o tamanho populacional, proporção sexual e diferenças morfométricas e utilização de recursos relacionadas ao sexo, foi caracterizada a população residente de *S. aestuans* no MBML. Os dados referentes a esta população foram obtidos entre os meses de março e outubro/2001. Durante 10 dias consecutivos por mês, foi realizada a atividade de captura e marcação dos indivíduos, sendo utilizadas 27 armadilhas do tipo Tomahawk, dispostas no solo e a 2 m de altura do solo, espalhadas de forma a abranger todo o Setor I do MBML. As armadilhas continham iscas com côco (*Cocos nucifera*, Arecaceae), abacate (*Persea americana*, Lauraceae) e banana (complexo relacionado à *Musa paradisiaca*, Musaceae). A atividade tinha início ao amanhecer (entre 04:30 e 05:00 h) e, ao final da tarde (entre 16:30 e 17:00 h), as armadilhas eram fechadas.

Os indivíduos capturados foram sexados, pesados e medidos. Além disso, foi realizada a observação sobre o estágio reprodutivo das fêmeas, através da dilatação abdominal e lactação, a partir do que foi inferido o período reprodutivo da espécie. Após a descrição dos dados biométricos e reprodutivos, os indivíduos foram marcados através de uma coleira flexível formada por bolinhas de metal, na qual eram inseridas duas marcas coloridas (pequenas bolas de plástico ou acrílico), sendo uma cor indicativa do sexo e a outra usada para individualização dos espécimes. Ao longo de oito meses, o esforço de captura totalizou 3.240 horas por mês.

Padrão de frugivoria de S. aestuans

Os dados sobre o padrão de frugivoria de *S. aestuans* foram obtidos a partir do método “*ad libitum*” (Altmann, 1974). As observações foram feitas do amanhecer (05:20 h) ao entardecer (18:00h), obedecendo ao hábito diurno da espécie, totalizando 15 amostragens de 10 h contínuas cada uma, em um período de sete meses (novembro/2001 a maio/2002). O acompanhamento das atividades do esquilo foram realizadas com auxílio de binóculo (Tasco Compact Zoom – 17 x 25 mm) e um gravador portátil. A partir desta metodologia, foi possível obter resultados sobre o padrão de manipulação dos frutos das espécies de palmeiras e estimar as respectivas taxas de predação e armazenamento dos seus diásporos efetuadas por *S. aestuans*.

A área na qual os experimentos foram realizados se restringiu a 3 dos 7 ha, estando localizada na parte administrativa e de visitação (Setor I), a qual possui área verde com espécies nativas e introduzidas (árvores frutíferas, palmeiras e plantas ornamentais). A partir da metodologia aplicada, os dados foram analisados enfocando o padrão de manipulação de *S. aestuans* para as espécies de Arecaceae, em frutificação, encontradas no local (*S. pseudococos*, *S. ruschiana*, *P. caudescens*, *B. setosa* e *E. edule*).

Análise estatística

Para determinar a independência (H_0) ou associação entre a frequência de visitação e o número de frutos armazenados, por *S. aestuans*, das diferentes espécies arbóreas (com tamanhos de frutos diferentes), foi utilizado o teste G (Sokal e Rohlf, 1995; Zar, 1996). O mesmo tipo de análise foi realizada para o número de frutos predados. Os dados biométricos (tamanho do corpo, cabeça e cauda) de machos e fêmeas de *S. aestuans* foram comparados entre si através de *One-Way Anova*, seguida de teste de Fisher. Os testes citados acima foram executados pelos programas Statistica 5.0 (StatSoft 1995) e Systat 5.0.

Resultados

Fenologia

Durante os meses de novembro/2001 a maio/2002, foi acompanhado o período de frutificação das seis espécies de palmeiras nativas. Duas das seis espécies (*S. pseudococos* e *P. caudescens*) apresentaram frutificação no período de maior precipitação (novembro–janeiro); três delas (*S. ruschiana*, *B. setosa* e *E. edule*) frutificaram em um período intermediário entre o período de maior precipitação e o mais seco para a região de estudo (fevereiro–abril); e uma única espécie (*S. romanzoffiana*) frutificou no período mais seco do ano (maio–agosto). *S. romanzoffiana* frutificou apenas durante os meses de junho–agosto/2002 (Fig. 4).

Caracterização da População de *Sciurus aestuans* na área de estudo

Com esforço de captura de 3.240 horas por mês ao longo de oito meses, foram capturados 14 indivíduos de *S. aestuans* no pátio do MBML, compreendendo sete fêmeas adultas, cinco machos adultos e dois machos juvenis. O comprimento médio do corpo, nas fêmeas adultas, foi de 18,33 cm ($\pm 1,9$ cm DP; N = 7); o da cauda foi de 18,9 cm ($\pm 0,37$ cm; N = 7); e o peso médio foi de 242,6 g ($\pm 2,5$ g; N = 5). As fêmeas em gestação (N = 2) pesaram, em média, 23,25% a mais do que a média referente ao período não-reprodutivo. Os machos não apresentaram uma diferença significativa no que se refere ao tamanho do corpo e à cauda, em relação às mesmas medidas realizadas nas fêmeas; porém, as fêmeas possuíram um peso significativamente maior que o dos machos (F = 191,26; g.l. = 1,2; $p < 0,001$), o qual foi de 207,5 g (± 5 g; N = 5).

Na primeira quinzena de setembro, foi presenciada a atividade de perseguição de acasalamento (cf. Thompson, 1977; Bordignon e Monteiro-Filho 1997) e, no mês de outubro, foram capturadas duas fêmeas gestantes.

Padrão de Frugivoria

Durante as atividades de captura e marcação, foi realizado um levantamento preliminar da atividade comportamental de *S. aestuans*, enfocando seu padrão de frugivoria (N = 600 h). A partir deste acompanhamento preliminar, foi possível estabelecer uma diferença clara entre os padrões de visitação aos recursos de ambos os sexos. Os machos apresentaram uma baixa frequência de visitação, sendo visualizados com pouca regularidade no ambiente (nunca o mesmo macho foi visualizado em dias consecutivos na mesma fonte de recurso). Além disso, suas atividades não foram tão ricas e padronizadas, em relação à frugivoria, quando comparadas às das fêmeas, apresentando rotas de deslocamento variáveis, visitas aos recursos pouco previsíveis e predominância da atividade de alimentação, ao invés da de enterramento (a qual foi rara). Em contrapartida, as fêmeas visitaram assiduamente as árvores com frutos, gastando parte das suas atividades diárias no armazenamento dos mesmos. Além disso, as fêmeas apresentaram alta fidelidade no uso de rotas específicas ao longo da área amostrada, incluindo a utilização dos mesmos pontos de entrada e de saída, em relação aos locais com árvores em frutificação. O comportamento altamente padronizado das fêmeas facilitou o acompanhamento e detalhamento das suas atividades, tornando previsível, inclusive, seus horários de alimentação.

O acompanhamento tinha início às 05:30 h, com a procura de indivíduos da população de *S. aestuans*; o primeiro indivíduo visualizados era acompanhado durante todo o restante do dia. No total, foram acompanhados três indivíduos da população, sendo todos do sexo feminino (seleção baseada nas informações citadas acima).

Durante os sete meses de acompanhamento, foram registradas 11 espécies na dieta de *S. aestuans*: *S. pseudococos*, *S. ruschiana*, *P. caudescens*, *B. setosa*, *E. edule* (Arecaceae); *Inga edulis* (Leguminosae); *Eugenia cauliflora* e *Psidium sp.* (Myrtaceae); *Ficus citrifolia* (Moraceae); *Livistona chinensis* (Arecaceae); e *Persea americana* (Lauraceae). As duas últimas são espécies exóticas e as restantes têm registro para a Mata Atlântica; porém, todas foram plantadas no local de estudo. Das 11 espécies, quatro tiveram suas sementes predadas e seus diásporos armazenados: *S. pseudococos*, *S. ruschiana*, *P. caudescens* e *B. setosa*. O recurso alimentar utilizado por *S. aestuans*, nas outras espécies, foi somente a polpa dos frutos (Tabela 1).

Nas observações efetuadas durante o acompanhamento das espécies de Arecaceae (*S. pseudococos*, *S. ruschiana*, *P. caudescens*, *B. setosa* e *E. edulis*), as fêmeas apresentaram um comportamento territorialista, reagindo, com perseguições e vocalizações, à presença de outras fêmeas e machos. Em raras ocasiões, pôde ser observada a presença de machos junto às fêmeas, próximos à copa de árvores em frutificação, embora a presença de filhotes de ambos os sexos fossem frequentemente tolerados pelas fêmeas (mesmo que sem relação parental direta). A territorialidade das fêmeas, especialmente no que se refere aos comportamentos agonísticos descritos acima, se tornava menos evidente quando da utilização das espécies arbóreas cuja fonte de recursos era relacionada à polpa do

fruto e não à semente. Em árvores com grande copa, como *Inga edulis* e *Persea americana*, foram observadas mais de uma fêmea, ou fêmeas e machos, forrageando juntos.

Padrão de manipulação dos frutos relacionada ao consumo de polpa

Para as espécies em que somente a polpa foi consumida por *S. aestuans*, os frutos foram manipulados e descartados na própria planta, proporcionando um efeito semelhante à sombra de sementes (proveniente da queda natural dos frutos). Apenas em *F. citrifolia* o fruto foi totalmente consumido. Em *Psidium sp.* (araçáúna), houve predação de frutos verdes e, em uma ocasião, foram registrados 7 indivíduos se alimentando de frutos verdes, ao mesmo tempo e em um mesmo local.

Padrão de manipulação dos frutos com predação de sementes e armazenamento

Syagrus pseudococos – A manipulação dos frutos seguiu o seguinte padrão: (1) inspeção dos frutos na copa das árvores e no solo, sendo que a inspeção inicial era a mais detalhada e as inspeções seguintes, mais objetivas; (2) despolpa – após a coleta do fruto, a despolpa ocorria em poleiros especificamente utilizados para este fim; (3) destino dos diásporos – após a despolpa, o destino dos diásporos pôde ser dividido em três categorias: (3.1) os frutos foram removidos para poleiros de alimentação; e os frutos que não eram predados podiam ser (3.2) armazenados acima do solo, em galhos de árvores ou moitas de palmeiras ou (3.3) enterrados individualmente.

Polyandrococos caudescens – O padrão de manipulação dos frutos desta espécie foi semelhante ao descrito na espécie anterior.

Syagrus ruschiana – A manipulação dos frutos seguiu o seguinte padrão: (1) inspeção dos frutos na árvore e no solo, sendo que a inspeção inicial era a mais detalhada e as inspeções seguintes, mais objetivas; (2) despolpa – após a coleta do fruto, a despolpa era feita na própria árvore; (3) destino dos diásporos – após a despolpa, o destino dos diásporos pôde ser dividido em três categorias: (3.1) os frutos foram removidos para poleiros de alimentação (foram identificados três poleiros), os quais foram usados por cinco indivíduos diferentes; e os frutos que não eram predados podiam ser (3.2) armazenados acima do solo, em galhos de árvores ou moitas de palmeiras ou (3.3) enterrados individualmente.

Bactris setosa – Nesta espécie, foi observado o mesmo padrão de inspeção e ausência de poleiros de despolpa, como em *S. ruschiana* e, diferente das demais, os frutos, após despolpa, eram predados no mesmo local ou armazenados próximo ao recurso.

Em relação às taxas de permanência de *S. aestuans* nas espécies de Arecaceae, bem como suas taxas de enterramento, pôde-se observar que o padrão de manipulação dos diásporos de *S. pseudococos* (maior tamanho de fruto) foi marcadamente diferente em relação ao das demais espécies, apresentando taxas de predação, de enterramento e de permanência muito mais elevadas (Fig. 5). Apesar de condizente com a hipótese de que um tempo maior é gasto na espécie com a maior oferta de recurso, é importante destacar que estes dados podem estar sendo influenciados pelas diferenças na abundância das espécies estudadas.

Ocorrem 14 indivíduos de *S. pseudococos*, no Setor I do MBML, enquanto *P. caudescens* e *S. ruschiana* estão representados por apenas um indivíduo e *B. setosa* apresenta um agrupamento com oito fustes. Há cerca de 70 indivíduos de *E. edulis* no Setor I do MBML. Mesmo assim, tal abundância não pareceu influenciar os tempos de permanência de *S. aestuans*, já que esta espécie de palmeira recebeu a menor proporção de tempo gasto na manipulação dos frutos. Aparentemente, o grande número de indivíduos não compensou o pequeno tamanho dos frutos. Portanto, as análises relativas ao tempo de predação e de enterramento incluíram os dados referentes a *P. caudescens*, *S. ruschiana*, *B. setosa* e *E. edulis*. Já que a maior abundância de *S. pseudococos* poderia inflar a preferência potencialmente alta de *S. aestuans* pelos seus grandes frutos, os dados desta espécie não foram considerados nas análises realizadas.

Nas análises referentes às taxas de enterramento, além de *S. pseudococos*, os dados relativos à *E. edulis* não foram considerados, já que seus frutos ou sementes não foram enterrados por *S. aestuans* (Fig. 5).

Durante as 150 h de observação, os indivíduos de *S. aestuans* interagiram com as espécies de Arecaceae em 50,81% (4.573,70 min) do tempo. Em relação ao total de horas de acompanhamento de *S. aestuans*, foi verificada uma diminuição significativa ($G = 107,07$; g.l. = 3; $p < 0,001$) no tempo de permanência em relação a um gradiente de tamanho de frutos, do maior fruto (*P. caudescens*) ao menor (*E. edulis*) (Fig. 5).

Taxas de predação e armazenamento

Em relação ao destino dos frutos (predação, enterramento e armazenamento acima do solo), foi encontrada uma diminuição significativa na taxa de enterramento ao longo do gradiente de tamanho do fruto ($G = 13,05$; g.l. = 2; $p < 0,001$). Apesar dos dados de *S. pseudococos* serem mostrados, para efeitos de comparação (Fig. 6), tal espécie, como já discutido, não foi considerada na análise estatística. Mesmo com a inclusão dos dados referentes a esta espécie, não houve uma diferença significativa entre as taxas de predação das espécies de Arecaceae ($G = 1,06$; g.l. = 3; $p > 0,999$).

Discussão

Foi comprovado que o tempo de permanência e a proporção de enterramento de diásporos é maior em espécies com frutos maiores, da mesma forma que a comparação entre espécies que apresentaram a síndrome de dispersão para *S.*

aestuans (*sensu* Ribeiro, 2004). Portanto, existe uma preferência clara, da parte de *S. aestuans*, por frutos maiores, a qual pode ser justificada pela qualidade do recurso. Embora a taxa de predação tenha se mostrado semelhante para todas as espécies, esta preferência por tipo de recurso traz vantagens para determinadas espécies vegetais, já que a taxa de enterramento é maior para as espécies que disponibilizam frutos maiores, o que pode se reverter em maiores taxas de germinação e recrutamento para estas espécies vegetais.

A preferência alimentar de *S. aestuans* está de acordo com as predições do modelo de forrageamento para roedores *scatterhoarders*, no qual a dispersão ótima de alimentos escondidos se encontra baseada no custo-benefício relacionado ao espaçamento entre estes esconderijos (locais de armazenamento). Neste modelo, o benefício do armazenamento de alimentos é o produto do conteúdo energético do alimento e da probabilidade de que este sobreviva, sendo que a probabilidade destes locais de armazenamento permanecerem intactos aumenta com o aumento da distância entre eles, já que, desta forma, é reduzida a oportunidade de outro animal pilhar este recurso. Portanto, a estratégia seria direcionada a alimentos mais nutritivos e a maiores distâncias entre os locais de enterramento deste recurso (Stapanian e Smith, 1978; 1984). Espécies com grandes sementes, geralmente, possuem alto valor nutritivo e, conseqüentemente, tendem a apresentar uma densidade menor, resultado da atividade de dispersores *scatterhoarders*, quando comparadas às espécies com sementes menores (Stapanian e Smith, 1984; Vander Wall, 1995). Portanto, a hipótese de que dentro de um mesmo grupo ecológico (espécies com oferta de recurso semelhante), a taxa de armazenamento de diásporos é maior em frutos com maior tamanho, foi corroborada.

Além disso, pôde ser observada uma associação entre o tempo de permanência de *S. aestuans* nas diferentes espécies de palmeiras e o padrão de manipulação dos diásporos, o que sugere uma adaptação adicional nas estratégias comportamentais de interação planta-dispersor exibidas pelo esquilo.

Nas espécies com maior oferta de recurso (frutos maiores), *S. aestuans* passa mais tempo nas atividades de frugivoria e o padrão comportamental se torna mais complexo. Pode-se pensar, então, que a probabilidade de ser predado seria maior justamente durante a alimentação sobre estas espécies de planta. Neste contexto, as diferenças no padrão de manipulação dos frutos com diferentes tamanhos (e com diferenças nos tempos de permanência) podem ser interpretadas como estratégias de escape à predação. Desta forma, não seria surpreendente que os frutos maiores, os quais demandam maior tempo de permanência e de manipulação, tenham sido despulpados em poleiros distantes da fonte do recurso, enquanto os frutos de menor tamanho tenham sido manipulados (despolpa e alimentação) na própria árvore.

Tal padrão comportamental, alternativamente, pode ser interpretado como uma estratégia construída como uma forma de não chamar a atenção de competidores em potencial para a fonte de recursos de alta recompensa. Tais hipóteses, se justificadas, não seriam mutuamente excludentes.

Animais que exercem uma rotina de atividade diária, podem fornecer informações de uso de recursos para outros animais (Galef e Giraldeau, 2001). Smythe (1970), por exemplo, afirmou que o som emitido pela atividade de

abertura dos frutos por *Dasyprocta punctata* (cutia) atraíram outras cutias e também predadores para esparsos locais ricos em recursos. Tais pistas e sinais, subprodutos do engajamento em atividades de sustentação à vida, são a base de quase todos os casos conhecidos de aprendizado social em vertebrados sobre quando, onde, o que e como comer (Galef e Giraldeau, 2001).

Tais hipóteses reforçariam a idéia de que o padrão comportamental associado ao tamanho do recurso oferecido é determinante sobre a preferência exibida pelo agente dispersor, o que, por sua vez, atuaria diretamente sobre o sucesso reprodutivo dos indivíduos pertencentes a espécies com frutos grandes.

Sciurus aestuans como dispersor primário e despulpador de frutos

Segundo Galetti et al. (1999), mamíferos são raramente observados consumindo frutos de *E. edulis*, sendo que os autores observaram que 96% das visitas aos frutos desta espécie foram realizadas por aves (Turdinae, Rhamphastidae, Cotingidae, Cracidae e Psittacidae) e apenas 4% por *S. aestuans*. Neste caso, o esquilo atuaria como dispersor ou predador de copa (primário), assim como as espécies de aves; porém, como afirmam os autores, existem indícios de que outros mamíferos (paca, cutia, cateto, veado e anta) consumam sementes de *E. edulis* no chão da floresta.

As observações referentes à atividade de alimentação de *S. aestuans*, a partir de *E. edulis*, se referem à predação de sementes; porém, as observações realizadas neste trabalho se restringem ao consumo de polpa. Dentro da classificação feita por Reis e Kageyama (2000), *S. aestuans* teria um comportamento padrão de dispersor primário, semelhante aos derrubadores e despulpadores arborícolas. Neste caso, o esquilo serviria como desperdiçador de sementes (ou como visitante oportunista), descartando os frutos despulpados sob a planta-mãe (Mckey, 1975). Considerando que o número de sementes manipuladas pelo esquilo, por visita, é grande (entre 20 e 50 frutos), e que existe uma fidelidade ao indivíduo visitado (obs. pess., para o MBML e a Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, ES), a interferência no sucesso reprodutivo destes indivíduos de *E. edulis*, resultante da visita de esquilos, pode ser representativa.

S. aestuans apresenta o mesmo comportamento (despulpador) para outras espécies presentes no MBML, tais como jabuticabeira (*Eugenia cauliflora*, Myrtaceae), ingazeiro (*Inga edulis*, Mimosaceae), palmeira de leque chinesa (*Livistona chinensis*, *Livistona chinensis*), palmeira-bambu (*Dypsis lutescens*, Arecaceae), clúsia (*Clusia* sp., Clusiaceae) e figueira (*Ficus citrifolia*, Moraceae), bem como na Estação Biológica de Santa Lúcia, tais como *Eugenia* sp. (Myrtaceae) e *Pouteria* sp. (Sapotaceae). Em todas estas espécies em que ele consome apenas polpa, não ocorreu remoção ou enterramento (Conde & Ribeiro, em prep.; obs. pess.).

Sciurus aestuans como dispersor primário, secundário e predador de sementes

Para as demais espécies de palmeiras acompanhadas neste estudo, o esquilo atuou como predador de sementes. A visita de *S. aestuans* já havia sido registrada para espécies dos gêneros *Syagrus* e *Bactris* (Paschoal e Galetti, 1995; Silva e Tabarelli, 2001); apenas o gênero *Polyandrococos* não apresenta qualquer trabalho descritivo sobre a interação planta–dispersor.

S. romanzoffiana é citado como um dos principais itens na dieta alimentar de *S. aestuans*, atuando como responsável pela delimitação da área de vida desta espécie de esquilo, bem como na escolha de locais de construção de ninhos (Paschoal e Galetti, 1995; Alvarenga, 2003). Na área de estudo, as duas espécies de *Syagrus*, juntamente com *P. caudescens*, são os itens em que *S. aestuans* investe mais tempo, apresenta um padrão comportamental mais complexo e sobre o qual realiza maior predação e atividade de armazenamento.

Quanto a *B. setosa*, é relevante ressaltar a diferença existente no padrão de manipulação dos frutos e a maior porcentagem de frutos armazenados acima do solo. Tal armazenamento é de curta duração (com o fruto consumido no mesmo dia ou semana) e é menos dispendioso no que se refere ao tempo gasto e à energia requerida para efetivá-lo. Este padrão de forrageamento pode refletir o baixo investimento de *S. aestuans* nesta espécie de palmeira com sementes menores que as demais.

A divisão da atividade de frugivoria de *S. aestuans* em despulpador de frutos e predador de sementes confirma a hipótese de Henderson (2002) de que os frutos das espécies da Tribo Cocoeae apresentariam características associadas a dispersão por mamíferos enquanto as da tribo Areceae estariam associadas a aves. Já que os frutos em que o esquilo consome apenas polpa não é realizado o deslocamento seguido de armazenamento. Esta distinção é o indicativo de que o padrão de frugivoria do esquilo beneficia apenas algumas espécies de palmeiras (grandes frutos e endosperma rico em gorduras, conf. Henderson 2002) o que caracteriza esta espécie como sujeito modelador da composição e diversidade de pequenos fragmentos defaunados.

Somado aos fatores acima descritos, o aumento de densidade de *S. aestuans* em pequenos fragmentos (Passamani com. pess.) pode interferir diretamente no sucesso reprodutivo de árvores que, embora apresentem síndrome de dispersão para este roedor, possuam, comparativamente às outras espécies, sementes pequenas em que o recurso seja exclusivamente constituído de polpa. Além disso, em função da baixa proporção de deslocamento e enterramento de frutos, *S. aestuans* pode atuar de forma pouco representativa no recrutamento de algumas espécies de palmeiras das quais são utilizadas a semente como recurso e cujo investimento, no que se refere ao padrão comportamental de manipulação dos frutos, seja relativamente baixo.

Resultados recentes indicam que *S. aestuans* possui seletividade na realização da atividade de armazenamento, a qual somente é efetivada para plantas das quais são utilizadas sementes como recurso e nas quais o esquilo apresenta diferenças na atividade de manipulação, realizando maiores proporções de enterramento em espécies com frutos maiores (Ribeiro, 2004). Outros trabalhos, ainda, apresentam esta espécie de roedor como principal dispersor em fragmentos de floresta Atlântica defaunados (Bordignon e Monteiro-Filho, 2000; Silva e Tabarelli, 2001; Pimentel e

Tabarelli, 2004). As espécies de plantas estudadas nestes trabalhos apresentam síndrome de dispersão correspondente à estabelecida para *S. aestuans* (Ribeiro, 2004), o que reforça, ainda mais, os resultados aqui encontrados.

Todos os dados indicam que, embora *S. aestuans* apresente uma dieta generalizada (fungos, insetos, polpa de frutos, sementes, folhas secas), esta espécie é seletiva na atividade de armazenamento e manipulação de frutos e, portanto, mesmo que ele possa visitar e consumir frutos de espécies onde os dispersores efetivos se encontram ausentes, ele não necessariamente deverá atuar como dispersor de todas estas espécies. Neste caso, *S. aestuans* irá atuar em trocas compensatórias específicas, em pequenos fragmentos defaunados, e atuará, provavelmente, como predador de sementes para um grande espectro de espécies, o que pode acarretar em perda de diversidade arbórea a médio ou a longo prazo.

Na literatura especializada, existem algumas previsões relacionadas a espécies de plantas com grandes sementes. Sementes maiores estariam associadas a guildas de espécies arbóreas persistentes (ou tolerantes ao sombreamento em estágios sucessionais mais avançados) e suas sementes apresentariam maior longevidade, maior período de dormência e maior concentração de compostos secundários (ou precursores) do que as sementes menores, típicas de espécies pioneiras. No que se refere as suas plântulas, sementes maiores crescem em condições de grande sombreamento, acumulam proporcionalmente mais tecido de reserva e podem ser mais resistentes à herbivoria (através da translocação de compostos secundários das sementes para as plântulas) (Foster e Janson, 1985; Foster, 1986). Espécies com sementes maiores apresentam, portanto, adaptações biológicas relacionadas à estrutura física e biológica de ambientes localizados em interior de mata madura ou com baixo nível de perturbação.

Assim sendo, poderia-se classificar *S. aestuans* como dispersor típico em florestas maduras. Porém, a sua aparente resistência à fragmentação e à caça o tornam a principal espécie citada como dispersor efetivo em fragmentos defaunados (Bordignon e Monteiro-Filho, 2000; Silva e Tabarelli, 2001; Pimentel e Tabarelli, 2004). Florestas tropicais fragmentadas apresentam modificações físicas e biológicas, quando comparadas a florestas contínuas, o que resulta em mortalidade e perda de diversidade de espécies arbóreas, principalmente no que se refere a árvores de dossel e de grandes sementes (Tabarelli et al., 2004). Portanto, a seletividade de *S. aestuans* poderia indicar que o seu papel como dispersor em pequenos fragmentos estaria restrito, em função da maior probabilidade de mortalidade associada às plantas preferencialmente dispersas por esta espécie, e sua atuação como predador de sementes deve ser quantificada para que os efeitos da sua atuação, em pequenos fragmentos, sejam melhor compreendidos.

Referências Bibliográficas

- Adler, G. H. e Kestell, D. W. (1998) Fates of neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica* 30, 677 – 681.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227 – 267.
- Alvarenga, C. A. (2003) Estudo de uma população de *Sciurus ingrami* Thomas, 1901 (Rodentia, Sciuridae) na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Caraça, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Zoologia dos Vertebrados, Pontifícia Universidade Católica, Belo Horizonte, MG.
- Beck, H. e Terborgh, J. (2002) Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18, 275 – 288.
- Bordignon, M. e Monteiro-Filho, E. L. A. (1997) Comportamentos e atividades diárias de *Sciurus ingrami* (Thomas) em cativo (Rodentia, Sciuridade). *Revista Brasileira de Zoologia* 14, 707 – 722.
- Bordignon, M. e Monteiro-Filho, E. L. A. (1999) Seasonal food resource of the squirrel *Sciurus ingrami* in a secondary Araucaria Forest in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 34, 137 – 140.
- Bordignon, M. e Monteiro-Filho, E. L. A. (2000) O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). *Arquivos de Ciência Veterinária* 3, 139 – 144.
- Brewer, S. W. e Rejmánek, M. (1999) Small rodents as significant dispersers of tree seed in a Neotropical forest. *Journal of Vegetational Sciences* 10, 165 – 174.
- Chamas, C. C. e Fernandes, H. Q. B. (1995) Relatório Manejo do Parque do Museu de Biologia Professor Mello Leitão: Aspectos de Estética, Funcionalidade e Segurança. Relatório Técnico Interno MBML.
- Charles-Dominique, P., Chave, J., Dubois, M. A., Granville, J.-J., Riéra, B., e Vezzoli, C. (2003) Colonization front of the understory palm *Astrocaryum sciophilum* in a pristine rainforest of French Guiana. *Global Ecology & Biogeography* 12, 237 – 248.
- Chiarello, A. G. (1999) Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89, 71 – 82.
- Cintra, R. e Horna, V. (1997) Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13, 257 – 277.
- Clark, D. B., Clark, D. A., e Read, J. M. (1998) Edaphic variation and mesoscale distribution of tree species in a neotropical rainforest. *Journal of Ecology* 86, 101 – 112.
- Condit, R. (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 18 – 22.
- Connell, J. H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In *Dynamic Populations. Proceedings of Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*, Oosterbeek, 1970 (den Beler, P. J. e Gradwell, G. R., eds.), Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, pp. 298 – 310.
- Cordeiro, N. J. e Howe, H. F. (2001) Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15, 1733 – 1741.

- Cosson, J. F., Ringuet, S., Claessens, O., Massary, J. C. de, Dalecky, A., Villiers, J. F., Grajon, L., e Pons, J. N. (1999) Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation* 91, 213 – 222.
- Eisenberg, J. F. e Redford, K. (1999) *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics*. Vol. 3 Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago: University of Chicago Press.
- Emmons, L. H. e Feer, F. (1997) *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. 2ª ed. Chicago: University of Chicago Press.
- Forget, P.-M. (1991) Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechymis* in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology* 94, 255 – 261.
- Foster, S. A. (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* 52, 260 – 299.
- Foster, S. A. e Janson, C. H. (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical wood plants. *Ecology* 66, 773 – 780.
- Fragoso, J. M. V., Silvius, K. M., e Correa, J. A. (2003) Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84, 1998 – 2006.
- Fundação SOS Mata Atlântica, INPE & ISA (1998) *Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990–1995*. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais e Instituto Socioambiental.
- Galef, B. G. Jr. e Giraldeau, L.-A. (2001) Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61, 3 – 15.
- Galetti, M., Zipparro, V. B., e Morellato, P. C. (1999) Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5, 115 – 122.
- Grubb, P. J. (1977) The maintenance of species-richness in a plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review* 52, 107 – 145.
- Harms, K. E., Powers, J. S., e Montgomery, R. A. (2004) Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* 36, 40 – 51.
- Henderson, A. (2002) *Evolution and ecology of palms*. New York: The New York Botanical Garden Press. p.259.
- Hoch, G. A. e Adler, G. H. (1997) Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology* 13, 51 – 58.
- Holl, K. D. e Lulow, M. E. (1997) Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29, 459 – 468.
- Howe, H. F. (1984) Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30, 261 – 281.
- Jansen, P. A. e Forget, P.-M. (2001) Scatterhoarding rodents and tree regeneration. In *Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest* (Bongers, E., ed.), Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, pp. 275 – 288.
- Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104, 501 – 526.

- Janzen, D. H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 465 – 492.
- Kiltie, R. A. (1981) Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13, 141 – 145.
- Lorenzi, H., Souza, H. M., Medeiros-Costa, J., Cerqueira, L. S. C., e Von Behr, N. (1996) *Palmeiras do Brasil: Nativas e Exóticas*. São Paulo: Editora Plantarum.
- Mckey, D. (1975) Seed dispersal. In *Coevolution of Animal and Plants* (Gilbert, L. E. e Raven, P. H., eds.).
- Mendes, S. L. e Padovan, M. P. (2000) A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 7, 24 – 29.
- Olmos, F., Pardini, R., Boulhosa, R. L. P., Bürgi, R., e Morsello, C. (1999) Do tapirs steal food from palm seed predators or give them a lift? *Biotropica* 31, 375 – 379.
- Paschoal, M. e Galetti, M. (1995) Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 27, 268 – 273.
- Peres, C. A. (1994) Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26, 285 – 294.
- Peres, C. A. & Van Roosmalen, M. (2002) Primate frugivory in two species-rich Neotropical forests: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. In *Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation* (Levey, D. J., Silva, W. R., e Galetti, M., eds.), CAB International. pp. 88 – 102.
- Pimentel, D. S. e Tabarelli, M. (2004) Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36, 74 – 84.
- Reis, A. e Kageyama, P. Y. Dispersão de sementes do palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius – Palmae). In *Euterpe edulis* Martius (palmitreiro): biologia, conservação e manejo (Reis, M. S. e Reis, A., eds.), Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, pp. 60 – 92.
- Ribeiro, L. F. (2004) Dispersão e predação de grandes sementes por *Sciurus aestuans* L. em fragmentos de floresta Atlântica montana no estado do Espírito Santo, Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE.
- Rios-Aramayo, R. e Loayza-Freire, A. (2000) Depredación de semillas de *Attalea phalerata* (Palmae) por brúquidos em islas de bosque de la Estación Biológica Beni. *Ecología en Bolivia* 34, 27 – 37.
- Sánchez-Cordero, V. e Martínez-Gallardo, R. (1998) Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14, 139 – 151.
- Silva, J. M. C. e Tabarelli, M. (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72 – 73.
- Silva, M.G. e Tabarelli, M. (2001) Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologia* 22, 259 – 268.
- Silvius, K. M. e Fragoso, J. M. V. (2002) Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the Northern Amazon. *Journal of Ecology* 90, 1024 – 1032.
- Silvius, K. M. e Fragoso, J. M. (2003) Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica* 35, 74 – 83.

- Smythe, N. (1970) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104, 25 – 35.
- Smythe, N. (1989) Seed survival in palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seeds dispersers. *Biotropica* 21, 50 – 56.
- Sokal, R. R. e F. G. Rohlf. (1995) *Biometry*. New York: Freeman.
- Stapanian, M. A. e Smith, C. C. (1978) A model for scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology* 59, 884 – 896.
- Stapanian, M. A. e Smith, C. C. (1984) Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology* 65, 1387 – 1396.
- Statsoft. 1995. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.
- Svenning, J.-C. (2001a) On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67, 1 – 53.
- Svenning, J.-C. (2001b) Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17, 97 – 113.
- Tabacow, J. (1992) Proposta de zoneamento ambiental para o município de Santa Teresa. Monografia de Especialização, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Vitória, ES.
- Tabarelli, M., Silva, J. M. C., e Gascon, C. (2004) Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13, 1419 – 1425.
- Terborgh, J. (1986) Keystone plant resource in tropical forest. In *Conservation biology: The science of scarcity and diversity* (Soulé, M. E., ed.), Sunderland: Sinauer.
- Terborgh, J., Losos, E., Riley, M. P., e Bolaños-Ryley, M. P. (1993) Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108, 375 – 386.
- Thompson, D. C. (1977) Reproductive behaviour of grey squirrel. *Canadian Journal of Zoology* 55, 1176 – 1184.
- Vander Wall, S. B. (1995) The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos* 74, 533 – 537.
- Vandermeer, J. H., Stout, J., e Risch, S. (1979) Seed dispersal of common Costa Rican rain forest palm (*Welfia georgii*). *Tropical Ecology* 20, 17 – 26.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., e Lima, J. C. A. (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE.
- Vieira, L. A. (2002) Caracterização da avifauna do parque do Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa, Espírito Santo. Monografia de Bacharelado. Curso de Ciências Biológicas, Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Santa Teresa, ES.
- Welden, C. W. S., Hewett, S. W., Hubbell, S. P., e Foster, R. B. (1991) Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 72, 35 – 50.
- Wright, S. J. (1983) The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 64, 1016 – 1021.
- Wright, S. J. (2003) The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 73 – 86.

- Wright, S. J. e Duber, H. C. (2001) Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33, 583 – 595.
- Wright, S. J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M. M., Moreno, M. C., e Ibáñez, R. (2000) Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14, 227 – 239.
- Xavier-da-Silva, J. e Carvalho-Filho, L. M. (1992) Esboço da sinopse da evolução geológico-geomorfológica do município de Santa Teresa-ES. Relatório Técnico. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Zar, J. H. (1996) *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.
- Zona, S. e Henderson, A. (1989) A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana* 11, 6 – 21.

Fig. 1 Localização e contextualização da fragmentação do município de Santa Teresa, ES. As manchas escuras no mapa representam os fragmentos de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo e no município de Santa Teresa. Mapa baseado em: Remanescentes Florestais de Mata Atlântica (Fundação SOS Mata Atlântica, INPE e ISA, 1998) e Remanescentes Florestais de Santa Teresa (Tabacow, 1992). A seta em vermelho indica a localização aproximada do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão.

Fig. 2 Dados relativos as médias de temperatura e precipitação dos últimos 50 anos para Estação Biológica de Santa Lúcia. Gráfico baseado em Mendes e Padovan (2000).

Fig. 3 Imagem representativa dos Setores I e II do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES). O retângulo vermelho corresponde ao setor I, local de ocorrência das espécies sob estudo.

Fig. 4 Período de frutificação das espécies de palmeiras no Setor I do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (fragmento urbano em Santa Teresa, ES), durante o período de março de 2001 a fevereiro de 2003. *Syagrus romanzoffiana* frutificou apenas no ano de 2002 e as demais apresentaram frutificação nos dois anos e durante os mesmos períodos.

Fig. 5 Tempo de permanência e percentagem de tempo gasta em predação e armazenamento, por *S. aestuans*, dos diásporos das espécies de Arecaceae do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES). Da esquerda para a direita, as espécies estão posicionadas de acordo com um gradiente decrescente no tamanho dos frutos (N = 9.000 min).

Fig. 6 Taxas de predação e armazenamento, efetuadas por *S. aestuans*, dos frutos das espécies de Arecaceae do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES). A seqüência das espécies reflete um gradiente decrescente no tamanho dos frutos (N = 961).

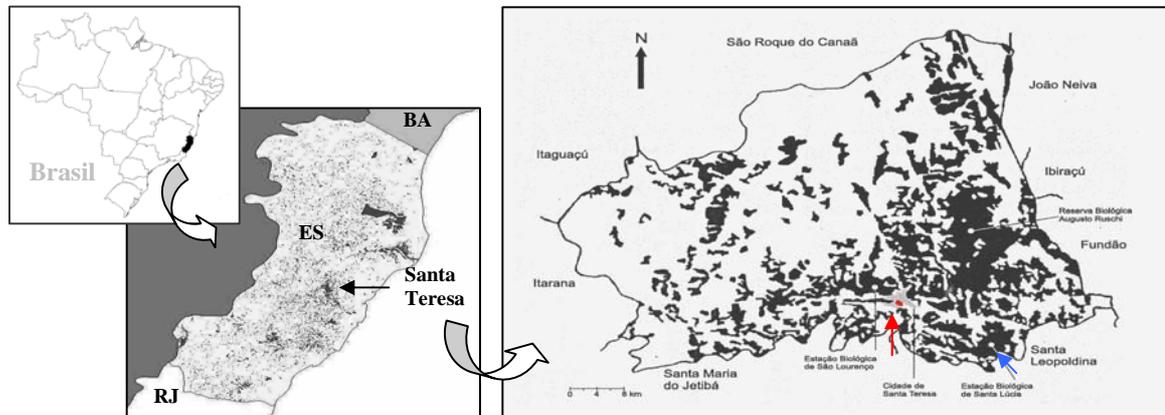


Fig. 1

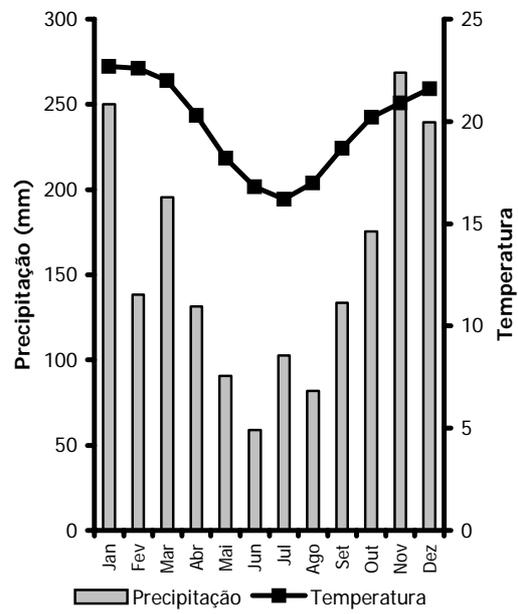


Fig. 2



Fig. 3

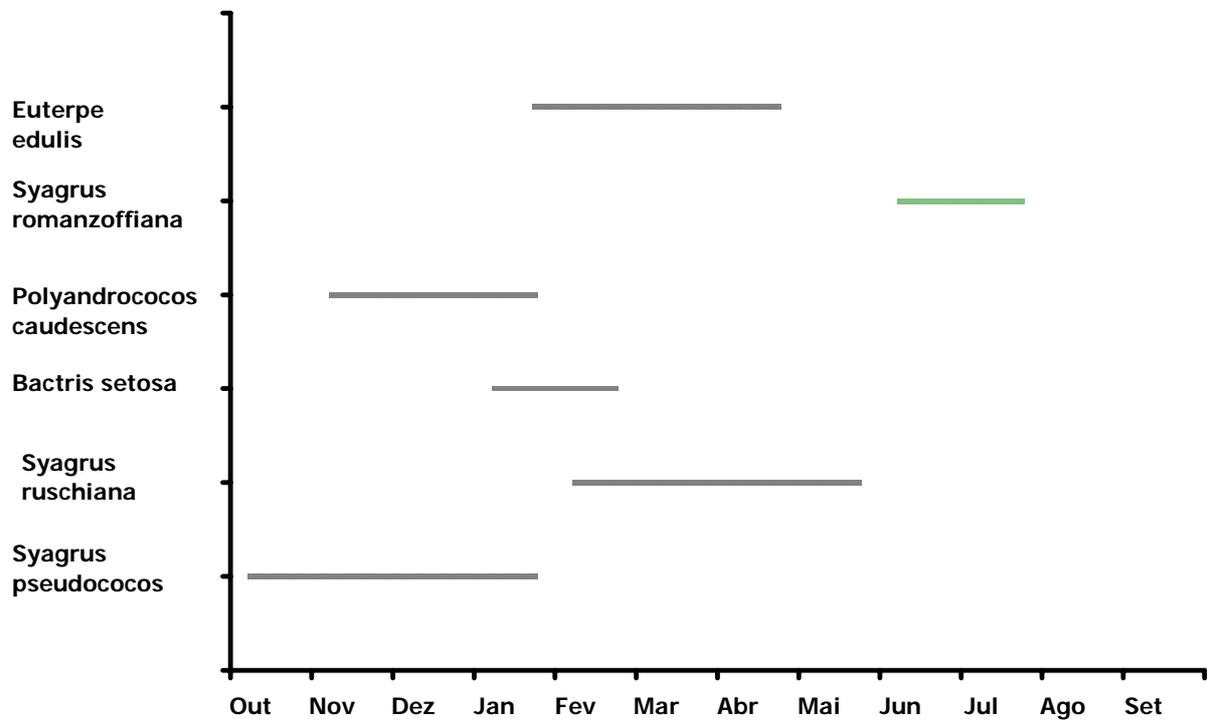


Fig. 4

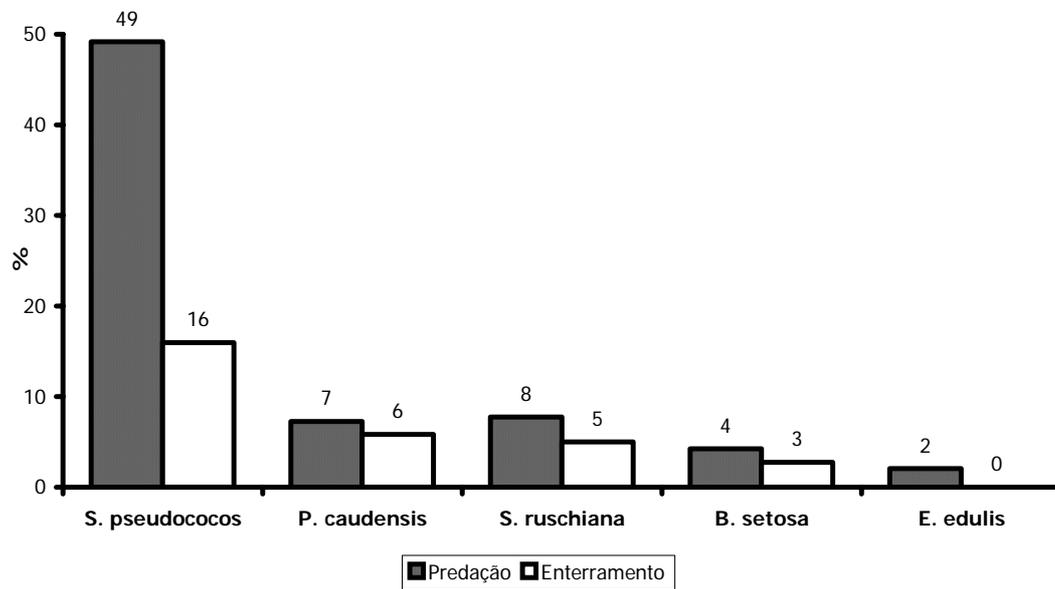


Fig. 5

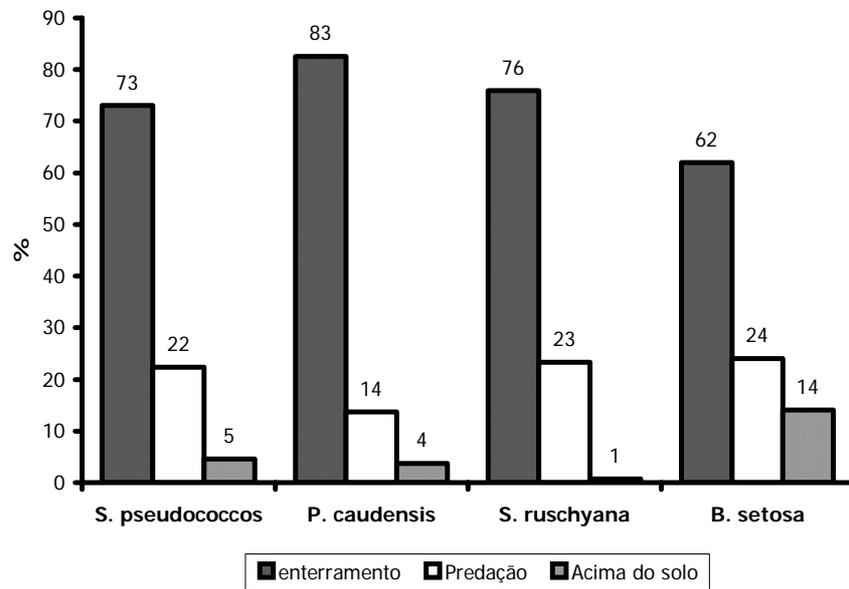


Fig. 6

Tabela 1 Descrição do padrão de frugivoria exibido por *S. aestuans* em relação aos diásporos consumidos no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa, ES).

Espécies	Poleiro de despolpa	Poleiro de alimentação	Poleiro ausente	Armazenamento acima do solo	Armazenamento no solo	Polpa	Semente
Arecaceae							
<i>Syagrus pseudococos</i>	X	X		X	X		X
<i>Syagrus ruschiana</i>		X		X	X		X
<i>Poliandrococos caudescens</i>	X	X		X	X		X
<i>Bactris setosa</i>			X	X	X		X
<i>Euterpe edulis</i>			X			X	
<i>Livistona chinensis*</i>			X			X	
Mimosaceae							
<i>Inga edulis</i>			X			X	
Myrtaceae							
<i>Eugenia cauliflora</i>			X			X	
<i>Psidium sp.</i>			X			X	
Moraceae							
<i>Ficus citrifolia</i>			X			X	
Lauraceae							
<i>Persea americana</i>			X			X	

* Esta espécie ocorre na área de estudo e, apesar de serem mostrados dados referentes a ela, a mesma não foi incluída em nenhuma das análises por se constituir numa espécie exótica.

ANEXO 1: INSTRUÇÕES PARA AUTORES – PLANT BIOLOGY

Editorial policy

Plant Biology reports research results from all fields of plant science written in English. Manuscripts must be of general interest and not only addressed to a specialized readership. The journal encourages publications with an interdisciplinary approach.

Plant Biology accepts

1. **problem oriented research papers**
2. **rapid communications** up to 2 printed pages
3. **concise review articles**
4. **Acute Views**, i.e., comments on actual problems and provocative opinion articles.

Contributions from all over the world are welcome.

Plant Biology preferentially publishes short research papers (five to six printed pages) that will be reviewed with high priority.

Electronic manuscripts (pdf file with figures and tables integrated in text) can be sent to one of the Editors-in-Chief (see inside front cover). Authors are encouraged to suggest a member of the Editorial board for handling the manuscript. Review articles should be sent directly to the review editor: Prof. J. A. Raven, University of Dundee, Biological Sciences Institute, Dundee DD1 4HN, Scotland, UK.

Conditions for publication

Research papers will be accepted that have not been published previously, even as summary. Concise presentation is required. Although the nonspecialist reader should be kept in mind when abstracts, introductions and discussions are written, lengthy review-type introductions and speculative discussions should be avoided. Experimental methods should be explained in detail except for standard procedures. Diffuse and repetitive style should be avoided. Illustrations and tables should be limited to the truly essential material.

Rapid communications should present important new findings with high urgency for publication. They must not be of preliminary nature. They are limited to two printed pages including abstracts, references, tables and figures.

Concise review articles that synthesize the state of the art in an original way are highly desirable for this journal.

Acute Views contributions should contain brief comments on an actual problem.

Length of papers

Papers should not exceed 8 printed pages. **One printed page** in the journal (without figures and tables, with about 3 subheads and paragraphs) usually has about 3500 characters.

References: About 40 to 50 references usually fill one printed page.

Arrangement

Research

Title page: The first page of each paper should indicate: The title, the author's names and affiliations, a short title for use as running head, the name, address, e-mail address, phone and fax number of the corresponding author, and 3 to 7 key words.

Abbreviations: List with abbreviations where appropriate.

Abstract: Abstracts must not exceed 250 words.

The following sections cover the usual contents: Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References (see below), Tables (see below), Figure legends (see below), Illustrations (see below).

In Materials and Methods, Results and Discussion subheadings are possible. If it is chosen to combine sections Results and Discussion, an additional section Conclusions can be added, but this must be brief.

Rapid communications

Title page, Key words and Abstract as for full length papers. Follow the flow of reasoning as in Introduction – Materials and Methods – Results – Discussion, leaving out the headings. Rapid communication will receive preferential and rapid handling.

Concise review articles

Choose subheadings as appropriate and use a decimal numbering system, but do not use more than 3 decimals. Title page, Key words, Abstract and other items as for full length papers.

Tables

Each table should be typed on a separate sheet, numbered with arabic numerals and accompanied by a short instructive title line plus an explanatory caption at the top. Indicate footnotes within tables by superscript small letters, and type footnotes below the table. Each table must be referred to in the text.

Figures

Line drawings can either be submitted as original drawings ready for print or as clean and sharply contrasting, high-gloss black-and-white photographs.

Photographs, figures a.s.o.: Please save figures additional to the PDF version with integrated text and figures as separate files. The following graphic file formats are preferred:

1. For coloured and black-and-white bitmaps:
*.eps, *.tif, *.jpg, *.wmf (resolution: 300 dpi).
2. For diagrams and line drawings: *.eps
(resolution: 800 dpi).

The figures are to be sent as separate files after acceptance of the manuscript to the responsible editor in addition to the electronic files, two paper versions of both text and figures must be submitted. In case of doubt, the paper version is given the higher priority. Please provide a signed declaration that the paper and electronic versions are identical.

Each figure must be numbered with Arabic numerals and referred to in the text. Each figure must be accompanied by a legend which should have a short instructive title line plus explanatory text as needed. Legends are typed sequentially on separate sheets of the manuscript. The figures with their legends should be comprehensible without reference to the text.

The illustrations are appropriately reduced or enlarged by the publishers to suit the measures of the journal. Legends in the original figures must be sufficiently large to remain legible even after reduction.

The widths for illustrations are: Width of column – 85 mm. Width of page – 175 mm.

Colour illustrations can be published if necessary and recommended by the section editor and if the author makes a contribution to the printing costs. This contribution amounts to at present **EUR 155.– per plate**, plus VAT. It is recommended to mount separate figures as plate.

References

Text

References should be quoted in the text as follows:

1. one author:
"... regulations as described by Lüttge (1998)."
"... as given in the published regulations (Lüttge, 1998)."
2. two authors:
"... regulations as described by Lüttge and Voesenek (1998)."
"... as given in the published regulations (Voesenek and Lüttge, 1998)."
3. three or more authors:
use name of first author with: et al., 1998.

Two or more references in parentheses should be arranged according to year of publication or in alphabetical order, but consistently throughout your paper.

List of references

Authors are responsible for completeness of references and consistency with the text of the manuscript. References in the text, tables, and legends should be numbered at the end of the paper in strict alphabetic order, i.e., firstly by the name of the first author, then by the name of the second author if the first author is identical for more than one reference, then by the name of the third author if the first two authors are identical, and so on. Order should be by year of publication if all authors and their sequence are identical for more than one reference. If the first author and the year of publication are the same for more references, small letters behind the year must be used both in quotations in the text and in the list of references to allow unambiguous allocation of each reference. Punctuation, number, and sequence of items required for the references are best taken from the following examples; note that in all cases full titles and first and last page number are required.

Articles in Journals with one, two or more authors:

Lüttge, U. (1999) Instructions for authors. *Plant Biology* 1, 48–52.
van An del, J. and Voesenek, L. A. C. J. (1999) Instructions for authors. *Plant Biology* 1, 53–60.
Voesenek, L. A. C. J., Remmenberg, H. and Lüttge, U. (1999) Instructions for authors. *Plant Biology* 1, 61–75.

Articles in multi-author books:

Beck, E. and Ernst, W. H. O. (1998) Instructions for authors. In *How to Write a Manuscript* (Nultsch, W., ed.). Stuttgart, New York: Thieme Verlag, pp. 48–52.

Books:

Voesenek, L. A. C. J. and Remmenberg, H. (1999) *How to Write a Manuscript*. Stuttgart, New York: Thieme Verlag, pp. 48–52.

Units

Plant Biology will follow the system of SI units (Système International d'Unités). Within a given paper chosen units must be uniform.

Abbreviations

Note that common abbreviations can be used without explanation. Others must be explained. In case of doubt always give an explanation. Use FW – fresh weight and DW – dry weight.

Scientific names

Scientific names should be cited in their complete form when first mentioned with genus – species – authority – cultivar (cv.) or subspecies (ssp.) where appropriate. Latin names should be underlined or typed in *italics*. Subsequently the generic names should be abbreviated, but avoid confusion: e.g. use *A. comosus* if the only genus with a first letter A in your paper is *Ananas*; but use unambiguous abbreviations if you have more than one genus with the same first letter, e.g. *Ananas comosus*, *Archmea nudicaulis* = *A. comosus*, *Ae. nudicaulis*, etc. Common names of organisms must be accompanied by the correct scientific name when first mentioned. For rare or exotic genera it may be useful to give the name of the family and/or higher taxon in brackets when first mentioned.

Reprints

The author(s) receive(s) 50 offprints free of charge.

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

5.1. DISCUSSÃO GERAL

5.1.1. Padrão de Forrageamento

Ao longo dos capítulos anteriores, foi verificada a preferência de armazenamento, por *S. aestuans*, para os diásporos de espécies de plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas. E, dentro desta síndrome, foi observado um maior tempo de permanência de *S. aestuans* e um padrão de manipulação dos frutos mais elaborado em espécies com maior produtividade e com frutos de maior tamanho e dureza. Além disso, houve uma comprovação direta de menores taxas de predação e maiores taxas de armazenamento para espécies com frutos maiores.

De acordo com as predições do modelo de forrageamento para roedores *scatterhoarders*, a dispersão ótima de alimentos escondidos se encontra baseada no custo-benefício relacionado ao espaçamento entre estes esconderijos (locais de armazenamento). Neste modelo, o benefício do armazenamento de alimentos é resultado do produto do conteúdo energético do alimento e da probabilidade de que este sobreviva. A probabilidade destes locais de armazenamento permanecerem intactos aumenta com o aumento da distância entre estes locais, já que, desta forma, é reduzida a oportunidade de outro animal pilhar este recurso. Portanto, a estratégia seria direcionada a alimentos mais nutritivos e a maiores distâncias entre os locais de enterramento deste recurso (Stapanian & Smith 1978, 1984). Espécies com grandes sementes, geralmente, possuem alto valor nutritivo e, conseqüentemente, tendem a apresentar uma densidade menor, resultado da atividade de dispersores *scatterhoarders*, quando comparadas às espécies com sementes menores (Stapanian & Smith 1984, Vander Wall 1995).

Para Jansen & Forget (2001), o sucesso do armazenamento em sementes dispersas por *scatterhoarders* estaria diretamente ligada ao valor da semente, o qual seria o produto entre o valor nutritivo e o tempo de vida útil desta semente armazenada. Esta vida útil seria traduzida em longo tempo para a germinação e degradação dos nutrientes, e numa baixa probabilidade de infestação por insetos.

Estudos realizados em *Sciurus carolinensis* (América do Norte) concluíram que esta espécie consegue detectar o tempo de dormência e a presença de ovos ou larvas de insetos nos frutos em que manipula, utilizando esta habilidade para selecionar frutos menos perecíveis, com maior tempo de dormência, e não infestados por insetos para realizar o armazenamento (Hadj-chikh *et al.* 1996, Steele *et al.* 1996, Smallwood *et al.* 2001, Steele *et al.* 2001). Segundo estes autores, espécies com menor tempo de germinação e frutos com presença de insetos possuem menor proporção de enterramento e sofrem maior predação. Jansen & Forget (2001) afirmam que *Myoprocta exilis* (roedor *scatterhoarder*, presente em florestas úmidas da Guiana) também seleciona, claramente, sementes não infestadas para armazenamento e apresentam preferência por espécies com longo tempo para a germinação.

Outro resultado relevante se refere à descrição de dois padrões distintos de manipulação de fruto, os quais resultam de um baixo ou alto investimento de *S. aestuans* nas espécies de plantas por ele visitadas. O baixo

investimento estaria associado a espécies de plantas onde o esquilo não utiliza poleiros diferenciados de despolpa e alimentação ou que a taxa de armazenamento de frutos acima do solo é superior às demais. Nestas plantas, as taxas de predação são maiores e o tempo de permanência, menor. Este pode ser um indicativo de que *S. aestuans* atua, predominantemente, como predador em espécies em que exibe um padrão de manipulação caracterizado como de baixo investimento. Estes resultados mostram que, embora *S. aestuans* apresente uma dieta generalizada, esta espécie é seletiva na atividade de armazenamento e manipulação de frutos e, portanto, mesmo que ele possa visitar e consumir frutos de espécies onde os dispersores efetivos se encontram ausentes, ele não necessariamente deverá atuar como dispersor destas espécies.

As interações mutualísticas entre plantas e animais apresentam uma profunda influência na dinâmica e na diversidade de comunidades, onde desempenham um papel central nos aspectos reprodutivos de plantas e na história de vida destes animais (Jordano *et al.* 2003). São poucos os trabalhos relacionados ao padrão de forrageamento de predadores de sementes da floresta Atlântica e as suas influências nas características reprodutivas das plantas associadas. Este trabalho tem como principal mérito apresentar padrões de comportamento até então não quantificados ou presenciados e fornecer subsídios para investigações mais profundas no que se refere às interações mutualísticas envolvendo esta espécie de esquilo em floresta Atlântica.

5.1.2. Aspectos Reprodutivos das Espécies de Plantas

As espécies de plantas preferencialmente manipuladas por *S. aestuans*, aquelas que se beneficiaram com as maiores taxas de remoção ou armazenamento, possuíam um conjunto determinado de características relacionadas à fenologia de frutificação e à produtividade: grande produção de frutos e sincronia de frutificação. Entretanto, estas espécies apresentaram padrões diferenciados no que se refere aos intervalos entre eventos de reprodução. As espécies de *Arecaceae* apresentaram produção anual, enquanto as espécies de *Licania* produziram frutos num período supra-anual.

A taxa de remoção das espécies de sementes pode variar entre anos, dependendo da disponibilidade absoluta e relativa das sementes e do valor nutricional relativo das mesmas (Smallwood & Peters 1986). Em anos de escassez, todas as sementes consumíveis são rapidamente removidas e, em anos de alta produção, os animais podem se concentrar em espécies preferidas (Jansen & Forget 2001).

Durante os anos de realização deste trabalho, foi presenciada a frutificação de duas espécies de *Licania*, as quais apresentaram síndromes características para a dispersão por roedores e produção supra-anual. De acordo com Jansen & Forget (2001), em um ano de alta produção, as espécies de roedores *scatterhoarders* só iniciaram a remoção dos diásporos de espécies comumente visitadas, como *Carapa procera* (*Meliaceae*), depois que a produção de *Licania alba* foi completamente cessada. Espécies deste gênero parecem apresentar um padrão de frutificação com intervalos irregulares entre períodos de frutificação, sincronizada e massiva, padrão que Janzen (1971) denominou de *masting*.

Em anos de *masting*, as espécies de plantas com dispersão associada a predadores de sementes podem ser beneficiadas pela diminuição da predação pós-dispersão (Kelly & Sork 2002); em compensação, a distância de

dispersão pode ser menor devido à diminuição da necessidade de realocação das sementes dos locais de armazenamento em função da alta produção de sementes (Vander Wall 2001).

Parece, portanto, que este é um padrão comum em comunidades de florestas tropicais, onde o padrão de forrageamento de roedores *scatterhoarders* pode estar modulado a intervalos anuais e supra-aneais. Espécies arbóreas com safra anual e que são visitadas com mais frequência por estes roedores podem vivenciar um relaxamento de predação em anos de frutificação de espécies que apresentam *masting*. Neste caso, o padrão de recrutamento de plantas dispersadas por *scatterhoarders* pode não só responder à ação direta destes roedores, mas também à dinâmica de outras populações de plantas indiretamente envolvidas. A explicação do padrão demográfico destas espécies, portanto, não pode ser explicado somente pela ação de predação e armazenamento efetuados pelos roedores, mas sim por toda a rede de interações envolvidas.

5.1.3. Conseqüências na Demografia de Espécies Arbóreas

Embora as distâncias médias de enterramento, observadas nos testes realizados no MBML, para as espécies de *Licania*, tenham variado entre 8 e 11 m de distância em relação à fonte do recurso, foi presenciada a atividade de realocação. Segundo Vander Wall (2002) e Jansen *et al.* (2002), a realocação resulta numa distribuição menos agregada, em relação à primeira armazenagem, e num maior distanciamento em relação à planta-mãe. Este contexto explicaria a distribuição aleatória e uma maior distância entre adultos coespecíficos, para estas três espécies, como observado no interior dos 2 ha amostrados em condições naturais, na Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL).

A maior parte das grandes sementes dispersadas por animais *scatterhoarders* são, provavelmente, movidas várias vezes antes de encontrarem o seu destino final (germinação, consumo ou morte) (Vander Wall 2002). Este autor encontrou, na atividade de forrageamento de um roedor *scatterhoarder* (*Tamias amoenus*), um complexo processo constituído por vários estágios, no qual as sementes eram mudadas de local de armazenamento após a primeira dispersão. Este comportamento foi associado a uma adaptação para garantir a preferência de realocação e predação destas sementes e evitar a pilhagem por outros roedores. Como padrão inferido a partir destas observações, muitas sementes serão comidas ou levadas para locais de armazenamento conjunto (muitas sementes em um mesmo local), onde elas, provavelmente, serão consumidas ou morrerão. Porém, um número significativo de sementes alcançará locais adequados à germinação. E ainda, segundo este autor, se o trabalho acima descrito fosse encerrado após o armazenamento inicial (formação do primeiro depósito) e se fosse assumida que a remoção a partir destes depósitos seria equivalente à mortalidade das sementes (como é geralmente feito), ele teria perdido 92% da sobrevivência das sementes (sobrevivência do primeiro depósito foi de 1% e, após a 5ª realocação, foi de 13,6%).

Jansen & Forget (2001) quantificaram o padrão de realocamento descrito acima para um roedor *scatterhoarder* em floresta neotropical (*Myoprocta achouchy*) e chegaram às mesmas conclusões, ou seja, de que a taxa de sobrevivência e a distância em relação à fonte aumentam à medida que vão ocorrendo realocações. Estes autores foram os primeiros a determinar um destino final de sementes dispersas por *scatterhoarders*, em floresta tropical úmida, com vetor de dispersão determinado e a uma distância superior a 50 m (4% a 112 metros).

Como já foi dito, os resultados mostram que, embora *S. aestuans* apresente uma dieta generalizada, esta espécie é seletiva na atividade de armazenamento e manipulação de frutos e, portanto, mesmo que ele possa visitar e consumir frutos de espécies onde os dispersores efetivos se encontram ausentes, ele não necessariamente deverá atuar como dispersor destas espécies. Porém, ele pode atuar em trocas compensatórias de dispersão entre espécies filogeneticamente não relacionadas, mas que compartilham um recurso em comum (Wright 2003), como foi argumentado na discussão da hipótese 2 do capítulo III. *S. aestuans* assumiria, neste caso, a dispersão efetiva de espécies de plantas com dispersão mediada por roedores *scatterhoarders* terrestres ou que atuam na dispersão secundária. Neste estudo, foram verificadas taxas significativas de remoção de *L. kunthiana* e *L. leptostachya* na dispersão secundária. Além disso, os indícios de que esta remoção foi efetivada, principalmente, por *S. aestuans* é muito alta (observação direta dos eventos de remoção e presença de marcas específicas nos frutos predados no solo).

Porém, Wright (2003) relata que, em locais onde foram eliminados (por efeito de caça) sete dos nove dispersores de duas espécies de Arecaceae (*Astrocaryum standleyanum* e *Attalea butiraceae*), os agentes de dispersão resilientes, *Sciurus granatensis* e *Proechimys semispinosus* foram responsáveis por menos de 12% da dispersão que era realizada na presença de todos os dispersores. Entretanto, trabalhos mais detalhados sobre a influência de *S. aestuans* em locais defaunados e sua atuação como agente de dispersão em espécies de plantas em que dispersores efetivos se encontram ausentes ainda são necessários, já que não se conhece a fundo os mecanismos e/ou a própria dinâmica referentes aos processos de compensação.

Existe apenas uma citação na bibliografia especializada de que *S. aestuans* atuaria em troca compensatória de dispersão. Segundo Bordignon & Monteiro-Filho (2000), a dispersão efetiva de *Araucaria angustifolia* por *S. aestuans*, em fragmentos urbanos, é comprovada não só através do enterramento dos pinhões, sem danificá-los, mas também pelo fato de levá-los para locais distantes (> 25 m) em relação à planta-mãe. Estes autores concluem que o esquilo pode atuar como importante recuperador de áreas florestais alteradas pelo homem, particularmente na Mata de Araucária. Entretanto, em ambientes não alterados, Müller (1986) considera a gralha-azul (*Cyanocorax caeruleus*) como a única dispersora efetiva de pinhões, além dos dispersores ocasionais *S. aestuans* e *Coendou preensilis*, os quais são os principais predadores de sementes de Mata de Araucária.

Como dispersor efetivo de espécies com grandes sementes, o padrão de frugivoria de *S. aestuans* influencia na distribuição demográfica das populações destas espécies, numa pequena escala espacial, de poucos hectares (Peres & Baidier 1997, Fragoso *et al.* 2003). Tal escala seria o resultado de limites associados, principalmente, a sua área de vida (2,17 a 6,5 há, conforme Bordignon & Monteiro-Filho 1999) e ao padrão comportamental, de armazenamento próximo à planta-mãe (até 30 metros, conforme Pimentel & Tabarelli 2004). Porém dados relativos a realocação de frutos indicam que roedores *scatterhoarders* podem deslocar diásporos para além da distância estimada para o primeiro armazenamento (até 50 m), chegando a até 112 m de distância em relação à fonte de propágulos (Jansen *et al.* 2002), a partir de sucessivas trocas de locais de armazenamento. E, como *S. aestuans* apresentou, em sua atividade de frugivoria, esta característica, pode ser considerado como um dos principais dispersores de grandes sementes da floresta Atlântica. Trabalhos recentes ainda consideram esta espécie apenas como predadora de diásporos (Costa 2004), negligenciando a sua verdadeira função na manutenção de populações de plantas neste domínio florestal.

5.2. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Atualmente, existem fortes indícios de que a atividade de caça e/ou a perda de habitat elimina vertebrados-chave que atuam na dispersão de espécies arbóreas, podendo inibir a germinação de sementes e diminuir o recrutamento de plântulas (Asquith *et al.* 1999, Silva & Tabarelli 2000, Wright *et al.* 2000, Laurance 2001, Wright & Duber 2001, Wright 2003). Além disso, novas e importantes predições relativas à biodiversidade e conservação para os trópicos afirmam que efeitos em cascata provenientes dos processos de fragmentação e envolvendo as interações árvores-insetos-vertebrados apresentam potencial de romper, drasticamente, muitos processos ecológicos básicos por extensas áreas (Tabarelli *et al.* 2004).

Ao mesmo tempo em que se tem conhecimento do efeito da defaunação e dos efeitos em cascata relacionados à fragmentação nas interações entre dispersores e plantas, pouco se conhece sobre a dinâmica destas interações, seus detalhes de funcionamento e seus padrões de variação temporal. Pesquisas relacionadas aos padrões de frugivoria de vertebrados dispersores ou predadores de sementes, e as características reprodutivas de espécies vegetais e suas interações, devem ser considerados como prioridade, no sentido de proporcionarem fundamentação teórica a estudos que envolvam a conservação, o manejo e a regeneração de remanescentes florestais.

5.3. CONCLUSÕES

- i. *S. aestuans* apresenta um padrão de seletividade em relação às atividades de remoção e de armazenamento de frutos, atuando preferencialmente em poucas espécies de plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas, podendo apresentar safra anual ou não.
- ii. A atividade de sinzoocoria associada a roedores, na qual os diásporos coletados são transportados para locais de estocagem (enterramento), somente foi realizada nas espécies de plantas em que *S. aestuans* utilizou sementes como recurso. Em espécies em que a alimentação foi baseada na polpa dos frutos, o esquilo não efetivou deslocamento e/ou armazenamento.
- iii. Comparando-se espécies arbóreas que apresentaram a síndrome de dispersão encontrada, neste trabalho, para *S. aestuans*, este roedor apresentou uma maior frequência de visitação e um padrão de manipulação dos frutos mais elaborado nas espécies com maior produtividade, com frutos de maior tamanho e dureza e sementes menos perecíveis.
- iv. Ainda em relação a espécies arbóreas classificadas na mesma síndrome de dispersão, *S. aestuans* removeu e armazenou um maior número de diásporos daquelas espécies que apresentaram frutos maiores.
- v. Foi verificado que *S. aestuans* apresenta, no seu padrão de forrageamento, a realocação de diásporos (troca de locais de armazenamento); padrão, este, observado para outras espécies de *scatterhoarders*. A

- importância desta observação se baseia no fato de que tal atividade pode resultar em uma distribuição menos agregada, em relação à primeira armazenagem, e em um maior distanciamento em relação à planta-mãe.
- vi. Dados comparativos entre a distância de enterramento efetivada por *S. aestuans* e a sombra de sementes originária da planta-mãe, em duas espécies de *Licania*, demonstraram que o esquilo atua de forma decisiva no recrutamento e na distribuição espacial destas espécies arbóreas.
 - vii. Resultados obtidos na identificação dos agentes de remoção mostraram *S. aestuans* como o único roedor observado no fragmento estudado e, conseqüentemente, o principal agente de remoção das espécies estudadas. O que o caracteriza como um importante dispersor em fragmentos defaunados.
 - viii. Os dados também indicam que *S. aestuans* é uma espécie seletiva na atividade de armazenamento e manipulação de frutos e, portanto, mesmo que ele possa visitar e consumir frutos de espécies onde os dispersores efetivos se encontram ausentes, ele não necessariamente deverá atuar como dispersor destas espécies. Neste caso, *S. aestuans* irá atuar em trocas compensatórias específicas, em pequenos fragmentos defaunados, e agirá, provavelmente, como predador de sementes para um grande espectro de espécies, o que pode acarretar em perda da diversidade arbórea a médio ou a longo prazo.

5.4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASQUITH, N. M.; TERBORGH, J.; ARNOLD, E. & RIVEROS, C. M. The fruits the agouti ate: *Hymanaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 229–235, 1999.
- BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Seasonal food resource of the squirrel *Sciurus ingrami* in a secondary Araucaria Forest in Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna & Environment**, v. 34, p. 137–140, 1999.
- BORDIGNON, M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). **Arquivos de Ciência Veterinária**, v. 3, n. 2, p. 139–144, 2000.
- COSTA, C. P. A. **Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal**. 2004. Tese de Doutorado em Ecologia. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, 2004.
- FRAGOSO, J. M. V.; SILVIUS, K. M. & CORREA, J. A. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. **Ecology**, v. 84, n. 8, p. 1998–2006, 2003.
- HADJ-CHIKH, L. Z.; STEELE, M. A. & SMALLWOOD, P. D. Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypothesis. **Animal Behaviour**, v. 52, p. 941–948, 1996.
- JANSEN, P. A. & FORGET, P.-M. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. *In*: BONGERS, E. (ed.). **Dynamics and plant–animal interactions in a neotropical rainforest**. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 2001. p. 275–288.
- JANSEN, P. A.; BARTHOLOMEUS, M.; BONGERS, F.; ELZINGA, J. A.; OUDEN, J. & VAN WIEREN, E. E. The role of seed size in dispersal by scatter-hoarding rodent. *In*: LEVEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 209–225.
- JANZEN, D. H. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 2, p. 465–492, 1971.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. N. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. **Ecology Letters**, v. 6, p. 69–81, 2003.

KELLY, D. & SORK, V. L. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 427–447, 2002.

LAURANCE, W. F.; COCHRANE, M. A.; BERGEN, S.; FEARNSIDE, P. M.; DELAMÔNICA, P.; BARBER, C.; D'ANGELO, S. & FERNANDES, T. The future of Brazilian Amazon. **Science**, v. 291, p. 438–439, 2001.

MÜLLER, J. A. **A influência dos roedores e aves na regeneração da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.** 1986. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, 1986.

PERES, C. A. & C. BAIDER. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 1–21, 1997.

PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 74–84, 2004.

SILVA, J. M. C. & TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72–73, 2000.

SMALLWOOD, P. D. & PETERS, W. D. Grey squirrel food preferences: the effects of tannin and fat concentration. **Ecology**, v. 67, p. 168–174, 1986.

SMALWOOD, P. D.; STEELE, M. A. & FAETH, S. H. The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak–dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination. **American Zoologist**, v. 41, n. 4, p. 840–851, 2001.

STAPANIAN, M. A. & SMITH, C. C. A model for scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. **Ecology**, v. 59, p. 884–896, 1978.

STAPANIAN, M. A. & SMITH, C. C. Density–dependent survival of scatterhoarded nut: an experimental approach. **Ecology**, v. 65, p. 1387–1396, 1984.

STEELE, M. A.; HADJ–CHIKH, L. Z. & HAZELTINE, J. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil–infested acorns. **Journal of Mammalogy**, v. 77, n. 2, p. 305–314, 1996.

STEELE, M. A.; SMALLWOOD, P. D.; SPUNAR, A. & NELSEN, E. The proximate basis of the oak dispersal syndrome: detection of seed dormancy by rodents. **American Zoologist**, v. 41, n. 4, p. 852–864, 2001.

TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. & GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.

VANDER WALL, S. B. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. **Oikos**, v. 74, p. 533–537, 1995.

VANDER WALL, S. B. The evolutionary ecology of nut dispersal. **Botanical Review**, v. 67, p. 74–117, 2001.

VANDER WALL, S. B. Secondary dispersal of Jeffrey Pine seeds by rodent scatter–hoarders: the roles of pilfering, caching and variable environment. *In*: LEVEY, D. J.; SILVA, W. R. & GALETTI, M (eds.). **Seed dispersal frugivory: ecology, evolution and conservation**. CAB International, 2002. p. 193–208.

WRIGHT, S. J. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1/2, p. 73–86, 2003.

WRIGHT, S. J. & DUBER, H. C. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. **Biotropica**, v. 33, n. 4, p. 583–595, 2001.

WRIGHT, S. J.; ZEBALLOS, H.; DOMÍNGUEZ, I; GALLARDO, M. M.; MORENO, M. C. & IBÁÑEZ, R. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. **Conservation Biology**, v. 14, p. 227–239, 2000.

RESUMO

As interações planta–dispersor modulam o valor adaptativo das espécies de plantas e animais, atuando diretamente nas características reprodutivas das espécies vegetais e na história de vida dos animais. O padrão de frugivoria influencia no padrão da chuva de sementes de plantas, nas taxas de predação por invertebrados e, conseqüentemente, na germinação, sobrevivência de plântulas e no recrutamento de adultos. Considerando que as características demográficas de uma espécie são resultantes do recrutamento de indivíduos adultos, o padrão de forrageamento de animais dispersores é parcialmente responsável pela manutenção da organização de comunidades. No que se refere à dispersão mediada por roedores *scatterhoarders*, é sugerido um padrão de adaptação ao sistema planta–dispersor em que as plantas envolvidas investiriam na produção de sementes grandes e comestíveis e com grande produção e maturação sincronizada, para que a oferta de recurso seja atraente para os predadores. E, em contrapartida, estes roedores realizariam armazenamento (por enterramento), para evitar competição, e propiciariam uma maior realocação de sementes, as quais seriam enterradas em baixas densidades e distantes da fonte do recurso, o que as protegeria do ataque de outros predadores. O enfoque desta pesquisa foi reconhecer padrões no comportamento do roedor *scatterhoarder*, *Sciurus aestuans*, com o objetivo de estabelecer parâmetros relacionados à atividade de frugivoria e de avaliar seus efeitos nas características populacionais de espécies arbóreas. Esta pesquisa foi realizada em fragmentos de floresta ombrófila densa montana no município de Santa Teresa (ES). Os fragmentos estudados apresentam influências de processos causadores de defaunação. As espécies envolvidas nos experimentos podem ser incluídas, a partir das características morfológicas dos seus frutos, na síndrome específica associada à dispersão por roedores. As espécies estudadas foram: (1) *Attalea oleifera*, *Syagrus pseudococos*, *S. ruschiana*, *Polyandrococos caudescens*, *Bactris setosa* e *Euterpe edulis* da família Arecaceae; (2) *Licania kunthiana* e *L. leptostachia* da família Chrysobalanaceae; (3) *Caryocar edule* da família Cariocaraceae; (4) *Hymenea aurea* da família Caesalpinaceae; e (5) *Vantanea obovata* da família Humiriaceae. Os resultados indicam uma seletividade de *S. aestuans*, quando comparadas diferentes espécies com a mesma síndrome associada a roedores. O esquilo prefere espécies de plantas com alta produção, grandes frutos com poucas sementes envolvidas por endocarpos resistentes e que não são usadas por outros predadores de sementes arborícolas. E, dentro desta síndrome, foi observada uma maior permanência de *S. aestuans* e um padrão de manipulação dos frutos mais elaborado em espécies com maior produtividade e com frutos de maior tamanho e dureza. Além disso, houve uma comprovação direta de menores taxas de predação e maiores taxas de armazenamento para espécies com frutos maiores. São poucos os trabalhos relacionados ao padrão de forrageamento de predadores de sementes da floresta Atlântica e as suas influências nas características reprodutivas das plantas associadas. Este trabalho tem como principal mérito apresentar padrões de comportamento até então não quantificados ou presenciados e fornecer subsídios para investigações mais profundas no que se refere às interações mutualísticas envolvendo esta espécie de esquilo em floresta Atlântica.

ABSTRACT

The plant–disperser interactions influence the adaptive values of plants and animals, acting directly on the reproductive characters of plant species and life histories of animal species. The frugivory pattern influences the seed shadow patterns of plants, the predation rates by invertebrates and consequently the germination, seedling survival and adult recruitment. Considering that the demographic characters of plant species are affected by adult recruitment, it follows that foraging patterns of animal dispersal agents are partially responsible for the maintenance of community organization. In relation to the seed dispersal mediated by scatterhoarder rodents, it is expected that plant species adapt to plant–disperser systems, investing in a high production of large, edible seeds with synchronized maturation to attract predators. In return, the rodent species would scatterhoard, decreasing competition and providing a great seed distribution. The seeds would be cached in low densities and distant from parental trees, which would protect them from predator attacks. This study aimed to describe the frugivory pattern of the scatterhoarder rodent, *Sciurus aestuans*, to establish parameters related to frugivory activities and to evaluate their effects on population characteristics of tree species. This research project was conducted at Atlantic forest fragments located at Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil. The studied forest fragments present some defaunation, being influenced by anthropogenic activities. The plant species investigated here show fruits whose morphological characters fit well to a seed dispersal syndrome by rodents. The following plant species were studied: (1) *Attalea oleifera*, *Syagrus pseudococos*, *S. ruschiana*, *Polyandrococos caudescens*, *Bactris setosa* and *Euterpe edulis* (Arecaceae); (2) *Licania kunthiana* and *L. leptostachia* (Chrisobalanaceae); (3) *Caryocar edule* (Cariocaraceae); (4) *Hymenea aurea* (Caesalpinaceae); and (5) *Vantanea obovata* (Humiriaceae). Different fruit species from the same seed dispersal syndrome were differently manipulated and consumed by *S. aestuans*, which indicates the existence of a selective behavior in this animal species. The squirrel preferred plant species with a high productivity, with large fruits containing few seeds covered by a rigid endocarp and that are not utilized by other arboreal seed predators. *S. aestuans* spend more time and showed a more complex fruit manipulation pattern in plant species characterized by higher productivity and larger, harder fruits, when comparing different species within the range of characters present in the typical seed dispersal syndrome. In addition, lower predation rates and higher caching rates were observed for plant species with larger fruits. There are few works dealing with the foraging patterns of seed predators from the Atlantic forest and their influence on the reproductive characters in the associated plant species. This study is relevant for showing inedited or not fully quantified behavioral patterns, providing a basis to more profound investigations of the mutualistic interactions involving *S. aestuans* at Atlantic forest.
