**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**Interações frugívoro-planta e suas relações com predadores em um
gradiente de defaunação na Floresta Atlântica**

Daiane Cristina Carreira

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2019**

Daiane Cristina Carreira
Licenciada e Bacharel em Ciências Biológicas

**Interações frugívoro-planta e suas relações com predadores em um gradiente de
defaunação na Floresta Atlântica**

Orientadora:
Prof^a. Dr^a. **KATIA MARIA PASCHOALETTO MICCHI DE BARROS FERRAZ**
Co-orientador:
Prof. Dr. **MAURO GALETTI RODRIGUES**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

Piracicaba
2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Carreira, Daiane Cristina

Interações frugívoro-planta e suas relações com predadores em um gradiente de defaunação na Floresta Atlântica / Daiane Cristina Carreira. - - Piracicaba, 2019.

112 p.

Tese (Doutorado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura.

1. Floresta Atlântica 2. Frugivoria 3. Roedores 4. Defaunação I. Título

“He (the naturalist) looks upon every species of animal and plant now living as the individual letters which go to make up one of the volumes of our earth's history; and, as a few lost letters may make a sentence unintelligible, so the extinction of the numerous forms of life which the progress of cultivation invariably entails will necessarily render obscure this invaluable record of the past”.

Alfred Russel Wallace (1863)

On the physical geography of the Malay Archipelago

AGRADECIMENTOS

Ao princípio de todo o amor, ao sopro de vida e inspiração que me segue dia-a-dia, meu amado Senhor.

A minha querida orientadora Dra. Kátia MPMB Ferraz, pelo apoio e suporte durante todos esses anos, obrigada por me inspirar sendo essa grande pesquisadora.

Ao meu orientador Dr. Mauro Galetti, por me presentear com sua belíssima orientação, entusiasmo sem fim e ideias brilhantes. A ecologia se tornou viva para mim, pulsante e em cores de palmeiras e palmitos.

A todos os meus ajudantes de campo, que doaram seu tempo, suas habilidades (incluindo a culinária), seus ensinamentos e companheirismo durante todos esses campos, debaixo de chuva, sol e mosquitos! Muito obrigada aos guias Danilo E. Ferreira (PECB), Paulo S. Toledo, Abner, Lino, Domingos Domiciano e João (NSV), Julio de Souza Jr. e Claudio Bernardo (PEIC), Aparecido D. Oliveira e Gilberto T. Rodrigues (PEI), Dorival Roberto dos Santos (Bicudo) e João Ivomar de Araujo (PEIB), e aos amigos que me auxiliaram nas coletas, Camila Galvão, Mariana Landis, Laura Romano, Yuri Ribeiro, Eduardo Coladetti, Vinicius Rezende, Talita Lázaro, Bárbara Nascimento, André, Marie Lemerle, Laís Lautenschlager, Nathalia Zanetti, Cassiano Martins, Dáfini L. Bruno, Bruna Pacheco, Sean Keuroghlian-Eaton, Gabrielle Beca, Monique Cunha, Némo Ben Chéhida e Neusa Klain Carreira. Definitivamente eu não teria conseguido sem a ajuda de vocês.

Ao Dr. Wesley Dáttilo pela enorme colaboração e amizade, por receber-me em seu laboratório e me ensinar que redes de interações são fantásticas! A INECOL – Instituto de Ecología por autorizar meu estágio em Xalapa, México. También a los nuevos y buenos amigos que hize en el lab. Gracias por compartir el espacio, el conocimiento, los fuertes abrazos y las sonrisas. En especial a Diana A. Ahuatzin-Flores, Pedro Luna y Eric J. Corro.

To Dr. Jedediah Brodie that generously received me in his lab and taught me much more than ecology and statistical modelling, to the University of Montana for authorizing my stay in Missoula, United States and to dear American, Chinese, Indian, Malaysian friends who made this lab an incredible place of learning and friendship.

Ao Dr. Alexandre Percequillo, pela imensa ajuda na identificação dos pequenos mamíferos, muito obrigada pelos ensinamentos preciosos que me deixaram fascinada por esses pequenos animais.

Ao Dr. Marcelo Magioli, Ms. Roberta M. Paolino, Dr. Tadeu Oliveira, Dr. Ronaldo G. Morato e Dr. Peter Crawshaw, pela ajuda na identificação dos felinos, aprendi muito com os comentários de vocês.

Ao Dr. Pedro Jordano, Dra. Carine Emer, Dr. Nacho Villar, Dr. Marcelo Magioli, Ms. Alex Bovo, Ms. Henrique Villas Boas Concone e Dr. Mathias M. Pires pelas valiosas orientações e sugestões durante todo o desenvolvimento deste projeto.

Aos gestores das Unidades de Conservação do Parque Estadual Carlos Botelho (José Luiz Camargo Maia e Pietro de Oliveira Scarascia), PE Intervales (Thiago Borges Conforti), PE da Ilha do Cardoso (Edison Nascimento), PE de Ilhabela (Maria Inez Moura Fazzini Biondi, Danilo Amaral e Chico Honda, e Marcos Aurélio Alves do Nascimento – chefe de pesquisa) e PE da Serra do Mar, Núcleo de Santa Virginia (João Paulo Villani), pelo suporte e autorização para as coletas de dados.

A FHO-Uniararas, especialmente aos reitores Dr. José A. Mendes e Dr. Olavo Raymundo Jr e meu querido coordenador, Ms. Carlos E. Signorini, por me apoiarem desde o início e darem várias concessões para que eu desenvolvesse o projeto do Doutorado. Também aos meus amigos de profissão, queridos professores que me inspiram na arte de ensinar, em especial ao prof. Bibó Bozzini, que partilha semanalmente minhas ansiedades e nossas aulas. Agradeço também a todos os meus alunos e orientados, que entenderam e respeitaram esse tempo, sempre me dando palavras de carinho e incentivo. Vocês são incríveis!

Aos membros do meu comitê de acompanhamento, pelas preciosas sugestões e boas conversas entre plantas e bichos, Dra. Alessandra Penha, Dr. Milton Ribeiro, Dr. Pedro Brancalion e Dr. Sergius Gandolfi.

A FAPESP pelo financiamento dos projetos Consequências Ecológicas da Defaunação na Floresta Atlântica (2014/01986-0) e Ecologia Trófica, Diversidade Funcional e Ocorrência de Mamíferos na Floresta Atlântica (2014/09300-0) que subsidiaram meus campos e coleta de dados.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida no último e decisivo ano do Doutorado.

Ao Programa de Pós-Graduação Interunidades em Ecologia Aplicada, foi uma honra poder participar deste Programa incrível, e um agradecimento especial a Mara Casarin, que sempre me ajudou em todas as angústias e trâmites institucionais.

Ao IDEA Wild pela doação das armadilhas fotográficas.

A todos os amigos do Laboratório de Ecologia e Manejo da Fauna Silvestre (LEMaC) da ESALQ e do Laboratório de Biologia da Conservação (LaBiC) da Unesp de Rio Claro, pelas boas conversas, discussões pertinentes e abraços em momentos bastante oportunos.

Ao Laboratório de Reprodução e Genética de Espécies Arbóreas (LARGEA) da ESALQ, em especial ao Dr. Paulo Kageyama (*in memoriam*) e a Elza M. Ferraz por me permitirem utilizar o espaço do laboratório para os testes de germinação.

Aos meus amigos, Dáfini Bruno e Cassiano Martins, pela imensa ajuda na triagem dos dados e experimentos laboratoriais, pela boa prosa e por entenderem os prazos curtos e as cobranças; a Monique Cunha, pelo auxílio em campo e amizade incondicional e ao Dudu Coladetti, pelas belíssimas fotográficas deste projeto. Minha eterna gratidão a vocês.

Ao meu companheiro de vida, Jorge Velez, por entender minhas ausências, fazer parte dessa caminhada e partilhar comigo o amor pelas florestas tropicais e sua fauna exuberante. Te quero mi amor!

Aos meus pais, Tite e Neusa, por escutarem sobre antas, veados, queixadas e palmitos todo esse tempo, por me darem suporte e amor. Vocês são parte fundamental de tudo isso, amo vocês.

SUMÁRIO

RESUMO.....	09
ABSTRACT.....	10
LISTA DE FIGURAS.....	11
LISTA DE TABELAS.....	13
INTRODUÇÃO GERAL.....	15
REFERÊNCIAS.....	16
CAPITULO 1: FRUGIVORIA POR MAMÍFEROS NA FLORESTA ATLÂNTICA.....	
Resumo.....	19
Abstract.....	19
1 INTRODUÇÃO.....	20
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	23
2.1 Áreas de estudo.....	23
2.2 Delineamento amostral.....	25
2.3 Análises de dados.....	26
3 RESULTADOS.....	27
3.1 Plantas visitadas e frutos removidos.....	27
3.2 Frugívoros visitantes.....	33
4 DISCUSSÃO.....	36
4.1 Plantas visitadas e frutos removidos.....	36
4.2 Frugívoros visitantes.....	37
5 CONCLUSÕES.....	38
REFERÊNCIAS.....	39
CAPITULO 2: EMPOBRECIMENTO DAS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-FRUGÍVORO EM UMA FLORESTA TROPICAL HIPERDIVERSA.....	
Resumo	45
Abstract.....	45
1 INTRODUÇÃO.....	46
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	48
2.1 Áreas de estudo.....	48

2.2 Delineamento amostral.....	49
2.3 Análises de rede.....	49
2.4 Variável independente.....	51
3 RESULTADOS.....	52
3.1 Esforço amostral.....	52
3.2 A estrutura das redes de interação planta-frugívoro.....	53
3.3 Espécies e grupos importantes nas redes.....	58
4 DISCUSSÃO.....	59
4.1 Redes de frugívoros na Floresta Atlântica.....	59
4.2 Espécies e grupos importantes nas redes.....	61
5 CONCLUSÕES.....	62
REFERÊNCIAS.....	63
CAPITULO 3: UMA QUESTÃO DE TAMANHO E MEDO: COMPETIÇÃO E RISCO DE PREDACÃO ENTRE PREDADORES E FRUGÍVOROS.....	69
Resumo.....	69
Abstract.....	69
1 INTRODUÇÃO.....	70
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	71
2.1 Áreas de estudo.....	71
2.2 Coleta de dados.....	73
2.3 Análises de dados.....	74
3 RESULTADOS.....	75
4 DISCUSSÃO.....	79
REFERÊNCIAS.....	80
CONCLUSÕES GERAIS.....	85
REFERÊNCIAS.....	87
APÊNDICES.....	89

RESUMO

Interações frugívoro-planta e suas relações com predadores em um gradiente de defaunação na Floresta Atlântica

Os frugívoros desempenham papel fundamental na regeneração e controle de plantas em florestas tropicais, por meio da dispersão e predação de sementes. Na floresta Atlântica, as populações dos grandes frugívoros encontram-se altamente ameaçadas pela defaunação e fragmentação do habitat o que pode comprometer as interações e consequentemente os serviços ecológicos prestados pela fauna. Meu objetivo neste estudo, foi identificar os principais mamíferos que atuam na frugivoria na Floresta Atlântica, analisar as redes de frugivoria entre mamíferos, aves e plantas em um gradiente de defaunação e também avaliar as relações entre predadores e frugívoros diante do contexto da defaunação na Floresta Atlântica. Para isso, instalei armadilhas fotográficas sob árvores que estavam frutificando em seis áreas da Floresta Atlântica no sudeste de São Paulo e averiguamos a atuação dos visitantes e frugívoros. Para atender aos objetivos, utilizei análises de regressão linear, modelos de rede de interações e modelos lineares generalizados. Encontrei que as principais plantas que tiveram seus frutos removidos pertencem a família das Myrtaceae, Arecaceae e Rubiaceae e os principais frugívoros que removeram frutos foram majoritariamente predadores de sementes, como o esquilo (*Guerlinguetus brasiliensis*), pequenos roedores em geral, as queixadas (*Tayassu pecari*) e a paca (*Cuniculus paca*). Identifiquei que apenas um baixo percentual do número de visitas (5,6%), culminaram em frugivoria e que mesmo em áreas com baixo grau de defaunação, a frugivoria foi realizada principalmente por pequenos roedores e aves generalistas. Por fim, encontrei que pequenos frugívoros evitam temporalmente áreas com alta frequência dos grandes frugívoros e que os grandes frugívoros evitam os potenciais predadores. Porém, em áreas com alto grau de defaunação, esse padrão de visita não nem sempre é encontrado em todos os grupos estudados. Os resultados indicam que a defaunação pode alterar as interações entre plantas, frugívoros e predadores na Floresta Atlântica e que atualmente, os principais frugívoros que atuam na remoção de frutos no chão da floresta, são os pequenos e médios mamíferos e aves generalistas. As alterações nas interações de frugivoria poderá afetar quantitativamente e qualitativamente, os processos seguintes, como a dispersão de sementes e o recrutamento de plântulas.

Palavras-chave: Floresta Atlântica; Frugivoria; Roedores; Defaunação

ABSTRACT

Frugivore-plant interactions and their relationships with predators on a defaunation gradient in the Atlantic Forest

The frugivores play a fundamental role in the regeneration and control of plants in tropical forests, through seed dispersal and predation. In the Atlantic forest, large vertebrates are highly threatened by habitat deforestation and fragmentation, which may compromise interactions and consequently ecological services provided by wildlife. The objective of this study was to identify the main frugivores species in the Atlantic Forest, to analyze the frugivory networks between mammals, birds and plants in a defaunation gradient, as well as to evaluate the relationships between predators and frugivores in the context of Atlantic Forest defaunation. To this end, we installed cameras trap under trees that were fruiting in six areas of the Atlantic Forest in southeastern São Paulo and investigated the performance of visitors and frugivores. To meet our objectives, we used linear regression analyzes, network models of interactions and generalized linear models. We found that the main plants that had their fruits removed belong to the family Myrtaceae, Arecaceae and Rubiaceae and the main frugivores that removed fruits are mostly seed predators, such as paca, squirrel, small rodents in general and white-lipped peccary. We also suggest that only a small percentage of the number of visits was aimed at frugivory and that even in areas with low defaunation, frugivory is mainly carried out by small rodents and generalist birds. Finally, we find that small frugivores temporarily avoid areas with high frequency of large frugivores and that large frugivores avoid potential predators. However, in areas with high defaunation, this pattern of avoidance is not always found in all groups studied. Our results suggest that the defaunation is altering the interactions between plants, frugivores and predators in the Atlantic Forest, and that the main frugivores that act to remove fruits on the forest floor are small and medium mammals and generalist birds. Changes in frugivory interactions may affect quantitatively and qualitatively the following processes, such as seed dispersal and seedling recruitment.

Keywords: Atlantic Forest; Frugivory; Rodents; Defaunation

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1: FRUGIVORIA POR MAMÍFEROS NA FLORESTA ATLÂNTICA

- Figura 1. Modelo hipotético das relações entre a biomassa dos frugívoros e o tempo de visita (em minutos) (A); a biomassa dos frugívoros e o número de visitas (B); o tamanho do fruto e ou semente em relação a biomassa dos frugívoros (C) e o tamanho do fruto e ou semente e o número de visitas (D), na Floresta Atlântica..... 22
- Figura 2. Localização das seis áreas de estudo na Floresta Atlântica, Brasil. À esquerda, as áreas protegidas amostradas (os retângulos dentro dos mapas representam as áreas amostradas) e à direita, a localização das áreas no mapa. Parques do Estado de São Paulo: 1. Intervales, 2. Carlos Botelho, 3. Núcleo de Santa Virginia - Vargem Grande, 4. Núcleo de Santa Virginia - Itamambuca, 5. Ilha do Cardoso e 6. Ilhabela..... 23
- Figura 3. Exemplo de armadilha fotográfica instalada em uma das áreas de estudo. Na área de projeção da câmera, os frutos eram distribuídos para aumentar a chance de um frugívoro ser detectado..... 26
- Figura 4. Espécies de fruteiras com o maior número de registros de frugivoria. 1. *Posoqueria latifolia*, 2. *Virola bicuhyba*, 3. *Euterpe edulis* e *Psidium* sp..... 28
- Figura 5. Relação entre o tamanho do fruto e da semente (transformados em log10) e o número de visitas de frugivoria..... 31
- Figura 6. Taxa de remoção de frutos por espécie, ao longo do período amostral de 30 dias..... 32
- Figura 7. Período de atividade de frugivoria contabilizado pelo número de visitas nas fruteiras amostradas. Ungulados (*Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Mazama* sp. e *Tapirus terrestris*), *Cuniculus paca*, *Guerlinguetus brasiliensis* e pequenos roedores..... 35

CAPITULO 2: EMPOBRECIMENTO DAS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-FRUGÍVORO EM UMA FLORESTA TROPICAL HIPERDIVERSA

Figura 1. Taxa de visita nas fruteiras por aves e mamíferos em áreas com alta e baixa defaunação na Floresta Atlântica, Brasil.....	52
Figura 2. A rede de plantas-frugívoros na Floresta Atlântica, Brasil (áreas de alta e baixa defaunação) conectadas por interações (linhas cinzas) entre plantas e frugívoros (mamíferos e aves).....	54
Figura 3. Papéis de diferentes espécies de aves e mamíferos frugívoros e plantas dentro das redes de interações na Floresta Atlântica. A variável de conectividade dentro do módulo (z) descreve o número padronizado de interações de uma espécie em comparação com outras espécies de seu módulo. A variável de conectividade entre os módulos (c) descreve a distribuição da interação de uma dada espécie através de espécies parceiras em diferentes módulos.....	57
CAPITULO 3: UMA QUESTÃO DE TAMANHO E MEDO: COMPETIÇÃO E RISCO DE PREDACÃO ENTRE PREDADORES E FRUGÍVOROS	
Figura 1. Mapa do Brasil mostrando a localização da Floresta Atlântica (cinza) e as localizações das áreas de estudo amostradas (Parques Estaduais: 1. Serra do Mar - Santa Virgínia, Itamambuca e 2. Vargem Grande; 3. Ilhabela; 4. Carlos Botelho; 5. Intervales e 6. Ilha do Cardoso).....	73
Figura 2. Frequência absoluta de grandes e pequenos predadores e grandes e pequenos frugívoros durante o dia e a noite.....	77
Figura 3. Relações significativas de co-ocorrência entre grupos funcionais durante o dia e a noite. Os coeficientes do modelo ($\pm$ SE) e os valores P são mostrados para os resultados da frequência de detecção.....	78
APÊNDICE B: CAPITULO 2	
Figura S1. Módulos na matriz de interação planta-frugívoro. A matriz mostra os módulos mais comuns.....	106

LISTA DE TABELAS

CAPITULO 1: FRUGIVORIA POR MAMÍFEROS NA FLORESTA ATLÂNTICA

Tabela 1. Esforço de amostragem em horas (H), número de visitas (V) e número de visitas relativo a 200 h (V.200hrs) para registros gerais de visita (V.), registros de forrageio (For.) e de frugivoria (Fru.)..... 29

Tabela 2. Número de visitas de frugivoria (com remoção de frutos) de acordo com cada espécie de fruto amostrada nas seis áreas de estudo..... 34

CAPITULO 2: EMPOBRECIMENTO DAS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-FRUGÍVORO EM UMA FLORESTA TROPICAL HIPERDIVERSA

Tabela 1. Descritores das redes de interação entre plantas e frugívoros (aves e mamíferos) em seis áreas da Floresta Atlântica, no sudeste do Brasil..... 55

CAPITULO 3 - UMA QUESTÃO DE TAMANHO E MEDO: COMPETIÇÃO E RISCO DE PREDACÃO ENTRE PREDADORES E FRUGÍVOROS

Tabela 1. Número de visitas de mamíferos em todas as áreas de estudo (Total), em áreas com baixa defaunação (BD) e em áreas de alta defaunação (AD), classificadas de acordo com seus grupos funcionais..... 75

Tabela 2. Frequência e duração das visitas de grandes e pequenos predadores e frugívoros em noites com maior iluminação lunar. Coeficientes do modelo ($\pm$ SE) e valores de P são mostrados..... 78

APÊNDICE A: CAPITULO 1

Tabela S1. Locais de instalação das armadilhas fotográficas na Floresta Atlântica, espécies de fruteiras onde as armadilhas foram instaladas e data de instalação..... 89

Tabela S2. Relação das espécies de fruteiras, as famílias pertencentes e os tamanhos médios dos frutos e sementes (mm) nas seis áreas de estudo, na Floresta Atlântica..... 97

Tabela S3. Famílias de espécies arbóreas (fruteiras) que tiveram maior remoção de frutos por frugívoros nas seis áreas de estudo, da Floresta Atlântica, considerando 200 horas de amostragem.....	98
--	----

APÊNDICE B: CAPÍTULO 2

Tabela S1. Abundância de visitas (V) e frugivoria (F) por aves e mamíferos na Floresta Atlântica, Brasil.....	99
Tabela S2. Índice de defaunação das áreas amostradas na Floresta Atlântica, Brasil. O índice é baseado na frequência de espécies de mamíferos de médio e grande porte e sua biomassa na área de referência e na área de estudo (Giacomini e Galetti, 2013).....	105
Tabela S3. Contribuição das plantas, aves e mamíferos para o aninhamento em áreas com alta defaunação.....	108
Tabela S4. Força de interação entre espécies de mamíferos, aves e plantas em áreas com alta e baixa defaunação na Floresta Atlântica, Brasil.....	109

APÊNDICE C: CAPÍTULO 3

Tabela S1. Relações entre a duração das visitas por diferentes grupos funcionais em todas as áreas, mostrando o coeficiente do modelo (β), erro padrão (SE) e valor-p.....	111
Tabela S2. Relações entre a frequência absoluta de detecção de diferentes grupos funcionais em todas as áreas e em áreas com baixa e alta defaunação (respectivamente), mostrando o coeficiente do modelo (β), erro padrão (SE) e valor-p.....	112

INTRODUÇÃO GERAL

Em florestas tropicais o processo de frugivoria e consequente dispersão de sementes é fundamental para a regeneração de plantas de frutos carnosos (Herrera 2003). Os vertebrados desempenham muito bem esse papel, sendo responsáveis pela dispersão de até 94% de todas as espécies florestais (Jordano 2000). Os frugívoros que atuam no processo de dispersão, podem facilitar o deslocamento da semente a distâncias maiores, diminuindo assim as chances de mortalidade e aumentando a probabilidade de colonizar sítios propícios a germinação (Janzen 1970). Além disso, podem determinar a distribuição das sementes e, consequentemente das plantas, no espaço (Howe 1989).

O papel desempenhado pelos frugívoros na regeneração das plantas irá diferir qualitativamente e quantitativamente, dependendo da sua dieta, padrões funcionais e de movimento e especialmente o tamanho do corpo (Schupp et al. 2010). Os grandes mamíferos frugívoros, por exemplo, se alimentam de uma vasta variedade de frutos, conseguem dispersar sementes grandes e caminhar longas distâncias (Bueno et al. 2013; Fuzessy et al. 2018), enquanto que pequenos frugívoros, como roedores, tendem a se alimentar de frutos menores, em menor quantidade e geralmente contribuem mais para a predação de sementes, quando comparados aos grandes frugívoros (Forget 1990; DeMattia et al. 2006).

As interações de frugivoria entre mamíferos e plantas podem ser alteradas em florestas que sofrem com a defaunação. A defaunação é um processo gradual e que nem sempre é fácil de ser identificado e mensurado. Um dos desafios ao se estimar a defaunação, está em identificar e valorar os fatores que podem contribuir para o processo de perda de grandes espécies ao longo do tempo, como a caça (Stafford et al. 2017), a expansão agrícola e urbana (Ribeiro et al. 2009), a perda e a fragmentação do hábitat (Fahrig 2003). Em florestas tropicais, a defaunação atinge principalmente os mamíferos, como os grandes herbívoros, grandes frugívoros e predadores que estão sob ameaças de extinção (Peres e Palacios 2007; Bogoni et al. 2018). Na Floresta Atlântica, por exemplo, 80% das áreas de remanescente florestais contínuos, não apresentam mais pelo menos uma espécie chave de frugívoro, como o muriqui (*Brachyteles* spp.), a queixada (*Tayassu pecari*) e a anta (*Tapirus terrestris*), ou de predador de topo, como a onça pintada (*Panthera onca*) (Jorge et al., 2013).

A defaunação pode causar efeitos diversos na dinâmica das interações entre plantas e frugívoros, na comunidade de plantas e também na dinâmica populacional entre predadores e presas. Na falta de grandes frugívoros, o número de roedores e predadores de sementes pode aumentar (Galetti et al. 2015) e a dispersão de sementes grandes pode diminuir, causando a agregação de plântulas próximas a planta-mãe (Kurten 2013). A estrutura e dinâmica espacial

da população de árvores também pode ser alterada, diminuindo a diversidade de espécies ao longo do tempo (Harrison et al. 2013) e aumentando a dominância de outras espécies (Kurten 2013). Além disso, o declínio populacional de carnívoros, que atuam como predadores, pode desencadear um efeito cascata que irá afetar a população de presas (Dirzo et al. 2014) e comprometer o controle *top-down* da abundância de presas (Power 1992; Soria-Díaz et al. 2017).

Diante deste grande contexto, busquei identificar quais são os principais frugívoros atuantes na Floresta Atlântica, analisar como estão estabelecidas as redes de frugivoria entre aves, mamíferos e plantas, levando em consideração o gradiente de defaunação das áreas estudadas e, por fim, avaliar como estão organizadas as relações entre predadores e frugívoros e se essas relações se alteram diante do cenário da defaunação. Para isso, estruturei a tese em três capítulos:

Capítulo 1. Frugivoria por mamíferos na Floresta Atlântica.

Capítulo 2. Empobrecimento das redes de interação planta-frugívoro em uma floresta tropical hiperdiversa (submetido ao *Biodiversity and Conservation*).

Capítulo 3. Uma questão de tamanho e medo: competição e risco de predação entre predadores e frugívoros (em revisão no *Journal of Mammalogy*).

REFERÊNCIAS

- Bogoni JA, Pires JSR, Graipel ME, et al (2018) Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium-to large-bodied mammal fauna? *PLoS One* 13:1–23.
- Bueno RS, Guevara R, Ribeiro MC, et al (2013) Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores. *PLoS One* 8:e56252.
- DeMattia EA, Rathcke BJ, Curran LM, et al (2006) Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica* 38:196–202.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, et al (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* (80-) 345:401–406.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
- Forget PM (1990) Seed dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 6:459–468.

- Fuzessy LF, Janson C, Silveira FAO (2018) Effects of seed size and frugivory degree on dispersal by Neotropical frugivores. *Acta Oecologica* 93:41–47. Galetti M, Guevara R, Neves CL, et al (2015b) Defaunation affect population and diet of rodents in Neotropical rainforests. *Biol Conserv* 190:2–7.
- Harrison RD, Tan S, Plotkin JB, et al (2013) Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecol Lett* 16:687–694.
- Herrera CM (2003) Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) *Plant–Animal Interactions: an evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, UK, pp. 185–208.
- Howe HF (1989) Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417–426.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104:501–528.
- Jordano P (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB Publishing, Wallingford, UK, pp 125-165.
- Jorge MLSP, Galetti M, Ribeiro MC, Ferraz KMPMB (2013) Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biol. Conserv.* 163:49-57.
- Kurten EL (2013) Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biol Conserv* 163:22–32.
- Peres CA, Palacios E (2007) Basin-Wide Effects of Game Harvest on Vertebrate Population Densities in Amazonian Forest: Implications for Animal-Mediated Seed Dispersal. *Biotropica* 39:304–315.
- Power ME (1992) Top-Down and Bottom-Up forces in food webs: Do plants have primacy. *Ecology* 73:733–746.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytol* 188:333–353.
- Soria-Díaz L, Fowler MS, Monroy-Vilchis O (2017) Top-down and bottom-up control on cougar and its prey in a central Mexican natural reserve. *Eur J Wildl Res* 63:73.
- Stafford CA, Preziosi RF, Sellers WI (2017) A pan-neotropical analysis of hunting preferences. *Biodivers Conserv* 26:1877–1897.

CAPITULO 1

FRUGIVORIA POR MAMIFEROS NA FLORESTA ATLÂNTICA

Daiane Cristina Carreira¹, Katia Maria Paschoaletto Micchi de Barros Ferraz² e Mauro Galetti³

¹ Programa Interunidades de Pós Graduação em Ecologia Aplicada, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ² Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ³ Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista.

Resumo

A Floresta Atlântica brasileira apresenta-se como um *hotspot* de diversidade entre as demais florestas tropicais do mundo. Apesar de sua alta diversidade e importância ecológica, a floresta encontra-se sob alto grau de ameaça. Entre as espécies chaves para manutenção da dinâmica florestal, incluindo os processos de frugivoria e dispersão de sementes, estão os mamíferos frugívoros. Nosso objetivo neste estudo foi analisar a comunidade de frugívoros e suas relações com os frutos carnosos disponíveis no solo da floresta. Para isso, instalamos armadilhas fotográficas sob árvores frutificando em seis áreas da Floresta Atlântica do sudeste de São Paulo, identificamos e contabilizamos as ações dos mamíferos visitantes e a remoção dos frutos. Nossos resultados mostraram que as espécies de plantas que mais tiveram frutos removidos pertencem as famílias Myrtaceae, Rubiaceae e Arecaceae, sendo que frutos maiores ($> 1,2$ cm), tiveram maior taxa de visitação ($p = 0,00$). Os principais frugívoros detectados removendo frutos foram *Guerlinguetus brasiliensis*, pequenos roedores em geral, *Tayassu pecari* e *Cuniculus paca* – que removeram principalmente frutos de palmito (*Euterpe edulis*). Os ungulados e esquilos foram mais ativos na frugivoria durante o dia, enquanto que a paca e os roedores de pequeno porte a noite. Não encontramos relações significativas entre a biomassa dos frugívoros e o número de visitas, tempo de visita ou tamanho do fruto removido. Nossos resultados mostraram que os frutos das principais famílias de plantas da Floresta Atlântica servem de recurso para os frugívoros e que os mamíferos que mais removem frutos, são em sua maioria, predadores de sementes. Apesar da alta diversidade florestal, apenas um pequeno grupo de mamíferos participaram do processo de frugivoria na Floresta Atlântica. Porém, essas interações podem beneficiar e favorecer a dinâmica florestal, principalmente por meio do estabelecimento e controle populacional de plantas.

Palavras-chave: Myrtaceae; Arecaceae; *Euterpe edulis*; Roedores; Ungulados.

Abstract

The Brazilian Atlantic Forest presents itself as a hotspot of diversity among the world's other rainforests. Despite its high diversity and ecological importance, the forest is currently under a high degree of threat. Among the key species for the maintenance of forest dynamics, including the processes of frugivory and seed dispersal, are the frugivores mammals. Our objective in this study was to analyze the frugivores community and its relationships with the fleshy fruits available in the forest floor. For this, we installed cameras trap under fruit trees in

six areas of the Atlantic Forest in the southeast of São Paulo, identified and counted the actions of visiting mammals and the removal of the fruits. Our results showed that the species of plants that had the most fruits removed belong to the families Myrtaceae, Rubiaceae and Arecaceae, and larger fruits ($> 1,2$ cm) had a higher rate of visitation ($p = 0,00$). The main frugivores detected by removing fruits were *Guerlinguetus brasiliensis*, *Cuniculus paca*, rodents in general and *Tayassu pecari* - which mainly removed palm fruit (*Euterpe edulis*). The ungulates and squirrels were more active in the frugivory during the day, while the paca and the other small rodents at night. We did not find relationships between the frugivores biomass and the number of visits, time of visit or size of the fruit removed. Our results showed that the fruits of the main Atlantic Forest plant families serve as a resource for the frugivores and that the frugivores that most remove fruits are mostly seed predators. Despite the high forest diversity, only a small group of mammals participate in the process of frugivory in the Atlantic Forest. However, these interactions can benefit and favor the forest dynamics, mainly through the establishment and population control of plants.

Keywords: Myrtaceae; Arecaceae; *Euterpe edulis*; Rodents; Ungulates.

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica faz parte do seletor grupo de *hotspots* (Myers et al. 2010) que abrigam metade da diversidade biológica do planeta (Laurance 2009) e que está fortemente ameaçada pela expansão agrícola e urbana (Ribeiro et al. 2009) e também pela caça ilegal (Galetti et al. 2009). Os altos índices de defaunação na Floresta Atlântica afetam principalmente os carnívoros, predadores de topo, grandes mamíferos e grandes herbívoros (Bogoni et al. 2018). O desaparecimento ou a baixa densidade populacional dos grandes mamíferos, especialmente aqueles que incluem frutos em sua dieta, pode comprometer as diversas interações entre esses animais e as plantas (Dirzo e Miranda 1991; Wright 2003).

Os mamíferos frugívoros-herbívoros são peças fundamentais nas interações com as plantas em florestas tropicais (Janzen 1970), visto que podem se tornar efetivos dispersores de sementes, quando consomem os frutos e deixam as sementes intactas em sítios distantes da planta-mãe e propícios para a germinação e desenvolvimento (Schupp 1993). As características dos frutos é que irão determinar quais serão seus principais consumidores e dispersores (Van der Pijl 1982; Gautier-Hion et al. 1985), algumas delas, como o tamanho (McKey 1975; Jordano 1995), a palatabilidade, o conteúdo nutricional (Herrera 1982; Cazetta et al. 2008), a fenologia e a disponibilidade nos sítios (Morellato et al. 1999), podem auxiliar nas chances do fruto ser removido e ter suas sementes dispersas ou predadas.

Os frugívoros podem estabelecer relações mutualísticas com as plantas determinando as áreas de distribuição, abundância e diversidade das plântulas (Nathan e Muller-Landau 1999; Beck et al. 2013) ou antagonistas, como no caso da predação de sementes, estabelecendo um controle reprodutivo de plântulas. Algumas espécies de frugívoros podem atuar

simultaneamente como dispersora eficaz e predadora de sementes, como no caso dos animais que armazenam sementes (Hulme 1998; Vander Wall e Beck 2012). Neste caso, o tamanho da semente será um fator importante para determinar se a semente será predada ou enterrada (Hulme 1998). No caso de serem enterradas, ainda há a possibilidade do frugívoro esquecer o local que depositou a semente, armazenar mais do que pode consumir ou morrer antes de recuperá-la (Iluz 2011), facilitando o processo germinativo. Desta forma, as estratégias de dispersão de sementes facilitadas pelos frugívoros podem apresentar diversas adaptações, tanto pela planta – que busca garantir uma dispersão eficaz quanto pelo animal, que irá usar os recursos energéticos de forma eficiente (Schupp et al. 2017).

Nesse estudo, nosso objetivo foi descrever a comunidade de frugívoros e suas relações com os frutos carnosos disponíveis no solo da floresta a partir das seguintes questões: 1. Quais espécies arbóreas apresentam maiores taxas de remoção de frutos por frugívoros? 2. Quais frugívoros removem mais frutos, quais períodos são mais ativos e qual a sua relação primariamente com as sementes (potencial dispersor ou predador)? 3. Há uma relação entre a biomassa do frugívoro e a taxa de remoção de frutos, considerando o número de visitas para frugivoria e o tempo de visita em áreas com disponibilidade de frutos? 4. Há uma relação entre a biomassa do frugívoro e o tamanho do fruto? Frugívoros maiores tendem a remover mais frutos grandes? 5. Frutos maiores recebem maior taxa de visitas? Para elucidar as questões experimentais de 3 a 5, elaboramos o gráfico hipotético abaixo (Fig. 1).

Figura 1. Modelo hipotético das relações entre a biomassa dos frugívoros e o tempo de visita (em minutos) (A); a biomassa dos frugívoros e o número de visitas (B); o tamanho do fruto e ou semente em relação a biomassa dos frugívoros (C) e o tamanho do fruto e ou semente e o número de visitas (D), na Floresta Atlântica.

De acordo com o nosso modelo hipotético, esperávamos que grandes frugívoros passassem mais tempo em áreas com disponibilidade de frutos (forrageando) e realizassem mais visitas quando comparados aos pequenos frugívoros. Isso porque frugívoros menores tendem a evitar temporalmente áreas frequentadas por grandes frugívoros a fim de diminuir a competição por recursos (Carothers e Jakšić 1984). Em relação a remoção de frutos, esperávamos que quanto maior a biomassa do frugívoro maiores seriam os frutos por eles removidos, devido a relação de alta dependência entre o tamanho do fruto e o tamanho do animal capaz de removê-lo (McKey 1975; Jordano 1995). Além disso, frutos maiores receberiam mais visitas de frugívoros.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Nós realizamos este estudo, em seis áreas de Floresta Atlântica localizada em Unidades de Conservação (UCs) estaduais de São Paulo (Fig. 2). Quatro áreas pertencem a dois grandes contínuos florestais: a Serra do Paranapiacaba e a Serra do Mar e duas áreas são ilhas continentais.

Figura 2. Localização das seis áreas de estudo na Floresta Atlântica, Brasil. À esquerda, as áreas protegidas amostradas (os retângulos dentro dos mapas representam as áreas amostradas) e à direita, a localização das áreas no mapa. Parques do Estado de São Paulo: 1. Intervales, 2. Carlos Botelho, 3. Núcleo de Santa Virgínia - Vargem Grande, 4. Núcleo de Santa Virgínia - Itamambuca, 5. Ilha do Cardoso e 6. Ilhabela.

2.1.1 Parque Estadual Carlos Botelho (PECB)

O Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) está localizado no município de São Miguel Arcanjo/SP, na Serra do Paranapiacaba, entre as coordenadas 24° 06' S e 47° 47' O. Abrange uma área total de 37.794 ha, com temperatura que varia entre 17°C a 22°C, precipitação em torno de 1.700 a 2.400 mm (São Paulo, 2008) e clima do tipo Cfb (úmido sem estiagem) (Köppen, 1948). O Parque foi criado em 1982 e junto com outras áreas (interligado pelo Parque Estadual Intervales, Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira e Estação Ecológica do Xitué) compõe o *Continuum* Florestal da Serra do Paranapiacaba, um dos maiores remanescentes de

Floresta Atlântica, ocupando cerca de 460.000 ha. A área selecionada está localizada na parte alta do PECB (Base de São Miguel Arcanjo) (São Paulo 2008a).

A fitofisionomia predominante é de Floresta Ombrófila Densa, do bioma de Floresta Atlântica, com pequenos trechos de reflorestamento com Pinheiro-do-Paraná (*Araucaria angustifolia*) e atualmente conta com remanescentes de florestas primárias e secundárias em diferentes estádios de sucessão (São Paulo 2008a).

2.1.2 Parque Estadual Intervales (PEI)

O PEI está localizado na Serra de Paranapiacaba (24 ° 15' S, 48 ° 10' O) e possui uma área de 41.704 ha. A base está localizada no município de Ribeirão Grande/SP. O clima é do tipo tropical superúmido, sem períodos de déficit hídrico e com intensa precipitação o ano todo (média anual de 1.700 mm), com temperatura média de 21°C (São Paulo, 2008). A vegetação é ombrófila densa com áreas de floresta primária e pouca intervenção antrópica (IBGE, 1991). A fauna do parque, abriga espécies ameaçadas, como os muriquis (*Brachyteles arachnoides*) e as onças pintadas (*Panthera onca*) (São Paulo 2008b).

2.1.3 Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virgínia: Base de Itamambuca (NSV-I) e Vargem Grande (NSV-VG)

O Núcleo Santa Virgínia pertence ao Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), criado em 1977 e está localizado nas coordenadas 23°25'S a 44°50'O. O Núcleo Santa Virgínia abrange a área do rio Paraibuna e do rio Grande, da bacia do Paraíba do Sul e ocupa uma área de 315.000 ha, situada entre os municípios de São Luiz do Paraitinga, Natividade da Serra, Cunha e Ubatuba, no estado de São Paulo. Apresenta clima úmido sujeito à massa tropical Atlântica e relevo fortemente escarpado com vales e vertentes retilíneas, com altitudes que variam entre 860 e 1.500 m. A temperatura média anual é de 21° com precipitação média de 2.200 mm (São Paulo 2006).

A vegetação nativa original ou antropizada ocupa cerca de 60% da área e é caracterizada pela fitofisionomia ombrófila densa montana e manchas descontínuas de floresta em vias de regeneração, além dessas áreas há também manchas de silvicultura de eucaliptos abandonados com sub-bosque de nativas, capoeiras, capoeirões e reflorestamentos (Villani 1998). Para esta pesquisa foram selecionadas duas áreas do núcleo Santa Virgínia, a base de Itamambuca e a base de Vargem Grande, distantes 16 km entre si.

2.1.4 Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC)

A Ilha do Cardoso pertence ao município de Cananéia e situa-se no extremo sul do Estado de São Paulo com o Estado do Paraná (coordenadas 25°03'S a 48°05'O), na região central do Complexo Estuarino Lagunar de Iguape, Cananéia – Paranaguá que se estende desde a Estação Ecológica Juréia-Itatins (SP) até a cidade de Paranaguá (PR), drenado principalmente pela bacia do Ribeira de Iguape. A área do parque abrange cerca de 15.100 hectares, com altitude que pode chegar a 800 metros. A temperatura média é de 21 °C e a precipitação média de 2.300 mm (São Paulo 2001).

A Ilha do Cardoso tornou-se por decreto federal Parque Estadual em 1962, e refugia em seus diversos ecossistemas, praias, costões rochosos, estuário, rios, restinga, floresta pluvial tropical de planície litorânea, floresta pluvial tropical Atlântica e manguezal. A fauna do PEIC pode ser considerada como semi-defaunada, pois apesar de apresentar quase 80 espécies de mamíferos entre pequenos (terrestres e voadores), médios e grandes (terrestres e aquáticos); algumas espécies como a anta (*Tapirus terrestris*) e a onça pintada (*Panthera onca*) não são mais registradas no PEIC (Nakano 2006; Ingberman et al. 2010).

2.1.5 Parque Estadual de Ilhabela (PEIB)

O PEIB está localizado no município de Ilhabela nas coordenadas 23°57' S a 45°27' O, e ocupa cerca de 85% do município. As áreas naturais foram historicamente ocupadas pela cana-de-açúcar e pequenas indústrias artesanais, apenas no século XX que as atividades foram encerradas e as florestas secundárias voltaram a cobrir grande parte do perímetro da ilha (cerca de 84%). A vegetação atual é do tipo ombrófila densa de planície, submontana e montana, atingindo até 1.300 metros de altitude. A temperatura média é de 22 °C e precipitação média de 1.500 mm (São Paulo 2015).

2.2 Delineamento amostral

Nós instalamos 189 armadilhas fotográficas (Bushnell Trophy Cam, 8MP) sob árvores frutificando nas seis áreas de estudo, sendo 24 câmeras em SV-I, 29 em SV-VG, 35 no PECB, 34 no PEI, 34 no PEIC e 33 no PEIB (Apêndice A – Tabela S1). As câmeras permaneceram funcionando em modo vídeo (30 segundos de filmagem com intervalo de um segundo) por 24hrs durante uma média de 60 dias e eram instaladas de 10 a 30 cm do nível do solo.

Os critérios para seleção das árvores as quais seriam instaladas as câmeras, eram os seguintes: o indivíduo arbóreo deveria apresentar farta frutificação no momento da instalação, os frutos deveriam ser carnosos e atrativos a frugívoros, especialmente mamíferos e as árvores

deveriam apresentar uma distância mínima entre si de 500 metros. Após a seleção da árvore, eram coletados mais frutos (do mesmo indivíduo ou da mesma espécie) e depositados na área de projeção da câmera (Fig. 3). Posteriormente, as imagens eram triadas e as espécies visitantes identificadas bem como o comportamento apresentado durante a filmagem. Os comportamentos foram classificados como passagem – quando o animal apenas passava pela câmera, frugivoria – quando o animal removia frutos e alimentação – quando o animal forrageava, mas não era possível identificar o tipo de recurso. As árvores também foram identificadas e seus frutos e sementes medidos e pesados.

Figura 3. Exemplo de armadilha fotográfica instalada em uma das áreas de estudo. Na área de projeção da câmera, os frutos eram distribuídos para aumentar a chance de um frugívoro ser detectado.

2.3 Análise dos dados

Nós baseamos a frequência de registros no número de visitas de cada indivíduo. Para calcularmos o número de visitas, nós consideramos cada vez que o indivíduo aparecia na câmera e consideramos os registros independentes (contamos como uma nova visita) cada vez que o indivíduo permanecia fora do alcance do vídeo por um minuto. O tempo de visita era contabilizado a partir do momento que o indivíduo aparecia no vídeo até o momento que ele

saia e não retornava (dentro do período de um minuto). Para os cálculos de atividades diárias dos frugívoros, contabilizamos o número de visitas para cada hora do dia (em um período de 24hrs), utilizando a função circular do pacote ggplot, do R (R Core Team 2017).

Nós realizamos análises de regressão linear para averiguar se haviam relações entre a biomassa do frugívoro (kg) e o tempo de frugivoria e/ou número de visitas de frugivoria e entre a biomassa do frugívoro (kg) e o tamanho (mm) dos frutos e sementes, transformados em log 10. Para averiguarmos a taxa de remoção de frutos ao longo do período amostrado, nós utilizamos a taxa de frugivoria (número de visitas em que ocorreram frugivoria) que ocorreu diariamente, contando a partir do primeiro dia de instalação da câmera até o 30º dia. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Core Team 2017).

3 RESULTADOS

3.1 Plantas visitadas e frutos removidos

Nós tivemos um esforço amostral de 5.560 câmeras-dia (139 câmeras operando em média 40 dias), totalizando 136.512 horas de amostragem, sob 27 espécies de plantas pertencentes a 16 famílias nas seis áreas de estudo (Apêndice A – Tabela S2). Considerando o número de visitas (n) relativo a 200 horas (uma vez que cada espécie arbórea teve uma quantidade de horas amostrais diferente), as espécies que apresentaram maior número de visitas (sem considerar a remoção de frutos) foram *Posoqueria latifolia* (43,25 n), *Solanum pseudoquina* (27,45 n), *Parinari excelsa* (16,36 n) e *Cryptocarya mandioccana* (8,53 n). As espécies que apresentaram apenas um registro foram: *Abuta selloana*, *Artocarpus heterophyllus*, *Gomidesia spectabilis* e *Myrcia* sp.

Foram registradas 3.072 visitas de mamíferos (contabilizando passagem, forrageio ou frugivoria), destas 35,15% foram visitas de forrageio e apenas 7,32% foram visitas de frugivoria, com remoção de frutos. Nas visitas de frugivoria, as famílias com maior taxa de visita (n) (considerando 200 horas) foram Myrtaceae (12,7 n), Rubiaceae (2,38 n) e Arecaceae (1,66 n) (Apêndice A – Tabela S3). Já as espécies com maior número de registros de frugivoria (n) foram *Posoqueria latifolia* (11,90 n), *Virola bicuhyba* (6,25 n), *Psidium* sp. (1,87 n) e *Euterpe edulis* (1,12 n) (Fig. 4, Tabela 1).

Figura 4. Espécies de fruteiras com o maior número de registros de frugivoria. 1. *Posoqueria latifolia* (foto Coronado González, Indiana M.), 2. *Virola bicuhyba* (foto própria), 3. *Euterpe edulis* (foto própria) e *Psidium* sp. (foto Caterpillar farm).

Tabela 1. Esforço de amostragem em horas (H), número de visitas (V) e número de visitas relativo a 200 h (V.200hrs) para registros gerais de visita (V.), registros de forrageio (For.) e de frugivoria (Fru.).

Espécie arbórea	H	V	V.200hrs	Hrs.For	V.For	V.200hrs	Hrs.Fru	V.Fru	V.200hrs
<i>Euterpe edulis</i>	51072	1001	3,92	29184	402	2,75	14856	83	1,12
<i>Cryptocarya mandioccana</i>	11016	470	8,53	10728	182	3,39	5472	22	0,8
<i>Parinari excelsa</i>	4584	375	16,36	2880	143	9,93	1560	4	0,51
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	13200	247	3,74	12480	65	1,04	5232	14	0,54
<i>Calophyllum brasiliense</i>	4992	139	5,57	3288	20	1,22	0	0	0
<i>Syagrus pseudococos</i>	10752	137	2,55	9000	20	0,44	6264	12	0,38
<i>Psidium</i> sp.	5784	114	3,94	5496	48	1,75	2352	22	1,87
<i>Posoqueria latifolia</i>	504	109	43,25	504	92	36,51	504	30	11,9
<i>Ocotea</i> sp.	3960	92	4,65	3960	19	0,96	2976	4	0,27
<i>Solanum pseudoquina</i>	408	56	27,45	408	9	4,41	0	0	0
<i>Vantanea compacta</i>	7992	49	1,23	744	2	0,54	1824	1	0,11
<i>Calyptranthes concinna</i>	168	46	0	168	33	39,29	168	14	0
<i>Attalea dubia</i>	4728	44	1,86	2040	3	0,29	2040	2	0,2
<i>Casearia sylvestris</i>	1776	39	4,39	1776	21	2,36	1776	2	0,23
Myrtaceae	1344	35	5,21	1344	3	0,45	1344	3	0,45
<i>Chrysophyllum</i> sp.	1632	26	3,19	1632	6	0,74	1632	2	0,25
<i>Virola bicuhyba</i>	1128	21	3,72	288	9	6,25	288	9	6,25
<i>Rubus fruticosus</i>	960	18	3,75	0	0	0	0	0	0
<i>Geonoma gamiova</i>	1584	17	2,15	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia</i> sp.	1512	13	1,72	0	0	0	0	0	0
<i>Rapanea ferruginea</i>	648	8	2,47	648	2	0,62	648	1	0,31
<i>Symplocos</i> sp.	1704	8	0,94	0	0	0	0	0	0
<i>Psycotria</i> sp.	336	4	2,38	336	1	0,6	0	0	0

<i>Gomidesia spectabilis</i>	72	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcia</i> sp.	1488	1	0,13	0	0	0	0	0	0
<i>Abuta selloana</i>	816	1	0,25	0	0	0	0	0	0
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	1248	1	0,16	0	0	0	0	0	0
Total	136512	3072		20232	1080		7416	225	

Encontramos que quanto maior o tamanho do fruto ($p = 0,00$, $R^2 0,02$) ou da semente ($p = 0,00$, $R^2 0,04$) depositados na área da fruteira, maior foi o número de visitas de frugivoria na fruteira (Fig. 5).

Figura 5. Relação entre o tamanho do fruto e da semente (transformados em log10) e o número de visitas de frugivoria.

Apesar de não encontrarmos um padrão de remoção de frutos ao longo do período amostral, algumas espécies apresentaram maior quantidade de frutos removidos nos primeiros dias a partir da instalação das armadilhas fotográficas, foram elas *Euterpe edulis*, *Posoqueria latifolia*, *Casearia sylvestris* e *Virola bicuhyba* (Fig. 6).

Figura 6. Taxa de remoção de frutos por espécie, ao longo do período amostral de 30 dias. *A.acu* - *Astrocaryum aculeatissimum*, *A.du* - *Attalea dubia*, *C.co* - *Calypttranthes concinna*, *C.ma* - *Cryptocarya mandioccana*, *C.sy* - *Casearia sylvestris*, *E.edu* - *Euterpe edulis*, *Myr* - *Myrtaceae*, *Oco* - *Ocotea* sp., *P.lat* - *Posoqueria latifolia*, *Psi* - *Psidium* sp., *R.fer* - *Rapanea ferrugínea*, *S.pse* - *Syagrus pseudococos*, *V.bic* - *Virola bicuhyba*.

3.2 Frugívoros visitantes

As espécies que mais removeram frutos foram *Guerlinguetus brasiliensis* (84 registros), pequenos roedores - incluindo os grupos Rodentia, Sigdomontinae, *Trinomys* sp. e *Oligoryzomys nigripes* (53), *Tayassu pecari* (40) e *Cuniculus paca* (32) (Tabela 2). A espécie com maior remoção de frutos por esses frugívoros foi *Euterpe edulis*.

Tabela 2. Número de visitas de frugivoria (com remoção de frutos) de acordo com cada espécie de fruto amostrada nas seis áreas de estudo.

Espécies	<i>Cuniculus paca</i>	Didelphidae	<i>Eira barbara</i>	<i>Guerlinguetus Brasilensis</i>	<i>Mazama sp.</i>	<i>Pecari tajacu</i>	Roedores	<i>Tapirus terrestris</i>	<i>Tayassu pecari</i>
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	0	0	0	2	0	0	4	0	8
<i>Attalea dubia</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Calyptranthes concinna</i>	10	0	0	2	0	0	2	0	0
<i>Casearia sylvestris</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Chrysophyllum sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cryptocarya mandioccana</i>	3	0	0	6	0	1	11	0	1
<i>Euterpe edulis</i>	12	4	0	28	1	0	24	0	14
<i>Myrtaceae</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Ocotea sp.</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>Parinari excelsa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Posoqueria latifolia</i>	0	0	5	8	0	0	4	0	13
<i>Psidium sp.</i>	6	0	0	13	0	0	1	2	0
<i>Rapanea ferruginea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Syagrus pseudococos</i>	0	0	0	8	0	0	3	0	0
<i>Vantanea compacta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Virola bicuhyba</i>	0	0	0	9	0	0	0	0	0
Total	32	5	5	84	1	1	53	3	40

Das espécies registradas consumindo frutos, os ungulados (*Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Mazama* sp. e *Tapirus terrestris*) e esquilos (*Guerlinguetus brasiliensis*) foram mais ativos durante o dia, enquanto que a paca (*Cuniculus paca*) e os pequenos roedores, durante o período noturno (Fig. 7).

Figura 7. Período de atividade de frugivoria contabilizado pelo número de visitas nas fruteiras amostradas. Ungulados (*Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Mazama* sp. e *Tapirus terrestris*), *Cuniculus paca*, *Guerlinguetus brasiliensis* e pequenos roedores

Não encontramos relação entre a biomassa do frugívoro e o tempo de visita ($p = 0,14$) ou o número de registros de frugivoria ($p = 0,09$) e também entre a biomassa do frugívoro e o tamanho do fruto ($p = 0,41$) ou da semente ($p = 0,98$).

4 DISCUSSÃO

4.1 Plantas visitadas e frutos removidos

As famílias Myrtaceae, Arecaceae e Rubiaceae, que apareceram como as famílias que mais tiveram frutos removidos durante o experimento, são também hiperabundantes na Floresta Atlântica brasileira (Zipparro et al. 2005). Devido à alta variabilidade morfológica dos frutos de Myrtaceae (Pizo 2002), essas podem ser atrativas a diversas espécies de frugívoros e são fontes de recursos necessárias principalmente em períodos onde há baixa produção de frutos na floresta. Os frutos de *Psidium* sp. por exemplo, por apresentarem sementes pequenas, acabam sendo dispersos por frugívoros de diferentes tamanhos, incluindo as aves, o que pode significar uma estratégia importante para a manutenção da espécie (Pizo 2002).

As plantas pertencentes a família Arecaceae destacam sua importância por apresentarem a maior produção de polpa (em termos de biomassa) na floresta (Staggemeier et al. 2016). Como representante desta família, o palmito (*Euterpe edulis*) que figurou como uma das espécies com maior número de frutos removidos, é bastante abundante na Floresta Atlântica (Prata et al. 2011) e considerado uma espécie-chave, fonte de recursos para grande variedade de frugívoros na floresta (Galetti et al. 2015a). Seus frutos podem ser consumidos por diversas aves e mamíferos, incluindo ungulados (Keuroghlian e Eaton 2009) e roedores (Vieira 2003), que predam suas sementes.

As espécies que tiveram mais frutos removidos (*Posoqueria latifolia*, *Psidium* sp. e *Euterpe edulis*) também apresentam frutos maiores (>1,2 cm), evidenciando a relação encontrada nos nossos resultados (quanto maior o fruto, mais visitas de frugivoria a planta pode receber). Frutos grandes e especialmente das famílias destacadas (Myrtaceae, Arecaceae e Rubiaceae) podem apresentar grande biomassa de polpa e são bastante atrativos a frugívoros.

Nossos resultados coincidem com outros trabalhos publicados, que apontam essas famílias como importantes para a produção de frutos zoocóricos disponíveis na Floresta Atlântica (Zipparro et al. 2005; Prata et al. 2011; Galetti et al. 2015a; Staggemeier et al. 2016). É importante para a fauna, especialmente os frugívoros que dependem majoritariamente de frutos em sua dieta (como pacas, pecarídeos e antas), que haja uma disponibilidade de recursos ao longo do tempo. Por outro lado, é necessário que esses frugívoros estejam presentes a fim de consumir, preda ou dispersar sementes dessas espécies ao longo do contínuo florestal, mantendo a regeneração latente e a dinâmica sucessional das plantas, além de outros serviços prestados pela fauna.

A disponibilidade de frutos no chão da floresta e sua consequente remoção, não significa que essas plantas terão suas sementes efetivamente dispersadas – quando a semente é

depositada em local adequado e apta a germinar (Schupp 2002). Há basicamente três caminhos para esses frutos percorrerem a partir do momento que caem da árvore ou que sofrem uma dispersão primária, seja por aves ou primatas. A primeira delas é o apodrecimento do fruto, causado por patógenos diversos; a segunda possibilidade é a dispersão – que pode ser efetiva ou não e a terceira é a predação da semente, que pode auxiliar a determinar a variação espacial das plantas em microsítios (Hulme 1998). As características morfológicas e nutricionais dos frutos, assim como os frugívoros que irão consumi-los são fatores importantes para considerar a possível dispersão ou predação da semente (McKey 1975; Herrera 1982; Van der Pijl 1982; Gautier-Hion et al. 1985; Jordano 1995; Cazetta et al. 2008).

4.2 Frugívoros visitantes

Os quatro grupos identificados como os maiores removedores de frutos neste estudo (*G. brasiliensis* – esquilo, roedores em geral, *C. paca* e *T. pecari* – queixada), diferem em biomassa e também em comportamento durante o processamento do fruto. Os esquilos assim como os outros roedores, geralmente atuam na predação das sementes (Steffler et al. 2008; Galetti et al. 2015b, 2017). Entretanto, devido ao comportamento de espalhar e armazenar as sementes para consumo posterior, eles também podem favorecer a germinação, quando esta não é encontrada (Forget 1990; Vander Wall et al. 2005). Já a paca, no estudo de Dubost e Henry (2006) na Guiana Francesa, os pesquisadores encontraram em conteúdo estomacal, que o principal recurso consumido anualmente era a polpa (48%), seguido da semente (25%), evidenciando que esta espécie é primariamente, comedora de polpa. Observamos durante a análise dos vídeos vários indivíduos de paca despolparem completamente os frutos e deixarem as sementes limpas, acumuladas na área de alimentação. Apesar de não encontrar outras referências a este comportamento na literatura, esse fato pode reforçar a importância da paca para a dispersão das sementes a curta distância.

As queixadas, que foram os maiores ungulados encontrados nas áreas de estudo que removeram frutos (*Mazama* sp, *Pecari tajacu* e *Tapirus terrestris* tiveram baixa taxa de remoção de frutos neste estudo), podem também ser predadores de sementes, devido ao comportamento de trituração do alimento durante a ingestão. Apenas sementes pequenas, poderiam passar intactas pelo trato digestório e serem deixadas nas fezes (Gayot et al. 2004), o que o torna um dispersor seletivo de sementes, tendo o tamanho da semente um limitante para a dispersão.

A diferença no potencial como dispersores de sementes entre esses quatro grupos, estão na distância percorrida para a dispersão e o tamanho das sementes, que atua como um limitante

para o frugívoro. Roedores tendem a transportar as sementes a curtas distâncias (de 5 a 22 metros) (Forget 1990), e em menores quantidades que os ungulados, por exemplo. Entretanto, há uma chance maior de sementes grandes serem dispersas por roedores (devido ao comportamento de estocagem), ainda que a curtas distâncias e em menor quantidade, quando comparados aos ungulados, que removem mais frutos, de diversos tamanhos, mas tendem a preda sementes grandes (Dubost e Henry 2006).

A temporalidade durante o comportamento de frugivoria, também vale a pena ser destacada. Enquanto que ungulados e esquilos forrageavam mais durante o dia, a paca e os pequenos roedores, passaram grande parte da noite forrageando e removendo frutos. Essa interposição temporal do comportamento dos principais frugívoros terrestres, pode ser um indicativo de evitação por possíveis competidores de recursos, onde os pequenos roedores estão evitando forragear no mesmo período do dia que os grandes ungulados (Carothers e Jaksic 1984) ou também um indicativo da baixa ameaça sofrida por esses animais nessas áreas contínuas da Floresta Atlântica. Outros estudos mostraram que os grandes mamíferos podem alterar o horário de forrageio devido as ameaças de caça (Crosmar et al. 2012), as intervenções antrópicas - no caso de rodovias que cortam grandes áreas florestais, evitando o forrageio no período de maior atividade do tráfego (Paton et al. 2017) ou também para evitar predadores (Lima 1985; Lone et al. 2017; Kohl et al. 2018).

Não encontramos relações significativas entre a biomassa dos frugívoros e o tempo ou número de visitas e também sobre a biomassa e o tamanho dos frutos, como era esperado na nossa hipótese inicial (ver Fig. 1 – modelo hipotético). Acreditamos que a defaunação das áreas, ainda que em níveis diferentes, possa explicar esse resultado. Isso porque, algumas áreas em que desenvolvemos este estudo, apresentam alto grau de defaunação, onde as grandes espécies de mamíferos têm baixa densidade populacional e em alguns casos, estão ausentes ou extintas funcionalmente. A falta desses grandes animais resulta em uma lacuna no gradiente de biomassa dos frugívoros; sendo assim, ainda que a relação exista, ela não é detectada, devido ao baixo número de registros das espécies de grande porte.

5 CONCLUSÕES

As interações entre plantas e mamíferos frugívoros na Floresta Atlântica, podem render uma série de benefícios a estrutura e dinâmica das florestas tropicais, mas também nos ajudam a entender quais os efeitos dessas relações para o ambiente. Vimos que apenas um pequeno grupo de plantas (três famílias) e um pequeno grupo de frugívoros (três espécies e um grupo - roedores) são responsáveis pela maior parte da remoção dos frutos nas áreas de estudo. Apesar

do número ser pequeno, as interações dependerão de características comportamentais e estruturais dos agentes envolvidos, que como citamos acima, vai de potenciais dispersores a predadores de sementes.

Neste estudo focamos em apenas um grupo, o dos mamíferos, por entendermos a grande importância e impacto que esses animais (ou a sua ausência) têm na dinâmica florestal e manutenção dos serviços ecológicos. Porém, outros grupos, como as aves e invertebrados são também importantes agentes da frugivoria na Floresta Atlântica. Ampliar a amostragem para diferentes grupos de fauna, bem como considerar outros fatores, como a estrutura da paisagem, os impactos antrópicos e os efeitos da defaunação, darão aos próximos estudos maior clareza na interpretação das interações entre plantas e animais em florestas tropicais.

REFERENCIAS

- Beck H, Snodgrass JW, Thebpanya P (2013) Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biol Conserv* 163:115–121.
- Bogoni JA, Pires JSR, Graipel ME, et al (2018) Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium-to large-bodied mammal fauna? *PLoS One* 13:1–23.
- Carothers JH, Jaksic FM (1984) The role of interference competition. *Oikos* 42:403–406.
- Cazetta E, Schaefer HM, Galetti M (2008) Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? *Oecologia* 155:277–286.
- Crosmary WG, Valeix M, Fritz H, et al (2012) African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. *Anim Behav* 83:145–153.
- Dirzo R, Miranda R (1991) Altered Patterns of Herbivory and Diversity in the Forest Understory. In: Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes W, et al (eds) *Plant-Animal Interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, New York, pp. 273–287.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, et al (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.
- Dubost G, Henry O (2006) Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *J Trop Ecol* 22:641–651.
- Forget PM (1990) Seed dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 6:459–468.
- Fundação Florestal (2001) *Intervalos: fundação para a conservação e a produção florestal do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

- Galetti M, Bovendorp RS, Guevara R (2015a) Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Glob Ecol Conserv* 3:824–830.
- Galetti M, Brocardo CR, Begotti RA, et al (2017) Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Anim Conserv* 20:1–12.
- Galetti M, Giacomini HC, Bueno RS, et al (2009) Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. *Biol Conserv* 142:1229–1241.
- Galetti M, Guevara R, Neves CL, et al (2015b) Defaunation affect population and diet of rodents in Neotropical rainforests. *Biol Conserv* 190:2–7.
- Gautier-Hion A, Emmons L, Erard C, et al (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324–337.
- Gayot M, Henry O, Dubost G, Sabatier D (2004) Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *J Trop Ecol* 20:31–43.
- Herrera CH (1982) Seasonal Variation in the Quality of Fruits and Diffuse Coevolution Between Plants and Avian Dispersers. *Ecology* 63:773–785.
- Hulme PE (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 1:32–46.
- IBGE (1991) Manual técnico da vegetação brasileira. Série manuais técnicos em geociências. DEDIT/CDDI, Rio de Janeiro.
- Iluz D (2011) Zoochory: the dispersal of plants by animals. In: Seek J, Dubinsky Z (eds) *All Flesh Is Grass: Plant–Animal Interrelationships*. Springer, Dordrecht, pp. 201–214.
- Ingberman B, Fusco-Costa R, Cheida CC, et al (2010) Was there ever a muriqui (*Brachyteles*) population in the Ilha do Cardoso State Park in southeastern Brazil? - Neotropical Primates 17:21–24.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104:501–528.
- Jordano P (1995) Angiosperm Fleshy Fruits and Seed Dispersers: A Comparative Analysis of Adaptation and Constraints in Plant-Animal Interactions. *Am Nat* 145:163–191.
- Keuroghlian A, Eaton DP (2009) Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodivers Conserv* 18:1733–1750.
- Kohl MT, Stahler DR, Metz MC, et al (2018) Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol Monogr* 88:638–652.
- Köppen W (1948) *Climatologia*. Mexico: Fondo de Cultura Economica, 317 p.
- Laurance WF (2009) Conserving the hottest of the hotspots. *Biol Conserv* 142:1137.

- Lima SL (1985) Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* 66:60–67.
- Lone K, Mysterud A, Gobakken T, et al (2017) Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos* 126:624–632.
- McKey D (1975) The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: Gilbert LE, Raven P (eds) *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, pp 158–191.
- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, et al (1999) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811–823.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2010) Biodiversity hotspots for conservation politics. *Nature* 468:895.
- Nakano-Oliveira EC (2006) *Ecologia e conservação de mamíferos carnívoros de Mata Atlântica na região do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia, Estado de São Paulo*. PhD thesis, Universidade Estadual de Campinas. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/315863>>. Acesso 10 Jun 2015.
- Nathan R, Muller-Landau HC (1999) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol Evol* 15:278–285.
- Paton DG, Ciuti S, Quinn M, Boyce MS (2017) Hunting exacerbates the response to human disturbance in large herbivores while migrating through a road network. *Ecosphere* 8:1–18.
- Pizo MA (2002) The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International Press, Oxford, pp.129–143.
- Prata E, Assis M, Joly C (2011) Composição florística e estrutura da comunidade arbórea na transição da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana. *Biota Neotrop* 11:285–299.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153.
- São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo – SMA (2001) *Parque Estadual da Ilha do Cardoso: Plano de Manejo*. Disponível em: <<https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/pagina->

inicial/planos-de-manejo/planos-de-manejo-planos-concluidos/plano-de-manejo-pe-ilha-do-cardoso> Acesso 03 Abril 2018.

São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo – SMA (2006)

Parque Estadual da Serra do Mar: Plano de Manejo. Disponível em:

<http://www.iflorestal.sp.gov.br/Plano_de_manejo/PE_SERRA_MAR/index.asp>

Acesso 03 Abril 2018.

São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo – SMA (2008a)

Parque Estadual de Carlos Botelho: Plano de Manejo. Disponível em:

<<http://www.fflorestal.sp.gov.br/planodemanejoCompleto.php>> Acesso 03 Abril 2018.

São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo – SMA (2008b)

Parque Estadual de Intervales: Plano de Manejo. Disponível em:

<<http://fflorestal.sp.gov.br/pagina-inicial/planos-de-manejo/planos-de-manejo-planos-concluidos/plano-de-manejo-pe-intervales/>> Acesso 03 Abril 2018.

São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo – SMA (2015)

Parque Estadual de Ilhabela: Plano de Manejo. Disponível em:

<<https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/pagina-inicial/planos-de-manejo/planos-de-manejo-planos-concluidos/plano-de-manejo-pe-ilhabela>> Acesso 03 Abril 2018.

Schupp EW (1993) Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals.

Vegetatio 107:15–29.

Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2017) A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecol Lett* 20:577–590.

Schupp EW, Milleron T, Russo SE (2002) Dissemination, limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (orgs) Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing, Wallingford, pp. 19-33.

Staggemeier VG, Gazetta E, Morellato LPC (2016) Hyperdominance in fruit production in the Brazilian rain forest: the functional role of plants in sustaining frugivores. *Biotropica* 49:71–82.

Steffler CE, Donatti CI, Galetti M (2008) Seed Predation of *Attalea dubia* (Arecaceae) in an Island in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Palms* 52:133–140.

Van Der Pijl L (1982) Principles of dispersal in higher plants. New York: Springer Verlag, 153 p.

- Vander Wall SB, Beck MJ (2012) A comparisons of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. *Bot Rev* 78:10–31.
- Vander Wall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86:801–806.
- Vieira EM, Pizo MA, Izar P (2003) Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. *Mammalia* 67:533–539.
- Villani JP (1998) Plano de manejo das unidades de conservação: Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia. Plano de Gestão Ambiental-Fase 1. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- Wright SJ (2003) The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 6:73–86.
- Zipparro VB, Guilherme FAG, Almeida-Scabbia RJ, Morellato LPC (2005) Levantamento florístico de Floresta Atlântica no sul do Estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, Base Saibadela. *Biota Neotrop* 5:147–170.

CAPÍTULO 2

EMPOBRECIMENTO DAS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-FRUGIVORO EM UMA FLORESTA TROPICAL HIPERDIVERSA

Daiane C. Carreira¹, Wesley Dáttilo², Dáfini L. Bruno³, Alexandre Percequillo⁴, Katia M.P.M.B Ferraz⁵ e Mauro Galetti⁶

¹ Programa Interunidades de Pós Graduação em Ecologia Aplicada, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ² Instituto de Ecología, INECOL, ³ Fundação Hermínio Ometto - FHO|Uniararas, ⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ⁵ Departamento de Ciências Florestais. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ⁶ Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista.

Resumo

A defaunação pode comprometer os serviços ecológicos prestados pela fauna em florestas tropicais hiperdiversas. Muitas interações entre espécies, como a frugivoria e a dispersão de sementes, podem ser perdidas antes mesmo da extinção de seus agentes. Por isso, é fundamental conhecer as interações ecológicas que se estabelecem em áreas com diferentes graus de defaunação. Usando armadilhas fotográficas em áreas com diferentes graus de defaunação na Floresta Atlântica brasileira, nós identificamos a rede de frugivoria entre aves, mamíferos e plantas. Nossos resultados mostram que, embora algumas áreas defaunadas ainda apresentem grandes frugívoros, essas espécies não são eficazes em realizar a frugivoria. Nas áreas com alto grau de defaunação, as interações de frugivoria foram realizadas majoritariamente por pequenos roedores. Ressaltamos a importância de analisar as redes alimentares complexas das florestas tropicais, a fim de evitar futuras extinções das interações.

Palavras-chave: Dispersão de sementes; Defaunação; Caça; Floresta Atlântica; Ungulados.

Abstract

Defaunation can compromise the ecological services provided by fauna in hyperdiverse tropical forests. Many interactions among species, such as frugivory and seed dispersal, can be lost even before the extinction of their agents. Due to this it is fundamental to know the ecological interactions that are established in areas with different degrees of defaunation. Using cameras trap in areas with different degrees of defaunation in the Brazilian Atlantic forest, we identified the frugivory's network among birds, mammals, and plants. Our results show that although some defaunated areas still retained large frugivores, these species are not effective in frugivory. In areas with a high degree of defaunation, frugivory interactions were carried out by small rodents. We emphasize the importance of analyzing the complex food web networks of tropical forests in order to avoid future extinctions of interactions.

Keywords: Seed dispersal; Defaunation; Hunting; Atlantic Forest; Ungulates.

1 INTRODUÇÃO

Os processos de defaunação causados pela perda de habitat (Banks-Leite et al. 2012) e caça furtiva (Ripple et al. 2016) podem mudar os padrões de interação e os papéis funcionais que as espécies desempenham dentro das redes ecológicas (Galetti e Dirzo 2013; Dirzo et al. 2014; Young et al. 2016). Portanto, espera-se que a defaunação desencadeie processos ecológicos e evolutivos que se propaguem por toda a comunidade, reformulando a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (Barraclough 2015).

Nas florestas tropicais, a perda de animais de grande porte tem provocado a redução da diversidade funcional das espécies e afetado as funções chaves nos ecossistemas, como a herbivoria e a dispersão de sementes (Effiom et al. 2013; Bello et al. 2015; Galetti et al. 2015a). Por exemplo, o aumento na densidade de pequenos mamíferos devido à diminuição da competição ou extinção local dos ungulados (Keesing 1998; Galetti et al. 2015b; Bovendorp et al. 2018), têm consequências importantes para a dispersão de sementes (Galetti et al. 2015b) e podem reformular a estrutura das comunidades de plantas através do desencadeamento de efeitos cascata no recrutamento de plântulas e na herbivoria (Beck et al. 2013; Kurten 2013).

Diversas evidências mostram que as consequências ecológicas e evolutivas da defaunação para as comunidades são um aspecto importante, mas negligenciado na atual crise da biodiversidade. Como as interações ecológicas representam uma conexão fundamental entre a estrutura da comunidade e as funções dos ecossistemas (Jordano 2016), o aumento das taxas de extinção funcional (Säterberg et al. 2013) pode prejudicar os serviços ecossistêmicos antes mesmo que as espécies se tornem extintas localmente (Janzen 1974; Valiente-Banuet et al. 2015). Os impactos das extinções funcionais nas interações ecológicas podem ser ilustrados pela magnitude das dependências recíprocas entre plantas e frugívoros tropicais: 90% de todas as plantas nas florestas tropicais dependem de animais para a dispersão de suas sementes (Jordano 2000), além disso, os frutos representam 80% da fonte primária de alimento para as aves e mamíferos tropicais (Terborgh 1986). Dado que as extinções funcionais nas interações ecológicas representam atualmente um processo que está mudando os ecossistemas tropicais (Säterberg et al. 2013), é crucial entender como os padrões emergem nas redes defaunadas de interações de espécies e como estes podem desencadear mudanças ecológicas e evolutivas que irão reformular de maneira dinâmica a distribuição e as características das interações dentro das comunidades antropizadas.

Um primeiro passo para entender as consequências ecológicas da defaunação para a dinâmica das redes de interações a longo prazo, é usar dados de interação de espécies de alta qualidade para descrever como as extinções antrópicas afetam a organização de diferentes tipos

de redes ecológicas. Redes mutualistas por exemplo, mostram padrões estruturais recorrentes, tais como aninhamento e modularidade, que impulsionam dinâmicas ecológicas e evolutivas de diferentes maneiras a nível de comunidades (Bascompte e Jordano 2007). O aninhamento, refere-se a um padrão estrutural de interações formado por um núcleo altamente interativo de espécies generalistas que interagem com a maioria das espécies dentro da rede e espécies especializadas que interagem principalmente com as espécies generalistas (Bascompte et al. 2003). Isso sem dúvida, promove a estabilidade ecológica (Bascompte e Jordano 2007; Bastolla et al. 2009; Thébault e Fontaine 2010; Allesina e Tang 2012) e demonstra padrões de traços evolutivos (Bascompte e Jordano 2007).

A modularidade refere-se aos conjuntos de espécies que interagem mais frequentemente entre si que com o resto das espécies na rede (Thébault 2013). Redes modulares implicam em maior diversidade funcional (Montoya et al. 2015), minimizam a propagação de perturbações dentro da rede (Kolchinsky et al. 2015) e podem ter fortes dinâmicas que moldam a evolução e a diversificação dos traços evolutivos. Além disso, nas redes modulares, é razoável esperar que a defaunação reconfigure os papéis topológicos das espécies - ou seja, o equilíbrio entre a conectividade das espécies dentro e entre os módulos (Olesen et al. 2007). Portanto, a caracterização dos papéis topológicos das espécies dentro de comunidades defaunadas pode melhorar e muito, as estratégias de conservação e restauração, permitindo identificar as causas emergentes na dinâmica das comunidades e desenhar estratégias de manipulação da comunidade para melhorar o funcionamento dos ecossistemas (Harvey et al. 2016; Raimundo et al. 2018).

Neste estudo, nós avaliamos como as redes de interação entre plantas e vertebrados são afetadas pela defaunação na Floresta Atlântica brasileira, uma das florestas tropicais mais ameaçadas do mundo. Especificamente, elencamos as seguintes questões: 1) Quais padrões estruturais caracterizam as redes de frugivoria formadas por plantas, aves e mamíferos na Floresta Atlântica brasileira? 2) Como a defaunação afeta a estrutura dessas redes? 3) Quais espécies contribuem mais para a organização das redes e como essa contribuição varia entre redes com distintos graus de defaunação?

Nossa hipótese é que os locais com altos graus de defaunação apresentem estruturas de rede diferentes quando comparados aos locais com baixo grau de defaunação. Particularmente, prevemos que os locais com baixa defaunação possuem mais espécies e interações e por isso apresentariam maior grau de modularidade (Sebastián-González et al. 2015; Emer et al. 2018; Ramos-Robles et al. 2018). A seguinte previsão é uma consequência lógica da nossa suposição de que a modularidade protege comunidades perturbadas contra a perda de espécies (Ramos-

Robles et al. 2018) e portanto, comunidades modulares ricas em espécies teriam maior probabilidade de persistir em paisagens antropizadas.

Em contrapartida, as redes sob maior grau de defaunação seriam mais aninhadas e menos modulares porque espera-se que a extinção das interações mais especializadas seja mais frequente (Sebastián-González et al. 2015). Além disso, as interações que persistiriam seriam aquelas envolvendo plantas generalistas e aves, que têm maior probabilidade de se dispersar sobre paisagens fragmentadas (Emer et al. 2018). Como a defaunação pode favorecer o aumento populacional de espécies de pequenos mamíferos, como roedores, (Galetti et al. 2015b), espera-se que sua contribuição para a estrutura da rede seja maior naquelas redes que enfrentam maiores pressões de defaunação.

Ao abordar estas questões, procuramos avançar no entendimento atual sobre as consequências da defaunação para a estruturação das redes tropicais hiperdiversas e para os papéis ecológicos desempenhados pelas espécies dentro das redes, um problema que atualmente representa um grande desafio para os ecólogos teóricos e aplicados (Bascompte e Jordano 2007; Miguel et al. 2017; Almeida e Mikich 2018; Boesing et al. 2018; Bomfim et al. 2018; Emer et al. 2018).

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Realizamos a pesquisa de campo em seis áreas na Floresta Atlântica brasileira. A Floresta Atlântica costeira e do interior do Brasil, Paraguai e Argentina já cobriu 1.500.000 km² de 3 a 30 °S (Morellato e Haddad, 2000). Hoje, apenas 28% da floresta permanece, principalmente em pequenos fragmentos altamente defaunados de grandes vertebrados (Rezende et al. 2018; Jorge et al. 2013). No entanto, existem dois grandes contínuos florestais com mais de 10.000 km² que ainda persistem: a Serra do Mar, no leste do Brasil e Misiones, no nordeste da Argentina, Paraguai e Brasil.

Neste estudo, focamos no maciço da Serra do Mar, onde estão localizadas as maiores populações remanescentes de grandes mamíferos (Galetti et al. 2017). A pressão histórica e recente de caça, juntamente com a perda de habitat, causou declínios na população local e até extinções, resultando em um mosaico de biomassa de mamíferos (Galetti et al. 2017). Escolhemos seis áreas florestais contínuas para testar os efeitos da defaunação nas interações planta-animal. Esses locais de estudo estão divididos em três grandes regiões: i) Serra do Mar, onde está localizado o Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Santa Virgínia, com dois pontos de amostragem, Itamambuca (SV-I) e Vargem Grande (SV-VG) ; ii) Serra de

Paranapiacaba, onde estão localizados os Parques Estaduais Carlos Botelho (PECB) e Intervales (PEI); iii) Ilhas continentais, com duas grandes ilhas, o Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) e o Parque Estadual de Ilhabela (PEIB).

2.2 Delineamento amostral

Nós coletamos dados de dezembro de 2015 a dezembro de 2017 usando armadilhas fotográficas equipadas com sensores infravermelhos (Bushnell Trophy Cam, 8MP) para amostrar as interações de vertebrados terrestres e plantas frutíferas. Utilizamos para isso 189 armadilhas fotográficas (SV-I - 24, SV-VG - 29, PECB - 35, PEI - 34, PEIC - 34 e PEIB - 33) que ficaram ativas 40 dias em média, funcionando continuamente (24 horas por dia). Instalamos cada câmera a 15 cm acima do solo e sob a área de projeção de uma árvore com abundantes frutos caídos.

Nós configuramos as câmeras para gravar vídeos por 30 segundos, com intervalos de trinta segundos entre os vídeos, com a data e hora ativados. Para todas as imagens obtidas, identificamos as espécies (e quando não foi possível, identificamos o gênero ou a família) com a ajuda de especialistas e literatura especializada. Classificamos os eventos em dois tipos: 1. Visitas - quando o animal passava pela câmera e não removia frutos e 2. Frugivoria - quando havia remoção de frutos durante a passagem do animal pela câmera. Neste caso, cada registro independente do animal foi considerado um evento de frugivoria. Consideramos um registro independente quando o indivíduo gravado deixou a filmagem e não retornou durante o próximo um minuto. Também registramos o número de indivíduos por visita.

2.3 Análises de rede

Nós construímos matrizes de interação gerando representações gráficas de interações entre plantas e frugívoros usando gráficos bipartidos (Bascompte e Jordano 2006). Calculamos as frequências e diversidade das interações (Diversidade de Shannon) entre cada frugívoro e espécies de plantas em todas as áreas e também para cada conjunto de área (consideramos dois conjuntos de áreas - com alto grau de defaunação e baixo grau de defaunação).

Utilizamos os seguintes descritores para caracterizar a estrutura da rede de cada área: modularidade e aninhamento. Modularidade significa que existem grupos de espécies frugívoras que interagem fortemente com um conjunto particular de espécies de plantas (Olesen et al. 2007). O aninhamento sugere uma especialização assimétrica da comunidade, na qual espécies frugívoras com poucas interações (“especialistas”) interagem preferencialmente com espécies de plantas com muitas interações (“generalistas”) e vice-versa. Esse tipo de

organização aninhada não é aleatório porque favorece a formação de comunidades mais resistentes a distúrbios ambientais, uma vez que as espécies generalistas formam densos conjuntos de interações.

Usamos o algoritmo de Newman (Q) para averiguar a modularidade, onde Q varia de 0 (não há formação de módulo) a 1 (grau máximo de modularidade) (Barber 2007). Para o aninhamento, usamos o WNODF (métrica de aninhamento ponderado) com base na sobreposição e no preenchimento decrescente para avaliar uma matriz de interação quantificada. O WNODF varia de zero a 100 (sem aninhamento e aninhamento perfeito, respectivamente) (Almeida-Neto e Ulrich 2011). As significâncias de modularidade e aninhamento foram avaliadas por randomização, usando o modelo nulo de r2dtable baseado no algoritmo de Patefield (Blüthgen et al. 2008). Este modelo nulo assume que alguma interação ocorre proporcional ao número de espécies com as quais uma espécie focal foi observada interagindo (Bascompte et al. 2003).

No nível de espécies, avaliamos as contribuições relativas dos frugívoros ao aninhamento e a modularidade. Estimamos a contribuição para o aninhamento (N_c), na qual as interações de espécies de plantas ou frugívoros aumentam ou diminuem o aninhamento geral da rede. Valores positivos indicam uma contribuição maior de uma dada espécie para a estrutura aninhada do que seria esperado pelo acaso (Saavedra et al. 2011). Nós registramos os papéis das redes de interações de espécies na estrutura modular computando o grau dentro do módulo padronizado (z_i), que é uma medida de extensão em que cada espécie está conectada às outras espécies em seu módulo; e à conectividade entre módulos (c_i), que descreve quão uniformemente distribuídas estão as interações de uma determinada espécie através dos módulos. Para isso, geramos pontos de corte da distribuição de frequência dos valores de z e c nos 95% (com base na média, do menor para o maior) e classificamos as espécies como periféricas (quando uma espécie interage com poucas espécies), conectoras (quando conecta vários módulos distintos), modulares (quando tem várias interações dentro do seu próprio módulo) ou *hubs* (quando a espécie é um conector e interage com outras espécies dentro do seu próprio módulo) (Olesen et al. 2007).

Nós estimamos também a força das espécies, que é o que determina a importância relativa de um frugívoro para uma determinada espécie de planta. Para isso, calculamos a frequência relativa com a qual uma espécie de frugívoro se conecta a uma espécie de planta dividida pelo número total de interações de todas as espécies de frugívoros com aquela espécie de planta. Para esta análise, usamos o pacote bipartido no software R (R Core Team 2017).

Para examinar se as relações entre grupos (frugívoros, roedores e ungulados de aves e mamíferos) e entre áreas (com alta e baixa defaunação) estavam relacionadas à força das espécies, e se a contribuição do aninhamento variava entre os grupos, usamos testes não paramétrico (Kruskal e Wilcoxon) e Análise de Variância (ANOVA).

2.4 Variável independente

Nós usamos o índice de defaunação (iD) para determinar o gradiente de defaunação entre as áreas. O iD é quantitativo e pode ser usado para comparar comunidades ecológicas, através de uma medida ponderada de dissimilaridade entre a comunidade atual de um determinado local e uma comunidade de referência, que devem ser áreas com um estado histórico e/ou imperturbável (Giacomini e Galetti 2013). Esse índice varia de 0, quando não há diferença entre as comunidades observadas e as de referência (não defaunadas) a 1, quando todas as espécies estão ausentes (defaunação completa).

Nós calculamos a frequência (abundância sp.1 / abundância total x 100) de espécies de médio e grande porte registradas nas seis áreas estudadas e comparamos com os dados de referência baseados em 113 comunidades de mamíferos neotropicais (Giacomini e Galetti 2013). Para cada área temos a frequência de 11 espécies de mamíferos de médio e grande porte que foram consistentemente detectadas: *Puma concolor*, *Panthera onca*, *Leopardus* sp., *Mazama* sp., *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Eira barbara*, *Tapirus terrestris*, *Dasyprocta* sp., *Dasytus* sp. e *Nasua nasua*. Excluímos as espécies que não estão associadas a florestas, como *Cerdocyon thous* e espécies que são difíceis de serem detectadas pelo nosso método, como primatas, espécies domésticas e invasoras. Para atribuir a importância das espécies, utilizamos os mesmos dois critérios utilizados por Giacomini e Galetti (2013), que são: D1 - valor de importância das espécies (ω), é indicado pelo tamanho corporal elevado a potência de $\frac{3}{4}$ (Brown et al. 2004), que é um bom preditor da vulnerabilidade das espécies (Woodward et al. 2005; Hansen e Galetti 2009) e D2 - todas as espécies têm a mesma importância ($\omega = 1$ - Giacomini e Galetti 2013). Os dados foram calculados usando uma função em R.

Para testar se a taxa de defaunação variava de acordo com a força das espécies de roedores e ungulados, realizamos regressões lineares, usando R.

3 RESULTADOS

3.1 Esforço amostral

Nós tivemos um esforço médio de amostragem de 6.000 câmeras/dia (150 câmeras operando em média 40 dias) totalizando 140.040 horas de amostragem, em 150 árvores frutíferas de 30 espécies em todas as seis áreas amostradas. Foram identificados 104 espécies de vertebrados, sendo 44 (42,4%) de mamíferos (33 identificados a nível de espécie, seis de gênero e cinco a nível de família/grupo - que são principalmente os pequenos mamíferos, que não puderam ser identificados em níveis taxonômicos mais baixos) e 60 (57,6%) espécies de aves (oito a nível de gênero e dois a nível de família) (Apêndice B – Tabela S1).

Em relação às 44 espécies de mamíferos, detectamos 21 (47,7%) frugívoros, 11 (25%) carnívoros, três (6,8%) insetívoros, dois (4,5%) onívoros e dois (4,5%) herbívoros. Das 60 espécies de aves, foram detectados 21 (35%) onívoros, 17 (28,3%) insetívoros, 16 (26,6%) frugívoros e quatro (6,6%) carnívoros.

Estabelecemos o gradiente de defaunação usando o índice de defaunação de cada área amostrada. Classificamos SV-I (0,233), PECB (0,312) e PEI (0,321) como áreas de baixa defaunação e PEIC (0,686), SV-VG (0,735) e PEIB 0,953, como áreas de alta defaunação (Apêndice B – Tabela S2). Nas áreas de baixa defaunação, os herbívoros de grande porte tiveram as maiores taxas de visitação, enquanto que as aves de grande porte e os roedores apresentaram as maiores taxas nas áreas de alta defaunação (Fig. 1).

Figura 1. Taxa de visita nas fruteiras por aves e mamíferos em áreas com alta e baixa defaunação na Floresta Atlântica, Brasil.

3.2 A estrutura das redes de interação planta-frugívoro

Registramos 6.820 interações, uma média de 1.136 interações por área entre mamíferos, aves e plantas. Dessas interações, 76 (74%) espécies de animais foram identificadas apenas como visitantes (29 espécies de mamíferos e 47 de aves), enquanto 27 espécies (26%) removeram frutos (15 espécies de mamíferos e 12 de aves). As espécies que removeram frutos realizaram um total de 381 (5,6%) interações, sendo 243 (64%) interações em áreas com baixa defaunação e 138 (36%) interações em áreas com alta defaunação (Fig. 2).

Figura 2. A rede de plantas-frugívoros na Floresta Atlântica, Brasil (áreas de alta e baixa defaunação) conectadas por interações (linhas cinzas) entre plantas e frugívoros (mamíferos e aves). Em ambas as áreas, o verde indica espécies de plantas, vermelho mamíferos e azul aves. Quanto maior o tamanho do símbolo colorido mais interações a espécie apresenta.

Encontramos que o esquilo (*Guerlinguetus brasiliensis*) foi a espécie que mais removeu frutos em áreas com baixa e alta defaunação. Nas áreas com baixa defaunação, os esquilos foram seguidos pela *Cuniculus paca*, *Tinamus solitarius* e *Tayassu pecari*, enquanto que nas áreas com alta defaunação, as espécies que mais removeram frutos após os esquilos foram *Turdus albicollis* e *Trinomys iheringi*.

A diversidade de interações em todas as áreas (Shannon) foi de 4,136, e todas elas exibiram modularidade significativa (0,390) e nenhum aninhamento. A diversidade de Shannon variou pouco entre as áreas com alta defaunação (3,5) e baixa defaunação (3,6). Todas as redes apresentaram modularidade (Z-score > 2) (Apêndice B – Fig. S1). A única rede que apresentou aninhamento foi a rede com alta defaunação (16,0) (Tabela 1).

Tabela 1. Descritores das redes de interação entre plantas e frugívoros (aves e mamíferos) em seis áreas da Floresta Atlântica, no sudeste do Brasil. Sendo AD – alta defaunação e BD – baixa defaunação.

	Frug. todas áreas	AD total	AD mamíferos	AD aves	BD total	BD mamíferos	BD aves
Interações (n)	381	138	79	59	243	152	91
Diversidade							
de interações	4,137	3,57	2,89	2,88	3,60	2,87	3,06
Mod	0,39	0,55	0,48	0,63	0,37	0,32	0,42
Z- score	16,96	16,26	10,67	9,88	14,12	8,67	7,87
NODF	25,09	24,19	29,81	11,77	32,88	39,68	25,76
Z- score	-2,71	16,00	-1,95	-2,11	-2,76	-1,34	-1,12

Descritores: Interações (n) - número de interações; Diversidade de interações - diversidade de Shannon; Mod - Modularidade; NODF – Aninhamento.

Ao considerar plantas, aves e mamíferos, encontramos diferença significativas em relação ao aninhamento (ANOVA; $p = 0,01$). Mamíferos e plantas contribuem mais para o aninhamento. Os mamíferos com maior contribuição positiva para o aninhamento foram *Guerlinguetus brasiliensis* (2,24), *Trinomys iheringi* (1,99) e pequenos roedores (1,65) e as plantas *Virola bicuhyba* (2,13), *Euterpe edulis* (1,74), *Astrocaryum aculeatissimum* (1,70), *Ocotea* sp. (1,56), *Cryptocarya mandioccana* (1,54), *Psychotria* sp. (1,25), *Syagrus pseudococos* (1,11) e *Attalea dubia* (1,07) (Apêndice B – Tabela S3).

Ao considerar a rede de interações múltiplas, identificamos que apenas o *Guerlinguetus brasiliensis* agiu como um “hub” conectando redes de outros módulos e atuando como um

conector dentro de seu próprio módulo em ambas as áreas (baixa e alta defaunação) (Fig. 3). Encontramos duas aves (*Tinamus solitarius* e *Turdus albicollis*) atuando como “modulares” em áreas com alta defaunação, enquanto que em áreas com baixa defaunação, encontramos pequenos roedores, *Tayassu pecari* (grande mamífero frugívoro) e *Odontophorus capoeira* (ave).

Figura 3. Papéis de diferentes espécies de aves e mamíferos frugívoros e plantas dentro das redes de interações na Floresta Atlântica. A variável de conectividade dentro do módulo (z) descreve o número padronizado de interações de uma espécie em comparação com outras espécies de seu módulo. A variável de conectividade entre os módulos (c) descreve a distribuição da interação de uma dada espécie através de espécies parceiras em diferentes módulos. a) Rede com alta defaunação, b) Rede com baixa defaunação.

Em áreas com alta defaunação, as espécies que atuam como conectoras são pequenos predadores de sementes, como *Geotrygon montana* (pomba) e roedores em geral (Rodentia). Em áreas com baixa defaunação, os conectores são *Cuniculus paca* (grande roedor) e *Penelope obscura* (ave), importantes frugívoros e potenciais dispersores de sementes. A maioria das espécies de plantas e animais são periféricos, tanto na área com alta defaunação (n = dez espécies de plantas, n = nove espécies de aves e n = seis espécies de mamíferos) quanto nas áreas com baixa defaunação (n = nove espécies de plantas, n = quatro espécies de aves e n = nove espécie de mamíferos).

3.3 Espécies e grupos importantes nas redes

A força de interação das espécies variou de 0,01 a 3,86 (Apêndice B – Tabela S4). A comparação da força das espécies entre as áreas não foi significativa ($p = 0,4$ Wilcoxon), no entanto, algumas espécies apresentaram maior força de interação que outras. Em áreas com alta defaunação, estas espécies foram *Tinamus solitarius* (3,28), uma grande ave frugívora; *Guerlinguetus brasiliensis* (2,23), um pequeno roedor; e *Turdus albicollis* (1,83), uma pequena ave generalista. Nas áreas com baixa defaunação verificamos que as espécies com maior força de interação foram *Tinamus solitarius* (3,86), *Guerlinguetus brasiliensis* (2,77) e *Cuniculus paca* (1,19), um mamífero frugívoro de médio porte.

A força de interação das plantas variou de 0,01 a 6,9 e as espécies com mais interações nas áreas com alta defaunação foram *Euterpe edulis* (5,83), *Cryptocarya mandioccana* (1,88) e *Syagrus pseudococos* (1,76), enquanto que nas áreas com baixa defaunação foram *Euterpe edulis* (6,96), *Posoqueria latifolia* (3,06) e *Cryptocarya mandioccana* (2,67).

Quando comparamos a força das espécies entre as comunidades de aves e mamíferos em áreas com baixa defaunação, encontramos uma diferença significativa ($p = 0,05$), com as aves contribuindo mais, enquanto que nas áreas com alta defaunação não encontramos relação significativa ($p = 0,53$).

Testamos a hipótese de que áreas com baixa defaunação teriam maior importância dos ungulados, enquanto que em áreas com alta defaunação os roedores teriam maior importância (considerando a força da espécie). Para o primeiro caso não encontramos correlação significativa ($p = 0,54$, $R^2 = 0,09$), já no segundo caso a importância dos roedores nas redes aumenta à medida que as áreas se tornam mais defaunadas ($p = 0,03$, $R^2 = 0,70$).

4. DISCUSSÃO

4.1 Redes de frugívoros na Floresta Atlântica

Encontramos que, apesar das comunidades de aves e mamíferos serem distintas na composição, a taxa de frugivoria é muito baixa em ambas as áreas. De todas as interações ocorridas, apenas 5% foram para remoção de frutos, sendo que áreas com baixa defaunação apresentaram o dobro de interações de frugivoria quando comparadas às áreas com alta defaunação, porém a diversidade não variou entre as áreas. Comunidades com baixa defaunação, apesar de ainda apresentarem grandes mamíferos, as interações de frugivoria foram perdidas. Essa perda de interações pode preceder a perda das espécies funcionalmente importante para a manutenção dos ecossistemas (Redford e Feinsinger 2001; Valiente-Banuet et al. 2015). Nesse sentido, apontamos duas maneiras que poderiam ser exploradas para manter a conservação da funcionalidade do ecossistema.

A primeira é manter comunidades mínimas viáveis de espécies ameaçadas e impedir a extinção de novas espécies. Autores defendem especialmente a permanência de espécies-chaves em florestas tropicais. Essas espécies seriam responsáveis por manter a estrutura da comunidade e o funcionamento do ecossistema (Paine 1966; Mills et al. 1993), como herbívoros, que mantêm a abundância de plantas abaixo de um limiar crítico (Valiente-Banuet et al. 2015); grandes predadores, fundamentais na regulação de grandes presas; e também ungulados (Weckel et al. 2006) e grandes frugívoros especializados, responsáveis pela dispersão de sementes a longa distância, diminuindo as chances de predação das plântulas (Fleming e Sosa 1994; Fragoso, 1997; Galetti et al., 2001; Woodward et al. 2005).

Uma segunda maneira seria identificar o limiar de mudança no comportamento das espécies. Neste caso, sugerimos a identificação de limiares do tipo zona, com base nos modelos propostos por Muradian (2001) e Huggett (2005). Esses modelos de limiar mostram uma mudança gradual de um estado para outro (no nosso exemplo, o declínio das interações de frugivoria), em vez de uma mudança abrupta. Nesse limiar, você não considera mudanças na variável independente (por exemplo, perda de floresta) ou impacto na variável dependente (por exemplo, riqueza de espécies). Uma das limitações desse modelo é a dificuldade de estabelecer um limiar nas interações, porque os ambientes podem se comportar de maneira diferente de acordo com a região em que estão inseridos ou com os graus de ameaça que sofrem (Huggett 2005).

Reconhecemos que identificar esse limiar não é fácil, pois é necessário detectar a mudança que ocorre para que as espécies deixem de desempenhar seu papel ecológico, como a frugivoria e a dispersão de sementes. Portanto, sugerimos uma vasta catalogação das

abundâncias de espécies-chaves para frugivoria e das interações de frugivoria que elas realmente promovem em suas regiões, e então aplicar um modelo teórico que possa detectar a zona de transição no comportamento de frugivoria daquela espécie - em que momento populacional as espécies deixam de praticar a frugivoria ou diminuem seu desempenho. A partir dessa identificação, as ações de conservação poderiam ser direcionadas.

Em nosso estudo, descobrimos que todas as redes são modulares e somente a rede com alta defaunação é aninhada. Modularidade e aninhamento são propriedades das redes e em alguns casos, podem estar relacionadas. Fortuna e colaboradores (2010) analisaram essas relações a partir de um grande conjunto de dados de interações mutualísticas entre planta-animal e hospedeiro-parasita e descobriram que em áreas com poucas interações, redes modulares também tendem a ser aninhadas. A modularidade leva em consideração a afinidade dos *links* e por ser modular, permite que as redes sejam mais estáveis diante de perturbações. Isso porque essas redes apresentam uma série de espécies de animais interagindo com a mesma planta, e no caso de perda de uma espécie de frugívoro, outras continuariam a interagir com essa planta. Assim, os distúrbios seriam sentidos mais lentamente em redes modulares que em redes não modulares (Olesen et al. 2007). Além disso, redes modulares podem representar um potencial de coevolução entre plantas e animais (Thompson 2005).

Ser uma rede aninhada implica que espécies especialistas estão interagindo com subconjuntos de espécies que também estão interagindo com espécies generalistas (Bascompte et al. 2003). Em nosso estudo, vimos que espécies generalistas comuns na Floresta Atlântica, como *Guerlinguetus brasiliensis* (NODF 2.24), *Trinomys iheringi* (1.99) e pequenos roedores em geral (1.65), contribuíram mais para o aninhamento nas redes com alta defaunação. Estas espécies interagem com várias espécies de plantas, incluindo aquelas que possuem poucas interações com outras espécies animais. Neste caso, estes pequenos roedores desempenham o papel de frugivoria nestas áreas através da remoção de frutos e sementes, independentemente da espécie ou do tamanho do fruto. Assim, as redes de aninhamento podem se tornar muito frágeis se perderem uma dessas espécies generalistas (Mammott et al. 2004), porque elas desempenham um papel muito maior na frugivoria nessas áreas onde os grandes frugívoros estão ausentes.

Na análise da composição estrutural das redes, espécies muito conectadas são fundamentais para a sua organização (Olesen et al. 2007). Essas espécies podem desempenhar papéis centrais como "*hubs*" quando têm um número desproporcionalmente grande de interações ou como "conectoras" quando uma espécie se liga a diferentes módulos da rede (Strogatz 2001; Mello et al. 2014). Neste estudo, constatamos que, em ambas as áreas, a espécie

hub é a mesma, um esquilo generalista (*G. brasiliensis*), amplamente distribuído na Floresta Atlântica (IUCN 2016), que atua principalmente como predador de sementes (Galetti et al. 2015b) e auxilia no controle da densidade de plântulas em florestas tropicais (Janzen 1970; Fragoso 1997). No entanto, assim como outros roedores tropicais, os esquilos também enterram sementes maduras, podendo agir como dispersores secundários de sementes (Glanz et al. 1982).

As espécies que atuam como conectores são diferentes entre as áreas. Em áreas altamente defaunadas, os conectores são pequenos, generalistas e comuns na Floresta Atlântica (*G. montana* – uma pomba e *Trinomys iheringi* – um pequeno roedor). Por outro lado, em áreas com baixa defaunação, os conectores são duas espécies grandes e altamente frugívoras (*C. paca* e *P. obscura*) que sofrem forte impacto da caça ilegal na Floresta Atlântica.

Algumas espécies apresentaram baixa importância nas redes de frugivoria atuando como modulares (*T. solitarius* e *T. albicollis* em áreas com alta defaunação e *O. capueira*, *T. pecari* e roedores em geral, em áreas com baixa defaunação), que possuem muitas interações mas somente dentro de seus próprios módulos (interagindo com a mesma espécie de planta), diferentemente dos *hubs* que interagem com diferentes espécies a taxas muito altas. Espécies periféricas apresentaram baixas taxas de interações de frugivoria. Todas as espécies de grandes mamíferos (*Tayassu pecari*, *Tapirus terrestris*, *Mazama* sp. e *Pecari tajacu*) mostraram-se como espécies periféricas em áreas de alta e baixa defaunação, sugerindo que a taxa de defaunação não afeta as taxas de frugivoria.

Os efeitos da perda de certas espécies dependerão do seu papel nas redes de frugivoria. A extinção de espécies modulares pode causar a fragmentação de interações dentro de seu próprio módulo, redistribuindo novas interações entre as outras espécies do módulo, mas seu impacto será mínimo em outros módulos da rede (Prado e Lewinsohn 2004). No entanto, a perda de espécies conectoras ou *hubs* pode causar uma ruptura nas interações, fragmentando a rede em vários módulos isolados (Olesen et al. 2007), além de afetar direta ou indiretamente outras interações dentro da rede (Jordano et al. 2003) e podendo até mesmo promover extinções secundárias (Silva et al. 2007), no caso de espécies de plantas que perdem seus potenciais dispersores.

4.2 Espécies e grupos importantes para as redes

Todas as espécies que mais contribuíram para a organização das redes são consideradas predadoras de sementes (Galetti et al. 2015b). Somente a *C. paca* (encontrada em áreas de baixa defaunação) é considerada um potencial dispersor de sementes, uma vez que após a ingestão da polpa, descarta os endocarpos no solo (Pimentel e Tabarelli 2004).

Quando analisamos os grupos que participam das interações de frugivoria nas redes, vemos que os grandes mamíferos contribuem pouco para as interações e não há relação entre a defaunação e a taxa de frugivoria para esses animais. Por outro lado, pequenos roedores são beneficiados pela defaunação, aumentando sua importância nas interações de frugivoria. Nossos resultados concordam com outros autores que verificaram um aumento na abundância e diversidade de pequenos mamíferos em áreas defaunadas (Keesing 1998; Wright 2003; Dirzo et al. 2007; Galetti et al. 2015a). Em outro estudo, pequenos roedores foram responsáveis por 98% das sementes predadas em áreas defaunadas, enquanto que em áreas não defaunadas eles responderam por 63% da predação de sementes (Galetti et al. 2015b). Assim, a defaunação poderia favorecer o aumento populacional desses grupos, o que compensaria a falta de predação de sementes por pecarídeos e antas, por exemplo (Galetti et al. 2015b). Alguns fatores devem explicar a permanência e a abundância desses pequenos roedores em áreas mais defaunadas, como a alta taxa reprodutiva e o fato de serem menos vulneráveis a distúrbios humanos (Keesing 1998; Cardillo 2003; Pardini et al. 2010), quando comparados com grandes mamíferos, afetados pela caça ilegal e fragmentação do habitat (Chiarello 1999; Laurence et al. 2000).

5 CONCLUSÕES

A defaunação na Floresta Atlântica não parece estar relacionada diretamente aos processos de frugivoria. Mesmo em áreas onde os grandes mamíferos estão presentes, eles praticam pouca ou nenhuma atividade de frugivoria. Essa mudança funcional nas redes de interações na Floresta Atlântica, onde grandes mamíferos deixam de atuar como frugívoros, removendo frutos, pode comprometer os processos secundários a frugivoria, como a dispersão de sementes. Mudar a comunidade de frugívoros que efetivamente removem frutos pode levar a uma mudança na composição das espécies florestais (Young et al. 2016), afetando a estrutura florestal e a dinâmica de diversas plantas (Almeida-Neto et al. 2008). No entanto, devemos também considerar o papel dos primatas e grandes pássaros que se alimentam do dossel e que não foram contemplados por esta metodologia. O que podemos afirmar é que no solo da floresta a frugivoria foi realizada principalmente por pássaros e roedores, geralmente generalistas e predadores de sementes. Além disso, em áreas com altos níveis de defaunação, os roedores aumentaram sua importância nas interações, visitando e removendo muitos frutos de espécies nativas.

Destacamos aqui algumas considerações importantes para orientar futuros estudos. A primeira é a necessidade de estender o esforço de amostragem para outros estratos da floresta,

a fim de identificar todos os frugívoros ativos. O segundo é caracterizar o potencial dos frugívoros como dispersores de sementes efetivos, através de experimentos laboratoriais e de campo. Finalmente, diagnosticar os limiares de efetividade dos mamíferos na frugivoria em florestas tropicais com grande histórico de distúrbios humanos (Cincotta et al. 2000) e caça (Wigley et al. 2010), como a Floresta Atlântica.

REFERÊNCIAS

- Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483:205-208.
- Almeida-Neto M, Campasi S, Galetti M, et al (2008) Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17:503-513.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling e Software* 26:173-178.
- Almeida A, Mikich SB (2018) Combining plant–frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos* 127:184-196.
- Banks-Leite C, Ewers RM, Metzger JP (2012) Unraveling the drivers of community dissimilarity and species extinction in fragmented landscapes. *Ecology* 93:2560–2569.
- Barber MJ (2007) Modularity and community detection in bipartite networks. *Physical Review* 76:1-11.
- Barracough TG (2015) How Do Species Interactions Affect Evolutionary Dynamics Across Whole Communities? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46:25-48.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, et al (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc. Natl Acad. Sci.* 100:9383-9387.
- Bascompte J, Jordano P (2006) The structure of plant–animal mutualistic networks. In: Pascual M, Dunne JA (eds) *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 143-159.
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:567-593.
- Bastolla U, Fortuna AM, Pascual-García A, et al (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018-1020.
- Beck H, Snodgrass JW, Thebpanya P (2013) Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biol. Conserv.* 163:115-121.

- Bello C, Galetti M, Pizo MA, et al (2015) Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci. Adv.* 1:1.
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, et al (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology* 89:3387-3399.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1-14.
- Bomfim JA, Guimarães-Jr PR, Peres CA, et al (2018) Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks. *Ecography* 41:1-11.
- Bovendorp RS, Brum FT, McCleery RA, et al (2018) Defaunation and fragmentation erode small mammal diversity dimensions in tropical forests. *Ecography* 41:1-13.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, et al (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Cardillo M (2003) Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable? *Anim. Conserv.* 6:63-69.
- Chiarello AG (1999) Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biol. Conserv.* 89:71-89.
- Cincotta RP, Wisnewski J, Engelman R (2000) Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404:990-992.
- Dirzo R, Mendoza E, Ortiz P (2007) Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39:355-62.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, et al (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401-406.
- Effiom EO, Nuñez-Iturri G, Smith HG, et al (2013) Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proc. R. Soc. B.* 280:1-9.
- Emer C, Galetti M, Pizo MA, et al (2018) Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecol. Lett.* 21:484-493.
- Fleming TH, Sosa VJ (1994) Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* 75:845-851.
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, et al (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *J. Anim. Ecol.* 79:811-817.
- Fragoso JMV (1997) Tapir-generated seed shadows: scale dependent patchiness in the Amazon rain forest. *J. Ecology* 85:519-529.

- Galetti M, Keuroghlian A, Hanada L, et al (2001) Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in southeast Brazil. *Biotropica* 33:723-726.
- Galetti M, Dirzo R (2013) Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biol. Conserv.* 163:1–6.
- Galetti M, Bovendorp RS, Guevara R (2015a) Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Glob. Ecol. Conserv.* 3:824-830.
- Galetti M, Guevara R, Neves CL, et al (2015b) Defaunation affects the populations and diets of rodents in neotropical rainforests. *Biol. Conserv.* 190:2-7.
- Galetti M, Brocardo CR, Begotti RA, et al (2017) Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conserv.* 20:270-281.
- Giacomini HC, Galetti M (2013) An index for defaunation. *Biol. Conserv.* 163:33-41.
- Glanz WE, Thorington-Jr RW, Giacalone-Madden J, et al (1982) Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. In: Leigh-Jr EG, Windsor DM (eds) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 239-252.
- Hansen DM, Galetti M (2009) The forgotten megafauna. *Science* 324:42-43.
- Harvey E, Gounand I, Ward CL, et al (2016) Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 54:371-379.
- Huggett AJ (2005) The concept and utility of “ecological thresholds” in biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 124:301-310.
- IUCN (2016) The IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em: <www.iucnredlist.org> Acesso 16 Jun 2016.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The Am. Nat.* 104:501-528.
- Jordano P (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 125-166.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecol. Lett.* 6:69-81.
- Jordano P (2016) Chasing ecological interactions. *PLOS Biology* 14:1-4.
- Jorge MLSP, Galetti M, Ribeiro MC, et al (2013) Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biol. Conserv.* 163:49-57.
- Keesing F (1998) Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia* 116:381-389.

- Kolchinsky A, Gates AJ, Rocha LM (2015) Modularity and the spread of perturbations in complex dynamical systems. *Phys. Rev. E* 92:1-9.
- Kurten EL (2013) Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biol. Conserv.* 163:22-32.
- Laurence WF, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Forest loss and fragmentation in Amazon: implications for wildlife conservation. *Oryx* 34:39-45.
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa LF, et al (2014) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124:1031-1039.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. B* 271:2605-2611.
- Miguel MF, Jordano P, Tabeni S, et al (2017) Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant–frugivore networks. *Oikos* 127:1045-1059.
- Mills LS, Soulé ME, Doak DF (1993) The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43:219-224.
- Montoya D, Yallop ML, Memmott J (2015) Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature Communications* 6:1-9.
- Morellato LPC, Haddad CF (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32:786-792.
- Muradian R (2001) Ecological thresholds: a survey. *Ecological Economics* 38:7-24.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, et al (2007) The modularity of pollination networks. *Proc. Natl Acad. Sci.* 104:19891-19896.
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.
- Pardini R, Bueno AA, Gardner TA, et al (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5(10): e13666.
- Pimentel DS, Tabarelli M (2004) Seed Dispersal of the Palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic. *Biotropica* 36:74-84.
- Prado PI, Lewinsohn TM (2004) Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *J. Anim. Ecol.* 73:1168-1178.
- Raimundo RLG, Guimarães-Jr PR, Evans DM (2018) Adaptive networks for restoration ecology. *Trends Eco. Evo.* 33:664-675.
- Ramos-Robles M, Andresen E, Días-Castelazo C (2018) Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. *Écoscience* 25:209-222.

- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- Redford KH, Feinsinger P (2001) The half-empty forest: sustainable use and the ecology of interactions. In: Reynolds JD (ed) Conservation of exploited species. University Press, Cambridge, pp. 370-399.
- Ripple W, Abernethy K, Betts MG, et al (2016) Bushmeat hunting and extinction risk to the world's mammals. R. Soc. Open Sci. 3:1-16.
- Saavedra S, Stouffer DB, Uzzi B, et al (2011) Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. Nature 478:233-235.
- Säterberg T, Sellman S, Ebenman B (2013) High frequency of functional extinctions in ecological networks. Nature 499:468-70.
- Sebastián-González E, Dalsgaard B, Sandel B, et al (2015) Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. Glob. Ecol. Biogeogr. 24:293-303.
- Silva WR, Guimarães-Jr PR, Reis SF, et al (2007) Investigating fragility in plant–frugivore networks: a case study of the Atlantic forest in Brazil. In: Dennis AJ, Green RJ, Westcott DA (eds) Seed Dispersal: Theory and Its Application in a Changing World. CAB International, Wallingford, pp. 561-578.
- Strogatz SH (2001) Exploring complex networks. Nature 410:268-276.
- Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. Science 329:853-856.
- Thébault E (2013) Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. J. Biogeogr. 40:759-768.
- Terborgh J (1986) Community aspects of frugivory in tropical forests. In: Estrada A, Fleming TH (eds) Frugivores and seed dispersal. Springer Netherlands, pp. 371-384.
- Thompson J (2005) The Geographic Mosaic of Coevolution. University of Chicago Press.
- Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, et al (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. Functional ecology 29:299-307
- Weckel M, Giuliano W, Silver S (2006) Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. J. Zool. 270:25-30.
- Wigley BJ, Bond WJ, Hoffman MT (2010) Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? Glob. Change Biol. 16:964-976.
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, et al (2005) Body size in ecological networks. Trends Ecol. Evol. 20:402-409.

- Wright SJ (2003) The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6:73-86.
- Young HS, McCauley DJ, Galetti M, et al (2016) Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47:333-58.

CAPITULO 3

UMA QUESTÃO DE TAMANHO E MEDO: COMPETIÇÃO E RISCO DE PREDACÃO ENTRE PREDADORES E FRUGIVOROS

Daiane Cristina Carreira¹, Jedediah Brodie², Katia Maria Paschoaletto Micchi de Barros Ferraz³ e Mauro Galetti⁴

¹ Programa Interunidades de Pós Graduação em Ecologia Aplicada, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”- Universidade de São Paulo, ² Division of Biological Sciences and Wildlife Biology Program, University of Montana, ³ Departamento de Ciências Florestais, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - Universidade de São Paulo, ⁴ Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista.

Resumo

Os frugívoros podem perceber o risco de predação e evitar temporalmente as árvores frutíferas onde são mais vulneráveis. De igual modo, frugívoros menores podem evitar espécies maiores devido a competição. No entanto, essas mudanças comportamentais podem ser alteradas em áreas onde os principais predadores e os grandes frugívoros estão ausentes. Aqui, nós avaliamos se grandes frugívoros evitam temporalmente áreas com altas frequência de predadores e se pequenos frugívoros evitam áreas com alta ocorrência de espécies maiores. Instalamos 189 câmeras sob árvores frutificando em seis áreas da Floresta Atlântica, Brasil, que diferem na abundância de predadores de topo. Nossos resultados mostraram que predadores e pequenos frugívoros foram mais frequentes à noite e grandes frugívoros durante o dia. Durante o dia e a noite, pequenos e grandes frugívoros tendem a evitar áreas com alta frequência de predadores. Pequenos frugívoros evitaram áreas com alta frequência de grandes frugívoros. No entanto, quando restringimos nossa análise a áreas altamente defaunadas, não houve relações entre grandes predadores e grandes frugívoros durante o dia ou entre grandes e pequenos frugívoros à noite. Assim, nossos resultados sugerem que a defaunação pode influenciar padrões de co-ocorrência espaço-temporal entre mamíferos frugívoros e predadores.

Palavras-chave: Floresta Atlântica; Ecologia do medo; Defaunação; Pecarídeos; Predação; Pequenos mamíferos; Antas.

Abstract

Frugivores may perceive predation risk and temporarily avoid fruiting trees where they are most vulnerable. Likewise, smaller frugivores may avoid larger species due to competitive effects. However, these behavioral changes could be altered in areas where top predators and large frugivores are absent. Here, we evaluated whether large frugivores temporarily avoided areas with high frequencies of predators and whether small frugivores avoided areas with high occurrence of larger species. We installed 189 camera trap on fruiting trees in six areas of Atlantic forest, Brazil, that differ in the abundance of top predators. Our results showed that predators and small frugivores were more frequent at night, and large frugivores during the day. During both day and night, small and large frugivores tended to avoid areas with a high

frequency of predators. Small frugivores avoided areas with a high frequency of large frugivores. However, when we restricted our analysis to highly defaunated areas, there were no relationships between large predators and large frugivores during the day or between large and small frugivores at night. Thus, our results suggest that defaunation can influence spatiotemporal co-occurrence patterns among mammalian frugivores and predators.

Keywords: Atlantic Forest; Ecology of fear; Defaunation; Peccaries; Predation; Small mammals; Tapirs.

1 INTRODUÇÃO

Os animais podem modificar seu comportamento para reduzir o risco de predação (Howe 1979; Crosmar et al. 2012; Masse et al. 2013; Lone et al. 2017), resultando em efeitos cascata ao longo da comunidade (Morante-Filho et al., 2016). O declínio ou desaparecimento dos predadores, por exemplo, pode levar ao aumento populacional de herbívoros e frugívoros (Hairston et al. 1960; Fauteux et al. 2016; Soria-Díaz et al. 2017), afetando a composição da comunidade de plantas (Oksanen e Oksanen 2000; Martínez-Ramos et al. 2016). A predação pode fazer com que as presas mudem tanto suas distribuições espaciais quanto seus padrões de atividade temporal, a fim de evitar lugares e períodos em que são mais propensas a serem caçadas (Crosmar et al. 2012; Paton et al. 2017; Kohl et al. 2018).

É importante ressaltar que essas dinâmicas espaço-temporais de predadores e presas e os efeitos cascata que elas geram em toda a comunidade, podem ser influenciadas por fatores antropogênicos (Fauteux et al. 2016; Davies et al. 2017; Pasanen-Mortensen et al. 2017; Soria-Díaz et al. 2017; Barton e Schmitz 2018; Bennie et al. 2018; Crawford et al. 2018; Perkins et al. 2018). Particularmente, é interessante notar a possível influência da defaunação, que pode ser impulsionada pela caça, especialmente de grandes vertebrados, como primatas e ungulados (Stafford et al. 2017), a fragmentação e a perda de habitat (Fahrig 2003), que gera simplificação, menor diversificação e ambientes isolados, dificultando a locomoção dos mamíferos (Begotti et al. 2018).

Os impactos humanos nas redes de interações das comunidades podem ser particularmente agudos quando espécies fortemente interativas tem a sua abundância reduzida ou desaparecem. Algumas espécies têm naturalmente baixas densidades populacionais, mas apresentam grandes forças de interação e podem portanto, ter papéis únicos dentro dos ecossistemas (Paine 1969; Power et al. 1996; Kotliar 2000). Muitas dessas espécies com grande força de interação, são grandes predadores (McLaren e Peterson 1994), herbívoros ou frugívoros (Sekar e Sukumar 2013; Foerster e Vaughan 2015; Fuzessy et al. 2018).

As interações entre predadores e frugívoros que ocorrem em comunidades alteradas pelos impactos humanos podem ser bastante restritas e são pouco estudadas na Floresta Atlântica brasileira. A Floresta Atlântica é um local bastante importante para a biodiversidade global (Galindo-Leal e Câmara 2003), porém tem sofrido severa perda de habitat desde a colonização europeia (Dean 1996). A floresta atualmente é altamente defaunada e perdeu muitos predadores de topo e grandes herbívoros (Bogoni et al. 2018). Ao alterar a rede de interações da comunidade, a perda dessa megafauna poderia ter profundas implicações ecológicas nos processos que vão desde a dispersão de sementes até o armazenamento de carbono florestal (Kurten et al. 2015; Paula et al. 2018).

Nós avaliamos o uso do habitat espacial e temporal por pequenos predadores e frugívoros em resposta à presença de grandes predadores em áreas que abrangem um gradiente de defaunação. Primeiro, previmos que as taxas de ocorrência de frugívoros grandes e pequenos seriam menores em locais onde houvesse visitas frequentes de predadores grandes e pequenos, respectivamente. Em segundo lugar, previmos que pequenos frugívoros tenderiam a evitar áreas e períodos do dia em que os grandes frugívoros eram mais abundantes, a fim de reduzir a competição por interferência nos recursos alimentares (Belovsky 1997; Gayot et al. 2004). Terceiro, previmos que essas dinâmicas seriam alteradas em áreas com alto grau de defaunação. Em tais locais, a menor abundância de grandes frugívoros e grandes predadores poderia alterar o comportamento das espécies de menor porte.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Realizamos este estudo em seis áreas da Floresta Atlântica brasileira localizadas no estado de São Paulo (Fig. 1). Este ecossistema ocupa 32 milhões de hectares (Rezende et al. 2018) ao longo da costa e no interior do Brasil. A Floresta Atlântica está ameaçada pela fragmentação florestal (Laurence 2009), expansão urbana e agrícola (Ribeiro et al. 2009) e caça (Galetti et al. 2009). Apenas 28% de sua vegetação natural ainda permanece (Rezende et al. 2018).

Duas áreas de estudo estão localizadas em florestas contínuas na Serra do Paranapiacaba: Parques Estaduais Carlos Botelho (PECB) e Intervales (PEI) (460.000 ha; 48°24 'W, 24°18' S), com floresta primária e secundária. A temperatura média anual é de ~ 24 °C com uma precipitação média anual de ~ 4.000 mm. Outra área foi localizada no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia (17.000 ha; 45°25 'W, 23°25' S a 44°50 'W, 23°22' S), que é dividido em duas partes por uma estrada estadual: Vargem Grande (SV-VG)

e Itamambuca (SV-I), com floresta ombrófila densa e temperatura média anual de ~ 21 °C e precipitação média de ~ 2.200 mm.

Também coletamos os dados em duas áreas protegidas em ilhas continentais. O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) em Cananéia (13.500 ha; 48°05 'W, 25°03' S) que é composto por praia, estuário, ecossistemas ribeirinhos, restinga, floresta tropical litorânea e manguezais. A temperatura média anual é de ~ 21 °C com uma precipitação média de 2.300 mm. E o Parque Estadual de Ilhabela (PEIB) (33.600 ha; 45°18 'W, 23°8' S), que é a maior e mais populosa ilha do estado de São Paulo, com mata secundária, ecossistemas ribeirinhos e manguezais. A temperatura média anual e precipitação é de 22 °C e 1.500 mm, respectivamente.

Figura 1. Mapa do Brasil mostrando a localização da Floresta Atlântica (cinza) e as localizações das áreas de estudo amostradas (Parques Estaduais: 1. Serra do Mar - Santa Virgínia, Itamambuca e 2. Vargem Grande; 3. Ilhabela; 4. Carlos Botelho; 5. Intervales e 6. Ilha do Cardoso).

2.2 Coleta de dados

Nós instalamos 189 armadilhas fotográficas com sensores infravermelhos (Bushnell Trophy Cam; resolução de 8MP), sendo uma média de 30 câmeras por área de estudo, para identificar a comunidade de mamíferos em cada área. Todas as câmeras foram instaladas a uma altura de 10-30 cm acima do solo em árvores que estavam frutificando. Coletamos frutos de cada árvore que instalamos as armadilhas e os colocamos na área de visualização da câmera.

As câmeras funcionaram em média 40 dias, continuamente (24hrs). Após o disparo, as câmeras gravavam 30 segundos de vídeo, com intervalos de um segundo entre os vídeos.

Os mamíferos detectados foram classificados em grupos funcionais: grandes predadores (> 60 kg), pequenos predadores (< 16 kg) (Wallach et al. 2015), grandes frugívoros (17 a 260 kg) e pequenos frugívoros (< 9 kg). Não tivemos registros na nossa área de predadores de médio porte (> 17 kg e < 59 kg) e nem de frugívoros de médio porte (10 a 16 kg). Consideramos a frequência absoluta como o número de visitas independentes de cada espécie a cada árvore. Consideramos os registros como independentes se um determinado indivíduo saísse da área da câmera e permanecesse sem ser detectado por 60 segundos (Galetti et al. 2015a).

Para avaliar os padrões de atividade, o período noturno foi considerado entre 18:01 e 05:59 horas, obtido através de uma aproximação da média das horas de nascer e pôr do sol nas áreas de estudo durante o período de coleta (dezembro de 2015 a dezembro 2017). Para avaliar a atividade em função da luz noturna, foram utilizadas estimativas de iluminância do Observatório Nacional do Rio de Janeiro (2018). O cálculo para obter a iluminância é baseado na fração da lua que é iluminada em cada noite.

2.3 Análises de dados

Usamos o software R (R Core Team 2017) para todas as análises e gerenciamento de dados. Nós plotamos uma distribuição de frequência de cada grupo funcional por hora usando o pacote Plotrix (Agostinelli e Lund 2017) para dados circulares. Nós examinamos se havia diferenças na frequência absoluta de detecções de cada grupo funcional (durante o dia versus noite) usando análises de variância não-paramétricas de Wilcoxon para duas amostras.

Para testar nossas previsões (ver Introdução), avaliamos as relações nas taxas de detecção entre grupos funcionais usando modelos lineares generalizados (GLMs). Especificamente, analisamos (i) como a frequência de detecção de grandes predadores se relaciona com a frequência de detecção de pequenos predadores, grandes frugívoros e pequenos frugívoros, (ii) como a frequência de detecção de pequenos predadores está relacionada à frequência de detecção de frugívoros grandes e pequenos e (iii) como a frequência de detecção de frugívoros grandes está relacionada à frequência de detecção de pequenos frugívoros. Separadamente, avaliamos todas as potenciais relações usando o tempo de visita (min) em vez da frequência de detecção para as variáveis preditoras e resposta.

Nossos modelos GLM usaram distribuições de Poisson e incluíram uma covariável binária para dia versus noite. Estas análises foram realizadas em três conjuntos de dados: (i) frequência absoluta e tempo de visita para todas as áreas amostradas (seis locais), (ii) frequência

absoluta em áreas com alto grau de defaunação e (iii) frequência absoluta em áreas com baixo grau de defaunação. Três áreas foram consideradas com baixo grau de defaunação (PECB, PEI e SV-I) e três áreas apresentaram alto grau de defaunação (SV-VG, PEIC e PEIB), com base no índice de defaunação proposto por Giacomini e Galetti (2013) e utilizado por Carreira et al. (em revisão) nessas áreas de estudo. O índice de defaunação, Di, é uma métrica quantitativa que pode ser usada para comparar comunidades ecológicas usando uma medida ponderada de dissimilaridade entre o conjunto atual de dados de um determinado local e um conjunto de dados de áreas de referência (locais com baixa perturbação) (Giacomini e Galetti 2013). Para o conjunto de dados totais registrados durante a noite, avaliamos se a frequência de detecção de cada grupo funcional foi influenciada pela iluminância, também utilizando o GLM.

3 RESULTADOS

Obtivemos um esforço de amostragem total de 5.835 de câmeras/dia nas seis áreas de estudo. Para o conjunto total de dados, foram identificadas 2.310 visitas de 28 espécies de mamíferos, sendo duas espécies de grandes predadores, seis espécies de pequenos predadores, 32 espécies de pequenos frugívoros e quatro espécies de grandes frugívoros (Tabela 1).

Tabela 1. Número de visitas de mamíferos em todas as áreas de estudo (Total), em áreas com baixa defaunação (BD) e em áreas de alta defaunação (AD), classificadas de acordo com seus grupos funcionais.

Espécies/Táxon	Grupo funcional	Total	BD	AD
<i>Puma concolor</i>	grande predador	46	28	18
<i>Panthera onca</i>	grande predador	1	1	0
<i>Leopardus pardalis</i>	pequeno predador	43	32	11
<i>Eira barbara</i>	pequeno predador	17	14	3
<i>Leopardus guttulus</i>	pequeno predador	7	2	5
<i>Leopardus wiedii</i>	pequeno predador	6	5	1
<i>Leopardus</i> sp.	pequeno predador	4	2	2
<i>Puma yagouaroundi</i>	pequeno predador	3	0	3
Pequenos roedores	pequeno frugívoro	269	62	207

<i>Cuniculus paca</i>	pequeno frugívoro	190	117	73
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	pequeno frugívoro	164	67	97
Sigmodontinae	pequeno frugívoro	107	25	82
<i>Trinomys iheringi</i>	pequeno frugívoro	101	16	85
<i>Didelphis aurita</i>	pequeno frugívoro	80	40	40
Didelphidae	pequeno frugívoro	50	30	20
Rodentia (subfamilia Sigmodontinae e familia Echimyidae)	pequeno frugívoro	45	17	28
<i>Philander frenatus</i>	pequeno frugívoro	41	28	13
<i>Nasua nasua</i>	pequeno frugívoro	35	35	0
<i>Marmosops</i> sp.	pequeno frugívoro	30	17	13
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	pequeno frugívoro	22	6	16
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	pequeno frugívoro	15	15	0
<i>Dasyprocta leporina</i>	pequeno frugívoro	1	0	1
<i>Marmosops</i> cf. <i>incanus</i>	pequeno frugívoro	1	1	0
<i>Cerdocyon thous</i>	grande frugívoro	20	3	17
<i>Tayassu pecari</i>	grande frugívoro	792	789	3
<i>Tapirus terrestris</i>	grande frugívoro	110	107	3
<i>Pecari tajacu</i>	grande frugívoro	66	64	2
<i>Mazama</i> spp.	grande frugívoro	44	33	11

Os pequenos frugívoros tiveram 1.151 visitas (49,8% do total), grandes frugívoros 1.032 (44,7%), pequenos predadores 80 (3,5%) e grandes predadores 47 visitas (2%). Em áreas com baixa defaunação, identificamos 1.556 visitas, sendo duas espécies de grandes predadores (29 visitas), cinco espécies de pequenos predadores (55 visitas), 31 espécies de pequenos frugívoros (476 visitas) e quatro espécies de grandes frugívoros (996 visitas). Em áreas com alta defaunação, identificamos 754 visitas, sendo uma espécie de grande predador (18 visitas), seis

espécies de pequenos predadores (25 visitas), 29 espécies de pequenos frugívoros (675 visitas) e quatro espécies de grandes frugívoros (36 visitas).

Considerando todas as áreas, as frequências de detecção diferiram entre dia e noite para pequenos predadores, grandes frugívoros e pequenos frugívoros (Fig. 2). Pequenos predadores e pequenos frugívoros eram mais frequentes à noite e grandes frugívoros durante o dia.

Figura 2. Frequência absoluta (em azul) de grandes e pequenos predadores e grandes e pequenos frugívoros durante o dia e a noite.

Durante o dia e a noite, a frequência de detecção e a duração de visitas de grandes predadores, pequenos e grandes frugívoros foram negativamente relacionados à frequência de detecção e à duração de visitas de pequenos frugívoros (Fig. 3). Durante o dia, os grandes frugívoros foram menos frequentes e passaram menos tempo em áreas onde a frequência de detecção de pequenos e grandes predadores foi maior (Apêndice C – Tabela S1). À noite, a

frequência de detecção de grandes frugívoros foi negativamente relacionada apenas à frequência de detecção de pequenos predadores (Fig. 3).

Figura 3. Relações significativas de co-ocorrência entre grupos funcionais durante o dia (esquerda) e a noite (direita). As setas contínuas e tracejadas mostram os resultados das análises com base na frequência de detecção e duração da visita, respectivamente. Os coeficientes do modelo ($\pm$ SE) e os valores P são mostrados para os resultados da frequência de detecção.

Considerando todas as áreas, nas noites em que a iluminação foi maior, a frequência de detecção de grandes predadores ($p = 0,02$) e de grandes frugívoros ($p < 0,01$) foi maior, enquanto que a frequência de detecção de pequenos frugívoros foi menor ($p < 0,01$) (Tabela 2).

Todas essas relações permaneceram significativas quando analisadas apenas nas áreas com baixa defaunação. Em áreas com alta defaunação, duas dessas relações deixaram de ser significativas: entre grandes predadores e grandes frugívoros durante o dia ($p = 0,12$) e entre pequenos predadores e grandes frugívoros à noite ($p = 0,47$) (Apêndice C – Tabela S2).

Tabela 2. Frequência e duração das visitas de grandes e pequenos predadores e frugívoros em noites com maior iluminação lunar. Coeficientes do modelo ($\pm$ SE) e valores de P são mostrados.

Grupos	Frequência absoluta	Tempo de visita
Pequeno predador	0.02 ± 0.01 ; $p = 0.15$	0.02 ± 0.01 ; $p = 0.09$
Grande predador	0.02 ± 0.01 ; $p = 0.02$	0.00 ± 0.02 ; $p = 0.78$
Grande frugívoro	0.18 ± 0.06 ; $p < 0.01$	0.11 ± 0.05 ; $p = 0.02$
Pequeno frugívoro	-0.13 ± 0.04 ; $p < 0.01$	-0.09 ± 0.03 ; $p < 0.01$

4 DISCUSSÃO

Os padrões de atividade espacial e temporal dos mamíferos podem variar de acordo com o risco de predação e também para minimizar os efeitos da competição. Essas respostas podem ser alteradas pelas atividades humanas, como a defaunação, embora isso raramente tenha sido explicitamente estudado. Em nossa pesquisa na Floresta Atlântica brasileira, descobrimos que pequenos frugívoros evitam temporariamente árvores frutíferas (tanto por visitá-los com menos frequência quanto por reduzir a duração das visitas) que eram visitadas por grandes frugívoros. Um estudo em Bornéu mostrou que os civetas frugívoros frequentavam figueiras à noite, reduzindo potencialmente a competição por interferência com os frugívoros diurnos, como os primatas e os calaus (Nakabayashi et al. 2016).

Nosso estudo é o primeiro, de acordo com o nosso conhecimento, a demonstrar a evitação temporal de pequenos frugívoros em relação aos grandes frugívoros, que podem ser potenciais competidores, como pecarídeos e antas. Em nosso estudo, os grandes frugívoros eram mais ativos durante o dia, enquanto as pequenas espécies eram mais ativas à noite, porém nas noites com maior iluminação pela lua, as espécies pequenas eram menos frequentes que as espécies maiores. Essa evitação pode ser impulsionada pela competição por interferência, em que as espécies evitam temporariamente certas áreas, a fim de reduzir as interações agonísticas (Carothers e Jaksic 1984).

Os padrões de atividade espaço-temporal também podem ser influenciados a fim de evitar a predação (Howe 1979; Crosmar et al. 2012; Masse et al. 2013; Lone et al. 2017). Nossos resultados sugerem que pequenos frugívoros evitam predadores de todos os tamanhos durante o dia e a noite, enquanto os grandes frugívoros evitam grandes predadores. Separações temporais entre predadores e suas presas são um mecanismo potencial de coexistência (Stiling 1999).

Nossos resultados sugerem que a defaunação pode influenciar os padrões de ocorrência entre frugívoros e predadores de mamíferos. Nas áreas com alta defaunação, as relações negativas entre predadores e frugívoros não foram observadas. Isto é provavelmente devido à baixa frequência de predadores (e, em alguns casos, grandes frugívoros) nessas áreas, o que poderia afetar o risco de predação espaço-temporal e a competição por interferência por frugívoros menores. A perda de frugívoros tropicais pode alterar a comunidade de plantas que dependem desses animais para a dispersão de sementes (Effiom et al. 2013; Galetti et al. 2015a; Granados et al. 2018). Populações de predadores em declínio também podem comprometer o controle *top-down* da abundância de presas (Power 1992; Soria-Díaz et al. 2017). Neste estudo, a perda de predadores não parece causar a expansão da população de ungulados nem o super

pastoreio (*over-browse*) por meio do forrageamento (Miller et al. 1992; Oksanen e Oksanen 2000), provavelmente porque tanto os predadores quanto as presas foram influenciados negativamente pela fragmentação e pela caça no ecossistema. O declínio simultâneo de grandes predadores e grandes frugívoros poderia levar a um aumento compensatório nas populações de roedores (Galetti et al. 2015b; Keesing 1998), embora isso ainda não tenha sido documentado em nosso sistema.

O uso do habitat pelos mamíferos pode ser influenciado por vários fatores, desde a pressão da caça (Galetti et al. 2009) até as interações com competidores e predadores (Mella et al. 2014; Kohl et al. 2018). Entretanto, como o uso do habitat e as interações em ecossistemas altamente diversificados são afetados pela defaunação - uma ameaça generalizada e severa para a conservação – parece permanecer ainda pouco compreendido. De acordo com nosso conhecimento, este é o primeiro estudo a documentar as diferenças nos padrões de co-ocorrência interespecífica espaço-temporal em áreas com diferentes níveis de defaunação. Trabalhos futuros que considerem a variabilidade na disponibilidade temporal de recursos serão necessários para documentar de forma mais completa as maneiras pelas quais a fragmentação e a caça ilegal podem estar afetando a ocorrência de espécies e as interações entre elas.

REFERÊNCIAS

- Observatório Nacional (2018) Anuário do Observatório Nacional. Disponível em: <<http://www.on.br/index.php/pt-br/conteudo-do-menu-superior/34-acessibilidade/150-anuario-do-observatorio-nacional.html>> Acesso 01 Out 2018.
- Agostinelli C, Lund U (2017) R package ‘circular’: Circular Statistics (version 0.4-93). Disponível em: <<https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>> Acesso 01 Out 2018.
- Barton BT, Schmitz OJ (2018) Opposite effects of daytime and nighttime warming on top-down control of plant diversity. *Ecology* 99:13–20.
- Begotti RA, Pacífico ES, Ferraz SFB, et al (2018) Landscape context of plantation forests in the conservation of tropical mammals. *J Nat Conserv* 41:97–105.
- Belovsky GE (1997) Optimal foraging and community structure: the allometry of herbivore food selection and competition. *Evolutionary Ecology* 11:641–672.
- Bennie J, Davies TW, Cruse D, et al (2018) Artificial light at night causes top-down and bottom-up trophic effects on invertebrate populations. *J Appl Ecol* 55:2698–2706.
- Bogoni JA, Pires JSR, Graipel ME, et al (2018) Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium-to large-bodied mammal fauna? *PLoS One* 13:1–23.
- Carothers JH, Jaksic FM (1984) The role of interference competition. *Oikos* 42:403–406.

- Crawford RJM, Makhado AB, Oosthuizen WH (2018) Bottom-up and top-down control of the Benguela ecosystem's seabirds. *J Mar Syst* 188:133–141.
- Crosmary WG, Valeix M, Fritz H, et al (2012) African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. *Anim Behav* 83:145–153.
- Davies HF, McCarthy MA, Firth RSCC, et al (2017) Top-down control of species distributions: feral cats driving the regional extinction of a threatened rodent in northern Australia. *Divers Distrib* 23:272–283.
- Dean W (1995) *A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira*. São Paulo: Companhia das Letras.
- Effiom EO, Nunez-Iturri G, Smith HG, et al (2013) Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proc R Soc B* 280:1–8.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
- Fauteux D, Gauthier G, Berteaux D (2016) Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology* 97:3231–3241.
- Foerster CR, Vaughan C (2015) Diet and foraging behavior of a female Baird's tapir (*Tapirus bairdi*) in a Costa Rican lowland rainforest. *Cuad Investig UNED* 7:259–267.
- Fuzessy LF, Janson C, Silveira FAO (2018) Effects of seed size and frugivory degree on dispersal by Neotropical frugivores. *Acta Oecologica* 93:41–47.
- Galetti M, Bovendorp RS, Guevara R (2015a) Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Glob Ecol Conserv* 3:824–830.
- Galetti M, Giacomini HC, Bueno RS, et al (2009) Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. *Biol Conserv* 142:1229–1241.
- Galetti M, Guevara R, Neves CL, et al (2015b) Defaunation affect population and diet of rodents in Neotropical rainforests. *Biol Conserv* 190:2–7.
- Galindo-Leal C, Câmara IG (2003) *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Washington: Center for Applied.
- Gayot M, Henry O, Dubost G, Sabatier D (2004) Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *J Trop Ecol* 20:31–43.
- Giacomini HC, Galetti M (2013) An index for defaunation. *Biol Conserv* 163:33–41.
- Granados A, Bernard H, Brodie JF (2018) The combined impacts of experimental defaunation and logging on seedling traits and diversity. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:25–30.
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 94:421–425.

- Howe HF (1979) Fear and Frugivory. *Am. Soc. Nat* 114:925–931.
- Kohl MT, Stahler DR, Metz MC, et al (2018) Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol Monogr* 88:638–652.
- Kotliar NB (2000) Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? *Conserv Biol* 14:1715–172.
- Kurten EL, Wright SJ, Carson WP (2015) Hunting alters seedling functional trait composition in a Neotropical forest. *Ecology* 96:1923–1932.
- Laurance WF (2009) Conserving the hottest of the hotspots. *Biol Conserv* 142:1137.
- Lone K, Myrsterud A, Gobakken T, et al (2017) Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos* 126:624–632.
- Martínez-Ramos M, Ortiz-Rodríguez IA, Piñero D, et al (2016) Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proc Natl Acad Sci* 113:5323–5328.
- Masse RJ, Tefft BC, Amador JA, et al (2013) Why woodcock commute: Testing the foraging-benefit and predation-risk hypotheses. *Behav Ecol* 24:1348–1355.
- McLaren BE, Peterson RO (1994) Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266:1555–1558.
- Mella VSA, Banks PB, Mcarthur C (2014) Negotiating multiple cues of predation risk in a landscape of fear: What scares free-ranging brushtail possums? *J Zool* 294:22–30.
- Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Lohbeck M, et al (2016) Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology* 97:3315–3325.
- Nakabayashi M, Ahmad AH, KohshiMa S (2016) Behavioral feeding strategy of frugivorous civets in a Bornean rainforest. *J Mammal* 97:798–805.
- Oksanen L, Oksanen T (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *Am Nat* 155:703–723.
- Paine RT (1969) A note on trophic complexity and community stability. *Am Nat* 103:91–93.
- Pasanen-Mortensen M, Elmhagen B, Lindén H, et al (2017) The changing contribution of top-down and bottom-up limitation of mesopredators during 220 years of land use and climate change. *J Anim Ecol* 86:566–576.
- Paula MD, Groeneveld J, Fischer R, et al (2018) Defaunation impacts on seed survival and its effect on the biomass of future tropical forests. *Oikos* 127:1526–1538.

- Paton DG, Ciuti S, Quinn M, Boyce MS (2017) Hunting exacerbates the response to human disturbance in large herbivores while migrating through a road network. *Ecosphere* 8:1–18.
- Perkins A, Ratcliffe N, Suddaby D, et al (2018) Combined bottom-up and top-down pressures drive catastrophic population declines of Arctic skuas in Scotland. *J Anim Ecol* 87:1573–1586.
- Power ME (1992) Top-Down and Bottom-Up forces in food webs: Do plants have primacy. *Ecology* 73:733–746.
- Power ME, Tilman D, Estes JA, et al (1996) Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* 46:609–620.
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, et al (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic. *Perspect Ecol Conserv* 1–7.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153.
- Sekar N, Sukumar R (2013) Waiting for gajah: An elephant mutualist's contingency plan for an endangered megafaunal disperser. *J Ecol* 101:1379–1388.
- Soria-Díaz L, Fowler MS, Monroy-Vilchis O (2017) Top-down and bottom-up control on cougar and its prey in a central Mexican natural reserve. *Eur J Wildl Res* 63:73.
- Stafford CA, Preziosi RF, Sellers WI (2017) A pan-neotropical analysis of hunting preferences. *Biodivers Conserv* 26:1877–1897.
- Stiling PD (1999) *Ecology: Theories and applications*. California, USA: Prentice Hall.
- Wallach AD, Izhaki I, Toms JD, et al (2015) What is an apex predator? *Oikos* 124:1453–1461.

CONCLUSÕES GERAIS

As relações entre plantas, frugívoros e seus predadores apresentou-se bastante complexa na Floresta Atlântica que hoje encontra-se em diferentes níveis de defaunação. Determinar os graus de defaunação das áreas estudadas foi um importante passo para comparar as atividades dos frugívoros e as comunidades de mamíferos ao longo do contínuo florestal. Pudemos comprovar isso, quando aplicamos o índice de defaunação (Giacomini e Galetti 2013) e separamos as áreas de acordo com o grau de defaunação de cada uma. Detectamos que os Parque Estaduais da Serra do Mar – Núcleo de Santa Virginia - Base de Itamambuca, Parque Estadual Carlos Botelho e Parque Estadual Intervales, apresentam-se com comunidades de mamíferos mais completas e baixo grau de defaunação, enquanto que o Parque Estadual da Ilha do Cardoso, o Núcleo de Santa Virginia - Base de Vargem Grande, no Parque Estadual da Serra do Mar e o Parque Estadual de Ilhabela, estão com altos graus de defaunação, apresentando uma comunidade paupérrima de mamíferos de grande porte.

A amostragem por armadilhas fotográficas com a disposição de frutos em sua área de projeção, foi imprescindível para avaliarmos a atividade dos frugívoros diante dos recursos alimentares comumente dispostos no chão da floresta. Destacamos também, que a metodologia aplicada nos ajudou muito a identificar pequenos mamíferos (com a ajuda de especialista) a nível de grupo, família, gênero e até mesmo de espécie, que costumam não ser contemplados em estudos de armadilhamento fotográfico. Consideramos que isso foi possível devido ao posicionamento mais baixo das câmeras (média de 15 cm do nível do solo), que previa a focalização do animal comendo o fruto e também a disposição do fruto, que ampliava a possibilidade do animal passar mais tempo diante da câmera, o que nos fornecia mais dados morfológicos da espécie.

Apesar da alta diversidade de famílias ($n = 16$) de plantas presentes na Floresta Atlântica ombrófila densa, apenas três famílias (Myrtaceae, Rubiaceae e Arecaceae) foram responsáveis por contribuir com a maior parte de frutos (89%) para a remoção por frugívoros. Com destaque para as espécies *Posoqueria latifolia*, *Virola bicuhyba*, *Psidium* sp. e *Euterpe edulis*, sendo esta última, amplamente extraída da floresta por palmiteiros que praticam atividades ilegais.

Os frugívoros que mais atuaram na remoção de frutos sob as áreas de fruteiras amostradas, foram majoritariamente o grupo dos roedores de pequeno e médio porte, como o *G. brasiliensis* (esquilo) e *C. paca* (paca). Esses animais são conhecidos pelo comportamento de predação das sementes (Steffler et al. 2008; Galetti et al. 2015, 2017) e em alguns casos, de enterrá-las (Vander Wall et al. 2005). Nessa segunda opção, as sementes teriam uma chance a

mais para germinar. As queixadas (*T. pecari*) apareceram como único representante dos frugívoros de grande porte a ter uma remoção de frutos significativa nas áreas.

Quando analisamos as interações entre plantas, aves e mamíferos na Floresta Atlântica, vimos que apenas um baixo percentual (5,6%) representa as interações de frugivoria. Mesmo considerando áreas com baixo grau de defaunação, as espécies de grandes mamíferos exercem pouca ou nenhuma atividade de frugivoria. Podemos visualizar bem isso, com os dados a seguir. A espécie mais atuante na frugivoria, independente do grau de defaunação das áreas, é uma espécie comum de esquilo brasileiro, de ampla ocorrência na Floresta Atlântica (*G. brasiliensis*) (IUCN 2016). Algumas outras espécies apareceram como muito importantes nas interações de frugivoria (com alta força de interação), como o macuco – *Tinamus solitarius* (ave de grande porte) e novamente o esquilo em ambas áreas – baixa e alta defaunação. Considerando apenas as áreas com alta defaunação, o *Turdus* sp., aparece como a terceira espécie com maior força de interação, já nas áreas com baixa defaunação, aparece a paca (*C. paca*). As áreas com alta defaunação apresentaram também uma elevada importância dos roedores nas atividades de frugivoria. Desta forma, percebemos que a defaunação parece selecionar os agentes frugívoros, o que consequentemente, irá causar impactos na germinação e estabelecimento de plântulas.

As relações entre predadores, competidores e presas, se mostrou bastante clara nos nossos resultados. Os pequenos predadores e os pequenos frugívoros mostraram-se bastante ativos durante o período noturno, enquanto que os grandes frugívoros eram mais frequentes nas áreas de fruteiras durante o dia. Independente do período, os pequenos frugívoros evitaram frequentar as fruteiras no mesmo período que seus potenciais competidores (grandes frugívoros, como a anta, queixadas, veados, etc.) e também que seus possíveis predadores, da mesma forma, os grandes frugívoros evitaram os predadores. Entretanto, encontramos que em áreas com alta defaunação, as relações de evitação entre frugívoros e predadores deixa de existir. Isso é mais um efeito da defaunação detectado neste estudo, uma vez que a densidade populacional dos grandes mamíferos provavelmente é mais baixa nessas áreas, dificultado seu registro e causando menor competição entre predadores e presas.

Esperamos com este estudo contribuir para o entendimento das relações dos frugívoros na Floresta Atlântica, mas entendemos que a partir daqui, muito mais pode ser feito. Sugerimos que novos estudos possam contabilizar as interações de frugivoria no dossel da floresta, ampliando a amostragem para os primatas e aves que não costumam descer ao solo. Como segunda etapa da ampliação amostral, notamos a necessidade de incluir novas áreas de estudo, em outros estados brasileiros a fim de capturar a maior diversidade possível de relações, com

destaque para o estado do Espírito Santo e Paraná – onde trabalhos interessantes de frugivoria têm sido realizados nos últimos anos e também para a Floresta Atlântica do nordeste.

Além dos estudos de frugivoria em campo, alertamos para a necessidade dos experimentos laboratoriais, que nos auxiliam a compreender qual a efetividade das espécies mais importantes para a frugivoria, na dispersão das sementes. Os estudos de dispersão de sementes aparecem como o ultimo link entre a frugivoria e o estabelecimento de plântulas em florestas tropicais. Porém, entre a dispersão e o estabelecimento da plântula, há um gradiente composto por diversas variáveis que precisam ser melhor exploradas. Tendo levado em consideração esses pontos, podemos apresentar um cenário vivido e mais próximo do real, que nos levará a compreender como esses incríveis animais podem contribuir para a manutenção das florestas tropicais.

REFERÊNCIAS

- Galetti M, Bovendorp RS, Guevara R (2015) Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Glob. Ecol. Conserv.* 3:824-830.
- Galetti M, Brocardo CR, Begotti RA, et al (2017) Defaunation and biomass collapse of mammals in the largest Atlantic forest remnant. *Animal Conserv.* 20:270-281.
- Giacomini HC, Galetti M (2013) An index for defaunation. *Biol. Conserv.* 163:33-41.
- IUCN (2016) The IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em: <www.iucnredlist.org> Acesso 16 Jun 2016.
- Steffler CE, Donatti CI, Galetti M (2008) Seed Predation of *Attalea dubia* (Arecaceae) in an Island in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Palms* 52:133–140.
- Vander Wall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86:801–806.

APÊNDICES

APÊNDICE A – CAPÍTULO 1

FRUGIVORIA POR MAMÍFEROS NA FLORESTA ATLÂNTICA

Daiane Cristina Carreira, Katia Maria P.M.B. Ferraz e Mauro Galetti

Plantas visitadas e frutos removidos

Tabela S1. Locais de instalação das armadilhas fotográficas na Floresta Atlântica, espécies de fruteiras onde as armadilhas foram instaladas e data de instalação.

ID fruteira	Área	Linha	Lat	Long	Familia	Espécie	Cam	Data/Inst.
1	PECB	23 K	195697	7332386	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	29/09/2015
2	PECB	23 K	195854	7326370	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	120	30/09/2015
3	PECB	23 K	195607	7327523	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	124	30/09/2015
4	PECB	23 K	195774	7328330	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	103	30/09/2015
5	PECB	23 K	196406	7330210	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	125	01/10/2015
6	PECB	23 K	196709	7331236	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	107	17/10/2015
7	PECB	23 K	196250	7329742	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	108	18/10/2015
8	PECB	23 K	196655	7325480	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	104	19/10/2015
9	PECB	23 K	196991	7324147	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	121	19/10/2015
10	PECB	23 K	196991	7323431	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	105	19/10/2015
11	PECB	23 K	196126	7329133	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	R5	19/10/2015
15	SV-I	23 K	491312	7420546	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	129	22/02/2016

16	SV-I	23 K	491466	7420488	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	22/02/2016
18	SV-I	23 K	491998	7420202	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	127	22/02/2016
19	SV-I	23 K	492312	7420327	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	105	22/02/2016
20	SV-I	23 K	492588	7420220	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	126	22/02/2016
23	SV-VG	23K	475339	7408550	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	125	22/04/2016
24	SV-VG	23K	475517	7408103	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV50	22/04/2016
25	SV-VG	23K	475105	7408038	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	103	23/04/2016
26	SV-VG	23K	475707	7408041	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	107	23/04/2016
27	SV-VG	23K	475843	7408061	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	120	23/04/2016
28	SV-VG	23K	476123	7408192	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	129	23/04/2016
29	SV-VG	23K	476204	7408120	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	121	23/04/2016
30	SV-VG	23K	476468	7408198	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	23/04/2016
31	SV-VG	23K	476717	7408362	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	126	23/04/2016
32	SV-VG	23K	476939	7408369	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV48	23/04/2016
33	SV-VG	23K	475667	7407784	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV49	23/04/2016
34	SV-VG	23K	475606	7407638	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV46	23/04/2016
35	SV-VG	23K	475669	7407549	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV47	23/04/2016
36	SV-VG	23K	479255	7410880	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	127	24/04/2016
38	SV-VG	23K	480224	7411189	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	128	24/04/2016
68	SV-I	23K	484030	7417763	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	105	19/06/2016
70	SV-I	23K	490409	7420048	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	121	20/06/2016
71	SV-I	23K	491156	7420666	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV50	20/06/2016
72	SV-I	23K	491276	7420856	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	20/06/2016
73	SV-I	23K	491471	7421165	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV49	20/06/2016
80	SV-VG	23K	475674	7408032	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	SV47	27/07/2016
81	SV-VG	23K	475947	7408087	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	103	27/07/2016
82	SV-VG	23K	476236	7408151	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV50	27/07/2016

83	SV-VG	23K	476474	7408222	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	105	27/07/2016
84	SV-VG	23K	476713	7408364	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	SV46	27/07/2016
86	SV-VG	23K	477659	7408305	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	27/07/2016
87	SV-VG	23K	477805	7408534	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	SV49	27/07/2016
88	SV-VG	23K	477869	7408499	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	127	27/07/2016
89	SV-VG	23K	477900	7408342	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	125	27/07/2016
90	SV-VG	23K	478024	7408290	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	126	27/07/2016
94	PECB	23J	196908	7335700	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	81	31/07/2016
103	PEIC	23J	204483	7221097	Arecaceae	<i>Attalea dubia</i>	25	10/08/2016
105	PEIC	23J	204330	7220410	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	54	10/08/2016
107	PEIC	23J	204756	7223507	Arecaceae	<i>Geonoma gamiova</i>	38	10/08/2016
109	PEIC	23J	204537	7221287	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	84	10/08/2016
110	PEIC	23J	204999	7221315	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	34	10/08/2016
111	PEIC	23J	205048	7221352	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	49	10/08/2016
112	PEIC	23J	205223	7221209	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	59	10/08/2016
113	PEIC	23 J	204345	7220424	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	F21	03/05/2017
114	PEIC	23 J	204315	7220364	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F11	03/05/2017
115	PEIC	23 J	204264	7220216	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F8	03/05/2017
116	PEIC	23 J	204226	7220194	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	F6	03/05/2017
117	PEIC	23 J	204263	7220135	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	45	03/05/2017
119	PEIC	23 J	204226	7219976	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	127	03/05/2017
120	PEIC	23 J	204278	7219939	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F5	03/05/2017
121	PEIC	23 J	204306	7219911	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F18	03/05/2017
122	PEIC	23 J	204346	7220484	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	34	03/05/2017
123	PEI	22 J	761371	7310989	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F20	09/05/2017
124	PEI	22 J	761072	7310960	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	116	09/05/2017
125	PEI	22 J	762078	7310276	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F7	10/05/2017

126	PEI	22 J	762397	7309400	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F1	10/05/2017
127	PEI	22 J	762384	7309310	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F10	10/05/2017
128	PEI	22 J	762229	7308992	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F19	10/05/2017
129	PEI	22 J	762118	7309058	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F13	10/05/2017
131	PEI	22 J	762005	7308760	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F9	10/05/2017
132	PEI	22 J	761935	7308778	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F4	10/05/2017
133	PEIB	23 K	469150	7374937	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	82	29/05/2017
134	PEIB	23 K	469106	7374901	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	28	29/05/2017
135	PEIB	23 K	469083	7374833	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	F2	29/05/2017
136	PEIB	23 K	469052	7374798	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	F11	29/05/2017
137	PEIB	23 K	469002	7374807	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	47	29/05/2017
139	PEIB	23 K	464559	7362442	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	108	30/05/2017
141	PEIB	23 K	463394	7363422	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	38	30/05/2017
142	PEIB	23 K	464471	7362470	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	66	27/07/2017
144	PEIB	23 K	466306	7362734	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	F3	27/07/2017
145	PEIB	23 K	463445	7362213	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	38	28/07/2017
146	PEIB	23 K	463612	7363103	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	82	28/07/2017
148	PEIB	23 K	464324	7362682	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	62	28/07/2017
149	PEIB	23 K	466285	7372418	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	158	28/07/2017
150	PEIB	23 K	466327	7372357	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	71	28/07/2017
151	PEIB	23 K	466534	7372345	Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	155	28/07/2017
152	PEI	22 J	762572	7309294	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	28	30/07/2017
153	PEI	22 J	762691	7309193	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	65	30/07/2017
154	PEI	22 J	762925	7309112	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F7	30/07/2017
155	PEI	22 J	763153	7308841	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F1	30/07/2017
156	PEI	22 J	763523	7308681	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	159	30/07/2017
169	PEIB	23K	456960	7352759	Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	151	03/10/2017

172	PEI	22 J	762390	7313541	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	38	09/10/2017
173	PEI	22 J	762151	7313355	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	66	09/10/2017
176	PEI	22 J	760204	7313705	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	62	09/10/2017
177	PEI	22 J	762312	7309395	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	129	10/10/2017
178	PEI	22 J	762213	7309323	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F9	10/10/2017
179	PEI	22 J	762043	7309251	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	75	10/10/2017
180	PEI	22 J	761850	7309162	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F7	10/10/2017
181	PEI	22 J	761752	7309273	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F1	10/10/2017
182	PEI	22 J	761582	7309174	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	159	10/10/2017
183	PEI	22 J	761218	7309306	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	47	10/10/2017
184	PEI	22 J	763827	7308548	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	156	10/10/2017
186	PEI	22 J	764128	7308320	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	43	10/10/2017
187	PEI	22 J	764210	7308124	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	F2	10/10/2017
188	PEI	22 J	764376	7307990	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	28	10/10/2017
189	PEI	22 J	764611	7307704	Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	53	10/10/2017
52	PEIC	23J	204856	7222787	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	12	28/05/2016
55	PEIC	23J	205239	7221264	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	66	28/05/2016
56	PEIC	23J	205521	7221304	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	43	28/05/2016
57	PEIC	23J	205686	7221255	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	34	28/05/2016
58	PEIC	23J	205959	7221173	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	25	28/05/2016
59	PEIC	23J	204811	7223498	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	32	28/05/2016
108	PEIC	23J	204722	7223507	Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	60	10/08/2016
21	SV-I	23 K	492823	7420401	Chrysobalanaceae	<i>Posoqueria latifolia</i>	128	22/02/2016
22	SV-I	23 K	492876	7420393	Chrysobalanaceae	<i>Posoqueria latifolia</i>	125	22/02/2016
62	PEIC	23J	204479	7221039	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	49	29/05/2016
74	SV-I	23K	491578	7421389	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	SV47	20/06/2016
76	SV-I	23K	491534	7421580	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	SV46	20/06/2016

104	PEIC	23J	204443	7221049	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	21	10/08/2016
44	PECB	23J	197024	7335525	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	77	23/05/2016
48	PECB	23J	196892	7335396	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	81	23/05/2016
49	PECB	23J	196973	7335631	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	85	23/05/2016
91	PECB	23J	195631	7335724	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	4	29/07/2016
92	PECB	23J	195671	7335590	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	12	28/07/2016
93	PECB	23J	197068	7335603	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	31	30/07/2016
99	PECB	23J	196014	7335088	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	55	31/07/2016
100	PECB	23J	196101	7335366	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	74	31/07/2016
101	PECB	23J	196178	7335453	Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	33	31/07/2016
17	SV-I	23 K	491800	7420346	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	103	22/02/2016
37	SV-VG	23K	479942	7410993	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	105	24/04/2016
40	PECB	23J	195602	7335911	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	45	22/05/2016
166	PEIB	23K	453828	7356959	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	26	03/10/2017
167	PEIB	23K	456660	7352733	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	103	03/10/2017
168	PEIB	23K	456870	7352674	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	34	03/10/2017
174	PEI	22 J	759982	7314157	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	F3	09/10/2017
175	PEI	22 J	760193	7313847	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	82	09/10/2017
39	PECB	23J	195755	7326355	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	22	21/05/2016
41	PECB	23J	195977	7335436	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	30	22/05/2016
42	PECB	23J	196007	7335293	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	31	22/05/2016
43	PECB	23J	196179	7335456	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	48	22/05/2016
47	PECB	23J	197032	7335179	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	21	23/05/2016
50	PECB	23J	195583	7336107	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	74	23/05/2016
51	PECB	23J	195508	7335965	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	61	23/05/2016
64	PEIC	23J	204322	7220401	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	38	29/05/2016
67	SV-I	23K	483917	7417964	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	125	19/06/2016

77	SV-I	23K	491537	7421650	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	103	20/06/2016
85	SV-VG	23K	477349	7408328	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	121	27/07/2016
95	PECB	23J	195509	7335971	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	85	31/07/2016
96	PECB	23J	195795	7335594	Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	57	31/07/2016
170	PEIB	23K	457042	7352723	Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	158	03/10/2017
53	PEIC	23J	204631	7221299	Menispermaceae	<i>Abuta selloana</i>	4	28/05/2016
106	PEIC	23J	204604	7221307	Menispermaceae	<i>Abuta selloana</i>	63	10/08/2016
165	PEIB	23K	454464	7358606	Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	78	03/10/2017
61	PEIC	23J	204456	7221165	Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	84	29/05/2016
171	PEIB	23K	457725	7352732	Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	26	03/10/2017
185	PEI	22 J	763966	7308507	Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	108	10/10/2017
12	SV-I	23 K	485901	7418174	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	121	21/02/2016
13	SV-I	23 K	486070	7417599	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	120	21/02/2016
14	SV-I	23 K	486304	7417381	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	107	21/02/2016
45	PECB	23J	197096	7335368	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	33	23/05/2016
46	PECB	23J	197103	7335279	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	57	23/05/2016
54	PEIC	23J	205110	7221214	Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	63	28/05/2016
60	PEIC	23J	204493	7221239	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	60	29/05/2016
66	SV-I	23K	484128	7418838	Myrtaceae	<i>Calyptanthus concinna</i>	126	19/06/2016
78	SV-VG	23K	482691	7412833	Myrtaceae	<i>Myrtaceae</i>	107	26/07/2016
79	SV-VG	23K	482765	7412688	Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	129	26/07/2016
102	PEIC	23J	204551	7221575	Myrtaceae	<i>Campomanesia</i> sp.	43	10/08/2016
130	PEI	22 J	762069	7308960	Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	F17	10/05/2017
138	PEIB	23 K	464504	7362460	Myrtaceae	<i>Campomanesia</i> sp.	F16	30/05/2017
143	PEIB	23 K	465377	7362668	Myrtaceae	<i>Gomidesia spectabilis</i>	108	27/07/2017
147	PEIB	23 K	464062	7362841	Myrtaceae	<i>Gomidesia spectabilis</i>	F2	28/07/2017
97	PECB	23J	195715	7335023	NI	<i>NI</i>	45	31/07/2016

161	PEIB	23K	466723	7361846	NI	<i>NI</i>	158	02/10/2017
162	PEIB	23K	467238	7361931	NI	<i>NI</i>	159	02/10/2017
163	PEIB	23K	455761	7359090	NI	<i>NI</i>	153	03/10/2017
164	PEIB	23K	455748	7358976	NI	<i>NI</i>	1	03/10/2017
98	PECB	23J	195965	7335041	Primulaceae	<i>Rapanea ferruginea</i>	61	31/07/2016
158	PEIB	23K	466572	7362469	Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>	71	02/10/2017
159	PEIB	23K	466620	7362265	Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>	155	02/10/2017
160	PEIB	23K	467051	7362446	Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>	126	02/10/2017
118	PEIC	23 J	204254	7220088	Rubiaceae	<i>Psychotria laciniata</i>	F14	03/05/2017
140	PEIB	23 K	464592	7362334	Rubiaceae	<i>Psychotria laciniata</i>	F3	30/05/2017
65	SV-I	23K	484871	7419004	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	127	19/06/2016
69	SV-I	23K	485009	7418336	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	107	19/06/2016
157	PEI	22 J	763649	7308669	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i> sp.	F9	30/07/2017
75	SV-I	23K	491569	7421438	Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i>	129	20/06/2016
63	PEIC	23J	204358	7220838	Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp.	59	29/05/2016

Tabela S2. Relação das espécies de fruteiras, as famílias pertencentes e os tamanhos médios dos frutos e sementes (mm) nas seis áreas de estudo, na Floresta Atlântica.

Família	Espécie	Tamanho do fruto (mm)	Tamanho da semente (mm)
Menispermaceae	<i>Abuta selloana</i>	19,6	19,1
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	350,0	25,0
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	38,0	35,6
Attalea dubia	<i>Attalea dubia</i>	45,3	31,0
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	22,3	17,8
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	12,6	11,2
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i> sp.	22,2	10,9
Lauraceae	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	21,3	18,3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	24,4	15,7
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	12,2	11,0
Arecaceae	<i>Geonoma gamiova</i>	9,6	7,5
Myrtaceae	<i>Gomidesia spectabilis</i>	5,9	4,1
Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	10,4	7,5
Myrtaceae	Myrtaceae	11,2	4,1
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	17,6	12,7
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	33,6	27,8
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i>	32,1	25,0
Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.	22,0	3,3
Rubiaceae	<i>Psycotria</i> sp.	9,8	4,7
Primulaceae	<i>Rapanea ferruginea</i>	9,0	8,5
Rosaceae	<i>Rubus fruticosus</i>	13,5	3,3
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i>	13,5	3,6
Arecaceae	<i>Syagrus pseudococos</i>	61,1	58,0
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp.	16,1	8,0
Humiriaceae	<i>Vantanea compacta</i>	22,6	18,4
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i>	25,9	21,9

Tabela S3. Famílias de espécies arbóreas (fruteiras) que tiveram maior remoção de frutos por frugívoros nas seis áreas de estudo, da Floresta Atlântica, considerando 200 horas de amostragem.

Família	N. registros de frugivoria para 200hrs
Myrtaceae	12,7
Rubiaceae	2,38
Arecaceae	1,68
Symplocaceae	0,38
Rosaceae	0,31
Chrysobalanaceae	0,27
Sapotaceae	0,23
Lauraceae	0,70
Calophyllaceae	0
Myristicaceae	0,11
Humiriaceae	0
Menispermaceae	0
Moraceae	0
Primulaceae	0
Salicaceae	0
Solanaceae	0

APÊNDICE B – CAPÍTULO 2

EMPOBRECIMENTO DAS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-FRUGIVORO EM UMA FLORESTA TROPICAL HIPERDIVERSA

Daiane C. Carreira, Wesley Dáttilo, Dáfini L. Bruno, Alexandre Percequillo, Katia M.P.M.B Ferraz e Mauro Galetti

Esforço amostral

Tabela S1. Abundância de visitas (V) e frugivoria (F) por aves e mamíferos na Floresta Atlântica, Brasil

Species/Taxa	Category	Diet	IUCN	Total		PECB		SV-I		SV-VG		PEIC		PEI		PEIB	
				V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F
<i>Tayassu pecari</i>	mamífero	grande frugívoro	VU	792	40	51	0	738	28	3	0	0	12	0	0	0	0
<i>Tinamus solitarius</i>	ave	grande frugivoro	NT	525	56	173	19	30	6	38	5	21	0	113	12	150	14
<i>Turdus albicollis</i>	ave	médio frugivoro	LC	491	26	82	2	68	6	42	0	232	16	22	2	45	0
<i>Geotrygon montana</i>	ave	médio frugivoro	LC	384	14	24	3	5	0	8	0	294	9	18	2	35	0
<i>Odontophorus capueira</i>	ave	médio frugivoro	LC	382	13	124	8	68	3	122	0	35	2	28	0	5	0
<i>Turdus rufiventris</i>	ave	médio frugivoro	LC	360	2	4	0	241	0	102	2	7	0	5	0	1	0
Pequenos roedores	mamífero		-	269	12	21	0	11	0	122	10	6	0	30	1	79	1
<i>Chamaeza</i> sp.	ave	onívoro	-	204	0	119	0	13	0	31	0	3	0	17	0	21	0
<i>Crypturellus obsoletus</i>	ave	médio frugivoro	LC	191	5	34	3	18	1	108	0	9	1	22	0	0	0
<i>Cuniculus paca</i>	mamífero	grande frugivoro	LC	190	34	69	21	31	13	33	0	0	0	17	0	40	0
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	mamífero	pequeno frugivoro	LC	164	83	37	23	27	33	34	10	0	0	3	0	63	17
<i>Formicarius colma</i>	ave	insetívoro	LC	156	0	0	0	0	0	1	0	154	0	1	0	0	0
<i>Tapirus terrestris</i>	mamífero	grande frugivoro	VU	110	3	32	0	46	2	3	0	0	0	29	1	0	0

Species/Taxa	Category	Diet	IUCN	Total		PECB		SV-I		SV-VG		PEIC		PEI		PEIB	
				V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F
Sigmodontinae	mamifero		-	107	13	6	2	14	0	71	10	1	0	5	0	10	1
<i>Trinomys iheringi</i>	mamifero	pequeno frugivoro	-	101	15	16	0	0	0	33	11	0	0	0	0	52	4
<i>Grallaria varia</i>	ave	onívoro	LC	87	0	1	0	54	0	28	0	0	0	4	0	0	0
<i>Didelphis aurita</i>	mamifero	médio frugivoro	LC	80	1	6	1	8	0	8	0	2	0	26	0	30	0
<i>Pyriglena leucoptera</i>	ave	insetívoro	LC	73	0	12	0	7	0	38	0	11	0	1	0	4	0
<i>Chamaeza meruloides</i>	ave	onívoro	LC	69	0	37	0	3	0	19	0	6	0	4	0	0	0
<i>Leptotila rufaxilla</i>	ave	médio frugivoro	LC	67	1	4	0	32	0	8	1	1	0	2	0	20	0
<i>Pecari tajacu</i>	mamifero	grande frugivoro	LC	66	1	2	0	55	1	2	0	0	0	7	0	0	0
<i>Leptotila verreauxi</i>	ave	onívoro	LC	56	0	2	0	10	0	5	0	1	0	8	0	30	0
<i>Leptotila</i> sp.	ave	onívoro	-	52	0	7	0	16	0	10	0	2	0	1	0	16	0
<i>Conopophaga lineata</i>	ave	insetívoro	LC	51	0	1	0	2	0	38	0	0	0	1	0	9	0
Didelphidae	mamifero	--	-	50	4	0	0	1	0	13	2	1	0	29	2	6	0
<i>Puma concolor</i>	mamifero	carnivoro	LC	46	0	6	0	11	0	9	0	9	0	11	0	0	0
Rodentia (subfamília Sigmodontinae e família Echimyidae)	mamifero	--	-	45	8	9	0	8	4	21	3	5	0	0	1	2	0
<i>Crypturellus</i> sp.	ave	médio frugivoro	-	45	6	5	2	7	2	30	2	1	0	2	0	0	0
<i>Mazama</i> sp.	mamifero	grande frugivoro	-	44	1	17	1	0	0	0	0	11	0	16	0	0	0
<i>Sclerurus scansor</i>	ave	insetívoro	LC	44	0	2	0	4	0	22	0	7	0	4	0	5	0
<i>Leopardus pardalis</i>	mamifero	carnivoro	LC	43	0	10	0	14	0	4	0	6	0	8	0	1	0
<i>Philander frenatus</i>	mamifero	pequeno frugivoro	LC	41	0	24	0	4	0	2	0	0	0	0	0	11	0
<i>Chamaeza campanisona</i>	ave	pequeno frugivoro	LC	41	1	16	0	1	0	3	0	0	0	1	0	20	1

Species/Taxa	Category	Diet	IUCN	Total		PECB		SV-I		SV-VG		PEIC		PEI		PEIB	
				V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F
<i>Myrmoderus squamosus</i>	ave	insetívoro	LC	41	0	8	0	4	0	25	0	2	0	0	0	2	0
<i>Penelope obscura</i>	ave	grande frugívoro	LC	41	20	27	8	6	12	3	0	4	0	1	0	0	0
<i>Dasypus novemcinctus</i>	mamífero	onívoro	LC	38	0	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	33	0
<i>Nasua nasua</i>	mamífero	médio frugívoro	LC	35	0	30	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marmosops</i> sp.	mamífero	pequeno frugívoro	-	30	0	9	0	8	0	13	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myiothlypis rivularis</i>	ave	insetívoro	LC	29	0	0	0	5	0	19	0	5	0	0	0	0	0
<i>Turdus</i> sp.	ave	onívoro	-	26	0	2	0	17	0	4	0	2	0	1	0	0	0
<i>Canis lupus familiaris</i>	mamífero	carnívoro	LC*	25	0	2	0	3	0	4	0	7	0	1	0	8	0
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	mamífero	pequeno frugívoro	LC	22	0	4	0	1	0	7	0	8	0	1	0	1	0
<i>Cerdocyon thous</i>	mamífero	carnívoro	LC	20	0	1	0	0	0	4	0	13	0	2	0	0	0
<i>Turdus flavipes</i>	ave	pequeno frugívoro	LC	20	1	0	0	0	0	0	0	15	1	4	0	1	0
<i>Eira barbara</i>	mamífero	médio frugívoro	LC	17	5	4	0	6	5	3	0	0	0	4	0	0	0
<i>Aramides saracura</i>	ave	onívoro	LC	17	0	6	0	2	0	8	0	0	0	1	0	0	0
<i>Caracara plancus</i>	ave	onívoro	LC	17	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	ave	onívoro	LC	16	0	5	0	1	0	3	0	1	0	6	0	0	0
<i>Batara cinerea</i>	ave	onívoro	LC	16	0	6	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	mamífero	pequeno frugívoro	LC	15	5	7	1	8	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aramides</i> sp.	ave	onívoro	-	12	0	0	0	0	0	11	0	0	0	1	0	0	0
<i>Myiothlypis</i> sp.	ave	insetívoro	-	12	0	0	0	4	0	6	0	2	0	0	0	0	0
<i>Schiffornis virescens</i>	ave	onívoro	LC	12	0	2	0	1	0	3	0	5	0	0	0	1	0
<i>Conopophaga melanops</i>	ave	insetívoro	LC	11	0	2	0	0	0	2	0	0	0	4	0	3	0
<i>Habia rubica</i>	ave	onívoro	LC	10	0	7		1	0	0	0	2	0	0	0	0	0

Species/Taxa	Category	Diet	IUCN	Total		PECB		SV-I		SV-VG		PEIC		PEI		PEIB	
				V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F
Strigidae	ave	--	-	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dasyprocta leporina</i>	mamifero	médio frugivoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Didelphis</i> sp.	mamifero	médio frugivoro	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Felis silvestris catus</i>	mamifero	carnívoro	LC*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lontra longicaudis</i>	mamifero	carnívoro	NT	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Marmosops</i> cf. <i>incanus</i>	mamifero	pequeno frugivoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Marmosa</i> (Micoureus)	mamifero	pequeno frugivoro	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panthera onca</i>	mamifero	carnívoro	NT	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Amadonastur lacernulatus</i>	ave	carnívoro	VU	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Celeus flavescens</i>	ave	onívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Colaptes melanochloros</i>	ave	onívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Crypturellus tataupa</i>	ave	onívoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	ave	médio frugivoro	NT	1	4	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0
<i>Hypodaleus guttatus</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Laterallus</i> sp.	ave	onívoro	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lochmias nematura</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Micrastur semitorquatus</i>	ave	carnívoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Penelope</i> sp.	ave	grande frugivoro	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Philydor rufum</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ramphocelus bresilius</i>	ave	pequeno frugivoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Species/Taxa	Category	Diet	IUCN	Total		PECB		SV-I		SV-VG		PEIC		PEI		PEIB	
				V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F	V	F
<i>Rupornis magnirostris</i>	ave	onívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	ave	insetívoro	LC	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urubitinga urubitinga</i>	ave	carnívoro	LC	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	ave	onívoro	LC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ramphastos vitellinus</i>	ave	grande frugívoro	VU	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Parques Estaduais em CB: Carlos Botelho; SV-I: Santa Virgínia, Itamambuca, SV-VG: Santa Virgínia, Vargem Grande, IC: Ilha do Cardoso, INT: Intervales, IB: Ilhabela. IUCN: Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas - LC: menos preocupante, NT: quase ameaçada, VU: vulnerável, EN: ameaçada de extinção. * Visitas = número de visitas por sitio, Freq = frequência.

Tabela S2. Índice de defaunação das áreas amostradas na Floresta Atlântica, Brasil. O índice é baseado na frequência de espécies de mamíferos de médio e grande porte e sua biomassa na área de referência e na área de estudo (Giacomini e Galetti, 2013).

Taxon	Frequência (%)	PECB (visitas)	PECB (freq.)	SV-I (visitas)	SV-I (freq.)	SV-VG (visitas)	SV-VG (freq.)	PEIC (visitas)	PEIC (freq.)	PEIB (visitas)	PEIB (freq.)	PEI (visitas)	PEI (freq.)
<i>Dasyprocta</i> sp.	87.69	0	0.00	0	0.00	1	3.44	0	0.00	0	0	0	0,00
<i>Dasypus</i> sp.	76.15	1	3.33	1	4.16	1	3.44	1	4.16	8	40	1	4,16
<i>Eira barbara</i>	72.31	3	10.00	7	29.16	3	10.34	0	0.00	0	0	4	16,66
<i>Leopardus</i> sp.	56.92	8	26.66	11	45.83	5	17.24	4	16.66	2	10	7	29,16
<i>Mazama</i> sp.	69.23	8	26.66	0	0.00	0	0.00	4	16.66	0	0	6	25,00
<i>Nasua nasua</i>	73.08	3	10.00	2	8.33	0	0.00	0	0.00	0	0	0	0,00
<i>Panthera onca</i>	26.15	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0	1	4,16
<i>Pecari tajacu</i>	69.23	1	3.33	4	16.66	1	3.44	0	0.00	0	0	3	12,50
<i>Puma concolor</i>	51.54	4	13.33	7	29.16	8	27.58	3	12.50	0	0	5	20,83
<i>Tapirus terrestris</i>	38.46	13	43.33	10	41.66	2	6.89	0	0.00	0	0	10	41,66
<i>Tayassu pecari</i>	33.08	6	20.00	14	58.33	1	3.44	14	58.33	0	0	0	0,00
Índice de Defaunação			0.31		0.23		0.73		0.68		0.93		0.32

A estrutura das redes de interação planta-frugívoro

Figura S1. Módulos na matriz de interação planta-frugívoro. A matriz mostra os módulos mais comuns. A intensidade dos tons de azul representa a frequência de interação. Quanto mais escuro o azul, maior o número de interações realizadas em áreas de alta defaunação (1) e áreas de baixa defaunação (2) na Floresta Atlântica.

Tabela S3. Contribuição das plantas, aves e mamíferos para o aninhamento em áreas com alta defaunação

Espécies	Aninhamento
<i>Mamíferos</i>	
Didelphidae	0.98
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	2.24
Rodentia	0.78
<i>Sapajus apella</i>	-0.49
Sigmodontinae	0.85
Pequenos roedores	1.65
<i>Tayassu pecari</i>	-0.48
<i>Trinomys iheringi</i>	1.99
<i>Aves</i>	
<i>Chamaeza campanisona</i>	-1.27
<i>Crypturellus obsoletus</i>	-1.74
<i>Crypturellus</i> sp.	0.46
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	-0.53
<i>Geotrygon montana</i>	-0.49
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.95
<i>Odontophorus capueira</i>	1.09
<i>Ramphastos vitellinus</i>	-0.04
<i>Tinamus solitarius</i>	0.71
<i>Turdus albicollis</i>	-0.08
<i>Turdus flavipes</i>	-0.23
<i>Turdus rufiventris</i>	0.05
<i>Plantas</i>	
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	1.70
<i>Attalea dubia</i>	1.07
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0.00
<i>Cryptocarya mandioccana</i>	1.54
<i>Euterpe edulis</i>	1.74
<i>Myrcia</i> sp.	0.79
Myrtaceae	0.76
<i>Ocotea</i> sp.	1.56
<i>Parinari excelsa</i>	-0.98
<i>Psycotria</i> sp.	1.25
<i>Rubus fruticosus</i>	0.43
<i>Syagrus pseudococos</i>	1.11
<i>Symplocos</i> sp.	0.17
<i>Virola bicuhyba</i>	2.13

Tabela S4. Força de interação entre espécies de mamíferos, aves e plantas em áreas com alta e baixa defaunação na Floresta Atlântica, Brasil.

Alta defaunação		Baixa defaunação	
<i>Mamíferos</i>	Força de interação	<i>Mamíferos</i>	Força de interação
Didelphidae	0.07	<i>Cuniculus paca</i>	1.19
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	2.23	Didelphidae	0.51
Rodentia	0.15	<i>Didelphis aurita</i>	0.01
<i>Sapajus apella</i>	0.08	<i>Eira barbara</i>	0.13
Sigmodontinae	0.39	<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	2.77
Pequenos roedores	0.53	<i>Mazama</i> sp.	0.01
<i>Tayassu pecari</i>	1.27	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0.08
<i>Trinomys iheringi</i>	1.08	<i>Pecari tajacu</i>	0.04
Aves		Rodentia	0.12
<i>Chamaeza campanisona</i>	0.2	Pequenos roedores	0.01
<i>Crypturellus obsoletus</i>	0.5	Sigmodontinae	0.06
<i>Crypturellus</i> sp.	0.14	<i>Tapirus terrestris</i>	0.55
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	0.66	<i>Tayassu pecari</i>	0.59
<i>Geotrygon montana</i>	1.10	Aves	
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.03	<i>Crypturellus obsoletus</i>	0.28
<i>Odontophorus capueira</i>	0.07	<i>Crypturellus</i> sp.	0.61
<i>Ramphastos vitellinus</i>	0.06	<i>Geotrygon montana</i>	0.26
<i>Tinamus solitarius</i>	3.28	<i>Odontophorus capueira</i>	0.74
<i>Turdus albicollis</i>	1.83	<i>Penelope obscura</i>	0.88
<i>Turdus flavipes</i>	0.12	<i>Tinamus solitarius</i>	3.86
<i>Turdus rufiventris</i>	0.14	<i>Turdus albicollis</i>	0.21
Plantas			
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	1.24	Plantas	
<i>Attalea dubia</i>	1.09	<i>Attalea dubia</i>	0.01

<i>Calophyllum brasiliense</i>	1.06	<i>Calypttranthes concinna</i>	1.52
<i>Cryptocarya mandioccana</i>	1.88	<i>Casearia sylvestris</i>	1.04
<i>Euterpe edulis</i>	5.83	<i>Crysophyllum</i> sp.	0.83
<i>Myrcia</i> sp.	1.72	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	2.67
Myrtaceae	1.02	<i>Eugenia</i> sp.	0.02
<i>Ocotea</i> sp.	0.17	<i>Euterpe edulis</i>	6.96
<i>Parinari excelsa</i>	0.44	<i>Myrcia</i> sp.	0.41
<i>Psycotria</i> sp.	0.05	<i>Ocotea</i> sp.	0.62
<i>Rubus fruticosus</i>	1.21	<i>Posoqueria latifolia</i>	3.06
<i>Syagrus pseudococus</i>	1.76	<i>Psidium</i> sp.	2.01
<i>Symplocos</i> sp.	0.79	<i>Rapanea ferruginea</i>	0.20
<i>Virola bicuhyba</i>	1.66	<i>Vantanea compacta</i>	0.59

APÊNDICE C – CAPÍTULO 3

UMA QUESTÃO DE TAMANHO E MEDO: COMPETIÇÃO E RISCO DE PREDACÃO ENTRE PREDADORES E FRUGÍVOROS

Daiane Cristina Carreira, Jedediah Brodie, Katia Maria P.M.B. Ferraz e Mauro Galetti

Tabela S1. Relações entre a duração das visitas por diferentes grupos funcionais em todas as áreas, mostrando o coeficiente do modelo (β), erro padrão (SE) e valor-p.

Modelo	Dia			Noite		
	β	SE	P	β	SE	P
Pequeno predador ~ Grande predador	0.00	0.04	0.92	-0.01	0.01	0.47
Grande frugívoro ~ Pequeno predador	-0.89	0.31	0.00	-0.16	0.11	0.14
Pequeno frugívoro ~ Grande frugívoro	-0.11	0.01	0.00	-0.23	0.02	0.00
Grande frugívoro ~ Grande predador	-0.64	0.40	0.11	-0.08	0.08	0.30
Pequeno frugívoro ~ Grande predador	-0.30	0.15	0.05	-0.32	0.06	0.00
Pequeno frugívoro ~ Pequeno predador	-0.43	0.12	0.00	-0.65	0.09	0.00

Tabela S2. Relações entre a frequência absoluta de detecção de diferentes grupos funcionais em todas as áreas e em áreas com baixa e alta defaunação (respectivamente), mostrando o coeficiente do modelo (β), erro padrão (SE) e valor-p.

	Todas áreas						Baixa/alta					
Modelo	Dia			Noite			Dia			Noite		
	β	SE	P	β	SE	P	β	SE	P	β	SE	P
Peq pred ~ gde pred	-0.05	0.05	0.35	-0.03	0.03	0.28	-0.06/-0.03	0.07/0.07	0.43/0.62	-0.05/-0.02	0.05/0.04	0.31/0.60
Gde frug ~ peq pred	-1.59	0.39	0.00	-0.26	0.13	0.04	-1.78/-1.38	0.50/0.66	0.00/0.03	-0.42/-0.12	0.19/0.17	0.02/0.47
Peq frug ~ gde frug	-0.10	0.07	0.00	-0.27	0.01	0.00	-0.09/-0.12	0.00/0.01	0.00/0.00	-0.25/-0.27	0.02/0.01	0.00/0.00
Gde frug ~ gde pred	-1.52	0.59	0.01	-0.25	0.15	0.10	-1.64/-1.36	0.78/0.89	0.03/0.12	-0.41/-0.12	0.24/0.18	0.09/0.51
Peq frug ~ gde pred	-0.37	0.13	0.00	-0.83	0.09	0.00	-0.32/-0.46	0.17/0.20	0.06/0.02	-0.71/-0.93	0.15/0.08	0.00/0.00
Peq frug ~ peq pred	-0.39	0.08	0.00	-0.84	0.07	0.00	-0.35/-0.46	0.11/0.15	0.00/0.00	-0.73/-0.93	0.12/0.08	0.00/0.00