

PATRÍCIA IZAR

Pós-Graduação
Psicologia

JUN 1999

INSTITUTO DE PSICOLOGIA DA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

**ASPECTOS DE ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE UM
GRUPO DE MACACOS-PREGO (*Cebus apella*) EM ÁREA DE
MATA ATLÂNTICA, SÃO PAULO**



**Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo,
como parte dos requisitos para obtenção
do título de Doutor em Psicologia.**

Área: Psicologia Experimental

Orientador: Prof. Dr. Takechi Sato

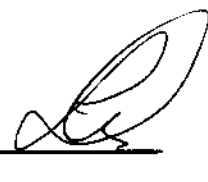
SÃO PAULO

1999

**ASPECTOS DE ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE UM
GRUPO DE MACACOS-PREGO (*Cebus apella*) EM ÁREA DE
MATA ATLÂNTICA, SÃO PAULO**

PATRÍCIA IZAR

BANCA EXAMINADORA

Francisco Dyonísio C. Mendes 

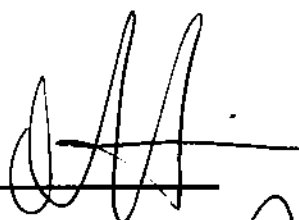
(Nome e Assinatura)

MARCO AURELIO PIZO FERREIRA 


(Nome e Assinatura)

CÉSAR ADES 

(Nome e Assinatura)

EDUARDO B. OTTONI 

(Nome e Assinatura)

Takechi Sato 

(Nome e Assinatura)

Tese defendida e aprovada em: 25/06/99

AGRADECIMENTOS

Ao meu querido orientador, Prof. Dr. Takechi Sato, pelos oito anos de orientação segura, dedicação, compreensão, cuidado, confiança, eterno incentivo e, sobretudo, pela amizade.

Aos primeiros incentivadores deste trabalho, Dr. Anthony Rylands e Dr. John Hearn, pelo grande estímulo que me deram.

À Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo, por ter permitido a realização deste trabalho. Especialmente aos funcionários da Base Saibadela, Sr. José Vieira, Sr. Lauro, Sr. Paulinho, Sr. Jorginho, Aristides, Aparecido, Aparício, Luís e tantos outros que me ajudavam a encontrar e seguir os macacos, carregavam bananas para a ceva, ajudavam a identificar os frutos que os macacos estavam comendo, e cujo trabalho de vigilância é fundamental para a preservação do Parque Estadual Intervales. Também a Wagner Portilho pelo seu empenho em manter e organizar a base do Saibadela e pela ajuda aos pesquisadores.

À Fátima e sua família, e também à D. Maria, pela companhia, carinho, tantas refeições deliciosas e pela manutenção do alojamento para pesquisadores da base do Saibadela.

Ao Valmir, assistente de campo, pela dedicação, interesse e disposição infinita para encontrar e seguir os macacos.

Ao Sr. Dito Militão, por ter fornecido as bananas de sua plantação, gratuitamente.

A todos os colegas que fizeram pesquisas na base do Saibadela, pela colaboração, partilha de dados, discussões teóricas, e cuja companhia me proporcionou grandes gargalhadas: Mauro, Maristela, Valesca, Émerson e Lu, Dênis, Paulo, Alexandre, Marco Aurélio e Cláudia, Isaac, Zaia, Renata, Zé Sabino, Luciana, Mateus e tantos outros.

Ao Mauro, novamente, por ter me apresentado a fantástica base do Saibadela, e à Déborah, por ter me incentivado a conhecer a área.

À Valesca, novamente, pela amizade, por tantas vezes que me ajudou a seguir os macacos, ribanceira abaixo e acima..., tantas vezes que ficou comigo no campo mais dias do que precisava para realizar seu próprio trabalho, pelos dados de pesquisa, pelas conversas

intermináveis, etc... Também ao Émerson e ao Marco Aurélio, por toda a colaboração e amizade.

Aos estagiários Rodrigo e Ângela, e especialmente à persistente e querida Briseida.

À Bia, por ter me acudido em momentos de desespero, abandonando seu trabalho para me ajudar, por todo o empenho em contornar a burocracia para a importação do equipamento de telemetria, por partilhar dos mesmos pensamentos e sentimentos em relação à pesquisa e pela amizade incondicional.

Aos profissionais que colaboraram com a pesquisa, especialmente Gélson, coletor de material botânico, Alexandre, veterinário e Cássia, botânica especialista em aráceas.

Ao Prof. Carlos Peres, pelos conselhos, sugestões e discussões teóricas.

Ao Prof. Stephen Ferrari, por todas as sugestões e incentivo.

Aos Professores Eduardo Ottoni e Francisco D. Mendes, pelas sugestões e pelo estímulo durante o Exame de Qualificação.

À Cris, por tantas discussões teóricas, espírito crítico e incentivo.

Ao Zé Rímoli, pelas sugestões e apoio.

Aos queridos amigos etólogos, pela grande força e estímulo: Adélia, Adriana e Zé, Bia, Bri, Celina, Cida, Cleide, Cris e Emílio, Dida, Dilmar, Edu, Fér, Gérson, Hilton, Joselma, Máximo, Maurício, Patrícia, Paulinha, Régis, Renata, Sérgio C., Simone, Suemi e Vânia.

À secretária do PSE, Dayse, pela eficiência e tranqüilidade com que resolve tudo.

Aos meus queridíssimos pais e irmãos, e à família toda, por terem sempre me incentivado, dando todo o apoio (emocional, logístico, financeiro, etc...) para que eu pudesse realizar o meu trabalho e por partilharem dos meus ideais.

Ao João, pelo amor, carinho, apoio, lucidez, paciência, colaboração... *por tudo*.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de doutorado, e à FAPESP, pela concessão de verba para auxílio à pesquisa.

Each person has a unique view of the world, patterned by the kaleidoscope of their past experiences and a culturally-shared view of the world developed during social learning. Scientists are not exceptions. All scientific theories spring from human minds, and all human minds are greatly influenced by cultural learning. this realization should not make us value scientific endeavor less, for science and society are best served when scientific theories are treated as dynamic exercises in human reasoning, rather than a quest for immutable truths. In their interpretations of data, scientists present us not with final truths, but with valuable views of their subject matter.

Linda Marie Fedigan, na conclusão da obra "Primate Paradigms - Sex Roles and Social Bonds", The University of Chicago Press, 1992.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xiii
ABSTRACT	xiv
INTRODUÇÃO	1
A espécie <i>Cebus apella</i> : variabilidade ecológica e comportamental	1
Área de estudo	7
CAPÍTULO 1 - Habituação de um grupo selvagem de <i>Cebus apella</i>	14
Introdução	14
Método	16
Estratégias de observação	16
Análise da reação dos animais à presença de observadores humanos	19
Resultados	20
Discussão	27
Experiência prévia com seres humanos	28
Temperamento	29
Variabilidade comportamental em função da situação	31
Conclusões	34
CAPÍTULO 2 - Área de uso e comportamento locomotor de um grupo de <i>Cebus apella</i> em uma área de Mata Atlântica, SP.	35
Introdução	35
Método	39
Oferta de frutos maduros	39
Dieta	40
Área de uso	42
Resultados	46
Oferta de frutos maduros	46
Dieta	48
Área de uso	53
Discussão	63
Oferta de frutos maduros	63
Dieta	63

Tamanho da área de uso	65
Variação no tamanho da área explorada	67
Padrão de exploração da área de uso	70
Seqüências de transição entre sub-áreas	74
Conclusões	75
CAPÍTULO 3 - Dispersão de sementes por <i>Cebus apella</i> em uma área de Mata Atlântica, SP	77
Introdução	77
Método	80
As espécies dispersas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	81
Seleção de características das plantas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	83
Dispersão de sementes de <i>Virola bicuhyba</i> por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	84
Resultados	86
As espécies dispersas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	86
Seleção de características das plantas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	105
Dispersão de sementes de <i>Virola bicuhyba</i> por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	109
Discussão	110
As plantas dispersas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	110
Seleção de características das plantas por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	113
Dispersão de sementes de <i>Virola bicuhyba</i> por <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i>	118
A eficiência de <i>C. apella</i> e <i>B. arachnoides</i> como dispersores de sementes	120
Interação entre primatas e plantas: co-evolução?	123
Conclusões	124
EPÍLOGO	126
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	129

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Mapa indicando a distribuição geográfica da espécie *C. apella*, segundo Mittermeier & Coimbra-Filho (1982). 2
- Figura 2** - Localização do Parque Estadual Intervales, SP. 8
- Figura 3** - Distribuição mensal das temperaturas máxima média, média e mínima média e da precipitação mensal para o PEI - Base Saibadela. 9
- Figura 4** - Número de espécies com frutos imaturos e maduros na floresta atlântica do PEI, Saibadela, entre abril de 1994 e outubro de 1996 (n = 128 espécies) (figura de Zipparro, manuscrito não publicado) 13
- Figura 1.1** - Variação mensal da proporção de encontros com o grupo de *C. apella* estudado resultantes em fuga, em relação a: A - tempo de observação por mês normalizado em função do número de vezes em que o grupo foi acompanhado e B - tempo de observação acumulado por mês, entre abril de 1995 e julho de 1997, no PEI, Saibadela, SP. 23
- Figura 1.2** - Variação mensal da proporção de encontros na ceva com o grupo de *C. apella* estudado resultantes em fuga, em relação ao A - tempo de observação acumulado e B - tempo de observação por encontro por mês, no PEI, Saibadela, SP. F = porcentagem de encontros entre o grupo estudado e observadores humanos que resultaram em fuga dos animais, T = tempo de observação acumulado, t = tempo de observação por mês. 24
- Figura 1.3** - Variação mensal do tempo de contato total (T) com o grupo de *C. apella* estudado e do tempo de contato por encontro em que o grupo foi acompanhado (t), no PEI, Saibadela, SP. 25
- Figura 1.4** - Variação mensal do tempo de contato fora da ceva e na ceva, com o grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, em 1995, 1996 e 1997. tfc = tempo de contato fora da ceva, tc = tempo de contato na ceva. 26
- Figura 1.5** - Variação mensal do tempo de contato por encontro fora da ceva e na ceva, com o grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, em 1995, 1996 e 1997. tfc =

- tempo de contato por encontro em que o grupo foi acompanhado pelo observadores fora da ceva, t_c = tempo de contato por encontro na ceva. 27
- Figura 2.1** - Localização de cinco sub-áreas da área de uso do grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP 45
- Figura 2.2** - Variação mensal do número de espécies de plantas com frutos maduros ao longo de 34 meses no Parque Estadual Intervales, base Saibadela, SP. 47
- Figura 2.3** - Variação mensal da densidade de indivíduos com frutos maduros no PEI, Saibadela, SP. 47
- Figura 2.4** - Variação mensal da massa de frutos maduros (kg/ha) no PEI, Saibadela, SP 48
- Figura 2.5** - Variação mensal do número de espécies com frutos maduros e do número de espécies consumidas por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP. $N_{sp\ dieta}$ = número de espécies de plantas cujas sementes foram encontradas nas fezes dos animais, $N_{sp\ fm}$ = número de espécies de plantas com frutos maduros. 49
- Figura 2.6** - Variação mensal do consumo de bromélias por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP. 49
- Figura 2.7** - Variação mensal do consumo de meristema de palmito (*Euterpe edulis*) por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP. 50
- Figura 2.8** - Variação mensal da proporção de visitas à ceva com bananas por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP. 50
- Figura 2.9** - Variação mensal da proporção de amostras fecais de *C. apella* contendo: fru = frutos, flo = flores, sem = sementes, fib = fibras, e ins = insetos no PEI, Saibadela, SP. 52
- Figura 2.10** - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Mínimo Polígono Convexo e método Kernel Adaptativo. 54
- Figura 2.11.A** - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1995. 55
- Figura 2.11.B** - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1996. 56

- Figura 2.11.C** - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1997. 57
- Figura 2.12** - Variação mensal do tamanho da área explorada (ha) por um grupo de *C. apella* no PEI, Saibadela, SP, entre abril de 1995 e dezembro de 1997 (a última barra refere-se ao período agosto a dezembro de 1997). 58
- Figura 2.13** - Variação mensal do tamanho da área explorada (ha) por um grupo de *C. apella* e da massa de frutos maduros (kg/ha) disponível no PEI, Saibadela, SP, entre dezembro de 1995 e abril de 1997. B = massa de frutos disponível, A = tamanho da área explorada. 60
- Figura 3.1** - Porcentagem de (A) frutos pequenos, médios e grandes cujas sementes são dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides*; (B) sementes pequenas, médias e grandes dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP. 97
- Figura 3.2** - Porcentagem de cores de frutos cujas sementes são dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP. 99
- Figura 3.3** - Variação mensal do número de espécies de plantas com frutos maduros na mata (Nfm), número total de espécies que ocorreram nas fezes do grupo de *C. apella* (spf), número de amostras fecais coletadas (Na) e número máximo de espécies em uma única amostra fecal (spm), no PEI, Saibadela, SP. 101

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - : Parâmetros físicos e fitossociológicos para os quatro sub-tipos de ambiente no PEI, Saibadela, SP (mod. de Almeida-Scabbia 1996). densidade total = número de indivíduos/ha, diâmetro = diâmetro à altura do peito. 11
- Tabela 2** - Índices de valor de importância (IVI) por espécies, em cada ambiente, no PEI, Saibadela, SP (tabela de Almeida-Scabbia 1996). 12
- Tabela 1.1** - Porcentagem de encontros entre observadores humanos e um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP que resultaram em fuga e/ou alarme dos animais. N encontros = número de encontros entre os observadores e o grupo, N seguir = número de encontros em que os observadores puderam acompanhar o grupo por pelo menos 30 minutos, % fuga = porcentagem de encontros que resultaram em fuga dos animais, % alarme = porcentagem de encontros que resultaram em alarme dos animais. 21
- Tabela 2.1** - Resultados da regressão múltipla sobre variação do tamanho da área explorada ao longo dos meses pelo grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, entre abril de 1995 e dezembro de 1997. 58
- Tabela 2.2** - Seqüências de transição entre cinco sub-áreas da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP observadas acima do esperado estatisticamente. 62
- Tabela 2.3** - Seqüências de transição entre cinco sub-áreas da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP observadas abaixo do esperado estatisticamente. 62
- Tabela 2.4** - Área de uso (ha) de *C. apella*, massa de frutos maduros disponível anualmente (kg/ha) e massa de frutos maduros disponível no mês de menor oferta (kg/ha) em três habitats. * Terborgh (1983), ** Zhang (1995). 67
- Tabela 3.1** - Espécies de plantas cujas sementes são dispersas pelas fezes de um grupo de *C. apella* no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, SP. arv = árvore, arb = arbusto, epf = epífita, trep = trepadeira, lin = liana. 87

- Tabela 3.2** - Espécies de plantas cujas sementes são dispersas pelas fezes de um grupo de *B. arachnoides* no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, SP. arv = árvore, arb = arbusto, epf = epífita, trep = trepadeira, lin = liana. 93
- Tabela 3.3** - Significância estatística da frequência observada nas amostras fecais de *C. apella* e *B. arachnoides* de sementes de tamanhos diferentes, provenientes de frutos de tamanhos diferentes. Ca = *C. apella*, Ba = *B. arachnoides*, f = fruto, s = semente, p = pequeno (a), m = médio (a), g = grande. 98
- Tabela 3.4** - Frequência observada de frutos e sementes com diferentes cores e tamanhos na dieta de primatas da África e da América e nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides*. Os dados de dieta de primatas da África e América foram extraídos do trabalho de Lambert & Garber (1998). 100
- Tabela 3.5** - Resultados dos testes de germinação das sementes encontradas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP. s = ocorreu germinação, n = não ocorreu germinação, - = a semente não ocorreu nas amostras fecais do primata. 102
- Tabela 3.6** - Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *C. apella*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância. 106
- Tabela 3.7** - Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *B. arachnoides*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância. 107
- Tabela 3.8** - Resultados da regressão múltipla sobre frequência de ocorrência de espécies encontradas nas amostra fecais de *C. apella*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância. 108
- Tabela 3.9** - Significância estatística dos valores observados de germinação de sementes de *V. bicuhyba* dispersas por primatas e depositadas ao redor da árvore (teste estatístico de razão de verossimilhança, G^2). Modelos: P = *C. apella*, M = *B. arachnoides*, Vir = *V. bicuhyba*. 109

RESUMO

IZAR, Patrícia. Aspectos de ecologia e comportamento de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em área de Mata Atlântica, São Paulo. São Paulo, 1999, 144 p. Tese (Doutorado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

Visando analisar a relação entre variáveis ecológicas e comportamento de *C. apella*, foi estudado um grupo da espécie no Parque Estadual Intervales, SP, de abril de 1995 a dezembro de 1997. Foram registrados: parâmetros climáticos e de oferta de frutos maduros no habitat, o comportamento dos animais em resposta à presença de observadores humanos, dieta e dispersão de sementes pelos animais através da análise de amostras fecais, padrões de comportamento locomotor - tamanho da área de uso, variação mensal do tamanho da área explorada e frequência de visitas a sub-áreas da área de uso. Os animais do grupo estudado não se habituaram à presença de observadores humanos, apresentando respostas de fuga e alarme durante os trinta e três meses de pesquisa, o que foi creditado à associação entre variabilidade individual de temperamento, aprendizagem anterior e características topográficas da área. A dieta dos animais constituiu-se principalmente de polpa de frutos maduros e em meses com menor oferta de frutos, bromélias foram o principal recurso alternativo. O tamanho da área de uso do grupo foi relacionado à massa de frutos maduros disponível no habitat. Em meses com menor oferta de frutos os animais expandiram ou diminuíram o tamanho da área explorada de acordo com a distribuição dos recursos alimentares alternativos. A frequência de utilização de sub-áreas não se relacionou com parâmetros de oferta de frutos. Os animais foram considerados dispersores importantes de espécies de plantas cujos frutos foram utilizados na dieta, mas a dispersão foi limitada pelo diâmetro das sementes. A reação a observadores humanos e os padrões de comportamento locomotor observados indicam a variabilidade comportamental da espécie, adaptando-se às características do habitat.

ABSTRACT

IZAR, Patrícia. Ecology and behaviour of a group of brown-capuchin monkeys (*Cebus apella*) in the Atlantic Forest, São Paulo. São Paulo, 1999, 144 p. Doctoral Thesis. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

Analyses the relationships between ecological variables and behaviour of a *C. apella* group, in Parque Estadual Intervales, SP, from April, 1995 to December, 1997. Data were recorded from climatic parameters, and fruit availability in the habitat, animals' response to human observers, animals' diet and seed dispersion examined through faecal sample analysis, patterns of ranging behaviour, home range, monthly variation of home range use, and frequency of use of home range sub-areas. The study group did not habituate to human observers after thirty-three months of research. This pattern of response is probably related to individual variability of temperament, past learning, and habitat features. The animals fed mostly on mature fruits pulp, and fed heavily on bromeliads in months with minor mature fruit offer. Home range size was related to fruit mass availability. In months with less fruit, the study group expanded or reduced home range size according to the pattern of distribution of alternative food sources. The frequency at which the animals used different sub-areas of home range was not related to fruit offer. *C. apella* can be considered an important seed disperser of plant species they fed in; but seed dispersion is constrained by seed diameter. The patterns of reaction to human observers and of ranging behaviour indicate behavioural variability of *C. apella*, according to habitat features.

Introdução

A ESPÉCIE *Cebus apella*: VARIABILIDADE ECOLÓGICA E COMPORTAMENTAL

Cebus apella é um primata de porte médio, com corpo robusto e cauda relativamente curta, semi-preênsil. Possuem mãos preênsais e polegar pseudo-oponível. Distinguem-se das outras espécies do gênero *Cebus* através de um tufo de pelos eretos no alto da cabeça, à semelhança de um topete (Napier & Napier 1967). O formato do topete varia conforme a região de ocorrência (Torres de Assumpção 1983), a idade e o sexo (Izawa 1983). Sua coloração é amarronzada, sendo mais escura nos membros, cauda e topete, mas existe grande variação em função da região de ocorrência da espécie (Torres de Assumpção 1983).

Existem evidências de dimorfismo sexual quanto ao tamanho do corpo - o macho sendo pouco maior que a fêmea (Napier & Napier 1967, Freese & Oppenheimer 1981). A genitália externa pode levar a confusões, principalmente nas formas jovens, uma vez que o clitóris é proeminente e o escroto, sésil (Napier & Napier 1967).

Distribuição geográfica

A espécie ocorre do norte da América do Sul, desde a Colômbia, através da Venezuela e Guianas, passando por Equador e Peru, Brasil, atingindo o Paraguai, Bolívia e o norte da Argentina. No Brasil ocorre da região norte à região sul, ocupando grande diversidade de ambientes como a região amazônica, cerrado, caatinga, matas semi-decíduas e Mata Atlântica (Mittermeier & Coimbra-Filho 1982, Brown & Colillas, 1983) (Figura 1).



Figura 1 - Mapa indicando a distribuição geográfica da espécie *C. apella*, segundo Mittermeier & Coimbra-Filho (1982).

Comportamento e ecologia

Cebus são onívoros (Freese & Oppenheimer 1981). A dieta é constituída principalmente por polpa de frutos maduros, complementada por insetos, brotos, flores e sementes (Izawa 1979, Terborgh 1983, Janson *et al.* 1986, Peres 1993, 1994, Galetti & Pedroni 1994, Zhang 1995). Em épocas, ou áreas, com menor oferta de frutos carnosos,

passam a utilizar com maior frequência os recursos alternativos mais abundantes do habitat, especializando-se temporariamente no tipo de recurso disponível, como frutos de palmeiras (Izawa & Mizuno, 1977, Struhsaker & Leland 1977, Terborgh 1983, Spironello 1991), néctar (Peres 1994), sementes (Peres 1994, Galetti & Pedroni 1994), brotos (Zhang 1995), bromélias (Brown *et al.* 1986, Brown & Zunino 1990, obs. pessoal), insetos (Izawa 1979, Terborgh 1983, Zhang 1995, Rímoli J. com. pess.), ou até mesmo recursos obtidos em plantações vizinhas à área de uso (Galetti & Pedroni 1994, Rímoli J. com. pess.). Ocasionalmente podem predar pequenos vertebrados, incluindo mamíferos (Freese & Oppenheimer 1981, Galetti 1990, obs. pess.). Considera-se que a habilidade de explorar uma ampla gama de recursos é uma das razões para a ampla distribuição geográfica da espécie e sua larga ocorrência em ambientes marginalmente usados por primatas (Fragaszy *et al.* 1990, Brown & Zunino 1990, Terborgh 1983).

A variabilidade de estratégias de forrageamento observadas para a espécie reflete-se em variabilidade de comportamento locomotor. De acordo com a distribuição dos recursos alimentares no habitat, os grupos de *C. apella* podem explorar toda a área de uso (*home range*) de maneira uniforme ou permanecer durante mais tempo em uma determinada região. Em resposta a uma redução na oferta do item principal da dieta podem diminuir ou aumentar sua área de uso, em função do padrão de distribuição e oferta do item alternativo (Terborgh 1983, Brown & Zunino 1990, Peres 1993, 1994, Zhang 1995).

Variáveis ecológicas afetam o comportamento social à medida em que afetam a composição e tamanho de grupos sociais (por exemplo, Crook 1970, Eisenberg *et al.* 1972, Dittus 1977, Leighton & Leighton 1982, Lee 1983, Watts 1985, Van Schaik & Van Noordwijk 1987, Symington 1990, Stanford 1998, Janson 1998). A organização social é um sistema dinâmico que expressa as interações entre fatores do meio ecológico e social, as quais influenciam a distribuição espacial e a tendência de agrupamento das populações, dentro de

um limite de variação permitido pela tolerância comportamental da espécie (Crook 1970). A variabilidade ecológica de *C. apella* pode levar também à variabilidade na estrutura social observada em grupos da espécie.

A estrutura social de grupos selvagens de *C. apella* é comumente caracterizada como multi-macho, com estrutura de dominância (ver, por exemplo, Freese & Oppenheimer 1981), mas diversos estudos mostram diferenças quanto às relações de dominância estabelecidas pelos grupos de *C. apella*. Há grupos com hierarquia de dominância linear rígida envolvendo todos os membros do grupo (Janson 1985) e grupos em que os machos e fêmeas estabelecem ordens de dominância diferentes (Izawa 1980, Izar 1994). As diferenças entre relações de dominância dos diversos grupos também parece ocorrer em função da disponibilidade de recursos alimentares. Grupos submetidos a situações de escassez de alimento podem estabelecer relações de dominância mais rígidas do que grupos que têm alimento abundante (Izar 1994, Izar & Sato 1997, Janson, C.H. com. pessoal).

OBJETIVOS

A ampla distribuição geográfica de *C. apella* pode estar refletindo a variabilidade e adaptabilidade de seu repertório comportamental. Fragaszy *et al.* (1990) comparam o sucesso adaptativo do gênero *Cebus*, medido em termos de sua distribuição geográfica e da variabilidade de habitats ocupados, ao sucesso adaptativo humano. Segundo os autores, *Cebus* são um exemplo de como variabilidade produz adaptabilidade. A informação sobre variabilidade (genética, comportamental e social) em um gênero bastante diferente dos humanos, antropóides e macacos do velho mundo fornece um elemento comparativo para discussões sobre as bases biológicas da adaptabilidade.

A maior parte dos trabalhos sobre ecologia, principalmente no que se refere à dieta e disponibilidade alimentar, e sobre comportamento social de *C. apella* já publicados foram

realizados com grupos amazônicos (por exemplo Izawa 1978, 1979, 1980, Izawa & Mizuno 1977, Janson 1984, 1985, 1988 b, 1990 a, b, Podolsky 1990, Peres 1991, Spironello 1988, 1991, Struhsaker & Leland 1977, Terborgh 1983, entre outros). Nas florestas subtropicais semidecíduas e perenifólias da Argentina, que ocorrem respectivamente a noroeste e a nordeste do país, onde ocorre a espécie, diversos trabalhos sobre ecologia e comportamento já foram realizados (Brown *et al.* 1986, Brown & Colillas 1984, Brown & Zunino 1990, Di Bitetti 1997). No entanto, encontramos poucos trabalhos realizados em outras áreas de distribuição da espécie (por exemplo, Torres de Assumpção 1981, 1983, e Galetti, 1990, Galetti & Pedroni, 1994).

Os poucos trabalhos que indicam relação entre a variabilidade de estrutura social correlacionada a variáveis ecológicas em *C. apella* (Janson 1985, Janson & Brown 1992, Izar & Sato 1997) mostram a necessidade de um amplo estudo sobre a espécie, nos diversos habitats em que ocorre.

O objetivo do presente trabalho foi estudar a ecologia e comportamento de um grupo de *C. apella* em uma área de Mata Atlântica. O trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales (Base Saibadela). A escolha do local de estudo deveu-se às características de pluviosidade da área, cuja baixa sazonalidade permite pequena variação na disponibilidade de frutos ao longo do ano (Zipparro, manuscrito não publicado). A proposta inicial foi testar a hipótese de que a disponibilidade mais constante de alimento ao longo do ano, associada à utilização freqüente de um recurso abundante e disperso (nossas observações preliminares indicaram que, nesta área, os macacos-prego alimentam-se muito freqüentemente de bromélias, recurso muito abundante e distribuído de forma dispersa na mata), permitiriam o desenvolvimento de estratégias comportamentais diferentes daquelas observadas em áreas submetidas a acentuada sazonalidade no regime de chuvas e oferta de alimentos. Além disso, a vegetação da área de Saibadela é bastante homogênea, não podendo ser caracterizada como

um mosaico de tipos de vegetação (Almeida-Scabbia 1996) como as áreas em que grande parte dos trabalhos com *C. apella* foi realizada (por exemplo, Terborgh 1983, Peres 1993, 1994, Zhang 1995).

Devido à peculiaridade do grupo estudado que não se habituou à presença de observadores humanos, apresento uma discussão sobre o processo de habituação dos animais estudados, baseando-me em teorias e conceitos de aprendizagem oriundos da Análise Experimental do Comportamento e em teorias sobre variabilidade individual de temperamento (Capítulo 1). Analisei também os padrões de comportamento locomotor do grupo, relacionando-os à disponibilidade de recursos alimentares da área (Capítulo 2) e estudei o papel da espécie *C. apella* como dispersor de sementes das espécies de plantas utilizadas em sua dieta, comparando-a a outra espécie de primata que ocorre na área de Saibadela, *Brachyteles arachnoides* (Capítulo 3).

O presente trabalho pode ser uma contribuição importante para o conhecimento sobre a utilização de recursos alimentares por *C. apella* em áreas de Mata Atlântica e, conseqüentemente, para o manejo de fragmentos florestais. *C. apella* é um animal conhecido por sua tolerância a áreas muito degradadas pelo homem, justamente por sua capacidade de explorar recursos alimentares introduzidos pela agricultura. Esse comportamento, no entanto, muitas vezes leva à extinção local da espécie em função de morte ou captura pelos agricultores. Estudos sobre a ecologia da espécie em áreas de mata contínua pouco alterada pela ação antrópica são raros, principalmente na Mata Atlântica.

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales (PEI), Base Saibadela. O PEI é uma área de Mata Atlântica que faz parte da Área de Proteção Ambiental da Serra do Mar, situando-se no sul do Estado de São Paulo, entre os municípios de Ribeirão Grande, Eldorado, Iporanga e Sete Barras (24° 12' a 24° 25' S; 48° 03' a 48° 30' W), compreendendo uma área de 38.365 hectares (Figura 2).

O PEI faz limites com o Parque Estadual Carlos Botelho, a Estação Ecológica de Xitué e o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, totalizando 116.836,99 hectares de mata contínua preservada.

O PEI abriga uma avifauna representativa de Mata Atlântica (Silva & Vielliard 1994). Aleixo & Galetti (1997) citam a ocorrência de 234 espécies de ave somente na região de Saibadela. Segundo relatório parcial de Guix *et al.* (1992), ocorrem no PEI 15 espécies de anfíbios, 6 répteis e 13 mamíferos, dentre os quais os primatas, *Cebus apella nigrittus* e *Brachyteles arachnoides*, este último ameaçado de extinção. É importante destacar que os próprios autores consideram que estes números refletem uma sub-amostragem, o que pode ser verificado para o caso dos mamíferos no relatório de de Vivo (1992). O autor cita a ocorrência de uma terceira espécie de primata, *Alouatta fusca*. Além disso, Vieira (1999) encontrou 11 espécies de pequenos mamíferos em Saibadela (quatro marsupiais, seis roedores murídeos e um equimiídeo), concluindo que a área apresenta “uma fauna de pequenos mamíferos abundante, rica em espécies e bastante representativa da Mata Atlântica”.

A Base Saibadela localiza-se no município de Sete Barras. A altitude varia entre 70 e 600 m, o clima encontrado é superúmido, mesotérmico, com pluviosidade média maior que 3.600 mm anuais (Gonçalves *et al.* 1993). Os dados climáticos obtidos na própria base através de um pluviômetro e um termômetro indicam clima super-úmido, sem períodos de déficit

hídrico (no período de menor precipitação, a área recebe mais de 100 mm de chuva), com pluviosidade anual média de 4.200 mm (Figura 3).

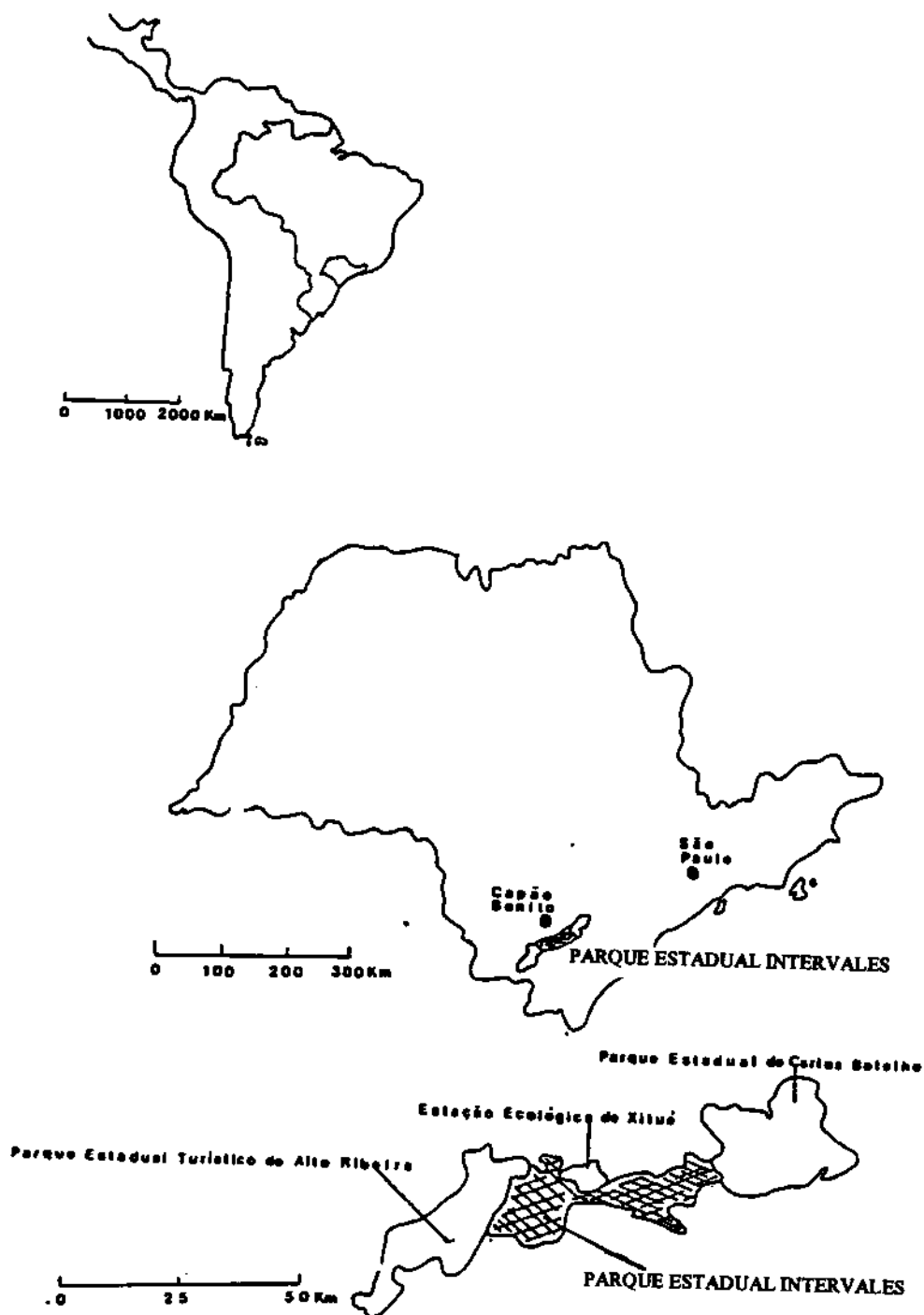


Figura 2 - Localização do Parque Estadual Intervales, SP.

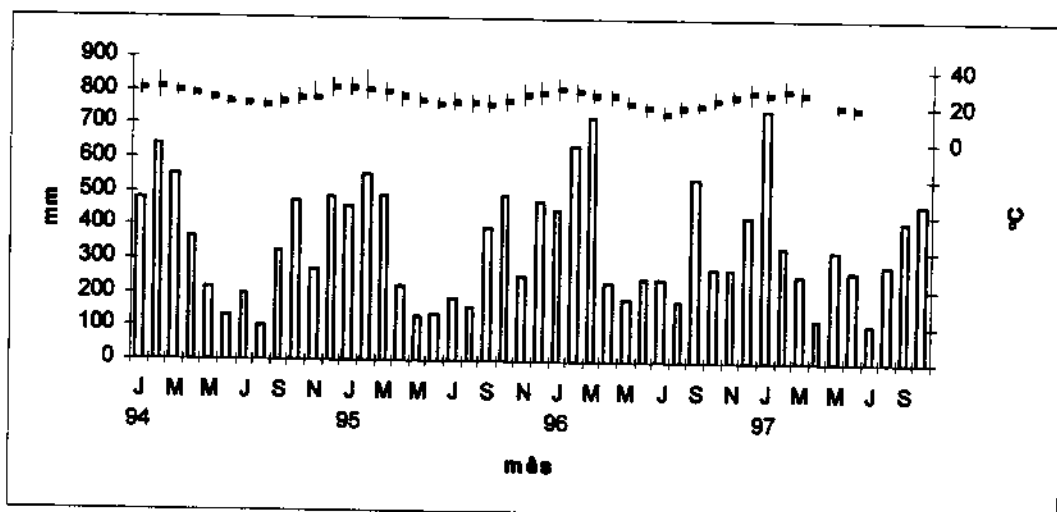


Figura 3 - Distribuição mensal das temperaturas máxima média, média e mínima média e da precipitação mensal para o PEI - Base Saibadela.

Em Saibadela ocorrem dois tipos de Floresta Pluvial Atlântica: Mata Pluvial Tropical de Planícies Costeiras (100/200 m) e Mata Pluvial Tropical de Encostas Montanhosas, estrato inferior (100/1600 m). O dossel da mata é caracterizado por indivíduos com altura variando entre 20 e 30 metros dos gêneros *Cedrela*, *Hymaenea*, *Schyzolobium*, *Ficus*, *Sloanea*, *Pouteria* e *Alchornea*. No estrato médio encontram-se *Euterpe edulis*, *Rheedia gardneriana* e *Psychotria* spp. No sub-bosque, encontram-se representantes das famílias Myrtaceae, Rubiaceae, Piperaceae e Cyatheaceae, entre outros. É freqüente a presença de trepadeiras lenhosas e muitas epífitas (orquídeas, aráceas e especialmente bromélias) nos diferentes estratos da vegetação, o que confere um aspecto típico à mata (Almeida-Scabbia, 1996). Foram identificadas 372 espécies de plantas, distribuídas em 195 gêneros e 80 famílias. Entre as 372 espécies amostradas 62,6% são árvores, 9,76% são arbustos, 9,21% epífitas e 8,94% lianas (Almeida-Scabbia *et al.* em preparação). As famílias mais representativas da flora são Myrtaceae, Rubiaceae, Sapotaceae, Fabaceae, Moraceae e Euphorbiaceae (Almeida-Scabbia,

1996). Em Saibadela, o PEI é cercada por grandes plantações de bananeiras, posseiros e serrarias que descaracterizam a mata ao seu redor (Guix *et al.* 1992).

De acordo com a altitude, Almeida-Scabbia (1996) descreveu quatro sub-tipos de ambiente em Saibadela. Embora a autora tenha observado algumas diferenças florísticas e fitossociológicas¹ entre os quatro ambientes (Tabelas 1 e 2), apenas o ambiente ripário foi considerado como um ambiente distinto dos demais. Os ambientes baixo, médio e alto não apresentaram diferenças significativas (Almeida-Scabbia 1996). A autora considera que o ambiente ripário se distingue dos demais devido à presença do rio, ao tipo de solo e à luminosidade.

O estudo fenológico realizado em Saibadela indicou que a comunidade florística apresenta um comportamento sazonal para floração, com picos nos meses mais chuvosos, mas essa sazonalidade não se reflete na frutificação. O número mensal de espécies com frutos maduros variou ao longo dos anos, com picos em julho/1994 e junho/1995 e pequenas oscilações nos períodos subsequentes, indicando disponibilidade constante de recursos para a fauna (Zipparro, manuscrito não publicado) (Figura 4).

¹ No presente trabalho reporto apenas os resultados de IVI, índice que expressa a importância estrutural das diferentes espécies na comunidade (Almeida-Scabbia 1996). A autora calculou o IVI de acordo com a seguinte fórmula:

$$IVi = DRI + FRi + DoRi,$$

onde:

DRI = densidade relativa da espécie I; $DRI = 100 \cdot ni/N$, ni = número de indivíduos amostrados da espécie I; N = número total de indivíduos amostrados;

FRi = frequência relativa da espécie I; $FRi = 100 \cdot FAi/\Sigma FA$, $FAi = 100 \cdot n \cdot Ai/n \cdot At$; $n \cdot Ai$ = número de pontos com presença da espécie I; $n \cdot At$ = número total de pontos; ΣFA = soma da frequência absoluta de todas as espécies,

DoRi = dominância relativa da espécie I; $DoRi = 100 \cdot ABI/ABI$; $ABi = P^2/4 \cdot Pi$; Pi = perímetro de cada indivíduo da espécie I; ABI = área basal total de cada espécie amostrada.

Tabela 1 - : Parâmetros físicos e fitossociológicos para os quatro sub-tipos de ambiente no PEI, Saibadela, SP (mod. de Almeida-Scabbia 1996). densidade total = número de indivíduos/ha, diâmetro = diâmetro à altura do peito.

Áreas	Ripário	Baixo	Médio	Alto
Cotas de altitude (m)	70-175	155-175	180-210	>215
Presença do rio	Sim	Não	Não	Não
Densidade total	1221,82	1687,82	1550,67	1801,18
Diâmetro máximo (cm)	104,6	113,30	111,41	82,31
Diâmetro médio (cm)	17,49	14,12	15,25	14,53
Diâmetro mínimo (cm)	5,09	5	5	5
Altura máxima (m)	25	25	25	30
Altura média (m)	8,59	9,06	9,11	9,51
Altura mínima (m)	1,8	1,8	2	1,5
Número de Famílias	30	29	32	32
Número de Espécies	62	64	80	90

Tabela 2 - Índices de valor de importância (IVI) por espécies, em cada ambiente, no PEI, Saibadela, SP (tabela de Almeida-Scabbia 1996).

Ripário		Baixo		Médio		Alto	
ESPÉCIES	IVI	ESPÉCIES	IVI	ESPÉCIES	IVI	ESPÉCIES	IVI
<i>Nephelea sternbergii</i>	27.78	<i>Euterpe edulis</i>	44.47	<i>Euterpe edulis</i>	34.40	<i>Euterpe edulis</i>	37.02
<i>Euterpe edulis</i>	19.29	<i>Sloanea guianensis</i>	28.51	<i>Sloanea guianensis</i>	28.81	<i>Sloanea guianensis</i>	17.54
<i>Chrysophyllum viride</i>	16.91	<i>Guapira opposita</i>	16.88	<i>Alchornea triplinervia</i>	17.63	<i>Chrysophyllum inornatum</i>	16.93
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	15.39	<i>Marlierea tomentosa</i>	10.36	Mortas	11.18	Mortas	10.61
<i>Eugenia cf. cambucarana</i>	14.77	Mortas	9.58	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	9.19	<i>Tetrastylidium grandifolium</i>	7.40
<i>Marlierea tomentosa</i>	14.16	<i>Eugenia oblongata</i>	8.55	<i>Rheedia gardneriana</i>	8.97	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	7.29
<i>Cabralea canjerana</i>	13.86	<i>Inga edulis</i>	8.16	<i>Pouteria caimito</i>	8.91	<i>Alchornea triplinervia</i>	7.17
<i>Musa velutina</i>	10.23	<i>Nephelea sternbergii</i>	7.64	<i>Marlierea obscura</i>	8.51	<i>Newtonia glaziovii</i>	6.83
<i>Sloanea monosperma</i>	9.43	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	7.57	<i>Psychotria suterella</i>	8.03	<i>Pilocarpus pauciflorus</i>	6.81
<i>Guapira opposita</i>	8.91	<i>Bathysa australis</i>	7.17	<i>Virola bicuhyba</i>	7.49	<i>Rheedia gardneriana</i>	6.43

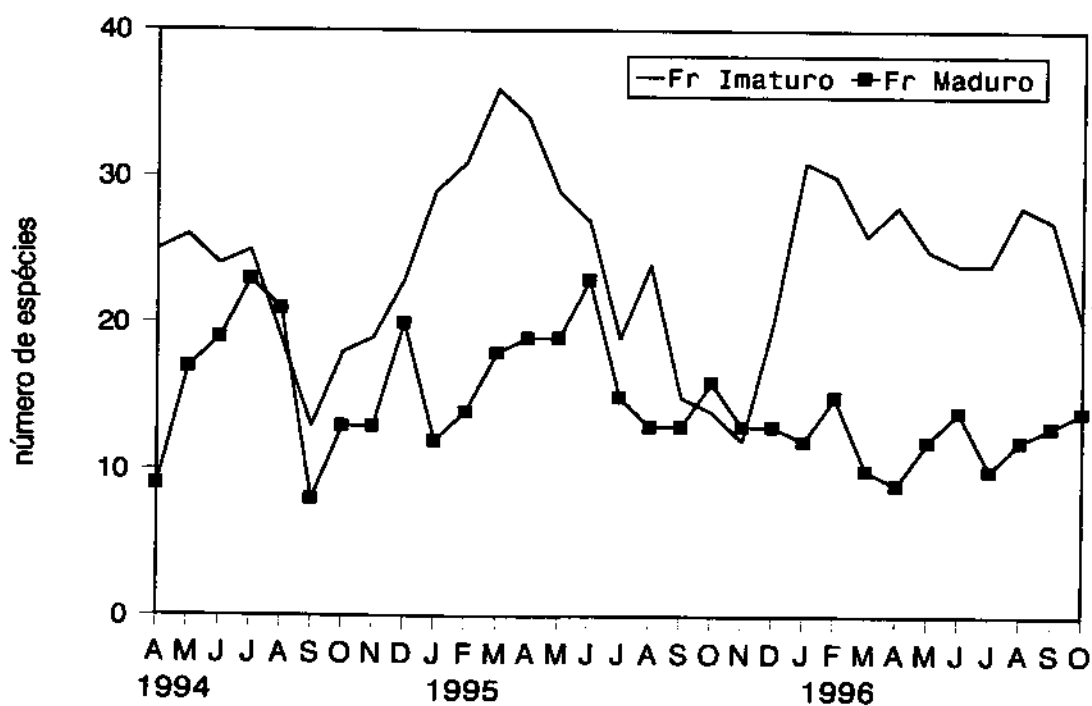


Figura 4 - Número de espécies com frutos imaturos e maduros na floresta atlântica do PEI, Saibadela, entre abril de 1994 e outubro de 1996 (n = 128 espécies) (figura de Zipparro, manuscrito não publicado)

Capítulo 1

HABITUAÇÃO DE UM GRUPO SELVAGEM DE *Cebus apella* EM UMA ÁREA DE MATA ATLÂNTICA, SP

O estudo do comportamento e ecologia de grupos selvagens de primatas envolve análises de frequência e duração de estados comportamentais. A importância de diferentes recursos alimentares para espécies de primatas é medida em termos de frequência e tempo total de forrageamento dedicado ao recurso (por exemplo, Marsh 1981, Terborgh 1983, Chapman 1987, Garber 1993, Leighton 1993). Estudar a variação de tempo dedicado a atividades como comer, descansar, deslocar-se, permite verificar quais fatores (disponibilidade de alimento, tamanho do grupo) estão relacionados a diferenças inter e intra-específicas nesses padrões comportamentais (por exemplo, Strier 1987 a, O'Brien & Kinnaird 1997). Relações sociais entre indivíduos de um grupo são descritas em termos de frequência de ocorrência e tempo de duração de interações (Altmann 1974, Hinde 1983).

A dimensão temporal da amostragem é portanto uma variável importante nesses estudos. Para que a estimativa de orçamento de atividades, isto é, a porcentagem de tempo que um grupo de primatas dispende em cada atividade seja acurada é necessário que se faça uma amostragem do período total diário de atividades do grupo estudado. Para tanto, os animais estudados devem permitir a proximidade de um observador (Jay 1971, Cheney *et al.* 1987).

Alguns autores descrevem o período inicial de seus estudos, quando os animais a serem observados ainda não estão acostumados à sua presença (por exemplo, Schaller 1965). O período compreendido entre o início das observações até o momento em que os animais não mais apresentam reações negativas (como fuga ou vocalização de alarme) ante a presença do

observador é chamado de período de habituação (Jay 1971, Tutin & Fernandez 1991). Segundo Tutin & Fernandez (1991), o processo de habituação raramente é descrito por ser considerado “um meio para atingir um objetivo”: permitir a observação e registro do “comportamento natural de uma espécie” (p.187). A expressão *grupo habituado* é utilizada, então, para descrever animais que aparentemente não alteram seu estado comportamental, não apresentando reações negativas em presença de um observador humano.

No entanto, Rasmussen (1979) sugeriu que a habituação de um grupo de primatas pode introduzir alterações, por exemplo, no comportamento locomotor e no tamanho do grupo estudado. O autor, estudando um grupo de babuínos *Papio cynocephalus*, observou que em situações de encontro entre grupos, a presença do observador junto ao grupo habituado provocava o afastamento dos grupos vizinhos não habituados, causando, provavelmente, um aumento no tamanho da área de uso do grupo habituado. Além disso, o autor sugeriu que a presença do observador humano poderia também afastar predadores, levando a um aumento na taxa de sobrevivência de filhotes do grupo habituado. Essas observações de Rasmussen (1979) sugerem que a habituação de um grupo de primatas a um observador pode introduzir alterações no “comportamento natural da espécie”.

OBJETIVOS

No presente trabalho apresento uma discussão sobre o processo de habituação de um grupo selvagem de *C. apella*. O grupo estudado sempre reagiu negativamente à presença de observadores humanos, durante trinta e três meses de pesquisa. Tal comportamento foi considerado atípico para a espécie, assim, avantei algumas hipóteses para explicar o padrão observado. Não realizei testes experimentais para verificar as possíveis causas da reação dos animais aos observadores humanos. Sugiro algumas hipóteses explicativas à luz de teorias da

análise experimental do comportamento, comparações com observações oportunísticas realizadas em outras áreas e variabilidade comportamental individual.

Neste trabalho descrevo as reações de um grupo selvagem de *C. apella* ante a aproximação de seres humanos em situações naturais e durante alimentação em uma ceva construída para a pesquisa. Embora a ceva não tenha sido utilizada com o objetivo de facilitar o processo de habituação, vários pesquisadores fornecem alimento aos animais estudados como forma de reforço à aceitação da presença humana (por exemplo, Izawa 1983, ver Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987). Assim, verifiquei se a provisão de bananas na ceva afetou a resposta comportamental dos animais em encontros com observadores humanos. Para analisar o comportamento dos animais em relação a observadores humanos, enfoquei as seguintes questões

- 1 - Qual a reação dos animais ao encontrar observadores humanos?
- 2 - A reação dos animais era a mesma em encontros na ceva e em outras situações?
- 3 - O tempo de contato com o grupo variou ao longo da pesquisa?
- 4 - O tempo de contato na ceva e fora da ceva foi diferente?

MÉTODO

O trabalho foi realizado durante o período de abril de 1995 a dezembro de 1997, no PEI, Base Saibadela, área descrita na Introdução. As observações eram realizadas durante 19 dias a cada mês, entre os dias 01 e 20, do amanhecer ao anoitecer, num total de 8 a 13 horas diárias.

Estratégias de observação

Nos três primeiros meses de trabalho conduzi um censo de primatas na área com o objetivo de procurar um grupo para conduzir as observações. O número de visualizações de *C. apella* foi baixo, indicando a presença de apenas dois grupos na área e uma densidade de 1,6

indivíduos/km² (Izar, dados não publicados). Escolhi o grupo que foi avistado mais vezes, nesse período inicial, em áreas de ambiente ripário e baixo, cujas características topográficas facilitariam o acompanhamento do grupo. Os dois grupos encontrados apresentavam o mesmo tipo de reação ao detectarem a presença de seres humanos: vocalização alta e fuga.

A composição do grupo estudado variou entre 14 e 16 animais ao longo da pesquisa, sendo 3 machos adultos, quatro fêmeas adultas, dois machos sub-adultos e os demais animais eram formas jovens e filhotes cujo sexo não foi identificado.

Inicialmente a estratégia adotada era caminhar ao longo de trilhas procurando pelos animais, tentando ouvi-los ou avistá-los, e por sinais de sua presença, como restos de alimento (folhas de bromélias, frutos mordidos, folhas de palmito) ou fezes. Nesses percursos eu estava normalmente acompanhada por um assistente de campo, mas por vezes estava sozinha. Quando o grupo era localizado, procurávamos observá-los e aproximar-nos para sermos também avistados (conforme Mendes, F.D.C. e Rímoli, J., com. pessoal). No entanto, a reação era sempre vocalização e fuga.

Devido ao relevo bastante acidentado da área de estudo, a localização e acompanhamento do grupo era bastante dificultada. Para evitar esse problema, decidi colocar um rádio-colar em um animal do grupo. Para tanto, construí uma ceva, que consistia de uma plataforma de madeira a 2,5 m de altura, com uma gaiola de 200 x 70 x 80 cm com tampa tipo "guilhotina", onde diariamente eram colocadas cerca de 60 bananas. A gaiola ficava permanentemente aberta, com a tampa suspensa.

A partir de julho de 1995 os animais passaram a freqüentar a ceva e procurei observá-los nessa situação, de acordo com o procedimento explicado a seguir. Na maior parte dessas observações eu estava acompanhada de um assistente de campo, mas realizei observações com mais de um assistente e observações sem nenhum assistente.

A posição para observação da ceva mudou ao longo do trabalho em função da reação dos animais à nossa presença. Num primeiro momento não permanecíamos próximos à ceva após a colocação das bananas, de modo que os animais descobriram essa nova fonte de alimento e passaram a utilizá-la como recurso alimentar sem a presença de observadores. Após a constatação de que a ceva estava sendo freqüentada, através de evidências como fezes, folhas de bromélias no solo e na plataforma, além de cascas de banana com uma única abertura longitudinal típica, tentamos observar a ceva de uma posição onde os animais podiam nos avistar (agosto de 1995). Essa estratégia não surtiu efeito. Quando os animais nos viam, fugiam vocalizando. Decidi construir um "observatório" (novembro de 1995). Esse observatório consistia de uma cabana rudimentar, coberta por folhas de palmeira situada a cerca de quinze metros da plataforma. Apesar de os animais não nos avistarem de imediato, por vezes conseguiam detectar-nos e fugiam, emitindo vocalizações de alarme. Quando eles acabavam de comer e iniciavam o deslocamento, ou quando iniciavam a fuga, passávamos a segui-los. Na etapa subsequente (abril de 1996), mudamos a posição de observação, distanciando-nos 50 m da ceva. Nessa nova posição, os animais só nos avistavam quando se aproximavam da ceva exatamente pelo ponto em que nos encontrávamos. Após alguns episódios em que os animais fugiram após nos avistarem, apesar da vocalização persistir, os animais prosseguiram em direção à ceva e alimentavam-se normalmente. A partir desse momento, os animais passaram a ser observados frontalmente, a uma distância de 10 m da ceva (setembro de 1996). Em ambas as etapas, quando os animais iniciavam o deslocamento nós os seguíamos. Nosso comportamento enquanto seguíamos o grupo acompanhou as mudanças de estratégia de observação na ceva. Inicialmente eu procurava segui-los silenciosamente, depois passei a falar e andar normalmente.

Em fevereiro de 1997 capturamos uma fêmea adulta do grupo e colocamos um rádio-colar¹. Passamos a seguir o grupo diariamente, mas à distância. Sempre que os alcançávamos, os animais vocalizavam e fugiam. Após um mês da captura, o rádio foi arrancado. Durante o mês de março de 1997 os animais não freqüentaram a ceva, mas voltaram a fazê-lo a partir de abril até julho de 1997. No período de agosto a dezembro de 1997 os animais visitaram a ceva apenas três vezes.

Análise da reação dos animais à presença de observadores humanos

Em todos os encontros eu anotava a hora de início e do fim da observação e o comportamento dos animais, em esquema *ad libitum* (Altmann 1974). Considerei que os animais estavam em fuga do observador quando vocalizavam alto (alarme) e/ou deslocavam-se rapidamente (fuga). A partir desses dados efetuei uma análise da reação dos animais à presença de observadores ao longo da pesquisa.

A fim de verificar se os animais apresentaram sinais de habituação aos observadores, diminuindo a freqüência de respostas de alarme e fuga, comparei, mês a mês, a porcentagem de encontros que resultaram em comportamentos de alarme e fuga pelo grupo estudado. A seguir analisei os dados da ceva separadamente para verificar se a provisão de alimento facilitaria o processo de habituação. Comparei, mês a mês, a porcentagem de encontros na ceva que resultaram em fuga e/ou alarme dos animais. Testei a hipótese nula de que não havia correlação entre tempo total de contato com o grupo estudado e porcentagem de fuga e alarme

¹ A captura foi realizada pelo veterinário Alexandre Lima, com o auxílio do assistente de campo Valmir Jorge e da colega Valesca Zipparro e com a minha presença. Durante doze dias esperamos que o grupo visitasse a ceva. Em duas ocasiões as condições não foram adequadas para a captura. Apenas o assistente de campo ficava próximo à ceva, escondido sob uma cabana de lona preta. No dia 13 de fevereiro ele conseguiu capturar uma fêmea adulta do grupo, puxando um pino que segurava a tampa da gaiola. A princípio os outros animais do grupo ficaram andando sobre a gaiola, mas depois subiram nas árvores ao redor da ceva e não se aproximaram. A seguir o veterinário anestesiou a fêmea aplicando Ketalar com um dardo. Quando o animal dormiu, colocamos o rádio e nos afastamos. Para evitar que o animal se machucasse quando estivesse voltando a si, foi colocado dentro de uma caixa de contenção de madeira, com a porta fechada, porém não trancada. O animal demorou cerca de 30 minutos para recobrar os sentidos totalmente, quando saiu da caixa, andou alguns metros pelo chão e subiu nas árvores. Não ouvimos vocalizações, mas nos dias subsequentes encontramos a fêmea com o grupo. Durante toda a manipulação do animal a equipe estava usando um capuz preto que cobria o rosto.

fora da ceva e na ceva, através do teste não paramétrico de correlação de Spearman, com o programa SPSS 7.5 para Windows. Os dados de tempo de contato com o grupo foram normalizados em função do número de encontros com o grupo na ceva e do número de encontros em que o grupo foi seguido por mês.

A fim de verificar se o tempo de contato com o grupo na ceva influenciou o tempo de contato fora da ceva com os animais do grupo estudado, testei a hipótese nula de que não havia correlação entre tempo de contato na ceva e tempo de contato fora da ceva através do teste não paramétrico de correlação de Spearman, com o programa SPSS 7.5 para Windows. Os dados de tempo de contato com o grupo foram normalizados em função do número de encontros com o grupo na ceva e do número de encontros em que o grupo foi seguido por mês.

RESULTADOS

Praticamente a totalidade das observações resultou em fuga dos animais, com exceção dos meses de dezembro de 1995, abril, maio e junho, setembro, outubro e novembro de 1996 e janeiro, maio e junho de 1997. Ainda assim, em todos esses meses, pelo menos 25 % dos encontros terminaram em fuga e todos os encontros resultaram em emissão de vocalização de alarme (Tabela 1.1). Houve uma baixa correlação negativa entre porcentagem de fuga e tempo de observação por mês ($r_s = -0,464$, $p < 0,05$), mas não houve correlação com tempo total (acumulado) de observação (Figura 1.1). Não houve correlação entre porcentagem de encontros resultantes em alarme e tempo de observação mensal e acumulado.

Considerando-se apenas os encontros entre os observadores e o grupo estudado na situação de alimentação na ceva, a reação dos animais mostrou um perfil diferente. Nos primeiros seis meses após a construção da ceva os animais fugiram dos observadores em 100% dos encontros. No entanto, nos nove meses subseqüentes esse percentual caiu, embora

com dois retornos a níveis mais altos nos meses de abril e junho de 1996, para então extinguir-se o comportamento de fuga dos animais. Houve correlação negativa entre porcentagem de fuga e tempo acumulado de observação ($r_s = -0,907$, $p < 0,0001$) e fracamente entre porcentagem de fuga e tempo de observação na ceva por mês ($r_s = -0,426$, $p < 0,05$) (Figura 1.2).

Tabela 1.1 - Porcentagem de encontros entre observadores humanos e um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP que resultaram em fuga e/ou alarme dos animais. N encontros = número de encontros entre os observadores e o grupo, N seguir = número de encontros em que os observadores puderam acompanhar o grupo por pelo menos 30 minutos, % fuga = porcentagem de encontros que resultaram em fuga dos animais, % alarme = porcentagem de encontros que resultaram em alarme dos animais.

Mês	N encontros	N seguir	% fuga	% alarme
ABR 1995	3	0	100	100
MAI 1995	3	1	100	100
JUN 1995	4	0	100	100
JUL 1995	7	0	100	100
AGO 1995	7	2	100	100
SET 1995	4	0	100	100
OUT 1995	15	2	100	100
NOV 1995	20	4	100	100
DEZ 1995	14	5	66.60	100
JAN 1996	17	6	100	100
FEV 1996	9	4	100	100
MAR 1996	7	2	100	100
ABR 1996	15	7	80	10
MAI 1996	7	6	50	100

Tabela 1.1 - continuação

Mês	N encontros	N seguir	% fuga	% alarme
JUN 1996	4	3	75	100
JUL 1996	6	1	100	100
AGO 1996	17	11	100	100
SET 1996	16	8	50	100
OUT 1996	9	4	25	100
NOV 1996	6	1	83.33	100
DEZ 1996	3	0	100	100
JAN 1997	4	3	50	100
FEV 1997	5	1	100	100
MAR 1997	6	6	100	100
ABR 1997	8	0	100	100
MAI 1997	8	7	50	100
JUN 1997	12	9	75	100
JUL 1997	4	4	100	100
AGO 1997	6	0	100	100
SET 1997	1	0	100	100
OUT 1997	1	0	100	100
NOV 1997	1	0	100	100
DEZ 1997	1	0	100	100

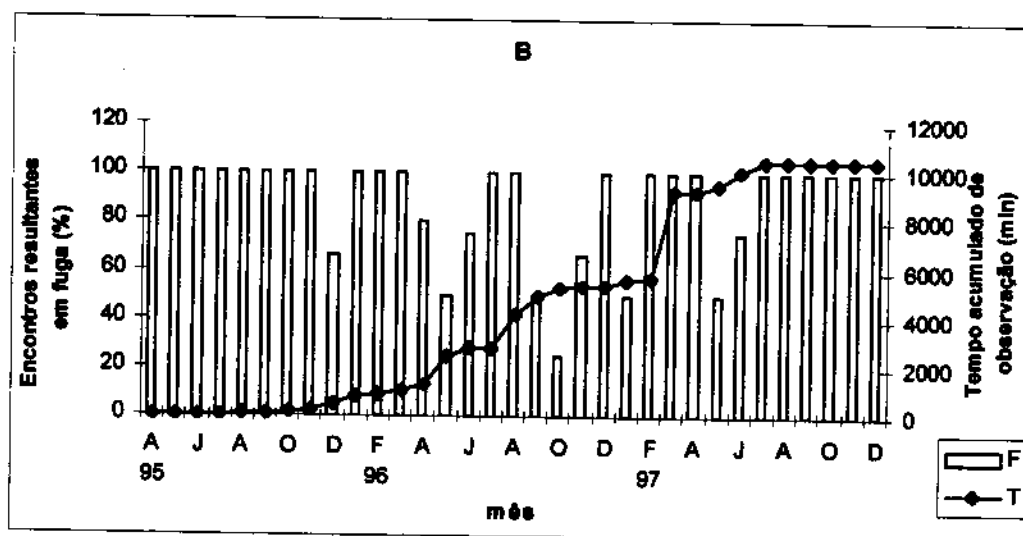
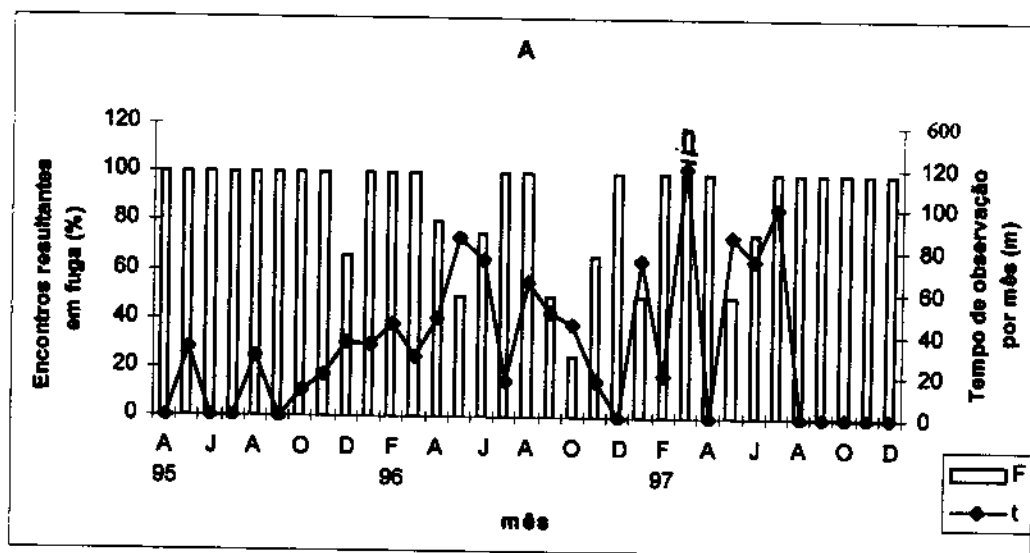


Figura 1.1 - Variação mensal da proporção de encontros com o grupo de *C. apella* estudado resultantes em fuga, em relação a: **A** - tempo de observação por mês normalizado em função do número de vezes em que o grupo foi acompanhado e **B** - tempo de observação acumulado por mês, entre abril de 1995 e julho de 1997, no PEI, Saibadela, SP.

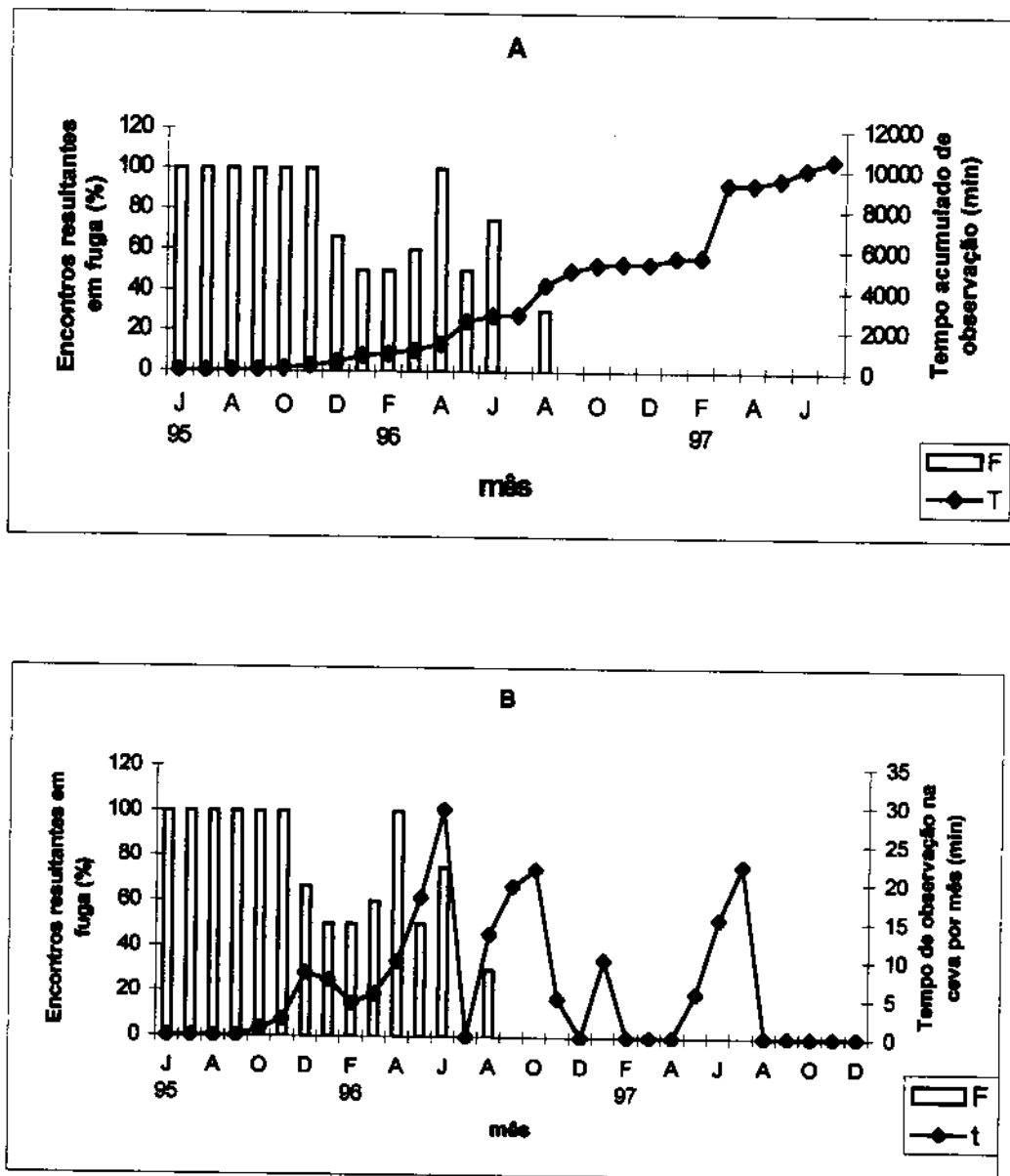


Figura 1.2 - Variação mensal da proporção de encontros na ceva com o grupo de *C. apella* estudado resultantes em fuga, em relação ao A - tempo de observação acumulado e B - tempo de observação por encontro por mês, no PEI, Saibadela, SP. F = porcentagem de encontros entre o grupo estudado e observadores humanos que resultaram em fuga dos animais, T = tempo de observação acumulado, t = tempo de observação por mês.

O tempo de contato entre observadores e o grupo estudado variou ao longo dos meses, havendo três picos, respectivamente nos meses de agosto e setembro de 1996 e março de 1997. Houve correlação entre o tempo de contato por mês e o tempo de contato por encontro por mês, indicando que o tempo total de contato correspondeu ao acompanhamento do grupo estudado por mais tempo, e não a um maior número de encontros com breve duração. Houve variação do tempo de contato total ao longo dos anos (Kruskal-Wallis $H = 7,476$, d.f. = 2, $p < 0,05$). O tempo de contato foi significativamente menor em 1995 do que em 1996 ($z = -2,635$, $p < 0,01$, teste Mann-Whitney U , two tailed) em 1997 ($z = -1,965$, $p < 0,05$, teste Mann-Whitney U , two tailed). Não houve diferença entre o tempo de contato em 1996 e em 1997 (Figura 1.3).

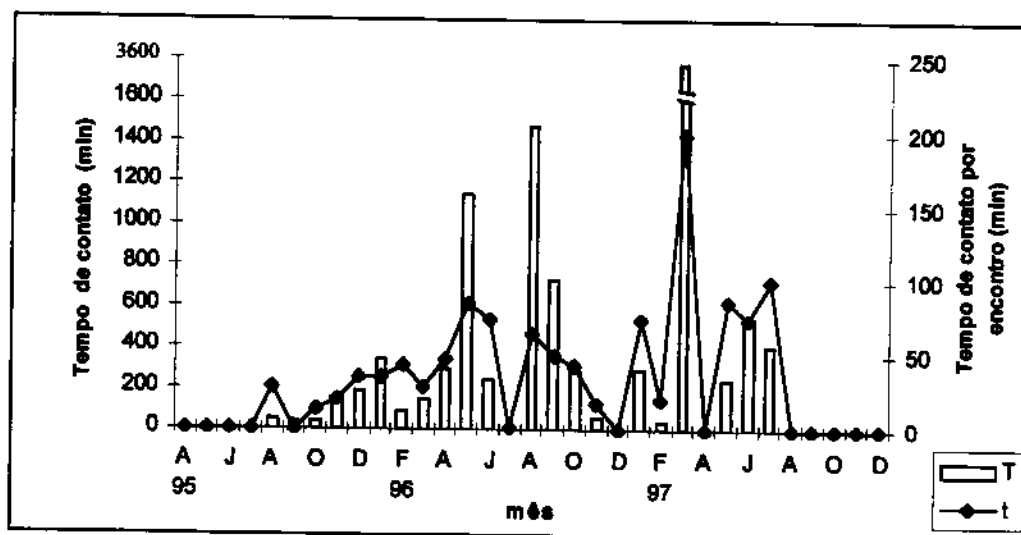


Figura 1.3 - Variação mensal do tempo de contato total (T) com o grupo de *C. apella* estudado e do tempo de contato por encontro em que o grupo foi acompanhado (t), no PEI, Saibadela, SP.

O tempo de contato na ceva sempre foi menor que o tempo de contato fora da ceva. Houve correlação entre tempo de contato na ceva e tempo de contato fora da ceva ($r_s = 0,814$, $p < 0,0001$): um aumento da curva de tempo de contato fora da ceva corresponde a um aumento na curva de tempo de contato na ceva (com exceção do mês de março de 1997, quando os seguimos através de rádio-transmissão) (Figura 1.4). Além disso, houve correlação entre o tempo de contato por encontro em que o grupo foi acompanhado e tempo de contato por encontro na ceva ($r_s = 0,819$, $p < 0,0001$), indicando que os observadores acompanhavam o grupo fora da ceva durante mais tempo quando os animais permaneciam na ceva, sendo observados, por mais tempo (Figura 1.5).

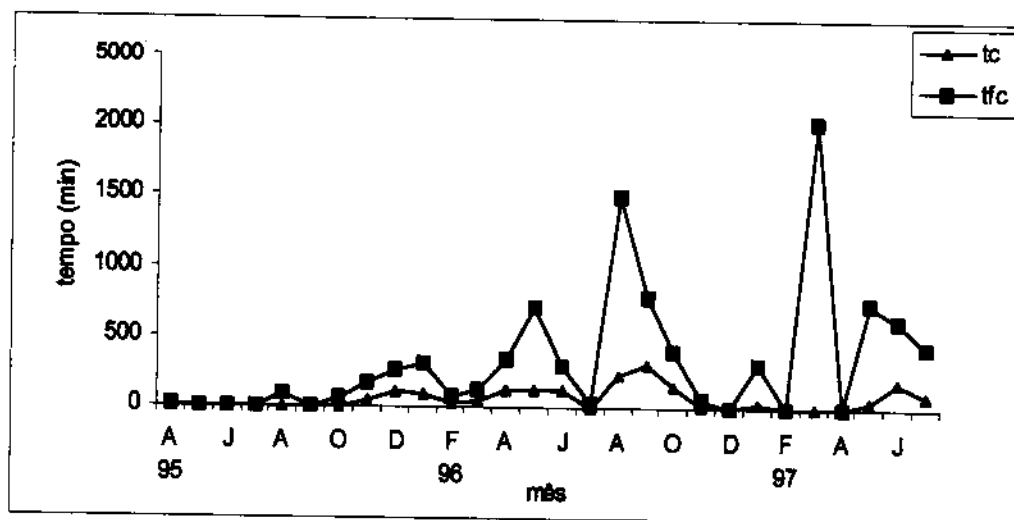


Figura 1.4 - Variação mensal do tempo de contato fora da ceva e na ceva, com o grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, em 1995, 1996 e 1997. tfc = tempo de contato fora da ceva, tc = tempo de contato na ceva.

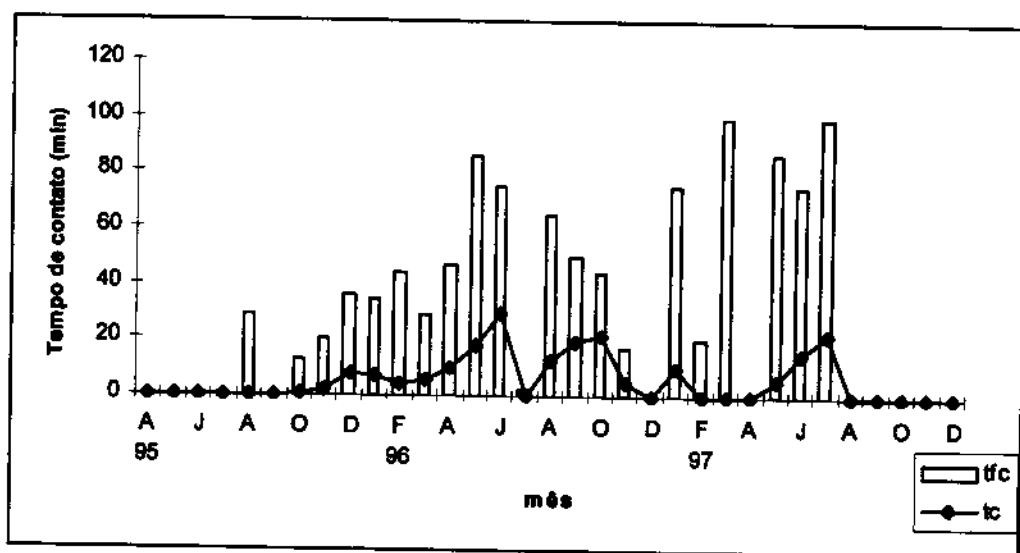


Figura 1.5 - Variação mensal do tempo de contato por encontro fora da ceva e na ceva, com o grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, em 1995, 1996 e 1997. tfc = tempo de contato por encontro em que o grupo foi acompanhado pelo observadores fora da ceva, tc = tempo de contato por encontro na ceva.

DISCUSSÃO

Levando-se em conta a definição de habituação como “a aceitação de observadores humanos por animais selvagens, como um elemento neutro do ambiente” (Tutin & Fernandez 1991), o grupo de *C. apella* estudado em Saibadela não se habituou à presença de observadores humanos. Após trinta e três meses de estudo, a presença dos observadores ainda causava reação de fuga e/ou alarme nos animais. Tal comportamento pode ser considerado atípico para a espécie. Embora não existam estudos sobre o processo de habituação em *C. apella*, diversas pesquisas sobre comportamento e ecologia de grupos selvagens da espécie mostram que esses animais podem habituar-se totalmente à presença humana (Terborgh 1983, Janson 1985, Zhang 1995, Rímoli J., com. pess.). É notório entre os primatólogos que esses

primatas acostumam-se facilmente à presença de seres humanos. Em várias áreas de estudo, grupos selvagens não habituados afastam-se dos seres humanos, mas alguns indivíduos chegam a ficar parados, mostrando sinais de curiosidade (obs. pess., Talebi, Peres com. pess.). A reação observada nos dois grupos de Saibadela, no entanto, era bastante dramática. Até mesmo os funcionários do PEI, acostumados a encontrar grupos de *C. apella* em outras áreas, estranhavam a reação dos animais de Saibadela.

Um conjunto de fatores pode ser sugerido como causa desse comportamento, mas no presente trabalho considerarei duas hipóteses: em primeiro lugar, experiência prévia aversiva com seres humanos (Janson C., Peres C., Ferrari S., Rímoli J., com. pess, Tutin & Fernandez 1991); em segundo lugar, características individuais, ou temperamento, dos membros dos grupos (Izawa 1983, Clarke & Boinski 1995). As duas hipóteses não são mutuamente exclusivas.

Experiência prévia com seres humanos

O PEI é uma reserva florestal desde 1987, mas já foi uma área particular onde havia caça. *C. apella* pode viver dezoito anos na natureza (Freese & Oppenheimer 1981). Assim, é plausível supor que os animais adultos do grupo estudado tenham sido submetidos a episódios de caça no passado e tenham apresentado reações de alarme e fuga diante dessa situação. Embora não haja registros de caça em Saibadela desde 1987, os animais adultos podem ter aprendido esse comportamento anteriormente.

Ao utilizar o termo *aprendido* é necessário fazer algumas considerações sobre condicionamento operante. O condicionamento operante ocorre em duas etapas. Inicialmente um comportamento aleatório pode levar à obtenção de um reforço ou à evitação de um estímulo aversivo. A segunda etapa é a repetição desse comportamento quando da ocorrência da mesma situação. A primeira fase refere-se à definição do comportamento operante como

controlado pela consequência e a segunda fase como controle do comportamento operante por um estímulo discriminativo. As características ambientais que são eficientes para o controle do comportamento são denominadas estímulos discriminativos (Staddon 1983).

Esses conceitos permitem sugerir que a reação atípica do grupo de *C. apella* estudado à presença de observadores humanos seja resultado de um processo de aprendizagem anterior. Ao associar a presença humana a uma consequência negativa (por exemplo, um tiro), os animais passaram a apresentar a resposta de esquiva (fuga) evitando o estímulo aversivo. Assim, a resposta se repete a cada nova apresentação do estímulo aversivo.

Ainda que essa seja uma explicação plausível para o comportamento de fuga do grupo de Saibadela (avertada por diversos pesquisadores), é possível que os fatores envolvidos na determinação desse comportamento sejam mais complexos, uma vez que há grupos habituados que vivem em áreas onde a pressão de caça ainda está presente (obs. pess., relatos anedóticos). Eu observei um grupo habituado de *C. apella* na mata Santa Genebra, Campinas, uma área cercada por plantações de milho que são invadidas pelos animais em busca de alimento. Os agricultores espantam os animais diariamente com cachorros e tiros de sal e, no entanto, os animais não fogem de seres humanos.

Essas observações sugerem que a resposta comportamental de *C. apella* à presença de observadores humanos pode estar sujeita à variabilidade individual.

Temperamento

Em uma definição simples, temperamento refere-se a tendências ou estilos comportamentais individuais (medidos em função da intensidade e natureza da resposta a estímulos novos) que podem ser identificados na infância e persistem ao longo do tempo. O temperamento de um indivíduo pode ter influência de componentes herdados geneticamente e de fatores ambientais, como estilo de cuidado materno (Clarke & Boinski 1995).

Estudos de cativeiro têm demonstrado variabilidade temperamental entre diferentes populações de uma espécie de primata. Por exemplo, fêmeas de *Saimiri sciureus* oriundas de populações do Peru e da Bolívia são muito mais agressivas em relação a machos do que fêmeas de populações das Guianas, resultando em estruturas sociais diferentes: segregação sexual na variedade boliviana e relações de dominância envolvendo ambos os sexos na variedade guianense (Mendoza *et al.* 1978). Essas diferenças comportamentais foram relacionadas a diferenças em níveis de cortisol no plasma sanguíneo das fêmeas das diferentes populações (Gonzales *et al.* 1981). Alguns estudos com grupos selvagens de primatas também sugerem variabilidade temperamental entre os indivíduos. Monteiro da Cruz (1997), estudando uma população de sagüis selvagens (*Callithrix jacchus*), encontrou grande variabilidade comportamental entre os cinco grupos estudados, relacionada, entre outros fatores, a características individuais dos animais.

É possível que a reação da população de *C. apella* de Saibadela, observada em encontros com observadores humanos, seja fruto do temperamento dos animais dessa população. Supondo que o temperamento seja uma característica herdada, a predominância de um padrão comportamental dentro da população seria possível devido ao reduzido número de indivíduos. Não se pode descartar a hipótese de que a pressão de caça ocorrida em Saibadela num passado próximo tenha selecionado os grupos de *C. apella* cujos indivíduos eram extremamente arredios à presença humana, ou a estímulos estranhos. É provável que em outras populações de primatas existam grupos que reagem diferentemente à presença de observadores humanos em função de variabilidade individual de temperamento. Esse tipo de variabilidade pode passar despercebida porque os pesquisadores observam apenas os grupos que se habitam mais facilmente à sua presença. Monteiro da Cruz (1997) descreve a reação aos observadores humanos apresentada pelo macho dominante de um dos grupos de *C. jacchus* que estudou. Segundo a autora, esse animal sempre reagiu à aproximação dos

observadores, “com emissão de vocalização defensiva e avanços e recuos corporais” (p. 51), mesmo após o grupo ser considerado habituado.

É possível, ainda, que o temperamento de cada indivíduo seja influenciado por fatores ambientais, como as características de outros membros do grupo (conforme Clarke & Boinski 1995). Izawa (1980) sugeriu que a personalidade do macho líder pode influenciar as relações sociais de um grupo de *C. apella*, aumentando ou reduzindo as taxas de interações sociais afiliativas e/ou agonísticas entre os indivíduos do grupo. Se os indivíduos dominantes dos dois grupos de Saibadela forem naturalmente arredios a estímulos estranhos, como seres humanos, podem afetar a resposta de todos os membros do grupo a esse estímulo.

Sugiro que a reação dos grupos de *C. apella* de Saibadela aos observadores humanos seja resultado da combinação entre experiência prévia aversiva com seres humanos e características de temperamento dos animais. É possível ainda que outros fatores não discutidos neste trabalho, como a dificuldade de acompanhamento do grupo estudado devido à topografia da área, e o baixo número de encontros com o grupo, provavelmente devido às dimensões da área de uso do grupo, tenham contribuído para a dificultar o processo de habituação dos animais. Essas hipóteses, no entanto, precisam ser testadas em condições experimentais com controle das variáveis envolvidas.

Variabilidade comportamental em função da situação

O contexto ambiental em que as observações foram realizadas determinou reações diferentes do grupo. O comportamento de fuga e alarme desapareceu numa determinada situação - a ceva. É possível que os animais tenham discriminado a ceva como uma situação diferente.

Quando a variabilidade de uma situação que controla um comportamento operante é grande, pode haver generalização das situações em que aquele comportamento ocorre. A

generalização refere-se à variação de estímulos que um animal aceita e ainda define como sendo uma mesma situação. Discriminação, por outro lado, refere-se à capacidade de um animal tratar uma situação como diferente devido a variações nos estímulos discriminativos (Staddon 1983).

É possível sugerir que a presença de observadores humanos na ceva foi tratada pelos animais como uma situação diferente das demais situações em que ocorreram encontros com observadores. Provavelmente, essa nova situação apresentou uma grande variação de estímulos discriminativos em relação às outras - por exemplo, uma fonte única e constante, em toda a área de uso, de um recurso alimentar rico e abundante. Além disso, essa situação, bastante diferente das demais, apresentou pouca variabilidade dos estímulos discriminativos provavelmente relevantes. Por exemplo, a plataforma de madeira com a gaiola esteve sempre na mesma posição e sempre foram colocadas bananas como recurso alimentar.

A hipótese de que os animais discriminaram a situação *alimentação na ceva* como inofensiva, extinguindo o comportamento de fuga, permite explicar porque os animais habituaram-se, nessa situação específica, à presença de qualquer observador humano (como foi constatado quando da presença de novos assistentes de campo) e imediatamente após a mudança de situação apresentavam a resposta comportamental típica para ser humano - alarme e fuga - para os mesmos exatos observadores que estavam em frente à ceva.

D'Amato & Salmon (1982), em um artigo sobre processos cognitivos em *C. apella*, afirmam que as respostas comportamentais da espécie são bastante inflexíveis e sugerem que uma possível causa dessa inflexibilidade seja o controle exercido pelas "dicas contextuais". Os autores sugerem uma relação entre a falta de habilidade de um animal para decompor um estímulo complexo e sua susceptibilidade ao controle por contexto (ou situação).

Observei reações diferentes de *C. apella* conforme a situação também em relação a grupos de *B. arachnoides*. Quando um grupo de *C. apella* encontrava um sub-grupo pequeno

de *B. arachnoides*, esses se afastavam e não havia alteração de comportamento por parte de *C. apella*. Quando o encontro se dava com um grupo grande de *B. arachnoides* próximo a uma fonte de alimento concentrado, como a ceva ou uma figueira, o grupo de *C. apella* se afastava emitindo vocalizações de alarme. Se o encontro com o grupo grande de *B. arachnoides* ocorresse em áreas com alimento disperso os dois grupos permaneciam na área sem aparente conflito.

A capacidade de discriminar diferentes situações e emitir respostas de acordo com cada uma pode ser vantajosa para os animais. Se *C. apella* fugisse sempre que encontrasse um grupo de *B. arachnoides* poderia perder oportunidades de alimentação, enquanto não se afastar em situações de competição por alimento concentrado poderia representar um risco de conflito agonístico. A inflexibilidade das respostas diante das situações específicas conferiria a mesma vantagem.

Tutin & Fernandez (1991), estudando o processo de habituação de grupos selvagens de chimpanzés e gorilas a observadores humanos, também registraram reações comportamentais diferentes de acordo com a situação em que os encontros com humanos aconteciam. Os autores afirmam que dependendo da situação em que o encontro ocorria, os animais podiam reagir aos humanos da mesma forma que reagiam a predadores, mas na maior parte dos encontros reagiam como se estivessem diante de um estímulo novo no ambiente - alguns encontros resultaram em reações negativas e outros foram considerados neutros. A resposta dos animais dependia da atividade em que eles estavam envolvidos. Por exemplo, os chimpanzés demonstraram "excepcional tolerância à aproximação dos observadores" quando estavam comendo um macaco colobus (*Colobus satanas*) que haviam caçado (p. 196).

As hipóteses levantadas são apenas especulações na tentativa de explicar um comportamento peculiar do grupo estudado. Para comprovação, tais hipóteses necessitam

testes experimentais, em situação de laboratório, que simulem os processos de aprendizagem sugeridos e permitam o controle das variáveis envolvidas.

CONCLUSÕES

1 - O grupo de *C. apella* estudado apresentou reações diferentes à presença de observadores humanos em função da situação: o grupo habituou-se à presença de observadores humanos no local da ceva com provisão de alimento, mas continuou reagindo negativamente (fugindo ou emitindo vocalizações) à presença dos mesmo observadores em outra situação qualquer.

2 - A dificuldade de habituação pode estar relacionada a um conjunto de fatores como experiência prévia negativa com seres humanos, temperamento dos animais e características da área de estudo.

3 - A habituação do grupo à presença de observadores humanos diante da ceva provavelmente deve-se à capacidade da espécie *C. apella* para a discriminação de contextos.

Capítulo 2

ÁREA DE USO E COMPORTAMENTO LOCOMOTOR DE *Cebus apella* EM UMA ÁREA DE MATA ATLÂNTICA, SP.

Existem quatro possíveis modelos de utilização do espaço por primatas: (1) deslocamento uniforme pela área de uso - espécies que dependem de recursos uniformemente distribuídos; (2) deslocamento focalizado em "manchas" que ocorrem em locais alternativos - espécies que dependem de recursos concentrados em determinadas áreas; (3) deslocamento concentrado no centro da área de uso (área de forrageamento central)- espécies que têm, por exemplo, uma área de dormida; e (4) deslocamento concentrado na periferia - espécies que defendem território. Mais de um fator pode estar envolvido em cada padrão. Por exemplo, um animal pode forragear por insetos (recurso uniformemente distribuído) enquanto se desloca para uma nova fonte de frutos (recurso concentrado) (Terborgh 1983).

Vários estudos têm mostrado que o comportamento locomotor (*ranging behaviour*), a seleção de habitats e o tamanho da área de uso de primatas são afetados por diversos fatores, tais como (1) tamanho de corpo e dieta - a área de uso é positivamente correlacionada com o peso do corpo e primatas frugívoros e onívoros têm área de uso maior que folívoros (Milton & May 1976); (2) tamanho de grupo - grupos maiores tendem a ocupar áreas de uso maiores (Strier 1987 b, Peres 1993, O'Brien & Kinnaird 1997); (3) densidade de primatas no habitat - em áreas com maior densidade de primatas os grupos podem ter área de uso menor (Baldwin & Baldwin 1972, Freeland 1979); (4) presença de grupos competidores - em espécies que defendem a área de uso, o grupo pode passar mais tempo monitorando os locais mais próximos a grupos vizinhos (Struhsaker 1974, Dawson 1979, Rylands 1986) e em espécies onde ocorre infanticídio, como no langur *Presbytis entellus*, o padrão de ocupação da área de

uso pode refletir a evitação de encontros com bandos de machos infanticidas (Newton 1992); (5) composição do grupo - bandos de *P. entellus* compostos apenas por machos adultos têm área de uso maior que bandos compostos por machos e fêmeas (Newton 1992) e bandos de babuínos *Papio cynocephalus* ocupam áreas maiores quando têm maior número de fêmeas grávidas e machos migrantes (Rasmussen 1979); (6) risco de predação - grupos de primatas que vivem em habitats com grande abundância de predadores preferem ocupar áreas com menor risco de predação, mesmo que haja menor disponibilidade de alimento (Cowlshaw 1997); (7) disponibilidade de fontes de água - grupos de primatas submetidos a déficit hídrico freqüentam mais as partes da área de uso nas proximidades de fontes de água (Harrison 1983, Hamilton III 1985, Robinson 1986, Chapman 1988); (8) sítios de dormida - diversas espécies de primatas retornam diariamente a áreas próprias para dormir, escolhidas em função de disponibilidade de alimento nas proximidades, segurança contra ataques de predadores e diâmetro da copa das árvores (Tenaza 1975, Clutton Brock 1975, Dawson 1979, Rasmussen 1979, Harrison 1983, Rylands 1986, Newton 1992). No entanto, a maior parte dos estudos realizados sobre o padrão de ocupação do habitat por primatas mostra uma forte associação com a dieta e o padrão de distribuição e oferta de alimento (Milton & May 1976, Dawson 1979, Raemaekers 1980, Wrangham 1980, Marsh 1981, van Schaik *et al.* 1983, Terborgh 1983, Rylands 1986, Bennett 1986, Robinson 1986, Boinski 1987, Strier 1987 b, Spironello 1988, Newton 1992, Garber 1993, Peres 1993, Leighton 1993, Norconk & Kinzey 1994, Stoner 1996, O'Brien & Kinnaird 1997).

O comportamento espacial e o padrão de ocupação da área de uso por *C. apella* também têm sido relacionados ao seu comportamento alimentar e à oferta de recursos. Grupos que vivem em áreas com menor oferta de frutos têm área de uso maior do que grupos que vivem em áreas com grande disponibilidade de frutos (Spironello 1988, Peres 1993). A sazonalidade na oferta de frutos pode afetar o padrão de ocupação da área de uso por um

grupo de *C. apella*. No entanto, dependendo do habitat em que ocorrem, os animais apresentam padrões diferentes de comportamento espacial e estratégias para lidar com a escassez de frutos.

Os três principais estudos sobre comportamento espacial de *C. apella* foram realizados em Cocha Cashu, Peru (Terborgh 1983), na região do rio Urucu, Amazônia brasileira ocidental (Peres 1993, 1994) e em Nouragues, Guiana Francesa (Zhang 1995). As três áreas são caracterizadas por sazonalidade no regime de chuvas, com uma estação seca e uma estação úmida bem definidas, resultando em sazonalidade na oferta de frutos, com uma drástica redução na estação seca. As três áreas apresentam um mosaico de tipos de vegetação: floresta ripária, lacustre e de terra firme em Cocha Cashu, floresta ripária, floresta de Igapó, floresta de palmeiras e floresta de terra firme, no rio Urucu, e floresta alta, floresta baixa, floresta de lianas, floresta de palmeiras, savana rochosa e floresta de transição em Nouragues.

Em Cocha Cashu os grupos de *C. apella* têm área de uso anual de 80 ha e apresentam área central (*core area*)¹. Na estação chuvosa utilizam uma área de 34 ha e exploram um grande número de árvores frutíferas. Na estação seca, aumentam a distância de deslocamento diário, expandem a área explorada para 73 ha e alimentam-se exclusivamente de palmeiras, mas continuam utilizando mais freqüentemente a mesma área central (Terborgh 1983). No rio Urucu, a área de uso de *C. apella* é de 250 ha. Os animais utilizam todos os tipos de floresta, mas exploram significativamente mais as florestas ripária e de palmeiras. Na estação seca, mudam a dieta, baseada principalmente na polpa de frutos, para sementes imaturas e néctar. Também intensificam o uso das florestas ripária e de palmeiras onde encontram espécies de plantas importantes como recurso alimentar (Peres 1993, 1994). Em Nouragues, a

¹ Terborgh (1983) foi o único autor que observou a existência de área central em grupos de *C. apella*. Essa área permaneceu a mesma ao longo do período de observação. Mesmo na época de escassez de frutos, quando os animais expandiram a área explorada à procura de palmeiras com frutos maduros, não houve "alteração no hábito de retornar freqüentemente à área central" (p. 140). O autor afirma que num habitat com alta

área de uso anual de *C. apella* é de 322 ha. Os animais utilizam pouco a floresta de transição, e a seleção dos diferentes tipos de floresta ocorre em função da oferta de recursos importantes. Na estação seca os animais exploram uma área de cerca de 95 ha e apresentam preferência pela floresta baixa, onde há alta densidade de uma espécie de planta com frutos maduros (*Humiria balsamifera*), e aumentam a proporção de folhas e brotos na dieta. Na época de oferta média de frutos, os animais consomem principalmente a polpa de frutos, aumentam a área de uso para cerca de 200 ha, explorando as bordas da área de uso, e não apresentam preferência por habitat. Na estação chuvosa, com oferta máxima de frutos, diminuem a área de uso para cerca de 118 ha, explorando mais as floresta alta e baixa (Zhang 1995).

OBJETIVOS

C. apella é uma espécie que ocupa uma grande variedade de ambientes (Freese & Oppenheimer 1981), mas os poucos estudos sobre padrões de comportamento espacial foram realizados em áreas com características ecológicas semelhantes - mosaico de tipos de vegetação e redução acentuada na oferta de frutos devido à ocorrência de uma estação seca. Como a espécie apresenta grande variabilidade comportamental e ecológica nos diferentes habitats em que ocorre (Brown & Zunino 1990, ver Introdução desta tese), é importante estudar o comportamento locomotor de *C. apella* em áreas com características ecológicas distintas.

No presente trabalho, pretendo descrever o padrão de exploração da área de uso de um grupo de *C. apella* em uma área de Mata Atlântica- Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, cujas características climáticas e florísticas diferem das áreas em que esses animais foram estudados anteriormente. Em Saibadela ocorrem apenas dois tipos de vegetação (Guix

disponibilidade de recursos, distribuídos uniformemente, é melhor permanecer no centro da área de uso, de onde os animais podem fazer visitas à periferia mais eficientemente.

et al. 1992, Almeida-Scabbia 1996), não há uma estação seca pronunciada e a oferta de frutos maduros ao longo do ano é bastante irregular, devido à frutificação sucessiva de diferentes espécies de plantas (Zipparro, dados não publicados, obs. pessoal).

Para descrever o comportamento espacial de um grupo de *C. apella*, abordei as seguintes questões:

- 1 - Qual o tamanho da área de uso de *C. apella* na área estudada?
- 2 - Existe variação no tamanho da área de uso ou no padrão de exploração da área de uso em função de variação na oferta de recursos?
- 3 - Os animais exploram a área de uso uniformemente ou há diferença na frequência de utilização de determinadas partes da área de uso?
- 4 - Os animais deslocam-se aleatoriamente pela área de uso?

MÉTODOS

O trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, durante o período de maio de 1995 a dezembro de 1997, como já foi descrito anteriormente.

Oferta de frutos maduros

Registrei mensalmente o número de espécies de árvores, arbustos, epífitas e lianas com frutos maduros na área de estudo. Os dados foram obtidos através da soma do número de espécies com frutos maduros observadas através de três métodos diferentes: (1) contagem mensal do número de espécies de árvores e arbustos apresentando frutos maduros de uma amostra de 392 indivíduos pertencentes a 128 espécies observados mensalmente para o estudo de fenologia (dados gentilmente cedidos por Galetti, M. e Zipparro, V.B.); (2) contagem do número de morfoespécies de frutos maduros capturados em 59 coletores de frutos distribuídos na mata; (3) observação oportunística de espécies de plantas com frutos maduros que ocorriam nos trajetos percorridos pelos pesquisadores da área.

Além do número de espécies com frutos maduros, estimei mensalmente a densidade de indivíduos com frutos maduros por hectare somando as densidades das espécies com frutos maduros. A densidade de espécies de árvores e arbustos foi obtida através do estudo fitossociológico realizado em Saibadela (Almeida-Scabbia 1996). A densidade de aráceas e bromélias foi calculada através da contagem dessas epífitas sobre os indivíduos amostrados na fitossociologia, multiplicando-se o número médio de epífitas/árvore pela densidade total de árvores da área (Vieira & Izar, no prelo).

A massa (kg/ha) de frutos maduros disponível para os animais ao longo da pesquisa foi estimada através da coleta de frutos maduros em coletores de frutos distribuídos na mata (30 coletores entre maio de 1995 e março de 1996 e 59 coletores a partir de abril de 1996). Mensalmente a massa de frutos maduros era pesada. No presente trabalho considereirei apenas a massa de frutos maduros zoocóricos, excluindo-se *Euterpe edulis*, espécie cujos frutos não são utilizados por *C. apella* na área de estudo. A estimativa de massa de frutos disponível para os animais através do uso de coletores de frutos é apenas um indicativo da variação de produção ao longo do tempo, não sendo uma boa medida da massa de frutos realmente disponível para os animais. A medida, na verdade, é da massa de frutos que cai no solo da mata e grande parte dos frutos produzidos são ingeridos pelos animais frugívoros (Terborgh 1983). Outro problema associado a esse tipo de medida é o número de coletores utilizados na pesquisa. Devido a esses problemas, os dados obtidos para massa de frutos disponível para os animais foram utilizados apenas para verificar se ocorreu variação na oferta de frutos ao longo da pesquisa.

Dieta

A diversidade da dieta de frutos dos animais ao longo do ano foi estimada através de observações oportunistas dos animais durante atividade de forrageamento e da análise das

fezes dos animais após cada visita à ceva. Eu registrava o número de morfoespécies de sementes presentes nas fezes, identificando a espécie de planta sempre que possível. Esses dados permitiram inferir a variação mensal do número de espécies cujos frutos foram utilizados na dieta dos animais. Também registrava a ocorrência de restos de sementes, flores e insetos nas fezes.

Estimei o consumo de dois recursos perenes e abundantes utilizados na dieta dos animais (observação pessoal): base foliar de bromélias (densidade de 12282,3 indivíduos/ha, Izar, P., dados não publicados) e meristema do palmito *Euterpe edulis* (densidade de 255,6 indivíduos/ha, Almeida-Scabbia 1996). Avaliei o consumo de bromélias através da contagem de bromélias usadas pelos animais ao longo das trilhas, cujo comprimento variou entre 2, 5 a 10 km, por 1m de largura. Calculei o número de bromélias por hectare utilizadas mensalmente (conforme Brown & Zunino 1990). Essa contagem era possível porque os animais comem apenas a base foliar ou o pêndulo floral das bromélias, dispensando o restante, que cai no chão da mata (observação pessoal, Brown *et al.* 1986). O mesmo procedimento foi utilizado para a avaliação do consumo de palmito. A utilização do meristema do palmito por *C. apella* era evidenciada pelas folhas caídas no chão e pelas "cascas" do palmito com as marcas da denteção.

A freqüência de visitas à ceva também foi registrada mensalmente, uma vez que a banana era utilizada como fonte de alimento.

Na maior parte dos trabalhos que estimam a proporção de consumo mensal de cada item utilizado na dieta de primatas, os pesquisadores comparam o tempo ou a freqüência de consumo de cada item em relação ao total de observações diretas do comportamento alimentar dos animais estudados (por exemplo, Terborgh 1983, Rylands 1986, Strier 1987 a, Chapman 1988, Newton 1992, Zhang 1995). Assim, é possível verificar se os animais modificam a freqüência de utilização de um tipo de recurso em função, por exemplo, de sua

disponibilidade. No presente trabalho não pude realizar observações diretas do comportamento alimentar dos animais e, portanto, não foi possível avaliar a proporção de consumo de cada item utilizado na dieta ao longo do estudo. No entanto, a fim de verificar se havia variação no consumo de cada item ao longo dos meses, avalei a utilização mensal de frutos, flores, sementes, fibras e insetos da seguinte maneira: dividi o número de amostras de fezes com ocorrência da cada item pelo número total de amostras de fezes coletadas a cada mês (cada amostra fecal correspondia ao total de fezes coletadas na área da ceva após uma vista do grupo). Por exemplo, se num determinado mês coletei dez amostras fecais e em duas delas encontrei fragmentos de insetos, em três encontrei fragmentos de sementes e nas dez encontrei sementes intactas, então considerei que em 20% da amostragem os animais consumiram insetos, em 30 % consumiram sementes e em 100% frutos. Portanto, a porcentagem de consumo não se refere à proporção de cada item na dieta dos animais, e sim à freqüência de amostragem daquele item nas fezes dos animais.

Área de uso

Usualmente, a exploração da área de uso por grupos de primatas é analisada através da construção de uma grade de trilhas formando quadrados de mesmo tamanho. A área de uso do grupo é determinada pela soma de quadrados utilizados durante o período de estudo e a freqüência ou tempo total de ocupação de cada quadrado permite determinar se há áreas mais utilizadas dentro da área de uso (Rasmussen 1980). No entanto, Clutton-Brock (1975) e Marsh (1981) afirmam que a área de uso calculada através desse método sofre grande influência do tamanho dos quadrados. Além disso, topografia da área estudada no presente trabalho não permitiu a construção de uma grade de trilhas adequada para tal amostragem. Assim, para avaliar o tamanho da área utilizada pelo grupo estudado, determinei as coordenadas dos pontos de avistamento dos animais e/ou dos pontos de início, inflexão e de

término das rotas seguidas, quando foi possível acompanhá-los, através de um aparelho GPS (*Garmin SM, Communication & Navigation TM, GPS 100 Personal navigator TM*).

O tamanho da área de uso e da área utilizada com maior frequência foram calculados através do programa Calhome (Kie *et al.* 1994), utilizando os métodos Mínimo Polígono Convexo, em que os pontos amostrais são conectados por uma linha reta e a área englobada é medida (Mohr 1947), e Kernel Adaptativo, em que o contorno da área de uso é obtido através de uma estimativa da probabilidade de utilização de cada ponto amostral (Worton 1989). O método Mínimo Polígono Convexo foi utilizado apenas para comparação com outros trabalhos que o utilizam (por exemplo, Peres 1993), no entanto esse método não leva em conta que os animais frequentemente realizam excursões fora da área mais utilizada e, portanto, a área resultante do cálculo por Mínimo Polígono Convexo pode ser mais representativa de áreas de deslocamento durante excursões do que da área realmente mais utilizada pelo grupo (Kenward 1987). O método Kernel Adaptativo permite o cálculo da área utilizada mais frequentemente estabelecendo o contorno de uma porcentagem dos pontos amostrais. Assim pode-se obter o contorno da área contendo, por exemplo, 50 % dos pontos amostrais.

Empreguei dois termos diferentes - área de uso e área explorada - para descrever a utilização do espaço (conforme Zhang 1995). A área de uso refere-se à soma das áreas frequentadas pelo grupo ao longo da pesquisa e a área explorada refere-se à área realmente frequentada pelos animais num determinado período. Calculei a área explorada mensalmente e anualmente com o mesmo método empregado para calcular a área de uso (métodos Kernel Adaptativo e Mínimo Polígono Convexo).

A fim de verificar se variáveis como tempo de amostragem e disponibilidade de frutos na mata afetaram o tamanho da área explorada mensalmente pelos animais, procedi à uma análise de regressão múltipla (Hair *et al.* 1995), utilizando o programa estatístico SPSS 7.5

para Windows. As variáveis independentes testadas foram: 1) número de eventos em que o grupo foi seguido por no mínimo 30 minutos, 2) número de encontros com o grupo, 3) tempo de observação por mês, 4) tempo de observação acumulado, 5) número de espécies de plantas com frutos maduros, 6) massa (kg/ha) de frutos maduros, 7) índice de pluviosidade (mm/mês).

Em função dos resultados obtidos na análise de regressão múltipla, realizei as provas estatísticas não paramétricas de Kruskal-Wallis e de Mann-Whitney, com o programa SPSS 7.5 para Windows, para testar a hipótese nula de que não há variação no tamanho da área explorada pelos animais de acordo com a massa (kg/ha) de frutos disponível ao longo dos meses. Para tanto, os dados foram agrupados em três classes: disponibilidade baixa (até 35 kg/ha), média (entre 35,1 e 80 kg/ha) e alta (mais de 80 kg/ha). Esses testes foram realizados com os dados referentes ao período entre dezembro de 1995 e abril de 1997, excluindo os meses de julho e dezembro de 1996. A exclusão do período de maio a novembro de 1995 deveu-se ao menor tempo de observação do grupo estudado (ver Capítulo 1). A exclusão do período de maio a dezembro de 1997 deveu-se à ausência de amostragem para massa de frutos maduros. A exclusão dos meses de julho e dezembro de 1996 deveu-se ao tamanho atípico encontrado para a área de uso (respectivamente 0,5 ha e 5,98 ha).

Para testar a hipótese nula de que os animais utilizavam a área de uso e a área explorada de maneira uniforme, isto é, de que não havia área de utilização mais freqüente, realizei um teste χ^2 , comparando as freqüências de utilização, ao longo da pesquisa, de cinco sub-áreas distintas - Tope, Mina, Morro, Meio e Ceva (Figura 2.1). As sub-áreas foram determinadas com base na topografia do local de estudo: Tope incluindo ambientes ripário, baixo e médio do lado esquerdo do rio Saibadela, Mina incluindo ambientes médio e alto do lado esquerdo do rio, Morro incluindo ambientes médio e alto do lado direito do rio e Meio incluindo ambientes ripário e baixo do lado direito do rio (ambientes definidos por Almeida-

Scabbia 1996, ver Introdução, p. 11). Considerei a região da ceva (ambiente ripário) como uma sub-área distinta para que a frequência de exploração de cada área não estivesse enviesada devido à presença de um recurso rico único e restrito. A escolha por cinco grandes sub-áreas e não por quadrados de 1 ha (conforme Terborgh 1983, Zhang 1995, Rasmussen 1980) ocorreu em função do baixo número de amostras para cada ponto específico. Optei por agrupar vários pontos amostrais como uma sub-área maior. Além disso, para testar se havia variação na frequência de utilização de cada sub-área ao longo do tempo, os pontos de amostragem dos animais (avistamento e/ou rota seguida) foram agrupados em 10 períodos: abril a julho/1995, agosto a novembro/1995, dezembro/1995 a março/1996, abril a maio/1996, junho a julho/1996, agosto a outubro/1996, novembro a dezembro/1996, janeiro a março/1997, abril a julho/1997 e agosto a dezembro/1997. O critério para agrupamento dos dados foi a frequência de visitas à ceva.

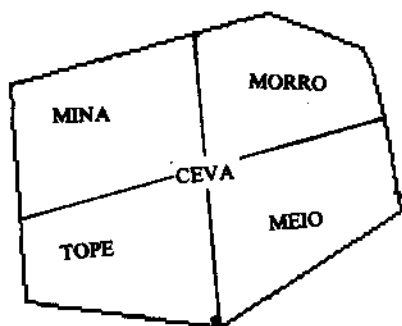


Figura 2.1 - Localização de cinco sub-áreas da área de uso do grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP

Ainda com o objetivo de verificar se os animais exploravam uniformemente a área de uso, testei a hipótese nula de que a probabilidade de transição entre as sub-áreas é a mesma, independentemente da sub-área, através do teste estatístico de razão de verossimilhança (*likelihood-ratio chi-square*, G^2), segundo análise de modelos log-lineares (Agresti 1990). A probabilidade esperada do resíduo em cada casela da matriz de transição foi calculada segundo Bishop *et al.* (1975).

RESULTADOS

Oferta de frutos maduros

O número de espécies de árvores, arbustos, epífitas e lianas com frutos maduros ao longo dos três anos de pesquisa mostrou-se bastante irregular. Em 1995 o pico de espécies com frutos maduros se deu em maio, enquanto em 1996 e 1997 o pico se deu em março. Em 1995 e 1996 o número mínimo de espécies com frutos maduros ocorreu no mês de julho, enquanto em 1997 ocorreu em junho e agosto (Figura 2.2). Não houve correlação entre o número de espécies de árvores, arbustos, epífitas e lianas com frutos maduros e pluviosidade. No entanto, existe uma tendência mais clara para um maior número de espécies frutificando nos meses mais chuvosos (setembro a março) em comparação aos dados referentes apenas a árvores e arbustos (ver Método - Área de Estudo, Zipparro, manuscrito não publicado).

A densidade de indivíduos com frutos maduros por hectare apresenta um padrão ainda mais irregular ao longo dos três anos, embora os maiores picos de oferta de frutos ocorram também em meses mais chuvosos (Figura 2.3).

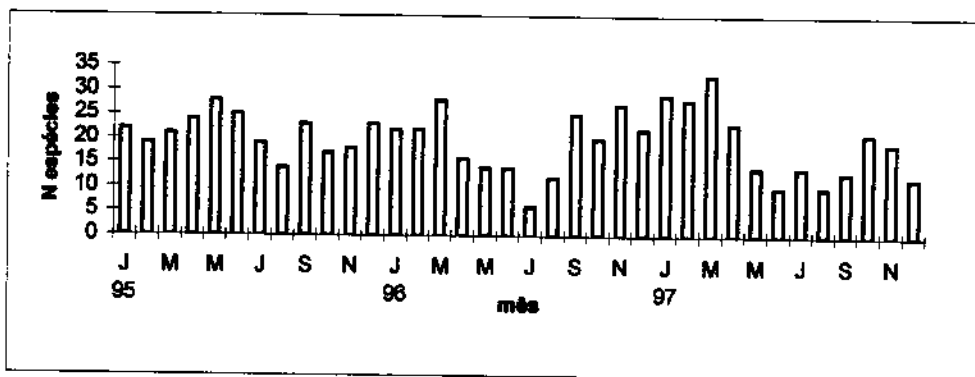


Figura 2.2 - Variação mensal do número de espécies de plantas com frutos maduros ao longo de 34 meses no Parque Estadual Intervales, base Saibadela, SP.

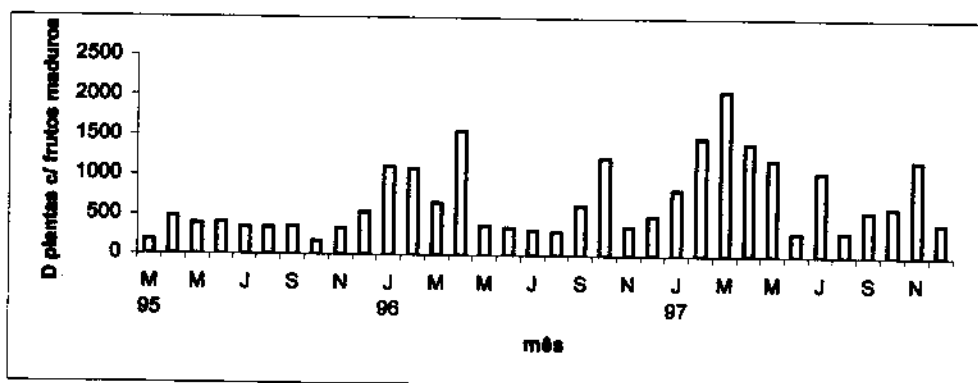


Figura 2.3 - Variação mensal da densidade de indivíduos com frutos maduros no PEI, Saibadela, SP

A massa de frutos maduros disponível para os animais também foi irregular ao longo dos três anos, mas foi possível verificar correlação positiva com os índices de pluviosidade (coef. de Pearson = 0,552, $p < 0,001$), havendo picos de produção nos meses mais chuvosos, em janeiro, fevereiro e dezembro de 1996 e janeiro de 1997 (Figura 2.4). Considerando-se a produção de frutos de 1995 e 1996, a massa média de frutos disponível anualmente para os animais foi de 575,52 kg/ha.

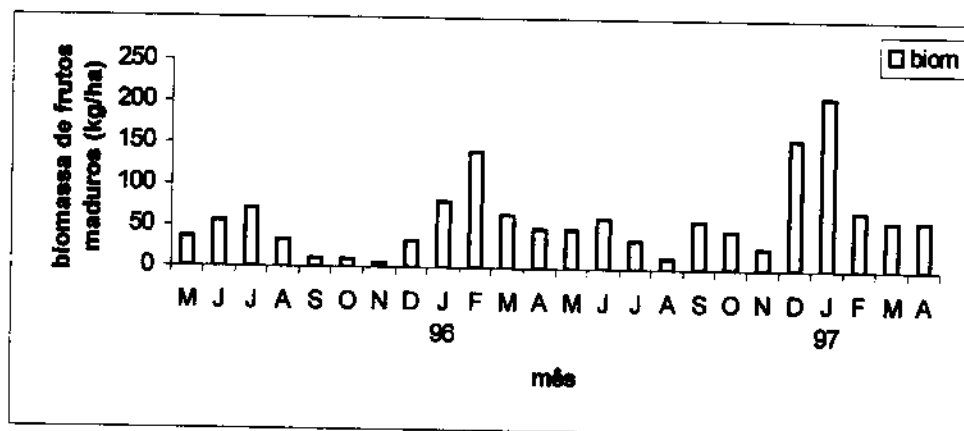


Figura 2.4 - Variação mensal da massa de frutos maduros (kg/ha) no PEI, Saibadela, SP.

Dieta

O número de espécies cujos frutos foram consumidos por *C. apella* variou grandemente ao longo dos três anos de pesquisa (Figura 2.5). Embora não tenha havido correlação entre o número de espécies consumidas e o número de espécies com frutos maduros na mata, houve correlação entre o número máximo de espécies consumidas em um único dia e o número de espécies com frutos maduros a cada mês: quanto mais espécies com frutos maduros na mata, maior o número de espécies consumidas em um dia (Coeficiente de Pearson = 0,609, $p < 0,05$).

O consumo de bromélias foi pequeno ao longo de todo o período de observação e também variou grandemente ao longo da pesquisa, não sendo possível estabelecer um padrão claro de variação sazonal. Não houve correlação entre o consumo de bromélias e parâmetros de oferta de frutos (número de espécies com frutos maduros e massa de frutos maduros). No entanto, pode-se identificar períodos de maior consumo de bromélias nos meses menos chuvosos do ano, em outubro de 1885, agosto de 1996 e setembro e outubro de 1997 (Figuras 2.6).

O consumo de meristema de palmito foi menos freqüente que o de frutos e bromélias, sendo verificado em apenas onze meses ao longo da pesquisa, com um pico em maio de 1996 e outro em abril de 1997 (Figura 2.7).

Os animais utilizaram as bananas da ceva principalmente em 1995 e 1996, diminuindo a proporção de visitas em 1997. Ao longo dos anos o padrão de visitas foi irregular, com picos em dezembro/1995, maio/1996 e junho/1997 (Figura 2.8), havendo uma correlação negativa com o número de espécies de plantas com frutos maduros na mata (Coef. de Pearson = -0,665, $p < 0,05$).

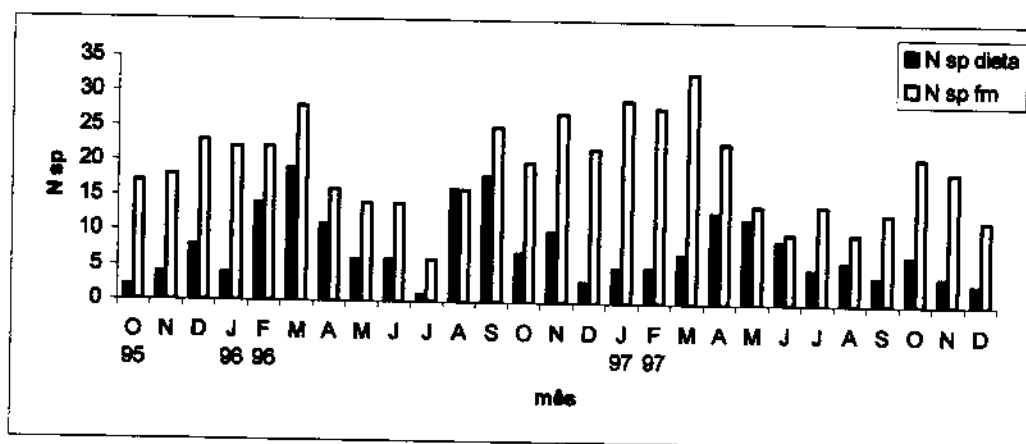


Figura 2.5 - Variação mensal do número de espécies com frutos maduros e do número de espécies consumidas por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP. N sp dieta = número de espécies de plantas cujas sementes foram encontradas nas fezes dos animais, N sp fm = número de espécies de plantas com frutos maduros.

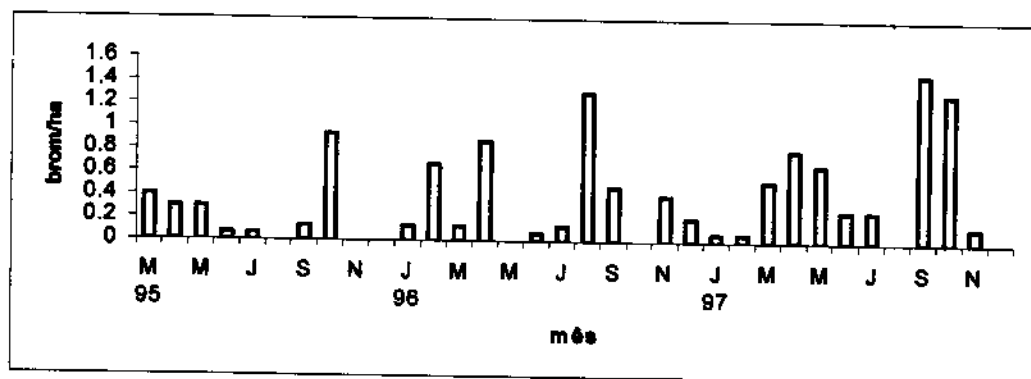


Figura 2.6 - Variação mensal do consumo de bromélias por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP.

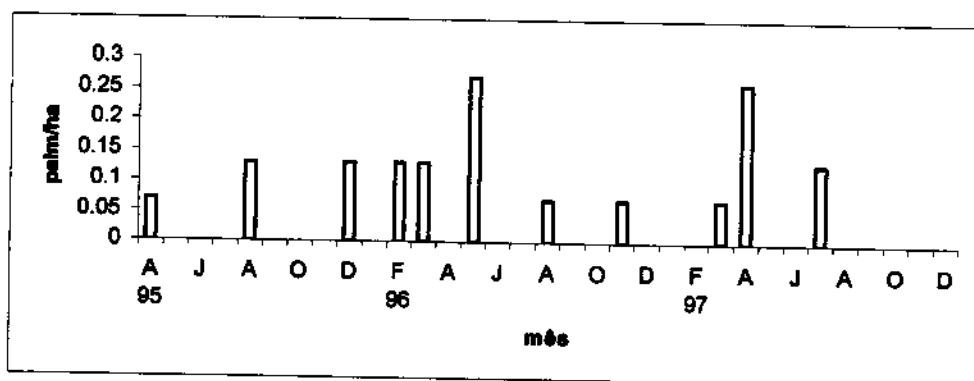


Figura 2.7 - Variação mensal do consumo de meristema de palmito (*Euterpe edulis*) por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP.

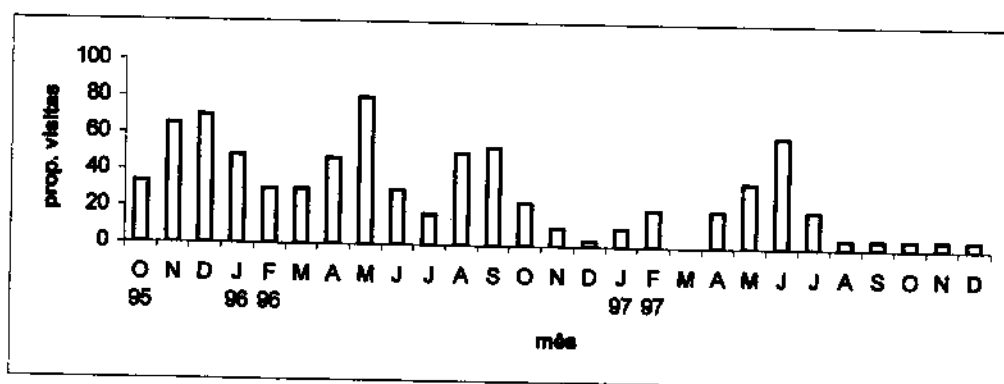


Figura 2.8 - Variação mensal da proporção de visitas à ceva com bananas por *C. apella* no PEI, Saibadela, SP.

A análise do consumo de frutos, flores, sementes, fibras e insetos através da amostragem de fezes dos animais indicou que fruto é o item mais freqüente na dieta de *C. apella* ao longo de todos os anos, seguido de fibras. Em apenas quatro meses do período de estudo (dezembro de 1995, abril e julho de 1996 e junho de 1997) foram encontradas sementes intactas, indicando consumo de frutos, em menos de 100% das amostras de fezes dos animais. O consumo de frutos correlacionou-se negativamente com a proporção de visitas à ceva (coef. de Pearson = -0,640, $p < 0,05$), com o consumo de meristema de palmito (coef. de

Pearson = -0,654, $p < 0,05$), com a proporção de amostras fecais contendo fibras (coef. de Pearson = -0,711, $p < 0,01$) e com a proporção de amostras fecais contendo fragmentos de insetos (coef. de Pearson = -0,749, $p < 0,05$). Houve uma fraca correlação positiva entre consumo de frutos e número de espécies com frutos maduros na mata (coef. de Pearson = 0,480, $p < 0,05$) e houve um consumo constante de fibras nos períodos abril a agosto/1996 e março a julho/1997, fim do período de maior intensidade de chuvas e período com menor índice de pluviosidade. Os picos de consumo verificaram-se em maio/1996 e julho/1997. O consumo de fibras correlacionou-se positivamente com proporção de amostras fecais contendo fragmentos de insetos (coef. de Pearson = 0,727, $p < 0,05$) e fracamente com a proporção de visitas à ceva (coef. de Pearson = 0,44, $p < 0,05$). Houve uma fraca correlação negativa entre consumo de fibras e número de espécies de plantas com frutos maduros (coef. de Pearson = -0,453, $p < 0,05$), além do consumo de frutos. O consumo de insetos, sementes e flores mostrou-se irregular. O consumo de insetos mostrou picos discretos em março/1996 e maio/1997, correlacionando-se positivamente com a proporção de visitas à ceva (coef. de Pearson = 0,768, $p < 0,01$), com a proporção de amostras fecais contendo fragmentos de sementes, isto é, indicando consumo de sementes (coef. de Pearson = 0,443, $p < 0,05$), além do consumo de fibras, e correlacionou-se negativamente com o consumo de frutos, como já citado. O consumo de sementes foi baixo, observado em poucos meses, quando da frutificação de apenas duas espécies - *Crysophyllum inornatum* (Sapotaceae) e *Pouteria sp* (Sapotaceae). O consumo de flores seguiu o mesmo padrão de consumo de sementes, sendo apenas observado quando da floração de *Spirotheca passifloroides* (Bombacaceae) e *Schyzolobium parahyba* (Caesalpinaceae). (Figura 2.9).

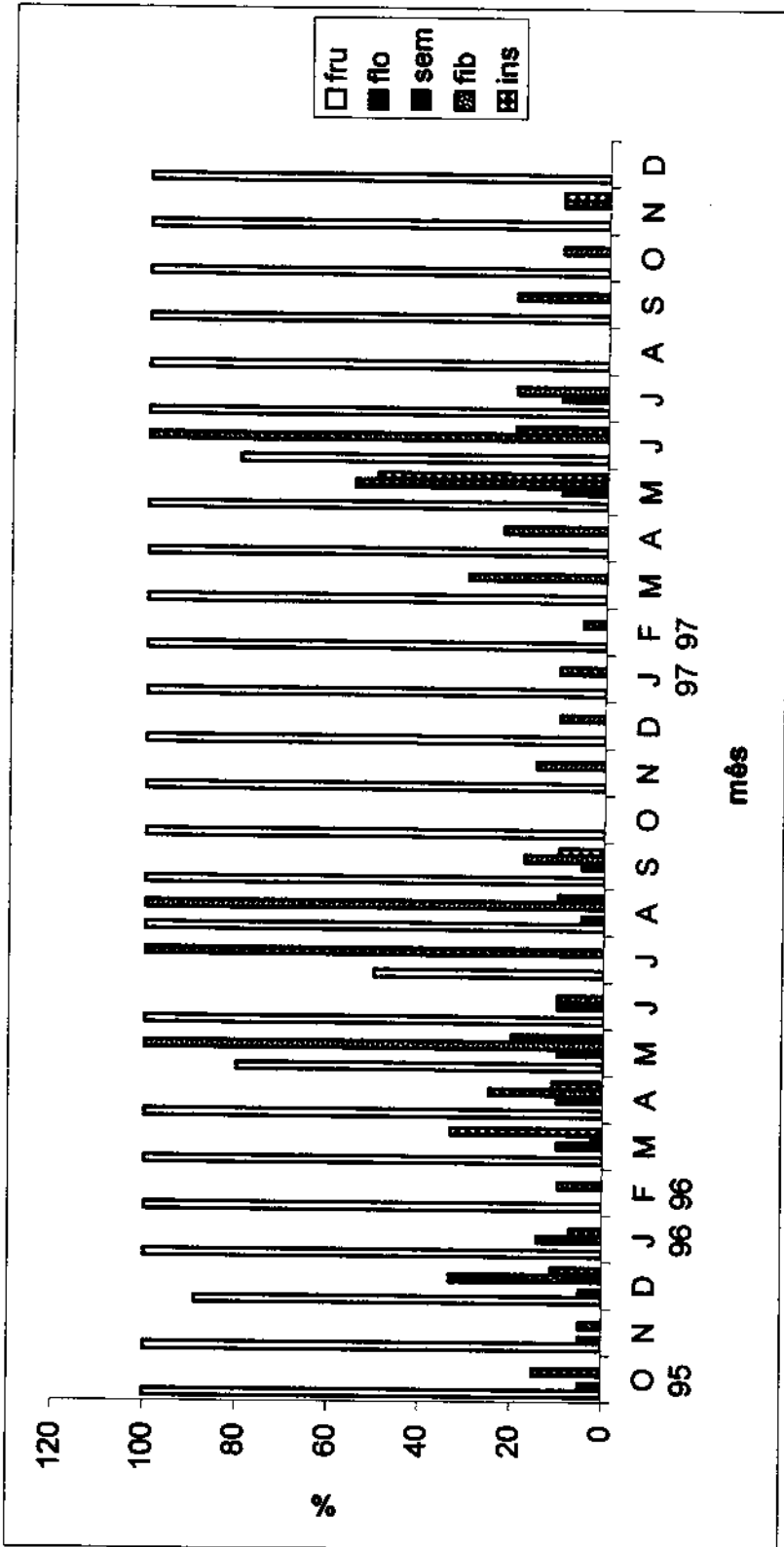


Figura 2.9 - Variação mensal da proporção de amostras fecais de *C. apella* contendo: fru = frutos, flo = flores, sem = sementes, fib = fibras, e ins = insetos no PEI, Saibadela, SP.

Área de uso

A área englobada entre os pontos de avistamento do grupo estudado totalizou 240 ha (método do Mínimo Polígono Convexo). Através do cálculo da probabilidade de utilização dos pontos (método Kernel Adaptativo), a área de uso estimada do grupo foi de 465,3 ha (Figura 2.10). Houve uma diferença significativa entre o tamanho das áreas de uso ao longo dos três anos de estudo (Kruskal-Wallis, $H = 12,314$, d.f. = 2, $p < 0,01$). A área de uso de 1995 (103,7 ha) foi significativamente menor que a área de uso de 1996 (416,5 ha) ($z = -2,453$, $p < 0,05$, teste Mann-Whitney U , two-tailed) e de 1997 (465,3 ha) ($z = -3,079$, $p < 0,01$, teste Mann-Whitney U , two-tailed) (Figura 2.11). Não houve diferença significativa entre o tamanho da área de uso de 1996 e 1997.

As áreas exploradas mensalmente foram sempre menores do que a área de uso (Figura 2.12). A regressão múltipla para a variação do tamanho da área explorada ao longo da pesquisa foi significativa ($F = 11,678$, d.f. = 6, $p < 0,0001$). A equação com valor mais alto de R^2 ajustado incluiu seis variáveis independentes testadas, com exceção de índice de pluviosidade. No entanto, apenas duas variáveis contribuíram com a maior parte da correlação encontrada: tempo de observação acumulado ($t = 5,921$, $p < 0,0001$) e massa de frutos (kg/ha) disponível ($t = -2,234$, $p < 0,05$) (Tabela 2.1).

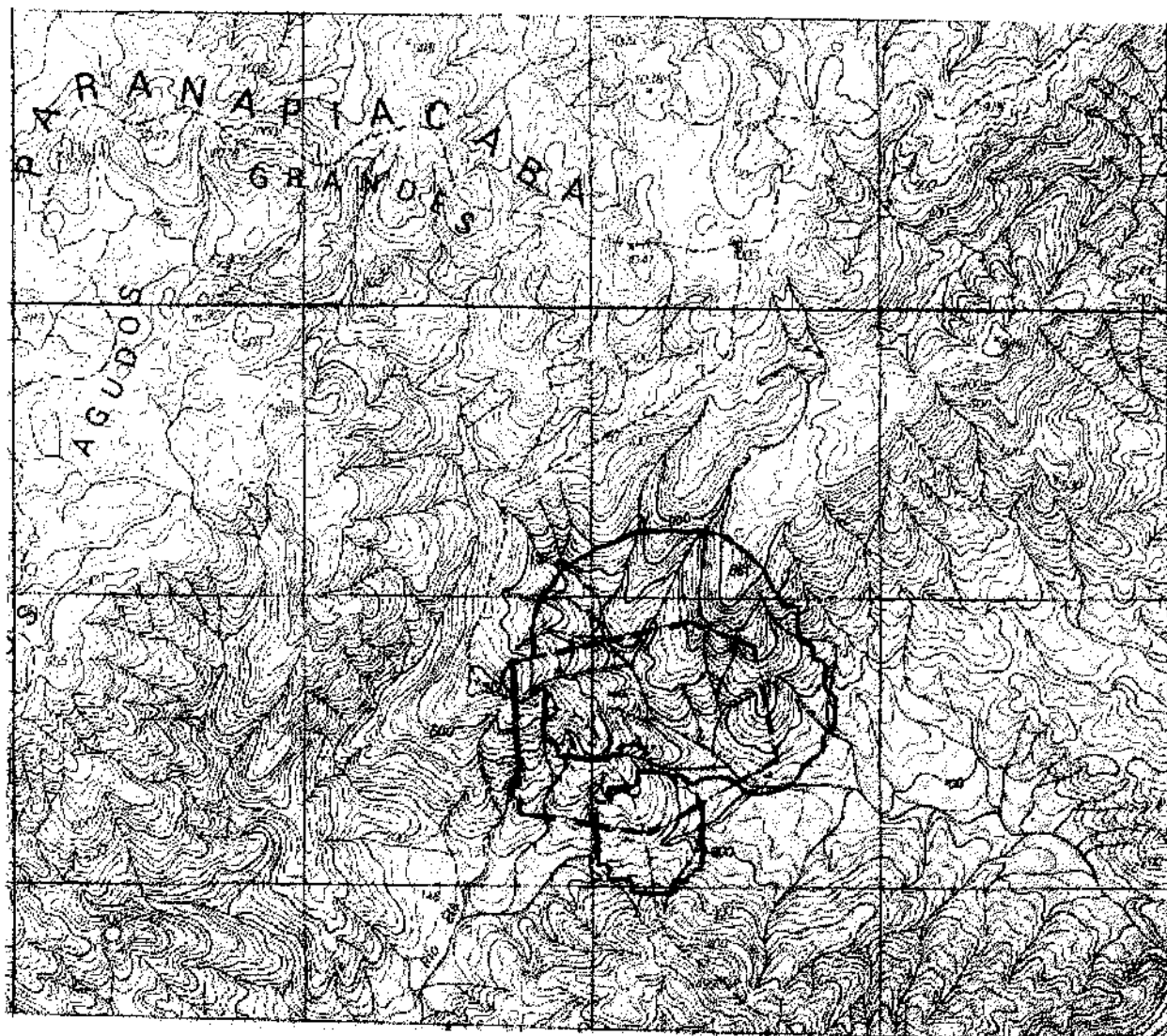


Figura 2.10 - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Mínimo Polígono Convexo (linha descontínua) e método Kernel Adaptativo (linha contínua), sobre mapa da região de Saibadela (escala 1 : 50.000).

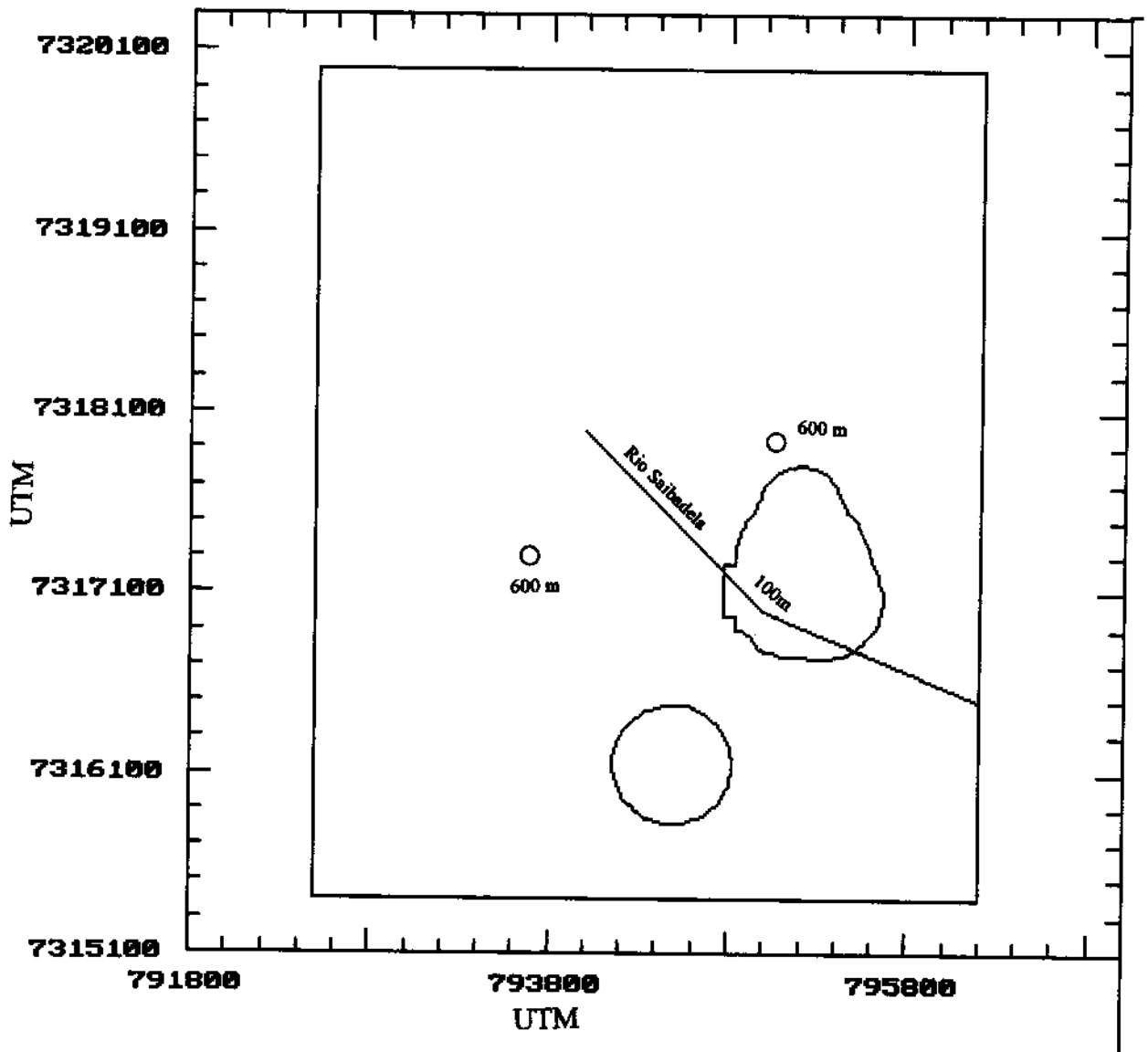


Figura 2.11.A - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1995.

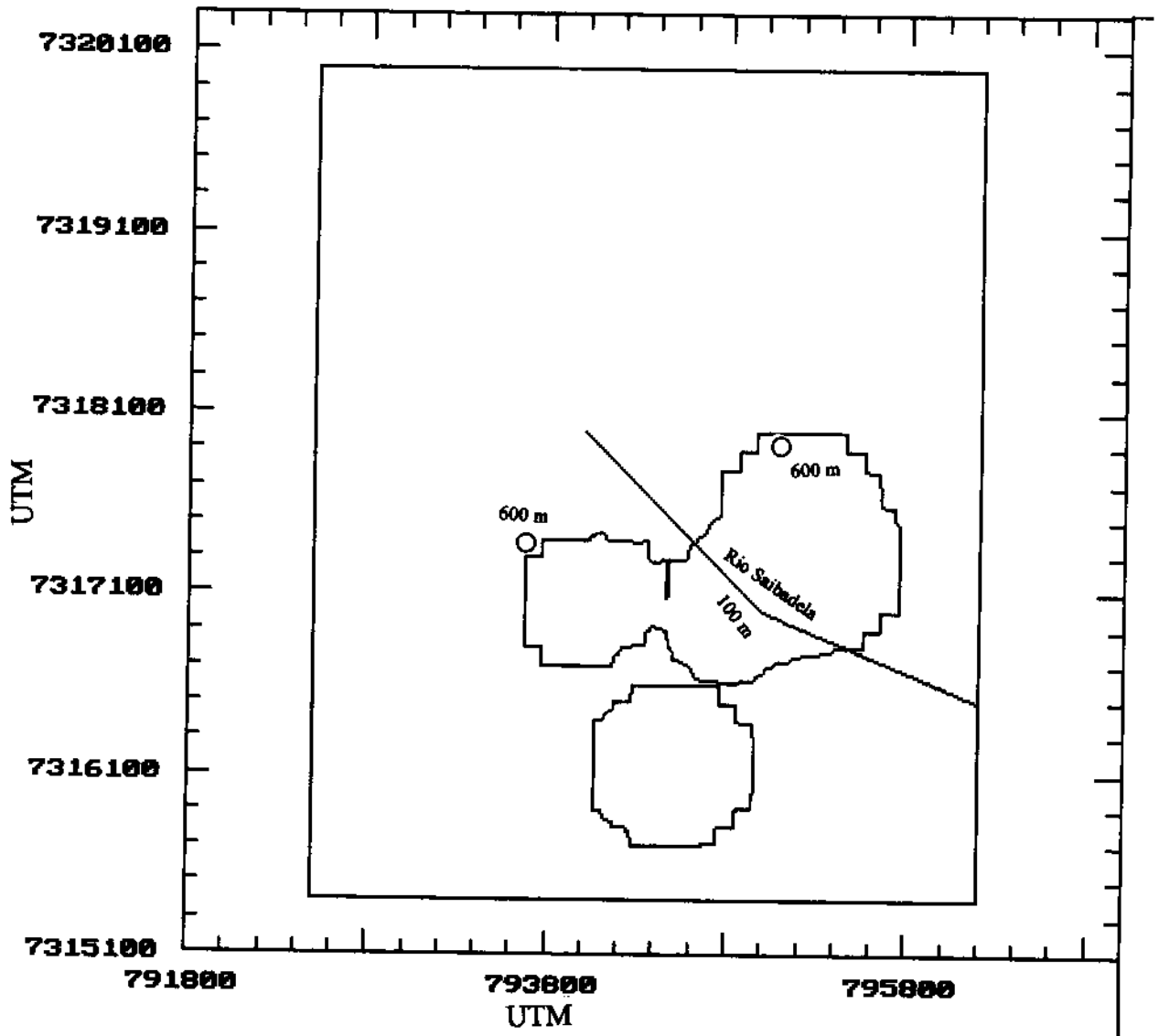


Figura 2.11.B - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1996.

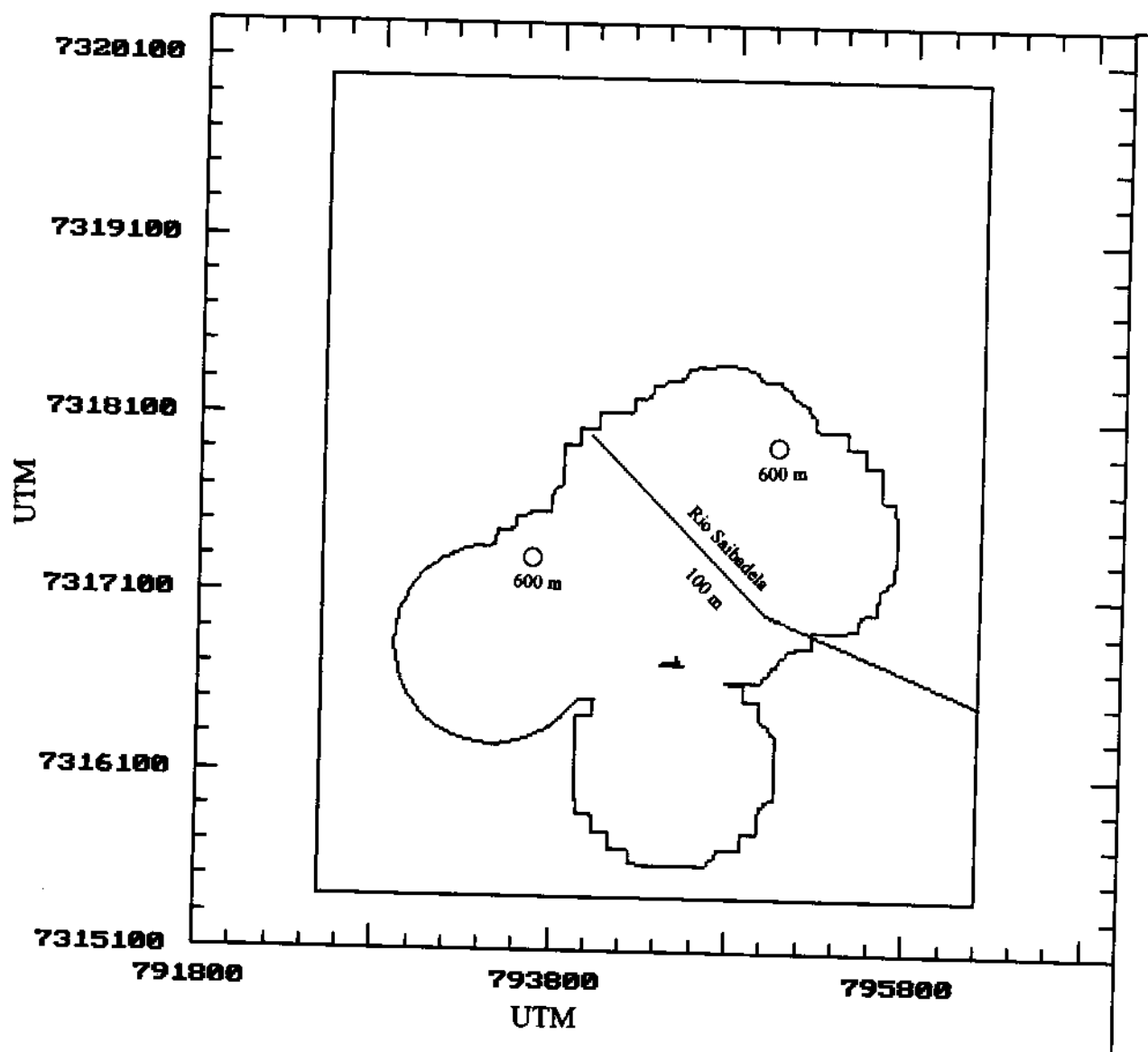


Figura 2.11.C - Contorno da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP, usando o método Kernel Adaptativo, 1997.

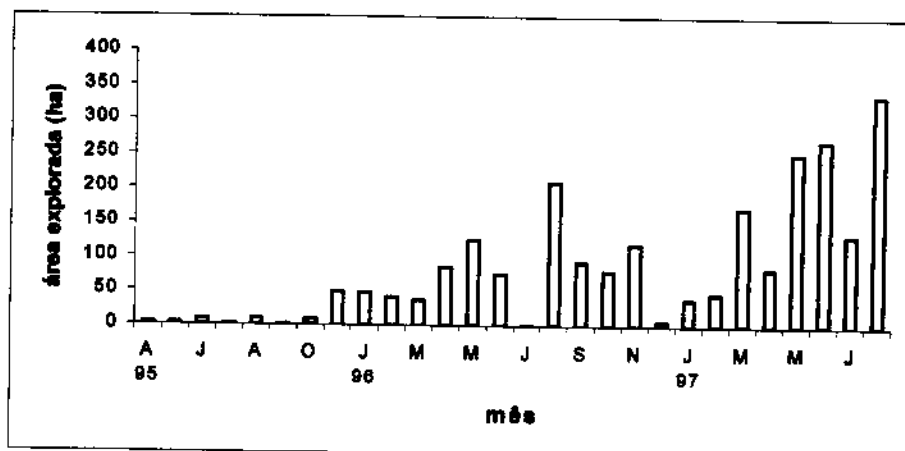


Figura 2.12 - Variação mensal do tamanho da área explorada (ha) por um grupo de *C. apella* no PEI, Saibadela, SP, entre abril de 1995 e dezembro de 1997 (a última barra refere-se ao período agosto a dezembro de 1997).

Tabela 2.1 - Resultados da regressão múltipla sobre variação do tamanho da área explorada ao longo dos meses pelo grupo de *C. apella* estudado no PEI, Saibadela, SP, entre abril de 1995 e dezembro de 1997.

Variável	β	p
tempo obs. acumulado (min)	0,790	0,000
massa de fruto (kg/ha)	-0,303	0,038
tempo obs. mensal (min)	0,082	0,601
n grupo seguido	0,256	0,211
n encontros	-0,045	0,793
n sp fruto	0,024	0,868

Retirando-se da amostra os meses de julho e dezembro de 1996, o tamanho da área explorada variou significativamente durante o período de dezembro de 1995 e abril de

1997 (Kruskal-Wallis, $H = 12,895$, d.f. = 2, $p < 0,005$). A área explorada foi significativamente maior nos meses com baixa massa de frutos maduros disponível do que nos meses com massa disponível média ($z = -2,169$, $p < 0,05$, teste Mann-Whitney U , two-tailed) e meses com massa disponível alta ($z = -2,000$, $p < 0,05$, teste Mann-Whitney U , two-tailed) (Figura 2.13). O tamanho encontrado para a área explorada pelos animais no mês de dezembro de 1996, 5,98 ha, foi considerado resultado da pequena amostragem, uma vez que os animais desapareceram da área de uso já trilhada e os poucos avistamentos do grupo ocorreram nas bordas da área de uso, indicando que o tamanho calculado para a área explorada não correspondeu ao comportamento dos animais. No entanto, em julho de 1996, mês com menor número de espécies frutificando em todo o período de estudo, os animais foram avistados seis vezes, sempre numa mesma sub-área dentro da área de uso trilhada (Morro), inclusive visitando a ceva, perfazendo 0,5 ha. Em todos os avistamentos os animais estavam se alimentando de bromélias e de frutos de *Cryptocaria moschata* (Lauraceae), uma espécie comum em Saibadela, que ocorre em grandes manchas e produz grande quantidade de frutos que amadurecem ao mesmo tempo (observação pessoal). Considerando-se as dimensões da área explorada em julho de 1996, não há variação do tamanho da área explorada em relação à massa de frutos maduros disponível na mata.

O tamanho da área mais freqüentada, determinada através do método Kernel Adaptativo como área correspondente a 30% dos pontos amostrados, variou em tamanho e posição ao longo da pesquisa. No período abril/maio/1996, os animais utilizaram mais as áreas Meio/Ceva, em 5,65 ha. Em junho/julho/1996 utilizaram mais Meio/Morro, em 3,3 ha. Em agosto/outubro/1996, utilizaram mais o Morro, em 15,47 ha. Em abril/julho/1997 utilizaram mais a área Mina, em 5,98 ha.

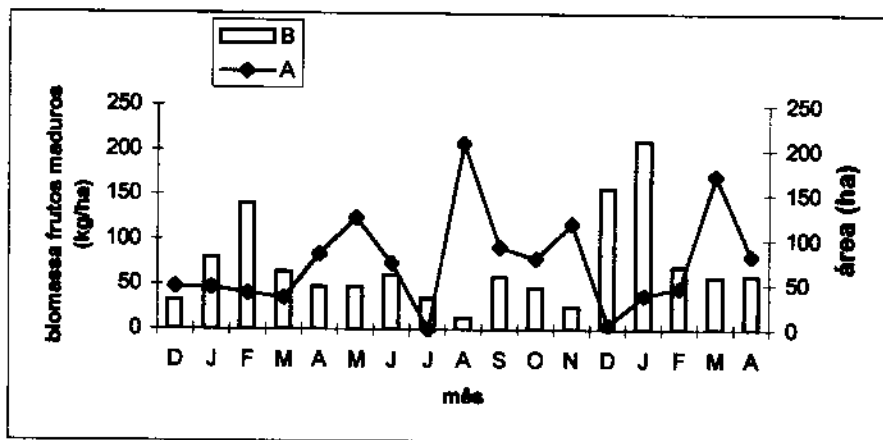


Figura 2.13 - Variação mensal do tamanho da área explorada (ha) por um grupo de *C. apella* e da massa de frutos maduros (kg/ha) disponível no PEI, Saibadela, SP, entre dezembro de 1995 e abril de 1997. B = massa de frutos disponível, A = tamanho da área explorada.

A análise da frequência de exploração de cada área teve resultados semelhantes. Os animais não exploraram a área de uso de maneira uniforme ($\chi^2 = 72,99$, d.f. = 36, $p < 0,001$). No período de agosto a novembro de 1995, os animais utilizaram a área Ceva mais do que seria estatisticamente esperado (Res. de Bishop = 2,898, $p < 0,005$), e menos a área Mina (Res. de Bishop = -4,105, $p < 0,001$) e Morro (Res. de Bishop = -3,1026, $p < 0,005$). Em junho e julho de 1996 e agosto a outubro de 1996 usaram mais do que o esperado a área Morro (Res. de Bishop = 1,916 e 3,173, $p < 0,05$ e $p < 0,005$) e utilizaram menos que o esperado as áreas Tope (Res. de Bishop = -2,067, $p < 0,005$) e Mina (Res. de Bishop = -2,308, $p < 0,05$). Em abril a julho de 1997 usaram mais do que o esperado a área Mina (Res. de Bishop = 2,056, $p < 0,05$). Não houve correlação entre frequência de utilização de determinadas sub-áreas e tamanho da área explorada, número de espécies de

plantas com frutos maduros, densidade de indivíduos com frutos maduros e massa de frutos maduros a cada mês.

Considerando os três anos, também houve diferença entre as sub-áreas mais usadas ($\chi^2 = 61,72$, d.f. = 8, $p < 0,0001$). Em 1995 os animais usaram a sub-área Ceva acima do esperado estatisticamente (Res. de Bishop = 2,127, $p < 0,005$) e Morro abaixo do esperado (Res. de Bishop = -4,534, $p < 0,0001$). Em 1996 usaram Morro acima do esperado (Res. de Bishop = 2,696, $p < 0,01$) e Mina abaixo do esperado (Res. de Bishop = -4,994, $p < 0,0001$). Em 1997 usaram Mina acima do esperado (Res. de Bishop = 6,164, $p < 0,0001$) e Ceva abaixo do esperado (Res. de Bishop = -2,371, $p < 0,05$).

A análise da probabilidade de transição entre as diferentes sub-áreas indicou que os animais não se movimentam aleatoriamente pela área de uso. O modelo ajustado indicou uma dependência de 1ª ordem, isto é, a probabilidade do grupo estar numa sub-área depende apenas da área anterior ($\chi^2 = 1,223$, d.f. = 2, $p > 0,05$). Foram observadas 99 seqüências de transição entre sub-áreas diferentes seguidas pelos animais em seus trajetos. Entre as 99 seqüências, 10 foram observadas acima do esperado estatisticamente e sete foram observadas abaixo do esperado estatisticamente. Entre as dez seqüências observadas acima do esperado, 5 contêm a sub-área Ceva, mas em nenhuma delas a Ceva é a sub-área final. As três seqüências mais significativas representam a permanência dos animais na mesma sub-área (Tope - Tope - Tope, Mina - Mina - Mina e Morro - Morro - Morro) (Tabela 2.2). Entre as seqüências que ocorreram abaixo do esperado, as mais significativas são aquelas em que os animais mudam para uma nova sub-área após permanecem na mesma sub-área (Tope - Tope - Mina, Morro - Morro - Mina, Mina - Mina - Morro) (Tabela 2.3).

Tabela 2.2 - Sequências de transição entre cinco sub-áreas da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP observadas acima do esperado estatisticamente.

Seqüência	Resíduo de Bishop
Tope - Tope - Tope	3,478***
Mina - Tope - Tope	2,725**
Mina - Ceva - Mina	2,109*
Mina - Mina - Mina	4,935***
Meio - Ceva - Mina	2,026*
Tope - Ceva - Meio	2,834**
Ceva - Meio - Morro	3,073**
Ceva - Morro - Morro	2,220*
Mina - Morro - Morro	2,233*
Morro - Morro - Morro	5,340***

Nível de significância: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,0001$

Tabela 2.3 - Sequências de transição entre cinco sub-áreas da área de uso de um grupo de *C. apella* do PEI, Saibadela, SP observadas abaixo do esperado estatisticamente.

Seqüência	Resíduo de Bishop
Tope - Tope - Mina	-3,375***
Mina - Morro - Mina	-2,149*
Ceva - Morro - Mina	-2,659*
Morro - Morro - Mina	-4,007***
Mina - Mina - Morro	-4,915***
Meio - Ceva - Morro	-2,074*

Nível de significância: * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,0001$

DISCUSSÃO

Oferta de frutos maduros

Os resultados encontrados na presente pesquisa indicam a necessidade de utilizar diferentes parâmetros como medida de oferta de frutos maduros no habitat. Medidas como número de espécies de plantas com frutos maduros e densidade de indivíduos com frutos maduros não permitiram verificar correlação com parâmetros climáticos, concordando com Zipparro (manuscrito não publicado), que estudou a fenologia de árvores e arbustos da área. A medida de massa de frutos maduros, por outro lado, correlacionou-se com índices de pluviosidade, permitindo verificar um padrão de variação sazonal, com maior oferta de frutos maduros nos meses mais chuvosos.

Além disso, a presente pesquisa mostrou a necessidade de estudos de longo prazo para avaliar a oferta de frutos maduros para os animais. O padrão de oferta de recursos, utilizando qualquer parâmetro de medida, foi bastante irregular ao longo de três anos de pesquisa.

Dieta

A metodologia empregada para a análise da dieta de um grupo de *C. apella* no presente trabalho - a análise da frequência de ocorrência de diferentes itens da dieta em amostras de fezes - não permite afirmações sobre tempo dispendido em atividade de forrageamento ou sobre tempo devotado ao consumo de diferentes itens incluídos na dieta dos animais. No entanto, permitiu verificar padrões de variação na frequência de consumo da cada item similares aos já registradas para a espécie em trabalhos que utilizam observação direta. A análise das fezes permitiu verificar não apenas o consumo frequente de frutos ao longo da pesquisa, maior do que o consumo de outros itens da dieta do grupo

estudado, como também uma correlação entre a frequência de consumo e a disponibilidade de frutos na mata.

A correlação negativa entre consumo de frutos e consumo de itens como flores, folhas, sementes e invertebrados foi obtida também em estudos com grupos de *C. apella* que habitam áreas com características ecológicas diferentes das encontradas em Saibadela (Terborgh 1983, Janson 1985, Brown *et al.* 1986, Brown & Zunino 1990, Spironello 1991, Peres 1993, 1994, Zhang 1995).

A julgar pelas fibras encontradas nas fezes do grupo estudado, em Saibadela, folhas foram o principal recurso alternativo utilizado pelos animais. Os animais do grupo estudado foram observados alimentando-se de folhas apenas de bromélias. No mês de julho de 1996, em que os animais estiveram submetidos à menor disponibilidade de frutos em todo o período de estudo, o grupo foi avistado seis vezes e em todas as ocasiões os animais estavam alimentando-se de bromélias. Eu sugiro que a elevada proporção de amostras fecais contendo fibras, constatada no mês de julho de 1996, pode ser considerada como consumo de bromélias, indicando que os animais utilizam esse recurso como fonte alternativa em épocas de menor oferta de fruto maduro. Essa estratégia foi também observada por Brown & Zunino (1990) em uma área de mata subtropical. Os autores sugerem que, apesar do baixo valor nutritivo, as bromélias são utilizadas intensamente pelos animais devido à sua grande abundância - 39% das árvores amostradas na área carregavam bromélias. Em Saibadela, a abundância de bromélias é ainda maior, 74,5% das árvores amostradas carregavam bromélias (Izar, dados não publicados). A utilização do recurso mais abundante do habitat, como item alternativo à polpa de frutos carnosos, é uma característica de *C. apella* (Terborgh 1983, Brown & Zunino 1990, Spironello 1991). Também é possível que bromélias sejam uma fonte de proteína animal, uma vez que as

rosetas de bromélias formam um micro-habitat adequado para o desenvolvimento de larvas de insetos e anfíbios (Brown & Zunino 1990).

O consumo de bromélias analisado através do censo de restos de bromélias encontrados nas trilhas (conforme Brown & Zunino 1990) não se correlacionou com a proporção de amostras de fezes contendo fibras. Essa metodologia não parece ser adequada para avaliar o consumo de bromélias por *C. apella* em Saibadela devido à baixa densidade do primata na área. A variação no número de rosetas encontradas nas trilhas do censo não significou necessariamente variação no consumo, indicando, antes, presença ou ausência do grupo estudado naquela área.

No presente trabalho, o consumo de sementes ocorreu em períodos de menor consumo de frutos, mas foi pequeno e relacionado à frutificação de apenas duas espécies de plantas. Em Saibadela, *C. apella* não pode ser considerado um predador de sementes importante, como foi sugerido em outros estudos realizados em outras áreas de ocorrência da espécie (Peres 1991, Galetti & Pedroni 1994).

Tamanho da área de uso

A área de uso do grupo de *C. apella* estudado em Saibadela calculada através do método do Mínimo Polígono Convexo é comparável à área de uso dos grupos do rio Urucu (Peres 1993), maior que a área de uso dos grupos de Cocha Cashu (Terborgh 1983) e menor que a área de uso do grupo de Nouragues (Zhang 1995). No entanto, não considero esse método adequado para calcular a área de uso do grupo estudado na presente pesquisa por não levar em conta as probabilidades de utilização dos pontos amostrais (ver Método).

O cálculo através do método Kernell Adaptativo, considerado mais adequado aos dados obtidos no presente trabalho (ver Método), indicou que a área de uso do grupo estudado em Saibadela é maior do que as áreas descritas para a espécie nos estudos citados, mas Spironello (1988) observou um grupo cuja área de uso atingiu cerca de 900 ha.

O tamanho da área de uso de primatas tem sido explicado por tamanho de grupo, densidade de primatas no habitat, presença de espécies competidoras e disponibilidade de alimento (Marsh 1981). Quanto à influência de disponibilidade de alimento, a maior parte dos trabalhos tem sugerido duas teorias principais: (a) o tamanho mínimo da área de uso deve permitir que os animais obtenham quantidade suficiente de invertebrados, um recurso disponível de modo uniforme, porém que exige esforço em sua obtenção (por ex., Dawson 1979, Kinzey 1981) e (b) o tamanho da área de uso deve ser grande o suficiente para fornecer uma quantidade mínima necessária de frutos durante o período de escassez (por ex., Terborgh 1983, Rylands 1986, Peres 1993).

Em Saibadela, assim como em outras áreas neotropicais (Wolda 1978, Pearson & Derr 1986), a abundância de insetos sofre variação sazonal, com oferta máxima em dezembro e a oferta mínima em julho (Vieira 1999). Se a área explorada pelo grupo fosse determinada pela disponibilidade de insetos, então as maiores áreas deveriam ocorrer nos meses de junho a agosto, o que não foi constatado. Zhang (1995) também não verificou influência da disponibilidade de insetos sobre o tamanho da área explorada por *C. apella*. O autor sugeriu que o tamanho da área de uso de *C. apella* é determinado pela necessidade de encontrar espécies de plantas que frutifiquem no período de menor disponibilidade de frutos. Quanto maior a área de uso, maior a probabilidade de encontrar recursos suficientes na época de escassez.

De fato, uma comparação entre tamanho da área de uso de grupos de *C. apella*, oferta média anual de massa de frutos maduros no habitat (kg/ha) e massa de frutos maduros no mês de menor oferta do recurso em três áreas de ocorrência da espécie (Tabela 2.4), mostra que os grupos de Saibadela e Nouragues têm área de uso maiores que os grupos de Cocha Cashu e que a massa de frutos maduros disponível no mês de oferta mínima de frutos maduros é similar em Saibadela e Nouragues, menor que em Cocha

Cashu. Já a massa de frutos maduros média por ano é similar em Nouragues e Cocha Cashu, superior à de Saibadela. Essa comparação sugere que a disponibilidade de frutos na época de produção mínima, e não a disponibilidade total ao longo de um ano, está relacionada ao tamanho da área de uso de grupos de *C. apella*².

Tabela 2.4 - Área de uso (ha) de *C. apella*, massa de frutos maduros disponível anualmente (kg/ha) e massa de frutos maduros disponível no mês de menor oferta (kg/ha) em três habitats. * Terborgh (1983), ** Zhang (1995).

Local	Área de uso (ha)	M. anual (kg/ha)	M. mínima (kg/ha)
Cocha Cashu *	80	1990	106
Nouragues **	322	1950	20
Saibadela	465	575	13

Variação do tamanho da área explorada

No presente trabalho, o principal fator que influenciou o tamanho da área explorada pelos animais foi o tempo acumulado de observação. À medida que o número de horas de observação aumentou, o tamanho da área observada também aumentou. Mas não houve correlação entre o tamanho da área explorada e o tempo de observação por mês. Portanto, a variação *mensal* observada para o tamanho da área explorada não decorreu da amostragem.

O tamanho da área explorada não sofreu alterações sazonais (de acordo com índices de pluviosidade), mas variou de acordo com a disponibilidade de massa de frutos maduros. Nos meses com massa de frutos maduros (kg/ha) inferior a 35 kg/ha, com exceção de julho

² Embora o procedimento para coleta de dados referentes à massa de frutos disponível (kg/ha) possa enviesar os resultados (ver Método), as diferenças entre os valores obtidos no presente trabalho e no estudos de Terborgh (1983) e de Zhang (1995) são de tal ordem que permite inferir que realmente a produção anual de frutos em Cocha Cashu e em Nouragues são maiores que a de Saibadela.

de 1996, a área explorada foi maior do que em épocas com maior disponibilidade de massa de frutos maduros. Em julho de 1996, apesar da baixa oferta de frutos maduros, o grupo estudado reduziu a área explorada. Sugiro que esse resultado está associado à utilização de bromélias e de frutos de *Cryptocaria moschata* (Lauraceae) como recurso alimentar. O padrão de distribuição em manchas da espécie *C. moschata* permite que os animais obtenham grande quantidade de frutos em uma pequena área. Na época de frutificação de *C. moschata*, os muriquis (*B. arachnoides*) formam sub-grupos grandes (cerca de 10 a 12 indivíduos, contra 3 a 5 em outros períodos) e podem permanecer por vários dias alimentando-se numa mancha de árvores da espécie (observação pessoal). Em agosto de 1996, outro mês em que houve acentuada redução na oferta de frutos, os animais expandiram a área explorada. Através das análises das fezes coletadas e dos avistamentos do grupo, foi possível verificar que os animais estavam se alimentando de frutos de pelo menos nove espécies de planta, incluindo oito epífitas e trepadeiras e a árvore *Virola bicusiba*. Embora *V. bicusiba* seja uma espécie comum e amplamente distribuída em Saibadela, o padrão de frutificação é bastante diferente de *C. moschata*, com poucos frutos amadurecendo por dia, durante um longo período (ver Capítulo 3). Sugiro que o grupo de *C. apella* de Saibadela pode aumentar ou diminuir a área explorada, em resposta a uma diminuição na oferta de frutos maduros, de acordo com o padrão de distribuição e oferta de frutos das espécies que estiverem frutificando na época.

Terborgh (1983) sugere que a expansão da área explorada por *C. apella* em Cocha Cashu, durante a estação seca, deve-se à procura por frutos da palmeira *Scheelea sp.*, espécie rara e pouco agregada. Zhang (1995) não observou diferença de tamanho entre as áreas exploradas pelo grupo de *C. apella* de Nouragues nos períodos de menor e maior abundância de alimento. A maior área explorada foi observada em períodos de disponibilidade média de frutos no habitat. O autor afirmou que nesses períodos os frutos

estavam distribuídos em manchas e os animais percorriam distâncias maiores para encontrá-las. Na época de maior abundância os recursos estavam distribuídos uniformemente e os animais podiam suprir suas necessidades energéticas deslocando-se por trajetos curtos. Na época de menor oferta de frutos os animais consumiam mais folhas e brotos, recurso abundante e uniformemente distribuído, permitindo a exploração de áreas menores e o consumo de insetos. Esses estudos corroboram a hipótese de que a variação mensal no tamanho da área explorada por grupos de *C. apella* reflete o padrão de distribuição dos recursos alimentares utilizados na época de menor oferta de frutos maduros no habitat.

Mudanças sazonais no tamanho da área explorada por grupos de outras espécies de primatas também têm sido relacionadas a variações na oferta de alimento (Clutton-Brock 1975, Clutton-Brock & Harvey 1977, Raemackers 1980, McKey & Waterman 1982, Terborgh 1983, Harrison 1983, Rylands 1986, Robinson 1986, mas ver Struhsaker 1974, Rasmussen 1979). Terborgh (1983) descreveu o comportamento espacial de mais quatro espécies de primatas neotropicais, além de *C. apella*, em resposta à diminuição na oferta de frutos maduros em Cocha Cashu: *Saguinus fuscicollis* e *Saguinus imperator*, espécies territoriais, mantêm o tamanho da área explorada provavelmente devido à utilização de espécies de plantas que frutificam durante longo tempo, assegurando continuidade no suprimento de recursos alimentares dentro do território; *Saimiri sciureus* e *Cebus albifrons* são considerados nômades, incorporando áreas inteiramente novas à área de uso devido à procura por grandes árvores frutíferas; *C. apella* muda a dieta e expande a área explorada, mas não muda o padrão de deslocamento dentro da área de uso. Em épocas de escassez de alimento, o tamanho da área explorada pode aumentar ou diminuir, dependendo da estratégia adotada pelo animal, aumentando da diversidade da dieta ou aumentando a área explorada para englobar alimentos suficientes (Robinson 1986).

Padrão de exploração da área de uso

A variabilidade no padrão de utilização de determinadas regiões da área de uso por grupos de primatas pode estar relacionada à oferta de recursos alimentares. Em épocas de alta disponibilidade de alimento os animais permanecem mais tempo numa determinada área, enquanto em períodos de menor oferta de alimento os animais exploram a área de uso de maneira mais uniforme (Rasmussen 1979, Newton 1992). No presente trabalho, o padrão de exploração da área de uso não pode ser relacionado à oferta de frutos no habitat. A utilização mais freqüente das regiões de ambiente ripário e baixo (sub-áreas Ceva, Meio, Tope), do que áreas de ambiente médio e alto (sub-áreas Mina e Morro), ocorreu entre abril e novembro de 1995, abrangendo períodos com diferentes disponibilidades de frutos maduros. Os animais utilizaram mais a sub-área Morro (entre junho e outubro de 1996) tanto na época de menor oferta de frutos quanto em época de oferta média de frutos, enquanto a sub-área Mina (entre abril a julho de 1997) foi mais utilizada também numa época de oferta média de recursos. Diversos autores sugerem que a freqüência de utilização de diferentes partes da área de uso de primatas não é relacionada a parâmetros gerais de oferta de frutos, como número total de espécies frutificando ou massa de frutos disponível, mas à distribuição e fenologia das espécies de plantas mais utilizadas na dieta do grupo estudado (Clutton-Brock 1975, Marsh 1981, Rylands 1986, Robinson 1986, Chapman 1988, O'Brien & Kinnaird 1997).

A preferência pelos ambientes ripário e baixo em 1995 coincide com um período em que os animais estavam comendo freqüentemente a espécie *Inga edulis*, espécie importante do ambiente baixo (Almeida-Scabbia 1996). No entanto, em 1996 e 1997 a frutificação de *I. edulis* não resultou na permanência do grupo na mesma área. A maior utilização das sub-áreas Morro e Mina não pode ser relacionada à exploração de recursos localizados (embora em julho de 1996 a permanência dos animais na sub-área Morro

estivesse relacionada à alimentação em manchas de *C. moschata*, a espécie é encontrada em todos os ambientes e em todas as sub-áreas da área de uso) As sub-áreas Morro e Mina representam os ambientes médio e alto, que não apresentam diferenças na composição florística e nos parâmetros fitossociológicos (Almeida-Scabbia 1996). Portanto, a preferência dos animais por uma ou outra área não parece estar relacionada à oferta de frutos.

Essas observações levantam a seguinte questão: a exploração mais freqüente de uma determinada região da área de uso do grupo de *C. apella* de Saibadela não está relacionada apenas à oferta de frutos, conforme sugerido em outros estudos com a espécie? Terborgh (1983) afirma que a permanência na área central da área de uso por *C. apella* está relacionada à alta disponibilidade de recursos e sua distribuição uniforme no habitat. Peres (1993, 1994) e Zhang (1995) relacionam a preferência de *C. apella* por determinadas regiões da área de uso à composição florística dessas áreas, oferecendo recursos importantes em épocas de escassez de frutos no habitat.

Estudos realizados com outras espécies de primatas sugerem que outros fatores podem estar envolvidos no padrão de exploração da área de uso. Harrison (1983) observou que a permanência em diferentes partes da área de uso de *Cercopithecus sabaues* é relacionada à disponibilidade de sítios de dormida protegidos contra predadores (área com maior cobertura vegetal), competição entre grupos por alimento, disponibilidade de fontes de água na estação seca, além da oferta e distribuição de recursos alimentares. Isbell (1983) sugere que as distâncias percorridas diariamente por *Colobus badius tephrosceles* são determinadas primariamente por variação na disponibilidade de alimento, mas outros fatores como pluviosidade e conflitos intra e inter-grupos podem influenciar periodicamente a locomoção diária dos animais. Rylands (1986) afirma que a disponibilidade de frutos de espécies importantes para *Callithrix humeralifer* determina o

comportamento espacial do grupo no que diz respeito às distâncias percorridas durante forrageamento e ao tamanho da área explorada, mas a seleção de habitats e a permanência em determinadas áreas é influenciada por outros fatores como cobertura contra predadores, disponibilidade de sítios de dormida, densidade de espécies de artrópodes utilizadas na dieta e defesa territorial contra grupos vizinhos. Newton (1992) sugere que a preferência por árvores grandes como sítio de dormida afeta o padrão de utilização da área de uso por *Presbytis entellus*. Cowlishaw (1997) verificou que babuínos *Papio cynocephalus ursinus* preferem áreas com menor risco de predação em detrimento de recursos alimentares. Os habitats em que esses estudos foram realizados apresentavam diferenças quanto à composição florística de diferentes áreas, permitindo aos autores verificar as características das áreas preferidas pelos animais e relacioná-las a possíveis causas de escolha pelos animais. No presente trabalho, as diferenças entre os ambientes do habitat são mínimas, não permitindo identificar maior proteção contra predadores ou disponibilidade de sítios de dormida. A possibilidade de permanência prolongada numa determinada região em função de encontros com grupos vizinhos (hipótese sugerida por Struhsaker 1974) parece remota, uma vez que encontros com o grupo vizinho foram muito raros durante o período de estudo.

Chapman (1988) num estudo sobre padrões de área de uso de *Atelles geoffroy*, *Alouatta palliata* e *Cebus capuccinus*, realizado na Costa Rica, durante períodos de cerca de seis meses ao longo de quatro anos, verificou que *Cebus* e *Alouatta* mudavam as áreas mais utilizadas ao longo dos anos. Na estação seca os animais procurava estar próximos a poços de água, mas além disso não foi possível estabelecer relações entre padrões de exploração da área de uso e parâmetros de disponibilidade de alimento. O autor sugere que os primatas respondem aos ciclos fenológicos de plantas importantes na dieta, mas as plantas importantes mudam ano a ano, mesmo quando a abundância permanece constante

(Chapman 1987). Por exemplo, *Ateles* alimentou-se muito dos frutos de *Bursera simaruba* em 1986, espécie praticamente ignorada em 1984 e 1985. Mudanças na dieta podem refletir necessidade de obter uma composição alimentar variada (de fato, Robinson (1984), estudando *C. olivaceus*, e Janson (1986) estudando *C. apella*, sugerem que a preferência por determinados itens alimentares pode refletir necessidades nutricionais dos animais). Como a disponibilidade de recursos alimentares no ambiente é imprevisível, mover-se pela área de uso é importante para monitorar o ambiente e encontrar alimentos diversos, mesmo quando há fontes ricas e abundantes de frutos (Chapman 1988). A monitoração de árvores frutíferas foi observada em *Saguinus mystax* e *Saguinus fuscicollis* (Garber 1989, 1993). Essa hipótese parece explicar a mudança de áreas mais utilizadas pelo grupo de *C. apella* estudado no presente trabalho. Após uma permanência prolongada numa determinada região, ainda que haja recursos alimentares disponíveis, os animais deslocam-se para uma nova área aumentando a probabilidade de encontrar itens diferentes, como espécies raras, para sua alimentação. A inclusão eventual de espécies raras na dieta do grupo estudado foi verificada através da análise das sementes que ocorriam nas amostras fecais (ver Capítulo 3).

O padrão de exploração da área de uso do grupo estudado pode ser comparado ao padrão descrito para um grupo de *Colobus badius tephrosceles*, na Tanzânia, por Clutton-Brock (1975). A área de uso do grupo de *Colobus* compreendia 114 ha de floresta em dois vales, Mkenke e Kahama, separados por um morro. Cada vez que o grupo atravessava o morro era possível prever passaria pelo menos cinco dias no outro vale antes de retornar. Ao longo de dezoito meses de pesquisa foram registradas quinze visitas ao vale Mkenke, com uma permanência média de 6,5 dias, e quinze visitas ao vale Kahama, com uma permanência média de 8,5 dias. O autor sugere que o tempo de permanência em cada vale era o período necessário para que o grupo visitasse todas as áreas mais utilizadas pelo

menos uma vez. O período de permanência em uma sub-área pelo grupo de *C. apella* estudado na presente pesquisa foi muito maior do que o observado por Clutton-Brock (1975) para o grupo de *Colobus*. No entanto, a área de uso encontrada para o grupo de *C. apella* foi cerca de quatro vezes maior que a área de uso do grupo de *Colobus*, portanto é possível que o tempo necessário para visitar todos os pontos importantes de cada sub-área pelo grupo de *C. apella* seja maior

Essas hipóteses levam em conta que os animais têm alguma capacidade de reter informações sobre a disponibilidade de alimento no habitat (Robinson 1986, Garber 1989, 1993, Janson 1997), o que será discutido no próximo item.

Seqüências de transição entre sub-áreas

Janson (1998 b), estudando os padrões de movimentos de um grupo de *C. apella* entre plataformas experimentais com alimento, verificou que os animais moveram-se mais freqüentemente em linha reta na direção das plataformas mais próximas do que seria esperado por qualquer modelo de busca randômica, sugerindo que esses animais têm uma memória espacial dos recursos utilizados. Os experimentos também indicaram que os animais deslocavam-se para as plataformas levando em conta não apenas sua localização, mas também a probabilidade de haver alimento na plataforma e a quantidade desse alimento. Além disso, o autor observou que para haver um deslocamento para plataformas mais distantes era necessária uma recompensa energética muito acima da energia realmente dispendida no deslocamento.

As seqüências de transição entre áreas observadas para o grupo de *C. apella* na presente pesquisa parecem estar de acordo com as regras de movimento de *C. apella* propostas por Janson (1998 b). Em primeiro lugar, os animais não se movimentam aleatoriamente. Além disso, as seqüências de transição mais prováveis são aquelas que indicam que os animais permanecem na mesma sub-área. Como as sub-áreas são grandes,

permanecer na mesma sub-área não significa que os animais estão parados, mas se deslocando por pontos próximos, dentro da mesma sub-área. As seqüências menos prováveis são aquelas em que os animais já estando numa mesma sub-área por algum tempo, mudam para uma nova sub-área. Isto é, as seqüências de transição sugerem que os animais, a curto prazo, preferem movimentar-se entre fontes de alimentos mais próximas a efetuarem grandes deslocamentos para outras sub-áreas.

CONCLUSÕES

1 - A dieta do grupo de *C. apella* estudado em Saibadela indica que esses animais, na Mata Atlântica, comportam-se de acordo com o padrão já descrito para grupos da espécie em outros habitats, alimentando-se principalmente da polpa de frutos e complementando a dieta com folhas, insetos, sementes e flores.

2 - Em períodos com menor oferta de frutos carnosos, bromélias foram utilizadas mais freqüentemente como recurso alternativo.

3 - A análise de amostras fecais mostrou-se um bom indicativo da composição e variação da dieta dos animais.

4 - A área de uso do grupo estudado foi maior do que a área de uso de grupos que ocorrem em habitats com maior oferta (kg/ha) de frutos carnosos.

5 - O tamanho da área explorada mensalmente pelos animais relacionou-se com a oferta de frutos maduros na mata. No entanto, os animais podem diminuir ou aumentar a área explorada em épocas com menor oferta de frutos maduros, dependendo do padrão de distribuição dos recursos alimentares utilizados.

6 - A utilização mais freqüente de determinadas partes da área de uso não pode ser relacionada somente a parâmetros gerais de oferta de recursos alimentares, como massa de frutos maduros disponível ou distribuição de espécies de plantas utilizadas na dieta. É possível que os animais explorem novas áreas à procura de variabilidade alimentar.

7 - Os animais não se deslocaram aleatoriamente pela área de uso. A análise de seqüências de transição entre sub-áreas revelou que os animais preferem permanecer numa mesma sub-área a efetuar grandes deslocamentos para novas sub-áreas.

Capítulo 3

DISPERSÃO DE SEMENTES POR *Cebus apella* EM UMA ÁREA DE MATA ATLÂNTICA, SP.

Na introdução desta tese, citamos a importância de variáveis ecológicas, como disponibilidade de alimento, sobre o comportamento de primatas (Crook 1970, Eisenberg *et al.* 1972). A estrutura florística de uma área é um dos determinantes do tipo e quantidade de alimento para os grupos de primatas que ocorrem naquela área. Os primatas, por sua vez, podem ter influência sobre essa estrutura florística à medida em que interagem diferencialmente com as plantas das quais se alimentam, por exemplo, predando ou dispersando suas sementes (Peres 1991, Lopes & Ferrari 1994).

Diversos estudos têm demonstrado que frutos constituem o principal componente da dieta de muitas espécies de primatas, os quais, por sua vez, correspondem a uma proporção de 25 a 40 % da biomassa de frugívoros em florestas tropicais (Eisenbergh & Thorington 1973, Terborgh 1983). Além disso, primatas defecam, cospem ou dispensam, intactas e viáveis para germinação, grande parte das sementes dos frutos que ingerem. Conseqüentemente, os primatas têm sido geralmente considerados dispersores importantes de sementes de espécies frutíferas (Lieberman *et al.* 1979, Estrada & Coates-Estrada 1986, Chapman 1989, Garber 1986, Rowell & Mitchell 1991, Julliot 1996, Rogers *et al.* 1998).

Por outro lado, alguns autores argumentam que observações sobre a taxa de remoção de frutos por primatas e verificação da viabilidade das sementes após a passagem pelo trato digestivo dos animais avaliam apenas a *quantidade* de sementes dispersas. A *qualidade* da dispersão depende do local e do padrão de deposição das sementes (Janzen 1983, Schupp 1993). Howe argumenta, em diversos trabalhos (1980, 1989, 1993 a, Howe *et al.* 1985), que

primatas são dispersores pouco eficientes de sementes porque as depositam em grandes quantidades (nas fezes), levando a uma alta probabilidade de predação por roedores, e ainda a uma alta taxa de mortalidade das plântulas devido à competição. Chapman (1989) também verificou uma alta taxa de predação e remoção por dispersores secundários de sementes depositadas nas fezes de primatas.

Estudos posteriores sugerem que esses resultados não devem ser generalizados. Diferentes espécies de primatas, em função de sua morfologia, fisiologia e comportamento alimentar, lidam diferentemente com os frutos e sementes das plantas das quais se alimentam. Além disso, podem apresentar padrões diferentes de defecação, conseqüentemente, afetando sua qualidade como dispersores de sementes. Em um estudo comparativo sobre a eficiência de dispersão de sementes por duas espécies neotropicais de primatas, *Ateles paniscus* e *C. apella*, Zhang & Wang (1995) mostraram que, embora *A. paniscus* disperse cerca de cinquenta vezes mais sementes da planta *Ziziphus cinnamomum* do que *C. apella*, a probabilidade de sobrevivência de uma semente dispersa por *C. apella* é 2,6 vezes maior. Os autores afirmam que essa diferença deve-se ao fato de que *C. apella* defeca poucas sementes por bolo fecal, aumentando a taxa de sobrevivência dessas sementes.

A variabilidade de padrões de dispersão de sementes por primatas fica cada vez mais evidente à medida em que os estudos tornam-se mais numerosos e detalhados (Garber & Lambert 1998). Algumas espécies de primata podem cuspir ou derrubar as sementes dos frutos que utilizam, outras podem mastigar, outras engolem e defecam as sementes, enquanto algumas podem mastigar ou engolir e defecar as sementes dependendo da espécie de planta (Lambetr & Garber 1998). As próprias características dos frutos e sementes podem afetar a dispersão por primatas: sementes maiores podem ser trituradas, enquanto sementes menores podem ser engolidas e defecadas intactas (Lucas & Corlett 1998, Norconk *et al.* 1998). Uma mesma espécie de primata pode predar ou dispersar sementes de uma mesma espécie de

planta em épocas diferentes, dependendo da disponibilidade total de frutos na época (Gautier-Hion *et al.* 1993, Kaplin *et al.* 1998).

Essas observações levam à sugestão de que, embora os primatas provavelmente tenham um impacto significativo sobre o estabelecimento e distribuição espacial de plântulas, contribuindo para a manutenção e regeneração de florestas tropicais, tendo mesmo um papel crítico, como sugerido por Chapman & Onderdonk (1998)¹, a possibilidade de co-evolução entre táxons de primatas e plantas das quais se utilizam parece remota (Howe 1980, 1984, Herrera 1985, Jordano 1995, Chapman 1996, Lambert & Garber 1998). A co-variação entre as características dos frutos carnosos e o tipo de dispersor seria um epifenômeno de outras pressões seletivas como a estrutura floral ou limites fisiológicos para a construção do fruto (Jordano 1995), assim as características dos frutos e dos atuais dispersores seriam exaptações (*exaptation*, Gould & Vrba 1982), e não um resultado de co-evolução (Fischer & Chapman 1993, Jordano 1995).

OBJETIVOS

Neste trabalho, analiso a dispersão endozoocórica (dispersão pelas fezes dos animais, van der Pijl 1972) de sementes de espécies de plantas utilizadas na dieta de um grupo de *C. apella* em uma área de Mata Atlântica, abordando as seguintes questões:

- 1) Quantas e quais são as espécies de plantas cujas sementes são dispersas pelas fezes dos animais estudados?
- 2) Existe variação do padrão de dispersão encontrado com as características fenológicas da área de estudo?

¹ Chapman & Onderdonk (1998) realizaram um estudo no Parque Nacional de Kibale, Uganda, comparando o estabelecimento de plântulas em vinte fragmentos florestais, onde a população de primatas havia sido "dramaticamente reduzida", com o estabelecimento de plântulas em áreas onde a comunidade de frugívoros estava preservada. Os fragmentos florestais continham menor densidade de plântulas, de um menor número de espécies. Além disso, a maior parte das plântulas era proveniente de espécies de plantas com sementes pequenas, que podem ser dispersas por animais pequenos. Os autores sugerem que a ausência de primatas pode ter efeitos negativos "em cascata" sobre o ecossistema.

3) As sementes permanecem viáveis para germinação após a passagem pelo trato digestivo dos animais?

4) As características das plantas utilizadas na dieta de *C. apella* têm relação com os parâmetros quantitativos da dispersão?

5) A ingestão e transporte de sementes pelo primata aumenta a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas de espécies utilizadas em sua dieta?

6) A espécie *C. apella* é particularmente importante para a dispersão de sementes na área de estudo?

As três primeiras questões referem-se ao papel potencial de *C. apella* como dispersor de sementes, verificando apenas aspectos quantitativos e o estágio inicial da dispersão. A quarta questão permite verificar se *C. apella* dispersa seletivamente as sementes de plantas com características particulares. A quinta questão aborda a qualidade deste primata como dispersor, verificando se a ingestão de sementes e dispersão pelos primatas confere alguma vantagem adaptativa para a planta.

Para responder à última questão, todas as análises efetuadas para responder as cinco primeiras questões foram feitas também para a espécie *B. arachnoides*.

MÉTODO

O trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, durante o período de maio de 1995 a dezembro de 1997, como já foi descrito anteriormente.

Coletei todas as amostras fecais encontradas de duas espécies de primatas que ocorrem na área, *C. apella* e *B. arachnoides*.

As fezes de *C. apella* foram coletadas após cada visita à ceva já descrita. A totalidade das fezes encontradas na área da ceva após uma visita foi considerada como uma amostra fecal do grupo. As fezes de *B. arachnoides* eram coletadas oportunisticamente quando

encontradas na mata e após encontros com um grupo da espécie, situação em que geralmente os animais defecavam. A totalidade das fezes coletadas após cada encontro foi considerada como uma amostra fecal do grupo. A opção por considerar a totalidade das fezes de cada grupo como uma amostra fecal deveu-se à dificuldade de determinar um bolo fecal de um único indivíduo após a deposição no solo da mata. Era comum encontrar, para ambas as espécies, um grande número de sementes espalhadas, com pouca matéria orgânica formando a massa fecal, de forma que as fezes eram pouco coesas.

As espécies dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides*

Para cada amostra encontrada, determinei o número de morfoespécies de sementes existentes e quantas sementes havia de cada morfoespécie. No caso de sementes pequenas, com comprimento inferior a 3 mm, a contagem foi feita para uma parte da amostra e extrapolada para o total. Por exemplo, eu colocava a amostra sobre uma placa de Petri, dividia a área da placa em quatro partes, contava o número de sementes em apenas 1/4 da amostra e multiplicava por 4 para estimar o total.

Sempre que possível a espécie de planta foi identificada mediante a comparação das sementes encontradas nas fezes com as sementes de frutos encontrados na mata. Na maior parte dos casos, a espécie de planta já havia sido coletada e identificada por outros pesquisadores da área (Almeida-Scabbia *et al.* em prep.), mas em alguns casos foi necessário coletar e identificar a espécie cuja semente foi encontrada nas fezes dos primatas. Os *vouchers* encontram-se no Herbarium Riociarencis (HRCB) e no Herbarium da Universidade de São Paulo (SPS).

Para cada espécie identificada eu determinei: (a) a cor do fruto, (b) o tamanho do fruto, dividido em três categorias: pequeno, quando a maior dimensão do fruto era igual ou inferior a 1 cm, médio, entre 1 a 3 cm e grande, superior a 3 cm (infrutescências do tipo

espádice, de aráceas, foram consideradas como um fruto) e (c) o tamanho da semente, também dividido em três categorias: pequena, com a maior dimensão menor ou igual a 0,5 cm, média, de 0,5 a 2 cm e grande, maior que 2 cm (segundo Lambert & Garber 1998). Realizei o teste estatístico de razão de verossimilhança (*likelihood-ratio chi-square*, G^2), segundo análise de modelos log-lineares (Agresti 1990) para testar a hipótese nula de que não há diferença entre o tamanho de frutos e sementes dispersas pelas duas espécies de primatas. A probabilidade esperada do resíduo em cada casela da matriz foi calculada segundo Bishop *et al.* (1975). Também comparei a proporção de sementes provenientes de frutos de cores e tamanhos diferentes que ocorreram nas fezes das duas espécies estudadas e que ocorrem na dieta de primatas paleotropicals e neotropicais (dados de Lambert & Garber 1998²).

Para testar a variação do padrão de dispersão encontrado com as características fenológicas da área de estudo, foi feita uma correlação entre o número de espécies dispersas nas fezes dos primatas e o número de espécies com frutos maduros na mata, mês a mês (correlação de Pearson, programa SPSS 7.5 para Windows).

As sementes foram submetidas a testes de germinação em três procedimentos diferentes (modificado de Chapman 1989): (1) as sementes eram depositadas sobre uma camada de algodão umedecido com água destilada, em placas de Petri; mantidas dentro do alojamento para pesquisadores da Base Saibadela; (2) as sementes eram depositadas em canteiros à sombra da mata; (3) as sementes eram deixadas como encontradas, no solo da mata, sob a ceva. A adoção de três procedimentos diferentes deveu-se às características diferenciais das sementes. Sementes grandes, com grande necessidade de água para germinar, ou com grande período de dormência, não germinavam no algodão, e portanto eram depositadas nos canteiros.

² Lambert & Garber (1998) compararam as características dos frutos, como tamanho, cor e tamanho da semente, incluídos na dieta de quatro espécies de primatas do Parque nacional de Kibale, Uganda e de catorze espécies de

Seleção de características das plantas por *C. apella* e *B. arachnoides*

A fim de verificar se existem características das plantas utilizadas na dieta das duas espécies de primatas que afetam o padrão de dispersão das sementes, procedi à uma análise de regressão múltipla (Hair *et al.* 1995), utilizando o programa estatístico SPSS 7.5 para Windows. Como medidas da eficiência quantitativa de dispersão pelas duas espécies de primatas foram considerados (1) o número médio de sementes de uma espécie de planta encontradas por amostra fecal de cada primata e (2) a frequência em que essas sementes ocorreram nas fezes dos animais. Para o cálculo das duas medidas foi utilizado apenas o número de amostras fecais coletadas durante o período de frutificação da determinada espécie de planta. Como variáveis independentes foram consideradas as seguintes características das plantas: (1) densidade da espécie (dados de Almeida-Scabbia 1996, para espécies arbóreas e de Vieira & Izar, no prelo, para aráceas); (2) número médio de sementes produzidas por indivíduo da espécie; (3) diâmetro da semente; (4) comprimento da semente; (5) proporção de carboidratos presentes na polpa do fruto; (6) proporção de proteínas; (7) proporção de lipídios; (8) valor energético do fruto (Kcal/100g); (9) hábito da planta - epífitas (incluindo epífitas verdadeiras e hemiepífitas), lianas (incluindo trepadeiras e lianas) e árvores (incluindo árvores, arvoretas e arbustos); (10) tipo de polpa - aderente ou não aderente (considereei polpa não aderente quando a semente soltava-se facilmente, não conservando resquícios da polpa; incluindo sementes ariladas nessa categoria); (11) diâmetro à altura do peito (DAP) da espécie (dados de Almeida-Scabbia 1996, para espécies arbóreas, medidas de epífitas e lianas foram feitas para o presente trabalho, somando-se os DAPs de todos os cipós, de acordo com o método utilizado para árvores). Diversos autores utilizam DAP como uma medida indicadora do volume da copa da árvore (Leighton & Leighton 1982, Strier 1989, Carvalho-Jr 1996). O

primatas neotropicais, do Parque Nacional de Manu, Peru e outras áreas. Os autores concluíram que a espécies neotropicais utilizam frutos maiores e engolem sementes maiores do que as espécies do velho mundo.

número médio de sementes produzidas por indivíduo de cada espécie arbórea ou arbustiva foi estimado com base nos dados de fenologia da área (gentilmente cedidos por Galetti, M.). O estudo de fenologia foi feito a partir da contagem de frutos de 392 indivíduos marcados, durante o período de abril de 1994 a outubro de 1996. Para obter o número médio de sementes produzidas por indivíduo, multipliquei o número médio de frutos pelo número médio de sementes encontradas por fruto de cada espécie. Para as espécies de epífitas eu procedi ao mesmo tipo de contagem.

Realizei também um teste de correlação de Pearson (programa SPSS 7.5 para Windows) entre as características das espécies de plantas incluídas na análise de regressão.

Dispersão de sementes de *Virola bicuhyba* por *C. apella* e *B. arachnoides*

Para testar a hipótese de que a dispersão de sementes por primatas pode aumentar a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas de espécies utilizadas em sua dieta, utilizei como modelo a taxa de remoção de sementes e de estabelecimento de plântulas da espécie *Virola bicuhyba*. A espécie foi escolhida por ser um item importante na dieta de ambas as espécies de primata estudadas e por ter sido objeto de um estudo acerca da influência da distância de deposição da semente em relação à copa sobre a taxa de remoção e predação dessas sementes (Zipparro 1999). Zipparro conduziu um experimento com 10 indivíduos de *V. bicuhyba*, 5 experimentais e 5 para controle. Em cada indivíduo experimental foram distribuídas sementes em três distâncias do tronco da árvore - 5 m, 15 m e 25 m. Em cada distância foram colocadas 96 sementes, distribuídas em 12 parcelas, 6 protegidas por uma gaiola e 6 abertas, para comparar a remoção por vertebrados e a predação por invertebrados. As sementes foram acompanhadas ao longo de um ano e o experimento foi realizado por dois anos consecutivos, 1995 e 1996. Zipparro não encontrou diferença em nenhum tipo de tratamento. Para o presente trabalho, utilizei apenas seus resultados referentes

às parcelas desprotegidas: das 720 sementes distribuídas sob os 5 indivíduos experimentais, apenas uma semente sobreviveu e houve estabelecimento da plântula. Esse estudo forneceu a base para a comparação com a taxa de remoção e germinação das sementes, e de estabelecimento e sobrevivência das plântulas provenientes de sementes dispersas pelos primatas.

Para fazer essa comparação, distribuí sementes de *V. bicuhyba* ao longo de 3,5 km em quatro trilhas distintas, dentro da área de uso dos grupos estudados. As sementes nunca eram colocadas na trilha, mas a uma distância de 1 m. Não houve preocupação em evitar proximidade com indivíduos de *V. bicuhyba*. A localização das sementes era indicada por uma bandeira colorida. As sementes foram depositadas à semelhança do padrão de distribuição encontrado nas fezes dos animais e observadas ao longo de quatro meses (agosto a dezembro de 1997). Para a espécie *C. apella*, as sementes foram distribuídas em três padrões distintos: (1) duas sementes depositadas de 10 em 10 metros, ao longo de 100 metros, simulando os indivíduos do grupo forrageando próximos; (2) duas sementes depositadas de 50 em 50 m, ao longo de 1 quilômetro, simulando o grupo forrageando esparsos; (3) oito sementes dispostas duas a duas nas extremidades de um quadrado com 3m² de área, simulando o grupo alimentando-se em uma árvore, conforme o padrão observado sob a ceva. Para a espécie *B. arachnoides* as sementes foram distribuídas de acordo com um único padrão, simulando o grupo alimentando-se em várias árvores próximas: seis sementes depositadas de 10 em 10 metros ao longo de 100 metros. Cada padrão foi repetido duas vezes em trilhas distintas, totalizando 160 sementes para *C. apella* e 120 sementes para *B. arachnoides*. Para testar se o odor das fezes dos animais produz algum efeito sobre a taxa de remoção das sementes, fiz dois experimentos (modificado de Chapman 1989): (1) foram distribuídas duas sementes de 10 em 10 metros, ao longo de 300 metros, em metade das estações experimentais as sementes foram depositadas com fezes de *C. apella*; (2) foram distribuídas seis sementes de 10 em 10

metros ao longo de 100 metros, em metade das estações experimentais as sementes foram depositadas com fezes de *B. arachnoides*.

Como observei sementes ainda com arilo nas fezes dos animais, metade das sementes experimentais de todos os procedimentos, para ambas as espécies dos primatas, foram depositadas com arilo.

Para testar a hipótese nula de que não há diferença entre a taxa de estabelecimento de plântulas provenientes de sementes depositadas ao redor de indivíduos de *V. bicuhyba* e de sementes dispersas pelos primatas, realizei um teste estatístico de razão de verossimilhança (*likelihood-ratio chi-square*, G^2), segundo análise de modelos log-lineares (Agresti 1990). A probabilidade esperada do resíduo em cada casela da matriz foi calculada segundo Bishop *et al.* (1975).

RESULTADOS

As espécies dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides*

Durante o período de estudo, encontrei sementes de 88 espécies de plantas em 93 amostras fecais de *C. apella*, representando 27,9 % de espécies zoocóricas já identificadas em Saibadela (Almeida-Scabbia *et al.* em preparação). Dentre estas foram coletadas e identificadas 57, sendo 13 identificadas apenas ao nível de família, 10 ao nível de gênero e uma não identificada. Não pude encontrar nenhum fruto com sementes semelhantes a 31 morfoespécies de sementes encontradas nas fezes dos animais (Tabela 3.1).

As espécies identificadas pertencem a 26 famílias diferentes. As três famílias mais representadas foram Myrtaceae, Araceae e Rubiaceae. A maior parte das espécies identificadas que ocorreram nas fezes dos animais são arbóreas, representando 75,5% das espécies. No entanto, devido à pequena dimensão da maior parte das sementes não identificadas e à dificuldade de encontrar frutos com sementes semelhantes, é provável que

grande parte dessas sementes não sejam de espécies arbóreas, portanto, a proporção de árvores dispersas por *C. apella* pode estar superestimada.

Tabela 3.1 - Espécies de plantas cujas sementes são dispersas pelas fezes de um grupo de *C. apella* no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, SP. arv = árvore, arb = arbusto, epf = epífita, trep = trepadeira, lin = liana.

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
ARACEAE					
<i>Anthurium harrisii</i>	epf		verde	grande	pequena
<i>Anthurium crassinervium</i>	epf		vinho	grande	pequena
<i>Heteropsis oblongfolia</i>	trep	timbopeva	laranja	grande	média
<i>Philodendron appendiculatum</i>	epf	tucuá	amarelo	grande	pequena
<i>Philodendron corcovadense</i>	epf	imbé	vermelho	grande	pequena
<i>Philodendron crassinervium</i>	epf		amarelo	grande	pequena
<i>Philodendron eximium</i>	epf		branco	grande	pequena
<i>Philodendron obliquifolium</i>	epf		branco	grande	pequena
<i>Monstera adansonii</i>	epf	banana de macaco	branco	grande	média
BROMELIACEAE					
indeterminada 1	epf		branco	grande	pequena
indeterminada 2	epf		branco	grande	pequena

Tabela 3.1 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
MUSACEAE					
<i>Musa velutina</i>	arv	banana flor	amarelo	grande	pequena
ANNONACEAE					
<i>Rollinea sericea</i> (R.R.Fries) R.R.Fries	arv	araticum	amarelo	grande	média
BIGNONIACEAE					
<i>Schlegelia ramizii</i> Sanduith	lin		vinho	pequeno	pequena
CECROPIACEAE					
<i>Cecropia glaziovii</i>	arv	embaúba	vermelho	grande	pequena
<i>Pouroma guianensis</i> Aubl.	arv	embaurana	verde	médio	média
CELASTRACEAE					
<i>Maytenus sp.</i>	arv		branco	pequeno	média
CUCURBITACEAE					
Indeterminada 1	trep	pepino de rato	verde	grande	pequena
ELAEOCARPACEAE					
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	arv		laranja	pequeno	média

Tabela 3.1 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
EUPHORBIACEAE					
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Fr. All.	arv	urucurana	vinho	pequeno	pequena
GUTTIFERAE					
<i>Clusia parviflora</i> (Saldanha) Engler	lin		laranja	pequeno	pequena
HIPPOCRATEACEAE					
<i>Salacea</i> sp	lin		laranja	grande	grande
LAURACEAE					
<i>Cryptocaria moschata</i> Ness. et Mart.	arv	nhutinga	amarela	médio	média
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	arv	canelinha fedida	verde	médio	média
LEG-CAESALPINIOIDEAE					
<i>Hymenaea altissima</i> Ducke	arv	jatobá	marrom	grande	grande
LEG-MIMOSOIDEAE					
<i>Inga edulis</i> Mart.	arv	ingá-cipó	marrom	grande	média
<i>Inga semialata</i> Willd.	arv	ingá-mirim	amarela	grande	média

Tabela 3.1 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
MARCGRAVIACEAE					
<i>Marcgravia polyantha</i>	lin		vermelho	pequeno	pequena
<i>Norantea sp</i>	lin		vermelho	pequeno	pequena
MENISPERMACEAE					
<i>Abuta selloana</i> Eichl.	lin		amarelo	grande	grande
<i>Hiperbaema sp</i>	lin		preto	médio	média
MORACEAE					
<i>Ficus insipida</i> Willd.	arv	figueira branca	verde	grande	pequena
<i>Ficus gomeleira</i>	arv	figueira	verde	médio	pequena
MYRISTICACEAE					
<i>Virola bicuhyba</i>	arv	bocuva	vermelho	grande	grande
MYRTACEAE					
<i>Campomanesia neriiflora</i>	arv	gabirola	amarelo	grande	média
<i>Eugenia sp</i>	arv			médio	média
<i>Marlieria sp</i>	arv	goiaba	vinho	médio	média
indeterminada 1	arv				pequena
indeterminada 2	arv				pequena
indeterminada 3	arv				média

Tabela 3.1 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
MYRTACEAE					
indeterminada 4	arv				média
indeterminada 5	arv				média
indeterminada 6	arv				média
indeterminada 7	arv				média
indeterminada 8	arv				média
indeterminada 9	arv				média
OLACACEAE					
<i>Heisteria silvianii</i> Schwack.	arv		vermelho	médio	média
RHAMNACEAE					
<i>Rhamnidium sp</i>	arv		preto	médio	média
RUBIACEAE					
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem et Schult	arv	laranja de macaco	amarelo	grande	grande
<i>Psychotria mapourioides</i> DC	arv	caixeta	laranja	pequeno	pequena
<i>Psychotria suterella</i> Muell. Arg	arv	erva de anta	vermelho	pequeno	pequena
<i>Rhamdia sp</i>	arv		amarelo	grande	média

Tabela 3.1 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
SAPOTACEAE					
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler ex Miq.	arv	bujueiro	amarelo	grande	grande
VERBENACEAE					
<i>Vitex</i> . sp	arv	tarumã	vinho	médio	média
ZYNGIBERACEAE					
indeterminada 1	arb	capitiú	preto	médio	pequena
INDETERMINADA					
<i>Strychnus</i> sp.	lin	espora de galo	amarelo	grande	grande
indeterminada 2	trep		vinho	médio	média
31 indeterminadas					pequena

Para *B. arachnoides*, encontrei 30 espécies de sementes em 27 amostras fecais, pertencentes a 18 famílias, sendo que quatro espécies não puderam ser identificadas, representando 9,5 % das espécies zoocóricas já identificadas em Saibadela (Almeida-Scabbia *et al.* em preparação). As famílias mais representadas foram também Myrtaceae e Araceae. As espécies arbóreas somaram 73,3% do total de espécies dispersas nas fezes de *B. arachnoides*.

A única família com sementes dispersas por *B. arachnoides* que não teve nenhuma espécie dispersa por *C. apella* foi Canelaceae (Tabela 3.2).

Tabela 3.2 - Espécies de plantas cujas sementes são dispersas pelas fezes de um grupo de *B. arachnoides* no Parque Estadual Intervales, Base Saibadela, SP. arv = árvore, arb = arbusto, epf = epífita, trep = trepadeira, lin = liana.

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
ARACEAE					
<i>Anthurium harrisii</i>	epf		verde	grande	pequena
<i>Heteropsis oblongifolia</i>	trep	timbopeva	laranja	grande	média
<i>Philodendron appendiculatum</i>	epf	tucuá	amarelo	grande	pequena
<i>Philodendron corcovadense</i>	epf	imbé	vermelho	grande	pequena
<i>Monstera adansonii</i>	epf	banana de macaco	branco	grande	média
ANNONACEAE					
<i>Rollinea sericea</i> (R.R.Fries) R.R.Fries	arv	araticum	amarelo	grande	média
CANELACEAE					
<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke.)	arv	pimenta do mato	verde	médio	média

Tabela 3.2 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
CECROPIACEAE					
<i>Cecropia glaziovii</i>	arv	embaúba	vermelho	grande	pequena
<i>Pouroma guianensis</i> Aubl.	arv	embaurana	verde	médio	média
ELAEOCARPACEAE					
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	arv		laranja	pequeno	média
EUPHORBIACEAE					
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Fr. All.	arv	urucurana	vinho	pequeno	pequena
GUTTIFERAE					
<i>Rheedia gardneriana</i> Planch. & Triana	arv	bacupari	laranja	grande	grande
LAURACEAE					
<i>Cryptocaria moschata</i> Ness. et Mart.	arv	nhutinga	amarela	médio	média
LEG-CAESALPINIOIDEAE					
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	arv	copafba	vermelho	médio	média
<i>Hymenaea altissima</i> Ducke	arv	jatobá	marrom	grande	grande

Tabela 3.2 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
MARCGRAVIACEAE					
<i>Marcgravia polyantha</i>	lin		vermelho	pequeno	pequena
MENISPERMACEAE					
<i>Hiperbaema sp</i>	lin		preto	médio	média
MORACEAE					
<i>Ficus insipida</i> Willd.	arv	figueira branca	verde	grande	pequena
<i>Ficus gomeleira</i>	arv	figueira	verde	médio	pequena
MYRISTICACEAE					
<i>Virola bicuhyba</i>	arv	bocuva	vermelho	grande	grande
MYRTACEAE					
<i>Eugenia stictosepala</i>	arv		laranja	grande	grande
indeterminada 1	arv				média
indeterminada 2	arv				média
indeterminada 3	arv				média
OLACACEAE					
<i>Heisteria silvianii</i> Schwack.	arv		vermelho	médio	média

Tabela 3.2 - continuação

Espécie	Hábito	Nome popular	cor do fruto	tamanho do fruto	tamanho da semente
PHYTOLACCACEAE					
<i>Phytolacca dioica</i> L.	arv	umbueiro	amrelo	grande	pequena
RUBIACEAE					
<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Benth & Hook ex Muell Arg.			vinho	medio	média
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem et Schult	arv	laranja de macaco	amarelo	grande	grande
SAPOTACEAE					
<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler ex Miq.	arv	bujueiro	amarelo	grande	grande
indeterminada 1	arv				grande

C. apella e *B. arachnoides* não dispersam igualmente sementes e frutos de tamanhos diferentes (Figura 3.1). O modelo log-linear mais ajustado indicou uma dependência entre espécie de primata e tamanho de semente e entre tamanho de fruto e tamanho de semente ($G^2 = 1,532$, d.f. = 2, $p=0,46$). *B. arachnoides* dispersa espécies com fruto médio e semente grande acima do esperado estatisticamente (Res. de Bishop = 2,392, $p<0,01$), dispersa espécies com fruto pequeno e semente pequena abaixo do esperado (Res. de Bishop = -4,784, $p<0,0001$) e espécies com fruto médio e semente pequena abaixo do esperado (Res. de Bishop = -2,157, $p<0,05$). *C. apella* dispersa espécies com fruto pequeno e semente pequena acima do esperado (Res. de Bishop = 3,127, $p<0,001$), espécies com fruto grande e semente pequena

acima do esperado (Res. de Bishop = 2,193, $p < 0,05$) e dispersa espécies com fruto médio e semente grande abaixo do esperado (Res. de Bishop = -5,021, $p < 0,0001$) (Tabela 3.3).

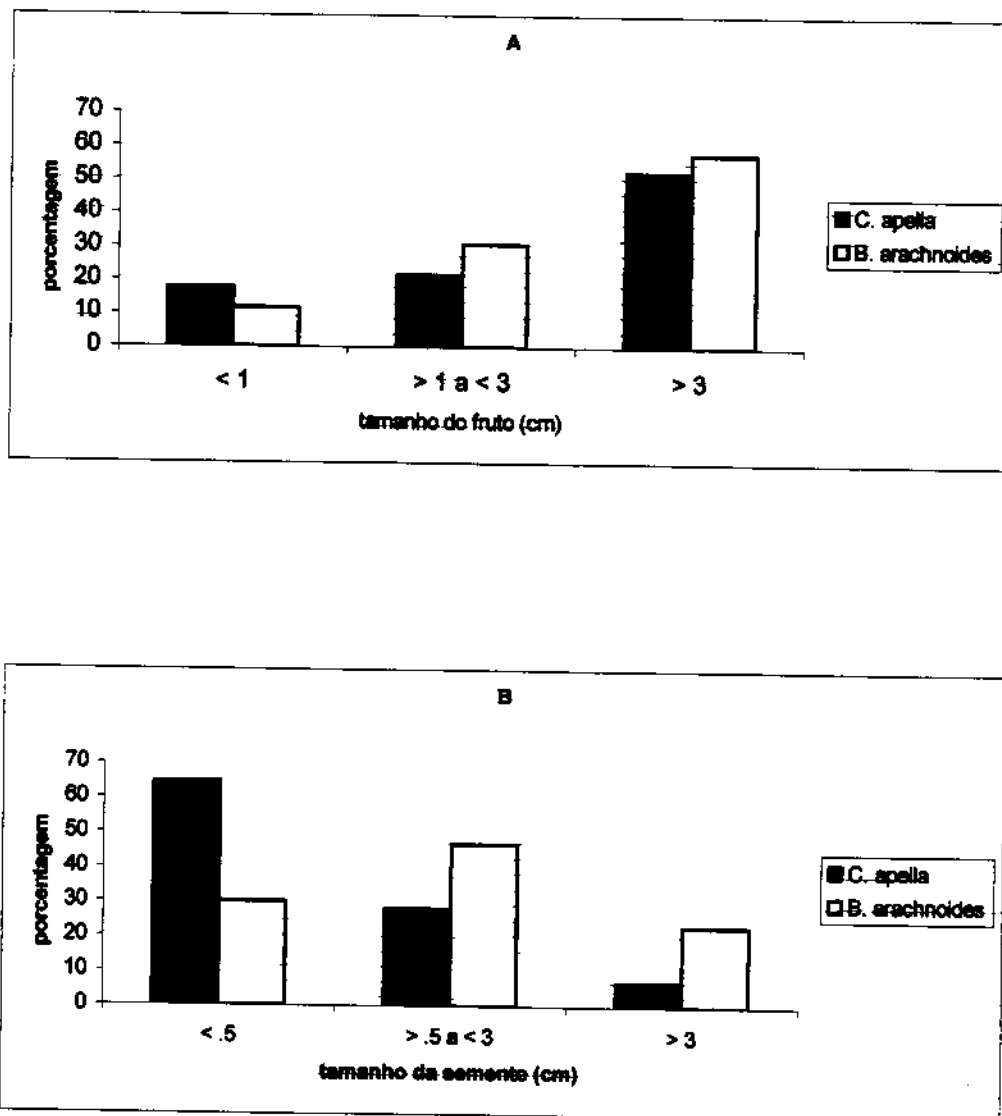


Figura 3.1 - Percentagem de (A) frutos pequenos, médios e grandes cujas sementes são dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides*; (B) sementes pequenas, médias e grandes dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP.

Tabela 3.3 - Significância estatística da frequência observada nas amostras fecais de *C. apella* e *B. arachnoides* de sementes de tamanhos diferentes, provenientes de frutos de tamanhos diferentes. Ca = *C. apella*, Ba = *B. arachnoides*, f = fruto, s = semente, p = pequeno (a), m = médio (a), g = grande.

Variável	Observado	Esperado	Res. de Bishop	p
Ca, fp, sp	35	27,57	3,127	0,001
Ca, fg, sp	15	10,91	2,193	0,028
Ca, fg, sm	1	4,04	-2,139	0,032
Ba, fm, sg	6	2,34	2,612	0,008
Ba, fm, sp	3	6,32	-2,157	0,030
Ba, fp, sp	1	9,19	-4,784	0,000

Ambas as espécies de primatas apresentaram uma maior porcentagem de sementes de frutos de cor amarela e vermelha nas amostras fecais e uma menor porcentagem de sementes de frutos marrons ou pretos, mas *C. apella* apresentou mais sementes de frutos de cor branca e vinho e menos sementes de frutos de cor verde e laranja que *B. arachnoides* (Figura 3.2). Não houve diferença estatística entre a proporção de frutos de cores diferentes de espécies dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides* e a proporção de frutos de cores diferentes na dieta de primatas africanos e neotropicais. Também não houve diferença estatística entre a proporção de frutos de tamanhos diferentes cujas sementes ocorreram nas fezes das espécies estudadas e a proporção de frutos de tamanhos diferentes na dieta de primatas africanos e neotropicais. Houve diferença entre a proporção de sementes de tamanhos diferentes dispersas pelos dois primatas e incluídas na dieta de primatas africanos e neotropicais ($\chi^2 = 34,0$, d.f. = 6, $p < 0,0001$). Primatas neotropicais comem frutos com sementes pequenas abaixo do

esperado estatisticamente (Res de Bishop = - 3,85, $p < 0,001$) e comem frutos com sementes grandes acima do esperado (Res de Bishop = 3,338, $p < 0,001$). *C. apella* dispersa sementes pequenas acima do esperado (Res de Bishop = 4,700, $p < 0,001$) e sementes grandes abaixo do esperado (Res de Bishop = -2,763, $p < 0,01$). (Tabela 3.4).

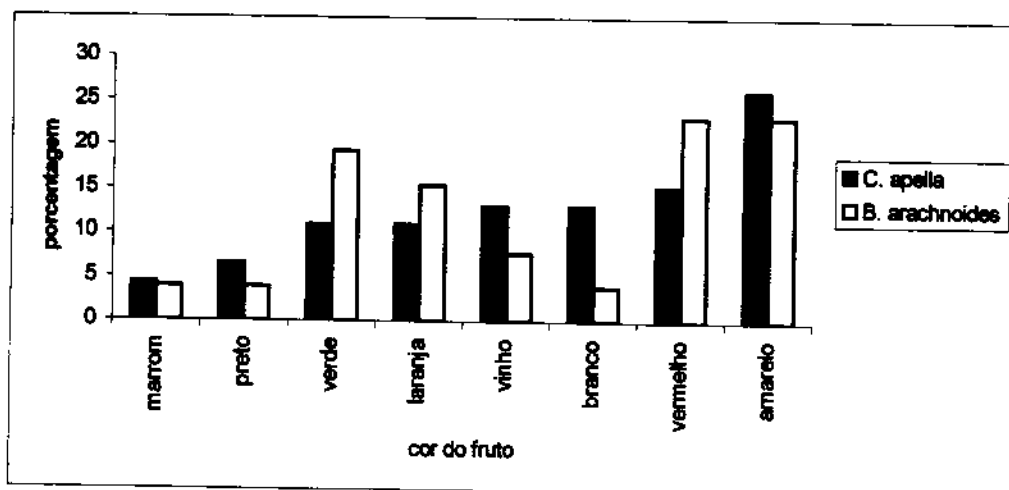


Figura 3.2 - Porcentagem de cores de frutos cujas sementes são dispersas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP.

Tanto para *C. apella* como para *B. arachnoides* não houve correlação entre o número de espécies encontradas a cada mês nas amostras fecais e o número de espécies com frutos maduros na mata. Houve correlação entre o número de espécies de plantas cujas sementes foram encontradas nas fezes a cada mês e o número de amostras fecais coletadas no mês, tanto para *C. apella* (Coef. de Pearson = 0,834, $p < 0,0001$) quanto para *B. arachnoides* (Coef. de Pearson = 0,596, $p < 0,05$). Para *C. apella* houve também correlação entre o número máximo de espécies encontradas em uma única amostra fecal e o número de espécies com frutos maduros a cada mês: quanto mais espécies com frutos maduros na mata, maior o

número de espécies de sementes encontradas em uma única amostra fecal (Coeficiente de Pearson = 0,609, $p < 0,05$) (Figura 3.3).

Tabela 3.4 - Frequência observada de frutos e sementes com diferentes cores e tamanhos na dieta de primatas da África e da América e nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides*. Os dados de dieta de primatas da África e América foram extraídos do trabalho de Lambert & Garber (1998).

Características do fruto	África	América	<i>C. apella</i>	<i>B. arachnoides</i>
vermelho	14	23	7	6
amarelo	12	29	12	6
laranja	6	14	5	4
verde	7	16	5	5
marrom	13	13	2	1
vinho	4	16	6	2
branco	1	1	6	1
preto	4	7	3	1
pequeno	13	18	9	3
médio	21	44	11	8
grande	21	45	27	15
sem. pequena	28	22	55	9
sem. média	29	38	24	14
sem. grande	5	22	6	7

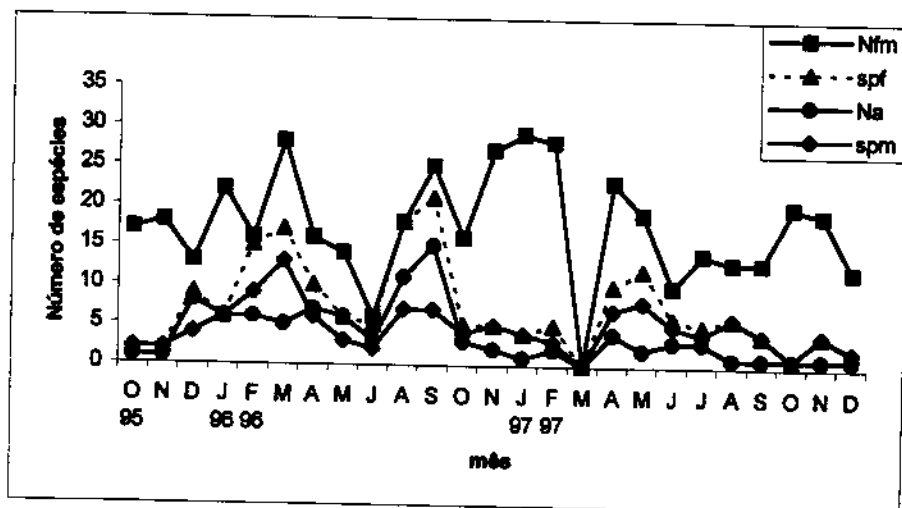


Figura 3.3 - Variação mensal do número de espécies de plantas com frutos maduros na mata (Nfm), número total de espécies que ocorreram nas fezes do grupo de *C. apella* (spf), número de amostras fecais coletadas (Na) e número máximo de espécies em uma única amostra fecal (spm), no PEI, Saibadela, SP.

Os experimentos para testar a viabilidade das sementes para germinação indicaram que a maior parte das sementes permanecem viáveis. As taxas de germinação variaram muito, no entanto, como os experimentos não foram controlados quanto à porcentagem de umidade e incidência de luz, por exemplo, é possível que sementes que não germinaram não tenham sido testadas em condições ideais. Para as espécies que foram testadas na condição do experimento 3, isto é, foram deixadas no solo da mata sob a ceva, a porcentagem de germinação foi mais elevada, indicando que o tipo de teste influenciou nas taxas de germinação. Assim, os resultados serão apresentados de forma simplificada, indicando apenas se houve ou não germinação (Tabela 3.5).

Tabela 3.5 - Resultados dos testes de germinação das sementes encontradas nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* no PEI, Saibadela, SP. s= ocorreu germinação, n = não ocorreu germinação, - = a semente não ocorreu nas amostras fecais do primata.

ESPÉCIE	<i>C. apella</i>	<i>B. arachnoides</i>
ARACEAE		
<i>Anthurium harrisii</i>	s	s
<i>Heteropsis oblongfolia</i>	s	s
<i>Philodendron appendiculatum</i>	s	s
<i>Philodendron corcovadense</i>	s	s
<i>Philodendron crassinervium</i>	s	-
<i>Monstera adansonii</i>	s	-
BROMELIACEAE		
indeterminada 1	s	-
MUSACEAE		
<i>Musa velutina</i>	n	-
ANNONACEAE		
<i>Rollinea sericea</i>	n	n
BIGNONIACEAE		
<i>Schlegelia ramizii</i> Sanduith	s	-
CANELACEAE		
<i>Capsicodendron dinisii</i>	-	s
CECROPIACEAE		
<i>Cecropia glaziovii</i>	s	s
<i>Pouroma guianensis</i> .	n	s

Tabela 3.5 - continuação.

ESPÉCIE	<i>C. apella</i>	<i>B. arachnoides</i>
ELAEOCARPACEAE		
<i>Sloanea guianensis</i>	s	s
EUPHORBIACEAE		
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	n	s
GUTTIFERAE		
<i>Clusia parviflora</i>	s	-
<i>Rheedia gardneriana</i>	-	s
HIPPOCRATEACEAE		
<i>Salacea</i> sp	s	-
LAURACEAE		
<i>Cryptocaria moschata.</i>	s	s
<i>Endlicheria paniculata</i>	n	
LEG-CAESALPINIOIDEAE		
<i>Copaifera trapezifolia</i>	n	n
<i>Hymenaea altissima</i>	n	n
LEG-MIMOSOIDEAE		
<i>Inga edulis.</i>	s	-
<i>Inga semialata.</i>	s	-
MARCGRAVIACEAE		
<i>Marcgravia polyantha</i>	n	n
<i>Norantea</i> sp	n	-
MENISPERMACEAE		

Tabela 3.5 - continuação.

ESPÉCIE	<i>C. apella</i>	<i>B. arachnoides</i>
<i>Abuta selloana</i>	s	-
<i>Hiperbaema sp</i>	s	s
MORACEAE		
<i>Ficus insipida</i>	s	s
<i>Ficus gomeleira</i>	s	s
MYRISTICACEAE		
<i>Virola bicuhyba</i>	s	s
MYRTACEAE		
<i>Campomanesia neriiflora</i>	s	-
<i>Eugenia stictosepala</i>	-	s
<i>Eugenia sp</i>	s	-
<i>Marlieria sp</i>	s	-
indeterminada 2	s	-
indeterminada 3	s	-
OLACACEAE		
<i>Heisteria silvianii</i>	s	s
RHAMNACEAE		
<i>Rhamnidium sp</i>	s	-
RUBIACEAE		
<i>Posoqueria latifolia</i>	s	s
<i>Psychotria mapourioides</i>	n	-
<i>Psychotria suterella</i>	n	-

Tabela 3.5 - continuação.

ESPÉCIE	<i>C. apella</i>	<i>B. arachnoides</i>
<i>Rhamdia</i> sp	s	-
VERBENACEAE		
<i>Vitex</i> sp.	n	-
ZYNGIBERACEAE		
indeterminada 1 (capitiú)	n	-
INDETERMINADAS		
indeterminada 1 (espora de galo)	s	-
indeterminada 2 (trepadeira)	n	-

Seleção de características das plantas por *C. apella* e *B. arachnoides*

A regressão múltipla para o número médio de sementes encontradas por amostra fecal para cada espécie de planta dispersa por *C. apella* foi significativa ($F=27,247$, d.f = 5, $p<0,001$). A equação com maior valor de R^2 ajustado incluiu cinco variáveis independentes: DAP, diâmetro da semente, número médio de sementes produzidas por indivíduo, densidade da espécie de planta e tipo de polpa (Tabela 3.6). Mas apenas três variáveis contribuíram com a maior parte da correlação. Quanto maior o diâmetro da árvore, maior o número médio de sementes encontradas nas fezes de *C. apella* ($t = 4,97$, $p<0,005$), quanto maior o número médio de sementes produzidas por um indivíduo de cada espécie de planta, maior o número médio de sementes daquela espécie encontradas nas amostras fecais ($t = 2,8$, $p<0,05$). Houve correlação negativa com o diâmetro das sementes ($t = -2,9$, $p<0,01$). A variável proporção de lipídios não foi utilizada devido à alta correlação com proporção de carboidratos (teste de colinearidade: $T<0,1$ e $VIF>10,0$). As variáveis proporção de carboidratos na polpa do fruto,

valor energético do fruto, comprimento da semente, proporção de proteínas e hábito da espécie não influenciaram significativamente o comportamento da variável dependente.

Tabela 3.6 - Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *C. apella*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância.

Variável	β	p
DAP	0,536	0,002
N sementes/indivíduo	0,302	0,026
diâmetro da semente	- 0,306	0,006
densidade	- 0,119	0,359
polpa	0,153	0,206

A regressão múltipla para o número médio de sementes encontradas por amostra fecal para cada espécie de planta dispersa por *B. arachnoides* foi significativa ($F=12,820$, d.f. = 8, $p<0,001$). A equação com valor mais alto de R^2 ajustado incluiu oito variáveis independentes testadas, com exceção de proporção de proteína e de carboidratos. No entanto, apenas três variáveis contribuíram com a maior parte da correlação encontrada: DAP ($t = 5,7$, $p<0,000$), tipo de polpa ($t = 3,43$, $p<0,001$) e número de sementes por indivíduo ($t = 2,87$, $p<0,01$). (Tabela 3.7).

Tabela 3.7 - Resultados da regressão múltipla sobre número médio de sementes encontradas por amostra fecal de *B. arachnoides*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância.

Variável	β	p
DAP	0,604	0,000
polpa	0,327	0,001
N sementes/indivíduo	0,287	0,006
diâmetro da semente	- 0,203	0,228
hábito	0,076	0,404
densidade	- 0,075	0,435
comprimento da semente	- 0,122	0,477
Kcal/g	- 0,023	0,796

A regressão para frequência de ocorrência de uma espécie de planta nas fezes de *C. apella* foi também significativa ($F = 2,559$, d.f. = 8, $p < 0,05$). A equação com maior valor de R^2 ajustado incluiu todas as variáveis independentes testadas, com exceção de DAP. A contribuição mais significativa foi da variável hábito: epífitas e lianas ocorreram mais frequentemente nas fezes de *C. apella* do que árvores ($t = 2,9$, $p < 0,005$). Houve correlação negativa com diâmetro da semente ($t = -2,2$, $p < 0,05$) (Tabela 3.8). A variável hábito correlacionou-se com densidade (coef. de Pearson = - 0,745, $p < 0,001$), epífitas e lianas apresentando maior densidade que árvores.

Tabela 3.8 - Resultados da regressão múltipla sobre frequência de ocorrência de espécies encontradas nas amostra fecais de *C. apella*. β = Coeficiente de correlação padronizado, p = nível de significância.

Variável	β	p
hábito	0,402	0,005
diâmetro da semente	- 0,530	0,035
N sementes/indivíduo	- 0,175	0,209
polpa	0,165	0,253
proporção de proteínas	- 0,144	0,295
comprimento da semente	0,228	0,356
Kcal/g	0,121	0,393
densidade	0,080	0,565
proporção de carboidratos	0,020	0,885

A regressão para frequência de ocorrência de uma espécie de planta nas fezes de *B. arachnoides* não foi significativa.

O teste de correlação de Pearson indicou que frutos com polpa não aderente apresentaram maior proporção de carboidratos (coef. de Pearson = 0,415, $p < 0,05$) e menor proporção de lipídios (coef. de Pearson = -0,456, $p < 0,01$), sementes com comprimento maior têm diâmetro maior (coef. de Pearson = 0,840, $p < 0,01$), plantas com maior DAP ocorrem em menor densidade (coef. de Pearson = -0,391, $p < 0,05$) e têm sementes com comprimento maior

(coef. de Pearson = 0,320, $p < 0,05$) e maior número de sementes por indivíduo (coef. de Pearson = 0,415, $p < 0,01$), epífitas ocorrem em maior densidade que lianas e árvores (coef. de Pearson = 0,481, $p < 0,01$), frutos com maior proporção de lipídios na polpa têm maior conteúdo energético (coef. de Pearson = 0,941, $p < 0,01$) e frutos com maior proporção de carboidratos têm menor proporção de lipídios (coef. de Pearson = -0,951, $p < 0,01$) e menor valor energético (coef. de Pearson = -0,478, $p < 0,05$).

Dispersão de sementes de *Virola bicusyba* por *C. apella* e *B. arachnoides*

Embora a taxa de remoção das sementes dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides* tenha sido de 93,03% (267 das 287 sementes amostradas), houve um aumento significativo da taxa de sobrevivência e germinação de sementes de *V. bicusyba* dispersas pelas duas espécies de primatas em relação às sementes depositadas ao redor das árvores, situação em que praticamente a totalidade, 99,86%, das sementes foi removida ou predada ($\chi^2 = 56,9$, d.f. = 4 $p < 0,0001$). Não houve efeito apenas do modelo experimental que simulava um grupo de *C. apella* forrageando próximo (Tabela 3.5).

Tabela 3.9 - Significância estatística dos valores observados de germinação de sementes de *V. bicusyba* dispersas por primatas e depositadas ao redor da árvore (teste estatístico de razão de verossimilhança, G^2). Modelos: P = *C. apella*, M = *B. arachnoides*, Vir = *V. bicusyba*.

Modelo	Frequência observada	Frequência esperada	Resíduo de Bishop	p
P 10	1	0,88	0,1341	0,893
P 8	6	1,67	2,8308	0,004
P 50	5	0,86	3,2788	0,000
M 10	8	2,59	3,0490	0,002
Vir	1	15,01	-6,6203	0,000

Não houve efeito significativo da presença de fezes sobre a taxa de remoção de sementes dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides*. Também não houve efeito da presença de arilo nas sementes, pois no dia seguinte à deposição das sementes o arilo já havia sido removido, provavelmente por formigas (Pizzo, com. pessoal).

DISCUSSÃO

As plantas dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides*

O padrão de dispersão de sementes nas fezes de *C. apella* refletiu a disponibilidade de frutos na área de estudo. Em primeiro lugar, a composição taxonômica das sementes dispersas nas fezes de *C. apella* na área do Saibadela reflete a composição florística da mata. As famílias de plantas com maior número de espécies dispersas pelo primata, Myrtaceae, Araceae e Rubiaceae, são as mesmas que apresentam maior riqueza de espécies na área de estudo (Almeida-Scabbia 1996). Esse padrão de dispersão é similar àquele observado para a dieta de cinco primatas (incluindo *C. apella*) estudados por Terborgh (1983), em Cocha Cashu, Peru³ e para a dieta de *Lagothrix lagothricha lagothricha*, na Colômbia (Defler & Defler 1996). Em segundo lugar, pode-se afirmar que quanto maior a diversidade de espécies com frutos maduros na mata, maior a diversidade de espécies dispersas pelas fezes de *C. apella*. Embora o número total de espécies encontradas mensalmente nas fezes dos animais tenha sido uma função do número de amostras obtidas neste estudo, a variação mensal do número máximo de espécies encontradas *por amostra fecal* correspondeu à disponibilidade de espécies com frutos maduros na mata. A utilização dos recursos mais abundantes disponíveis no habitat e a variação da composição da dieta em função de variação na oferta de recursos

³ Diferentemente da maior parte dos trabalhos sobre dispersão de sementes por primatas, no presente estudo não foram feitas observações diretas sobre a dieta dos animais. No entanto, como a dispersão de sementes pelas fezes implica na prévia ingestão dos frutos, é possível a comparação dos dados obtidos neste trabalho com os dados de dieta da literatura.

são características do comportamento alimentar de *C. apella* (Terborgh 1983, Janson *et al.* 1986, Brown *et al.* 1986, Brown & Zunino, 1990, Spironello 1991, Peres, 1994).

A composição de espécies dispersas por *B. arachnoides* também refletiu a composição florística de Saibadela, assim como para *C. apella*. Moraes (1992 a, b), estudando um grupo de *B. arachnoides* no Parque Estadual Carlos Botelho, área adjacente ao Parque Estadual Intervales, observou os animais alimentando-se de 48 espécies de plantas e encontrou sementes de 18 espécies nas fezes dos animais. A família com mais espécies utilizadas na alimentação e dispersas nas fezes de *B. arachnoides* foi Myrtaceae, assim como no presente estudo. Posteriormente, Carvalho-Jr (1996) observou mais 61 espécies de plantas cujos frutos faziam parte da dieta dos animais. Myrtaceae e Lauraceae foram as famílias mais representadas. No entanto, a família Araceae, com muitas espécies dispersas pelas fezes de *B. arachnoides* no presente estudo, não foi muito utilizada pelos animais estudados por Carvalho-Jr (1996), que se alimentaram apenas das folhas e raízes de duas espécies da família. Tais observações podem refletir diferenças na composição florística das áreas de estudo em função, por exemplo, de características climáticas diferentes.

A preferência por frutos das cores amarela e vermelha é comum tanto em primatas neotropicais como do Velho Mundo (por exemplo, Terborgh 1983, Defler & Defler 1996, Lambert & Garber 1998). Janson (1983) argumentou que a cor é fortemente associada com o tamanho e morfologia (presença ou ausência de casca rígida) dos frutos. Em seu estudo, também realizado em Cocha Cashu, o autor observou que a maior parte dos frutos vermelhos, brancos e pretos eram pequenos e sem casca rígida, enquanto a maior parte dos frutos amarelos, cor de laranja, marrons e verdes eram grandes e protegidos por casca rígida. Esse segundo tipo de fruto seria associado à dieta de mamíferos, enquanto o primeiro tipo seria associado à dieta de aves, resultando em dois tipos de síndrome de dispersão (van der Pijl 1972). Gautier-Hion e colaboradores (1985) também encontraram diferenças entre as

características (cor, tamanho, tipo de polpa) dos frutos utilizados na dieta de grandes aves, pequenos roedores, grandes roedores, esquilos, ruminantes e primatas. No entanto, os autores consideraram que, em seu estudo, a categorização das plantas de acordo com a síndrome de dispersão ocorreu em função de diferenças de forrageamento entre os mamíferos e não entre mamíferos e aves, resultando em síndrome ave-primata e síndrome ruminante-roedor. Tais estudos, no entanto, não explicam a causa da escolha de frutos com determinadas características por primatas. Lambert & Garber (1998) sugerem que a associação entre fatores como cor e tamanho do fruto, peso da polpa, tamanho da semente, conteúdo nutricional e disponibilidade dos frutos interfira na preferência dos primatas.

A maior ocorrência de sementes de frutos grandes e médios nas fezes de *C. apella* e *B. arachnoides* concorda com os dados apresentados por Lambert & Garber (1998) para primatas neotropicais de diversas áreas (Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela). No entanto, *C. apella* apresentou um padrão diferente dos primatas neotropicais em geral quanto ao tamanho das sementes dispersas. Um dos fatores responsáveis por essa diferença talvez seja o fato de que Lambert & Garber (1998) apresentam dados referentes à dieta dos primatas, enquanto neste trabalho os dados referem-se às sementes que ocorrem nas fezes dos animais. É possível que sementes grandes não sejam ingeridas pelos animais estudados, havendo, portanto, uma menor ocorrência de espécies com sementes maiores nas fezes. De fato, a análise da relação entre as características das plantas e o padrão de dispersão de sementes nas fezes de *C. apella*, discutida mais adiante, revela uma influência do tamanho da semente sobre o número médio de sementes de cada espécie por amostra fecal do primata. Esses resultados podem explicar a aparente contradição entre os resultados encontrados por Lambert & Garber (1998) e os resultados encontrados por Mack (1993), que indicam que os frutos de espécies de plantas paleotropicais tendem a ser maiores que os frutos de regiões neotropicais, relacionando-se ao tamanho corporal de mamíferos e aves de cada região. O

autor sugere que a presença de dispersores maiores favoreceu a evolução de árvores maiores nos Paleotrópicos.

A principal diferença entre *C. apella* e *B. arachnoides* quanto às características das plantas dispersas foi justamente o tamanho das sementes encontradas nas fezes. A porcentagem de sementes médias e grandes encontradas nas fezes de *B. arachnoides* foi maior que a porcentagem encontrada para *C. apella*. O padrão de *B. arachnoides* é semelhante ao descrito por Lambert & Garber (1998) para a dieta de primatas neotropicais. É possível que a diferença de tamanho entre *C. apella* e *B. arachnoides* seja responsável por uma diferença no tamanho de sementes que possam ser engolidas pelos dois primatas (Ungar 1995, Lucas & Corlett 1998).

Os testes de germinação revelaram que a maior parte das sementes ingeridas por *C. apella* e *B. arachnoides* permanece viável após a passagem pelo trato digestivo. No entanto, comparações sobre as taxas de germinação de diferentes espécies de plantas, antes e após passarem pelo trato digestivo dos animais, necessitam teste adicionais, em condições de iluminação, umidade e disponibilidade de nutrientes controladas.

Seleção de características das plantas por *C. apella* e *B. arachnoides*

Apesar de diversos autores alertarem para o fato de que a remoção e ingestão de frutos por animais frugívoros representa apenas um estágio inicial da dispersão, cujo sucesso dependerá do destino das sementes (por exemplo, Howe 1980, Herrera 1985, Chapman 1989, Schupp 1993), a maior parte dos trabalhos sobre seleção de características das plantas através da dispersão endozocórica de sementes por vertebrados, particularmente aves e primatas, baseia-se na dieta dos animais (por exemplo, Janson 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985, Fischer & Chapman 1993, Jordano 1995, Defler & Defler 1996, Lambert & Garber 1998) e não nas sementes realmente dispersas pelas fezes dos animais.

Janson e colaboradores (1986) fizeram uma análise de regressão múltipla para determinar quais características das plantas (densidade da população, distribuição da população, volume da copa, relação polpa/semente, concentração de carboidratos, concentração de proteínas, KJ/fruto), incluídas na dieta de *C. apella* "levariam à alta remoção de sementes de indivíduos de uma espécie". Os autores fizeram uma análise entre diferentes espécies de plantas, mas assumiram que as características que levam os animais a consumir mais determinadas espécies são as mesmas que os levam a consumir mais frutos de determinados indivíduos de uma mesma espécie de planta. Os autores utilizaram como índice de remoção de sementes a proporção de indivíduos de uma espécie de planta visitados pelos animais, o número de revisitações e a proporção da produção total de frutos consumida. A utilização de tais variáveis foi justificada com o argumento de que os animais engoliram e defecaram intactas as sementes de mais de 98% das espécies de plantas incluídas na dieta. No entanto, para que essa premissa fosse verdadeira, os animais deveriam defecar as sementes na mesma proporção em que foram ingeridas. Os autores concluíram que *C. apella* "prefere" espécies de frutos (e portanto, indivíduos) com grande volume de copa, alto valor energético por fruto e espécies com alta densidade, e evita frutos com alta concentração de carboidratos e proteínas.

No presente estudo, as características das plantas foram correlacionadas às taxas de dispersão pelas fezes dos animais, utilizando-se as características que influenciaram significativamente as taxas de consumo dos animais no estudo de Janson *et al.* (1986) e características adicionais consideradas importantes, como tamanho e número de sementes. Seguindo a mesma metodologia dos autores citados, a comparação foi feita entre espécies diferentes.

Para ambos os primatas estudados, o número de sementes de uma espécie de planta dispersa pelas fezes sofreu influência do número de sementes produzidas e do DAP (diâmetro

à altura do peito) da espécie de planta. Esse resultado está de acordo com o padrão de forrageamento de *C. apella* observado por Janson *et al.* (1986), se consideramos a correlação encontrada entre o número médio de sementes produzido por indivíduo e o DAP da espécie, e a correlação entre DAP e volume da copa (Strier 1989). Os animais comem mais frutos de plantas com copa maior, com maior produção de sementes, e defecam maior número de sementes destas plantas. Embora não existam análises sobre quais características afetam significativamente o comportamento alimentar de *B. arachnoides*, alguns estudos sugerem uma preferência por árvores com maior copa. Strier (1989), num estudo realizado na Fazenda Montes Claros, Minas Gerais, observou que o DAP das árvores de alimentação de *B. arachnoides* era maior do que o esperado pela distribuição de classes de DAP na mata. Carvalho-Jr. (1996), num estudo realizado no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, verificou que *B. arachnoides* utilizava árvores de diâmetro médio maior quando se alimentava de frutos (43,3 cm) do que quando se alimentava de folhas (35,8 cm) e flores (35,0 cm).

Assumindo que a preferência de *C. apella* e *B. arachnoides* por espécies de plantas com copa maior indica também uma preferência por indivíduos de copa maior dentro de uma mesma espécie de planta, então os animais podem estar aumentando a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas provenientes de indivíduos com copa maior, que produzam mais frutos.

C. apella e *B. arachnoides* diferem quanto ao limite no número médio de sementes encontradas por amostra fecal imposto pelo diâmetro da semente. Não ocorreu correlação entre diâmetro da semente e número médio de sementes por amostra fecal para *B. arachnoides*. De fato, como foi discutido anteriormente, o número de espécies com sementes grandes nas fezes de *B. arachnoides* foi maior que o observado para *C. apella*. Tal resultado não foi previsto no estudo de Janson *et al.* (1986). Por exemplo, um grupo de *C. apella* pode consumir uma alta proporção da produção de frutos de jatobá, *Hymaenea altissima*, uma

espécie com grande volume de copa (obs. pessoal). No entanto, tal consumo de frutos, e conseqüentemente, de sementes, não se refletirá em dispersão proporcional, uma vez que as sementes dessa espécie têm em média 7,0 cm de diâmetro. *B. arachnoides* pode ser um dispersor importante de espécies de plantas com sementes grandes na área de estudo. A importância de primatas com grande tamanho corporal para a dispersão de espécies de plantas que produzem sementes grandes foi sugerida também por Defler & Defler (1996), estudando *Lagothrix lagothricha lagothricha*, e por Julliot (1996), estudando *Alouatta seniculus*.

B. arachnoides dispersa mais sementes de espécies de plantas com polpa aderente à semente. Esse efeito não ocorreu para *C. apella*, embora fosse esperado, já que é mais fácil que os animais dispensem as sementes que se destacam facilmente da polpa. Esse resultado pode ter ocorrido em função do tipo de amostragem. Havia um número muito maior de espécies com polpa aderente na regressão múltipla feita para *C. apella*, o que talvez tenha obscurecido uma possível correlação.

Jordano (1995), analisando 16 características dos frutos, incluindo dimensões do fruto, proporção de polpa e sementes, número de sementes por fruto e conteúdo nutricional, dividiu as características dos frutos em duas categorias: estruturais e nutricionais. As estruturais dizem respeito à forma do fruto, incluindo as dimensões, proporção de polpa e de sementes e número de sementes por fruto. As nutricionais referem-se ao conteúdo de carboidratos, lipídios, proteínas, água, minerais e fibras. O autor considerou que e a variação da maior parte das características fenotípicas das plantas frutíferas não se deve à adaptação aos dispersores, e sim a efeitos filogenéticos. Apenas o diâmetro do fruto correlacionou-se com o tipo de dispersor (ave, mamífero, ou ambos) - espécies dispersas por mamíferos têm diâmetro maior que espécies dispersas por aves. Os resultados encontrados para *C. apella* no presente estudo estão de acordo com os resultados de Jordano (1995). Além do tamanho da copa, apenas a característica estrutural do fruto, tamanho das sementes (que se correlaciona com tamanho de

fruto) - influenciou o número de sementes dispersas pelos animais. O conteúdo nutricional dos frutos, tanto o valor energético total como a proporção dos nutrientes, embora influencie o comportamento alimentar de *C. apella* (Janson *et al.* 1986), não afetou a taxa de dispersão das sementes.

A disponibilidade dos frutos e sementes afetou a taxa de dispersão de sementes por *C. apella* não somente no que se refere ao tamanho das árvores utilizadas (DAP), mas também porque a frequência de ocorrência de sementes de uma determinada planta nas fezes de *C. apella* sofreu efeito da densidade da população das espécies de plantas. Epífitas, que têm densidades mais altas que as árvores e lianas (Vieira & Izar, no prelo), ocorreram mais frequentemente nas fezes. Esse resultado está de acordo com os resultados encontrados para a dieta de *C. apella*, que consome mais as espécies de plantas com maior densidade na área de uso (Janson *et al.* 1986). Portanto, a frequência de ocorrência de uma espécie de planta nas fezes segue o padrão de frequência de consumo dessa planta, excetuando-se as espécies que excedam o limite de diâmetro da semente.

Não foi possível verificar quais variáveis têm efeito sobre a frequência de dispersão de sementes por *B. arachnoides*, a regressão múltipla não foi significativa. Esse resultado provavelmente deve-se ao baixo número de amostras fecais encontradas para a espécie por mês, resultando em frequências muito altas para todas as espécies de plantas cujas sementes ocorreram nas fezes dos animais.

De maneira geral, a comparação entre os resultados encontrados no presente trabalho e os resultados encontrados por Janson *et al.* (1986) indicam que as características das plantas que influenciam o padrão de forragimento de *C. apella* influenciam também o padrão de dispersão de sementes pelo primata. No entanto, o diâmetro das sementes impõe um limite para a dispersão que não ocorre para a ingestão da polpa de frutos pelos animais. Esses resultados corroboram a idéia de que a observação do comportamento alimentar de primatas

não é suficiente para avaliar seu papel como dispersores de sementes (Howe 1980, Herrera 1985, Chapman 1989, Schupp 1993).

Dispersão de sementes de *Virola bicuhyba* por *C. apella* e *B. arachnoides*

A taxa de remoção de sementes de *V. bicuhyba* dispersas por *C. apella* e *B. arachnoides* foi alta, comparável aos dados obtidos por Howe (1980) e Chapman (1989), mas a proporção de sementes que germinaram e estabeleceram plântulas foi significativamente maior do que a proporção de germinação de sementes depositadas ao redor dos indivíduos produtores dos frutos. A taxa de remoção e predação de sementes depositadas ao redor da copa das árvores foi praticamente de 100% (Zipparro 1999). Diferentemente dos primatas estudados por Howe (1980) e Chapman (1989), as fezes de *C. apella* e de *B. arachnoides*, na área estudada, não contêm grande quantidade de matéria orgânica, assim as sementes espalham-se ao cair no solo, não formando pilhas de sementes como descrito pelos autores citados, o que aumentaria a competição entre plântulas e/ou atrairia predadores de sementes. Além disso, o odor das fezes dos animais não aumentou a taxa de remoção das sementes, isto é, não atraiu predadores ou dispersores secundários (Chapman 1989).

Embora as duas espécies de primatas não apresentem diferenças quanto à probabilidade de estabelecimento de plântulas a partir de sementes de *V. bicuhyba* dispersas pelas fezes, seria importante, no futuro, avaliar se há diferença na quantidade *total* de sementes dispersas por primata, durante todo o período de frutificação da planta. Reid (1989) estudou a dispersão de *Amyema quandang* por duas aves, *Dicaeum hirundinaceum* e *Acanthagenys rufogularis*. *A. rufogularis* foi considerada a espécie mais importantes do ponto de vista quantitativo, por ocorrer em maior abundância que *D. hirundinaceum*. A qualidade das duas espécies dispersoras foi considerada a mesma, uma vez que a probabilidade de germinação de sementes depositadas pelas duas espécies era similar. Como consequência, *A.*

rufogularis foi considerada a espécie dispersora mais eficiente por promover a dispersão de maior número de sementes. Utilizando o mesmo raciocínio, *B. arachnoides* poderia ter um papel mais importante para a dispersão de *V. bicuhyba*, levando-se em conta apenas o número de sementes observadas por amostra fecal. No entanto, é necessário fazer uma avaliação da quantidade total de sementes dispersa por cada primata, e não apenas a quantidade de sementes dispersa em uma amostra fecal. Considerando-se a diferença entre o tempo de passagem do alimento pelo trato digestivo das duas espécies de primatas (estimado em 1 a 5 h para *C. apella* e 8 h para *B. arachnoides*, Milton 1984) e um período de atividade de 12 horas, um grupo de *C. apella* que dispersa em média 3 sementes por amostra fecal, pode dispersar entre 9 a 36 sementes por dia, enquanto um grupo de *B. arachnoides*, que dispersa em média 20 sementes por amostra, pode dispersar 40 sementes por dia. Esses números são apenas uma ilustração que mostram a necessidade de mais estudos para comparar a eficiência de cada primata como dispersores de sementes.

Howe & Smallwood (1982) discutem a importância da dispersão de sementes para as plantas como a) um meio de evitar a mortalidade de sementes e plântulas sob a planta-mãe (Hipótese de Escape), b) possibilitar a ocupação de novos ambientes à medida em que são criados (Hipótese de Colonização) e/ou c) assegurar a deposição em micro-habitats adequados para germinação (Hipótese da Dispersão Direta). Levar as sementes para grandes distâncias da planta-mãe seria vantajoso de acordo com a Hipótese de Escape, se a mortalidade de sementes e plântulas fosse desproporcionalmente maior sob a copa, diminuindo em função da distância. No entanto, Zipparro (1999) não encontrou efeito da distância da planta sobre a remoção e mortalidade das sementes de *V. bicuhyba*. Por outro lado, entre as 20 sementes dispersas pelos primatas que germinaram ao longo dos quatro meses de observação, a velocidade de germinação e de desenvolvimento foi diferente: 4 plântulas estavam em início de germinação, 2 plântulas apresentavam 1 folíolo, 12 plântulas apresentavam 2 folíolos e 2

plântulas apresentavam 4 folíolos. As duas plântulas que apresentavam quatro folíolos em dezembro de 1997 foram depositadas em áreas com maior incidência de luz, devido à queda de árvores. Esses resultados podem ser um indicativo de que a vantagem conferida pelos dispersores a *V. bicuhyba* seja a deposição aleatória das sementes pelos diversos ambientes da mata, aumentando a probabilidade de encontro de condições ideais de umidade e iluminação para a germinação da semente e crescimento da plântula (ver Forget & Sabatier 1997). Segundo Howe & Smallwood (1982), de acordo com a Hipótese de Colonização, "o objetivo de uma planta é disseminar sementes tão vastamente que algumas encontrem uma situação favorável imediatamente, ou esperem, no solo ou sub-bosque, até que uma queda de árvore, deslizamento, fogo, ou outra perturbação permita que as plântulas se estabeleçam e cresçam".

A eficiência de *C. apella* e *B. arachnoides* como dispersores de sementes

Os resultados obtidos para a interação entre as duas espécies de primatas e *V. bicuhyba* não devem ser generalizados. Diversos estudos mostram que a eficiência de uma espécie dispersora varia conforme a espécie de planta (por exemplo, Chapman 1989, Howe 1993 b, Fleming *et al.* 1993). As estratégias utilizadas pelas diferentes espécies de plantas para a dispersão de suas sementes diferem em diversos aspectos. Por exemplo, os modelos teóricos de McKey (1975) e Howe & Estabrook (1977) prevêem que há espécies que produzem grandes quantidades de sementes e frutos com pouco valor nutricional, durante um curto período de tempo, mas que atraem uma grande variedade de frugívoros oportunistas (aves, nos modelos citados) devido à abundância do recurso alimentar (modelo de baixo investimento). Um segundo tipo de plantas produziria uma quantidade limitada de frutos, com sementes grandes e polpa rica em nutrientes, durante um período mais longo, atraindo frugívoros especializados (modelo de alto investimento). *V. bicuhyba* pode ser caracterizada como uma espécie do modelo de alto investimento, uma vez que produz sementes grandes,

com arilo rico, poucos frutos amadurecem por dia e o período de frutificação estende-se por vários meses (Howe 1993 b, Zipparro 1999, obs. pessoal). Outras espécies cujas sementes foram encontradas nas fezes dos animais podem ser classificadas segundo o modelo de baixo investimento, como *Cecropia* sp, *Ficus* sp (Howe 1993 b) e *Cryptocarya moschata* (Moraes & Paoli 1995). Embora esse modelos tenham sido desenvolvidos para árvores, pode-se dizer que as aráceas (epífitas), bem representadas entre as espécies dispersas pelos primatas estudados, correspondem ao modelo de baixo investimento, uma vez que produzem uma grande quantidade de frutos com menor valor energético e grande quantidade de sementes diminutas, atraindo uma maior variedade de dispersores, incluindo aves e mamíferos de menor porte (Vieira & Izar, no prelo). Se as estratégias das plantas para atrair dispersores são diferentes, é possível que a vantagem conferida pelos dispersores para cada tipo de planta não seja a mesma (mas ver Moraes & Paoli 1995, que consideram que a dispersão por primatas de sementes de *C. moschata*, espécie que pode ser caracterizada segundo o modelo de baixo investimento, também aumenta as taxas de germinação em relação às sementes que se estabelecem sob a planta-mãe).

Fleming *et al.* (1993) sugerem que o tamanho das sementes produzidas por uma espécie de planta podem indicar a diversidade de dispersores. Grandes aves e mamíferos podem manipular frutos grandes, com sementes grandes, enquanto animais pequenos podem utilizar apenas frutos pequenos, contendo sementes pequenas. Uma planta selecionada para maximizar a quantidade de espécies dispersoras produzirá frutos contendo sementes pequenas e numerosas. Os autores propõem um modelo que prevê o tamanho ótimo do conjunto (“coterie”) de dispersores: (1) pequeno, quando a diminuição da eficiência média de dispersão é mais rápida do que o aumento da remoção de sementes com o aumento do tamanho do conjunto, (2) grande, quando a taxa de remoção aumenta mais rápido que o declínio da eficiência média de dispersão. Esse modelo permite supor que as plantas com sementes

pequenas investem em muitos dispersores com pouca eficiência. Assim, é possível que a importância de *C. apella* para as espécies de plantas com sementes pequenas que dispersa (como aráceas e bromélias) seja menor do que a importância para a dispersão de *V. bicuhyba*. De fato, sementes diminutas são depositadas em grande número nas fezes dos primatas, havendo grande mortalidade de plântulas devido à competição (Izar, dados não publicados) como observado por Howe (1980).

A vantagem conferida pela dispersão de sementes de diferentes espécies de plantas por primatas pode ser diferente não apenas em função da estratégia de produção de sementes (modelos de alto e baixo investimento, Howe & Estabrook 1977), mas também em função das vantagens conferidas à planta pela dispersão de sementes por animais (modelos de escape, colonização e dispersão direta, Howe & Smallwood 1982, Venable & Brown 1993). As características de produção de sementes pelas diferentes espécies de plantas, como tamanho, quantidade e período de dormência podem ser adaptações para evitar predação de sementes e/ou competição entre plântulas, ou para encontrar um ambiente propício para o crescimento, isto é, pela estratégia de estabelecimento da planta (Fleming *et al.* 1993). Há espécies que não se estabelecem sob a planta-mãe, embora suas sementes não atraiam predadores de sementes, como *Abuta selloana*, enquanto outras formam um "tapete" de plântulas sob a copa da planta-mãe, como *Rhamnidium sp.* (obs. pessoal). *A. selloana* e *Hyeronima alchorneoides* apresentam grande período de dormência das sementes, enquanto as sementes diminutas de aráceas e bromélias germinam rapidamente (Izar, dados não publ.).

Sugiro que a eficiência dos primatas como dispersores de sementes deve refletir a estratégia das espécies de plantas para aumentar a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas. De fato, os resultados encontrados no presente trabalho indicam que os primatas dispersam maior quantidade de sementes de espécies de plantas que

produzem mais sementes, mas a qualidade da dispersão pode ser menor quando as sementes são diminutas, conforme discutido anteriormente.

As hipóteses levantadas necessitam testes experimentais que verifiquem se a dispersão por primatas de sementes de diversas espécies de plantas, com estratégias de frutificação diferentes, aumenta a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas em relação às sementes depositadas sob a planta-mãe, a exemplo do teste realizado com *V. bicuhyba* no presente trabalho.

Interação entre primatas e plantas: co-evolução?

A possibilidade de co-evolução entre uma espécie de planta e uma espécie de vertebrado parece remota (Charles-Dominique 1993) e mesmo a proposta de co-evolução difusa (Janzen 1980), que considera as pressões seletivas exercidas entre grupos de espécies de plantas e de dispersores, tem sido criticada. Estudos mostram que a maior parte da variabilidade de características dos frutos não está relacionada aos dispersores e sim a efeitos filogenéticos (Jordano 1995, Fischer & Chapman 1993). Herrera (1985) afirma que a duração de gerações de plantas é maior que a de seus dispersores e muitas características dos frutos associadas aos dispersores já estavam presentes antes do surgimento dos últimos.

Por outro lado, Charles-Dominique (1993) sugere que os processos de especiação de plantas e animais ocorrem em estágios subseqüentes. Quando um táxon de planta sofre um processo de intensa especiação, provê um grande suprimento de frutos que atrai uma grande número de vertebrados. Se esses vertebrados pertencerem a um mesmo grupo taxonômico, ocorrem as condições para co-evolução difusa. À medida que outros vertebrados se especializam na utilização dos frutos daquelas espécies de plantas ocorre um efeito de diluição que estanca o processo de co-evolução. Os períodos de co-evolução seriam breves, seguidos por longos períodos de "estabilidade mantida por interações múltiplas entre plantas e

vertebrados frugívoros". A hipótese de Sussman (1991) sobre as origens dos primatas modernos e a evolução das angiospermas parece concordar com Charles-Dominique (1993). Sussman (1991) afirma que as angiospermas sofreram um grande processo de diversificação no fim do período Paleoceno e no início do Eoceno, ocorrendo o desaparecimento de muitos *taxa* arcaicos e o surgimento de novas famílias e gêneros. As modernas florestas tropicais apareceram e distribuíram-se amplamente durante o Eoceno e paralelamente ocorreram grandes processos de especiação também entre as aves e mamíferos frugívoros, incluindo os primatas. O autor sugere que esses dados podem indicar um processo de co-evolução. No entanto, Herrera (1989), comparando a diversificação de angiospermas e gimnospermas, não encontrou evidências de que a endozocoria "per se" tenha exercido um papel na diversificação das angiospermas.

Os primatas estudados na presente pesquisa não são frugívoros especialistas (Charles-Dominique 1993), uma vez que se utilizam de uma grande variedade de espécies de frutos e também outros recursos alimentares (Vieira & Izar, no prelo). A maior parte da espécies de plantas utilizadas por *C. apella* e *B. arachnoides* são também utilizadas por outros grupos de vertebrados, como aves, roedores e marsupiais (Vieira & Izar, obs. pessoal). Tais observações concordam com a hipótese de que a dispersão de sementes por primatas não indica co-evolução, mas relações de mutualismo ou exaptações (Howe 1984, Herrera 1985, Jordano 1985, Vieira & Izar, no prelo).

CONCLUSÕES

1 - A dispersão de sementes por *C. apella* e *B. arachnoides* obedece ao padrão de dieta observado para as espécies em outras áreas de estudo: as famílias com maior número de espécies na área são também as famílias com maior número de espécies cujas sementes foram encontradas nas fezes dos animais.

2 - A dispersão de sementes por *C. apella* e *B. arachnoides* obedece ao padrão de dieta observado para espécies neotropicais, com exceção de que *C. apella* dispersa sementes pequenas mais do que o esperado estatisticamente.

3 - A principal característica das plantas que se relaciona com a dispersão de sementes pelos primatas é a produção de frutos (tamanho da árvore, medida através do DAP, e número de sementes por indivíduo): quanto maior o tamanho da árvore, maior o número de sementes dispersas pelos primatas.

4 - O limite imposto pelo diâmetro das sementes para a dispersão por *C. apella* indica que *B. arachnoides* pode ser uma espécie mais importante para a dispersão de espécies com sementes grandes, como *Hymaenea altissima*.

5 - O limite imposto pelo diâmetro das sementes para a ocorrência nas fezes de *C. apella* indica que a análise de amostras fecais, apesar de ser um bom indicativo da composição e variação da dieta dos animais, não pode ser utilizada para avaliar a importância relativa das diferentes espécies de frutos das quais *C. apella* se alimenta.

6 - A dispersão de sementes de *Virola bicuhyba* pelos primatas aumentou significativamente a probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de plântulas em relação às sementes depositadas ao redor da planta-mãe.

7 - A eficiência dos primatas como dispersores de sementes pode variar de acordo com a estratégia das espécies de plantas para aumentar a probabilidade de sobrevivência das sementes e plântulas geradas.

8 - Os resultados encontrados não permitem apoiar a hipótese de co-evolução entre primatas e espécies de plantas frutíferas das quais se alimentam e dispersam sementes.

Epílogo

O GRUPO DE *Cebus apella* DE SAIBADELA É MAIS UM EXEMPLO DA VARIABILIDADE ECOLÓGICA E COMPORTAMENTAL DA ESPÉCIE?

CONCLUSÕES

1 - A principal característica do grupo de *C. apella* estudado em Saibadela, que o diferencia de outros grupos da espécie estudados em outras áreas de ocorrência, foi a reação causada pela presença de observadores humanos. Os animais não se habituaram à presença dos observadores. Esse resultado pode ser considerado como mais uma evidência da variabilidade comportamental da espécie, nesse caso creditada à associação entre variabilidade individual de temperamento dos animais, aprendizagem anterior e características da área de estudo.

2 - O padrão de exploração da área de uso indicou semelhanças entre o grupo de Saibadela e grupos estudados em outras áreas de ocorrência da espécie: o tamanho da área de uso relacionou-se à oferta de frutos. No entanto, o grupo apresentou estratégias alternativas para lidar com a redução na oferta de frutos, ampliando ou diminuindo a área explorada conforme a distribuição do recurso disponível. A permanência prolongada em determinadas partes da área de uso não depende de padrões gerais de oferta de recursos, o que não foi descrito para grupos da espécie estudados em outras áreas. Esses resultados podem indicar a versatilidade dos animais para lidar com ambientes diferentes. É possível, ainda, que a longa duração da presente pesquisa (trinta e três meses) tenha permitido verificar padrões de comportamento locomotor de *C. apella* que não são detectados a curto prazo, e em nenhum dos trabalhos utilizados para comparação os grupos foram acompanhados por mais de dois anos. A verificação de que os animais mudavam as áreas mais frequentemente utilizadas só foi possível devido à duração do presente estudo.

3 - A associação entre a dificuldade de habituação do grupo, a mudança da área mais freqüentada pelos animais a cada ano, além do terreno acidentado que dificulta o acompanhamento do grupo por observadores humanos, sugere que a compreensão da ecologia e comportamento de *C. apella* na Mata Atlântica envolve um estudo de longa duração. Os trinta e três meses dedicados a esse trabalho permitiram identificar a área de uso dos animais e as áreas mais utilizadas a cada ano. Essa informação é importante para aumentar a probabilidade de encontros com o grupo em pesquisas futuras e para prever as rotas seguidas pelos animais, facilitando o acompanhamento.

4 - A dieta do grupo estudado obedece aos padrões observados para grupos estudados em outras áreas de ocorrência da espécie. Embora a habilidade para exploração de uma grande diversidade de recursos alimentares por *C. apella* seja considerada uma evidência da variabilidade comportamental da espécie, a exploração dos recursos mais abundantes do habitat pode ser considerado um padrão comum a todos os grupos já estudados.

5 - Pode-se concluir o mesmo a respeito dos resultados encontrados para a dispersão de sementes pela espécie. Embora alguns estudos citem a importância de *C. apella* como predador de sementes, a dispersão de sementes das plantas frutíferas utilizadas pela espécie não é inédita. O impacto de *C. apella* como predador ou dispersor de sementes também parece estar relacionado à disponibilidade de frutos carnosos.

6 - O estudo sobre dispersão de sementes sugere que *C. apella* e *B. arachnoides* são espécies importantes para a manutenção das populações de espécies de plantas na área de Saibadela. Embora a maior parte das plantas cujas sementes foram encontradas nas fezes dos primatas sejam dispersas também por outros mamíferos e por aves, devido à baixa densidade de grandes mamíferos em Saibadela (obs. pessoal), a extinção de uma espécie dispersora pode ter efeito significativo, a longo prazo, sobre a manutenção da população de determinadas espécies de planta. Esse resultado deve ser levado em conta em planos de manejo que visem à

conservação de habitats. Embora *C. apella* não seja uma espécie ameaçada de extinção, estudos de grupos que ocorrem na Mata Atlântica são muito importantes sob o ponto de vista da conservação de um habitat tão ameaçado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRESTI, A. (1990). Categorical data analysis. John Wiley & Sons, New York.
- ALEIXO, A.; GALETTI, M. (1997). The conservation of the avifauna in lowland Atlantic Forest in South Brazil. *Bird Conservation International*, 7: 235 - 261.
- ALMEIDA-SCABBIA, R. (1996). Fitossociologia de um trecho de floresta atlântica no Parque Estadual Intervales, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 122 p.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 223 - 265.
- BALDWIN, J.D.; BALDWIN, J.I. (1972). Population density and use of space in howling monkeys (*Alouatta villosa*) in Southwestern Panama. *Primates*, 13(4): 371 - 379.
- BENNETT, E.L. (1986). Environmental correlates of ranging behaviour in the banded langur, *Presbytis melalophos*. *Folia Primatologica*, 47: 26 - 38.
- BISHOP, Y.M.M.; FIENBERG, S.E.; HOLLAND, P.W. (1975). Discrete multivariate analysis: theory and practice. MIT Press, Cambridge.
- BOINSKI, S. (1987). Habitat use by squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia primatologica*, 49: 151 - 167.
- BROWN, A.D.; COLILLAS, O.J. (1983). Ecologia de *Cebus apella*. In: *Anais do 1º Congresso Brasileiro de Primatologia*. Belo Horizonte.
- BROWN, A.D.; ZUNINO, G.E. (1990). Dietary Variability in *Cebus apella* in Extreme Habitats: Evidence for Adaptability. *Folia Primatologica*, 54: 187 - 195.
- BROWN, A.D.; CHALUKIAN, S.C.; MALMIERCA, L.M.; COLILLAS, O.J. (1986). Habitat structure and feeding behavior of *Cebus apella* (Cebidae) in El Rey National Park, Argentina. In: *Current Perspectives in Primate Social Dynamics*. D.M. Taub ; F.A. King, eds. Van Nostrand Reinhold Company, New York.

- CARVALHO JR., O. (1996). Dieta, padrões de atividades e de agrupamento do monarco (*Brachyteles arachnoides*) no Parque Estadual Carlos Botelho - SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará, Belém, PA.
- CHAPMAN, C.A. (1987). Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, 49: 90 - 105.
- CHAPMAN, C.A. (1988). Patterns of foraging and ranging use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29 (2): 177 - 194.
- CHAPMAN, C.A. (1989). Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, 21: 148 - 154.
- CHAPMAN, C.A. (1996). Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, 4: 74 - 82.
- CHAPMAN, C.A.; ONDERDONK, D.A. (1998). Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 127 - 142.
- CHARLES DOMINIQUE, P. (1993). Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*, 107/108: 75 - 84.
- CHENEY, D.L.; SEYFARTH, R.M.; SMUTS, B.B.; WRANGHAM, R.W. (1987). The study of primate societies. In: *Primate Societies*. Smuts, B.B; Cheney, D.L; Seyfarth, R.M; Wrangham, R.W; Struhsaker, T.T., eds. The University of Chicago Press, Chicago.
- CLARKE, A.S.; BOINSKI, S. (1995). Temperament in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*, 37: 103 - 125.
- CLUTTON-BROCK, T.H. (1975). Ranging behaviour of red colobus monkeys (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park. *Animal Behaviour*, 23: 706 - 722.
- COWLISHAW, G. (1997). Trade-offs between foraging and predation risk determine use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*, 53 (4): 667 - 686.
- CROOK, J.H. (1970). Social Behaviour of Birds and Mammals. Academic Press, London.

- D'AMATO, M.R.; SALMON, D.P. (1982). Cognitive processes in *Cebus* monkeys. In: *Animal Cognition*. Rosblat, H.L., Bever, T.G. ; Terrace, H.S., eds. Lawrence Erlbaum Associates, New Jersey.
- DAWSON, G.A. (1979). The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. *Folia primatologia*, 31: 253 - 284.
- DE VIVO, M. (1992). Levantamento das espécies de mamíferos da Fazenda Intervales, Serra da Paranapiacaba, São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras/USP, Ribeirão Preto.
- DEFLER, T.R.; DEFLER, S.B. (1996). Diet of a group of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in southeastern Colombia. *International Journal of Primatology*, 17 (2): 161 - 190.
- DI BITETTI, M.S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal Behaviour*, 54: 199 - 211.
- DITTUS, W.P.J. (1977). The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour*, 63: 281 - 322.
- EISENBERG, J.F.; MUCKENHIRN, N.A.; RUDRAN, R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863 - 74.
- EISENBERGH, J.F.; THORIGTON, R.W. (1973). A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*, 5: 150 - 161.
- ESTRADA, A; COATES-ESTRADA, R. (1986). Frugivore in howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77 - 91.
- FISCHER, K.E.; CHAPMAN, C.A. (1993). Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. *Oikos*, 66: 472 - 482.
- FLEMING, T.H.; VENABLE, D.L.; HERRERA, L.G.M. (1993). Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio*, 107/108: 107 - 120.

- FORGET, P.M.; SABATIER, D. (1997). Dynamics of the seedling shadow of a frugivore-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 767 - 773.
- FRAGASZY, D.A.; VISALBERGHI, E.; ROBINSON, J.G. (1990). Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatologica.*, 54: 114 - 118.
- FREELAND, W.J. (1979). Mangabey (*Cercocebus albigena*) social organization and population density in relation to food use and availability. *Folia Primatologica*, 32: 108 - 124.
- FREESE, C.H.; OPPENHEIMER, J.R. (1981). The Capuchin Monkeys, Genus *Cebus*. In: *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 1. A.F. Coimbra-Filho; R.A. Mittermeier, eds. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- GALETTI, M. (1990). Predation on the squirrel, *Sciurus aestuans* by capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Mammalia*, 54(1): 152 - 154.
- GALETTI, M.; PEDRONI, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semi-deciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 10 (1): 27 - 39.
- GARBER, P.A. (1986). The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mistax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology* 10: 155 - 170.
- GARBER, P.A. (1989). Role of spatial memory in primate foraging patterns: *Saguinus mistax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology* 19: 203 - 216.
- GARBER, P.A. (1993). Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys: stability versus variability. *International Journal of Primatology*, 14 (1): 145 - 166.
- GARBER, P.A.; LAMBERT, J.E. (1998). Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 3 - 8.
- GAUTIER-HION, A.; DUPLANTIER, J.M.; QURIS, R.; FEER, F.; SOURD, C.; DECOUX, J.P.; DUBOST, G.; EMMONS, L.; ERARD, C.; HECKETSWEILER, P.;

- MOUNGAZI, A.; ROUSSILHON, C.; THIOLLAY, J.M. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oikos*, 65: 324 - 337.
- GAUTIER-HION, A, GAUTIER, J.P., MAISELS, F. (1993). Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. *Vegetatio*, 107/108: 237 - 244.
- GONÇALVES, C.S.; MONTE, I.G; CÂMARA, N.L. (1993). Clima. In: *Recursos Naturais e Meio Ambiente - Uma Visão de Brasil*. Rio de Janeiro. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. p. 95-100.
- GONZALES, C.A.; HENESSY, M.B.; LEVINE, S. (1981). Subspecies differences in hormonal and behavioral responses after group formation in squirrel monkeys. *American Journal of Primatology*, 1: 439 - 452.
- GOULD, S.J.; VRBA, E.S. (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4 - 15.
- GUIX, J.C.; TABANEZ, A.A.J.; DA SILVA, A.N.; LOPEZ, C.; MARTINEZ, C.; MATHEAU, E.; DE SOUZA, F.L.; PISCIOTTA, K.R.; BRADBURY, N.; PORTILHO, W.G. (1992). Viagem de reconhecimento científico a algumas áreas desconhecidas da Fazenda Intervales, Estado de São Paulo, durante o período de 04 a 16 de outubro de 1991. Grupo de Estudos Ecológicos, Série Documentos nº 4.
- HAIR JR, J.F; ANDERSON, R.E.; TATHAM, R.L.; BLACK, W.C. (1995). Multivariate data analysis. Prentice Hall, New Jersey.
- HAMILTON III, W.J. (1985). Demographic consequences of a food and water shortage to desert chacma baboons, *Papio ursinus*. *International Journal of Primatology*, 6 (5): 451 - 462.
- HARRISON, M.J.S. (1983). Patterns of range use by the green monkey, *Cercopithecus sabaesus*, at Mt. Assirik, Senegal. *Folia Primatologica*, 41: 151 - 179.

- HERRERA, C.M. (1985). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44: 132 - 141.
- HERRERA, C.M. (1989). Seed dispersal by animals: a role in angiosperm diversification? *The American Naturalist*, 133 (3): 309 - 322.
- HINDE, R.A. (1983). Primate Social Relationships. Blackwell, London. KUMMER, H. (1984). From laboratory to desert and back: a social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour*, 32: 965 - 971.
- HOWE, H.F. (1980). Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61: 944 - 959.
- HOWE, H.F. (1984). Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist*, 123 (6): 764 - 777.
- HOWE, H.F. (1989). Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, 79: 417 - 426.
- HOWE, H.F. (1993a). Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio*, 107/108: 149 - 162.
- HOWE, H.F. (1993b). Specialized and generalized dispersal systems: where does the paradigm stand?. *Vegetatio*, 107/108: 3 - 13.
- HOWE, H.F.; ESTABROOK, G.F. (1977). On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, 111: 817 - 832.
- HOWE, H.F.; SMALLWOOD, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of Ecology Systems*, 13: 201 - 228.
- HOWE, H.F.; SCHUPP, E.W.; WESTLEY, L.C. (1985). Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66: 781 - 791.
- ISELL, L.A. (1983). Daily ranging behavior of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in Kibale forest, Uganda. *Folia Primatologica*, 41: 34 - 48.

- IZAR, P. (1994). Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, SP.
- IZAR, P.; SATO, T. (1997) - Influência de abundância alimentar sobre a estrutura de espaçamento interindividual e relações de dominância em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). In: *A Primatologia no Brasil 5*. Ferrari, S. ; Schneider, H. eds., Belém, PA.
- IZAWA, K. (1978). Frog-eating of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 19: 633 - 642.
- IZAWA, K. (1979). Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 20: 57 - 76.
- IZAWA, K. (1980). Social behaviour of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21: 443 - 467.
- IZAWA, K.; MIZUNO, A. (1977). Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 18: 773 - 792.
- JANSON, C.H. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219: 187 - 189.
- JANSON, C.H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Z. Tierpsychol.*, 65: 177 - 200.
- JANSON, C.H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology.*, 18: 125 - 138.
- JANSON, C.H. (1988). Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour*, 105: 53 - 76.
- JANSON, C.H. (1990 a). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40: 910 - 921.

- JANSON, C.H. (1990 b). Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40: 922 - 934.
- JANSON, C.H. (1998 a). Testing the predation hypothesis for vertebrate sociality: prospects and pitfalls. *Behaviour*, 135: 389 - 410.
- JANSON, C.H. (1998 b). Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 55 (5): 1229 - 1243.
- JANSON, C.H.; BROWN, A. (1992). Predator abundance and Social Structure in brown capuchin monkeys. In: *XIVth Congress of the International Primatological Society. Strasbourg, IPS*.
- JANSON, C.H.; DI BITETTI, M.S.. (1997). Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 41: 17 - 24.
- JANSON, C.H.; STILES, E.W.; WHITE D.W. (1986). Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. In *Frugivores and seed dispersal*, Estrada, A. ; Fleming, T.H., eds. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- JANZEN, D.H. (1980). When it is coevolution? *Evolution*, 34: 611 - 612.
- JANZEN, D.H. (1983). Dispersal of seed by vertebrate guts. In: *Coevolution*. Futuyama, D.J.; Slatkin, M, eds. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- JAY, P. (1971). Field studies. In: *Behavior of Nonhuman Primates*, vol. II. Schrier, A.M.; Stollnitz, F., eds. NY Academic Press, New York.
- JORDANO, P. (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, 145: 163 - 195.
- JULLIOT, C. (1996). Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology*, 17 (2): 239 - 258.

- KAPLIN, B.A.; MUNYALIGOGA, V., MOERMOND, T.C. (1998). The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in blue monkeys (*Cercopithecus mitis doggetti*). *Biotropica*, 30(1): 56 - 71.
- KENWARD, R. (1987). *Wildlife radio tagging*. Academic Press, London. pp. 163 - 168.
- KIE, J.G.; BALDWIN, J.A.; EVANS, C.J (1994). Calhome - Home range analysis program.
- KINZEY, W.G. (1981). The titi monkeys, genus *Callicebus*. In: *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 1. A.F. Coimbra-Filho ; R.A. Mittermeier, eds. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- LAMBERT, J.E.; GARBER, P.A. (1998). Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 9 - 28.
- LEE, P.C. (1983). Ecological influences on relationships and social structures. In: *Primate Social Relationships*. R.A. Hinde, ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LEIGHTON, M. (1993). Modelling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology*, 14 (2): 257 - 313.
- LEIGHTON, M.; LEIGHTON, D.R. (1982). The relationships of size of feeding aggregate to size of food patch: howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado island. *Biotropica*, 14: 81 - 90.
- LIEBERMAN, D.; HALL, J.B.; SWAINE, M.D. (1979). Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology*, 60 (1): 65 - 75.
- LOPES, M.A.; FERRARI, S.F. (1994). Differential recruitment of *Eschweilera albiflora* (Lecythidaceae) seedlings at two sites in western Brazilian Amazonia. *Tropical Ecology*, 35 (1): 25 - 34.
- LUCAS, P.W.; CORLETT, R.T (1998). Seed dispersal by long-tailed macaques. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 29 - 44.
- MACK, A.L. (1993). The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a neotropical-paleotropical comparison. *The American Naturalist*, 142(5): 840 - 856.

- MARSH, C.W. (1981). Ranging behaviour and its relation to diet selection in Tana River red colobus (*Colobus badius rufomiratus*). *J. Zool., Lond.*, 195: 473 - 492.
- MCKEY, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. *In: Coevolution of animals and plants*. Gilbert, L.E. ; Raven, P.H., eds. University of Texas Press, Austin.
- MCKEY, D.; WATERMAN, P.G. (1982). Ranging behaviour of a group of black colobus (*Colobus satanas*) in the Doula-Edea reserve, Cameroon. *Folia Primatologica*, 39: 265 - 304.
- MENDOZA, S.P.; LOWE, E.L.; LEVINE, S. (1978). Social organization and social behavior in two subspecies of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatologica*, 23: 37 - 54.
- MILTON, K. (1984). Habitat, diet and activity patterns of free ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy, 1806). *International Journal of Primatology*, 5 (5): 491 - 514.
- MILTON, K.; MAY, M.L. (1976). Body weight, diet and home range area in primates. *Nature*, 259: 459 - 462.
- MOHR, C.O. (1947). Table of equivalent populations of North American mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223 - 249.
- MONTEIRO DA CRUZ, M.A.O. (1997). Dinâmica reprodutiva de uma população de sagtiisdo-Nordeste (*Callithrix jacchus*) na Estação Ecológica de Tapacurá. Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo. São Paulo.
- MORAES, P.L.R. (1992 a). Espécies utilizadas na alimentação no mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy, 1806) no Parque Estadual Carlos Botelho. *Revista do Instituto Florestal*, 4: 1206 - 1208
- MORAES, P.L.R. (1992 b). Dispersão de sementes pelo mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E.Geoffroy, 1806) no Parque Estadual Carlos Botelho. *Revista do Instituto Florestal*, 4: 1193 - 1198.

- MORAES, P.L.R.; PAOLI, A.A.S. (1995). Dispersão e germinação de sementes de *Cryptocarya moschata* NEES & MARTIUS EX NEES, *Ocotea catharinensis* MEZ e *Endlicheria paniculata* (SPRENGEL) MACBRIDE (LAURACEAE). *Arq. Biol. Tecnol.*, 38(4): 1119 - 1129.
- NAPIER, J.R.; NAPIER, P.H. (1967). A Handbook of Living Primates. Academic Press, New York.
- NEWTON, P. (1992). Feeding and ranging patterns of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 13: 245 - 285.
- NISHIDA, T.; HARAIWA-HASEGAWA, M. (1987). Chipanzees and Bonobos: cooperative relationships among males. In: *Primate Societies*. Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. ; Struhsaker, T.T., eds. The University of Chicago Press, Chicago.
- NORCONK, M.A.; KINZEY, W.G. (1994). Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and barded sakis. *American Journal of Primatology*, 34: 171 - 183.
- NORCONK, M.A.; GRAFTON, B.W.; CONKLIN-BRITTAIN, N.L. (1998). Seed dispersal by neotropical seed predators. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 103 - 126.
- O'BRIEN, T.G.; KINNAIRD, M.F. (1997). Behavior, diet, and movements of the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*). *International Journal of Primatology*, 18 (3): 321 - 351.
- PEARSON, D.L.; DERR, J.A. (1986). Seasonal patterns of lowland forest floor arthropod abundance in southeastern Peru. *Biotropica*, 18: 244 - 256.
- PERES, C.A. (1991). Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in central Amazonia. *Biotropica*, 23(3): 262 - 270.
- PERES, C.A. (1993). Structure and spatial organization of an Amazonian terra firme forest primate community. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 259 - 276.

- PERES, C.A. (1994). Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26 (1): 98-112.
- PODOLSKY, R.D. (1990). Effects of mixed-species association on resource use by *Saimiri sciureus* and *Cebus apella*. *American Journal of Primatology*, 21: 147 - 158.
- RAEMAEEKERS, J. (1980). Causes of variation between months in the distance traveled daily by gibbons. *Folia Primatologica*, 34: 46 - 60.
- RASMUSSEN, D.R. (1979). Correlates of patterns of range use of a troop of baboons (*Papio cynocephalus*). I. Sleeping sites, impregnable females, births and male emigrations and immigrations. *Animal Behaviour*, 27: 1098 - 1112.
- RASMUSSEN, D.R. (1980). Clumping and consistency in primates' patterns of range use: definitions, sampling, assessment and applications. *Folia primatologica*, 34: 11 - 139.
- REID, N. (1989). Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70: 137 - 145.
- ROBINSON, J.G. (1984). Diurnal variation in foraging and diet in the wedge-capped capuchin *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica*, 43: 216 - 228.
- ROBINSON, J.G. (1986). Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 431: 1 - 60.
- ROGERS, M.E.; VOYSEY, B.C.; MCDONALD, K.E.; PARNELL, R.J.; TUTIN, C.E.G. (1998). Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *American Journal of Primatology*, 45 (1): 45 -68.
- ROWELL, T.E.; MITCHELL, B.J. (1991). Comparison of seed dispersal of guenons in Kenya and capuchins in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 269 - 274.
- RYLANDS, A.B. (1986). Ranging behaviour and habitat preference of a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). *J. Zool., Lond. (A)*, 210: 489 - 514.

- SCHALLER, G.B. (1965). Field procedures. *In: Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*. de Vore, I., ed. Holt, Rinehart ; Winston, New York.
- SCHUPP, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15 - 29.
- SILVA, W.R.; VIELLIARD, J.M.E. (1994). Levantamento da avifauna da Fazenda Intervales: resultados e perspectivas. *In : Resumos do II Seminário sobre Pesquisa Científicas na Fazenda Intervales, São Paulo.*
- SPIRONELLO, W.R. (1988). Range size of a group of *Cebus apella* in central Amazonia. *International Journal of Primatology*, 8 (5): 522.
- SPIRONELO, W.R. (1991). Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. *In: A Primatologia no Brasil*, vol. 3.
- STADDON, J.E.R. (1983). *Adaptive Behavior and Learning*. Cambridge University Press, Cambridge.
- STANFORD, C.B. (1998). Predation and male bonds in primate societies. *Behaviour*, 135: 513 - 533.
- STONER, K.E. (1996). Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 17 (1): 1 - 30.
- STRIER, K.B. (1987 a). Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology* 13: 385 - 395.
- STRIER, K.B. (1987 b) Ranging behavior of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 8 (6): 575 - 591.
- STRIER, K.B. (1989). Effects of patch size on feeding associations in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folia Primatologica*, 52: 70 - 77.
- STRUHSAKER, T.T (1974). Correlates of ranging behavior in a group of red colobus monkeys (*Colobus badius tephrosceles*). *Am. Zool.*, 14: 177 - 184.

- STRUHSAKER, T.T.; LELAND, L. (1977). Palm-nut smashing by *Cebus a. apella* in Colombia. *Biotropica*, 9: 124 - 126.
- SUSSMAN, R.W. (1991). Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*, 23: 209 - 223.
- SYMINGTON, M.M. (1990). Fission-fusion organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11 (1): 47 - 255.
- TENAZA, R.R. (1975). Territory and monogamy among Kloss'gibbons (*Hilobates klossi*) in Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatologia*, 24: 68 - 80.
- TERBORGH, J. (1983). Five New World monkeys. Princeton University Press, Princeton.
- TORRES DE ASSUMPCÃO, C. (1981). *Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides* (Cebidae) as potential pollinators of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Journal of Mammalogy*, 62: 386 - 388.
- TORRES DE ASSUMPCÃO, C. (1983). An ecological study of primates of Southeastern Brazil with a reappraisal on *Cebus apella* races. Tese de Doutorado. Edinburgh University.
- TUTIN, C.E.G.; FERNANDEZ, F. (1991). Responses of wild chimpanzees and gorillas to the arrival of primatologists: behaviour observed during habituation. In: *Primate responses to environmental change*. H. O. Box, ed. Chapman and Hall, NY.
- UNGAR, P.S. (1995). Fruit preferences of four sympatric primate species at Ketambe, northern Sumatra, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 16(2): 221 - 245.
- VAN DER PIJL, L. (1972). Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VAN SCHAIK, C.P.; VAN NOORDWIJK, M.A., DEBOER, J.R.; DEN TONKELAAR, I. (1983). The effect of group size on time budgets and social behavior in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13: 173 - 181.

- VAN SCHAIK, C.P.; VAN NOORDWIJK, M.A. (1987). The hidden costs of sociality: intra-group variation in feeding strategies in sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*,(99): 296 - 313.
- VENABLE, D.L.; BROWN, J.S. (1993). The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, 107/108: 31 - 55.
- VIEIRA, E. M. (1999). Estudo comparativo de comunidades de pequenos mamíferos em duas áreas de Mata Atlântica situadas a diferentes altitudes no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 129 p.
- VIEIRA, E.M. ; IZAR, P. (no prelo). Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic forest. *Plant Ecology*.
- WATTS, D.P. (1985). Relations between group size and composition and feeding competition in mountain gorilla groups. *Animal Behaviour*, 33: 72 - 85.
- WOLDA, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47: 369 - 381.
- WORTON, B.J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70: 164 - 168.
- WRANGHAM, R.W. (1980). An ecological model of female bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262 - 300.
- ZHANG, S. (1995). Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 16 (3): 489 - 507.
- ZHANG, S.; WANG, L. (1995). Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica*, 27 (3): 397 - 401.
- ZIPPARRO, V.C. (1999). Predação de sementes em *Virola bicuhyba* (MYRISTICACEAE) em área de Floresta Atlântica na região sul do Estado de São Paulo. Dissertação

de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, SP, 65 p.