

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 13/04/2023.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA)

EFETIVIDADE DO MICO-LEÃO-PRETO *Leontopithecus chrysopygus* COMO
DISPERSOR DE SEMENTES E SEU PAPEL NA REGENERAÇÃO FLORESTAL

ANNE SOPHIE DE ALMEIDA E SILVA



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA)

EFETIVIDADE DO MICO-LEÃO-PRETO *Leontopithecus chrysopygus* COMO
DISPERSOR DE SEMENTES E SEU PAPEL NA REGENERAÇÃO FLORESTAL

ANNE SOPHIE DE ALMEIDA E SILVA

Orientadora: Dra. Laurence Culot

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências do Câmpus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista, como
parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutora em Ciências
Biológicas (Zoologia)

Abril - 2022

S586e Silva, Anne Sophie de Almeida e
Efetividade do mico-leão-preto *Leontopithecus chrysopygus* como dispersor de sementes e seu papel na regeneração florestal / Anne Sophie de Almeida e Silva. -- Rio Claro, 2022
141 p. : tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Laurence Culot

1. Zoologia. 2. Mico-leão-preto. 3. Sementes. 4. Redes Ecológicas. 5. Diplocoria. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Efetividade do mico-leão-preto *Leontopithecus chrysopygus* como dispersor de sementes e seu papel na regeneração florestal

AUTORA: ANNE SOPHIE DE ALMEIDA E SILVA

ORIENTADORA: LAURENCE MARIANNE VINCIANNE CULOT

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. LAURENCE MARIANNE VINCIANNE CULOT (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / IB Rio Claro



Prof. Dr. MARCO AURELIO PIZO FERREIRA (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / IB Rio Claro



Profa. Dra. CARLA CRISTINA GESTICH (Participação Virtual)
Departamento de Genética e Evolução / Universidade Federal de São Carlos



Prof. Dr. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Ambientais / Universidade Federal de São Carlos



Prof. Dr. JOAO PEDRO DE SOUZA ALVES (Participação Virtual)
Departamento de Zoologia / Universidade Federal de Pernambuco



Rio Claro, 13 de abril de 2022

*Dedico esta tese a minha família,
em especial a Flora (em memória),
que enquanto professora entendia a importância da educação,
e enquanto avó entendia a importância dos meus estudos.*

**“Andar na natureza é como se encontrar em uma imensa biblioteca, onde cada livro
contém apenas frases essenciais”.**

Christian Bobin, autor francês

Agradecimentos

Agradeço a minha orientadora, Laurence Culot, que apesar dos diversos compromissos e dos curtos prazos sempre se fez presente, me auxiliando em todas as etapas deste estudo, com muita competência e boa vontade. Sem ela, esta tese não seria possível e dela me inspiro enquanto pesquisadora e cientista.

A meu companheiro de vida e de aventuras no campo, Marco Rovida, cuja presença foi essencial durante a coleta dos dados e ao longo de todos os anos de doutorado. Se hoje entendo um pouco melhor a vida dos micos é porque tive o melhor assistente de campo ao meu lado.

A Lisieux Fuzessy, que além de coautora de dois capítulos desta tese é também uma inspiração da pesquisadora que um dia pretendo ser. Sempre muito prestativa e com ótimas ideias, foi parte essencial nas análises e na escrita dos artigos.

Aos meus colegas do laboratório de Primatologia (LaP), em particular a Mayara Mulato pela incrível amizade, pelas conversas e por ter tornado meu dia a dia muito melhor. Ao Eduardo Zanette e Felipe Bufalo, que mesmo durante o distanciamento social, fizeram o LaP presente nos meus dias. A Geovana Zangarini e Umberto Cotrim, pela disponibilidade e por toda ajuda em campo. A André Regolin, meu colega de longa data, que me apresentou ao LaP e me auxiliou em mais de uma ocasião durante o curso.

A minha amiga Isadora, que mesmo depois de vinte anos, continua sendo uma das pessoas que mais me encoraja e acredita no meu trabalho. As minhas amigas Eloar Lopes, Fernanda Salles e Maitê Iglesias que me acompanham desde a graduação e são parte da minha trajetória como bióloga. As minhas amigas, Letícia Prete e Priscila Ferrari, pela convivência diária, por todas as conversas e momentos de descontração.

Aos professores da Unesp de Rio Claro pelos ensinamentos e pelo direcionamento. Em especial aos professores Marco Pizo, Mauro Galetti e Milton Ribeiro que por mais de uma vez foram membros em minhas bancas e contribuíram com apontamentos e sugestões, sobretudo nas fases iniciais do projeto. Agradeço aos professores Marina Cortês (Unesp) e João Souza-Alves (UFPE) pelas correções e participação, respectivamente, em minha banca de avaliação de progresso e de qualificação/defesa. Agradeço também a Carla Gestich (Ufscar) e ao professor Alexander Christianini (Ufscar) pelas valiosas contribuições na defesa desta tese.

Agradeço a Unesp pelo ensino público, gratuito e de qualidade e pelas oportunidades que a Universidade me proporcionou ao longo do curso. Aos funcionários da Unesp, sobretudo da Seção Técnica de Pós-Graduação, Felipe Marchi, Ivana Brandt e Rosangela Nogueira, por todo auxílio e pelo ótimo atendimento, sempre muito cordial e disponível.

As empresas Lwarcel, Duratex e Suzano que permitiram que desenvolvêssemos parte das pesquisas nas áreas. Agradeço ao José Aloísio (Lwarcel), ao João Bispo e a Andreza Camargo (Duratex) e a Maria Rangel (Suzano) que foram nossos contatos diretos e intermediaram a parte logística dos campos nas áreas. Agradeço também aos funcionários da Duratex, em especial ao Cícero, Bruno, Cidiclei e Ronivaldo, que nos receberam muito bem desde o primeiro dia na fazenda Rio Claro.

Ao gestor do Parque Estadual do Morro do Diabo, Eriqui Marqueti, pelo apoio logístico. Aos funcionários do Parque Estadual pelo acolhimento e disponibilidade em nos ajudar. Ao Cláudio e sua esposa Neide por nos receberem inclusive em sua casa. Ao André e a Valéria pelas ótimas conversas e a Roberto por compartilhar conosco seu conhecimento sobre os micos. Sou grata por ter conhecido pessoas tão queridas e que se não fosse este estudo não teria conhecido.

A FAPESP, que por meio da modalidade Jovem Pesquisador, concedido a Laurence Culot, processo nº 2014/14739-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) viabilizou a maioria dos campos e os elevados custos de deslocamento das viagens.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, que pela bolsa de doutorado concedida (141813/2017-2) permitiu a continuação dos meus estudos e minha estada em Rio Claro.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. A Fundação americana *Idea Wild* que doou material para os campos e a fundação inglesa *Rufford Small Grants* (29108-1), que acreditou na importância do meu projeto e foi responsável por parte do seu financiamento.

Por fim, agradeço aos micos-leões-pretos que são todo o sentido deste trabalho e que mesmo sem receber nada em troca, aceitaram nossa constante presença em campo, ao longo dos últimos anos. Espero que o conhecimento aqui gerado possa beneficiá-los enquanto espécie e possa retribuir, em termos de manejo e conservação, o que os micos tornaram possível.

RESUMO

As interações mutualísticas entre frutos carnosos e vertebrados representam a principal estratégia de dispersão das sementes em florestas tropicais. Ao mesmo tempo, com a extinção de frugívoros maiores, pequenos frugívoros que persistem em áreas alteradas, podem ser particularmente importantes na manutenção das interações de dispersão. No entanto, ainda desconhecemos a contribuição de pequenos primatas dispersores em redes ecológicas. Nesta tese, avaliamos o quão redundante ou complementar é o papel desempenhado por um pequeno primata, o mico-leão-preto (MLP) como dispersor em diferentes comunidades, partindo da lista de espécies vegetais dispersadas por eles e compartilhadas com mamíferos e aves simpátricas. Também analisamos as características morfológicas e bioquímicas desses frutos e morfológicas de suas sementes a fim de compreender quais melhor explicariam a dispersão pelos MLPs. Em seguida, comparamos os atributos da dispersão entre três grupos de MLP, em diferentes contextos ambientais, para avaliar até que ponto alterações do habitat influenciam no serviço de dispersão fornecido pela espécie. Por fim, por meio de experimentos de recrutamento vegetal, testamos se dispersão realizada pelos MLPs ocorre de forma não randômica para micro-habitats adequados e previsíveis para uma espécie vegetal, o *Inga marginata*. Adicionalmente testamos o efeito de uma segunda fase na dispersão, com a simulação da dispersão secundária por besouros coprófagos. Nossos achados revelam que pequenos dispersores generalistas são importantes na manutenção das redes de dispersão, sobretudo em áreas defaunadas, e que em redes mais preservadas, os MLPs exercem um papel mais complementar. A maioria dos frutos dispersados pela espécie possuem dispersão compartilhada com outros primatas e aves simpátricas, com síndrome de dispersão ornitócorica. Os padrões comportamentais exibidos pelos MLPs, por sua vez, variam de acordo com a área, sendo que o habitat no qual os grupos se encontram parece modular o tempo de descanso, o tempo e a forma como se movem, o que influencia a distância nas quais as sementes são dispersadas nas áreas. Já a associação MLP-besouros coprófagos potencialmente configura uma dispersão direcionada, na qual a diplocoria exerce um efeito significativo e positivo no recrutamento vegetal. A partir desses resultados discutimos a contribuição da espécie enquanto dispersora para a comunidade vegetal.

Palavras-chave: Zoologia, Mico-leão-preto, Sementes, Redes Ecológicas, Diplocoria.

ABSTRACT

Mutualistic interactions between fleshy fruits and vertebrates represent the main dispersal strategy of the seeds in tropical forests. Moreover, with the extinction of larger frugivores, the small frugivores which are persisting in disturbed areas can become specially important in maintaining the dispersion interactions. However, we still don't know the contribution of small primate dispersers in ecological networks. In this thesis, we evaluated how redundant or complementary is the role played by a small primate, the black-lion-tamarin (BLT), as a disperser in different communities, using the list of plant species dispersed by them and shared with sympatric mammals and birds. We assessed the morphological and biochemical characteristics of these fruits, and also the morphological characteristics of their seeds, in order to understand which would better explain the dispersion by BLTs. After, we compared the attributes of dispersion between three groups of BLT, in different environmental contexts, to assess the extent to which habitat changes influence the dispersal service provided by the species. Finally, through experiments of plant recruitment, we tested whether the dispersion performed by BLTs is non-randomly in adequate and predictable microhabitats for a plant species, the *Inga marginata*. Additionally, we tested the effect of a second phase in the dispersion, with the simulation of secondary dispersion by coprophagous beetles. Our findings reveal that small generalist dispersers are important in the maintenance of dispersal networks, especially in defaunated areas, and that the BLTs play a complementary role in more preserved networks. Most of the fruits dispersed by BLT are also dispersed by other sympatric primates and birds, with ornithochoric dispersion syndrome. The behavioral patterns showed by BLTs vary by area, being that the habitat in which the groups are found seems to modulate resting time, and the way and time they move. These influence the distance at which the seeds are dispersed in the areas. On the other hand, the BLT-coprophagous beetles potentially configures a directed dispersion, in which the diplochory exerts a significant and positive effect in the plant recruitment. Based on these results, we discuss the contribution of the BLT as a disperser to the plant community.

Keywords: Zoology, Black-lion-tamarin, Seeds, Ecological Networks, Diplochory.

SUMÁRIO

	Página
1. Introdução geral.....	14
1.1 Referências.....	16
2. Redundancy and functional complementarity of an endangered small-bodied primate species in mutualistic seed dispersal networks	19
2.1 Introduction.....	20
2.2 Methods.....	22
2.3 Results.....	25
2.4 Discussion.....	32
2.5 Conclusions.....	35
2.6 References.....	36
3. Influência das características de frutos e sementes nas interações entre espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados da Mata Atlântica.....	43
3.1 Introdução.....	44
3.2 Metodologia.....	45
3.3 Resultados.....	51
3.4 Discussão.....	57
3.5 Conclusões.....	59
3.6 Referências.....	59
4. Dispersão primária de sementes pelo mico-leão-preto em três contextos ambientais distintos.....	66
4.1 Introdução.....	67
4.2 Metodologia.....	69
4.3 Resultados.....	72
4.4 Discussão.....	80
4.5 Conclusões.....	82
4.6 Referências.....	82

5. Micos-leões-pretos e besouros coprófagos: implicações da dispersão em uma e duas fases no recrutamento de uma espécie vegetal.....	88
5.1 Introdução.....	89
5.2 Metodologia.....	91
5.3 Resultados.....	96
5.4 Discussão.....	101
5.5 Conclusões.....	104
5.6 Referências.....	104
6. Considerações finais.....	111
6.1 Teóricas.....	111
6.2 Práticas.....	112
6.3 Referências.....	113
Apêndices.....	115
A. Capítulo 1.....	115
B. Capítulo 2.....	128
C. Capítulo 3.....	135
D. Capítulo 4.....	139

Índice de figuras

Página

Capítulo 1. Redundancy and functional complementarity of an endangered small-bodied primate species in mutualistic seed dispersal networks..... 19

Figure 1. Interaction dependence for plant species dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* in the São Paulo Atlantic Forest network..... 28

Figure 2. Interaction dependence for plant species dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* in the non defaunated and defaunated areas..... 29

Figure 3. Mutualistic interactions in the São Paulo Atlantic Forest, non defaunated area and defaunated area, between plant species dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* and the other animal Orders..... 30

Figure 4. Average values of D-prime and Strength indexes, in São Paulo Atlantic Forest, and in the non defaunated and defaunated areas for each animal Order..... 32

Capítulo 2. Influência das características de frutos e sementes nas interações entre espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados da Mata Atlântica..... 43

Figura 1. Áreas de estudo e sua posição em relação ao estado de São Paulo..... 46

Figura 2. Fator de contribuição das características morfológicas de frutos e sementes e bioquímica de frutos..... 51

Figura 3. Análise de coordenadas principais aplicada à correlação entre as distâncias obtidas para cada característica, dos frutos dispersados pelo MLP e compartilhados com outros grupos animais..... 53

Figura 4. Bioquímica dos frutos dispersados pelo MLP e compartilhados com outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves..... 54

Figura 5. Características dos frutos e das sementes das espécies dispersadas pelo MLP e compartilhadas com outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves..... 55

Figura 6. Valores estimados para o melhor modelo exponencial de grafos aleatórios mostrando o efeito das variáveis aumentarem ou diminuir a probabilidade de interação na rede de interação mico-leão-preto, frutos e outros vertebrados..... 56

Capítulo 3. Dispersão primária de sementes pelo mico-leão-preto em três contextos ambientais distintos..... 66

Figura 1. Região do Pontal do Paranapanema e localização dos dois grupos de MLP, monitorados no Parque Estadual Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio..... 70

Figura 2. Região do Médio Paranapanema com destaque para a Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista..... 70

Figura 3. Porcentagem de famílias vegetais consumidas pelos três grupos de micos-leões-pretos, na floresta contínua do Parque Estadual do Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio e na mata ciliar da Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista..... 73

Figura 4. Distribuição dos eventos de dispersão, em função do comprimento médio e da largura média das sementes, observada em campo, e da probabilidade simulada de dispersão pelo mico-leão-preto..... 76

Figura 5. Curvas de dispersão de sementes em função da distância de dispersão observada em campo, e da probabilidade simulada de dispersão pelo mico-leão-preto..... 77

Figura 6. Orçamento de atividades dos três grupos de mico-leão-preto na floresta contínua e na floresta contínua com efeito de borda do Parque Estadual do Morro do Diabo e na mata ciliar da Fazenda Rio Claro..... 78

Figura 7. Distribuição espacial das árvores de alimentação, cujos frutos foram consumidos pelo mico-leão-preto, e distribuição espacial das defecações por grupo..... 79

Capítulo 4. Micos-leões-pretos e besouros coprófagos: implicações da dispersão em uma e duas fases no recrutamento de uma espécie vegetal..... 88

Figura 1. Áreas de estudo e sua posição em relação ao estado de São Paulo..... 92

Figura 2. Experimentos de recrutamento de plântulas de *Inga marginata* conduzidos no Parque Estadual do Morro do Diabo e na Fazenda Rio Claro na área de vida dos três grupos de mico-leão-preto..... 96

Figura 3. Comparação entre a cobertura de dossel e a altura de serapilheira entre os tratamentos aleatório e direcionado para a floresta contínua do Parque Estadual do Morro do Diabo e para a mata ciliar da Fazenda Rio Claro..... 98

Índice de tabelas

Página

Capítulo 1. Redundancy and functional complementarity of an endangered small-bodied primate species in mutualistic seed dispersal networks.....	19
Table 1. Observed and expected indexes, in scenarios with and without BLT (local extinction simulation), in São Paulo Atlantic Forest network.....	26
Table 2. Observed and expected indexes, in scenarios with and without BLT (local extinction simulation), for non defaunated area and defaunated area networks.....	27
 Capítulo 2. Influência das características de frutos e sementes nas interações entre espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados da Mata Atlântica.....	 43
Tabela 1. Correlação de Spearman entre as características morfológicas dos frutos e das sementes e entre as características bioquímicas de frutos dispersados pelo MLP e compartilhados com outros vertebrados.....	52
 Capítulo 3. Dispersão primária de sementes pelo mico-leão-preto em três contextos ambientais distintos.....	 66
Tabela 1. Número de sementes por fezes e distância de dispersão observada para os três grupos de mico-leão-preto.....	74
 Capítulo 4. Micos-leões-pretos e besouros coprófagos: implicações da dispersão em uma e duas fases no recrutamento de uma espécie vegetal.....	 88
Tabela 1. Número e altura média das plântulas sem enterramento das sementes e com enterramento de 1, 3 e 5 cm.....	97
Tabela 2. Seleção de modelos a partir do critério de informação de Akaike e da análise de resíduos, com base em modelos lineares generalizados mistos, com modelos de sobrevivência de plântulas de <i>Inga marginata</i>	99
Tabela 3. Seleção de modelos a partir do critério de informação de Akaike e da análise de resíduos, com base em modelos lineares mistos, com modelos de altura de plântulas de <i>Inga marginata</i>	100

1. Introdução geral

A dispersão de sementes é um processo-chave, assim como a polinização, uma vez que afeta o sucesso reprodutivo das plantas e a regeneração florestal, ao determinar a estrutura espacial e a dinâmica da comunidade vegetal (Schupp *et al.* 2010). Na escala local, o processo de dispersão reduz os níveis de predação e de competição nas proximidades de árvores adultas parentais ou coespecíficas (Clark; Clark, 1984), ao permitir que sementes e plântulas escapem à mortalidade dependente da densidade (Janzen, 1970). Em escala mais ampla, os eventos de dispersão de longa distância podem facilitar a colonização de habitats recém-abertos e possibilitar que espécies pioneiras ocupem clareiras, nas quais a densidade de indivíduos adultos é baixa (Gathua, 2000; Jordano, 2017).

Nas florestas tropicais, 70 a 90% das espécies vegetais apresentam dispersão intermediada por animais (zoocórica) e 25% a 40% da biomassa frugívora é representada por primatas (Chapman, 1995). Como os primatas alimentam-se de uma grande quantidade de frutos e defecam um número grande de sementes (Lambert, 1999), o serviço ecológico fornecido por eles, por meio da dispersão de sementes, é essencial para o recrutamento de diversas espécies vegetais em florestas contínuas e fragmentadas (Chapman, 1995; Stevenson; Aldana, 2008; Chaves *et al.* 2011; Estrada *et al.* 2017). Embora algumas espécies de primatas ajam como predadoras de sementes, diversos estudos têm mostrado a legitimidade de primatas frugívoros enquanto dispersores, ao ingerir e defecar sementes intactas para longe da árvore-mãe (Chapman, 1989; Gómez; Verdú, 2012; Fuzessy *et al.* 2016) (o que consideramos como dispersão neste estudo).

No entanto, mais da metade das populações de primatas do mundo estão sob algum grau de ameaça (Marsh, 2003). Na Mata Atlântica, das 26 espécies de primatas reconhecidas atualmente, 16 encontram-se ameaçadas (Culot *et al.* 2019), sendo que a maioria de suas populações está restrita a pequenos remanescentes, frequentemente fragmentados e com áreas florestais reduzidas (Lapenta, 2006). As alterações do habitat levam a mudanças na estrutura e na composição da vegetação, o que pode desencadear diferentes respostas nas interações entre plantas e dispersores (Cramer *et al.* 2007) e consequentemente no serviço de dispersão por estes fornecido (Razafindratsima *et al.* 2021). Assim, o estudo dos primatas, em termos de dispersão de sementes, em diferentes contextos ambientais, pode nos ajudar a melhor prever as possíveis consequências da fragmentação das florestas sobre o funcionamento do ecossistema e a futura vegetação das zonas tropicais (Terborgh *et al.* 2002).

O mico-leão-preto (MLP), *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823), é uma espécie endêmica da Mata Atlântica do estado de São Paulo, sendo encontrado na floresta estacional semidecidual. Já foi considerada uma das espécies de primatas mais ameaçadas do mundo, devido principalmente ao isolamento de seus grupos, como resultado da fragmentação e da conversão florestal em paisagens agrícolas (Valladares-Padua; Martins, 2008). Tal cenário faz com que a espécie esteja listada como “em perigo” na classificação nacional e estadual (Rezende *et al.* 2020), o que nos mostra a urgência no estabelecimento de planos de manejo e a necessidade de manutenção das áreas de ocorrência da espécie para sua conservação.

As espécies do gênero *Leontopithecus* são primariamente insetívoras-frugívoras, sendo os frutos o principal item de sua dieta, o que os torna potenciais dispersores de sementes. Apesar disso e de ser reconhecida como dispersora de sementes (Passos, 1999), pouco sabemos sobre aspectos quantitativos e qualitativos da dispersão realizada pelo MLP e como esses atributos variam entre áreas. Um estudo mais detalhado e amplo de sua ecologia alimentar, assim como o melhor conhecimento de sua função enquanto dispersora de sementes permitirão planejar e ajustar os planos de manejo já existentes às necessidades da espécie, para que possam cumprir suas funções dentro do ecossistema.

A partir disso, estruturamos a tese em quatro capítulos. O primeiro intitula-se **“Redundancy and functional complementarity of an endangered small-bodied primate species in mutualistic seed dispersal networks”**. Nesse estudo, focamos nas comunidades animais, para as quais avaliamos o papel desempenhado pelos MLPs como dispersores, em duas escalas: ampla (em nível de Mata Atlântica, com dados de cinco áreas) e local (em duas áreas com contextos ambientais distintos). Por meio de análises de rede, construídas com matrizes binárias de interação, entre as espécies vegetais dispersadas pelo MLP e potencialmente dispersadas por mamíferos e aves simpátricas, avaliamos o quão redundante ou complementar é o papel desempenhado pelo MLP como dispersor nessas comunidades.

No segundo capítulo, **“Influência das características de frutos e sementes nas interações entre espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados da Mata Atlântica”**, buscamos complementar o estudo anterior, dessa vez partindo das características das espécies vegetais dispersadas pelo MLP e compartilhadas com outros mamíferos e aves. Para isso, consideramos características morfológicas de frutos (tipo, cor, diâmetro, número de sementes) e sementes (diâmetro), e características bioquímicas de frutos (teor de água, carboidratos, lipídeos e proteínas), para compreender qual ou quais delas melhor explicariam a dispersão pelo MLP e de que forma essas características delineiam a rede de interação entre MLP, outros vertebrados e plantas.

No terceiro capítulo, intitulado **“Dispersão primária de sementes pelo mico-leão-preto em três contextos ambientais distintos”**, caracterizamos a dispersão primária realizada pelo MLP, em termos das famílias vegetais e espécies consumidas, quais delas são dispersadas e quais as características das sementes dispersadas. Nesse estudo, comparamos os atributos da dispersão entre os grupos e avaliamos como as árvores frutíferas e as sementes depositadas pelos MLPs se distribuem ao longo das áreas. Com esses dados pretendemos entender até que ponto as alterações do habitat influenciam no serviço de dispersão fornecido pela espécie.

Já no quarto capítulo **“Micos-leões-pretos e besouros coprófagos: implicações da dispersão em uma e duas fases no recrutamento de uma espécie vegetal”** tivemos como objetivo analisar o destino das sementes no pós dispersão, testando se a dispersão realizada pelos MLPs pode ser considerada não aleatória em termos de micro-habitat, ou seja, se ocorre de forma não randômica para micro-habitats adequados e previsíveis. Ao mesmo tempo, testamos o efeito da adição de uma segunda fase na dispersão, com a simulação da dispersão secundária por besouros coprófagos. A partir dos dados coletados um ano depois, discutimos se a dispersão realizada pelo MLP direciona a chuva de sementes e qual a importância da dispersão primária e secundária no sucesso de recrutamento de plântulas de *Inga marginata*.

Esperamos que com este estudo possamos responder qual o papel dos MLPs enquanto dispersores primários de sementes, o quanto outras espécies podem compensá-lo em sua ausência e como esse papel varia de acordo com o contexto ambiental. Por fim, esperamos compreender melhor quais as implicações da dispersão primária nas etapas subsequentes (i.e. na dispersão secundária e no recrutamento vegetal), e em última análise, qual sua contribuição como dispersor para a comunidade vegetal.

1.1 Referências

- Chapman, C. (1989). Primate Seed Dispersal: The Fate of Dispersed Seeds. *Biotropica*, **21**(2), 148- 154.
- Chapman, C. A. (1995). Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, **4**, 74- 82.
- Chaves, O. M.; Stoner, K. E.; Arroyo-Rodríguez, V. & Estrada, A. (2011). Effectiveness of spider monkeys (*Ateles geoffroyi vellerosus*) as seed dispersers in continuous and fragmented rain forests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology*, **32**, 177- 192.
- Clark, D. A & Clark D. B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen–Connell model. *American Naturalist*, **124**, 769- 788.

- Cramer, J. M., Mesquita, R. C. G. & Bruce Williamson, G. (2007). Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation*, **137**(3), 415- 423.
- Culot, L., Pereira, L. A., Agostini, I., Almeida, M. A. B, Alves, R. S. C., Aximoff, I. et al. (2019). Atlantic-primates: a dataset of communities and occurrences of primates in the Atlantic Forests of South America. *Ecology*, **100**, e02525.
- DeCasein, A. R., Williams, S. A. & Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology & Evolution*, **1**, 0112.
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A. *et al.* (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: why primates matter. *Science Advances*, **3**(1), e1600946.
- Fuzessy, L. F., Cornelissen, T. G., Janson, C. & Silveira, F. A. O. (2016). How do primates affect seed germination? A meta-analysis of gut passage effects on neotropical plants. *Oikos*, **125**(8), 1069- 1080.
- Fuzessy, L. F., Silveira, F., Culot, L., Jordano, P. & Verdú, M. (2021). Phylogenetic congruence between Neotropical primates and plants is driven by frugivory. *Authorea*. Disponível em: 10.22541/au.162203886.61175566/v1. (Acessado em 14 de Setembro de 2021).
- Gathua, M. (2000). The effect of primates and squirrels on seed survival of a canopy tree, *Azelia quanzensis*, in Arabuko-Sokoke forest, Kenya. *Biotropica*, **32**, 127- 132.
- Hawes, J. E. & Peres, C. A. (2013). Ecological correlates of trophic status and frugivory in Neotropical primates. *Oikos*, **123**(3), 365- 377.
- Gómez, J. M. & Verdú, M. (2012). Mutualism with plants drives primate diversification. *Systematic Biology*, **61**, 567- 577.
- Janzen, D. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, **104**, 501- 528.
- Jordano, P. (2017). What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, **105**(1), 75- 84.
- Lapenta, M. N. (2006). Frugivoria, Dispersão Primária e Secundária de Sementes Consumidas por Micos-Leões-Dourados (*Leontopithecus rosalia*) na Reserva Biológica União, RJ. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo. 159p.
- Marsh, L. (2003). The nature of fragmentation. In: Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York, Kluwer, pp. 1-10.
- Passos, F. C. (1999). Dieta de um grupo de mico-leão preto, *Leontopithecus*

- chrysopygus* (Mikan) (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia*, **16**, 269- 278.
- Razafindratsima, O. H., Raoelinjanakolona, N. N., Heriniaina, R. R., Nantenaina, R. H., Ratolojanahary, T. H. & Dunham, A. E. (2021). Simplified Communities of Seed-Dispersers Limit the Composition and Flow of Seeds in Edge Habitats. *Frontiers in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.655441>.
- Rezende, G. C., Knogge, C., Passos, F. C., Ludwig, G., Oliveira, L. C., Jerusalinsky, L. & Mittermeier, R. A. (2020). *Leontopithecus chrysopygus*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2020. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T11505A17935400.en> (Acessado em 20 de Maio de 2021).
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gomez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, **188**(2), 333- 353.
- Stevenson, P. R., & Aldana, A. M. (2008). Potential effects of ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the Western Orinoco basin, Colombia. *International Journal of Primatology*, **29**, 365- 377.
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M., Schichter, H. & Nunez, P. (2002). Maintenance of tree diversity in tropical forests. In: Dennis, A. J., Green, R. J., Schupp, E. W. & Westcott, D. A. (Eds.) *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CABI, New York, pp. 1- 17.
- Valladares-Padua, C. B. & Martins, C. S. (2008). *Leontopithecus chrysopygus*. In: Machado, A. B. M.; Drummond, G. M. & Paglia, A. P. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, Vol. II. Ministério do Meio Ambiente & Fundação Biodiversitas. pp. 744- 746.

6. Considerações Finais

6.1 Teóricas

Embora os primatas sejam uma das Ordens de vertebrados mais bem estudadas, em termos de ecologia alimentar de populações selvagens, é também um grupo raramente integrado em estudos de redes de dispersão de sementes, de modo que nosso conhecimento sobre sua contribuição dentro das comunidades permanece limitado (Andresen *et al.* 2018). Além disso, a maioria dos estudos de defaunação focaram na perda de grandes vertebrados (Cf. Carreira *et al.* 2020), que são os primeiros a serem extintos em áreas defaunadas (Galetti *et al.* 2013; Bogoni *et al.* 2018). A importância de grandes frugívoros na manutenção das florestas tropicais é bem conhecida. No entanto, com o aumento da perda de habitats florestais, a maior parte das interações de dispersão ocorre com espécies pequenas (Kurten, 2013).

Nossos achados revelam que pequenos dispersores generalistas são particularmente importantes na manutenção das redes de dispersão, sobretudo em áreas defaunadas. Além disso, os MLPs exercem um papel complementar em redes mais preservadas, consumindo espécies vegetais que são menos compartilhadas com outros frugívoros quando comparado a uma área defaunada. Em contrapartida, em áreas defaunadas, a fauna remanescente pode ser mais redundante ao MLP, devido aos comportamentos mais generalistas apresentados pelas espécies nessas áreas. Em nosso estudo, na área não defaunada, os MLPs consumiram e dispersaram apenas um subconjunto das espécies vegetais que compõe sua dieta. O registro de que os MLPs apresentam uma seleção diferenciada de recursos de acordo com a área é inédito para a espécie.

A maioria dos frutos dispersados pelos MLPs possuem dispersão compartilhada com outros primatas e aves simpátricas e baseado nas características morfológicas (i.e. cor e tipo) desses frutos, encontramos que de fato as espécies dispersadas pelos MLPs são primariamente dispersadas por aves. A ausência de uma síndrome de dispersão específica para primatas muito se relaciona aos comportamentos alimentares mais generalistas (Marsh, 2003; Hawes; Peres, 2013) e as habilidades cognitivas mais complexas (DeCasien *et al.* 2017, Fuzessy *et al.* 2021) que possibilitam ao grupo adaptar o consumo e a dispersão de plantas exploradas por outros vertebrados. Ao mesmo tempo, tais características podem explicar pelo menos em partes, a permanência de espécies como o MLP, em ambientes fragmentados.

Os padrões comportamentais exibidos pelos MLPs variam de acordo com a área. O habitat no qual se encontram parece modular o tempo de descanso, o tempo e a forma como os indivíduos se movem, o que influencia a distância nas quais as sementes são dispersadas nas

áreas. Porém ao contrário do esperado, mesmo distâncias menores de dispersão não levam a distribuições mais agregadas das sementes dispersadas nas áreas. Em nosso estudo, o padrão de dispersão observado em uma área perturbada foi similar ao observado em habitats de floresta contínua. Ao mesmo tempo, distâncias menores de dispersão não implicam em menor efetividade, se as sementes são depositadas a distâncias suficientes para que escapem dos efeitos dependentes da densidade nas proximidades da árvore-mãe.

A associação MLP-besouros coprófagos potencialmente configura uma dispersão direcionada, na qual a diplocoria exerce um efeito significativo e positivo no recrutamento vegetal. Se por um lado, diferentes estudos têm mostrado os benefícios que a dispersão secundária representa na probabilidade de germinação e no sucesso de estabelecimento de plântulas (Andresen; Feer, 2005, Vulinec *et al.* 2006; Santos-Heredia *et al.* 2010), por outro lado, ainda são necessários mais dados do pós-dispersão para pequenos primatas (Culot *et al.* 2018). Como a ocorrência da dispersão secundária depende de uma dispersão prévia, e a dispersão primária pode não ser suficiente para garantir uma dispersão para micro-habitats adequados, considerar a dispersão como um evento em duas fases nos auxiliará na compreensão do efeito dos frugívoros na comunidade vegetal.

6.2 Práticas

Esperamos que os dados aqui gerados possam ser combinados com outros estudos, que abordem a saúde genética das populações de micos-leões-pretos e possibilitem um manejo mais seguro, de translocação e reintrodução dos grupos, caso necessário. Igualmente sugerimos a utilização dos resultados aqui discutidos para a elaboração de planos de educação ambiental, a fim de integrar a população do entorno do Parque Estadual do Morro do Diabo e principalmente da Fazenda Rio Claro com a floresta. Por fim, conhecer as espécies vegetais dispersadas pelo mico-leão-preto e compartilhadas com outros grupos animais pode auxiliar na delimitação de quais delas podem ser utilizadas no reflorestamento florestal das áreas, incluindo a criação de corredores ecológicos a fim de estabelecer maiores áreas de floresta contínua.

Aliar o plantio das espécies vegetais com o papel funcional dos animais que as consomem contribui com a recuperação das áreas degradadas em um período mais curto e com menores custos operacionais (Lapenta, 2006). Além disso, conhecer aspectos básicos de ecologia do mico-leão-preto nos ajudará a direcionar e ajustar os planos de manejo já existentes, para que possam cumprir de forma mais eficiente seu papel enquanto dispersores. Sabemos que quanto

mais eficaz for a dispersão, maior a contribuição na manutenção do ecossistema florestal (Chapman; Onderdonk, 1998). Tendo em vista os impactos da fragmentação e da perda do habitat na maioria das áreas remanescentes, é cada vez mais urgente estabelecer diretrizes que visem não apenas a conservação de uma espécie, mas a conservação do ecossistema como um todo.

6.3 Referências

- Andresen, E. & Feer, F. (2005). The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. In: P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, and S. B. Vander Wall (Eds). *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment*. CAB International, Wallingford. pp. 331- 350.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V. & Ramos-Robles, M. (2018). Primate Seed Dispersal: Old and New Challenges. *International Journal of Primatology*, **39**(3), 443- 465.
- Bogoni, J. A., Pires, J. S. R., Graipel, M. E., Peroni, N. & Peres, C. A. (2018). Wish you were here: how defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium-to large-bodied mammal fauna?. *PLoS One*, **13**(9), e0204515.
- Carreira, D. C., Dáttilo, W., Bruno, D. L., Percequillo, A. R., Ferraz, K. M. P. M. B. & Galetti, M. (2020). Small vertebrates are key elements in the frugivory networks of a hyperdiverse tropical forest. *Scientific Reports*, **10**, 10594.
- Chapman, C. A. & Onderdonk, D. A. (1998). Forest Without Primates: Primate/Plant Codependency. *American Journal of Primatology*, **45**(1), 127- 141.
- Culot, L., Huynen, M.-C. & Heymann, E. W. (2018). Primates and dung beetles: two dispersers are better than one in secondary forest. *International Journal of Primatology*, **39**(3), 397- 414.
- DeCasein, A. R., Williams, S. A. & Higham, J. P. (2017). Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology & Evolution*, **1**, 0112.
- Fuzessy, L. F., Silveira, F., Culot, L., Jordano, P. & Verdú, M. (2021). Phylogenetic congruence between Neotropical primates and plants is driven by frugivory. *Ecology Letters*, **25**(2), 320- 329.
- Galetti, M., Pizo, M. A. & Morellato, L. P. C. (2011). Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropical*, **11**(1), 181- 194.
- Hawes, J. E. & Peres, C. A. (2013). Ecological correlates of trophic status and frugivory in Neotropical primates. *Oikos*, **123**(3), 365- 377.

- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, **163**, 22- 32.
- Lapenta, M. N. (2006). Frugivoria, Dispersão Primária e Secundária de Sementes Consumidas por Micos-Leões-Dourados (*Leontopithecus rosalia*) na Reserva Biológica União, RJ. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo. 159p.
- Marsh, L. (2003). The nature of fragmentation. In: Marsh, L. (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York, Kluwer, pp. 1-10.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E. & Zárate, D. A. (2010). Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology*, **26**(4), 355- 364.
- Vulinec, K. (2000). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, **83**(3), 229- 241.