

SERIA O BUGIO-RUIVO (*ALOUATTA GUARIBA CLAMITANS*) UM EFICIENTE DISPERSOR DAS SEMENTES DO CAQUIZINHO-DO-MATO (*DIOSPYROS INCONSTANS*)?

Marcus Vinicius Athaydes Liesenfeld¹
João Semir²
Flavio A. M. Santos²

Resumo. A eficiência da dispersão pode ser determinada pela qualidade do sítio de dispersão da semente, que influencia a sobrevivência de sementes e plântulas. O bugio-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, ingere e defeca sementes do caquizeiro-do-mato, *Diospyros inconstans* (Ebenaceae), uma espécie arbórea secundária tardia, presente nas matas de encosta e restinga de Porto Alegre. Este estudo avaliou a eficiência deste primata como dispersor, baseado na análise comparativa do destino, da sobrevivência e da germinação *in situ* de sementes ingeridas pelos macacos. Para tanto, foram marcadas sementes ingeridas e não ingeridas pelos bugios, localizadas em três sítios: (a) árvore mãe; (b) dormitório noturno; (c) dormitório diurno (floresta secundária). Um total de 1.832 sementes foram monitoradas durante 314 dias, e alocadas a uma categoria de destino: predada; atacada por fungos; removida; não-removida; viva sem germinar; germinada; plântula morta. Sementes não dispersas pelos bugios foram mais atacadas por predadores e fungos do que sementes dispersas. Além de serem dispersas para sítios favoráveis para germinação, as sementes ingeridas pelos bugios-ruivos sobreviveram mais do que as não dispersas. Portanto, conclui-se que *A. g. clamitans* é um efetivo dispersor de *D. inconstans*, pois distribuiu suas sementes em locais da floresta secundária, apesar de não alterar sua viabilidade e velocidade de germinação. Não obstante *A. g. clamitans* colabora com o recrutamento de *D. inconstans* na floresta secundária jovem.

Palavras-chave: *Alouatta guariba clamitans*, *Diospyros inconstans*, dispersão de sementes, predação, germinação, recrutamento, regeneração de floresta.

Abstract. The efficiency of dispersal may be determined by the quality of the site where seeds are deposited, which influences the survival of seeds and seedlings. The brown howler, *Alouatta guariba clamitans*, ingests and defecates the seeds of the little persimmon, *Diospyros inconstans* (Ebenaceae), a late pioneer species commonly found in the hillside and secondary forests of Porto Alegre, Brazil. This study evaluated the efficiency of the primate as a disperser, based on the comparative analysis of the fate, survival and *in situ* germination of ingested seeds. For this, ingested and not ingested seeds were marked at three sites: (a) under parent-trees; (b) under sleeping sites; (c) under siesta sites. A total of 1832 seeds were monitored over a period of 314 days, and allocated to one of the categories: attacked by predators, attacked by fungi; removed; not removed; alive but not germinated; germinated; dead after germination. Seeds not dispersed by the howlers were subjected to more

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP. Endereço atual: Centro Multidisciplinar, Universidade Federal do Acre – Campus Floresta; Av. Canela Fina s/n., 69.980-000 Cruzeiro do Sul – AC, e-mail: athaydes@gmail.com;

²Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas – SP.

predation and fungus attack than dispersed seeds. In addition to being dispersed to more favorable sites for germination, more ingested seeds survived. Overall, *A. g. clamitans* appears to be an effective disperser of *D. inconstans*, because it distributes its seeds in areas of secondary forest, despite the ingestion not alter the seed viability or the germination rates. Nevertheless, *A. g. clamitans* plays an important role in the recruitment of *D. inconstans* in young secondary forest.

Key words: *Alouatta guariba clamitans*, *Diospyros inconstans*, seed dispersal, seed predation, germination, recruitment, forest regeneration.

INTRODUÇÃO

A dispersão das sementes e o estabelecimento das plântulas são estádios cruciais na história de vida de uma planta (Chambers & MacMahon, 1994). A complexidade das interações entre plantas e frugívoros ainda é pouco compreendida, mas um grande número de trabalhos tem indicado que a dispersão endozoocórica de sementes é importante para a manutenção das populações de muitas espécies vegetais (Howe, 1984; Garber & Lambert, 1998; Andresen, 2002).

O maior benefício da dispersão zoocórica é a deposição das sementes em sítios favoráveis à sua sobrevivência a longo prazo. Além disto, existem muitas evidências que sementes que caem abaixo da matriz sofrem altas taxas de mortalidade (Wang & Smith, 2002). Entretanto, algumas espécies de árvores podem recrutar plântulas abaixo de suas copas (Chapman & Chapman, 1996; Hyatt *et al.*, 2003).

Por outro lado, frugívoros podem também interromper o processo quando mastigam as sementes ou quando estas são destruídas na passagem pelo trato digestivo (Janzen *et al.*, 1985; Lambert, 1999), ou depositá-las em locais impróprios ou em densidades que favorecem a predação (Schupp, 1988, 1993, 1995; Janzen, 1986). Ou seja, no mesmo processo de dispersão, podem existir efeitos positivos e negativos simultaneamente, e o sucesso do processo depende do equilíbrio final entre estes efeitos (Greenwood, 1985).

Até agora, a maioria dos estudos de dispersão tem analisado apenas o passo inicial do processo, ou seja, até a germinação (Traveset, 1998), mas um dos assuntos mais debatidos da atualidade é a qualidade de sítios para a sobrevivência das sementes e plântulas, associando a outros efeitos bióticos, como remoção secundária e ataque por fungos e insetos (Wang & Smith, 2002). Em muitos casos, a eficácia da dispersão pode ser relacionada à qualidade do sítio de dispersão, que determina o potencial de sobrevivência das sementes e plântulas (Green, 1983; Geritz *et al.*, 1984).

O propósito deste estudo foi acompanhar o destino pós-dispersão de sementes de

Diospyros inconstans (Ebenaceae) ingeridas pelo bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*), e avaliar a efetividade deste primata como dispersor, através da análise do destino, sobrevivência e germinação *in situ* das sementes ingeridas, comparando-as com sementes não ingeridas.

MÉTODOS

Área de estudo

A flora da Grande Porto Alegre é um misto de muitas formações pertencentes ao Domínio Mata Atlântica, classificadas como Floresta Estacional Semidecidual (Dossiê da Mata Atlântica, 2001). O clima é temperado brando, chuvoso e de verão fresco (subtipo “Cfa”, segundo a classificação de Köppen), com temperatura média anual de 19,5°C e índice pluviométrico de 1.300 mm. No inverno, a ocorrência de geadas é comum, e há um aumento da pluviosidade. Entre os meses de novembro e março, chove menos e um ligeiro déficit hídrico é verificado (Menegat *et al.*, 1998).

O fragmento de mata onde o presente estudo foi realizado, situa-se no Morro da Extrema (30°04' S, 51°13' W), extremo sul do município (Figura 1). Este morro integra a zona de amortecimento da Reserva Biológica do Lami. A área do estudo foi a área de vida (6,15 ha) do grupo de bugios estudado por Fialho (2000), inserida em um fragmento de aproximadamente 120 ha. Um pouco mais da metade da área de estudo é composta por vegetação mais preservada, comprovado pela presença de árvores grandes (e.g. *Blepharocalyx salicifolius* e *Eugenia rostrifolia* - Myrtaceae; *Ficus* spp. - Moraceae), ao longo dos talvegues de drenagem. Estes trechos justapõem-se com trechos mais recentes, oriundos de clareiras e roças antigas em fase sucessional.

Alouatta guariba clamitans Cabrera, 1940

O guariba-ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, é encontrado na Mata Atlântica, desde o norte do Espírito Santo até o nordeste da Argentina (Hirsch *et al.*, 2002). É um dos maiores primatas na América do Sul com uma massa corporal variando entre 6 e 8 kg (Neville *et al.*, 1988). Os grupos sociais variam de dois até 12 indivíduos, que se deslocam entre 300 m até 600 m diariamente, através da sua área de vida (2 a 12 ha), descansando mais da metade do dia (Mendes, 1989; Fialho, 2000; Jardim & Oliveira, 2000). Os guaribas ocupam uma grande variedade de ecossistemas, e sua habilidade de tolerar habitats de

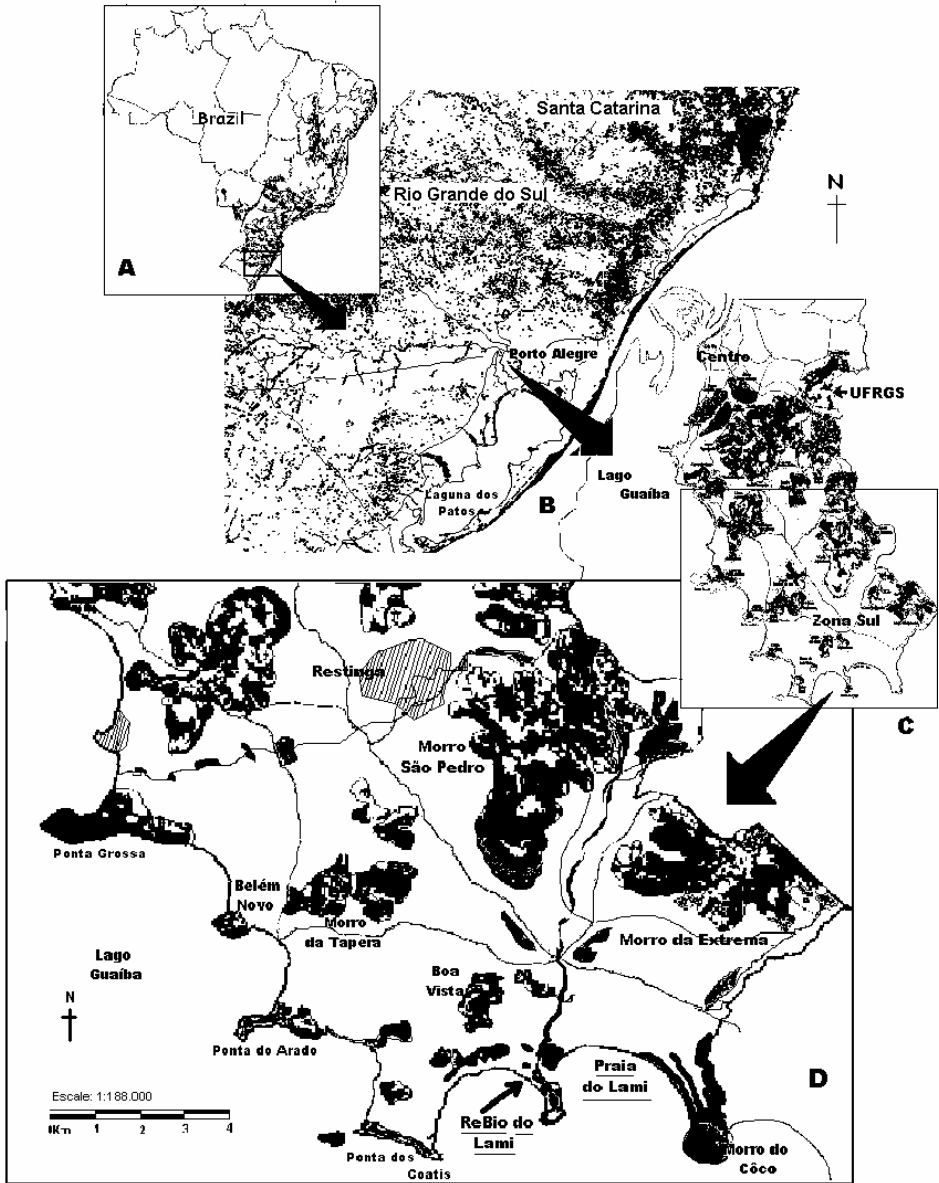


Figura 1. A localização do Morro da Extrema, dentro do Domínio Mata Atlântica (A), Rio Grande do Sul (B), Porto Alegre (C), e o sul do município (D). Fonte: Dossiê da Mata Atlântica (2001)

baixa qualidade se deve principalmente a sua capacidade para a folivoria. Entretanto, frutos podem constituir mais da metade da dieta, dependendo do sítio ou época do ano (Di Fiore & Campbell, 2007).

***Diospyros inconstans* Jacq. Griseb**

Diospyros inconstans (Ebenaceae), popularmente conhecida como caquizeiro-do-mato, é encontrada desde Minas Gerais até a Argentina e o Paraguai, em áreas da formação Mata Estacional Subtropical Semidecídua (Lopes, 1999). São árvores dióicas de até 10 metros de altura. Os frutos são bacóides do tipo campomanesoídeo (Barroso, 1978). Quando maduros, o exocarpo tem superfície lisa fina, de cor vinácea a atropurpúrea, mesocarpo pouco desenvolvido e endocarpo amarelo claro, pouco definido. Os frutos medem $21,2 \pm 13,3$ mm por $19,3 \pm 13,2$ mm ($n = 44$; massa $\sim 4,6$ g). Cada fruto contém de 3 e 6 sementes (moda = 4; $n = 46$).

As sementes apresentam uma testa lisa, rafe dorsal de forma achatada com placentação axilar. A testa é dura, mas não impermeável (teste de permeabilidade: positivo; Fenner, 1992). A germinação é epigea, fotoblástica positiva, podendo acontecer sob o folheto (observação pessoal). O tamanho da semente enquadra-se na categoria grande, comum ao tamanho considerado para sementes de espécies secundárias tardias (Foster & Janson, 1985). As sementes medem $13,0 \pm 0,5$ mm por $6,0 \pm 0,6$ mm ($n = 30$).

Na área de estudo, *D. inconstans* possui uma densidade estimada de 18,7 ind./ha (I.C. 95%: 11,52 - 25,88). A espécie frutifica entre março e julho, período em que existe uma diminuição da abundância total de frutos e flores de outras espécies (Fialho, 2000). A espécie é considerada secundária tardia e tolerante à sombra (Backes & Irgang, 2002), ou seja, germina e se desenvolve no subosque da mata madura e também no subosque da mata regenerada (antigas clareiras).

Destino pós-dispersão de sementes de *D. inconstans*

Para acompanhar o destino das sementes, foram marcados 21 indivíduos de *D. inconstans* (árvores-mãe) dentro da área de estudo. Deste total, sete foram utilizados para o experimento de destino de sementes. A altura média dos indivíduos foi de $8,5 \pm 1,7$ m, a circunferência média à altura do peito foi de $51,6 \pm 22,1$ cm e a área de abrangência da copa foi de $15,3 \pm 8,1$ m². A observação *in situ* do destino das sementes de *D. inconstans* foi acompanhado mensalmente entre o dia 23 de maio de 2001 (primeira semente chegou ao chão) até o dia 2 de abril de 2002, quando restavam somente 77 sementes das 1832 marcadas.

Marcação das estações de destino de sementes

A marcação das estações das sementes, ingeridas e não ingeridas, foi feita com cilindros de zinco galvanizado de 20 cm de diâmetro por 8 cm de altura (estações de destino) – como placas de Petri sem fundo, numerados. As estações de destino marcaram sementes nas fezes dos macacos e em frutos.

Sementes que apareceram nas fezes dos guaribas foram marcadas *in situ* através da demarcação de fezes frescas, em 42 estações. As fezes eram marcadas ao longo do percurso diário dos bugios, somente quando caíam inteiras no solo. Frutos maduros (vermelhos) não consumidos encontrados abaixo ou próximo das árvores-mãe também foram marcados, formando 58 estações (grupos de 4 a 10 frutos), de controle.

Para a comparação entre grupos controle (sementes não ingeridas) e experimental (sementes ingeridas), foi feito o pareamento de estações, onde, quando necessário, a estação controle foi translocada para próximo de uma estação experimental (tratamentos 2 e 3 abaixo). Foram três tratamentos distintos: (1) árvores-mãe; (2) Dormitórios noturnos (identificados entre 1998 e 2001 por M. Jardim, com. pess. e Fialho, 2000); (3) Dormitórios diurnos (somente na mata secundária jovem – veja Liesenfeld, 2002). Pares de estações do mesmo tratamento obedeceram um distanciamento mínimo de 20 metros.

Para definir seu destino, cada semente foi alocada, a cada contagem mensal, a uma das seguintes categorias:

- (i) Germinada: definida de acordo com o critério de Labouriau (1983), onde é confirmada pela curvatura geotrópica positiva da radícula e a “protrusão do embrião”, quando a ponta da radícula pode ser vista. Toda semente germinada era marcada com um ponto de tinta vermelha insolúvel;
- (ii) Morta após germinar: semente senescida e plântula com a radícula seca (retirada da estação, para evitar possível recontagem);
- (iii) Predada: presença de sinais de predação (perfurações, semente oca, etc.);
- (iv) Atacada por fungos: semente coberta por colônias de fungos;
- (v) Removida: ausente da contagem (dispersão secundária);
- (vi) Restante: semente presente, mas intacta.

Categorias (iii) e (iv) foram somadas na categoria geral “perdida”. Como as sementes mortas, estas foram removidas das estações, mas deixadas ao lado, para não interromper processos naturais, como a proliferação do fungo.

Análise de dados

Os dados (contagens) foram avaliados em relação à normalidade (teste de

Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade de variâncias (Bartlett). As médias obtidas para cada tratamento e variável foram comparadas usando ANOVA, com dados transformados em arco-seno, com teste *a posteriori* de Tukey (Scott *et al.*, 1984). Uma pressuposição básica das análises é que a probabilidade de qualquer mudança na condição de uma semente de uma contagem para outra é sempre a mesma.

Uma análise básica utilizada aqui foi o diagrama de destino (Price & Jenkins, 1986), que representa a probabilidade de três eventos sequenciais. O primeiro é a probabilidade de sobreviver (S) aos ataques de predadores ou fungos (S') ou dispersão secundária (S''), o segundo, de germinar (G) ou não (G'), e o terceiro evento, de ser recrutada como plântula (R) ou de morrer (R'). Adicionalmente, foi verificada a probabilidade de uma semente germinar se sobreviveu ($P[S \cap G]$), e aquela de se tornar plântula a semente que sobreviveu e germinou ($P[S \cap G \cap R]$). Para todas as análises, foi considerado como limite de significância $p < 0,05$.

Alguns parâmetros também foram estimados, seguindo Labouriau (1983). O tempo médio de germinação (t) é calculado por $t = \sum n_i \cdot t_i / \sum n_i$, onde t_i = tempo de germinação, e n_i = o número de sementes germinadas por intervalo de tempo (excluindo estações sem germinação) e a variância calculada por $s_t^2 = \sum n_i \cdot (t_i - t)^2 / \sum n_i - 1$. A velocidade média de germinação (v) é obtida por $v = 1/t$ (variância = $s_v^2 = v^4 \cdot s_t^2$).

O índice de sincronização da germinação (E), ou entropia, avalia o número de vezes que o sistema é acionado para ocorrer a germinação. Quanto menos é acionado, maior será a sincronização e menor o valor de E, expresso em “bits”. O valor de $E = - \sum f_i \cdot \log_2 f_i$, onde $f_i = n_i / \sum n_i$.

RESULTADOS

O destino das sementes

Sementes de *D. inconstans* foram encontradas em 50 bolos fecais de *A. g. clamitans* entre 16 de maio e 19 de junho de 2001. Todas as sementes eram limpas de polpa e nenhuma apresentou qualquer sinal de dano. Descartando os bolos com menos de seis sementes (menor que o número de variáveis) e os sítios que sofreram um segundo evento de defecação, restaram 42 estações com um total de 590 sementes, distribuídas entre os três tratamentos (1 = 271 sementes, 2 = 230, 3 = 89).

As estações com frutos não ingeridos (58 estações, ao todo) foram marcadas entre

os dias 18 e 25 de maio de 2001 e totalizaram 310 frutos com 1242 sementes, sendo 707 sementes no tratamento 1 (em 28 estações), 268 no tratamento 2 (em 14 estações), e 267 no tratamento 3 (16 estações).

Sobrevivência de sementes

Em geral, as sementes do grupo controle (não ingeridas) foram significativamente mais vulneráveis a ataques por predadores ($z = 8,71, p < 0,001$) e fungos ($z = 1,90, p = 0,027$) do que as ingeridas pelos guaribas (Figuras 2 e 3). Por outro lado, estas últimas foram mais suscetíveis à remoção secundária ($z = 4,76, p < 0,001$). A probabilidade de sobrevivência – $P(S)$ – foi significativamente mais alta para sementes ingeridas do que para sementes não ingeridas (Figura 2), nos três tratamentos (1: $z = 4,00, p < 0,001$; 2: $z = 4,86, p < 0,001$; 3: $z = 2,09, p = 0,017$).

Apesar de ser maior nas sementes ingeridas em todos os casos, a probabilidade de germinar – $P(G)$ – não diferiu nos três tratamentos (1: $z = 1,41, p = 0,079$; 2: $z = 0,83, p = 0,200$; 3: $z = 0,64, p = 0,260$). Entretanto, considerando os tratamentos em conjunto (Tabela 1), a diferença foi significativa ($z = 5,29, p < 0,001$). A proporção de sementes ingeridas que sobreviveram e germinaram – $P(S \cap G)$ – foi significativamente maior em todos os tratamentos (1: $z = 2,37, p = 0,009$; 2: $z = 4,10, p < 0,001$; 3: $z = 2,17, p = 0,014$).

A probabilidade de desenvolver a plântula – $P(R)$ – foi significativamente maior nas sementes ingeridas para tratamento 3 ($z = 1,80, p = 0,035$), mas não para os demais (1: $z = 0,96, p = 0,16$; 2: $z = 1,38, p = 0,08$). Já para a probabilidade final – $P(S \cap G \cap R)$ – as taxas foram significativamente maiores nos tratamentos 1 ($z = 2,61, p = 0,005$) e 2 ($z = 2,29, p = 0,010$), mas não no tratamento 3 ($z = 0,28, p = 0,190$).

Remoção das sementes por dispersão secundária

Desaparecimentos de sementes foram sempre considerados como dispersão secundária. Provavelmente, ocorreram de três formas: (a) remoção por roedores; (b) enterramento por fatores naturais e incorporação ao banco de sementes; (c) remoção acidental por besouros escarabeídeos na rolagem de fezes. Este processo foi semelhante nos três tratamentos (ANOVA fator único: $F = 0,66, g.l. = 2, 97, p > 0,05$), independentemente do grupo (controle ou ingerido).

Mortalidade

A predação por insetos iniciou tão logo que as sementes chegavam ao solo, enquanto

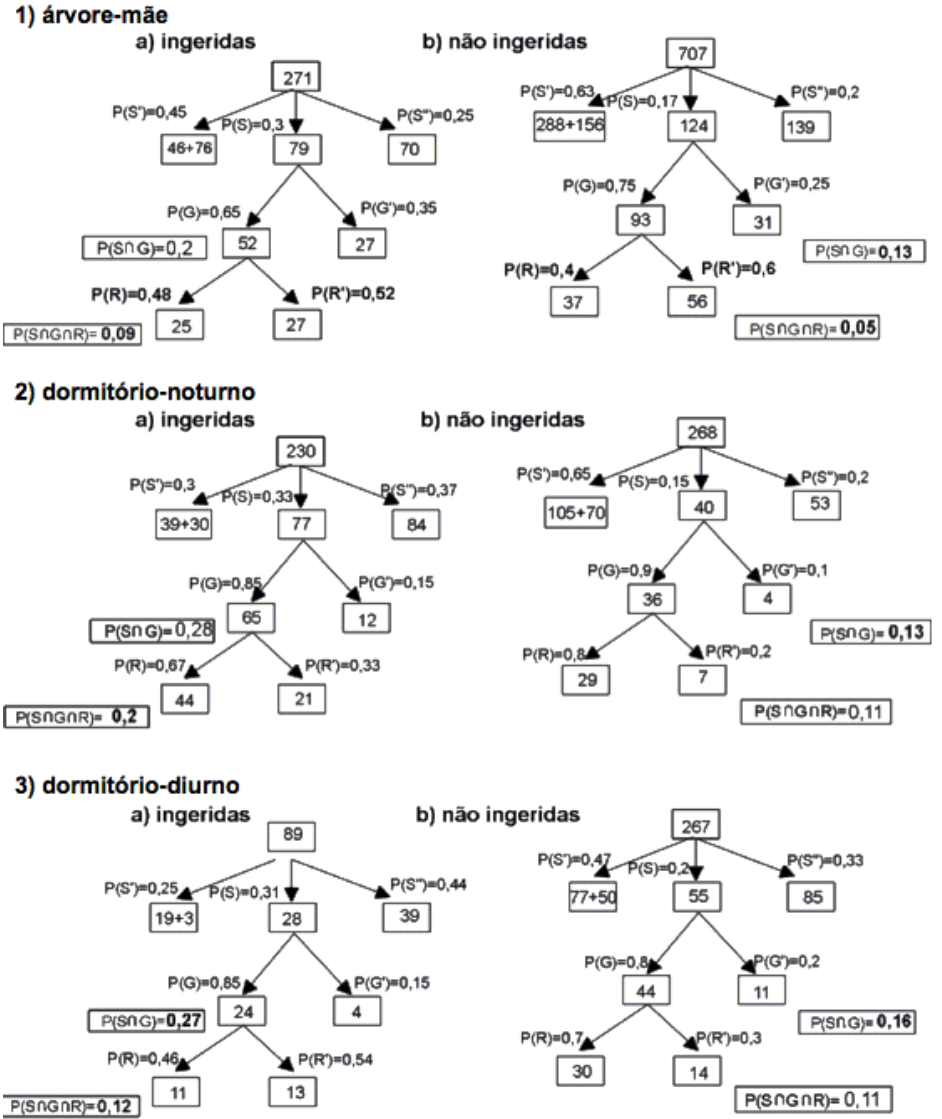


Figura 2. Diagramas de destino das sementes de *Diospyros inconstans* para os três tratamentos, divididos entre (a) sementes ingeridas por *A. g. clamitans* e (b) controle. $P(S)$ = probabilidade de uma semente sobreviver ao ataque por fungos e predadores (S') e à dispersão secundária (S''); $P(G)$ = probabilidade de germinar ou não (G'); $P(R)$ = probabilidade de recrutamento de plântula; $P(S \cap G)$ = probabilidade de uma semente que sobreviveu, germinar; $P(S \cap G \cap R)$ = probabilidade de uma semente sobreviver, germinar e tornar-se plântula.

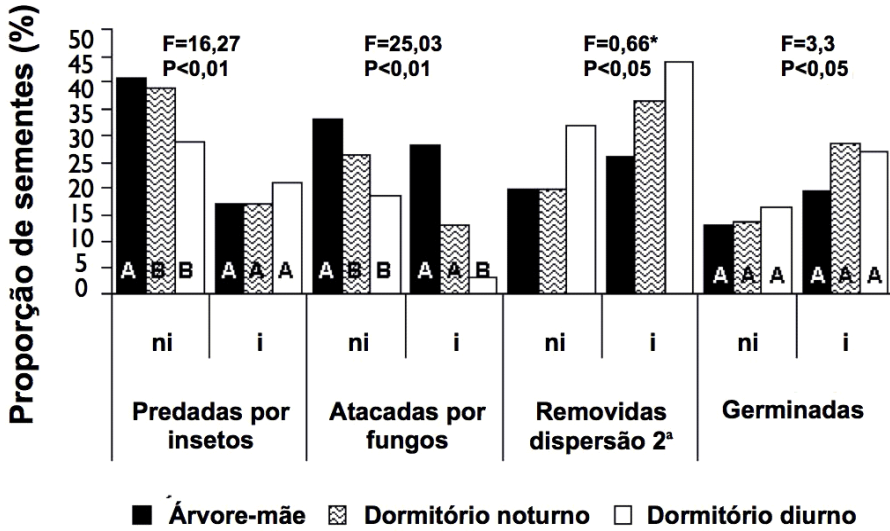


Figura 3. Destino proporcional de sementes ingeridas (i) por *A. g. clamitans* e não ingeridas (ni) nos três tratamentos. Os valores de *F* se referem aos resultados da ANOVA-fator único (*não significativo). Letras iguais significam diferenças não significativas (teste de Tukey, $p > 0,05$).

o ataque por fungos demorou e variou mais. O ataque típico deixa o conteúdo da semente (endosperma e embrião) amolecido, podendo ser facilmente esmagado. Foram encontradas colônias gelatinosas de cor laranja e outras com densos micélios brancos.

Houve variação significativa entre tratamentos em relação tanto à predação ($F = 16,27$, g.l. = 2, 97, $p < 0,01$) quanto ao ataque de fungos (Figura 3). Para o grupo controle, o tratamento 1 apresentou, proporcionalmente, maior probabilidade de sementes serem predadas, enquanto que para as sementes ingeridas, a probabilidade foi menor. No caso de ataque por fungos, as sementes do tratamento 3 foram as menos afetadas.

Germinação

As primeiras sementes de *D. inconstans* germinaram 25 dias após a marcação. Não raras vezes era possível ver a semente ser elevada do nível do solo, devido ao crescimento acentuado do hipocótilo. Algum tempo depois, a testa que restara ao redor do epicótilo e dos cotilédones caiu, revelando as folhas primárias da plântula.

Em todos os tratamentos, a taxa de germinação das sementes ingeridas foi maior que do controle (Figura 3), mas a diferença foi significativa apenas no caso do dormitório noturno ($\chi^2 = 5,34$, g.l. = 1, $p < 0,05$). Foram registrados dois picos de germinação, comuns a todos os tratamentos, o primeiro após 149 dias, e o segundo aos 294 dias (Figura 4). Mais sementes controle germinaram no primeiro pico do que no segundo, mas o padrão oposto foi registrado nas ingeridas.

A germinação foi mais rápida debaixo da árvore-mãe (tratamento 1: Tabela 1), mas não foram registradas diferenças significativas entre grupos, principalmente por causa da grande variação individual. A velocidade média da germinação também foi semelhante entre grupos e tratamentos. A sincronização da germinação foi maior no tratamento 3 (valores de E menores) e menor no tratamento 1. Ou seja, a germinação das sementes debaixo da copa da árvore-mãe foi pouco sincronizada.

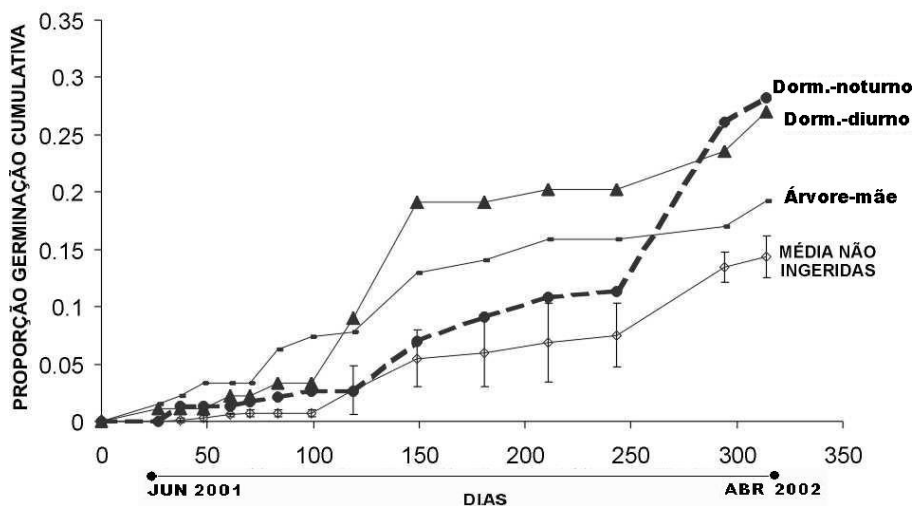


Figura 4. Proporção cumulativa de sementes germinadas para o controle (média \pm desvio padrão) e para o total para cada tratamento no caso das sementes ingeridas.

Tabela 1. Medidas de velocidade e sincronização de germinação em sementes de *D. inconstans* ingeridas e não ingeridas por *A. g. clamitans*.

Tratamento	Tempo médio \pm DP de germinação (dias):		Velocidade média da germinação (sementes/dia)		Índice de sincronização, E (bits)	
	Controle	Ingeridas	Controle	Ingeridas	Controle	Ingeridas
1	171 \pm 73	166 \pm 91	0,006	0,006	2,65	3,13
2	213 \pm 80	218 \pm 84	0,005	0,005	2,21	2,34
3	237 \pm 72	202 \pm 91	0,004	0,005	1,95	2,52

DISCUSSÃO

Sementes ingeridas vs. não ingeridas

O uso de frutos intactos para o controle, ao contrário de sementes manipuladas, é raro em estudos de dispersão (Traveset, 1998). Também, com algumas exceções (p.ex. McConkey, 2000; Silva & Tabarelli, 2001), os testes de germinação foram realizados em laboratório ou estufa, e não *in situ*, como no presente estudo. Estes fatores podem afetar a confiabilidade dos resultados, considerando o objetivo fundamental, de verificar processos naturais, justamente porque a remoção da polpa – que imita o comportamento do frugívoro – pode contribuir para uma aceleração no processo de germinação (Mack, 2000; Lambert, 2001). O presente estudo mostrou que a retirada da polpa (ingestão) não acelera o processo de germinação, contrariando o sugerido por diversos trabalhos (ver Traveset, 1998).

Sobrevivência de sementes como fator crucial no recrutamento de *D. inconstans*

Ao contrário de muitos casos (Traveset, 1998), a ingestão por *A. g. clamitans* não parece ter um efeito significativo sobre a taxa de germinação de *D. inconstans*. Entretanto, o deslocamento para sítios longe da árvore-mãe parece ter um efeito positivo sobre a sobrevivência e recrutamento das sementes.

A remoção da polpa pode ser um fator chave aqui (veja Oliveira *et al.*, 1995; Lambert, 2001). No presente estudo, principalmente, a ingestão implicou em uma redução significativa no ataque por predadores e fungos. Um aumento da intensidade de ataques a sementes abaixo da planta-mãe é bem documentado em várias espécies (Howe *et al.*, 1985; Dirzo & Domínguez, 1986; Wright, 1990; Schupp, 1988; Forget, 1992). Os resultados do presente estudo reforçam estas observações.

Germinação de sementes ingeridas e não ingeridas

A modificação da capacidade de germinação pela passagem pelo trato digestivo é um fator fundamental da evolução de interações planta-animal (Bustamante *et al.*, 1992). Traveset (1998) encontrou poucas diferenças entre grupos de animais, embora mamíferos não voadores pareçam ser mais efetivos, em geral. Alguns primatas podem ser considerados bons dispersores, por ingerir intactas grandes quantidades de sementes e dispersá-las a distâncias relativamente longas (Estrada & Coates-Estrada, 1986; Julliot, 1996). Entretanto, estudos realizados sobre a dispersão do gênero *Diospyros* por primatas indicam poucos efeitos sobre a germinação. Efeitos positivos na germinação foram encontrados somente

nos estudos com *Papio anubis* (Lieberman et al., 1979), *Otolemur garnetti* (Engel, 1997) e *Hylobates muelleri* (McConkey, 2000).

A ausência de um efeito claro sobre a taxa de germinação foi registrada também em estudos com outras espécies de bugios (p.ex. Estrada & Coates-Estrada, 1986; Julliot, 1996; Figueiredo & Longatti, 1997). Um efeito positivo foi registrado para algumas espécies de plantas, mas ao mesmo tempo, foram registrados efeitos negativos para algumas plantas. A manipulação das sementes controle, e a não consideração de perdas através de predação e ataque por fungos pode ter mascarado o verdadeiro efeito da ingestão e dispersão. Obviamente, estudos mais sistemáticos sobre estes fatores são necessários.

O presente estudo mostrou que a ingestão por *A. g. clamitans* afeta positivamente a sobrevivência e a germinação das sementes de *D. inconstans*, e que os efeitos são acentuados pela dispersão (tratamentos 2 e 3). Também, mais de 90% das sementes ingeridas mantiveram-se viáveis durante todo o período do estudo.

Além destas considerações básicas, a dispersão efetiva para sítios na floresta secundária jovem (dormitórios diurnos) indica a participação do bugio-ruivo no processo de sucessão de áreas alteradas, como verificado em outros mamíferos por Gorchov *et al.* (1993) e Reis *et al.* (1999). Este papel seria reforçado pela tolerância dos bugios a habitats perturbados.

De uma forma geral, então, este estudo mostrou que o bugio-ruivo é um dispersor efetivo das sementes do caquizeiro-do-mato (*Diospyros inconstans*), pois ingere e dispersa suas sementes, sem diminuir sua viabilidade, para vários locais da floresta em que habita. Esta dispersão parece diminuir a mortalidade por predação e fungos em comparação com o ambiente em baixo da árvore-mãe, o que aumenta suas chances de sobreviver. Apesar de não ter uma influência aparente sobre as taxas de germinação, o balanço de fatores parece ser positivo, principalmente em relação ao estabelecimento da espécie na floresta em processo de regeneração.

Agradecimentos Agradeço a todos que colaboraram para execução deste trabalho, em especial, Dr. Wesley Silva, Dr. Júlio Bicca-Marques, Dr. Andreas Kindel e Dra. Eleonore Setz pelas sugestões e correções, Dr. Jim Roper, Dr. Sergius Gandolfi, Dr. Ricardo Rodrigues, Dr. Ivany Válio, Dr. Fernando Martins, Dra. Marlies Sazima e Dr. Ivan Sazima, Dr. Júlio Voltolini, Dra. Marli Ranal, Dra. Denise Garcia, Dr. Marcelo Tabarelli, Dr. Alex Campos Maia, Dra. Helena Romanowski, professor Jorge Tamashiro e Dr. Bruno Irgang (*in memoriam*), pelas sugestões ao longo do trabalho. Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro concedido através de bolsa de mestrado.

REFERÊNCIAS

- Andresen, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. **Biotropica** 34: 261-272.
- Backes, P. & B.E. Irgang, 2002. **Árvores do Sul: Guia de Identificação e Interesse ecológico**. Instituto Souza Cruz. Gráfica e Editora Palloti, Porto Alegre.
- Barroso, G.M. 1978. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. LTC/ EDUSP, São Paulo.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti & J.E. Mella, 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. **Acta Ecologica** 13: 203-208.
- Chambers, J.C. & J.A. MacMahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural managed systems. **Annual Review of Ecology and Systematics** 25: 263-292.
- Chapman, C.A. & L.J. Chapman, 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. **Journal of Tropical Ecology** 12: 491-504.
- Di Fiore, A. & C.J. Campbell, 2007. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization pp.155-185. *In: iPrimates in Perspective* (C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder, Eds.) Oxford University Press, New York.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez, 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal pp.237-249. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Dossiê da Mata Atlântica, 2001. Projeto Monitoramento Participativo da Mata Atlântica. *In: Rede de ONGs da Mata Atlântica* (J.P.R. Capobianco, Ed.). Instituto Socioambiental, São Paulo.
- Engel, T.R. 1997. Seed dispersal and plant regeneration by snakes? **Ecotropica** 3: 33-41.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada, 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds pp.93-104. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Fenner, M. 1992. **Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Communities**. CAB International, Wallingford.
- Fialho, M. 2000. **Ecologia de Alouatta fusca em Floresta de Encosta e de Restinga no Sul do Brasil**. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Figueiredo, R.A. & C.A. Longatti, 1997. Ecological aspects of the dispersal of a Melastomataceae by marmosets and howler monkeys (Primates: Platyrrhini) in a semideciduous forest of southeastern Brazil. **Revue D'Ecologie (Terre et la Vie)** 52: 3-8.
- Forget, P.M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecithidaceae). **Biotropica** 24: 408-414.
- Foster, S.A. & C.H. Janson, 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology** 66: 773-780.
- Garber, P.A. & J.E. Lambert, 1998. Introduction to primate seed dispersal. Primate as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. **American Journal of Primatology** 45: 3-8.

- Geritz, S.A.H., T.J. Jong & P.G.L. Klinkhamer, 1984. The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. **Oecologia** 62: 219-221.
- Gorchov, D.L., F. Cornejo, C. Ascorra & M. Jaramillo, 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. **Vegetatio** 107/108: 339-349.
- Green, D.S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. **Oecologia** 56: 356-358.
- Greenwood, J.J. 1985. Frequency-dependent selection by seed-predators. **Oikos** 44: 195-210.
- Hirsch, A., L.G. Dias, L.O. Martins, R.F. Campos, N.A.T. Resende & E.C. Landau, 2002. **Database of georeferenced occurrence localities of Neotropical primates**. Departamento de Zoologia, UFMG, Belo Horizonte. http://www.icb.ufmg.br/~primatas/home_bdgeoprims.htm Acessado em 12/03/2007.
- Howe, H.F. 1984. Implications of Seed Dispersal by Animals for Tropical Reserve Management. **Biological Conservation** 30: 261-281.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley, 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). **Ecology** 66: 781-791.
- Hyatt, L. A., M.S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hunman, J.P. Kurdziel & J. Gurevitch, 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. **Oikos** 103:590-602.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where pp.251-271. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Janzen, D.H., M.W. Demment & J.B. Robertson, 1985. How fast and why do germinating guanacaster seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? **Biotropica** 17: 322-325.
- Jardim, M.M.A. & L.F.B. Oliveira, 2000. Aspectos ecológicos e comportamentais de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil pp.151-169. *In: A Primatologia no Brasil – 7* (C. Alonso & A. Langguth, Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia, João Pessoa.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. **International Journal of Primatology** 17: 239-258.
- Labouriau, L.G. 1983. **A Germinação das Sementes**. Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos, PRDCT, Washington, DC.
- Lambert, J.E. 1999. Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodites*) and redbell monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding Hominoid and Cercopithecinae fruit-processing strategies and seed dispersal. **American Journal of Physiology Anthropology** 109: 365-386.
- Lambert, J.E. 2001. Red-tailed guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: evidence for plant benefits beyond seed dispersal. **International Journal of Primatology** 22: 189-201.
- Lieberman, D., J.B. Hall, M.D. Swaine & M. Lieberman, 1979. Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. **Ecology** 60: 65-75.
- Liesenfeld, M.V.A. 2002. **O Destino Pós-Dispersão das Sementes do Caquizeiro-do-Mato**

(*Diospyros inconstans*) ingeridas pelo Bugio-ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) em uma Floresta subtropical no Sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

- Lopes, R.C. 1999. Ebenaceae Vent. do Estado do Rio de Janeiro. **Rodriguésia** 50: 85-107.
- Mack, A.L. 2000 Did fleshy fruits evolve as an adaptation for seed dispersal? **Journal of Biosciences** 25: 93-7.
- McConkey, K.R. 2000. Primary seed shadow generated by Gibbons in the Rain Forests of Barito Ulu, Central Borneo. **American Journal of Primatology** 52: 13-29.
- Mendes, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates – Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 71-104.
- Menegat, R., M.L. Porto, C.C. Carraro & L.A.D. Fernandes, 1998. **Atlas Ambiental de Porto Alegre**. Editora da Universidade, Porto Alegre.
- Neville, M.K., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta* pp.349-453. *In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, Eds.) World Wildlife Fund, Washington DC.
- Oliveira, P.S., M. Galetti, F. Pedroni & L.P.C. Morellato, 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* Ants (Attini) facilitates seed germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). **Biotropica** 27: 518-522.
- Price, M.V. & S.H. Jenkins, 1986. Rodents as seed consumers and dispersers pp.191-235. *In: Frugivore and Seed Dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, Eds.) Junk Publishers, Dordrecht.
- Reis, A., M.N. Zanbonin & E.M. Nakazono, 1999. **Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações animal-plantas**. Caderno nº 14 da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, São Paulo – SP.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. **Oikos** 51: 71-78.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108: 15-29.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. **American Journal of Botany** 82: 399-409.
- Scott, S.J., R.A. Jones & W.A. Williams, 1984. Review of data analysis methods for seed germination. **Crop Science** 24: 1192-1199.
- Silva, M.G. & M. Tabarelli, 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Ecologica** 22: 259-268.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 1/2: 151-190.
- Wang, B.C. & T.B. Smith, 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology & Evolution** 17: 379-385.

Wright, S.J. 1990. Cumulative satiation of a seed predator over the fruiting season of its host.
Oikos 58: 272-276.