

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



SAZONALIDADE NA DIETA DE VERTEBRADOS FRUGIVOROS EM UMA
FLORESTA SEMIDECIDUA NO BRASIL

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Mauro Galetti Rodrigues
e aprovada para concessão de título
Campinas, 25/02/92

MAURO GALETTI RODRIGUES

Leonora Morellato

Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Orientadora

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos
para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas
(Ecologia).

1992

Campinas

R618s

17383/BC

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
BIBLIOTECA GERAL

"Fui a floresta porque queria viver profundamente
e sugar a essência da vida.

Eliminar tudo o que não era vida.

E não, ao morrer, descobrir que não vivi."

Aos Frugívoros da Santa Genebra.

à Moysés, Marilena e Maristela.

Agradecimentos

- Aos meus pais Moysés e Marilena pelo apoio e dedicação nesses 25 anos de vida. Obrigado!
- Aos meus avós (Cecílio e Maria, em memória) e Pedro e Nair pela lição de perseverança.
- Aos meus grandes amigos que mudaram minha maneira de pensar sobre a vida: Isaac, Marco Aurélio, Luciana, Caio, Marcos, Fabião, Paulinho, Silvana, Rudi, Suzana e Maristela. *Carpe diem!*
- Aos amigos que deixaram um bilhetinho azul e se foram (pra melhor) mas que fazem muita falta: Maeve, Tchella, Gilson, Gis, Carlinhos, Mano e ao meu irmão Marcos.
- Aos colegas do curso da pós-graduação pelo encorajamento e discussões valiosas: Fred, Nena, Sirayama, Emerson, Dú, Glória, Pira, Paulo Inácio, Joaquim, Rudi, Bel, Celso, Sérgio Mendes, Adriano, Monique e Márcia. Valeu negada!
- Aos profs Emygdio L. Monteiro-Filho e Eleonore Z. Setz pela iniciação ao estudo dos primatas.
- Aos meus "My capitain, oh! Capitain": Ivan Sazima, Paulo Oliveira, Marlies Sazima e Keith Brown.
- Aos professores do curso de campo de Linhares-91, por me ter ensinado que nada sei: W. Benson, Bill Magnusson, Douglas Stotz, John Hay, Bruce Williamson, Flávio M. dos Santos, Luís Duarte, Fosca Pedini e João Vasconcelos Neto.
- Aos colegas do curso Ecologia da Dispersão de Sementes pelas valiosas sugestões, em especial aos profs. João Semir e Wesley R. Silva.
- Aos meus amigos pelo sorrisos e abraços sinceros e rotineiros: Roberta, Lu (Sertão), Angela, Crisinha, Sil, Mariane e Nadja.
- A **Sociedade dos Biólogos Vivos**: Rudi, Flávia, Luciano, Bacú, Marcão, Isaac, Luciana, Fábio, Marcos, Maristela, Junior, Elem, Adriano, Sílvia, Fred e Nena por manterem viva a discussão científica sem formalidades.
- Ao meu irmão Marcelo pela ajuda no computador e nos FAX da vida com sua ajuda sempre sincera, obrigado.

As pessoas que me ajudaram na coleta de dados e que partilho os trabalhos: Maristela Paschoal, Fernando Pedroni, Marco Aurélio Pizo e L. Patrícia C. Morellato.

Ao Fernando, pelas brigas, discussões, apoio nas coletas de campo e pelos desenhos artísticos da tese.

Ao Léio: Marcos, Isaac, Brian, Valtinho, Gis, Rick, Marcel, Beto e Rodrigo pelos momentos de "pop-star". *Comme un baby!*

A Nena pela ajuda final na estatística.

As músicas de Billy Holiday, Louis Armstrong e Pat Metheny pelos momentos de reflexão.

Aos professores Hermógenes de Freitas Leitão Filho, Jorge Tamashiro e João Semir pelas identificações botânicas e pelo apoio incessante.

A minha banca examinadora: Wesley R. Silva, Ivan Sazima, Hermógenes de Freitas Leitão-Filho e Emygdio L. Monteiro-Filho pelas sugestões *pertinentes*.

A minha banca examinadora não oficial: Marco Aurélio, Fernando, Meire e Maristela pelas sugestões e correções gramaticais.

Ao pessoal da Biblioteca: Zilda, Norma, Lavinia, Juarez, Ana e Henze pela ajuda e disposição constante.

Ao Rudi pelas referências de última hora e pela apresentação das idéias *beats* de Keruac e Bukowski.

Aos meus amigos de fé e irmãos camaradas: Isaac e Marcão.

Ao Júnior e Paulo Roberto pelo "papos-furados" na salinha, que também são importantes para descontrair.

Ao pessoal do xerox (Toninho e Joaquim) pela ajuda incessante.

A FAPESP e CAPES pelo apoio financeiro, sem o qual esse trabalho não seria realizado profissionalmente.

Ao Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) pelos dados de temperatura e pluviosidade.

A Fundação José Pedro de Oliveira e especialmente aos guardas da Santa Genebra pela amizade, incentivo, disposição, solidariedade e valiosas informações sobre a fauna e flora da mata.

Aos Drs. John Terborgh, Pierre Charles-Dominique, Annie Gautier-Hion, Bette Loiselle e Nat Wheelwright pelas sugestões e discussões valiosas.

A minha amiga e super-orientadora pelo apoio constante, sugestões, incentivo, brigas, tapas e beijos: L. Patricia Morellato.

Enfim, a pessoa mais importante na minha vida. Minha amiga, companheira, incentivadora, analista, namorada, Maristela (Xuxu) por ter me acompanhado nos anos mais movimentados e felizes da minha vida. Pelo amor e carinho sincero, obrigado!

INDICE

Resumo.....	i
Abstract.....	ii
Introdução.....	1
Area de Estudo.....	5
Metodologia.....	8
Análise de Dados.....	13
Resultados	
Produção Primária e Fenologia.....	14
Dieta dos Frugívoros.....	18
Sazonalidade na Dieta.....	41
Escolha dos Frutos.....	46
Sobreposição de Nicho.....	50
Discussão	
Produção Primária e Fenologia.....	53
Dieta dos Frugívoros.....	54
Sazonalidade na Dieta.....	60
Escolha dos Frutos.....	62
Sobreposição de Nicho.....	66
Eficiência na Dispersão de Sementes.....	72
Plantas sem Dispersores?.....	75
Espécies-Chave.....	77
Estrutura da Comunidade.....	79
Divisão da Guilda de Frugívoros.....	81
Conclusões.....	85
Bibliografia.....	87

Resumo

A escolha de frutos e a dieta sazonal de esquilos (*Sciurus ingrami*), bugios (*Alouatta fusca*), macacos-prego (*Cebus apella*), morcegos (*Artibeus lituratus*), maritacas (*Pionus maximiliani*) e 32 espécies de aves de pequeno porte foi estudada durante 44 meses em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. As mudanças na dieta destes frugívoros foram monitoradas juntamente com a sazonalidade de frutos. Foi possível dividir a comunidade de frugívoros em cinco grupos de acordo com a utilização do fruto e sobreposição alimentar. Entre as espécies predadoras de sementes foi possível separar as espécies em predadores sazonais de sementes (*Alouatta* e *Cebus*) e predadores especialistas de sementes (*Pionus* e *Sciurus*). Entre os dispersores de sementes as espécies foram separadas em dispersores ocasionais (*Sciurus*), generalistas (*Alouatta* e *Cebus*) e especialistas (aves e morcegos). Usando o índice sobreposição de nicho de Morisita-Horn foi observada a maior sobreposição entre as espécies de macacos (0.46) e a menor entre as aves e as maritacas (0.06). Entre as pequenas aves a maior sobreposição foi entre duas espécies de Emberizidae (0.70). Não foi encontrada nenhuma espécie-chave de planta para a comunidade, mas algumas espécies foram importantes para uma espécie ou um grupo de frugívoro. Na estação seca, quando ocorre diminuição na disponibilidade de frutos, os macacos prego tornaram-se predadores de sementes e flores, os bugios aumentaram o consumo de folhas e os esquilos consumiram frutos de palmeiras. A disponibilidade de frutos para aves e morcegos ocorreu o ano todo. As relações mutualísticas entre frutos e seus dispersores parecem ser mais evidentes em aves e morcegos, porque muitas espécies de plantas utilizadas por esses vetores apresentam padrão de frutificação sequencial.

Abstract

Seasonal Diet of Frugivorous Vertebrates in a Semideciduous Forest in Brazil.

Fruit choice and seasonal food use by squirrels (*Sciurus ingrami*), howler (*Alouatta fusca*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*), bats (*Artibeus lituratus*), parrots (*Pionus maximiliani*), and 32 small bird species were studied during 44 consecutive months in a semideciduous forest in southeastern Brazil. Changes in the diet of diurnal frugivores were monitored together with fruiting seasonality. It was possible to divide the community of frugivores in five groups according to fruit consumption and niche overlap. Seed predators were divided in seasonals (*Alouatta* and *Cebus*) and specialized (*Pionus* and *Sciurus*). Among the seed dispersers the frugivores were divided in occasional seed dispersers (*Sciurus*), generalists (*Alouatta* and *Cebus*), and specialized (birds and bats). Using Morisita's-Horn index of niche overlap we observed the greatest diet overlap between monkeys species (0.46) and the lower between birds and parrots (0.06). Among passerine birds the greatest diet overlap occurred between four Emberizidae species (0.70). Keystone plant species were not found for the community, but some plant species were important for one, or a group of, frugivorous species. In the dry season when fruit availability is low, the capuchin monkeys become seed predators and flower-eaters, howlers increase their leaf and flower consumption, parrots eat a high amount of flowers, and squirrels eat palm fruits. Fruits were available to small birds and bats throughout the year. The mutualistic relationship among fruits and its dispersers is more evident for birds and bats since many fruit species utilized by these vectors present sequential fruiting.

Introdução:

As florestas tropicais tem sido consideradas como estereótipo do Jardim do Eden, oferecendo fartura de alimento e clima constante durante todo o ano (Terborgh, 1986a; Kricher, 1989). A ausência de sazonalidade e a produção contínua de recursos, como néctar e frutos, foi mencionada nos primeiros trabalhos sobre florestas tropicais (Richards, 1957; Orians, 1969). Entretanto, mesmo as florestas tropicais super-úmidas, como as do sudeste asiático, que não apresentam sazonalidade climática definida, apresentam ciclos na produção de frutos e flores (Leighton & Leighton, 1983). Portanto, assim como nas florestas temperadas, onde a variação climática é bem evidente, nas florestas tropicais os animais que dependem diretamente das plantas para sua alimentação (principalmente os frugívoros e nectarívoros) experimentam períodos de fartura e escassez de alimento (Foster, 1982; Terborgh, 1983; Leighton & Leighton, 1983).

Foster (1982) observou que em Barro Colorado, Panamá, ocorrem dois picos de frutificação durante o ano, mas durante o ano com alterações climáticas provocadas pelo fenômeno do El Niño o segundo pico de frutificação não ocorreu em muitas espécies de plantas. Nesse ano Foster (1982) encontrou maior abundância de carcaças de cutias, coatis, porcos do mato e bugios do que em anos anteriores.

A sazonalidade na floração e na frutificação das plantas tem sido atribuída a fatores fisiológicos (ver Primack, 1985) e ecológicos (Snow, 1965). A estação de frutificação está sujeita a uma variedade de pressões seletivas como: 1. abundância e fidelidade de dispersores (*sensu* McKey, 1975), 2. intensidade da mortalidade de sementes (Janzen, 1969), 3. previsibilidade espacial de habitats e serem colonizados, 4. necessidades específicas para germinação e 5. fenologia de outras espécies que competem pelos mesmos agentes dispersores (Snow, 1965; McKey, 1975).

A estação de frutificação de uma espécie pode ser sincrônica com a maioria das espécies da comunidade ou sequencial a outras espécies (com exceção de *Ficus*, veja Milton et al., 1982). As pressões seletivas que favorecem a sincronia na frutificação das espécies está relacionada a maximização da dispersão das sementes (Snow, 1965), saciação dos predadores de sementes (Janzen, 1969) ou fatores bióticos apropriados para germinação (Morellato, 1991). A frutificação sequencial tem sido interpretada como uma possível adaptação das plantas que compartilham os mesmos dispersores para evitarem a competição (Snow, 1965; Heithaus et al., 1975; Gautier-Hion, 1990). Entretanto, esse fenômeno tem recebido várias interpretações alternativas (Wheelwright, 1985).

Muitas plantas necessitam de animais para dispersarem suas sementes (van der Pijl, 1982) e essa interação tem sido interpretada como uma co-adaptação da planta aos seus dispersores (Janzen, 1980). As interações dos frutos e seus dispersores tem sido relacionadas a diversas características, como cor (van der Pijl, 1982; Janson, 1983; Wheelwright & Janson, 1985), razão entre semente e fruto (Howe & Vande Kerckhove, 1981), sabor (Sorensen, 1983), época de amadurecimento (Wheelwright, 1983), acessibilidade do fruto (Denslow & Moermond, 1982), palatabilidade e conteúdo nutritivo (Herrera, 1982), fenologia do fruto e competição por dispersores (Snow, 1965; Smythe, 1970; Howe & Estabrook, 1977), eficiência do dispersor (McKey, 1975) e, como proposto recentemente, fatores históricos (Charles-Dominique, no prelo).

Apesar dos frugívoros possuírem alta biomassa nos trópicos (Eisenberg, 1980; Terborgh et al., 1990), sendo uma guilda com representantes em todas as classes de vertebrados (incluindo anfíbios, Silva et al., 1989), poucos estudos sobre comunidades de frugívoros tem sido realizados nas florestas tropicais (Gautier-Hion et al. 1985; Leighton & Leighton, 1983; Charles-Dominique, no prelo). A falta de especificidade entre fruto e dispersor sugere que possa ocorrer competição por esse recurso (Wheelwright & Orians, 1982; Gautier-Hion et al., 1985) e, conseqüentemente, as interações entre as plantas e seus vetores de dispersão não

podem ser entendidas sem considerar a partilha de recursos entre os consumidores (Gautier-Hion et al., 1985).

Neste trabalho foram estudadas as interações de 35 vertebrados frugívoros (incluindo aves e mamíferos) e as espécies vegetais por eles consumidas, dando ênfase à morfologia do fruto e à fenologia das plantas. O objetivo foi o de responder basicamente a três questões: O que determina a escolha de frutos pelos frugívoros? Como os frugívoros respondem à sazonalidade na produção de frutos? Existe sobreposição alimentar entre essas espécies de frugívoros?

Area de Estudo

Foram feitas observações sistematizadas sobre a dieta dos vertebrados frugívoros de abril de 1988 a dezembro de 1991 (três anos e nove meses) na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo (22° 49'S; 47° 07'W, 670m de altitude) (Fig. 1). Essa floresta foi fragmentada durante os anos 50 e hoje é circundada por plantações de milho e soja e mais recentemente por habitações humanas (ver Matthes, 1992).

Vegetação

A reserva possui 250 ha de floresta estacional latifoliada (Fernandes & Bezerra, 1990) ou floresta estacional mesófila semidecídua (Rizzini, 1963). Pelo sistema de Holdridge (1967) é classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana ou floresta tropical semidecídua (cf. Longman & Jenik, 1987). Descrição detalhada da vegetação pode ser encontrada em Morellato (1991) e Matthes (1992). As florestas semidecíduas do planalto paulista diferem quanto à flora da floresta atlântica, principalmente por apresentarem muitas espécies decíduas (Leitão-Filho, 1992). As florestas semidecíduas são atualmente um dos ecossistemas florestais mais ameaçados de extinção devido ao desenvolvimento industrial e agrícola que ocorre na sua área de distribuição (Câmara, 1983).

A vegetação da Reserva de Santa Genebra é composta por áreas bastante perturbadas onde predominam trepadeiras e plantas invasoras (ver Castellani, 1986), áreas secundárias

em sucessão avançada onde predominam árvores e arbustos em média com 10 m de altura e áreas pouco alteradas onde predominam árvores de grande porte como o jequitibá (*Cariniana* spp), a copaiba (*Copaifera langsdorffii**) e o jatobá (*Hymenaea courbaril*).

O clima da região é caracterizado por inverno seco com temperaturas baixas (maio a agosto), verão úmido e quente (novembro a fevereiro) e duas estações de transição (março-abril e setembro-outubro). A pluviosidade média anual é de 1360mm e a temperatura média de 20.6° C (Fig. 2).

Fauna

Quanto à fauna, um levantamento preliminar registrou 31 espécies de répteis, 213 espécies de aves e 37 espécies de mamíferos (Willis, 1979; Silva et al., 1992; Sazima & Manzani, 1992). A avifauna sofreu alterações nos últimos anos, principalmente com a extinção local da família Dendrocolaptidae e de várias espécies de Formicariidae (Silva et al., 1992).

Os frugívoros mais comuns da reserva são as pequenas aves e alguns mamíferos diurnos como o bugio (*Alouatta fusca*), o macaco-prego (*Cebus apella*) e o esquilo (*Sciurus ingrami*) (Tabela 1). A fauna de pequenos roedores é pouco conhecida (I. Sazima com. pessoal, H. Bergallo & M. Paschoal, com. pessoal). Entre os frugívoros noturnos os gambás (*Didelphis* spp) e os morcegos são os mamíferos mais comuns.

*Autores dos nomes científicos das plantas estão na Tabela 2

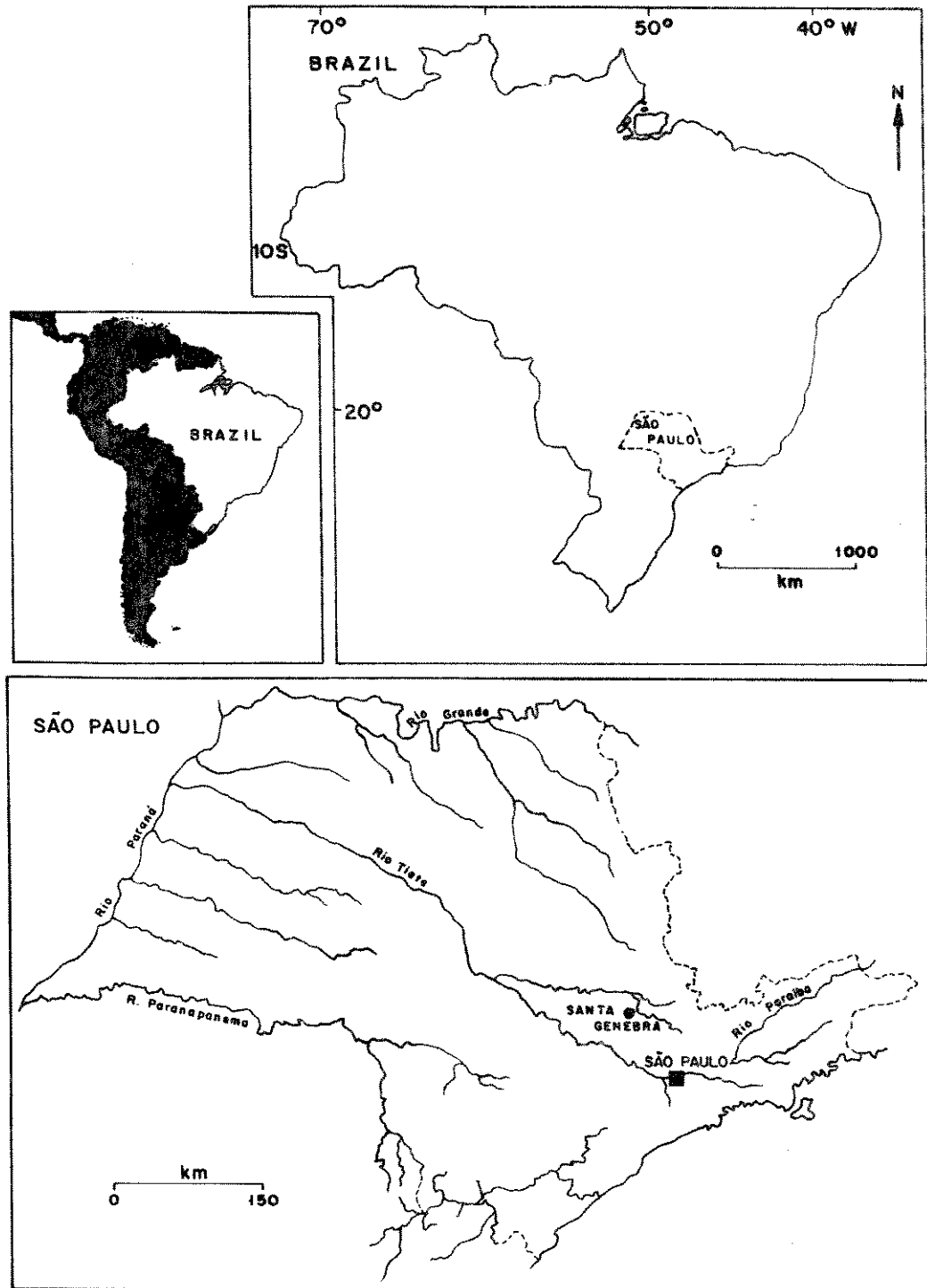


Figura 1. Localização da Reserva de Santa Genebra, Campinas, sudeste do Brasil.

Metodologia

Para determinar a dieta dos vertebrados frugívoros na reserva foram percorridos 5 km de trilhas na borda e no interior da mata (Fig. 3). Cada vez que uma espécie de frugívoro era encontrada alimentando-se de um determinado item vegetal (folha, flor ou frutos) era anotado um turno de alimentação ("feeding bout"). Se o animal observado mudasse de item ou de planta para alimentar-se, um novo turno ("bout") era anotado. Essa metodologia não é a mais eficiente para determinar a dieta total de primatas, onde é sugerida utilizar o método de amostras instantâneas em varredura com um tempo estipulado (*scan samples*, Altmann, 1974). Entretanto, como seguir a maioria dos vertebrados frugívoros da Santa Genebra (aves, esquilos e morcegos) é difícil, foi utilizado o método de registros instantâneos de turnos ("bouts") para padronizar as amostragens de todos os frugívoros.

Foi considerado dispersor de semente o animal que não triturasse as sementes durante a ingestão dos frutos. Para algumas sementes encontradas nas fezes dos animais, foram realizados testes de germinação para verificar se as sementes não eram danificadas no trato digestivo dos animais.

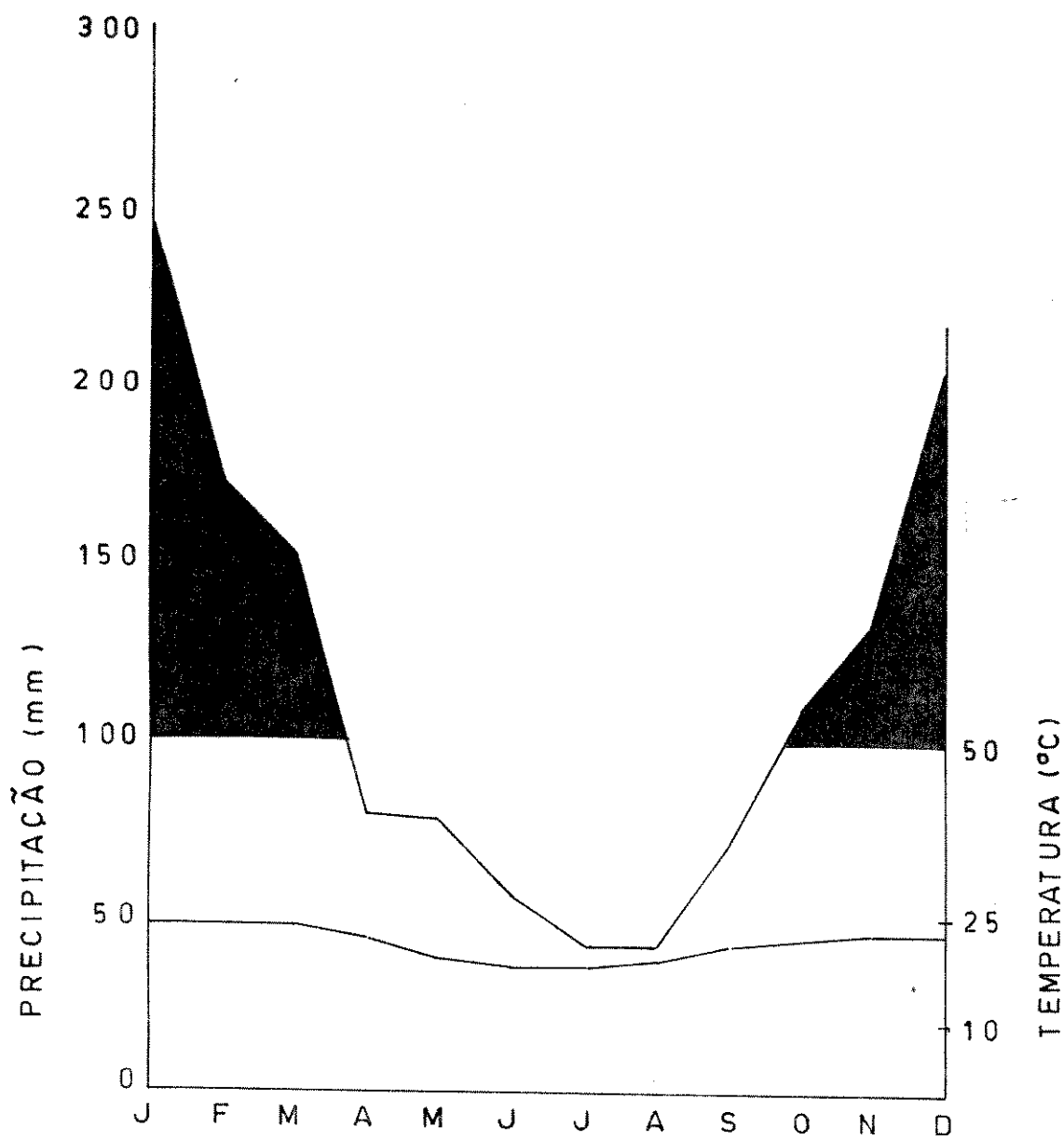


Figura 2. Precipitação e temperatura média máxima e mínima durante o período de 1979-1990 na região de Campinas, São Paulo (dados cedidos pelo Instituto Agronômico de Campinas).

Tabela 1. Características de alguns mamíferos frugívoros não voadores observados na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

Espécie	Peso (kg) ¹	Abundância Relativa ³
MARSUPIALIA		
<i>Didelphis marsupialis</i>	0.5-2.0	+++
PRIMATES		
<i>Cebus apella</i>	1.7-4.5	+++
<i>Alouatta fusca</i>	4.1-7.2	+++
RODENTIA		
<i>Sciurus ingrami</i>	0.1-0.2	++
<i>Coendou villosus</i>	3.0-4.0	+
CARNIVORA		
<i>Dusicyon thous</i>	3.0-4.0 ²	+

1. Baseado em Emmons & Feer (1990).

2. Baseado em Silva (1984)

3. + = raro, ++ = comum, +++ = abundante

A comunidade de frugívoros estudada é composta por duas espécies de macacos (o bugio *Alouatta fusca* e o macaco-prego *Cebus apella*), um esquilo (*Sciurus ingrami*), um morcego (*Artibeus lituratus*), um papagaio (*Pionus maximiliani*) e 32 espécies de aves. As observações sobre a dieta dos morcegos foi realizada durante o ano de 1991 observando-se a presença de frutos ou sementes nos puleiros de alimentação (cf. Kunz, 1982). Dados sobre outros frugívoros noturnos foram registrados ocasionalmente quando esses animais foram encontrados ativos durante o dia.

Foram utilizados os dados de Morellato (1991) sobre a fenologia de árvores, arbustos e lianas para avaliar a disponibilidade de frutos e flores no transeto. A produção primária foi estudada por método de coletores, onde 15 coletores de 1 m² cada foram colocados em uma área de 1 ha no interior da floresta (ver Morellato, 1992 para métodos). Os frutos encontrados nos coletores foram identificados, medidos, secados e pesados (tanto o fruto como as sementes) e caracterizados quanto à síndrome de dispersão aparente (Pedroni et al., 1990). Os frutos consumidos pelos vertebrados obteve-se os pesos frescos.

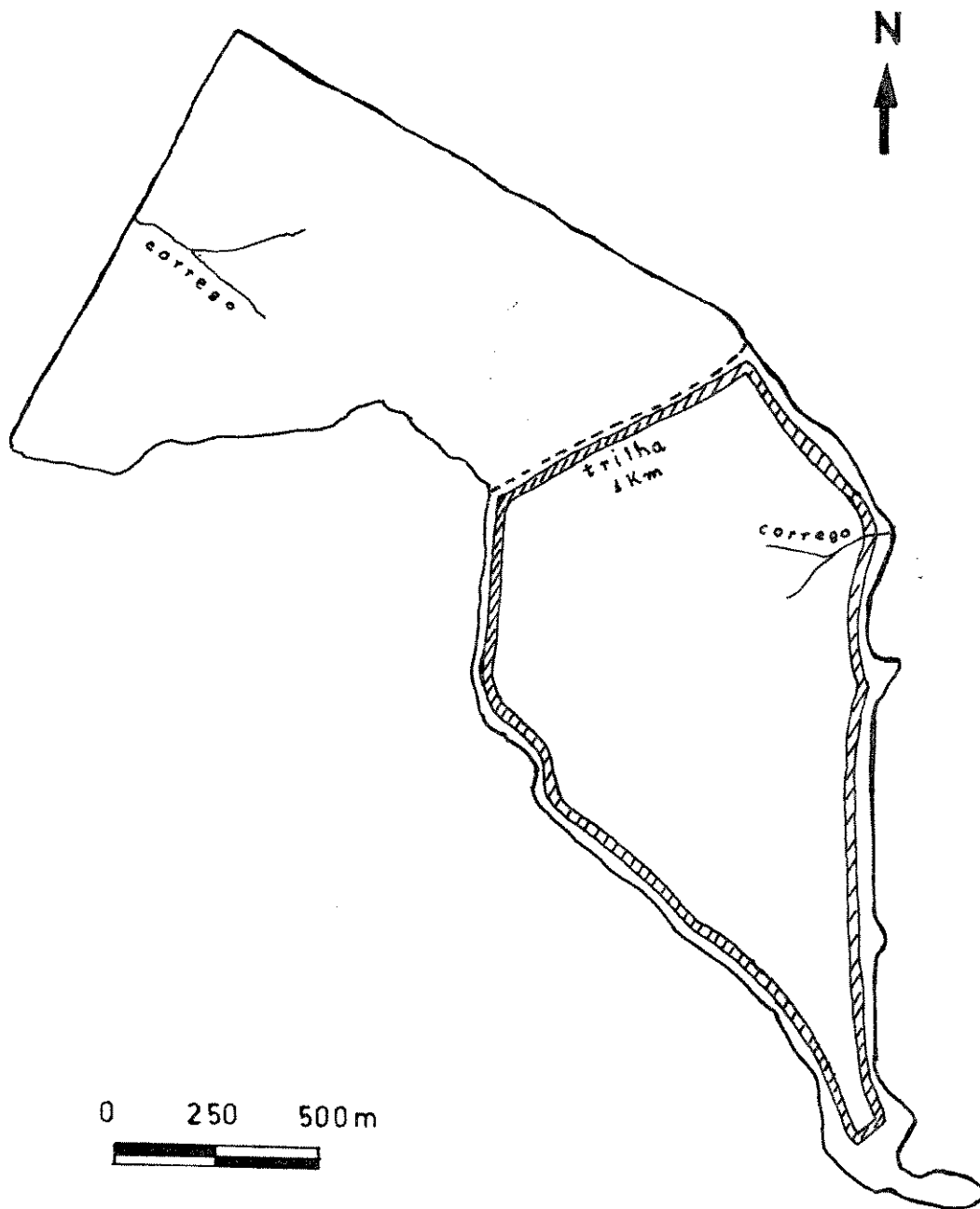


Figura 3. Mapa da Reserva de Santa Genebra, Campinas, mostrando o transecto percorrido durante o estudo.

Análise dos Dados:

Para determinar a sobreposição alimentar entre as espécies estudadas foi utilizado o índice de sobreposição de nicho de Morisita (Horn) (ver Krebs, 1989). Esse índice parece ser mais indicado pois mostra-se independente do tamanho da amostra e da diversidade, embora seja muito sensível a variações na abundância de uma determinada espécie (Wolda, 1981).

$$C = \frac{2\sum x_i y_i}{(\sum x_i^2 + \sum y_i^2)}$$

onde $x_i y_i$ é a proporção do recurso i no total dos recursos usados pelas duas espécies (x e y).

Para a análise da escolha dos frutos pelos frugívoros com base nas características morfológicas foi utilizado o teste de Chi-quadrado (χ^2) (cf. Zar, 1984).

Resultados

Produção Primária e Fenologia

A produção anual de frutos, baseados nos coletores, na Reserva de Santa Genebra foi de 303.54 kg/ha. A maior produção de frutos ocorreu em setembro que corresponde ao mês mais seco do ano (Fig. 4). Na estação seca a maior parte das espécies amostradas nos coletores foram frutos secos, de dispersão autocórica ou anemocórica. A produção de flores também mostrou padrão sazonal, havendo um pico de produção em outubro (estação de transição).

Dos frutos amostrados nos coletores 20% das espécies foram zoocóricas, 65% anemocóricas e 15% autocóricas (N=81), enquanto que no transecto, 40% das espécies de frutos foram zoocóricas, 46% anemocóricas e 12% autocóricas (N= 265).

Ao longo do transecto de 5 km foi observada a fenologia de 265 espécies vegetais (Morellato, 1991). Em setembro ocorreu o pico de frutificação (frutos maduros) e em outubro o pico de floração (Fig. 5). Separados quanto à síndrome de dispersão, o pico de frutificação das espécies que possuem frutos secos (auto e anemocóricas) foi durante a estação seca (inverno). As espécies com frutos zoocóricas apresentaram frutificação constante ao longo do ano, com um aumento de espécies na estação úmida (Fig. 5).

A distribuição das síndromes de dispersão em cada estrato da vegetação (sobdossel e estrato superior) (Fig. 6) variou conforme o tipo de dispersão do diásporo. Foi definido que a altura do sobdossel varia do solo até 8m e do

estrato superior de >8 a 35m. Frutos dispersos pelo vento foram mais comuns entre árvores emergentes e de dossel (e.g. *Cariniana legalis*, *Aspidosperma polyneuron* e *Astronium graveolens*). A maioria das plantas do sobdossel produz frutos zoocóricos e muitos são dispersos por aves (e.g. *Miconia* spp e *Palicourea* spp). Frutos barocóricos ou autocóricos são raros no sobdossel e no estrato superior. Frutos dessa síndrome podem ser dispersos secundariamente por formigas (*Croton* spp) ou roedores (*Dicella bracteosa*) caracterizando uma diplocoria (cf. van der Pijl, 1982).

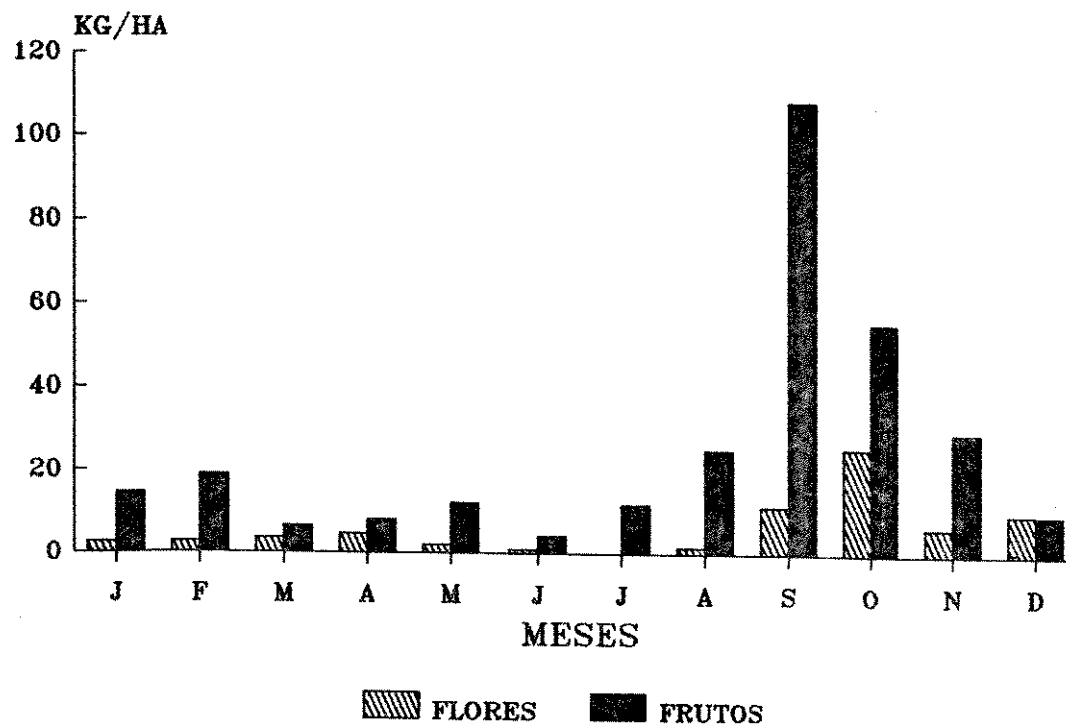


Figura 4. Produção primária das frações fruto e flor durante o ano de 1989-90 na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

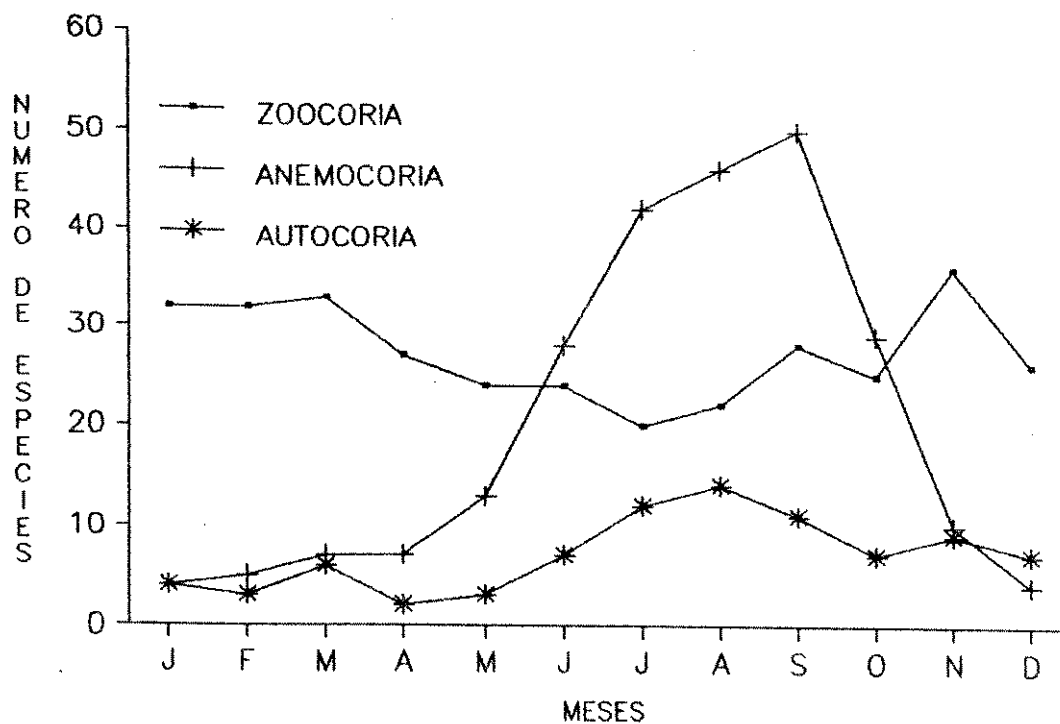
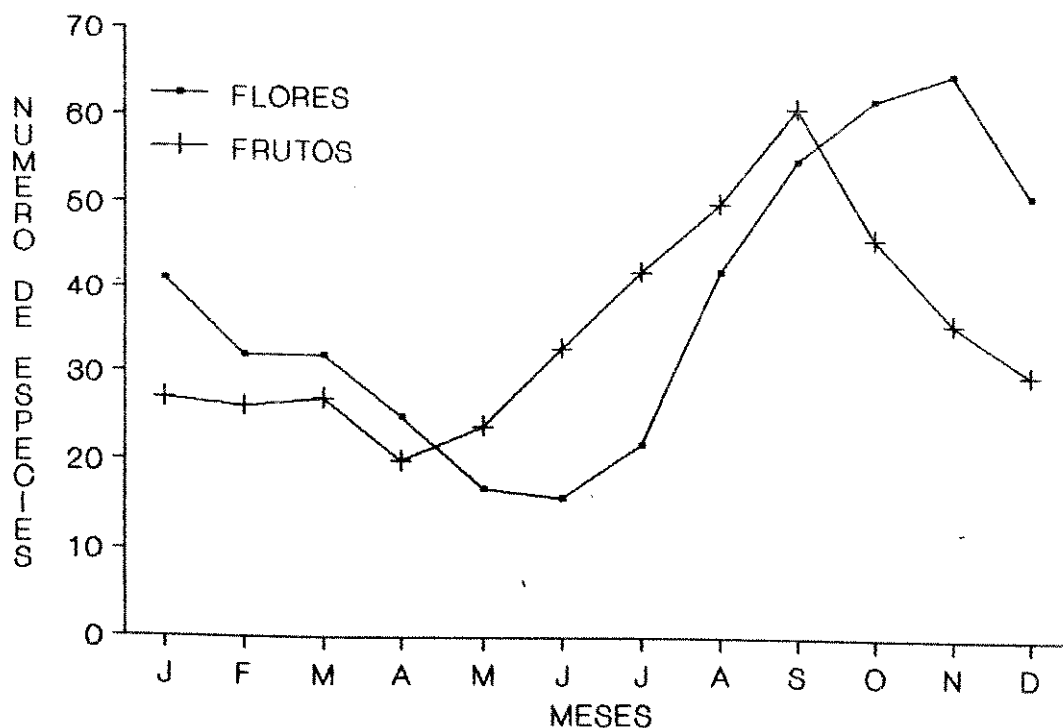


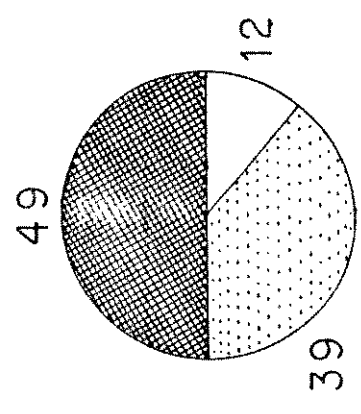
Fig. 5. Número total de espécies em flor e fruto (acima) e síndrome de dispersão (abaixo) ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas (extraído de Morellato, 1991).




Dieta dos Vertebrados Frugívoros

Foram registrados 1476 registros de alimentação ("feeding bouts") para 35 vertebrados frugívoros alimentando-se de 104 espécies de frutos distribuídas em 43 famílias (Tabela 2 e 3). A ordenação das famílias das plantas seguiu Cronquist (1981) e das espécies de aves Sick (1985). Três espécies de frutos consumidos pelos morcegos, encontradas abaixo dos poleiros de alimentação (chapéu-de-praia = *Terminalia cattapa*, jambo = *Syzigium jambo* e ameixa = *Eriobotrya japonica*) não são encontradas na flora da Santa Genebra, ocorrendo em áreas próximas. A goiaba, *Psidium guajava* e a jaboticaba, *Myrciaria jaboticaba* ocorrem tanto na mata quanto nos pomares próximos. Entretanto, tanto a goiaba como a jaboticaba são espécies exóticas à flora da Reserva de Santa Genebra.

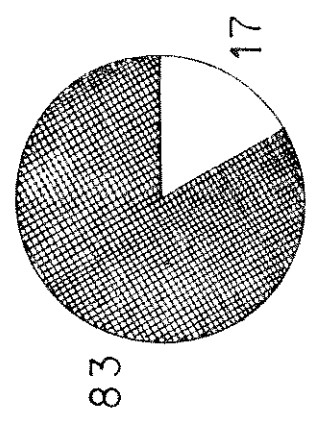
Somente os morcegos e as pequenas aves não consumiram sementes (Tabela 4). Os outros frugívoros consumiram sementes durante a estação seca (*Alouatta* e *Cebus*) ou o ano todo (*Pionus* e *Sciurus*) (Tabela 4).


ESTRATO SUPERIOR



-  Zoocoria
-  Anemocoria
-  Autocoria

SOBDOSEL



-  Zoocoria
-  Autocoria

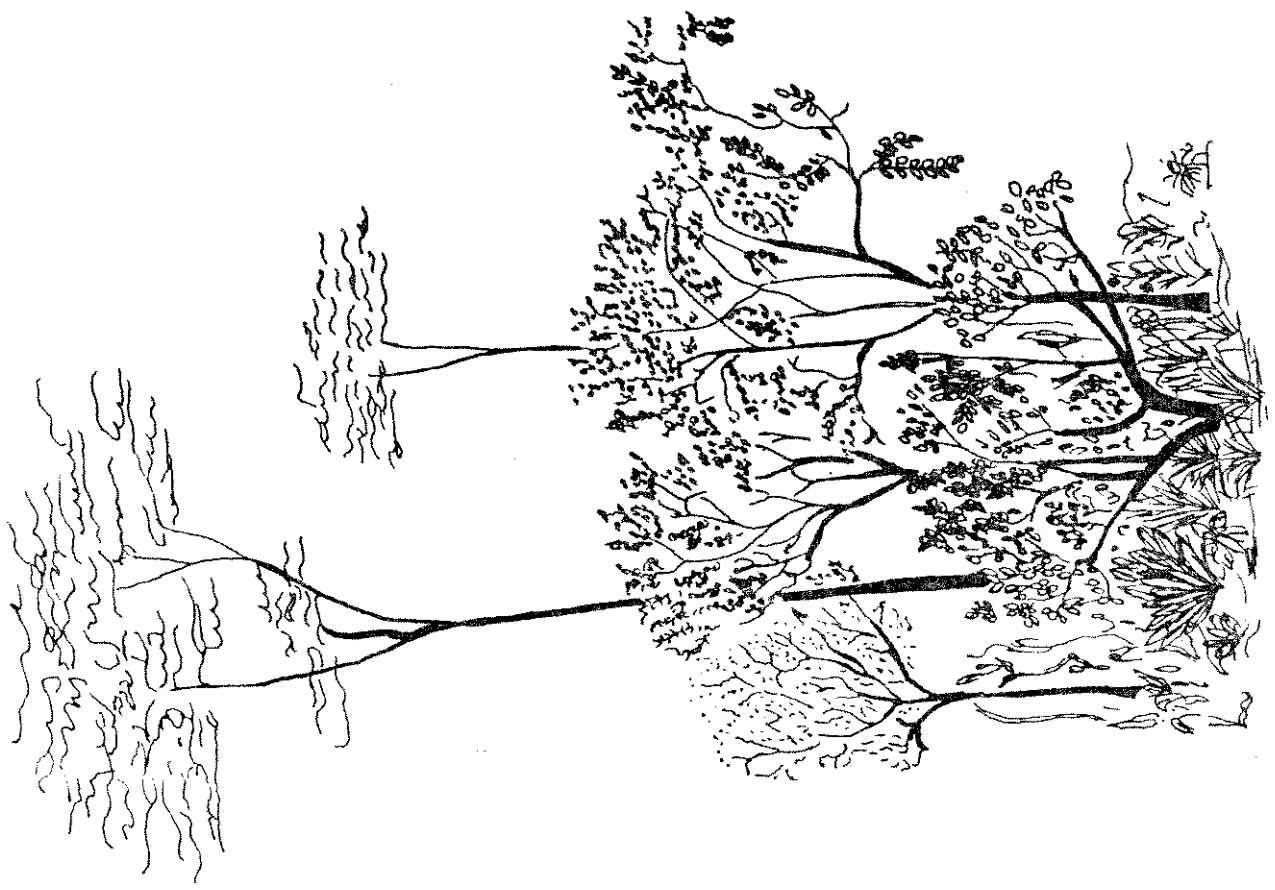


Fig. 6. Síndromes de dispersão por estrato vegetal na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Tabela 2. Utilização dos frutos pelos vertebrados frugívoros na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

Familia/especies	<i>Alouatta</i>	<i>Cebus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Pionus</i>	Aves ¹	<i>Artibeus</i>
ACANTHACEAE						
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.		d				
AMARANTHACEAE						
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) H.B.K.					d	
ANACARDIACEAE						
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.				p		
ANNONACEAE						
<i>Annona cacans</i> Warm.	N	n				
<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.					d	
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.		p			d	
APODYNACEAE						
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg.		p		p		
ARECACEAE						
<i>Euterpe edulis</i> Mart.		n	P		D	
<i>Syagrus</i>						
<i>romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	n	n	p,d			d
ARALIACEAE						
<i>Dendropanax cuneatum</i> Decne & Planch				p	d	
BIGNONIACEAE						
<i>Adenocalymna bracteatum</i> (Cham.) DC		p				
<i>Arrabidaea triplinervis</i> Baill.		p				
<i>Cuspidaria pterocarpa</i> (Cham.) Bur.		p				
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A. Gentry		p				
<i>Pyrostegia</i>						
<i>venusta</i> (Ker-Gaw) Miers	p	p				
<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bur.		p				
espécie indeterminada				p		
BORAGINACEAE						
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	d	d,n	p			
<i>Cordia</i> sp1					d	
<i>Cordia</i> sp2		n				
BURSERACEAE						
<i>Protium heptaphyllum</i> March.					d	

Tabela 2 (continuação)

Familia/especies	<i>Alouatta</i>	<i>Cebus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Pionus</i>	Aves ⁺	<i>Artibeus</i>
CACTACEAE						
<i>Pereskia aculeata</i> Miller	d	d,n			n	
<i>Rhipsalis</i> sp.					d	
CAESALPINIACEAE						
<i>Cassia ferruginea</i> Scharad. ex DC.		p				
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	d	n		p	d	
<i>Hybanthus courbaril</i> Plum. ex Endl.		d,n		p		
ECROPIACEAE						
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	d	d		p		d
<i>Cecropia pachystachia</i> Trec.		d			d	
ELAEAGNACEAE						
<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.					d	
COMBRETACEAE						
<i>Terminalia cattaia</i> * L.				p		d
CUCURBITACEAE						
<i>Momordica charantia</i> L.					d	
sp. indet.		d				
EUPHORBIACEAE						
<i>Actinostemon</i> sp.				p		
<i>Croton floribundus</i> Spreng.			p	p		
<i>Croton salutaris</i> Casar.				p		
<i>Dalechampia pentaphylla</i> Lam.			p,d	p		
<i>Pachystroma illicifolium</i> Muell.Arg.				p		
<i>Pera glabrata</i> Poepp. ex Baill.				p	d	
<i>Sebastiania edwalliana</i> Pax & Hoffm.		p				
FABACEAE						
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> (Tul.)Malme.				p		
<i>Machaerium nictitans</i> Benth.				p		
<i>Machaerium</i> sp.				p		
<i>Platypodium elegans</i> Vog.				p		
GUTTIFERAE						
<i>Callophylum</i>						
<i>brasiliensis</i> Cham.	d			n		d

Tabela 2 (continuação)

Familia/especies	<i>Alouatta</i>	<i>Cebus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Pionus</i>	Aves ¹	<i>Artibeus</i>
LAURACEAE						
<i>Cryptocaria moschata</i> Ness. et Mart. ex Ness	d	n	N			
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn)Miq.	d	d,n			d	
<i>Ocotea</i> sp1					d	
<i>Ocotea</i> sp2			p			
Lauraceae #117					d	
LECYTHIDACEAE						
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.)O.Kuntze		p				
MAGNOLIACEAE						
<i>Talauwa ovata</i> St. Hill					d	
MALPIGHIACEAE						
<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.)Cuatr.		p				
<i>Dicella bracteosa</i> (Juss.)Griseb.		p	p,d	p		
MELASTOMATAACEAE						
<i>Miconia discolor</i> DC.		d			d	
<i>Miconia</i> aff. <i>elegans</i> Cogn.					d	
<i>Miconia</i> sp.					d	
MELIACEAE						
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.)Mart.		d,n	p		d	
<i>Trichilia clauseni</i> DC.					d	
MIMOSACEAE						
<i>Acacia polyphylla</i> DC.				p		
<i>Inga affinis</i> DC.	d	d,p		p		
<i>Inga luschnatiana</i> Benth.	d	d		p		
<i>Inga uruguensis</i> Hooker et Arnot		d		p		
<i>Piptadenia gonocantha</i> (Mart.)Macbr.		p		p		
MORACEAE						
<i>Chlorophora tinctoria</i> Gaundch.	d	d			d	d
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	d	d	d			d
<i>Ficus glabra</i> Griff.	d	d				d
<i>Ficus luschnatiana</i> Miq.		d			d	d

Tabela 2. (continuação)

Familia/especies	Alouatta	Cebus	Sciurus	Pionus	Aves ¹	Artibeus
MYRTACEAE						
<i>Eugenia ligustrina</i> Willd.			d			
<i>Gomidesia affinis</i> (Camb.)Legr.					d	
<i>Myrciaria jaboticaba</i> Berg.		n				d
<i>Psidium guajava</i> L.		d				d
<i>Syzigium jambos</i> *DC.						d
PASSIFLORACEAE						
<i>Passiflora</i> sp.		n				
PIPERACEAE						
<i>Piper</i> sp.		d			d	d
POLYGALACEAE						
<i>Diclidanthera laurifolia</i> Mart.	d	d	p			
RHAMNACEAE						
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins				p		
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reiss.		p				
ROSACEAE						
<i>Eriobotrya japonica</i> * Lindl.						d
<i>Rubus</i> sp.					d	
RUBIACEAE						
<i>Coffea arabica</i> L.		d				
<i>Palicourea</i> sp.					d	
RUTACEAE						
<i>Esebeckia leiocarpa</i> Engl.		p		p		
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.		p		p		
<i>Ixora venulosa</i> Benth.					d	
<i>Zanthoxylum hiemale</i> St.Hil.					d	
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.		p				
SAPINDACEAE						
<i>Paullinia pinnata</i> L.		p			d	
<i>Paullinia rhomboidea</i> Radlk.					d	
<i>Serjania</i> sp.	p	p				
SAPOTACEAE						
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichl)Engl.		n	n			
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. et Arn)Radlk.	d			n		

Tabela 2 (conclusão)

Familia/especies	<i>Alouatta</i>	<i>Cebus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Pionus</i> *	Aves ¹	<i>Artibeus</i>
SOLANACEAE						
<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	d					
<i>Solanum argenteum</i> Heyne ex Wall		d,n				
<i>Solanum granuloso-leproso</i> Dun.		d				d
<i>Solanum inaequale</i> Vell.	d					d
<i>Cestrum</i> sp.					d	
STERCULIACEAE						
<i>Guaruma ulmifolia</i> Lam.		p				
TILIACEAE						
<i>Luehea divaricata</i> Mart.		p				
ULMACEAE						
<i>Celtis iguanae</i> (Jacq.)Sargent.	d	d	p			
<i>Celtis tala</i> Gill ex Planch.		d				
<i>Trema micrantha</i> (L.)Blume					d	
URTICACEAE						
<i>Urera baccifera</i> Gaunch.		d			d	
VERBENACEAE						
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.			n		d	
<i>Lantana</i> sp.					d	
Total:	20	56	14	25	38	16

Utilização: n = neutro, p = predador, d = dispersor.
(letras em maiúscula indica observações de outros autores)

1. Aves: 32 espécies de aves (detalhes na tabela 3).

* não é nativa na mata.

Tabela 3. (continuação)

espécies/ave planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
MELIACEAE																				
<i>Cabralea canjerana</i>				1				2		4	6									
<i>Trichilia claussoni</i>				1															3	7
MORACEAE																				
<i>Chlorophora tinctoria</i>																				
<i>Ficus luschnastiana</i>				1																
MYRTACEAE																				
<i>Gomidesia affinis</i>				3																
PIPERACEAE																				
<i>Piper</i> sp.																				
ROSACEAE																				
<i>Rubus</i> sp.				(1)	(1)															
RUBIACEAE																				
<i>Ixora venulosa</i>				(1)	(2)															
<i>Palicourea</i> sp.				1	1															
RUTACEAE																				
<i>Zanthoxylum hyemale</i>																			1	9
SAPINDACEAE																				
<i>Paullinia rhomboidea</i>					1															
<i>Paullinia</i> sp.								1		1										
SOLANACEAE																				
<i>Cestrum</i> sp.																				
ULMACEAE																				
<i>Trema micrantha</i>				5	5		2	1		1				2						7
URTICACEAE																				
<i>Urera baccifera</i>			4																	
VERBENACEAE																				
<i>Citharexylum mirianthum</i>				6						4										
<i>Lantana</i> sp.																8				

Tabela 3. (conclusão)

espécies/ave planta	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
NELIACEAE											
<i>Cabralea canjerana</i>	3										
<i>Trichilia claussoni</i>							1	3	2	3	
MORACEAE											
<i>Chlorophora tinctoria</i>					1						
<i>Ficus luschnastiana</i>											
MYRTACEAE											
<i>Goniodesia affinis</i>	(1)							(1)			
PIPERACEAE											
<i>Piper</i> sp.									1		
ROSACEAE											
<i>Rubus</i> sp.								(1)			
RUBIACEAE											
<i>Ixora venulosa</i>											
<i>Palicourea</i> sp.											
RUTACEAE											
<i>Zanthoxylum hyemale</i>	5			1						1	
SAPINDACEAE											
<i>Pavilinia rhomboidea</i>											
<i>Pavilinia</i> sp.											
SOLANACEAE											
<i>Cestrum</i> sp.								1			2
ULMACEAE											
<i>Trema micrantha</i>	6			2	3	1	1	10	12	2	12
URTICACEAE											
<i>Urera baccifera</i>			1			2	6	12	7		
VERBENACEAE											
<i>Citharexylum mirianthum</i>						1					1
<i>Lantana</i> sp.								1			

1 = Espécies de aves:

1. *Penelope superciliaris*, 2. *Ramphastos toco*, 3. *Tityra cayana*, 4. *Chiroxiphia caudata*, 5. *Manacus manacus*,
6. *Syrstes sibilator*, 7. *Tyrannus savana*, 8. *Tyrannus melancholicus*, 9. *Empidonax* sp., 10. *Myiodynastes maculatus*,
11. *Pitangus sulphuratus*, 12. *Myiarchus ferox*, 13. *Myiophobus fasciatus*, 14. *Elaenia* sp., 15. *Cyanocorax cristatellus*,
16. *Turdus rufiventris*, 17. *T. leucomegas*, 18. *T. amaurochalinus*, 19. *Cyclarhis gujanensis*, 20. *Vireo olivaceus*,
21. *Coereba flaveola*, 22. *Dacnis cayana*, 23. *Conirostrum speciosum*, 24. *Pipraeidea melanonota*, 25. *Tangara cayana*,
26. *Thraupis sayaca*, 27. *Ramphocelus carbo*, 28. *Habia rubica*, 29. *Tachyphonus coronatus*, 30. *Trichothraupis melanops*,
31. *Thlypopsis sordida*, 32. *Saltator similis*.

Tabela 4. Número de espécies que são dispersas, predadas ou de dispersão neutra pelos diferentes consumidores na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

	Dispersa	Preda	Neutro*	Dispersa/Preda**	Total
<i>Alouatta fusca</i>	18	2	-	-	20
<i>Cebus apella</i>	21	23	10	1	55
<i>Sciurus ingrami</i>	1	10	-	3	14
<i>Pionus maximiliani</i>	-	25	1	-	26
Aves	37	-	-	-	37
Morcegos	16	-	-	-	16

* Dispersão neutra é quando o animal derruba os frutos intactos embaixo da planta-mãe que podem ser predados ou secundariamente dispersos.

** Depende do estado de maturação do fruto e do comportamento do consumidor

1. A Maritaca, *Pionus maximiliani* Kuhl

Pionus alimentou-se de frutos de 36 espécies de plantas (frutos e flores) de 18 famílias na Reserva de Santa Genebra (Tabela 2). Vinte e cinco espécies de frutos foram utilizados por *Pionus* e variaram desde pequenas cápsulas de 1,8cm (como *Astronium graveolens*) até grandes vagens com 18,5cm de comprimento (como *Inga* spp).

As maritacas foram os únicos vertebrados frugívoros que não dispersam por endozocoria ou epizocoria nenhuma espécie de semente. Entretanto, muitas espécies consumidas pelas maritacas são derrubadas no chão, deixando as sementes disponíveis para dispersores secundários, como as formigas (obs. pess.). Sementes constituíram 70.4% da dieta de *Pionus* na Santa Genebra, seguido de 20.3% flores, 7.7% de milho das plantações que circundam a mata e 1.6% polpa de frutos (Fig. 7). As maritacas alimentaram-se principalmente de espécies arbóreas do estrato superior da vegetação (89% das espécies). As leguminosas (Fabaceae, Mimosaceae e Caesalpinaceae) perfizeram 48% (n=182) dos registros de alimentação de *Pionus* na Santa Genebra. Flores são importantes principalmente durante a estação seca onde esse recurso é abundante (Fig. 7). As espécies mais consumidas por *Pionus* na Santa Genebra foram *Inga* spp. (flores e frutos) e *Dicela bracteosa* (frutos).

As espécies de flores consumidas por *Pionus* produzem flores conspicuas (geralmente vermelha ou branca) e ricas em néctar, como *Erythrina falcata* e *Inga* spp.

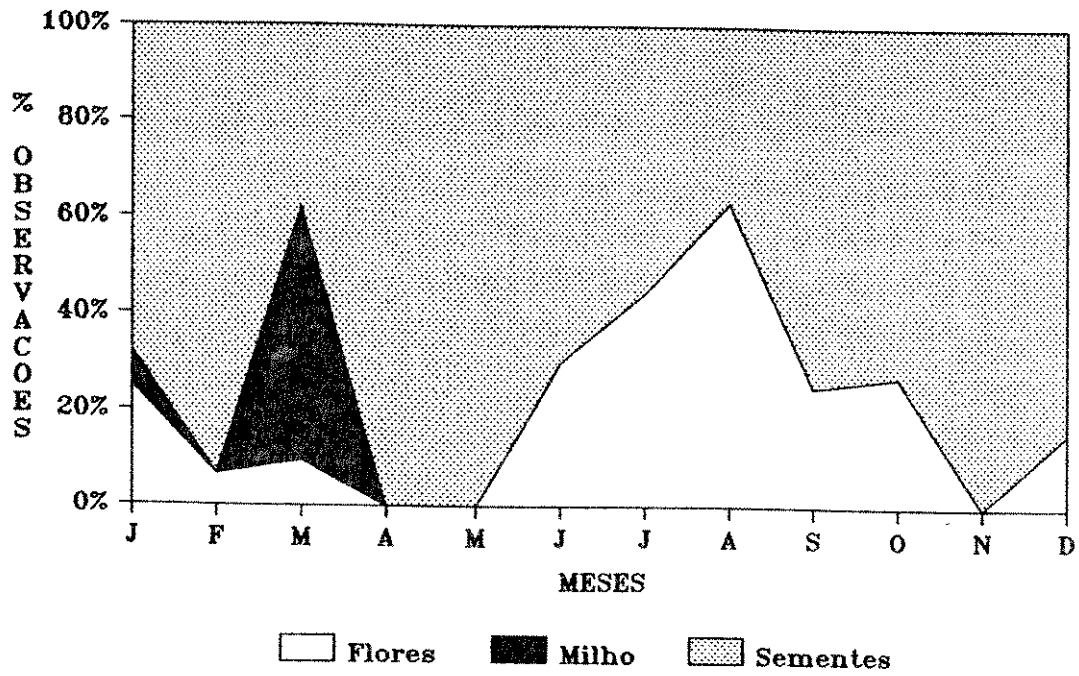


Figura 7. Dieta da maritaca (*Pionus maximiliani*) ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

2. O Esquilo, *Sciurus ingrami* Thomas

Os esquilos são pequenos roedores difíceis de serem observados e apenas 85 registros de alimentação foram obtidos durante o estudo. *Sciurus* alimentou-se de 14 espécies de frutos de 12 famílias na Reserva de Santa Genebra. Apenas três espécies (*Syagrus romanzoffiana*, *Cordia ecalyculata* e *Dalechampia pentaphylla*) perfizeram 75% da sua dieta (Fig. 9). Não foi registrado nenhum outro item (folha, flores ou insetos) na dieta desse roedor.

Sciurus alimentou-se basicamente do endosperma das sementes atuando principalmente como predador de sementes. Entretanto, essa espécie pode dispersar sementes de *Syagrus romanzoffiana*, *Dalechampia pentaphylla* e *Dicella bracteosa* ao enterrar os frutos para posterior consumo. Esse comportamento é particularmente importante para *Dalechampia* e *Dicella* que apresentam dispersão primária autocórica. Frutos dispersos pelos esquilos são enterrados no solo da mata ou depositados nas camadas profundas da serapilheira. A única espécie dispersa por endozooecoria por *Sciurus* na Santa Genebra é *Ficus enormis*.

O comportamento de estocar frutos coincide com a época de maior oferta da espécie a ser enterrada. Na Santa Genebra *Sciurus* estocou frutos de *Syagrus* e *Dicella* em abril e *Dalechampia* em setembro. Frutos estocados por *Sciurus* tem uma (*Syagrus* e *Dicella*) ou três sementes (*Dalechampia*). Muitos frutos enterrados germinam ou são atacados por fungos antes da utilização do esquilo (pess. obs.).

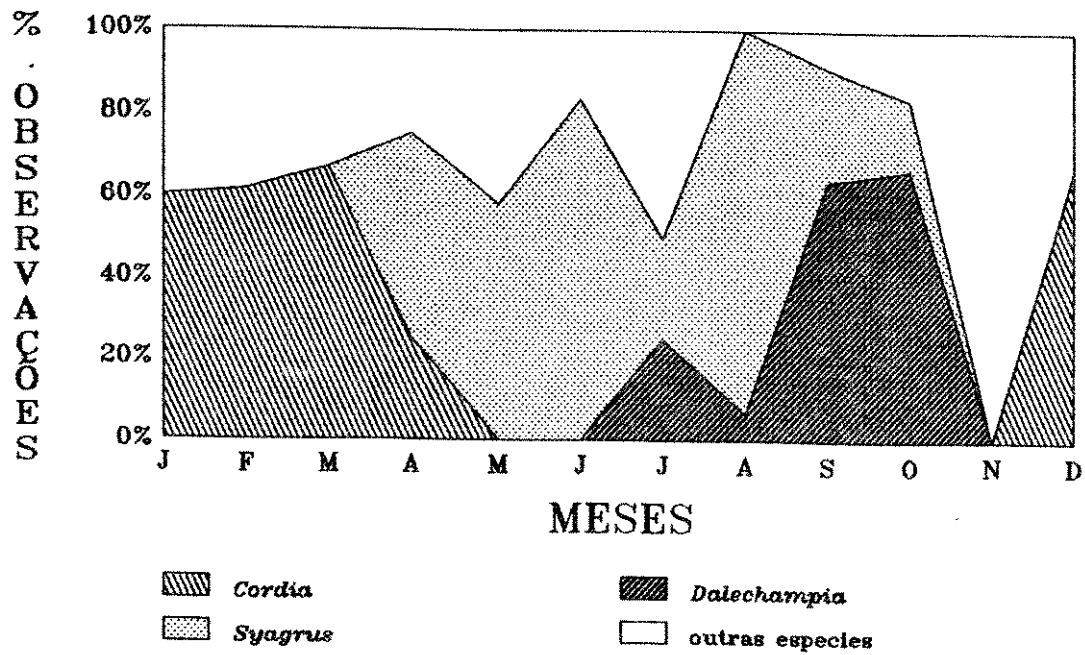


Figura 8. Dieta do esquilo (*Sciurus ingrami*) ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

3. O Macaco-prego, *Cebus apella* Linné

Setenta e duas espécies vegetais pertencentes a 42 famílias foram utilizadas por *Cebus* na Santa Genebra. Baseado em 367 registros de alimentação a dieta de *Cebus* consistiu de polpa de frutos (53.9%), sementes (16%), milho das plantações que circundam a reserva (13.8%), flores (11.1%), folhas ou ramos (1.6%) e raízes (1.5%) (Fig. 9).

Na estação seca *Cebus* consumiu grande quantidade de sementes de espécies autocóricas e anemocóricas e flores (Fig. 9). *Cebus* dispersa várias espécies por endozoocoria, mas muitos frutos são derrubados ou cuspidos embaixo da planta-mãe. Devido à sua grande capacidade de manipulação, frutos arilados (como *Copaifera langsdorffii*) ou com sementes grandes (como *Cryptocaria moschata*) são descartados embaixo da planta-mãe. Além de itens vegetais, na área de estudo, *Cebus* consome pequenos vertebrados (Galetti, 1990), insetos (principalmente ortópteros) e aranhas. As espécies mais consumidas por *Cebus* na Santa Genebra foram *Hymenaea courbaril* (polpa, 6.27% dos registros de alimentação), *Celtis iguanae* (polpa, 8.72%) e *Inga* spp (semente, polpa, flores e folha, 7.63%).

As flores consumidas por *Cebus* na Santa Genebra são geralmente conspicuas (amarela, vermelha ou branca) e ricas em néctar. As flores mais consumidas pelos macacos-prego foram *Erythrina falcata*, *Pyrostegia venusta* e *Inga* spp.

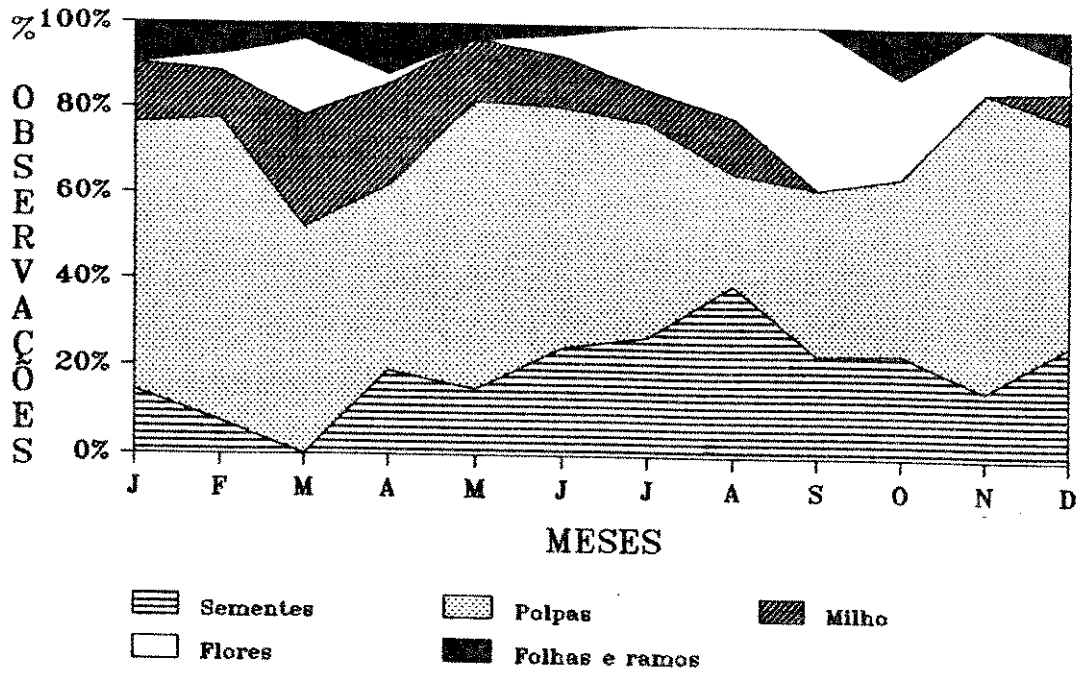


Figura 9. Dieta do macaco prego (*Cebus apella*) ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

4. O Bugio, *Alouatta fusca* Geoffroy

Os bugios foram observados 366 vezes alimentando-se de 52 espécies de plantas pertencentes a 27 famílias na Santa Genebra. Essa espécie é exclusivamente herbívora, não utilizando recurso animal (exceção aos parasitas de flores e frutos que são ingeridos involuntariamente). Baseados nos registros de alimentação os bugios consumiram 75% de folhas, 15% frutos e 10% de flores (Fig. 10). Folhas das lianas correspondem a 23% da dieta de *Alouatta*.

Os bugios dispersam a maior parte das espécies de frutos consumidos, mas durante a estação seca predam sementes de duas espécies anemocóricas (*Pyrostegia venusta* e *Serjania* sp). As sementes dispersas nas fezes dos bugios sofrem geralmente dispersão secundária por besouros coprófagos, principalmente na estação chuvosa quando esses coleópteros são mais abundantes (obs. pess.). Os bugios possuem pouca habilidade na manipulação dos frutos e na maior parte das vezes os frutos são trazidos à boca puxando os galhos. *Alouatta* utilizou 20 espécies de frutos, 18 espécies de flores e 42 espécies de folhas na Santa Genebra. As espécies de folhas mais consumidas foram *Piptadenia gonoacantha*, *Copaifera langsdorffii* e folhas de lianas. Entre os frutos os mais consumidos foram *Pereskia aculeata* e *Cryptocaria moschata*.

As flores conspícuas e ricas em néctar também foram bastante consumidas por *Alouatta*, como *Pyrostegia venusta* e *Inga* spp.

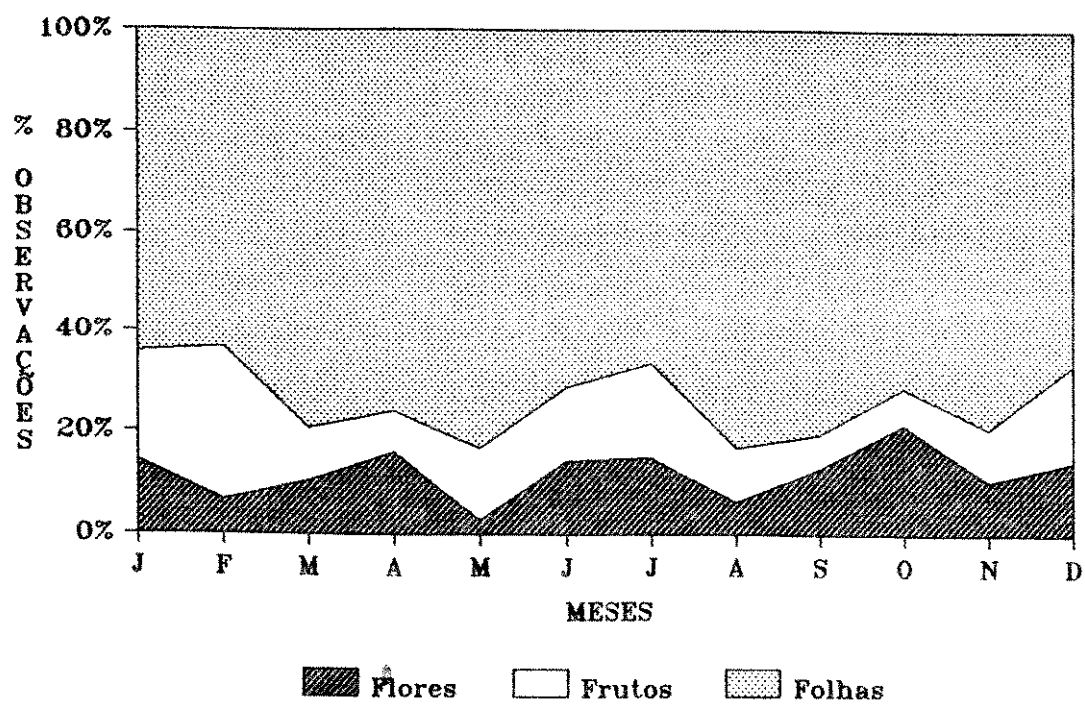


Figura 10. Dieta do bugio (*Alouatta fusca*) ao longo do ano na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

5. Pequenas Aves

Trinta e duas espécies de aves pertencentes a 10 famílias foram observadas utilizando 37 espécies de frutos de 26 famílias na Reserva de Santa Genebra (Tabela 3). Foram obtidos 476 registros de alimentação durante os transectos percorridos. Os Fringilídeos (papa-capins) foram excluídos dessa análise pois a maioria dos frutos consumidos por essas aves foram de plantas ruderais.

Entre as aves observadas nenhuma pode ser considerada exclusivamente frugívora, já que muitas foram observadas alimentando-se de insetos. As grandes aves, mais especializadas no consumo de frutos (*sensu* Howe, 1986) como cotingas e surucuás, não foram observadas na área de estudo. Somente em duas ocasiões *Rhamphastos toco* foi observado alimentando-se de frutos de *Copaifera langsdorffii* e *Ocotea* spp. *Tityra cayana* foi observado uma vez alimentando-se de frutos de *Ocotea* spp.

As plantas mais utilizadas pelas aves foram *Trema micrantha*, *Urera baccifera*, *Chamissoa altissima* e *Cecropia pachystachia*. Os frutos que atraíram maior número de espécies de aves foram *Trema micrantha* (16 espécies), *Chamissoa altissima* (11), *Cecropia pachystachia* (11), *Pera glabrata* (10) e *Trichilia clauseni* (8).

As famílias de aves com maior número de registros de alimentação foram Emberizidae (45.7% do registros), Pipridae (17.9%) e Tyrannidae (11.7%). Cerca de 25% das espécies observadas alimentando-se de frutos são migratórias, entre

elas: *Syristes sibilator*, *Tyrannus savana*, *T. melancholicus*, *Empidonomus varius*, *Myiodynastes maculatus*, *Vireo olivaceus*, *Dacnis cayana* e *Conirostrum speciosum* (W. R. Silva, com. pess.).

Outras fontes alimentares como néctar e insetos não foram amostrados, apesar de constituírem parte importante da dieta das aves da Santa Genebra.

6. O Morcego *Artibeus lituratus* Lichtenstein

Os frutos consumidos por *Artibeus* foram coletados durante o dia sob três poleiros de alimentação. Foram encontradas variações no número de morcegos entre os poleiros e ao longo do ano. Um dos grupos de *Artibeus* variou de 4-18 morcegos (um macho adulto e as fêmeas com filhotes, E. A. Fischer, com. pess.). Durante os percursos do transecto foram coletadas 12 espécies de frutos encontrados sob os poleiros. Com base no exame das fezes e nos pedaços dos frutos encontrados sob os poleiros, os morcegos foram considerados dispersores de sementes e aparentemente não predam sementes de nenhuma espécie vegetal. Algumas das espécies consumidas pelos morcegos são cultivadas em pomares (*Syzygium jambos*) ou provém de áreas urbanizadas (*Terminalia cattapa*) ao redor da reserva.

7. Outras Espécies:

Na Santa Genebra, encontros fortuitos de frugívoros noturnos ativos durante o dia também foram registrados:

O Gambá-de-Orelha-preta, *Didelphis marsupialis* Linné

Essa espécie foi capturada em armadilhas e uma amostra das fezes revelou a presença de sementes de *Pereskia aculeata*. *Didelphis marsupialis* também foi observada utilizando *Syagrus romanzoffiana*, *Cecropia hololeuca* e *Ficus* sp. (I. Sazima, com. pess.). Monteiro-Filho (1987) observou sete espécies de frutos utilizadas por outra espécie de gambá, *D. albiventris*, perto da área de estudo, dentre elas *Syagrus romanzoffiana*, *Acrocomia sclerocarpa*, *Passiflora* sp., *Piper* sp., *Miconia* sp. e *Cecropia cinerea*.

O Ouriço-cacheiro, *Coendou (Sphiggurus) villosus* Cuvier

Esse roedor possui hábitos noturnos, mas foram feitos cinco registros de alimentação durante o dia na Santa Genebra. Essa espécie utilizou sementes de *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) e folhas de *Inga luschnatiana* e *Astronium graveolens*. Além de folhas de *Inga lushantiana* e *Astronium graveolens*, o ouriço-cacheiro também utilizou milho das plantações que circundam a reserva (S. Buzato, com. pess.), bem como folhas de *Piptadenia gonoacantha* (I. Sazima, com. pess.) e *Hibiscus rosa-sinensis* (M. A. Pizo, com. pess.).

O Cachorro-do-Mato, *Dusicyon (Cerdocyon) thous* Linné

Fezes desse canideo revelaram que essa espécie dispersa sementes de *Syagrus romanzoffiana* na Santa Genebra. Além de seis sementes de *Syagrus* encontrada em uma amostra fecal, folhas de capim e outras plantas ruderais foram também registradas. Sementes de várias espécies de plantas cultivadas tem sido encontradas nos conteúdos estomacais desse canideo na região de Campinas (E. L. Monteiro-Filho & K. Facure-Giaretta, com. pess.).

Sazonalidade na Dieta

A sazonalidade da dieta dos vertebrados frugívoros esteve associada a disponibilidade de frutos carnosos na Reserva de Santa Genebra. Foi encontrada diferença significativa (Kruskal-Wallis test) no uso de recursos entre os dois primatas (*Alouatta* e *Cebus*) e a maritaca (*Pionus*) (Tabela 5).

Praticamente não houve diferença entre o número de espécies com frutos ornitocóricos e quiropterocóricos nas estações seca e úmida, ocorrendo uma frutificação sequencial dessas espécies (Fig. 11 e 12).

Frutos dispersos principalmente por mamíferos não voadores (marsupiais e macacos) não apresentaram frutificação sequencial (Fig. 13). Esse padrão provavelmente determinou a utilização de outros itens como folhas, flores ou insetos na dieta desses frugívoros generalistas.

Tabela 5. Variação sazonal na dieta de alguns frugívoros na Reserva de Santa Genebra.

Pionus maximilianai

Item/Estação	Seca	Umida	Transição
Polpa	2.5%	0	3%
Semente	70%	88%	54%
Flores	27.5%	10%	25%
Milho	0	2%	18%

(teste de Kruskal-Wallis, $X^2=33.25$, $P<0.01$)

Cebus apella

Item/Estação	Seca	Umida	Transição
Polpa	55.31%	68.86%	49.55%
Semente	24.11%	15.09%	13.27%
Flores	7.80%	5.66%	16.81%
Milho	12.76%	10.37%	20.35%

(teste de Kruskal-Wallis, $X^2=26.67$, $P<0.01$)

Alouatta fusca

Item/Estação	Seca	Umida	Transição
Folhas	74%	68%	80%
Frutos	16%	21%	7%
Flores	10%	11%	13%

(teste de Kruskal-Wallis, $X^2=27.53$, $P<0.01$)

Figura 12. Fenologia da frutificação das espécies dispersas principalmente por *Artibeus lituratus* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Espécies	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Chlorophora tinctoria</i>												
<i>Solanum inaequale</i>												
<i>Ficus enormis</i>												
<i>Syagrus romanzoffiana</i>												
<i>Terminalia cattapa</i> ¹												
<i>Solanum granuloso-leproso</i>												
<i>Callophyllum brasiliensis</i>												
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>												
<i>Eriobotrya japonica</i> ¹												
<i>Syzigium jambo</i> ¹												
<i>Myrciaria jabuticaba</i>												
<i>Cecropia hololeuca</i>												
Total	3	3	4	3	3	4	5	8	8	8	5	5

1. Espécies encontradas nos pomares próximos a reserva.

Figura 13. Fenologia da frutificação das espécies dispersas principalmente por *Alouatta fusca* e *Cebus apella* na Santa Genebra, Campinas.

Espécies	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Inga luschnatiana</i>												
<i>Celtis tala</i>												
<i>Cryptocaria moschata</i>												
<i>Inga luschnatiana</i>												
<i>Cordia ecalyculata</i>												
<i>Celtis iguanae</i>												
<i>Pereskia aculeata</i>												
<i>Diclidanthera laurifolia</i>												
<i>Inga uruguensis</i>												
<i>Inga affinis</i>												
Total	4	5	3	1	2	2	2	1	1	0	2	4

Figura 11. Fenologia da frutificação das espécies ornitócoricas com frutos secos deiscentes, na Reserva de Santa Genebra, Campinas (extraído de Morellato, 1971).

Espécies	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Maytenus aquifolium</i> *	-----											
<i>Sapium</i> sp.	-----	-----										
<i>Paullinia pinnata</i> *	-----	-----	-----									
<i>Trichilia claussenii</i>	-----	-----	-----									
<i>Zanthoxylum hiemale</i>		-----										
<i>Zanthoxylum riedelianum</i>		-----										
<i>Paullinia rhochoidea</i> *		-----	-----									
<i>Siparuna</i> sp.*		-----	-----									
<i>Trichilia hirta</i>			-----	-----	-----							
<i>Chamissoa altissima</i> *			-----	-----	-----	-----						
<i>Rhynchosia phaseoloides</i>				-----								
<i>Urera baccifera</i> *				-----	-----	-----						
<i>Bavilla rugosa</i> *					-----					-----		
<i>Trichilia elegans</i>						-----	-----	-----				
<i>Guarea macrophylla</i>						-----	-----	-----	-----			
<i>Trichilia pallida</i>						-----	-----	-----	-----			
<i>Copaifera langsdorffii</i> *						-----	-----	-----	-----			
<i>Talauma ovata</i>								-----	-----	-----		
<i>Pera glabrata</i>									-----	-----		
<i>Casearia sylvestris</i>									-----	-----		
<i>Trichilia catigua</i>										-----	-----	
<i>Cabralea canjerana</i> *	-----										-----	-----
<i>Lacistema</i> sp.*	-----										-----	-----
<i>Protium heptaphyllum</i> *	-----										-----	-----
<i>Zanthoxylum chiloperone</i>												-----

Total

* = Arilo de cor branca, amarela ou cinza; sem marcação; arilo de cor vermelha

Durante a estação seca e de transição *Alouatta* aumentou consideravelmente o consumo de folhas e flores (Fig. 10); *Cebus*, além de utilizar mais flores, consumiu grande quantidade de sementes de frutos anemocóricos ou autocóricos (Fig. 9); *Pionus* aumentou o consumo de flores sendo que em setembro cerca de 70% da sua dieta foi composta de flores (Fig. 7) e *Sciurus* consumiu grande quantidade de frutos de *Syagrus romanzoffiana* (Fig. 8).

A sazonalidade na dieta das aves frugívoras não está associada a depressão no número de espécies com frutos ao longo do ano já que frutos ornitocóricos ocorreram durante todo o ano (Figuras 11 e 12). As espécies dispersas principalmente por primatas não apresentaram marcado padrão de frutificação sequencial (Figura 13).

As plantas mais utilizadas pelas aves na estação úmida foram *Trema micrantha*, *Urera baccifera* e *Cecropia pachystachia*. Durante a estação seca, *Chamissoa altissima* foi a espécie mais consumida pelas aves. Apesar da oferta constante de frutos ornitocóricos ao longo do ano na Santa Genebra, algumas aves generalistas migram da área (*Myiodynastes maculatus*, *Vireo olivaceus*, *Dacnis cayana*, entre outros) ou aumentam a dieta de insetos. *Trichothraupis melanops* (tiê-de-topete) é uma espécie de Traupídeo que consome várias espécies ornitocóricas, mas durante a estação seca associa-se a bandos mistos de aves ou segue macacos para capturar insetos espantados por esses "batedores" (Fig. 14).

Escolha dos Frutos pelos Frugívoros

Os frutos consumidos (n=104 espécies) pelos animais na Santa Genebra foram caracterizados quanto à cor, tamanho, número de sementes, peso do fruto e da semente (Tabela 6). Essas características morfológicas são importantes para entendermos a escolha dos frutos pelos seus consumidores (Tabela 7).

Os dispersores especialistas de sementes foram os que apresentaram preferências significativas quanto à cor, peso, deiscência e síndrome de dispersão dos frutos (Tabela 7).

As aves consumiram frutos multicoloridos, pesando até 1g. Os morcegos consumiram frutos indeiscentes e pesando até 10g. Frutos verdes foram os mais frequentes na dieta dos morcegos (94% das espécies consumidas) mas não apresentaram diferença significativa, provavelmente devido à baixa amostragem (n=16).

Número de Sementes

Foram analisadas 87 espécies quanto ao número de sementes presentes nos frutos consumidos pelos frugívoros. Frutos consumidos pelos vertebrados na Santa Genebra possuem geralmente uma (e.g. *Cryptocaria moschata*) ou de duas a 20 sementes (e.g. *Pereskia aculeata*). Frutos com muitas sementes (+20) foram pouco frequentes na dieta dos vertebrados da Santa Genebra, ocorrendo principalmente nas famílias Solanaceae, Cecropiaceae e Moraceae.

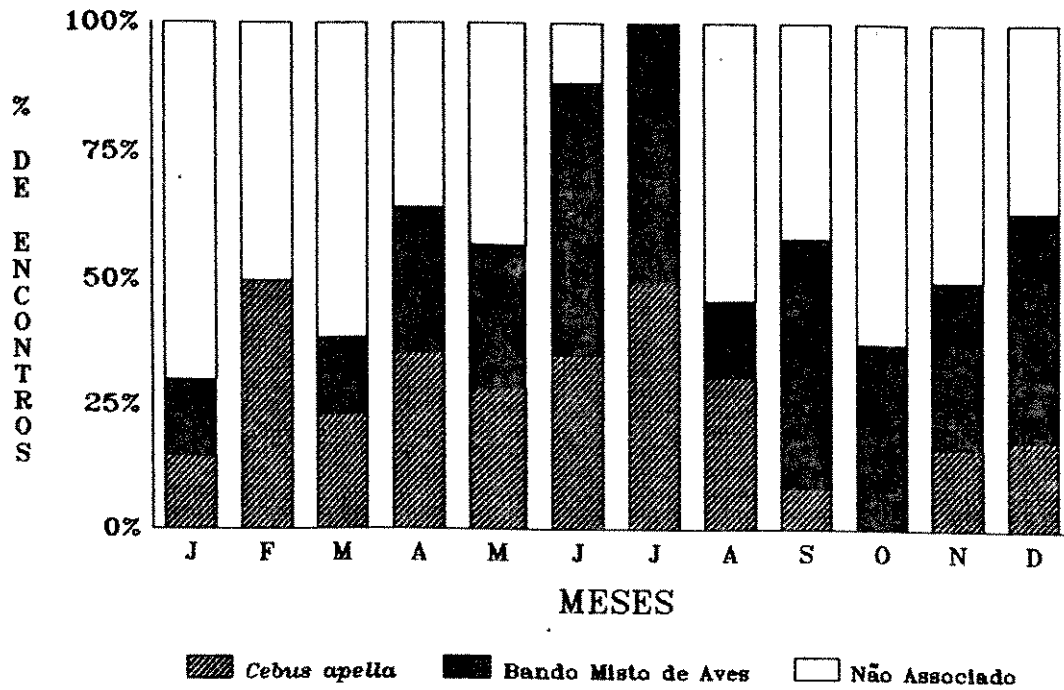


Figura 14. Associação do tiê de topete (*Trichothraupis melanops*) a diferentes "batedores" de insetos na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

Cor

Frutos zoocóricos foram os que apresentaram a maior variedade de cores, sendo os multicoloridos (ou seja, aqueles com várias cores contrastantes, como *Paullinia* spp) os mais frequentes.

Peso do Fruto

Foram analisadas 91 espécies quanto ao peso do fruto consumido pelos frugívoros. Frutos pesando até 10 g foram os mais utilizados na Santa Genebra. Frutos pesando acima de 100g são raros na área de estudo ocorrendo em poucas espécies (e.g. *Anona cacans*).

Peso da Semente

Noventa e sete espécies foram analisadas quanto ao peso da semente na Santa Genebra. Sementes com peso de até 1g foram as o mais utilizadas. Sementes grandes, pesadas e bem protegidas pelo pericarpo são geralmente dispersas por esquilos (e.g. *Dicella bracteosa* e *Syagrus romanzoffiana*).

Deiscência do Fruto

A diferença na deiscência dos frutos consumidos pelos frugívoros na Santa Genebra foi pouco evidente. Aparentemente tanto frutos deiscentes como indeiscentes são comuns na dieta dos frugívoros. Entre os frutos deiscentes mais comuns na mata estão as espécies de *Trichilia* (Meliaceae).

Tabela 6. Características dos frutos utilizados pelos vertebrados frugívoros na Santa Genebra, Campinas, SP.

Numero de Sementes (N=87)	01 32	2-20 46	+20 9			
Cor (N=102)	laranja 5	vermelho 7	marrom 16	verde 43	preto 17	multicolorido 14
Peso fruto (N=91)	0-1g 23	>1-10g 57	>10-100g 8	>100g 3		
Peso da Semente (N=97)	0-1g 79	>1-10g 18				
Deiscência (N=102)	Deiscente 40	Indeiscente 62				
Síndrome de dispersão (N=102)		Zoocórico 71	Anemocórico 22	Autocórico 10		

Tabela 7. Escolhas dos parâmetros dos frutos pelos vertebrados frugívoros, onde * = P<0.05, ** P<0.01 e - indica que não houve diferença significativa.

Parâmetros	Cebus	Alouatta	Sciurus	Pionus	Aves	Morcegos
Cor do fruto	-	-	-	-	**	-
Peso do fruto	-	-	-	-	*	-
Peso da semente	-	-	-	-	-	-
Nº de sementes	-	-	-	-	-	-
Deiscência do fruto	-	-	-	-	-	**
Síndrome de dispersão	-	-	-	* Aut,Ane	** Zoo	* Zoo

Síndrome de Dispersão

A maioria dos frutos consumidos pelos frugívoros na Santa Genebra apresentaram características da síndrome de zoocoria. Frutos anemocóricos e autocóricos foram utilizados pelos predadores de sementes e perfizeram cerca de 30% das espécies consumidas.

Sobreposição do Nicho:

A diferenciação alimentar entre os frugívoros da Santa Genebra pode ser evidenciada observando-se os índices de sobreposição alimentar (Fig. 15 e 16).

Entre os predadores de semente (*sensu lato*, ou seja os primatas, esquilos e maritacas) a sobreposição alimentar variou de 0.13 a 0.46, sendo maior entre as duas espécies de primatas (Fig. 16). Aparentemente nenhum fruto utilizado por *Alouatta* impede o uso por *Cebus*. O macaco-prego é uma espécie generalista e utiliza frutos independentemente de sua dureza (como *Hymenaea courbaril*) ou proteção com espinhos (como *Pithecoctenium* spp.).

Os dispersores de sementes exclusivos (maioria das aves frugívoras) compõe um grupo homogênea quanto a sobreposição alimentar. Nesse grupo foram encontrados os maiores índices de sobreposição alimentar, variando de 0.32 a 0.78 (Fig. 15). Entretanto, somente dois pares de espécies (*Trichothraupis melanops* vs. *Tachyphonus coronatus* e *Manacus manacus* vs. *Saltator similis*) apresentaram sobreposição acima de 0.60. Índices acima de 0.60 entre duas espécies tem

sido considerados como evidência de competição (Wolda, 1981). As espécies filogeneticamente mais próximas nem sempre tiveram maior sobreposição do que as espécies menos aparentadas.

Não pode ser feita a comparação quantitativa da dieta das aves e morcegos devido à diferenças na amostragem desse último grupo. Observando-se somente as espécies utilizadas, os frutos consumidos pelos morcegos assemelham-se morfológicamente aos frutos consumidos pelos primatas. Entretanto, os morcegos aparentemente não predam nenhuma espécie de semente. Todas as espécies da mata consumidas por *Artibeus* foram também consumidas por *Cebus* ou *Alouatta*.

A sobreposição alimentar entre os predadores de semente e os dispersores ocorreu sobretudo em frutos de zoocoria mista (van der Pilj, 1982), como *Ficus* spp., *Copaifera langsdorffii* e *Cabranea canjerana* (Tabela 2).

Figura 15. Índice de sobreposição alimentar entre as sete espécies de aves frugívoras mais comuns na Santa Genebra, Campinas. (o índice varia de 0 a 1).

<i>Manacus*</i>	<i>Chiroxiphia</i>	<i>Saltator</i>	<i>Dacnis</i>	<i>Trichothraupis</i>	<i>Tachyphonus</i>	<i>Vireo</i>
<i>Manacus</i>	0.5654	0.7819	0.4204	0.5377	0.3210	0.4427
	<i>Chiroxiphia</i>	0.5158	0.4226	0.5511	0.3389	0.4394
		<i>Saltator</i>	0.4767	0.5404	0.4354	0.4269
			<i>Dacnis</i>	0.3897	0.3597	0.4356
				<i>Trichothraupis</i>	0.7646	0.4243
					<i>Tachyphonus</i>	0.3802
						<i>Vireo</i>

* = Espécies: *Manacus manacus*, *Chiroxiphia caudata*, *Saltator similis*,
Trichothraupis melanops, *Tachyphonus coronatus*, *Vireo olivaceus*

Figura 16. Índice de Morisita-Horn entre os principais vertebrados frugívoros da Reserva de Santa Genebra, Campinas (o índice pode variar de 0 a 1).

<i>Alouatta*</i>	<i>Cebus</i>	<i>Sciurus</i>	<i>Pionus</i>	Aves**
<i>Alouatta</i>	0.46	0.30	0.13	0.26
	<i>Cebus</i>	0.24	0.28	0.14
		<i>Sciurus</i>	0.25	0.07
			<i>Pionus</i>	0.06
				Aves

* = Espécies: *Pionus maximiliani*, *Alouatta fusca*, *Cebus apella*, *Sciurus ingrami*

** = Aves: 32 espécies (ver tabela 3).

Discussão

Produção Primária e Fenologia

A Mata de Santa Genebra apresentou um padrão de produção de frutos semelhante a outras florestas semidecíduas do sudeste do Brasil, produzindo em média 300 kg/ha/ano (Morellato, 1992). Florestas mais úmidas produzem mais frutos por hectare, como Barro Colorado no Panamá (1000 kg/ha/ano; Leigh & Windsor, 1982) ou Cocha Cashu no Peru (1145 kg/ha/ano; Terborgh, 1983).

Na Reserva de Santa Genebra, a baixa porcentagem de frutos zoocóricos (20%), encontrada nos coletores, pode ser explicada pelo fato da planta-mãe não estar localizada próxima aos coletores, além desses frutos serem consumidos pelos frugívoros antes de sua queda (Terborgh, 1983; Blake et al., 1990). Frutos anemocóricos são transportados mais facilmente e a maioria das espécies não são consumidas por frugívoros, sendo melhor amostrados nos coletores.

A análise da proporção das síndromes de dispersão no total das espécies da flora (transecto+coletores) da Santa Genebra também mostra uma alta taxa de espécies com frutos anemocóricos (ca. de 46%) e apenas 40% das espécies vegetais (árvores, arbustos e lianas) produzem frutos zoocóricos (Morellato, 1991). Frutos zoocóricos de espécies arbóreas tiveram baixa frequência (ca. 49%) na área de estudo quando comparados às florestas mais úmidas, onde chegam a constituir 90% das espécies arbóreas (Foster et al., 1986). Em outras florestas mesófilas no sudeste do Brasil, tem sido

encontrada maior porcentagem de espécies arbóreas zoocóricas (Matthes, 1980; Morellato et al., 1989; Morellato & Leitão-Filho, 1992). Morellato (1991) notou que o número de espécies zoocóricas nas florestas neotropicais está associado à pluviosidade.

Nas florestas semidecíduas a baixa produção de frutos zoocóricos somada à grande porcentagem de frutos secos (não dispersos por animais) indica que a biomassa de frugívoros seja menor do que nas florestas mais úmidas. Além disso, as espécies de frugívoros provavelmente utilizam outros recursos alimentares além de frutos carnosos, principalmente durante a estação de menor oferta deste recurso. Como a diversidade e a biomassa de frugívoros da Santa Genebra sofreram reduções devido a sua fragmentação e à caça (Willis, 1979; Silva et al., 1992; I. Sazima, com. pess.), somente a dieta dos frugívoros foi analisada para testar essa hipótese.

Dieta dos Frugívoros

A utilização de frutos pelos animais, assim como a proporção total de espécies vegetais na dieta dos frugívoros da Santa Genebra, variou conforme seu grau de especialização. *Sciurus ingrami* utilizou apenas 4% da flora da Santa Genebra (de um total de 300 espécies de árvores, arbustos e lianas; H. F. Leitão-Filho, com. pess.). *Alouatta fusca* utilizou 17% das espécies vegetais da Santa Genebra para sua alimentação (folhas, frutos e flores). *Cebus apella*

utilizou 23% das espécies (folhas, frutos, flores e raízes), *Pionus maximiliani* 12% das espécies (frutos e flores), as aves 12% (somente frutos) e os morcegos 5% (incluindo as espécies de frutos das áreas fora da reserva).

Alouatta foi o vertebrado frugívoro que consumiu menor quantidade de frutos (15% da dieta, Galetti et al., submetido ou apenas 5%, segundo Chiarello, 1992). Esse primata é predominantemente folívoro e consome grandes quantidades de folhas (75% da dieta). Durante a estação seca, as flores também são utilizadas na sua dieta. O aumento no consumo de flores e folhas na estação seca também foi observado por Mendes (1989) para *Alouatta fusca* em Caratinga, Minas Gerais e por Chiarello (1992) na Santa Genebra. Apesar de serem eficientes dispersores de sementes (Kuhlmann 1975; Estrada & Coates-Estrada, 1985a; Roosmalen et al, 1988; Chapman, 1989) os bugios na Santa Genebra predam sementes de frutos anemocóricos durante a estação seca.

Cebus foi o frugívoro mais generalista na Santa Genebra, consumindo 73 espécies de plantas (entre folhas, flores e frutos). Insetos e pequenos vertebrados são também utilizados por esse frugívoro (Galetti & Pedroni, submetido), mas não há estimativa da importância desses itens na dieta de *Cebus* na Santa Genebra. Terborgh (1983) observou que insetos são importantes na dieta de *Cebus apella* no Peru. A principal característica de *Cebus apella* na Santa Genebra é o grande consumo de sementes, esse padrão

também foi observado em outra floresta semidecídua por Torres de Assumpção (1983). Estudos com essa espécie em florestas mais úmidas tem mostrado que sementes são pouco frequentes na dieta de *Cebus* e que 98% das espécies consumidas são dispersas (Robinson & Janson, 1989; Terborgh, 1983). Na Santa Genebra a utilização de sementes ocorreu principalmente na estação seca, quando a oferta de frutos carnosos é pequena. Nesse caso, *Cebus* seria "forçado" a utilizar outras fontes alimentares como as sementes de frutos secos, que são abundantes nessa época (cf. Morellato, 1991). Além de sementes, flores, artrópodos, e pequenos vertebrados são importantes para *Cebus* durante a estação seca (Galetti & Pedroni, submetido).

Pionus utilizou 35 espécies de plantas na alimentação (entre flores e frutos). *Pionus* não dispersou nenhuma espécie de semente por endozoocoria ou epizoocoria na Santa Genebra. Janzen (1981) sugere que nenhuma espécie de semente é dispersa por psitacídeos, mesmo sementes pequenas como as de *Ficus*. Entretanto, Fleming et al. (1985) observaram que o periquito *Brotogeris jugularis* dispersa sementes de *Mutingia calabura* na Costa Rica. Na Santa Genebra *Pionus* não utilizou frutos de *Ficus*, mas esse item tem sido relatado na alimentação de *Pionus maximiliani* em outras regiões (cf. Forshaw, 1989). Flores foram um importante recurso para *Pionus* durante a estação seca e transição (ca. 25% dos registros de alimentação) na Santa Genebra. Consumo intenso

de flores por psitacídeos tem sido observado em outras florestas tropicais (Roth, 1984; Galetti et al., no prelo).

O esquilo *Sciurus ingrami* foi a única espécie que consumiu exclusivamente frutos. Apesar dessa espécie ter sido observada associada a bandos mistos de aves insetívoras na Mata Atlântica (D. Stotz e M. Rodrigues, com. pess.), na Santa Genebra nunca foi observado *Sciurus* consumindo insetos. Glanz et al. (1982) observaram *S. granatensis* consumindo insetos e ovos de anuros (pererecas) em Barro Colorado, Panamá, entretanto esses itens são inexpressivos na sua dieta total. Três espécies de plantas perfizeram 75% da dieta de *Sciurus ingrami* na Santa Genebra. Glanz et al (1982) também observaram que para *S. granatensis*, quatro espécies (*Scheelea zonensis*, *Dipteryx panamensis*, *Astrocaryum standleyanum* e *Gustavia superba*) compõem 73% da dieta dessa espécie em Barro Colorado, Panamá. O gênero *Sciurus* consome grandes quantidades de frutos de poucas espécies e a maioria dos itens são consumidos raramente (Heaney, 1984).

Das 32 espécies de aves estudadas, nenhuma espécie pode ser considerada exclusivamente frugívora. Espécies exclusivamente frugívoras são raras e sua principal característica é a de alimentar seus filhotes com frutos (Snow, 1962; Wheelwright, 1983). Entretanto, existe um gradiente quanto ao consumo de frutos entre as espécies estudadas, variando no número de espécies e na quantidade de frutos utilizados. Os Piprídeos e Traupídeos são as famílias

que consomem maior número de frutos na Santa Genebra. Aves onívoras como *Pitangus sulphuratus* e *Myiodynastes maculatus* também consomem frutos de algumas espécies (*Cabranea cajerana*, *Dendropanax cuneatum* e *Ocotea* spp). Wheelwright et al. (1984) observaram, na Costa Rica, que os Tiranídeos alimentam-se de várias espécies de frutos. Apesar dos Traupídeos consumirem várias espécies de frutos na Santa Genebra, durante a estação de escassez de frutos algumas espécies migram (*Dacnis cayana*) ou aumentam o consumo de insetos associando-se a bandos mistos de aves ou seguindo bandos de macacos-prego, como *Trichothraupis melanops* (Alvares et al., 1991; Rodrigues et al., submetido).

Os morcegos do gênero *Artibeus* são considerados especializados em frutos de Moraceae e Cecropiaceae (Fleming, 1986). A dieta dos morcegos frugívoros geralmente é determinada coletando amostras das fezes de animais capturados em redes ("mist-nets"). Entretanto, esse método não amostra frutos grandes e insetos (Fleming, 1987). Como na Santa Genebra a dieta de *Artibeus lituratus* foi estudada observando os frutos sob os poleiros, foi constatado que, pelo menos na área de estudo, *Artibeus* provavelmente não seja especializado em frutos de *Cecropia* ou *Ficus*. Esse padrão poderia ser esperado, já que essas espécies de plantas são pouco frequentes na mata (J. Y. Tamashiro, com. pess.). Em áreas urbanas *Artibeus lituratus* também utiliza outros frutos como *Holocalyx balansae* e *Terminalia cattapa* (Sazima et al., 1992; obs. pess.). Frutos de manga

(*Mangifera indica*) e ingá (*Inga* sp.) foram registrados na dieta de *Artibeus lituratus* na Santa Genebra (I. Sazima, com. pess.).

O ouriço-cacheiro (*Coendou*), apesar de ter sido observado em poucas ocasiões na Santa Genebra, mostrou um padrão diferente da dieta das espécies de *Coendou* em outras florestas tropicais (Charles-Dominique et al., 1981; Coates-Estrada & Estrada, 1986b). Aparentemente, *Coendou villosus*, na Santa Genebra, é mais folívoro do que as espécies que habitam florestas úmidas, já que somente frutos de *Acrocomia scleocarpa* foram registrados na dieta desse roedor. Coates-Estrada & Estrada (1986b) observaram *C. mexicanus* alimentando-se de frutos de *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* spp., *Poulsenia armata* e *Brosimum alicastrum* e folhas de *Cecropia obtusifolia* em Los Tuxtlas, México. Charles-Dominique et al. (1981) observaram *C. prehensilis* consumindo sementes de *Inga* spp. (três espécies), *Paullinia caloptera*, *Richadella macrophylla* e *Ocotea* spp. (três espécies) e folhas de *Ocotea oblonga* nas Guianas.

Os marsupiais também desempenham papel importante na dispersão de sementes em florestas neotropicais (Charles-Dominique et al., 1981). Na Santa Genebra a importância de marsupiais na dispersão de sementes foi registrada ocasionalmente e estudos que comprovem sua importância deve ser estimulados.

Sazonalidade na Dieta

Na Santa Genebra, a sazonalidade na dieta dos frugívoros está relacionada à fenologia das espécies zoocóricas. Os animais que consomem apenas frutos zoocóricos (aves e morcegos) tiveram oferta de alimento ao longo de todo o ano, devido ao sequenciamento na frutificação das espécies utilizadas por esses vetores. Plantas que dividem os mesmos dispersores tendem a sequenciar suas frutificações de modo a sobrepô-las o mínimo possível e evitar competição por agentes dispersores (Snow, 1965). Esse padrão de frutificação sequencial tem sido encontrado para frutos ornitocóricos (*Miconia* spp, Snow, 1965) e quiropterocóricos (*Piper* spp., e *Solanum* spp., Fleming, 1985; Marinho-Filho, 1991). Morellato (1991) observou que espécies ornitocóricas com frutos deiscentes e sementes com arilo (que provavelmente teriam dispersores semelhantes) de diferentes famílias também apresentam padrão sequencial de frutificação na Santa Genebra. Entretanto, alguns autores consideram a frutificação (e floração) sequencial um padrão aleatório (Wheelwright, 1985). Na Santa Genebra, o padrão de frutificação sequencial só foi observado para frutos ornitocóricos e quiropterocóricos, indicando que, apesar de ser considerado um padrão estatisticamente aleatório, é um fenômeno biologicamente importante para manutenção de frugívoros dispersores de sementes especializados numa determinada área.

Comparando os dados de fenologia de Morellato (1991) e a utilização dos frutos pelas aves frugívoras na Santa Genebra, das 25 espécies ornitocóricas observadas 12 foram registradas na dieta das aves, sendo que a maioria apresentou o mesmo grupo de dispersores, principalmente Piprídeos e Traupídeos.

As espécies generalistas (como *Cebus*) ou parcialmente frugívoras (como *Alouatta*) não tem oferta constante de frutos carnosos constante ao longo do ano. Essas espécies seriam, portanto, obrigadas a utilizar outros recursos (flores, sementes, folhas, insetos ou mesmo pequenos vertebrados) durante os meses de baixa oferta de frutos zoocóricos (Galetti, 1990; Galetti et al., submetido; Galetti & Pedroni, submetido).

Os resultados da variação sazonal entre os frugívoros da Santa Genebra mostraram que durante a estação seca a dieta das diferentes espécies divergiu, ocorrendo uma "especialização". *Alouatta* aumentou consideravelmente o consumo de folhas e flores durante a estação seca; *Cebus* e *Pionus* utilizaram frutos secos (anemocóricos ou autocóricos) e flores; *Sciurus* utilizou frutos de *Syagrus romanzoffiana* e as aves consumiram frutos de *Chamissoa altissima*. Esse padrão de especialização nos frugívoros, durante a estação de escassez de frutos, tem sido encontrado em outras florestas tropicais (Emmons, 1981; Terborgh, 1983; Gautier-Hion, 1979). Leighton & Leighton (1983) observaram em Bornéu que os frugívoros com área de vida ("home range") fixa

respondem aos períodos de escassez de frutos aumentando o consumo de outros itens (folhas, flores ou insetos) ou de frutos não sazonais (*Ficus* spp.).

Escolha dos Frutos pelos Frugívoros:

O padrão de escolha dos frutos pelos vertebrados da Santa Genebra mostrou que apenas os dispersores especialistas mostraram preferência por algumas características dos frutos, como cor e peso. Estudos sobre a escolha de frutos mostraram que a cor, a dureza, o número de sementes e outras características são importantes na escolha dos frutos pelos animais (Gautier-Hion et al., 1985; Wheelwright & Orians, 1982; Janson, 1983; Kinsey & Norcock, 1990; Wilson & Whelan, 1990).

Na Santa Genebra um grande número de frutos zoocóricos de coloração verde foram consumidos, mas esse resultado pode ser explicado porque foi considerado a cor do fruto quando utilizado pelo frugívoro (e não quando maduro) e os macacos, geralmente, utilizaram frutos antes do seu amadurecimento completo. A maioria dos frutos utilizados por *Artibeus* e por outros morcegos foram de coloração verde (como *Solanum* spp, *Calophyllum brasiliensis* e *Piper* spp), mas maduros.

Aves e Morcegos

A cor e o peso do fruto foram as características mais importantes na escolha do fruto pelas aves na Santa Genebra. Não foi observado a escolha dessas características pelos

morcegos, provavelmente porque os morcegos não são orientados visualmente. Apesar de 94% dos frutos consumidos pelos morcegos serem verdes quando maduros na Santa Genebra, a amostragem foi pequena (n=16). Heithaus et al. (1975) e Fleming (1986) observaram que o tamanho máximo que um fruto pode ser carregado por um morcego em voo está associado ao seu tamanho.

A cor do fruto provavelmente tem um papel essencial na discriminação dos frugívoros arborícolas com percepção colorida (Janson, 1983). Os pássaros da Santa Genebra consumiram frutos pretos ou multicoloridos, pesando até 1g. Nas florestas tropicais peruanas frutos dispersos por aves são geralmente vermelhos, pretos, brancos, azuis ou púrpura, em ordem de preferência (Janson, 1983), ao passo que nas Guianas os pássaros preferem frutos púrpura e pretos (Charles-Dominique et al., 1981).

Frutos verdes (imatuross) são raramente consumidos por aves (Fleming, 1979; Charles-Dominique, no prelo), mas podem ser utilizados na estação de escassez de recursos (Foster, 1977). Na Santa Genebra, durante a estação seca, alguns frutos são consumidos ainda imatuross (*Trema* e *Miconia*), principalmente pelas espécies sedentárias mais frugívoras (como *Manacus manacus*). A utilização de frutos imatuross em fragmentos florestais pode ser um indicio da falta de recursos nesses ambientes (Charles-Dominique, com. pess.).

Primatas, Esquilos e Maritacas

Os primatas (*Cebus* e *Alouatta*) e o esquilo *Sciurus* utilizaram os frutos independentemente de características como peso, cor, número de sementes e deiscência, mas sim conforme sua disponibilidade no ambiente.

Na Santa Genebra, frutos de coloração verde foram os mais consumidos pelos macacos e são os mais abundantes na área de estudo (42% das espécies consumidas). Em outras florestas tropicais, frutos dispersos por macacos são coloridos, amarelos, vermelhos, ou multicoloridos (Gautier-Hion et al., 1985; Terborgh, 1983; Janson, 1983). No Gabão, frutos consumidos por macacos são semelhantes aos consumidos por calaus (Bucerotidae), aves grandes, em parte, semelhantes a tucanos (Gautier-Hion et al., 1985).

Esquilos utilizaram frutos marrons ou verdes fibrosos geralmente com uma semente; as espécies mais consumidas (*Cordia ecalyculata* e *Syagrus romanzoffiana*) só possuem uma semente. Apesar da cor provavelmente não ser importante na escolha da maioria dos frutos consumidos pelos esquilos na Santa Genebra, *Sciurus* consumiu mais frutos verdes que vermelhos de *Cordia ecalyculata* (Paschoal & Galetti, submetido). Gautier-Hion et al. (1985) observaram que os frutos consumidos por roedores (incluindo esquilos), nas florestas do Gabão, possuem sementes grandes, bem protegidas e pericarpo fibroso. Essas características seriam importantes para os frutos que são dispersos por esses vetores. Na Santa Genebra, *Sciurus* dispersa pelo menos três

espécies com essas características (*Syagrus*, *Dicella* e *Dalechampia*).

O endosperma é um recurso utilizado por poucos frugívoros em florestas tropicais (Smythe, 1986). Na área de estudo, o único animal que utiliza esse recurso é o esquilo, já que não foi constatada a presença de outros roedores que também poderiam explorar esse recurso como cutias (*Dasyprocta* spp.) (cf. Smythe, 1986) e ratos-de-espinho (*Proechimys* spp.) (cf. Emmons, 1982).

Um outro predador de semente, *Pionus*, consumiu frutos marrons ou verdes com muitas sementes, como as leguminosas. Frutos de leguminosas correspondem a 41% da dieta de *Pionus* na Santa Genebra. Roth (1984) observou que as sementes das leguminosas compõem um importante recurso para a comunidade de psitacídeos (16 espécies) na Amazônia. É interessante notar que frutos de leguminosas geralmente possuem compostos secundários tóxicos para evitar a predação (Janzen, 1969) e que algumas espécies não são consumidas por nenhum vertebrado predador de semente (como *Lonchocarpus*, Janzen et al., 1990). Assim como os besouros bruquídeos (Janzen 1969) os psitacídeos parecem ser importantes predadores de sementes de leguminosas. O consumo de frutos de algumas espécies de leguminosas na Santa Genebra por *Pionus* é alto, chegando a 15% da produção total de frutos de um único indivíduo (Galetti & Rodrigues, 1992). *Pionus* foi a única espécie predadora de sementes que mostrou preferência por frutos secos. Esse fato poderia ser explicado pela pequena

proporção de polpa na dieta desse psitacídeo (ca. 1.5%) e mostra seu grau de especialização em sementes.

Sobreposição de Nicho

O número total de espécies de aves, macacos e morcegos frugívoros pode variar de 80 a 100 em florestas tropicais contínuas (Fleming et al., 1987). A ocorrência simpátrica de tantas espécies troficamente similares indica que possa haver competição entre os animais que utilizam os mesmos recursos. Apesar que parece não haver nenhuma razão aparente que restrinja a competição a grupos filogeneticamente próximos, os ecólogos tem dado maior atenção a guildas ecotaxonômicas próximas, ao invés de guildas troficamente próximas (Fleming, 1979). Apesar de ser bem evidente a diferença morfológica entre frutos ornitocóricos e mamalocóricos (van der Pijl, 1982), pouco se conhece sobre a dieta da maioria das aves e mamíferos nos neotrópicos (cf. Sick, 1985; Emmons & Feer, 1990).

Na Santa Genebra, além de frutos de zoocoria mista que são utilizados por vários animais (cf. van der Pijl, 1982), frutos com características de uma síndrome foram utilizados por frugívoros generalistas. *Piper* e *Solanum* são classificados como quiropterocóricos, mas também foram utilizados por macacos e aves, porém em menor proporção na Santa Genebra. Somente oito espécies de frutos foram consumidas por todos os grupos de frugívoros.

Estudos sobre frugívoros que se alimentam de uma determinada espécie vegetal tem mostrado alta sobreposição alimentar entre aves e mamíferos (Howe, 1980; Coates-Estrada & Estrada, 1986a). Muitas espécies podem ocasionalmente utilizar os mesmos recursos, mas a alta sobreposição na dieta não implica necessariamente que esses animais estejam competindo por alimento. Grandes produções de frutos e baixas taxas de interações agonísticas interespecíficas indicam que o alimento pode não ser um recurso limitante em certas estações do ano (Willis, 1966).

A maioria dos estudos sobre sobreposição alimentar em frugívoros tropicais tem sido feita com uso de inferências baseadas nas síndromes de dispersão (Fleming et al., 1987). Existem poucos estudos sobre sobreposição alimentar que analisem apenas espécies vegetais observadas na dieta de um determinado grupo animal (Heithaus et al., 1975; Gautier-Hion et al., 1985; Loiselle & Blake, 1990; Charles-Dominique, no prelo).

A sobreposição alimentar no número de espécies vegetais utilizadas entre os frugívoros (aves, morcegos e primatas) foi alta na Santa Genebra, quando comparada com outras florestas tropicais, como observado por Gautier-Hion et al. (1985) no Gabão. Entretanto, a sobreposição entre as espécies na Santa Genebra, não foi significativa (abaixo de 0.60 na maioria dos pares de espécies analisados).

Os macacos tiveram maior sobreposição alimentar com *Artibeus* (100% das espécies de frutos da mata utilizadas por

Artibeus são consumidas por *Cebus* ou *Alouatta*) que com as aves (32% das espécies em comum) na Santa Genebra. *Cebus* foi a espécie que apresentou maior sobreposição, em número de espécies consumidas, com outros frugívoros. Frutos quiropterocóricos possuem muitas características comuns aos frutos utilizados por primatas (van der Pijl, 1982). No Gabão, Gautier-Hion et al. (1985) observaram alta sobreposição no número de espécies de frutos utilizadas por aves e primatas (27,8%) entretanto esse estudo só considerou aves grandes (família Bucerotidae) ignorando pequenas aves de sobdossel. Chivers (1980) encontrou alta sobreposição entre morcegos e primatas (45% de espécies em comum) na Malásia. Estrada & Coates-Estrada (1985b) observaram uma baixa sobreposição alimentar entre frugívoros noturnos (morcegos e gambás) e diurnos (macacos e esquilos) no México. Palmeirin et al. (1988), entretanto, observaram alta sobreposição alimentar entre aves e morcegos, principalmente nos frutos de *Piper* na Costa Rica. Fleming et al. (1987) sugerem que a sobreposição alimentar entre frugívoros nos paleotrópicos é maior que entre os frugívoros nos neotrópicos. Entretanto, os estudos acima citados mostram que muito pouco se conhece da sobreposição alimentar em grupos troficamente próximos e estudos quantitativos e com metodologias semelhantes são necessários para definir um padrão na sobreposição alimentar entre as espécies para as florestas tropicais.

Os baixos índices de sobreposição alimentar entre os predadores de sementes, na Santa Genebra, podem ser resultado da depauperação da fauna de grandes frugívoros em fragmentos florestais. As florestas mesófilas não fragmentadas do interior de São Paulo possuem mais espécies de predadores de sementes (como psitacídeos, porcos do mato, macacos e roedores) do que a Reserva de Santa Genebra (Willis, 1979; obs. pess.) Outras características devem ser importantes na partilha de recursos entre os predadores de sementes simpátricos, como a dureza do fruto (Kinsey & Norcok, 1990; Bodmer, 1991). Na Santa Genebra, *Cebus* utilizou alguns frutos duros que não são consumidos por *Pionus* ou *Sciurus*, como *Cariniana legalis* e *Hymenaea courbaril*.

A sobreposição alimentar entre *Cebus* e *Alouatta* foi baixa, na área de estudo, mas todos os frutos consumidos por *Alouatta* podem ser utilizados por *Cebus*. Entretanto, mesmo que a sobreposição na dieta de frutos entre *Alouatta* e *Cebus* fosse alta, isso não implicaria em competição, já que cerca de 75% da dieta de *Alouatta* é composta de folhas. Se a área de estudo comportasse toda a fauna de frugívoros anterior à fragmentação, é possível que houvesse maior sobreposição de *Alouatta* com outros folívoros-frugívoros, como *Brachyteles arachnoides* (mono) e *Callicebus personatus* (sauá). Estrada & Coates-Estrada (1986) observaram, no México, que o maior competidor na dieta de folhas de *Alouatta* são as formigas cortadeiras (*Atta* spp.). Na Santa Genebra foi observado a

saúva *Atta sexdens* utilizando várias espécies de folhas que são consumidas por *Alouatta* (por ex. *Piptadenia gonoacantha*, *Astronium graveolens*, *Copaifera langsdorffii* e *Aspidosperma polyneuron*).

As aves apresentaram maiores índices de sobreposição alimentar que os macacos, maritacas e esquilos, apesar de somente dois dos 16 pares de espécies apresentarem índice maior que 0.60 (*Trichothraupis melanops* vs. *Tachyphonus coronatus* e *Manacus manacus* vs. *Saltator similis*). A alta sobreposição entre as aves sugere que as espécies mais generalistas sejam favorecidas em fragmentos florestais e que a diferença no nichos entre essas espécies possa ocorrer principalmente na dieta de artrópodos, no modo de captura dos frutos ou no estrato de forrageamento. Rodrigues (1991), estudando a partilha de recursos em Traupídeos simpátricos na Mata Atlântica, encontrou altos índices de sobreposição nos estratos de forrageamento entre *Tachyphonus coronatus* e *Trichothraupis melanops*. Loiselle & Blake (1990) encontraram seis guildas de aves frugívoras de subdossel na Costa Rica, sendo que várias espécies possuem preferências específicas que diminuem a sobreposição. As principais características na separação das guildas que Loiselle & Blake (1990) encontraram foram diferenças morfológicas, métodos de forrageamento, tipo de fruto utilizado e altura de forrageamento.

Não há informações quantitativas na separação alimentar entre as espécies de morcegos frugívoros da Santa Genebra.

Entretanto, Marinho-Filho (1991) encontrou divisão nos recursos alimentares utilizados por *Sturnira lilium* e *Carollia perspicillata* numa floresta semidecídua próximo a Santa Genebra (Serra do Japi, Jundiaí).

As plantas utilizadas por *Artibeus*, apesar de também serem utilizadas pelos macacos e aves, na Santa Genebra, foram pouco frequentes na sua dieta. A utilização de frutos fora da área da Santa Genebra (como *Syzigium*, *Eriobotrya* e *Terminalia*) por *Artibeus* aumenta o número de frutos que são utilizados por esses vetores, diminuindo a sobreposição com os macacos.

Existe competição alimentar entre os frugívoros da Santa Genebra?

Essa pergunta é difícil de ser respondida, já que seria necessário avaliar o impacto na remoção de frutos de cada frugívoro em cada espécie vegetal e sua interferência interespecífica. Além disso, a competição pode não ocorrer se os recursos forem abundantes. Vários fatores podem limitar as populações e assim permitir coexistência (fatores climáticos, predadores, parasitas, abundância de recursos, abrigo e locais para reprodução; Schoener, 1986). Em áreas perturbadas, a produção primária (e de frutos) é mais alta que em áreas em "climax" (Foster, 1980). Como a Santa Genebra é uma floresta secundária em sua maior extensão (Matthes, 1992), a produção de frutos pode não ser um fator limitante para os frugívoros da área. Em matas secundárias

(como a Santa Genebra) outros fatores como território, microhabitat ou local para nidificação (cf. Pizo, 1992) podem ser recursos mais críticos (escassos) do que o alimento.

Além disso a fragmentação de habitats ocasiona a extinção local de muitas espécies, deixando "nichos vagos" nesses habitats. A sobreposição alimentar entre as aves na Santa Genebra foi baixa quando comparada com os dados de Rodrigues (1991) que encontrou alta sobreposição entre os vários parâmetros do nicho entre Traupídeos simpátricos em uma floresta contínua na Mata Atlântica.

Eficiência na Dispersão de Sementes

A dieta dos frugívoros tem sido geralmente descrita como "especializada" ou "oportunística", de acordo com a proporção de frutos ingeridos (Snow, 1981). A dieta dos "especialistas" é constituída exclusivamente por frutos (Morton, 1973). O termo especialista no entanto tem sido atribuído a dispersores eficientes de sementes (Howe & Estabrook, 1977) ou para vertebrados que exploram frutos com sementes grandes e com polpa rica em lipídeos e proteínas (McKey, 1975). O termo "frugívoro especialista" foi aqui utilizado para as espécies que utilizam somente frutos na sua dieta, como os esquilos ou para os dispersores exclusivos de sementes, como as aves e morcegos.

As características das aves e morcegos podem fornecer indícios do porque desses dois grupos na Santa Genebra são

considerados dispersores de sementes especializados (Tabela 8). O maior deslocamento diário (vôo) e o menor período de forrageamento nas fruteiras torna as aves e morcegos mais aptos a dispersarem as sementes a grandes distâncias da planta-mãe. O pequeno período de permanência nas fruteiras durante a alimentação pode estar associado a maior vulnerabilidade a predação das aves que ocorre nas fruteiras (Howe, 1979; Howe & Eastabrook, 1977), entretanto esta hipótese não é amplamente aceita (Wheelwright, 1990).

Devido às características comportamentais e fisiológicas, os primatas podem ser considerados dispersores pouco especializados (Tabela 8). Como a taxa de predação em primatas é relativamente baixa (Cheney & Wranghan, 1989), esses animais podem permanecer em fruteiras por longos períodos até diminuírem muito esse recurso (Terborgh, 1983; Coates-Estrada & Estrada, 1986a), depositando sementes embaixo da planta-mãe. Além disso, a grande habilidade de manipulação permite a esses animais utilizarem somente as partes carnosas dos frutos, como polpa ou arilo, descartando as sementes (principalmente os frutos com sementes grandes) embaixo da planta-mãe. A manipulação dos frutos então, parece ser uma característica importante no comportamento de dispersão de sementes pelos primatas nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil (obs. pess.). As espécies que possuem capacidade de manipulação pouco elaborada (*Brachyteles* e *Alouatta*) parecem ser melhores dispersores de sementes do que as espécies com capacidade de manipulação

elaborada como *Cebus* (Brozek, 1991; Galetti et al., submetido; Galetti & Pedroni, submetido). Frutos dispersos por primatas da família Callithrichidae (como *Leonthopithecus*) possuem geralmente sementes muito pequenas (F. Passos, com. pess.).

Portanto, é incomum encontrar nas florestas neotropicais (e principalmente nas florestas semidecíduas) frutos dispersos somente por primatas ("primatocoria"), já que existem poucas espécies de macacos especializados no consumo de frutos, como *Ateles* (Roosmalen, 1985). Apesar de muitas espécies vegetais serem dispersas por primatas (Chapman, 1989; Estrada & Coates-Estrada, 1985a; Kulhmann, 1975; Galetti et al., submetido) esses animais aparentemente não possuem características uniformes para atuar na seleção dos frutos com características exclusivas ("seleção difusa" *sensu* Janzen, 1980). Entre os primatas neotropicais parece existir um gradiente quanto a eficiência na dispersão de sementes, variando desde espécies predominantemente insetívoras (*Saguinus*) (Terborgh, 1983), com pequena importância na dispersão, até espécies predominantemente frugívoras (*Ateles*) (Roosmalen, 1985).

Na Santa Genebra, considerei os primatas predadores sazonais, principalmente de frutos secos que são consumidos na estação de estresse de frutos carnosos, ou dispersores generalistas. Em outra floresta semidecídua (Barreiro Rico, Anhembi) os monos, *Brachyteles arachnoides* e os sauás, *Callicebus personatus* também consomem sementes na estação

seca (Torres de Assumpção, 1983; obs. pess.). Apesar disso, alguns frutos na Santa Genebra são dispersos quase que exclusivamente por macacos (e.g. *Pereskia aculeata* e *Celtis iguanae*), mas essas espécies podem também ser dispersas por outros vetores, em habitats não fragmentados.

Plantas sem dispersores?

Algumas espécies de plantas parecem não possuir um dispersor eficiente na área de estudo. Os frutos do jatobá (*Hymenaea courbaril*) foram muito utilizados por *Cebus*, mas esse animal carrega os frutos por poucos metros (ca. 10-20m, obs. pess.) ou alimenta-se sobre a fruteira, derrubando os frutos no chão próximo à planta-mãe. As sementes de *Hymenaea* são dispersas por cutias (*Dasyprocta* spp) em florestas de outras regiões (Hallwachs, 1986). A ausência desse roedor na Santa Genebra provavelmente acarretará a diminuição populacional de jatobás nesse local. Alves et al. (com. pess.) comparando a população de indivíduos jovens de jatobá na Santa Genebra com a do Bosque dos Jequitibás em Campinas (área onde ocorrem cutias) encontraram que na Santa Genebra os jovens estão localizados somente embaixo da planta-mãe, ao passo que no Bosque os jovens estão distribuídos longe da planta-mãe. Sementes e plântulas localizadas próximo à planta-mãe sofrem maior mortalidade (Janzen, 1970).

Tabela 8. Comparação das características morfológicas e comportamentais dos dispersores de semente na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

Aves e Morcegos

Voam (grande deslocamento diário)¹
 Metabolismo alto²
 Menor tempo de retenção das sementes no aparelho digestivo²
 Pequeno tempo nas fruteiras (predação?)³
 Menor capacidade de manipulação do fruto

Frutos Ornitócoricos

Frutos quiropterocóricos

Coloridos
 Deiscentes ou Indeiscentes
 Posição Variada
 Geralmente com arilo
 Geralmente no subosque da mata
 Geralmente sobdossel
 Sem odor
 (*Miconia, Urera*)

Geralmente verdes
 Indeiscentes
 Expostos fora da copa
 Sem arilo
 Diversos estratos
 Beira de mata (corredores)
 Odor de fermentação
 (*Piper, Solanum, Ficus*)

Primatas

Pequeno deslocamento diário⁴
 Maior tempo de retenção das sementes no aparelho digestivo⁵
 Maior permanência nas fruteiras^{4,5}
 Maior capacidade de manipulação do fruto

Fontes: 1. Charles-Dominique, 1991; 2. Morisson, 1978, 1980; 3. Howe, 1979; 4. Terborgh, 1983; 5. Coates-Estrada & Estrada, 1986a.

Espécies-Chave

As espécies que frutificam fora do pico de frutificação da comunidade são importantes para manter a população de vertebrados frugívoros sedentários (Leighton & Leighton, 1983; Terborgh, 1986 a,b). Essas espécies são chamadas de "espécies-chave" (Terborgh, 1986 a,b) ou "pivotais" (Howe, 1984). Para ser considerada espécie-chave, as plantas devem frutificar anualmente, ter alta densidade ou alta produção de frutos, frutificar durante a estação de escassez de recursos e serem utilizadas pela maioria da comunidade de frugívoros (Terborgh, 1986 a,b; Gautier-Hion & Michaloud, 1989).

Na maioria das florestas tropicais, onde a comunidade de frugívoros foi estudada, tem sido encontrado um grupo de espécies vegetais que oferece recursos durante a estação de baixa oferta de frutos. Terborgh (1986 a,b) observou, na Amazônia peruana, que os frutos das palmeiras, figueiras e flores que produzem bastante néctar, são recursos-chave para a comunidade de frugívoros. Outros grupos de plantas também têm sido consideradas chave em florestas tropicais (Leighton & Leighton, 1983; Gautier-Hion & Michaloud, 1989). Galetti et al. (1992) sugerem que as palmeiras não sejam recursos-chave para frugívoros em florestas semidecíduas no sudeste do Brasil, onde a densidade dos indivíduos dessa família é baixa.

Analisando a comunidade de frugívoros da Santa Genebra nenhum grupo de espécies de plantas pode ser considerado

"chave". Apesar de algumas fruteiras serem utilizadas por várias espécies de aves e mamíferos (*Ficus* spp., *Cecropia* spp., *Ocotea* spp. e *Copaifera langsdorffii*), essas espécies possuem baixa densidade ou não produzem frutos anualmente. Seria de se esperar que, em fragmentos florestais (como a Santa Genebra), a comunidade de frugívoros residentes fosse mantida pelas espécies chave. Entretanto, na Santa Genebra não observei esse padrão. Espécies-chave tem um papel importante para manter a população de frugívoros mais especialistas (tucanos e cotingas; Howe, 1984), principalmente em florestas contínuas.

A importância de uma espécie de fruto para um determinado frugívoro depende do seu grau de especialização alimentar. *Sciurus ingrami* tem 46% de sua dieta composta por sementes de *Syagrus romanzoffiana* (Paschoal & Galetti, subm.). Glanz et al. (1982) também encontrou uma grande utilização de palmeiras na dieta do esquilo *S. granatensis* no Panamá. A remoção de palmeiras de florestas tropicais pode acarretar a extinção local de várias espécies de roedores, principalmente esquilos (Galetti et al., 1992).

Para as espécies mais generalistas, a importância de uma espécie de fruto não é muito evidente. As flores de várias espécies de lianas (principalmente Bignoniaceae e Leguminosae), que produzem grande quantidade de néctar, são recursos chave para *Alouatta*, *Cebus* e *Pionus* durante a estação seca e de transição.

As espécies que produzem frutos arilados (principalmente as da família Meliaceae) que frutificam no início da época úmida são importante na dieta de filhotes de algumas espécies de aves, como *Vireo olivaceus* (obs. pess.). Na Costa Rica, Skutch (1980) também observou que sementes com arilos ricos em óleos são recursos importantes na dieta de ninhegos de muitas aves e são mais abundantes no início da estação chuvosa.

Estrutura da Comunidade de Frugívoros em um Fragmento Florestal

As florestas semidecíduas do interior do Estado de São Paulo compõem um dos ecossistemas florestais mais ameaçados de extinção (Câmara 1983). Apesar de zologicamente ser considerada como uma extensão da Mata Atlântica (Mittermeier et al., 1989), floristicamente essas duas formações são diferentes, principalmente por apresentar muitas espécies decíduas (Leitão-Filho, 1992).

A fragmentação de habitats tem levado à extinção local muitas espécies, principalmente os grandes predadores (Eisenberg, 1980) e os frugívoros especialistas como araras, macacos-aranha e cotingas (Willis, 1979, Lovejoy et al. 1986). A Mata de Santa Genebra não possui nenhuma espécie de frugívoro especialista, com exceção dos esquilos (que são predadores de sementes). A falta de frugívoros especialistas em fragmentos florestais pode causar a extinção local de diversas espécies de plantas que necessitam desses vetores

para dispersar seus diásporos e, conseqüentemente, levar a extinção de outras espécies que alimentam-se dessas plantas ("efeito dominó"; Howe, 1984, 1990; Smythe, 1989).

Frutos adaptados a dispersão por dispersores especialistas de sementes são grandes e possuem sementes grandes, geralmente uma por fruto, ricos em gordura e proteínas (McKey, 1975; Snow, 1981). Na Santa Genebra pelo menos seis espécies de frutos podem ser incluídos nessa categoria: *Callophylum brasiliensis*, *Chrysophyllum* sp., *Cordia ecalyculata*, *Ocotea corymbosa*, *Cryptocaria moschata* e *Copaifera langsdorffii*.

Na Santa Genebra, os frutos de *Chrysophyllum* e *Callophylum* são dispersos por morcegos filostomídeos como *Artibeus lituratus* ao passo que *Ocotea* e *Copaifera* são utilizados por poucas espécies de aves. Na Floresta Atlântica essas espécies são dispersas por grandes frugívoros como o mono (*Brachyteles arachnoides*), tucanos (*Ramphastos*) e Cracídeos (*Penelope* ou *Pipile*, observ. pess.).

Galetti et al. (submetido) sugerem que pelo fato dos bugios (*Alouatta*) serem os únicos frugívoros que se mantêm em fragmentos florestais (já que se alimentam principalmente de folhas) podem manter a população de certas espécies vegetais dispersas principalmente por frugívoros especialistas, que não resistem a fragmentação do habitat.

A utilização de frutos dos pomares e de milho ao redor da mata por *Artibeus* e *Cebus*, respectivamente, pode não

expressar a falta de recursos para esses frugívoros na Santa Genebra. Pomares e plantações são um recurso agregado e de fácil acesso e sua utilização pelos animais provavelmente diminui o tempo de forrageamento dessas espécies. *Cebus* utiliza milho durante a estação úmida, que é a estação com maior número de espécies zoocóricas em frutificação. Frugívoros oportunistas tendem a utilizar áreas mais favoráveis por um maior período de tempo, deslocando-se após a diminuição desses recursos (Terborgh, 1983; Fleming, 1986).

Comparando a Mata de Santa Genebra com a Fazenda Barreiro Rico (Anhembi, São Paulo) outra floresta semidecídua de maior extensão (ca. 800 ha), pode ser observado que a guilda com a maior perda de espécies na Santa Genebra foi a dos predadores sazonais de sementes (como *Brachyteles arachnoides* e *Callicebus personatus*) e de algumas espécies de aves dispersoras de semente (Willis, 1979; Silva et al., 1992). A ausência das duas espécies de primatas (*Brachyteles* e *Callicebus*) provavelmente não está associada a fragmentação da floresta, já que essas espécies conseguem viver em fragmentos florestais menores que a Santa Genebra (Brozek, 1991; obs. pess.).

Divisão da Guilda de Vertebrados Frugívoros

O termo guilda tem tido diferentes definições (ver Terborgh & Robinson, 1986), por isso aqui utilizo o termo guilda para um grupo de espécies que exploram os mesmos

recursos de maneira similar (Root, 1967). Com base nas características dos frutos utilizados, no comportamento e na sobreposição alimentar podemos dividir os vertebrados frugívoros da Santa Genebra em cinco grupos distintos (Figura 17).

Os predadores exclusivos de sementes compreende os esquilos, as maritacas, tuins (*Forpus xanthopterygius*) e papa-capins (Fringilídeos). Nesse grupo, os animais geralmente ignoram a polpa do fruto e alimentam-se das sementes. *Pionus* foi observado utilizar polpa de *Calophyllum brasiliensis*; *Sciurus*, de *Ficus enormis*, *Citharexylum myrianthum* e *Chrysophyllum* sp.

Os dispersores ocasionais de sementes compreendem os roedores que estocam as sementes para posterior consumo, mas que acabam dispersando algumas delas. Na Santa Genebra, somente *Sciurus* apresentou esse comportamento, mas esse grupo poderia incluir cutias e pacas em locais onde esses animais ainda ocorrem. Frutos dispersos ocasionalmente por *Sciurus*, na Santa Genebra, tornam esse roedor importante dispersor principalmente de frutos de dispersão primariamente autocórica (*Dicella* e *Dalechampia*) ou de frutos que necessitam ser escarificados para germinar (*Syagrus*) (H. F. Leitão-Filho, com. pess.).

Os predadores sazonais de semente utilizam sementes durante um curto período do ano e compreende os dois primatas (*Cebus* e *Alouatta*), que consomem frutos secos durante a estação de escassez de frutos carnosos. Esse

padrão também foi observado para *Brachyteles arachnoides* e *Cebus apella* em Barreiro Rico, Anhembi (Torres de Assumpção, 1983; obs. pess.). Durante a estação de abundância de frutos, os macacos são dispersores generalistas de sementes, consumindo tanto frutos ornitocóricos como mamalocóricos. A eficiência na dispersão de uma espécie de planta utilizada por primatas depende do tamanho da semente, do comportamento, da fisiologia e morfologia do animal (Rowell & Mitchell, 1991).

O outro grupo é composto dos dispersores especialistas de semente, como as aves pequenas e os morcegos. Nesse grupo, os frutos possuem características morfológicas muito similares, quanto a cor, formato e posição na planta. Frutos dispersos por aves (ornitocóricos) são coloridos, geralmente com arilo (ou sarcotesta), deiscentes e pequenos (van der Pijl, 1982; Janson, 1983). Frutos dispersos por morcegos (quiropterocóricos) são geralmente verdes, com uma (*Calophyllum*) ou muitas sementes (*Piper* ou *Cecropia*) e indeiscentes (van der Pijl, 1982). Frutos dispersos por aves e morcegos apresentaram frutificação sequencial ressaltando a pressão seletiva desses dispersores nas plantas que utilizam esses vetores para a dispersão de seus diásporos.

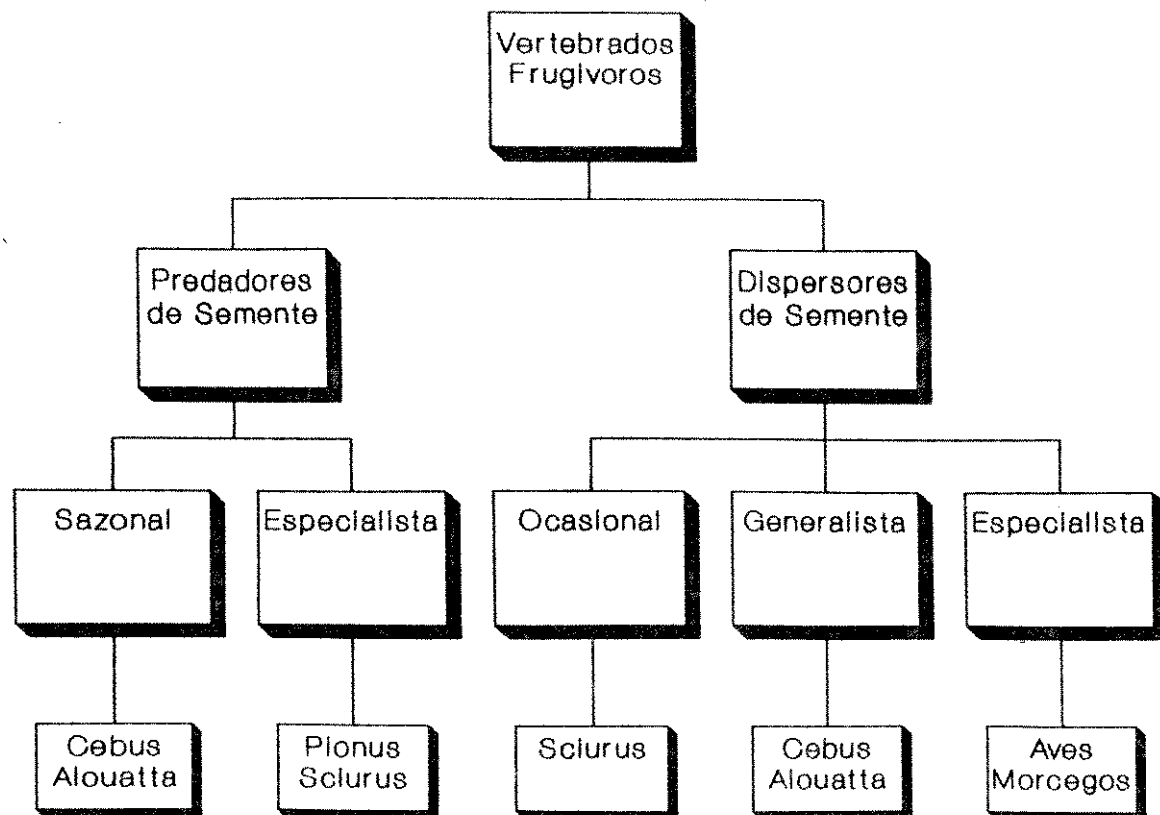


Fig. 17. Divisao da guilda de vertebrados frugívoros na Reserva de Santa Genebra, Campinas.

Conclusões

O estudo da comunidade de frugívoros da Santa Genebra durante três anos e nove meses revelou padrões de dispersão e frugivoria diferentes de outras florestas tropicais mais úmidas. As principais características que poderiam ser estendidas para outras florestas semidecíduas do sudeste do Brasil são:

1. As florestas semidecíduas do sudeste do Brasil produzem baixa porcentagem de espécies com frutos zoocóricos quando comparadas com florestas tropicais mais úmidas.
2. A baixa porcentagem de frutos zoocóricos força os frugívoros a utilizarem recursos alternativos (como folhas, flores ou insetos) ou migrarem durante a estação seca. A sazonalidade da dieta dos frugívoros está associada a marcada sazonalidade de frutos zoocóricos nas florestas semidecíduas.
3. Algumas espécies consideradas essencialmente dispersoras de sementes (como os primatas) exercem uma forte pressão na predação de sementes de frutos autocóricos e anemocóricos durante a estação de escassez de frutos zoocóricos.
4. A competição por frutos entre os vertebrados frugívoros na Santa Genebra não foi comprovada, tendo sido encontrados baixos índices de sobreposição alimentar entre as espécies. Provavelmente, outros fatores (área de uso, sítios para nidificação, entre outros) devem ser mais importantes na dimensão do nicho dos frugívoros.

5. O estudo da frugivoria e dispersão de sementes em locais de baixa oferta de frutos zoocóricos, como as florestas semidecíduas, é importante para se entender a plasticidade e adaptação dos frugívoros nesses ambientes.

6. Na Santa Genebra, a ausência de alguns dispersores de sementes pode levar à extinção algumas espécies vegetais que dependem desses vetores para dispersar suas sementes. Medidas de manejo em fragmentos florestais são necessárias para manter as populações de plantas que perderam seus dispersores.

Bibliografia

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Alvares, S.; Machado, C.G.; Galetti, M. & M. Rodrigues. 1991. Associação de *Trichothraupis melanops* (Aves, Thraupinae) com bandos mistos de aves, formigas e macacos. *XVII Congresso Brasileiro de Zoologia*, Salvador, Bahia.
- Blake, J.G.; Loiselle, B.; Moermond, T.C.; Levey, D.J. & J. S. Denslow. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 73-79.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Brozek, R. 1991. Observações sobre a ecologia alimentar e dispersão de sementes pelos muriquis (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806, Cebidae-Primates). Dissertação de Bacharelado, UNESP-Rio Claro.
- Câmara, I. G. 1983. Tropical moist forest conservation in Brazil. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. S.L.Sutton, T.C. Whitmore e A. C. Chadwick (eds). Blackwell Scientific Publications.
- Castellani, T. T. 1986. *Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação pelo fogo*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Charles-Dominique, P. no prelo. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*.
- Charles-Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 7: 243-256.
- Charles-Dominique, P.; Atramentowicz, M.; Charles-Dominique, M.; Gérard, H.; Hladik, A.; Hladik, C.M. & M. F. Prévost. 1981. Les mamifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 35: 341-435.
- Cheney, D.L. & R.W. Wrangham. 1989. Predation. In: *Primates Societies*. B. Smuts et al. (eds). Chicago University Press, Chicago.
- Chiarello, A. G. 1992. *Dieta, padrão de atividade e área de vida de um grupo de bugios ruivos (Alouatta fusca) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Chivers, D.J. 1980. *Malayan Forest Primates*. New York, Plenum Press.
- Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986a. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 2: 349-357.

- Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986b. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Denslow, J. & T. Moermond. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. *Oecologia* 54: 170-176.
- Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. In: *Conservation Biology*. M. Soulé & B. Wilcox (eds). Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- Emmons, L.H. 1981. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecol. Monogr.* 50: 31-54.
- Emmons, L.H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. *Trop. Ecol.* 23: 280-290.
- Emmons, L.H. & F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals*. Chicago Press, Chicago.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1985a. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 6: 77-91.

- Estrada, A & R. Coates-Estrada. 1985b. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 9:27-37.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1986. Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 10: 51-66.
- Fernandes, A. & P. Bezerra. 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Stylus Comunicações, Fortaleza.
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.* 19: 1157-1172.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688-700.
- Fleming, T. H. 1986. Opportunism vs. specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In: *Frugivores and Seed Dispersal*. In: *Frugivores and Seed Dispersal*. T. H. Fleming & A. Estrada (eds). Dr. Junk Publ. Boston.
- Fleming, T. H. 1987. *The Short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago.

- Fleming, T. H., C.F., Williams, F.J. Bonaccorso, & L. H. Herbst. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Mutingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *Am. J. Bot.* 72: 383-391.
- Fleming, T.H.; Breitwisch, R. & G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 91-109.
- Forshaw, J.M. 1989. *Parrots of the World*. 3rd edition. David & Charles, London.
- Foster, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology* 58: 73-85.
- Foster, R. B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. In: *Conservation Biology: an Evolutionary Ecological Perspective*. M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds). Sinauer Press, Sunderland, Mass.
- Foster, R. B. 1982. The seasonal rhythms of fruitfall on Barro Colorado Island. In: *The Ecology of a Tropical Forest*. E. G. Leigh, A. S. Rand and D. M. Windsor (eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Foster, R., J. Arce, & T.S. Wachter. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. In: *Frugivores and Seed Dispersal*. A. Estrada and T. H. Fleming (Eds). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Galetti, M. 1990. Predation on squirrel, *Sciurus aestuans*, by capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Mammalia* 54: 152-154.

- Galetti, M.; Paschoal, M. & F. Pedroni. 1992. Palm nut predation (*Syagrus romanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.* 8: 121-123.
- Galetti, M. & M. Rodrigues. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica* 24: 222-224.
- Galetti, M., M. A. Pizo, I. Simão, and M. Rodrigues. no prelo. O que comem os papagaios? *Ciência Hoje*.
- Galetti, M. submetido. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a forest fragment in Brazil.
- Galetti, M. & F. Pedroni. submetido. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-eastern Brazil.
- Galetti, M.; Pedroni, F. & L.P.C. Morellato. submetido. Diet of the brown howler monkey (*Alouatta fusca*) in a forest fragment in Brazil.
- Gautier-Hion, A. & G. Michaloud. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. *Ecology* 70: 1826-1833.
- Gautier-Hion, A. 1979. Niche écologique et diversité des espèces sympatriques dans le genre *Cercopithecus*. *La Terre et la Vie* 25: 427-490.

- Gautier-Hion, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In: *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Man and the Biosphere Series, vol. 7. The Parthenon Publishing Group.
- Gautier-Hion, A.; Duplantier, J.; Quris, R.; Feer, F. Sourd, C.; Decoux, J.; Dubost, G.; Emmons, L.; Erard, C.; Hecketsweiler, P.; Mougazi, A.; Roussillon, C. & J. Thiollay. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Glanz, W. E., R. W. Thorington, J. Giacalone-Madden, & L. R. Heaney. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. In: *The Ecology of a Tropical Forest*. E. G. Leigh, A. S. Rand and D. M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). In *Frugivores and Seed Dispersal*. Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.
- Heaney, L. R. 1984. Climatic influences on life-history Tactics and Behavior of North American Tree Squirrels. In: *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. J. O. Murie and G. R. Michener (eds.). University of Nebraska Press, Lincoln and London.

- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variations in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Heithaus, E.R.; T.H. Fleming & P. O. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Holdridge, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Howe, H. 1979. Fear and frugivory. *Am. Nat.* 114: 925-931.
- Howe, H. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61: 944-959.
- Howe, H. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Conserv.* 30: 261-281.
- Howe, H. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: *Seed Dispersal*. D.R. Murray (ed.). Academic Press, New York.
- Howe, H. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. In: *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. K.S.Bawa & M.Hadley (eds). The Parthenon Publishing Group.
- Howe, H. & G.F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817-832.
- Howe, H. & Smallwood, S. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Howe, H. & G.A. Vande Kerchove. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 60: 180-189.

- Janson, C. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34:611-612.
- Janzen, D.H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk* 98: 841-844.
- Janzen, D.H., L. E. Fellows, and P.G. Waterman. 1990. What protects *Lonchocarpus* (Leguminosae) seeds in a Costa Rican dry forest? *Biotropica* 22: 272-285.
- Kinsey, W. G. & M.A. Norconk. 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81: 5-15.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, Publishers, New York.
- Kricher. 1989. *A Neotropical Companion*. Princeton University Press, Princeton.
- Kuhlmann, M. 1975. Adenda alimentar dos bugios. *Silvicultura de São Paulo* 9: 57-62.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology. In: *Ecology of Bats*. T.H. Kunz (ed). Plenum Plub., New York.

- Leigh, E.G. & D. M. Windsor. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In: *The Ecology of a Tropical Forest*. E.G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Leighton, M. & D. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A. C. Chadwick (eds). Blackwell Scientific Publications.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: *História Natural da Serra do Japi*. L.P.C. Morellato (org.). Editora da Unicamp, Campinas.
- Loiselle, B. A. & J. G. Blake. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology* 13: 91-103.
- Longman, K. A. & J. Jenik. 1987. *Tropical Forest and its Environments*. Longman Scientific & Technical. New York. 347 pp.
- Lovejoy, T.E.; Bierregaard, R.O.; Rylands, A.B.; Malcolm, J.R.; Quintela, C.E.; Harper, L.H.; Brown, K.S.; Powell, A.H.; Powell, G.V.; Schubart, H.O. & M. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: *Conservation Biology*. M.E. Soulé (ed). Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.

- Marinho-Filho, J. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7: 59-67.
- Matthes, L. A. F. 1980. *Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Matthes, L. A. F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: *Coevolution of Animals and Plants*. L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds). University Texas, Austin.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates, Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, M.G. *Rev. Nord. Biol.* 6: 71-104.
- Milton, K.; D. M. Windsor, D. W. Morrison & M.A. Estribi. 1982. Fruiting phenologies of two tropical *Ficus* species. *Ecology* 63: 752-762.
- Mittermier, R. A.; Kinsey, W. G. & R. Mast. 1989. Neotropical primate conservation. *J. Hum. Evol.* 18: 597-610.
- Monteiro-Filho, E. L. 1987. *Biologia reprodutiva e espaço domiciliar de Didelphis albiventris em uma área perturbada na região de Campinas, SP*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.

- Morellato, L. P. C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Morellato, L. P. C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I Litterfall and litter standing crop. *J. Trop. Ecol.* 8: 205-215.
- Morellato, L. P. C.; Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. & C. A. Joly. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Rev. Brasil. Bot.* 12: 85-98.
- Morellato, L. P. C. & H.F. Leitão-Filho. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: *História Natural da Serra do Japi*. L. P. C. Morellato (org.). Editora da Unicamp, Campinas.
- Morrison, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59: 716-723.
- Morrison, D.W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* 45: 270-273.
- Morton, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.* 107: 8-22.
- Orians, G. H. 1969. The number of bird species in some tropical forests. *Ecology* 50: 783-801.

- Palmeirin, J. M.; Gorchov, D. L. & S. Stoleson. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79: 403-411.
- Paschoal, M. & M. Galetti. submetido. Seasonal food use by the neotropical squirrel (*Sciurus ingrami*) in southeastern Brazil.
- Pedroni, F.; Galetti, M. & L. P. C. Morellato. 1990. Produção de serapilheira em floresta semidecídua do sudeste do Brasil. VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Campinas.
- Pizo, M. A. 1992. Territorialidade interespecífica em *Colonia colonus* (Aves, Tyrannidae) e o problema da disponibilidade de ocos para nidificação em fragmentos florestais. I Seminário Mata de Santa Genebra: Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana. Campinas, SP.
- Primack, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In: *The Population Structure of Vegetation*. J. White (ed). (Handbook of vegetation Science vol. 3). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, Netherlands.
- Richards, P. W. 1957. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rizzini, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Rev. Bras. de Geografia* 25:3-84

- Robinson, J. G. & C.H. Janson. 1989. Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World primates. In: *Primate Societies*. Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Rodrigues, M. 1991. *Ecologia alimentar de traupídeos (Aves, Thraupinae) numa área de Mata Atlântica do Estado de São Paulo*. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Rodrigues, M.; Machado, C. G.; Alvares, S. M. R. & M. Galetti. submetido. Association of the Black-goggled tanager (*Trichothraupis melanops*) with flushers.
- Roosmalen, M. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amaz.* 15: 1-238.
- Roosmalen, M.; Mittermeier, R. A. & J. Fleagle. 1988. Diet of the Northern Bearded Saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): a neotropical seed predator. *Am. J. Primatol.* 14: 11-35.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- Roth, P. 1984. Repartição do habitat entre psitacídeos no sul da Amazônia. *Acta Amaz.* 14: 175-221.

- Rowell, T.E. & B.J. Mitchell. 1991. Comparison of seed dispersal by guenons in Kenya and capuchins in Panama. *J. Trop. Ecol.* 7:269-274.
- Sazima, I. & P. R. Manzani. 1992. Répteis de um remanescente florestal no sudeste brasileiro: composição faunística e sumário ecológico. *I Seminário Mata de Santa Genebra: Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana.*
- Sazima, I.; Fischer, E.A.; Sazima, M. & W. Fischer. 1992. O morcego frugívoro *Artibeus lituratus* na região de Campinas, São Paulo: um sumário de história natural. *I Seminário Mata de Santa Genebra: Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana.*
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. In: *Community Ecology*. J. Kikkawa & D. J. Anderson (eds). Blackwell Scientific Publications.
- Sick, H. 1985. *Ornitologia Brasileira, uma introdução*. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- Silva, F. 1984. *Mamíferos silvestres do Rio Grande do Sul*. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Silva, H. R.; Britto-Pereira, M. C. & U. Caramaschi. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata* a neotropical treefrog. *Copeia* 189: 781-783.
- Silva, W. R.; J. Vielliard; M. A. Pizo; M. Galetti; E. Soave & A. Aleixo. 1992. Aves da Mata de Santa Genebra: Passado, Presente e Futuro. *I Seminário Mata de Santa Genebra: Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana*. Campinas (resumos).

- Skutch, A. F. 1980. Arils as food of american birds. *Condor*. 82:31-42.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 169-188.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21: 50-56.
- Snow, D. W. 1962. The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. *Zoologica* 47: 199-221.
- Snow, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14
- Sorensen, A. E. 1983. Taste aversion and frugivore preference. *Oecologia* 56: 117-120.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Monkeys*. Princeton University Press, Princeton.
- Terborgh, J. 1986a. Keystone plant resources in the tropical forest. In: *Conservation Biology*. Soulé, M.(ed.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- Terborgh, J. 1986b. Community aspects of frugivory in tropical forests. In: *Frugivores and Seed Dispersal*. A. Estrada & T. H. Fleming (eds). Dr. W. Junk Publishers, Holanda.
- Terborgh, J. & S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: *Community Ecology*. J. Kikkawa & D. J. Anderson (eds). Blackwell Scientific Publications. Melbourne.
- Terborgh, J.; S. Robinson; T. Parker III; C. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213-238.
- Torres de Assumpção, C. 1983. *An ecological study of the primates of Southeastern Brazil, with a reappraisal of Cebus apella races*. Ph.D. Thesis, University of Edinburgh.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 3rd edition. Springer-Verlag, New York.
- Wheelwright, N. T. 1983. Fruits and ecology of resplendant quetzals. *Auk* 100: 286-301.
- Wheelwright, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Wheelwright, N.T. 1990. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23: 29-40.

- Wheelwright, N.T. & G. H. Orians 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.
- Wheelwright, N. T.; Harber, W. A.; K. G. Murray & C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- Wheelwright, N.T. & C. H. Janson. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *Am. Nat.* 126: 777-799.
- Willis, E.O. 1966. Competitive exclusion and birds at trees in western Colombia. *Auk* 83: 479-480.
- Willis, E.O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos Zool., São Paulo.* 33: 1-25.
- Wilson, M. F. & C. Whelan. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Am. Nat.* 136: 790-809.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, samples size and diversity. *Oecologia* 50: 296-302.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs.