
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 ornitocórica. 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 <i>Leontopithecus chrysopygus</i> in the São Paulo Atlantic Forest network.....	28
Figure 2. Interaction dependence for plant species dispersed by <i>Leontopithecus chrysopygus</i> 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 <i>Leontopithecus chrysopygus</i> 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.

2. Capítulo 1

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

Anne Sophie de Almeida e Silva, Lisieux Franco Fuzessy, Laurence Culot

ABSTRACT

While many local communities are currently composed mostly by small species due to selective and accelerated removal of larger frugivores, little is known about the contribution of small primate dispersers in ecological networks. Here, we evaluated the contribution of an endangered small-bodied primate species, the black-lion-tamarin (BLT) in three seed dispersal networks, and the impact of its extinction at large scale, based on five areas of the São Paulo Atlantic Forest (Brazil), and local scale, in a non defaunated and a defaunated areas. We evaluated the structure of networks created from binary qualitative matrices of plant-disperser interactions, composed by plants dispersed by BLTs and sympatric mammal and bird species interacting with the same species as BLTs. The São Paulo Atlantic Forest network (NODF=39.68; Q=0.33; R=0.46) and the non defaunated area (*Z-score*: NODF=1.94; Q=6.78; R=1.85) were more stable than the defaunated area (*Z-score*: NODF=1.12; Q=3.97; R=0.97). The BLT exerted more strength in the São Paulo Atlantic Forest network, and few animal species were functionally similar to the BLT in the non defaunated area. In these networks, Primates, Craciformes and Perissodactyla, and in the defaunated area, didelphids, were the Orders that most contributed to maintain the network structure. BLTs seem to play a complementary role into more preserved networks, consuming species shared with few vertebrates. In contrast, our results in the defaunated area suggest the remaining fauna is more functionally redundant with BLT, given the more general feeding behaviors exhibited by species in this network.

Keywords: Atlantic Forest, Black-lion-tamarin, Defaunation, Frugivory, Habitat loss, Network analysis, Seed dispersal.

2.1 Introduction

Plant-frugivore interaction is a key process for biodiversity maintenance. At local scale, this mutualistic relationship is integrated into complex interaction networks (Bascompte *et al.* 2003). Fleshy fruits represent the main food resource for many tropical vertebrates, and most plant species depend on frugivores to disperse their seeds (Hawes; Peres, 2013; Howe, 2016). Therefore, strongly frugivorous species fulfill essential structural roles in maintaining plant-animal networks and, consequently, in structural robustness of ecological communities (Dugger *et al.* 2019). Since the individual role played depends on the organization of interactions within communities (Vidal *et al.* 2014), it is crucial to understand how each species is integrated within networks to better predict the effect of local extinction (see Valiente-Banuet *et al.* 2015). However, some taxa, such as primates, are rarely integrated network studies (Andresen *et al.* 2018) and hence little is known about their contribution within communities.

In tropical forests, ecological network analyses have shown high overlap in diet and connectivity between vertebrate species, indicating high redundancy in the system (Stevenson *et al.* 2007; Bueno *et al.* 2013; Galetti *et al.* 2013). Thus, from a large scale perspective, species inhabiting the Atlantic Forest domain could be functional redundant in their roles, yielding a high beta diversity within species-rich plant-animal interactions (Emer *et al.* 2019). However, most Atlantic Forest areas show high levels of defaunation of large vertebrates (Bogoni *et al.* 2018), which are currently inhabited mostly by small species (Galetti *et al.* 2013; Emer *et al.* 2018; Kurten, 2013; Carreira *et al.* 2020).

Although small animals are not able to swallow large seeds, larger dispersers also ingest medium and small seeds (Fuzessy *et al.* 2018), and when larger dispersers are absent, small frugivores become the only dispersers of these seeds. Also, some fruits consumed by the larger vertebrates can be dispersed by smaller species, such as small and medium-bodied primates, since their seeds remain small enough to be swallowed (McConkey *et al.* 2015; Silvaut *et al.* 2020). Most defaunation studies are focused on the extinction effect of larger vertebrates, so little is known about the contribution of small dispersers in ecological networks (but see Carreira *et al.* 2020). It is still not clear to what extent the remaining interactions performed by small species can compensate functional losses of extinct interactions (Valiente-Banuet *et al.* 2014; McConkey; O’Farrill, 2016; Emer *et al.* 2018; Carreira *et al.* 2020).

The black-lion-tamarin (BLT), *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823), is a frugivorous- faunivorous primate, endemic to the São Paulo Atlantic Forest (Passos, 1999). Despite being an endangered species, it persists in intensely fragmented areas (Rezende *et al.* 2020). Such flexibility to habitat alterations, added to the potential role played in seed dispersal processes (Valladares-Padua, 1993; Passos, 1999), turns BLT a good model to better understand the effects of forest fragmentation on primate ecology. Regardless their small body size, BLTs use large home ranges (up to 400 ha) (Valladares-Padua, 1993), travel long distances (average: 1.7 km/day to 1.9 km/day) (Valladares-Padua, 1993; Passos, 1997) and consume and disperse a great diversity of fruit species (Silva; Culot, unpublished data). These features together are likely to define BLTs as quality seed dispersers (*sensu* Schupp *et al.* 2010). While primates are one of the best studied vertebrate Orders in terms of feeding ecology of wild populations (Hawes; Peres, 2013), little is known about the role of BLTs as seed dispersers (but see Valladares-Padua, 1993; Passos, 1997; Passos, 1999), and, particularly, whether they play a unique role, or their function is mostly redundant in the community.

Here, we explore the role performed by a small frugivore, the BLT, as a seed disperser: at large spatial scale, in its whole distribution area, and at local scale, in two sites of contrasting conservation states. Our objectives were to: (1) evaluate the role of BLTs within the seed dispersal network of its distribution area, the São Paulo Atlantic Forest (SP Atlantic Forest) (Brazil); (2) compare the local role played by BLTs within the dispersal network of a non defaunated area and a defaunated area; (3) evaluate whether the local extinction of BLTs will impact the structure of dispersal network in the abovementioned sites. We tested the following hypotheses: (1) Defaunation would have a negative impact in the structure of seed dispersal networks, in terms of stability and number of interactions, particularly in a scenario of extinction of BLTs, due to the smaller number of animal species in the defaunated areas, when compared to a preserved context or observed in a large scale; (2) In a large and preserved context, more species tend to fulfil similar functions, leading to functional redundancy among BLTs and other vertebrates. On the other hand, defaunation may lead to more generalist behaviors, which would also translate into potential functional redundancy among BLTs and smaller vertebrates still inhabiting defaunated areas; (3) Defaunation would lead to an enhanced dependence on small vertebrates to maintain the network structure, due to the potential of smaller (and more generalist) species to fulfil the roles previously played by larger species, now extinct.

2.2 Methods

Study area

To build the large-scale network, we consider 5 areas of the SP Atlantic Forest, that represent more than half of the BLT occurrence areas (Figure S1). In these areas, the diet of BLTs groups has been recorded by us and the following authors: Morro do Diabo State Park (MDSP) (continuous forest, 33,800 ha; 22°30'S/52°20'W, Teodoro Sampaio) (Valladares-Padua, 1993; this study), Rio Claro Farm (RCF) (riparian forest, 1,600 ha; 22°45'S/48°59'W, Lençóis Paulista) (Mamede-Costa, 1997; this study), Caetetus Ecological Station (continuous forest, 2,178 ha; 22°15'S/49°30'W, Gália/Alvinlândia) (Passos, 1999), Santa Maria (forest fragment, 594 ha; 22°14'20"S/52°18'27"W, Presidente Epitácio) (Alcolea, 2016) and Santo Antônio Farm (riparian forest, 100 ha; 23°25'07"S; 48°14'27"W, Guareí) (Santos, 2020).

To build the local networks, we use the data we collect in the field at the MDSP (non defaunated area) and at the FRC (defaunated area) (Figure S2). The non defaunated area is one of the few continuous forests in São Paulo State, being a hotspot for national biodiversity. This is a refuge for medium to large-sized seed dispersers, endangered and often extinct in forest fragments, such as tapir (*Tapirus terrestris*) and collared peccary (*Pecari tajacu*). The defaunated area is a private property belonging to the silviculture enterprises Suzano and Duratex, mainly constituted by narrow riparian forests, being part of the private reserve of the natural heritage Olavo Egydio Setúbal. Due to intense human presence, this area presents initial defaunation: *T. terrestris* is extinct, and brown-howler-monkey *Alouatta guariba clamitans* persists as a small population (Silva, pers. obs.), suggesting a short term extinction.

Network settings

Firstly, we created a database containing mammal and bird species that inhabit each area. As the MDSP maintains its fauna and is one of the few forest remnants still environmentally suitable for large vertebrates (see Jorge *et al.* 2013), we considered its species list as equivalent to the expected fauna of the Atlantic Forest domain. To create the database, we obtained data from the Management Plan of the MDSP (SIMA/SP; IF/SP, 2006), available literature (Donatelli *et al.* 2004; Guimarães, 2019) and unpublished material provided by Duratex at RCF.

Through fieldwork, we determined the plant species dispersed by BLTs. Between January 2018/April 2019, we followed three groups from the start of their daily activities until their return to the sleeping tree, totalizing 1,056 hours of sampling effort. We followed two groups on MDSP, sampling a whole year long, and one group on RCF, sampling eight months (September/April). For the SP Atlantic Forest network, we combined our own with information extracted from the literature for 5 areas: Valladares-Padua, 1993 (96 days, 815 hours of sampling effort), this study (62 days; 866 hours); Mamede-Costa, 1997 (36 days, 371 hours), this study (21 days; 190 hours); Passos, 1999 (53 days, 217 hours); Alcolea, 2016 (22 days, 190 hours); Santos, 2020 (27 days, 250 hours). Therefore, we used all available frugivory and dispersal data, which together with our own data totalize 317 days and 2.899 hours of monitoring of BLT groups.

To turn feasible to follow up the groups using only a playback, without needing to capture the individuals, there was also a prior habituation effort of 72 days and 720 hours of fieldwork (September 2017/August 2018). During this period, we also recorded all events of fruit consumption by BLTs using the *all occurrence sampling* method (Altmann, 1974). We collected intact seeds found in feces, identified, and measured them. We considered in the analyses the width of dispersed seeds, since it is the measure that is more likely to predict seed swallowing by animal species. For analysis purpose, we pooled the seed dispersal data from both BLT groups of the non defaunated area. To ensure the plant species considered in our study represent the majority of the BLT diet in MDSP and RCF, we also included the fruit species consumed by BLTs in Valladares-Padua (1993) and in Mamede-Costa (1997). We included frugivory data from these two studies to minimize the effects of possible interannual variations, and, for the RCF, to prevent a bias in the list of plant species the BLTs consumed, considering the months we did not sample this area.

We extracted frugivory data of the other animal species, about the same plant species consumed by BLTs, from the data paper “*Atlantic frugivory: a plant-frugivore interaction data set for the Atlantic Forest*” (Bello *et al.* 2017), articles, and theses on digital platforms (Google Scholar, Scielo, Capes). We considered a frugivory event every record found in literature of an animal species registered to feed on the fruit of a plant species. We searched using the following keywords (English/Portuguese) and their combinations: “frugivory”/“frugivoria”, “diet”/“dieta”, “mammals”/“mamíferos”, “birds”/“aves”, “seed dispersal”/“dispersão de sementes”, as well as each scientific name of mammals and birds. We considered not only strictly frugivore species, but all vertebrates with regular fruit consumption (Pizo; Galetti, 2010), with at least one plant species in their diet in common with

BLT. Following this criteria, frugivore species without published records of fruit species in common with BLT were not included in the networks.

Posteriorly, we filtered frugivory information to obtain data of potential seed dispersal. To be considered a potential dispersal record, the animal species should be able to swallow and defecate an intact seed. We did not included Orders considered functionally more seed predators than seed dispersers, such as Rodentia and Lagomorpha, but included species that can act as predators and effective dispersers at the same time, such as *P. tajacu* (Lazure *et al.* 2010). To determine which species can act as potential dispersers, we considered the relationship between seed width from each plant species, and body mass for mammals (Sivault *et al.* 2020), or beak width as a proxy of the gullet size for birds (Rodrigues *et al.* 2019). We considered that mammals smaller than BLTs (<500g) would disperse only small seeds (<0,3cm) (Bufalo *et al.* 2016), and those equal or larger than BLTs (3500g) would be able to disperse all seeds BLTs can disperse (1,2 cm) (Silva; Culot, personal observations). As in other studies, we did not assess the seed dispersal effectiveness (Dugger *et al.* 2019; Emer *et al.* 2019).

Data analysis

Through a network analysis, we tested whether the seed dispersal role of BLTs, within the seed dispersal network of the plants they disperse (Table S1), is redundant with that of other animal species (Table S2). To define interaction patterns, we created a binary qualitative matrix, following the studies by Donatti *et al.* (2011), Mello *et al.* (2011), Cantor *et al.* (2013), Bufalo *et al.* (2016) and Emer *et al.* (2018). In the matrix, 1 indicates interaction presence, and 0 absence. To test the scale and defaunation effects on the network structure (hypothesis 1), we used nestedness, modularity, connectance and robustness indexes. To test the potential functional redundancy between BLTs and other vertebrates, and whether defaunation leads to more generalist behaviors (hypothesis 2), we used the modules composition and the values of plant dependence and animal specialization degree. To evaluate the contribution of small vertebrates in the network maintenance (hypothesis 3), we considered the species strength index.

To test nestedness, we used the NODF index (Almeida-Neto *et al.* 2008), which varies from 0 to 100, where values close to 0 indicate a poorly nested community, and close to 100 a highly nested community. To test modularity, we used the Q index, which varies from 0 to 1, where values close to 0 indicate a non-modular network, and close to 1 a totally modular

network. To test the resilience of networks to loss of nodes (species), which can trigger secondary extinctions, we used the robustness index (R). This varies from 0 to 1, where values close to 1 indicate a more robust network, and values close to 0 indicate the network is more susceptible to species loss.

To test the significance of these indexes, we compared our values with 1,000 other matrices, randomly generated by a null modeling algorithm that maintains the bipartite characteristic (Fortuna *et al.* 2010) and controls the number of interactions by species in the network (Bascompte *et al.* 2003). As these metrics are sensitive to the network size, we used the *Z-score* to normalize data and make our networks comparable, regardless their sizes. The connectance (C) measures the total number of observed connections through a ratio between the number of registered connections and the total number of possible connections (obtained by the product of all animal and plant species).

We determined how much each plant species depends on each animal species using the dependence index, which varies from 0 (no dependence) to 1 (total dependence). The higher the number of interactions a plant species has with animal species, the lower its dependence from each animal species. Next, we computed the sum of dependencies (Species Strength Index). To determine the specialization degree for each animal species, in each network, we used the D-prime index that varies from 0 to 1. Values close to 0 indicate low specialization, meaning the species has a generalist behavior in the network, and values close to 1 mean high specialization. All analyses were performed using the software R, version 3.6.3 (RDCT, 2020), with the package Bipartite (Dormann *et al.* 2008).

2.3 Results

Effect of the scale and defaunation presence on the network structure

The SP Atlantic Forest network (Figure S3) has medium values of nestedness, modularity and robustness, and low value of connectance. This network is less nested (ANOVA; $F=4,686$; $P<0.0001$), but more modular (ANOVA; $F=34,329$; $P<0.0001$) than random networks. In a scenario of local extinction of BLT, 11.2% of interactions were lost in this network. Nestedness, robustness and connectance showed a small variation in scenarios with and without BLT (Table 1).

Table 1. Observed and expected indexes, in scenarios with and without BLT (local extinction simulation), in São Paulo Atlantic Forest network.

São Paulo Atlantic Forest		
Quantity	Animal species	103
	Plant species	64
	Dispersal interactions with/without BLT	571/507
NODF obs/NODF exp/Z-score	With BLT	39.68/40.56/2.16
	Without BLT	29.2/30.35/2.3
Q obs/Q exp/Z-score	With BLT	0.33/0.3/8.21
Robustness (R)/Z-score	With BLT	0.46
	Without BLT	0.49 / 2.09
Connectance (C)	With BLT	0.08
	Without BLT	0.1

The non defaunated area network (Figure S4) showed higher values of nestedness, modularity, and robustness than the defaunated area network (Figure S5). Like the SP Atlantic Forest network, the local networks showed low connectance and are less nested (MDSP: ANOVA; $F=3,781$; $P<0.0001$; RCF: ANOVA; $F=1,260$; $P<0.0001$) but more modular (MDSP: ANOVA; $F=27,503$; $P<0.0001$; RCF: ANOVA; $F=4,920$; $P<0.0001$) than random networks. In a scenario of local extinction of BLT, the MDSP network loses 12.42% of interactions, and the RCF network loses 12.96%. Also, both networks showed small variation in their structural parameters comparing the scenarios with and without BLT (Table 2).

Table 2. Observed and expected indexes, in scenarios with and without BLT (local extinction simulation), for non defaunated area and defaunated area networks.

		Non defaunated area	Defaunated area
Quantity	Animal species	72	65
	Plant species	42	28
	Dispersal interactions with/without BLT	338/296	216/188
NODF obs/NODF exp/Z-score	With BLT	37.68/38.93/1.94	41.79/42.27/1.12
	Without BLT	27.36/28.66/1.99	35.82/36.33/1.13
Q obs/Q exp/Z-score	With BLT	0.36/0.33/6.78	0.39/0.37/3.07
Robustness (R)/Z-score	With BLT	0.45	0.43
	Without BLT	0.48 / 1.85	0.45 / 0.97
Connectance (C)	With BLT	0.11	0.11
	Without BLT	0.13	0.12

Functional redundancy of BLTs and specialization of the animal Orders

In the SP Atlantic Forest network, for 10.9% (n=7) of plant species the interaction with BLTs was particularly important. Being they belonging to the families Vitaceae, Cactaceae, Boraginaceae, Rubiaceae and Myrtaceae. Disregarding these, the other Myrtaceae species interacted with the highest number of animal species, showing low dependence on the interaction with BLTs, followed by Moraceae, Meliaceae, Salicaceae and Primulaceae (Figure 1).

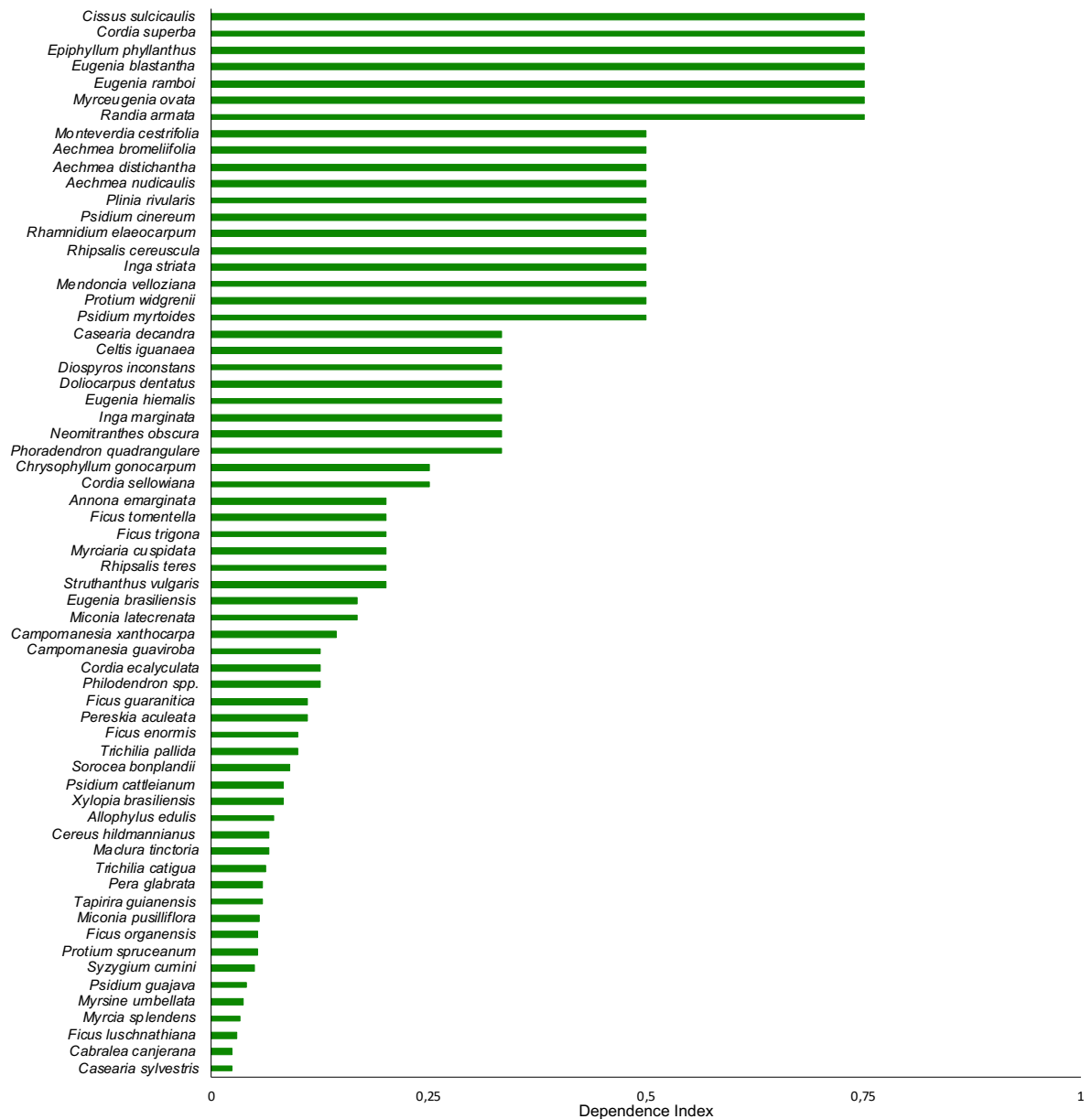


Figure 1. Interaction dependence for plant species dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* in the São Paulo Atlantic Forest network.

In the non defaunated area, 11.9% (n=5) of plant species interacted mainly with BLT, including Myrtaceae, Rubiaceae, Rhamnaceae and Cactaceae species. In the defaunated area, only 3,57% (n=1) of plant species (*Rhamnidium elaeocarpum*) showed dependence on the interaction with BLTs (Figure 2).

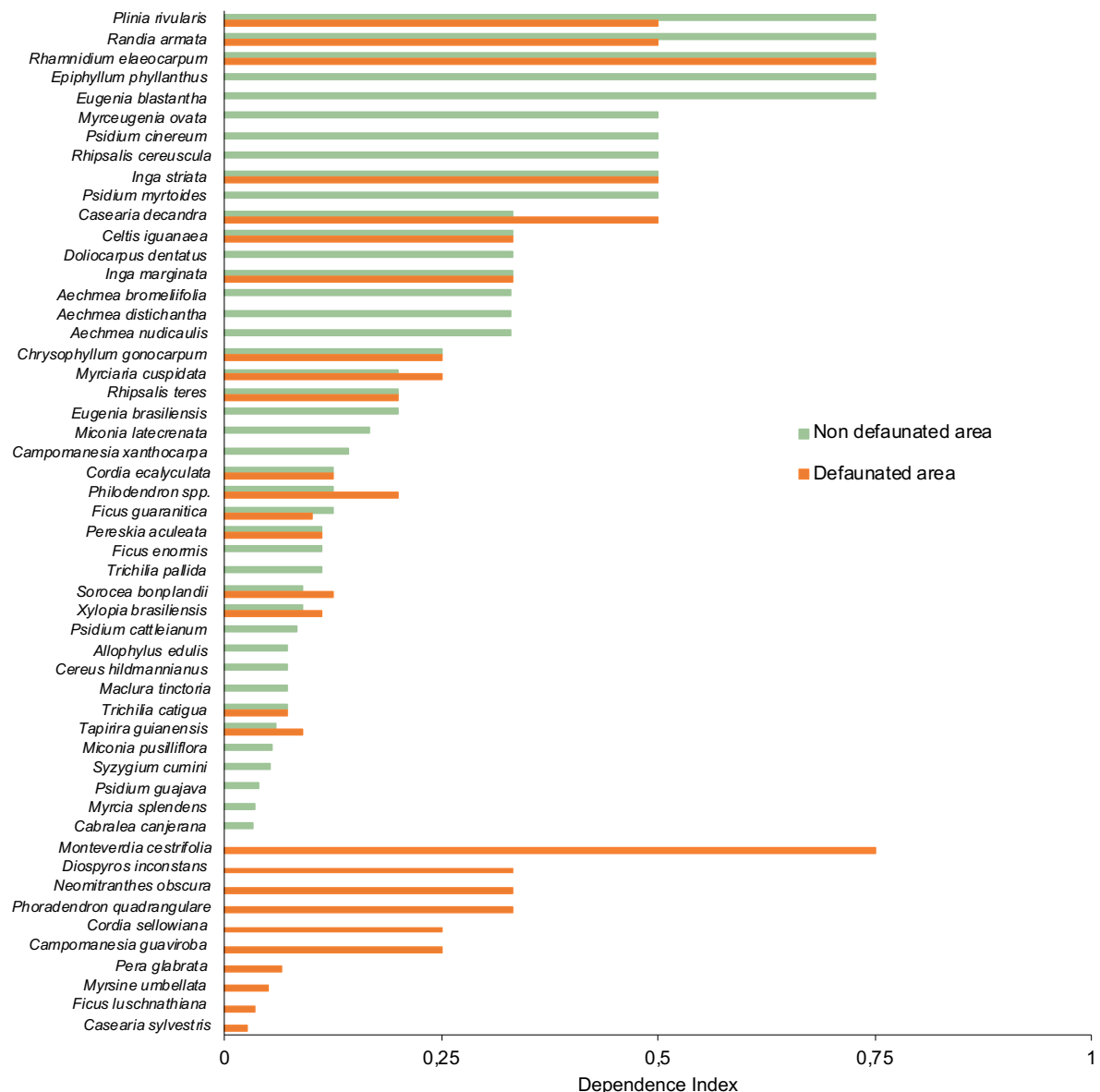


Figure 2. Interaction dependence for plant species dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* in the non defaunated and defaunated areas.

The SP Atlantic Forest network showed seven modules. The module to which BLT belongs included eight other animal species, functionally more similar to BLT: capuchin monkey *Sapajus nigritus*, *A. g. clamitans*, and the birds jacupemba *Penelope superciliaris*, rufous-bellied thrush *Turdus rufiventris*, blue manakin *Chiroxiphia caudata*, violaceous euphonia *Euphonia violacea*, green-billed toucan *Ramphastos dicolorus* and ruby-crowned tanager *Tachyphonus coronatus* (Figure 3A).

The non defaunated area and the defaunated area networks also showed seven modules. In the non defaunated area, only two species exerted a function similar to BLTs: *S. nigritus* and

C. caudata (Figure 3B). In the defaunated area, five species were functionally similar to the BLT: *A. g. clamitans*, *P. superciliaris*, sayaca tanager *Thraupis sayaca*, creamy-bellied thrush *Turdus amaurochalinus*, and bare-throated bellbird *Procnias nudicollis* (Figure 3C).

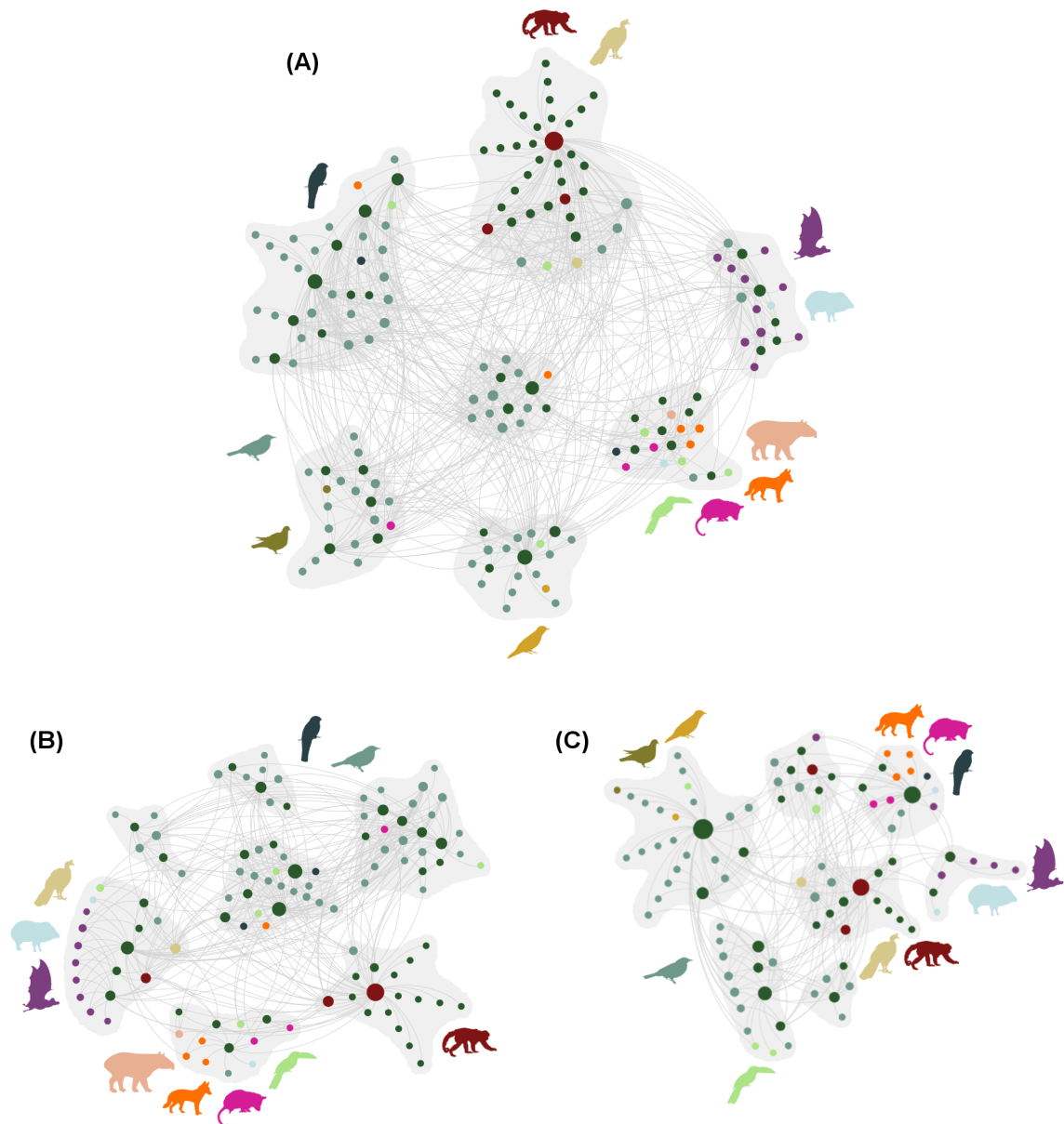


Figure 3. Mutualistic interactions in the São Paulo Atlantic Forest (A), non defaunated area (B) and defaunated area (C), between plant species (dark green) dispersed by *Leontopithecus chrysopygus* and the animal Orders: Primates (red), Artiodactyla (light blue), Carnivora (orange), Chiroptera (purple), Didelphimorphia (pink), Perissodactyla (salmon), Columbiforme (olive), Cuculiforme (gold), Craciformes (beige), Passeriforme (water green), Piciforme (light green) and Trogoniforme (dark blue).

In the SP Atlantic Forest context, the specialization patterns of animal Orders were similar to each other (Mean±Standard Error: 0.19 ± 0.1) in relation to plant species dispersed and shared with BLT. Bird species were the most generalist, while Perissodactyla Order the most specialized (Figure 4A). When considering species individually, dark fruit-eating bat *Artibeus obscurus*, chestnut-eared aracari *Pteroglossus castanotis*, and epaulet oriole *Icterus cayanensis* showed higher specialization values (Table S3A). In the non defaunated and defaunated areas, birds were also the most generalist group, while Artiodactyla was the most specialized Order.

The specialization degree for species was similar between these areas, with a tendency for species being more generalist in the defaunated area (MDSP= 0.17 ± 0.1 ; RCF= 0.15 ± 0.2 ; $F=1.96$; $P=0.1$) (Figure 4C). The same pattern was observed for BLT, which showed a more generalist diet in the defaunated area (MDSP= 0.22 ; RCF= 0.17). In the non defaunated area, the species with the highest specialization values were: *I. cayanensis*, brown four-eyed opossum *Metachirus nudicaudatus* and barred antshrike *Thamnophilus doliatus*, while in the defaunated area, the species were: *P. tajacu*, crab-eating raccoon *Procyon cancrivorus* and crested becard *Pachyramphus validus*. In both areas, bird species showed the lowest specialization values: D- prime close to or equal to 0 (Table S4A).

Contribution of the animal Orders on the network maintenance

In the SP Atlantic Forest, the Primates, followed by Craciforme and Perissodactyla, are the strongest Orders in the network (Figure 4B). The strength index of the BLT was 23.68. The following highest values were observed for *S. nigritus*, *A. g. clamitans*, and *P. superciliaris* (Table S3B). We observed the same pattern in the non defaunated area, in which Primates, Craciforme and Perissodactyla are the strongest Orders in the network. In the defaunated area, due to local extinction of *T. terrestris*, small non-flying mammals (Didelphimorphia) become stronger in the network (Figure 4D). The strength of BLT was higher in the non defaunated area (16.02) than in the defaunated area (8.98). In both networks, *S. nigritus*, *A. g. clamitans* and *P. superciliaris* were the strongest at species level, followed by bird species, such as true thrushes *Turdus* spp., *C. caudata*, *T. sayaca*, great kiskadee *Pitangus sulphuratus* and black-goggled tanager *Thricothraupis melanops* (Table S4B).

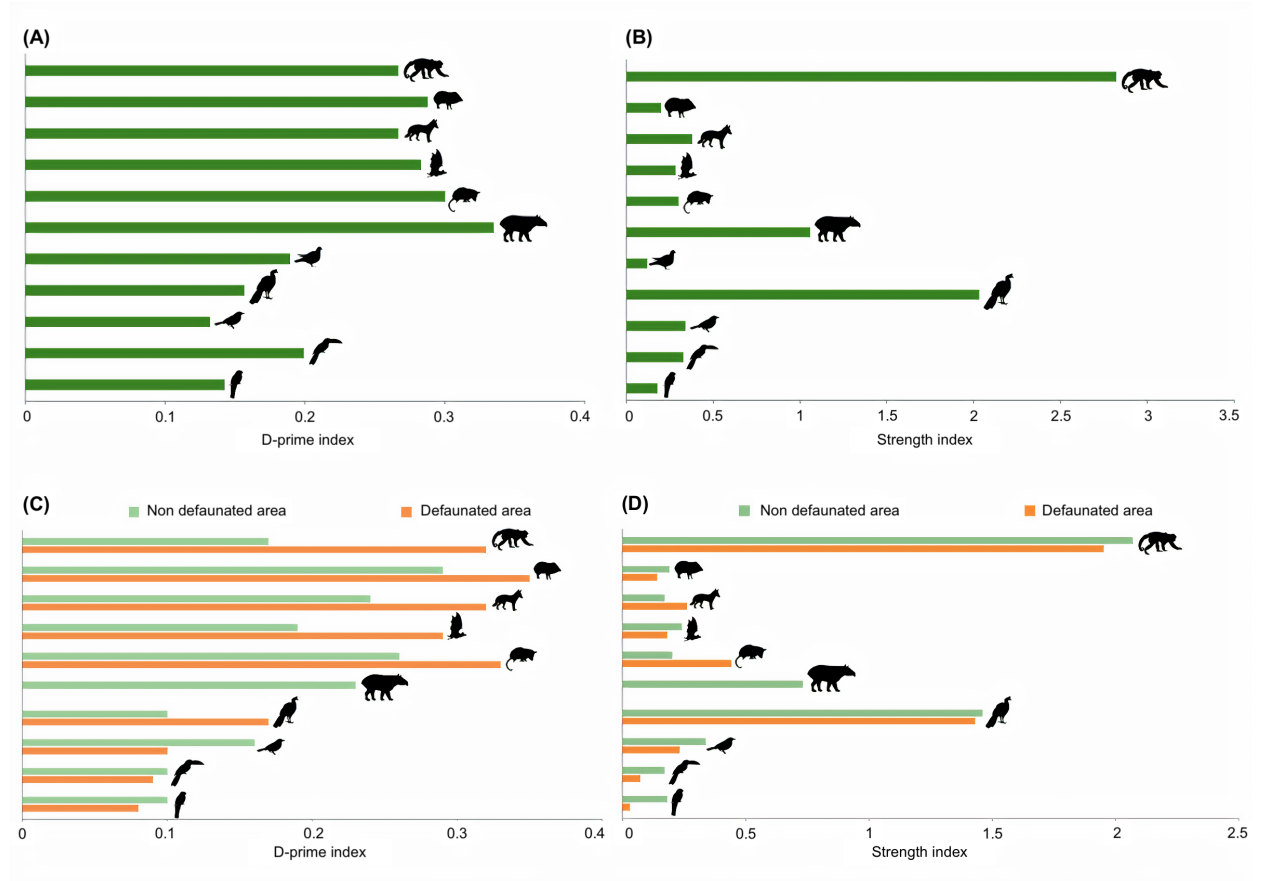


Figure 4. Average values of D-prime and Strength indexes, in São Paulo Atlantic Forest (A, B), and in the non defaunated and defaunated areas (C, D), for each* animal Order, respectively: Primates**, Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Didelphimorphia, Perissodactyla, Columbiforme (for São Paulo Atlantic Forest), Craciformes, Passeriforme, Piciforme and Trogoniforme. *Cuculiforme Order is equal to 0; **Value for *S. nigritus* and *A. g. clamitans*.

2.4 Discussion

The seed disperser role performed by BLTs in the non defaunated area, followed the same pattern observed at large scale, in the SP Atlantic Forest, corresponding to its whole distribution area. Although these networks contain a higher number of animal species than the defaunated area network, more plant species showed dependence on the interaction with BLTs, especially Myrtaceae species. Contrary to expectations, the role performed by BLTs in the defaunated area was more redundant, by dispersing plant species that interact with a higher number of frugivores. Finally, the defaunated area network was structurally less stable and tended to lose more interactions with the local extinction simulation of the BLT.

The plant-animal networks, based on fruits dispersed by BLTs, showed an asymmetric interaction system, where few animal species established links with several plant species, while most animal species interacted with few plant species (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte *et al.* 2006). Consequently, these mutualistic networks present few strong interactions and many weak interactions (Jordano, 1987; Emer *et al.* 2018), as observed in our study, especially in the defaunated area. The SP Atlantic Forest and the non defaunated networks showed higher values of modularity, nestedness, and robustness than the defaunated network. Modularity helps to keep disturbance impacts inside a unique module and reduces impacts in other modules (Teng; McCann, 2004; Thébault; Fontaine, 2010; Mello *et al.* 2011). Nestedness turns the community less susceptible to random extinctions and habitat loss (Bascompte; Jordano, 2007; Fortuna *et al.* 2010). Such characteristics, allied to a higher robustness, turns the network more tolerant to disturbance and species loss at community level. Thus, confirming our first hypothesis, defaunation negatively impacted the structure of dispersal networks.

The BLT removal did not substantially change the structural parameters of the networks. In fact, several plant species dispersed by BLT attract casual and generalist frugivores, such as birds of Passeriforme Order. Small generalist frugivore birds are less demanding in terms of habitat, usually consuming a wide variety of fruits (Schleuning *et al.* 2011) and are abundant in defaunated areas (Cramer *et al.* 2007). In mutualistic communities, highly generalist species are particularly important, since the presence of a cohesive species nucleus can provide alternative routes of response to disturbances, which turns the system more stable and resistant to loss of interactions or species (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte; Jordano, 2007). The fact that BLTs consume and disperse several plant species that are also explored by generalists may explain why the simulation of its extinction did not significantly affect the structure of our tested networks.

Plant species showed higher dependence on BLT in the non defaunated area. This can be explained by the mechanism of resource partitioning (see Hooper *et al.* 2005), where the higher availability of resources in this area may be leading frugivores to a differentiated selection. From the plants point of view, this could limit the interactions and increase each species dependence on one or few frugivores. From the animal point of view, the differentiate use of resources decreases the interspecific competition (Chama *et al.* 2014). Corroborating this, plant species that attract a high number of dispersers in the non defaunated area, such as *Ficus luschnathiana*, were not used by BLT despite the fact they consume this resource in other areas of its distribution (this study). The behavioral plasticity of frugivores consisting in

selecting different food items according to local fruit abundance and diversity (Fricke *et al.* 2017) may result in more complementary feeding patterns within the community (Móran-López *et al.* 2019). Consequently, partially contrary to our second hypothesis, even in a preserved context, the species were not functionally more similar than in the defaunated area, and the role of BLTs turned out to be more complementary than redundant in the community.

In theory, the functional redundancy should be greater in richer areas, which would be more likely as the species quantity increases (Loiselle *et al.* 2007). However, it may exist complementarity, regardless of animal diversity, whenever frugivores show unique behaviors (Móran-López *et al.* 2019), as observed in this study in the non defaunated area, where BLTs show a more specialized diet, exploring plant species that are less consumed by other frugivores. Despite their small size, BLTs seem to play a complementary role into more preserved networks, consuming several species shared with few other vertebrates. In contrast, our results in the defaunated area suggest that the remaining fauna is more functionally redundant with BLT, given the more general feeding behaviors exhibited by species in that area, according to our second hypothesis.

Although there is no statistically significant difference, there is a tendency that in the defaunated area, the animal species show a lower specialization degree. In environments with habitat loss, changes towards more generalist interactions at the community level are expected since the animal species tend to interact with any resources available (Emer *et al.* 2019). Also, five animal species shared a module with BLTs in the defaunated area (against two in the non defaunated area), reinforcing that more species may perform a functional role similar to BLTs in this area. Subgroups of dispersers, linked to subsets of species in its module, could compensate, in parts, the functional loss of another disperser within the module, by performing similar ecological roles (Donatti *et al.* 2011). However, as observed in the literature for other frugivores, the functional compensation between species probably remains limited (Bueno *et al.* 2013; Kurten, 2013; Culot *et al.* 2017; Fricke *et al.* 2017).

For the SP Atlantic Forest and the non defaunated area, *Perissodactyla* showed one of the highest values of strength index. This can show us that, despite a contrasting difference in body size between BLT and *T. terrestris*, this small frugivore primate was able to disperse medium- sized seeds which are common to megafauna species diet. Fleshy fruits with small seeds have a wide range of possible dispersers, but as the seed size increases, potential dispersing agents decrease (Bueno *et al.* 2013; Fuzessy *et al.* 2018). The medium-sized seeds dispersed by BLTs are large enough to prevent dispersal by small birds and bats, which are the groups with the highest number of species in our studied communities. As most seeds

dispersed by BLTs are medium-sized, the main dispersers are primates, large birds and non-flying mammals.

The importance of large vertebrates in maintaining tropical forests is very well known (Jordano *et al.* 2007; Bueno *et al.* 2013; Galetti *et al.* 2013; Fuzessy *et al.* 2018). However, in defaunated areas, most dispersion interactions occur with small frugivores (Emer *et al.* 2018; Carreira *et al.* 2020). In the RCF, where Perissodactyla was extinct, small non-flying mammals (Didelphimorphia) showed a value for strength index two times greater than in the MDSP, losing only for Primates and Craciformes Orders. Validating our third hypothesis, this result reinforces that in areas with loss of large vertebrates, small generalist dispersers may be especially important in maintaining seed dispersal networks (Donatti *et al.* 2011; Carreira *et al.* 2020).

Finally, we highlight that do not intend to generalize the effects of fragmentation and/or defaunation on the interaction patterns among BLTs, other frugivores, and plants. Our results suggest that, even though the two areas sampled in our study are unique in some features, our data remain robust enough for inferences discussed in our manuscript, since the structural parameters of local networks followed the same patterns observed at larger scale. We reinforce the idea that the inclusion of quantitative data in network studies may provide more complete information on how important interactions could be in delineating community structure (Blüthgen, 2010; Dormann; Strauss, 2013). This information is not broadly available for the species in our dataset, so we encourage further research on multi-taxa frugivory and seed dispersal in the Neotropics. Furthermore, several previous interesting patterns observed of species-species structured networks were based on unweighted networks (see Bascompte *et al.* 2003, Olesen *et al.* 2007) (Cantor *et al.* 2013), and later confirmed in quantitative networks (Bascompte *et al.* 2006). Yet, few studies have approached the contribution of neotropical primates alongside other frugivores in seed dispersal networks. Thereby, it is urgent to better understand the role exerted by primates on plant populations within the community (Andresen *et al.* 2018). We hope that combining the BLT natural history with a network approach will improve our knowledge of the contribution of small dispersers to plant communities.

2.5 Conclusions

Our results suggest, based on the structural parameters of the networks, that the defaunated area is more vulnerable to BLT local extinction. Although expected, this result reinforces the importance of conserving forest habitats and maintaining frugivore communities.

In a large and preserved context, the potential functional redundancy among BLTs and other vertebrates proved to be low. The more specialized diet of BLTs in the non defaunated area, and the fact that some plant species depends on the interaction with the BLTs, in both scales, suggests that they play a more complementary seed disperser role. Contrarywise, in the defaunated area, where the plant species interacted with a higher number of frugivores and these tended to show more generalist behaviors, the functional redundancy with the BLTs was higher.

Despite the difference in body size between *T. terrestris* and BLTs, this small frugivore primate was able to disperse medium-sized seeds, which are commonly dispersed by megafauna species, and are not dispersed by small birds and bats. Such result suggests an important complementary role carried out by BLT. The strength that small non-flying mammals exerted on network maintenance in the defaunated area suggests the importance of these groups in seed dispersal processes in defaunated communities, at least for the plant species dispersed by BLTs.

2.6 References

- Alcolea, M. (2016). *Dispersão de sementes pelo mico-leão-preto, Leontopithecus chrysopygus (Primates, Callitrichidae) em um fragmento de Mata Atlântica* (Final Graduation Work). Retrieved from Repositório Institucional Unesp. (Accessed in 18 April 2020).
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães-Jr, P.R., Loyola, R. D. & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**(8), 1227- 1239.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V. & Ramos-Robles, M. (2018). Primate Seed Dispersal: Old and New Challenges. *International Journal of Primatology*, **39**(3), 443- 465.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**(3/4), 227- 267.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant- animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**(16), 9383- 9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, **312**(5772), 431- 433.

- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **38**, 567- 593.
- [dataset]Bello, C. *et al.* (2017). Atlantic-Frugivory: a plant-frugivore interaction dataset for the Atlantic Forest. *Ecology*, **98**(6), 1729.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P. & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, **89**(12), 3387- 3399.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, **11**(3), 185- 195.
- 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.
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S. & Galetti, M. (2013). Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores. *PLoS ONE*, **8**(2), e56252.
- Bufalo, F. S., Galetti, M. & Culot, L. (2016). Seed dispersal by primates and implications for the conservation of a biodiversity hotspot, the Atlantic Forest of South America. *International Journal of Primatology*, **37**, 333- 349.
- Cantor, M., Pires, M. M., Longo, G. O., Guimarães, P. R., Jr. & Setz, E. Z. F. (2013). Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. *Oikos*, **122**(7), 1085- 1093.
- 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.
- Chama L, Berens, D. G, Downs, C. T. & Farwig, N. (2013). Habitat Characteristics of Forest Fragments Determine Specialisation of Plant-Frugivore Networks in a Mosaic Forest Landscape. *Plos one*, **8**(1): e54956.
- Cramer, J. M., Mesquita, R. C. G., Bentos, T. V., Moser, B. & Williamson, G. B. (2007). Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a Central Amazon endemic. *Biotropica*, **39**(6), 709- 718.
- Culot, L., Bello, C., Batista, J. L. F., Couto, H. T. Z. & Galetti, M. (2017). Synergistic effects of seed disperser and predator loss on recruitment success and long-term consequences for carbon stocks in tropical rainforests. *Scientific Reports*, **7**(1), 1- 8.

- Donatelli, R. J., Costa, T. V. V. & Ferreira, C. D. (2004). Dinâmica da avifauna em fragmento de mata na Rio Claro Farm, Lençóis Paulista, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**(1), 97- 114.
- Donatti, C. I., Guimarães, P. R. & Galetti, M. (2009). Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecology Research*, **24**(6), 1187- 1195.
- Donatti, C. I., Guimarães, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. M. D. & Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, **14**(8), 773- 781.
- Dormann, C. F., Gruber, B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, **8**(2), 8- 11.
- Dormann, C. F. & Strauss, R. (2013). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**(1), 90- 98.
- Dugger, P. J. *et al.* (2019). Seed-dispersal networks are more specialized in the Neotropics than in the Afrotropics. *Global Ecology and Biogeography*, **28**(2), 248- 261.
- Emer, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Guimarães, P. R., Moraes, S., Piratelli, A. & Jordano, P. (2018). Seed dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecology Letters*, **21**(4), 484- 493.
- Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., Silva, F. R. & Galetti, M. (2019). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, **52**(1), 81- 89.
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Proulin, R. & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?. *Journal of Animal Ecology*, **79**(4), 811- 817.
- Fricke, E. C., Tewksbury, J. J. & Rogers, H. S. (2017). Defaunation leads to interaction deficits, not interaction compensation, in an island seed dispersal network. *Global Change Biology*, **24**(1), e190- e200.
- Fuzessy, L., Janson, C. H. & Silveira, F. A. O. (2018). Effects of seed size and frugivory degree on dispersal by Neotropical frugivores. *Acta Oecologica*, **93**, 41- 47.
- Galetti, M. & Dirzo, R. (2013). Ecological and evolutionary effects of living in a defaunated world. *Biological Conservation*, **163**, 1- 6.
- Galetti, M., Guevara, R., Cortes, M. C., Fadini, R., Matter, S., Leite, A. B., Labacca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C. S., Collevatti, R. G., Pires, M. M., Guimarães Júnior, P. R.,

- Brancalion, P. H., Ribeiro, M. C. & Jordano, P. (2013). Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, **340**(6136), 1086- 1090.
- Guimarães, M. (2019). *Estrutura e dinâmica da comunidade de morcegos em mosaico vegetacional composto por reflorestamento de eucalipto e remanescentes de vegetação no interior do estado de São Paulo* (Master's thesis). Retrieved from Repositório Institucional Unesp. (Accessed in 28 May 2020).
- Hawes, J. E. & Peres, C. A. (2013). Ecological correlates of trophic status and frugivory in Neotropical primates. *Oikos*, **123**(3), 365- 377.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., III, Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**(1): 3- 35.
- Howe, H. F. (2016). Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation*, **6**, 152- 178.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal-connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, **129**(5), 657- 677.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. A. & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**(9), 3278- 3282.
- Jorge, M. L. S. P., Galetti, M., Ribeiro, M. C. & Ferraz, K. M. P. M. B. (2013). Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, **163**, 49- 57.
- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, **163**, 22- 32.
- Lazure, L., Bachand, M., Ansseau, C. & Almeida-Cortez J. S. (2010). Fate of native and introduced seeds consumed by captive white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari*, Link 1795 and *Pecari tajacu*, Linnaeus 1758) in the Atlantic rainforest, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **70**(1), 47- 53.
- Loiselle, B. A., Blendinger, P. G., Blake, J. G. & Ryder, T. B. (2007). Ecological redundancy in seed dispersal systems: A comparison between Manakins (Aves: Pipridae) in two tropical forests. In: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green & D. A. Westcott (Eds.). *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world* (pp. 178- 196). Wallingford, UK: CAB International.

- Mamede-Costa, A. C. (1997). *Ecologia de um grupo de micos-leões-pretos (Leontopithecus chrysopygus Mikan, 1823) na mata ciliar da Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulista, SP* (Master's thesis). Retrieved from Repositório Institucional Unesp. (Accessed in 28 May 2020).
- McConkey, K. R., Brockelman, W. Y., Saralamba, C. & Nathalang, A. (2015). Effectiveness of primate seed dispersers for an “oversized” fruit, *Garcinia benthamii*. *Ecology*, **96**(10), 2737- 2747.
- McConkey, K. R. & O' Farrill, G. (2016). Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. *Biological Conservation*, **201**, 38- 49.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P. & de Aguiar, M. A. M. (2011). The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. *Oecologia*, **167**(1), 131- 140.
- Morán-López, T., González-Castro, A., Morales, J. M. & Nogales, M. (2019). Behavioural complementarity among frugivorous birds and lizards can promote plant diversity in island ecosystems. *Functional Ecology*, **34**(1), 182- 193.
- Olesen, J. M., Bascompte, J. & Dupont, Y. L & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**(50), 19891- 19896.
- Passos, F. C. (1997). *Padrão de atividade, dieta e uso do espaço em um grupo de mico-leão-preto (Leontopithecus chrysopygus) na Estação Ecológica Caetetus, SP*. (Doctoral thesis). Retrieved from database of the Federal University of São Carlos. (Accessed in 20 May 2021).
- Passos, F. C. (1999). Dieta de um Grupo de Mico-Leão-Preto, *Leontopithecus chrysopygus* (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia*, **16**, 269- 278.
- Pizo, M. A. & Galetti, M. (2010). Métodos e perspectivas do estudo da frugivoria e dispersão de sementes por aves. In: S. Von Matter, F. C. Straube, I. A. Accordi, V. Piacentini & J. F. Jr Cândido (Eds.). *Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento* (pp. 493- 503). Technical Books Rio de Janeiro.
- R Development Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R version 3.6.3. <https://www.R-project.org/>.
- 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. Available in: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T11505A17935400.en> (Accessed in 20 May 2021).
- [dataset]Rodrigues, R. C. *et al.* (2019). Atlantic bird traits: a data set of bird morphological traits from the Atlantic forests of South America. *Ecology*, **100**(6), e02647.
- Santos, M. M. (2020). *Modelagem da movimentação e chuva de sementes do mico-leão-preto*. (Master's thesis). Retrieved from database of the Laboratory of Primatology UNESP. (Accessed in 13 September 2020).
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H. M. & Böhning-Gaese, K. (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, **92**(1), 26- 36.
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gomez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, **188**(2), 333- 353.
- Secretaria do Meio Ambiente & Instituto Florestal. (2006). *Plano de Manejo Parque Estadual do Morro do Diabo*. In: H. H. Faria (Ed.). 311p. Editora Viena.
- Sivault, E., McConkey, K., Bretagnolle, F., Sengupta, A., Lambert, J., Heymann, E., Forget, P. M. & Herrel, A. (2020). Body mass and skull dimensions predict seed dispersal capacity in bats, primates and carnivores from tropical forests. *Authorea*. Available in: <https://doi.org/10.22541/au.159647579.96227644>. (Accessed in 9 November 2020).
- Stevenson, P. R. (2007). Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. In: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green & D. A. Westcott (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 340- 362). Wallingford, UK: CAB International.
- Teng, J. & McCann, K. S. (2004). Dynamics of compartmented and reticulate food webs in relation to energetic flow. *American Naturalist*, **164**(1), 85- 100.
- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, **329**(5993), 853- 856.
- Olesen, J. M., Bascompte, J. & Dupont, Y. L. & Jordano, P. (2007). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**(50), 19891- 19896.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M. & Zamora, R. (2014). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, **29**(3), 299- 307.

- Valladares-Padua, C. B. (1993). *Ecology, behavior and conservation of black lion tamarins (Leontopithecus chrysopygus Mikan, 1823)*. (Doctoral thesis). Retrieved from University of Florida Digital Collections. (Accessed in 11 August 2020).
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, **90**, 2039- 2046.
- Vidal, M. M., Hasui, E., Pizo, M. A., Tamashiro, J. Y., Silva, W. R. & Guimarães Jr., P. R. (2014). Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecology*, **95**(12), 3440- 3447.

3. Capítulo 2

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

Resumo

As interações mutualísticas entre frutos carnosos e vertebrados representam a principal estratégia de dispersão das sementes em florestas tropicais. Contudo, com a extinção local de frugívoros maiores, pequenos dispersores que persistem em áreas alteradas podem ser particularmente importantes na estruturação de redes de dispersão, que por sua vez podem ser determinadas pelas características dos frutos e das sementes dispersadas. Tendo em vista que ainda pouco sabemos sobre a influência das características vegetais no processo de dispersão por frugívoros, avaliamos neste estudo, se, e, quais características de frutos e sementes influenciam nas interações de dispersão com um pequeno primata, o mico-leão-preto (MLP) e outros mamíferos e aves que compartilham a dispersão das mesmas espécies vegetais. Em campo, determinamos a lista de espécies dispersadas por esse primata que, combinada com todos os dados de frugivoria e dispersão disponíveis na literatura, resultou em uma matriz binária de interações para cinco áreas de Mata Atlântica do estado de São Paulo (Brasil). Para as espécies vegetais consideradas, a morfologia dos frutos foi o fator que melhor explicou a dispersão pelo MLP: tipo de fruto ($F_c = 0,67$) e cor de fruto ($F_c = 0,49$) explicaram 42% da variância total em uma análise de coordenadas principais (PCoA). A maioria das espécies dispersadas pelo MLP apresentaram características morfológicas que sugerem dispersão primária por aves. Usando modelos exponenciais de grafos aleatórios (ERGMs), encontramos efeitos significativos das características das plantas na estrutura da rede de dispersão (Valor estimado; número de sementes = 0,002; Diâmetro de sementes = -0,47; Água = 6,46; Proteínas = -17,47; Carboidratos+ fibras+ cinzas = 7,03). Assim, ao mesmo tempo em que cor e tipo de fruto foram importantes para explicar o conjunto de espécies vegetais dispersadas pelo MLP, as características bioquímicas dos frutos, com exceção de lipídeos, exerceram um importante papel na estruturação da rede de interações entre as espécies.

Palavras-chave: Dispersão de sementes, Bioquímica de frutos, *Leontopithecus chrysopygus*, Morfologia de frutos, Morfologia de sementes.

3.1 Introdução

Em interações tróficas mutualísticas, as espécies animais recebem nutrientes e energia da polpa carnosa dos frutos, enquanto as espécies vegetais se beneficiam do serviço de dispersão por eles fornecidos (Sinnott-Armstrong *et al.* 2020). Se as características funcionais dos frutos têm mostrado baixa probabilidade de co-evolução espécie-específica com dispersores de sementes (Fisher; Chapman, 1993; Jordano, 1995), a morfologia dos frutos e as características químicas da polpa têm exibido, respectivamente, correspondência com a morfologia (Link; Stevenson, 2004; Cazetta *et al.* 2008; Dehling *et al.* 2016; Bender *et al.* 2018) e a capacidade digestiva de seus parceiros mutualistas (Pizo *et al.* 2021). No entanto, como a maioria dos estudos de dispersão concentraram-se em poucos grupos ou espécies únicas, a influência das características vegetais, em termos de morfologia e sobretudo de bioquímica de frutos, no processo de dispersão por vertebrados permanece pouco explorada a nível de comunidade (Gautier-Hion *et al.* 1985; Galetti *et al.* 2011).

Particularmente, o diâmetro de frutos e sementes têm mostrado associação com o tipo de dispersor: à medida em que aumentam, aumenta também a participação de mamíferos no processo de dispersão. A maioria das espécies lenhosas da Mata Atlântica, que produzem frutos menores, são dispersadas por aves (Almeida-Neto *et al.* 2008). Frutos dispersos por aves tendem a ter morfologia menos variável, porém conteúdos químicos mais diversos do que os frutos dispersos apenas por mamíferos (Galetti *et al.* 2011). Diversos estudos buscaram distinguir frutos dispersados por aves e mamíferos (Janson, 1983; Howe *et al.* 1986; Pizo, 2002; Link; Stevenson, 2004; Lomáscolo *et al.* 2008; Lomáscolo; Schaefer, 2010; Galetti *et al.* 2011; Bueno *et al.* 2013), como primatas (Gautier-Hion *et al.* 1985; Voigth *et al.* 2004; Valenta *et al.* 2018), embora os resultados até o momento indiquem que uma síndrome de dispersão para primatas seja pouco provável (Valenta *et al.* 2018).

A associação não aleatória entre as características das plantas com grupos de dispersores específicos parece ocorrer mais entre táxons de mamíferos, do que entre mamíferos e aves, que por sua vez, convergem em uma síndrome aves-primata (Gautier-Hion *et al.* 1985). A ausência de uma síndrome de dispersão específica para primatas pode ser explicada pelos comportamentos alimentares generalistas exibidos pela maioria das espécies do grupo traduzida pela baixa especificidade nas interações (Donatti *et al.* 2011; Hawes; Peres, 2013; Fuzessy *et al.* 2021). Além disso, as altas taxas de diversificação e as habilidades cognitivas mais complexas (DeCasien *et al.* 2017) permitiram aos primatas adaptar consumo e dispersão de espécies exploradas por outros vertebrados (Gomez; Verdú, 2012; Valenta *et al.* 2018).

Dentre os primatas neotropicais, a família Callitrichidae é composta por espécies de pequeno tamanho corporal com dieta versátil. Para as espécies de *Leontopithecus*, frutos compõem o principal item de sua dieta, seguido por presas animais como importante aporte de proteínas, e exsudados como fonte alternativa de açúcar durante a estação seca (Dietz *et al.* 1997; Passos, 1999). O mico-leão-preto *Leontopithecus chrysopygus* (MLP) é uma espécie ameaçada, endêmica da Mata Atlântica do estado de São Paulo (Brasil), onde ocupa a floresta estacional semidecidual (Rezende *et al.* 2021).

Apesar de ter uma dieta basicamente frugívora (Passos, 1999) e ser reconhecida como potencial dispersora de sementes (Passos, 1997), pouco sabemos sobre o papel dos MLPs enquanto dispersores, quais as características dos frutos dispersados e como estas características são compartilhadas com outros grupos de vertebrados. A maioria dos estudos com redes de dispersão exploraram as interações entre morcegos, aves e frutos (Mello *et al.* 2011; Sarmiento *et al.* 2014) dada a reconhecida importância desses vertebrados enquanto dispersores. Raramente primatas são integrados em estudos de redes o que limita nosso conhecimento sobre o papel de suas espécies enquanto dispersoras na comunidade (Andresen *et al.* 2018).

Neste estudo, tivemos por objetivo descrever as características dos frutos dispersados pelo MLP e avaliar se as características desses frutos e de suas sementes determinam as interações entre plantas, MLP e outros vertebrados que compartilham a dispersão com esse primata. Estabelecemos as seguintes previsões: (1) Os frutos compartilhados pelo MLP com outros primatas provavelmente serão variáveis em morfologia (Galetti *et al.* 2011), mas mais similares aos dispersados por aves, do que aos compartilhados com mamíferos terrestres e morcegos (Gautier-Hion *et al.* 1985); (2) O teor de carboidratos dos frutos deve determinar a ocorrência das interações. Frutos ricos em carboidratos devem ser inversamente pobres em lipídeos e proteínas e preferidos pelos MLPs, uma vez que carboidratos são de mais fácil digestão e representam uma fonte rápida de energia (Pizo *et al.* 2021).

3.2 Metodologia

Área de estudo

Neste estudo, consideramos cinco áreas de Mata Atlântica (Figura 1) que representam mais da metade das áreas de ocorrência do MLP, que são: o Parque Estadual do Morro do Diabo (22°30'S; 52°20'O, Teodoro Sampaio) (Valladares-Padua, 1993; este estudo); Fazenda Rio Claro (22°45'S; 48°59'O, Lençóis Paulista) (Mamede-Costa, 1997; este estudo); a Estação

Ecológica de Caetetus (22°15'S; 49°30'O, Gália/Alvinlândia) (Passos, 1999); a Fazenda Santa Maria (22°14'20"S; 52°18'27"O, Presidente Epitácio) (Alcolea, 2016) e a Fazenda Santo Antônio (23°25'07"S; 48°14'27"O, Guareí) (Santos, 2020).

O Parque Estadual do Morro do Diabo (PEMD), de 33,800 ha é uma das poucas florestas contínuas do estado de São Paulo e juntamente com e a Estação Ecológica de Caetetus, de 2,178 ha, representam áreas onde ainda podem ser encontrados médios e grandes dispersores extintos na maioria dos remanescentes florestais do estado. A Fazenda Santa Maria, um fragmento florestal de 594 ha, assim como o PEMD, localiza-se no Pontal do Paranapanema. Apesar de possuir uma matriz predominantemente composta por monoculturas e pastagens, é o sexto maior remanescente florestal da região. A Fazenda Rio Claro (FRC), propriedade privada pertencente às empresas de celulose Duratex e Suzano, possui entre matas ciliares e a Reserva Particular do Patrimônio Natural Olavo Egydio Setúbal, 1,600 ha de mata nativa, envoltas por uma matriz de silvicultura. Já a Fazenda Santo Antônio é um fragmento florestal de 100 ha, envolta por uma matriz de silvicultura, pastagem e monocultura. Ambas as fazendas apresentam níveis iniciais de defaunação.

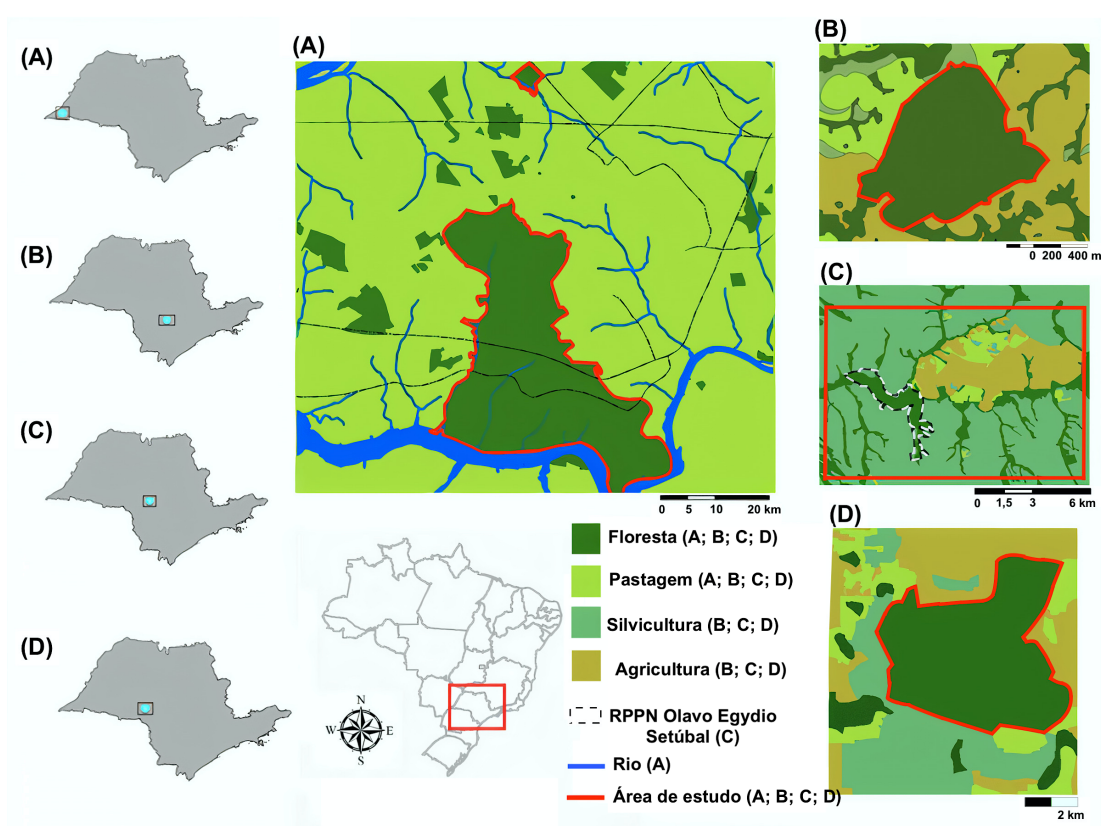


Figura 1. Áreas de estudo e sua posição em relação ao estado de São Paulo, Brasil. (A): Parque Estadual do Morro do Diabo, município de Teodoro Sampaio e Fazenda Santa Maria,

município de Presidente Epitácio; (B) Fazenda Santo Antônio, município de Guareí (mapa retirado de Bufalo, F. S, 2020); (C) Região onde localiza-se a Fazenda Rio Claro, no município de Lençóis Paulista; (D) ESEC Caetetus, municípios de Gália/Alvinlândia.

Planejamento da amostragem

Montamos um banco de dados com a lista de espécies vegetais dispersadas pelo MLP, por meio de um estudo de campo e de todos os dados disponíveis na literatura para as cinco áreas: Valladares-Padua (1993) (96 dias, 815 horas em campo), este estudo (83 dias, 1.056 horas), Mamede-Costa (1997) (36 dias, 371 horas), Passos (1999) (53 dias, 217 horas), Alcolea (2016) (22 dias, 190 horas) e Santos (2020) (27 dias, 250 horas). Para determinar as espécies animais simpátricas ao MLP, consideramos a lista de espécies do PEMD (Plano de manejo: SIMA/SP; IF/SP, 2006), uma vez que a área é um dos poucos remanescentes florestais ainda ambientalmente adequados para grandes vertebrados (ver Jorge *et al.* 2013), com uma fauna equivalente à esperada ao domínio Mata Atlântica. Optamos por incluir dados da literatura a fim de garantir que a dieta do MLP aqui considerada, representasse de fato a maior parte da dieta da espécie.

Durante o trabalho de campo, determinamos a lista de espécies vegetais consumidas e dispersadas pelos MLPs (engolidas e defecadas inteiras. Entre Dezembro de 2017 e Abril de 2019, acompanhamos três grupos de MLPs, dois no PEMD e um na FRC, do início de suas atividades diárias até o retorno à árvore-dormitório. Para os registros comportamentais de alimentação em frutos, seguimos o método *all occurrence sampling* (Altmann, 1974). Em todo registro de frugivoria pelo MLP, medimos o diâmetro (largura) de frutos e sementes obtidos das árvores e contabilizamos o número de sementes por fruto. Posteriormente, calculamos valores médios para cada espécie vegetal.

Para determinar os padrões de interação planta-animal para as outras espécies animais, extraímos dados de frugivoria do *datapaper* de Bello *et al.* (2017) e de artigos e teses disponíveis em plataformas digitais (Google Scholar, Scielo, Capes). Consideramos frugivoria todo registro na literatura de alimentação em frutos. Para a busca, utilizamos as seguintes palavras-chave em português e inglês e suas respectivas combinações: “frugivoria, dieta, mamíferos, aves, dispersão de sementes” e o nome científico de cada espécie animal. A partir disso, determinamos quais espécies de mamíferos e aves, se alimentavam das mesmas espécies vegetais dispersadas pelos MLPs e filtramos esses registros em eventos potenciais de dispersão. Os dados foram organizados em uma matriz binária, onde 0 indicava ausência e 1

presença de interação. Consideramos que para haver interação de dispersão, a espécie animal deveria ser capaz de engolir e defecar sementes intactas. Não incluímos mamíferos considerados funcionalmente mais predadores de sementes do que dispersores, como Rodentia e Lagomorpha, mas incluímos espécies que poderiam atuar como predadoras e dispersoras eficazes ao mesmo tempo, como *P. tajacu* (Lazure *et al.* 2010).

Para determinar quais espécies poderiam atuar como dispersores potenciais, consideramos a relação entre a largura da semente de cada espécie de planta e a massa corporal dos mamíferos (Sivault *et al.* 2020), e a largura do bico como um *proxy* da abertura de bico para aves (Rodrigues *et al.* 2019). Consideramos que mamíferos menores que os MLPs (<500 g) dispersariam apenas sementes pequenas (<0,3 cm) (Bufalo *et al.* 2016) e aqueles iguais ou maiores que os MLPs (3500 g) seriam capazes de dispersar todas as sementes que estes podem dispersar (1,2 cm) (Silva; Culot obs. pessoais). Como em outros estudos, não avaliamos a eficácia da dispersão de sementes (Dugger *et al.* 2019; Emer *et al.* 2019), uma vez que não há dados disponíveis na literatura para a maior parte das espécies. Portanto, as interações que consideramos em nosso estudo representam interações potenciais de dispersão.

Análise dos dados

Para fins de análise, organizamos as espécies animais em quatro grupos: (1) outros primatas (excluindo o MLP), (2) mamíferos terrestres (ordens: Artiodactyla, Carnivora, Didelphimorphia e Perissodactyla); (3) morcegos e (4) aves (Tabela S1). Consideramos quatro características morfológicas de frutos que são conhecidas por estarem relacionadas à seleção alimentar por vertebrados (Gautier-Hion *et al.* 1985; Herrera, 2002) e consequentemente, poderiam influenciar na dispersão: 1) tipo e 2) cor, analisadas como variáveis qualitativas; 3) diâmetro dos frutos e 4) número de sementes por fruto, ambas analisadas como variáveis quantitativas.

Consideramos “frutos”, todos os diásporos, independente de sua origem ou estrutura. Assim, não foi feita distinção entre pseudofrutos e frutos verdadeiros. Agrupamos os tipos em: baga/pseudobaga, drupa, cápsula, vagem, policarpo e sicônio. Atribuímos as cores com base na percepção humana, considerando a tonalidade predominante de frutos maduros, e seguindo categorias de cores previamente utilizadas por Galetti *et al.* (2011): preto, vermelho/rosa, amarelo, laranja, marrom, verde, branco e roxo/azul. Desconsideramos o “cinza” pela ausência de registros de frutos dessa cor em nosso conjunto de dados. Em

seguida, comparamos nossas classificações de cores, com as descritas no *dataset* de Bello *et al.* (2017), a fim de aumentar a confiabilidade na atribuição das cores.

Para as características bioquímicas, consideramos quatro variáveis quantitativas (Galetti *et al.* 2011): (1) teor de água no fruto fresco; (2) teor de lipídeos, (3) teor de proteínas e (4) teor de carboidratos+ fibras+ cinzas, nos frutos secos. Obtivemos os valores bioquímicos da literatura, de artigos e teses (Wheelwright *et al.* 1984; Dinerstein, 1986; Schaefer *et al.* 2003; Cazetta, 2007; Galetti *et al.* 2011; Guaraldo *et al.* 2013; Maruyama *et al.* 2019) e de dados não publicados, compilados com materiais disponibilizados por diferentes pesquisadores (Pizo, não publicado). Como os conteúdos químicos dos frutos são filogeneticamente conservados, com menor variação entre espécies do mesmo gênero do que entre níveis taxonômicos superiores (Pizo *et al.* 2021), para plantas que a bioquímica não estava disponível, calculamos os valores médios do gênero e os extrapolamos para a espécie de interesse. Consideramos fibras e cinzas em conjunto com carboidratos, uma vez que a maioria das nossas espécies vegetais possuíam valores baixos (fibras+ cinzas <10%) e frequentemente não era possível dissociar tais valores dos teores de carboidratos. Finalmente, como atributo da semente, consideramos o diâmetro médio (largura) para cada espécie vegetal.

Para visualizar as espécies vegetais com base nas variáveis dos frutos e das sementes, construímos mapas fatoriais com o pacote ‘ade4’ (Dray; Dufour, 2007) no ambiente R, onde também conduzimos as demais análises (R Development Core Team, 2020). Para avaliar se as características dos frutos e das sementes influenciavam na probabilidade de dispersão pelo MLP e pelos demais grupos, para as mesmas espécies vegetais, realizamos uma análise de coordenadas principais (PCoA). A partir de uma matriz de distância euclidiana, obtivemos a distância residual quadrada (variância) de cada característica vegetal em função do eixo central do espaço vetorial (coordenadas 0,0), usando a função “dudi.pco”. Quanto menor a distância residual, melhor o ajuste da variável.

Tratamos o tipo de fruto como variável nominal e a cor do fruto como variável nominal multiescolha, codificada por colunas binárias, permitindo que os frutos pertencessem a mais de uma categoria, caso além da casca, apresentassem arilo colorido e exposto (Fuzessy *et al.* 2018). Como o número de sementes por fruto apresentou grande variação entre as espécies (1 a >400), usamos logaritmização para achatar os dados. Para comparar os valores morfológicos e bioquímicos entre grupos, utilizamos Anovas um fator e teste Tukey *post hoc*. Para testar a correlação entre as variáveis morfológicas quantitativas dos frutos e das sementes e a correlação entre as variáveis bioquímicas dos frutos, conduzimos correlações de Spearman.

Para avaliar se as características das plantas poderiam determinar as interações da rede espécies vegetais-MLP-outros vertebrados utilizamos modelos exponenciais de grafos aleatórios (ERGMs) (Morris *et al.* 2008; Wang *et al.* 2009; Luscher *et al.* 2013; Kolaczyk; Csárdi, 2014). Por meio dos modelos, analisamos o efeito de uma variável endógena (*edges*) que poderia influenciar na estrutura da rede (Snijder *et al.* 2006; Wang *et al.* 2013). Como a rede é baseada em interações de dispersão de sementes, existem sobretudo díades: ligações diretas espécie-espécie, entre uma espécie vegetal e uma espécie animal, mas não entre espécies animais ou entre espécies vegetais. Dessa forma, utilizamos o preditor *edges* que representa o número total de arestas na rede (*links* entre dois conjuntos distintos, plantas e animais).

Como primeira fase da ERGM, estimamos o modelo nulo (Holland; Leinhardt, 1981), onde consideramos apenas a probabilidade de formação dos *links* (Morris *et al.* 2008). No entanto, espera-se que a probabilidade de ocorrência de interações dependa não apenas de variáveis endógenas, como também de efeitos exógenos característicos aos nós da rede (representado em nosso caso, pelas plantas e pelos animais). A partir disso, assim como em GLMMs (modelos lineares generalizados mistos) incorporamos os preditores exógenos um por vez e em seguida combinados entre si, a fim de obter o melhor modelo. Consideramos como atributos exógenos, as sete variáveis de frutos e sementes, analisadas neste estudo (diâmetro de frutos, diâmetro de sementes, número de sementes, teor de água, teor de lipídeos, teor de proteínas, teor de carboidratos+ fibras +cinzas). Assim, a variável resposta dos modelos ERGM foi definida como a presença e a ausência de *links* da rede de interações, enquanto as variáveis preditoras poderiam ser um fator da própria estrutura de rede (i.e. variáveis endógenas) e atributos individuais das plantas (i.e. variáveis exógenas).

Quando um preditor apresenta coeficientes positivos e significativos indica um aumento na probabilidade de formação de *links* entre as espécies vegetais e animais e uma maior prevalência do esperado em relação ao modelo nulo. Coeficientes negativos, por sua vez, indicam uma menor frequência do que esperado e que o preditor tem um efeito negativo na ocorrência das interações de dispersão na rede. Posteriormente, executamos o diagnóstico GOF (*goodness-of-fit*) que permitiu validar a qualidade do ajuste dos dados ao melhor modelo encontrado (Figura S1). Por fim, testamos a existência de multicolinearidade entre as variáveis usando a função VIF (*variance inflation factor*) onde uma correlação moderada ($VIF > 20$) a grande ($VIF > 150$) necessitam de correção com exclusão de variáveis (Duxbury, 2018). Utilizamos os pacotes “ERGM” e “ergMargins” no programa R, disponíveis nas bases de dados CRAN e GitHub (Hunter *et al.* 2008; Handcook *et al.*, 2015).

3.3 Resultados

Para o conjunto de espécies vegetais consideradas, as características que melhor explicaram o conjunto de espécies vegetais dispersadas pelo MLP, foram o tipo de fruto (Fator de contribuição=0,67) e cor de fruto (Fator de contribuição=0,49) (Figura 2). Da mesma forma, a PCoA revelou uma associação moderada entre essas variáveis: os dois eixos principais explicaram 42% da variância total (Figura S2). O primeiro eixo agrupou os frutos por tipo e o segundo eixo, por cor.

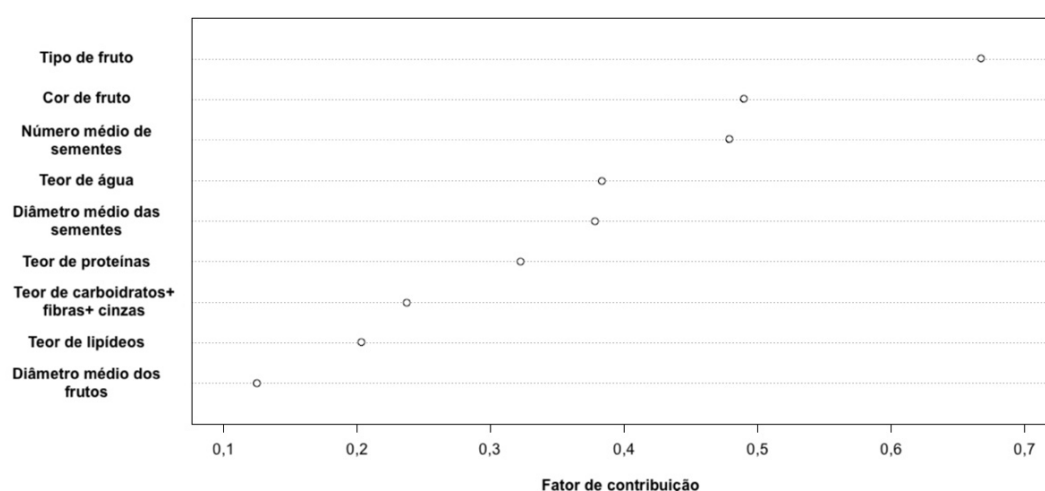


Figura 2. Fator de contribuição das características morfológicas de frutos e sementes e bioquímica de frutos, dispersados pelo MLP e compartilhados com os demais grupos animais (outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves).

O diâmetro médio dos frutos apresentou uma correlação moderada ($r_s=0,31$; $P=0,01$), porém significativa com o diâmetro médio das sementes. Esse, por sua vez, apresentou uma correlação moderada e inversamente proporcional com o número de sementes ($r_s=-0,57$; $P<0,0001$). O teor de carboidratos+ fibras+ cinzas esteve fortemente e negativamente correlacionado ao teor de lipídeo ($r_s=-0,81$; $P<0,0001$) e de proteína dos frutos ($r_s=-0,75$; $P<0,0001$). O teor de carboidratos mostrou correlação positiva e moderada com o teor de água ($r_s=0,32$; $P=0,01$) e o teor de proteínas com o nível de lipídeos ($r_s=0,41$; $P=0,001$) (Tabela 1).

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. **Indica $P < 0,0001$ e * $P < 0,05$.

Características morfológicas			
	Diâmetro das sementes		Número de sementes
Diâmetro médio dos frutos	0,31*		0,16
Número médio de sementes	-0,57**		-
Cor do fruto	-		-
Tipo de fruto	-		-
Características bioquímicas			
	Teor de água	Teor de lipídeos	Teor de proteínas
Teor de carboidratos+ fibras+ cinzas	0,32*	-0,81**	-0,75**
Teor de proteínas	-0,37*	0,41*	-
Teor de lipídeos	-0,18	-	-

A maioria dos frutos dispersados pelo MLP foram do tipo baga ou pseudobaga (62,5%), seguidos por cápsulas (15,63%) e sicônios (9,38%). A dispersão de bagas foi compartilhada sobretudo com outros primatas, mamíferos terrestres e aves. A dispersão de frutos policárpicos e sicônios com morcegos e frutos do tipo cápsulas com aves (Figura 3A). Frutos vermelhos/rosa (29,68%), seguidos por frutos verdes (17,19%) e roxos (15,63%) representaram a maioria das cores de frutos dispersados pelo MLP. A dispersão de frutos vermelhos foi compartilhada sobretudo com outros primatas e aves e de frutos verdes com morcegos e em menor grau com outros primatas. Frutos roxos foram também dispersados por aves, frutos pretos por mamíferos terrestres e aves, e frutos amarelos por mamíferos terrestres (Figura 3B).

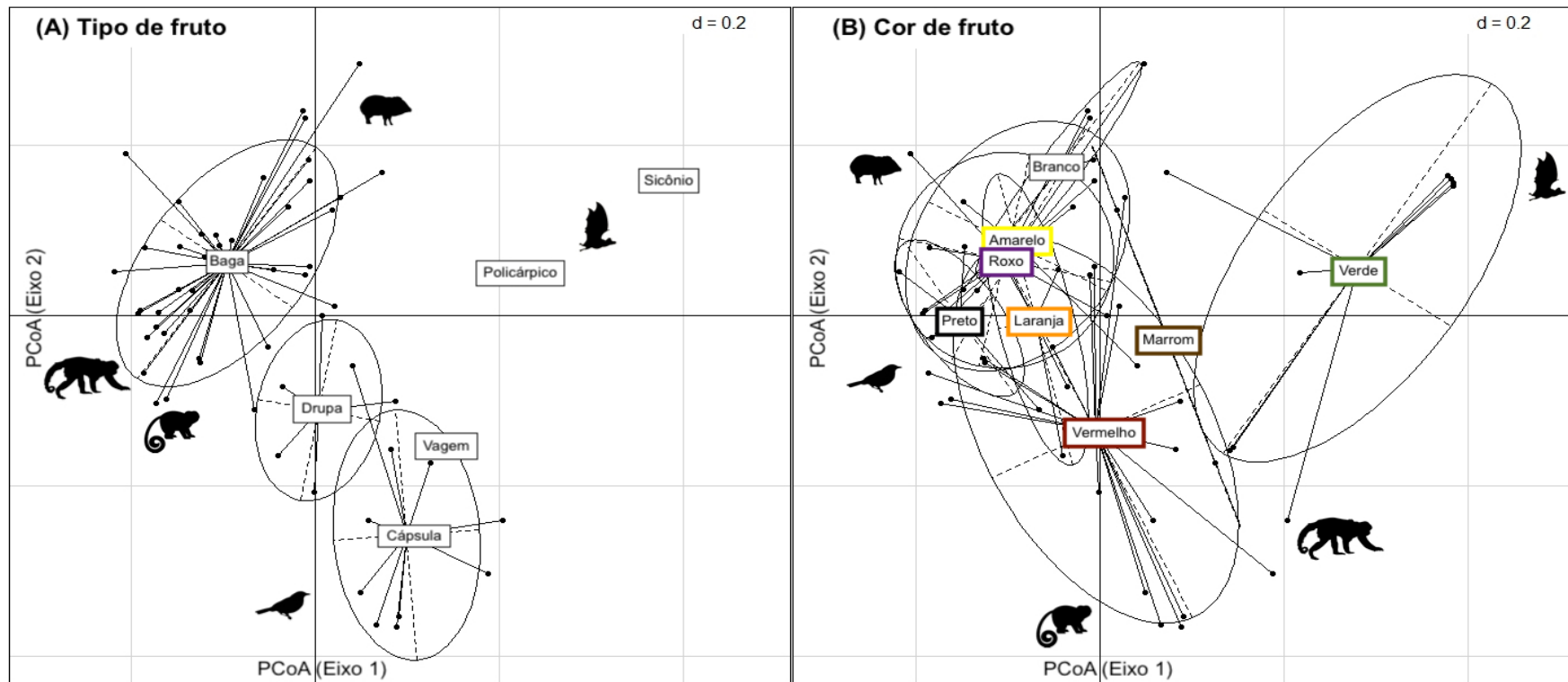


Figura 3. Análise de coordenadas principais (PcoA) aplicada à correlação entre as distâncias (quadradas) obtidas para cada característica, dos frutos dispersados pelo MLP e compartilhados com outros grupos animais, e a distância (quadrada) global obtida pela mistura das características. Em (A) por tipo de fruto: baga/pseudobaga, cápsula, drupa, policarpo, sicônio e vagem; Em (B) por cor de fruto: marrom, vermelho/rosa, roxo, preto, amarelo, laranja, verde, branco. As linhas de grade verticais e horizontais são separadas por $d=0,2$ unidades, em cada escala de eixo.

Os frutos dispersados pelo MLP apresentaram o mesmo teor de água (Média±Erro Padrão; $0,79\pm0,01$), que o observado para outros primatas ($0,79\pm0,01$; $P=0,9$) e aves ($0,75\pm0,01$; $P=0,3$) e valores significativamente menores que o observado nos frutos compartilhados com mamíferos terrestres ($0,83\pm0,01$) e morcegos ($0,81\pm0,003$) ($F=10.84$; $P<0,01$). O teor de carboidratos+ fibras+ cinzas foi igual entre os frutos compartilhados com o MLP ($0,85\pm0,02$), outros primatas ($0,85\pm0,02$; $P=0,9$), mamíferos terrestres ($0,9\pm0,01$; $P=0,7$) e morcegos ($0,922\pm0,05$; $P=0,6$). Houve uma tendência não significativa que os frutos compartilhados com aves apresentassem um valor menor ($0,73\pm0,01$) ($F=12.12$; $P=0,07$) (Figura 4A e 4B). O teor de lipídeos dos frutos dispersados pelo MLP ($0,09\pm0,02$) foi igual ao observado para os frutos dispersados por outros primatas ($0,08\pm0,02$; $P=0,9$), mamíferos terrestres ($0,05\pm0,007$; $P=0,8$) e morcegos ($0,04\pm0,005$; $P=0,7$) e significativamente menor, que o observado para aves ($0,21\pm0,01$) ($F=12.25$; $P<0,0001$) (Figura 4C). O teor de proteínas dos frutos dispersados pelo MLP ($0,06\pm0,005$) foi igual ao observado para outros primatas ($0,06\pm0,005$; $P=0,9$) e mamíferos terrestres ($0,06\pm0,005$; $P=0,9$), porém diferente do observado para morcegos ($0,05\pm0,005$) e aves ($0,07\pm0,002$) ($F= 3.23$; $P=0,01$) (Figura 4D).

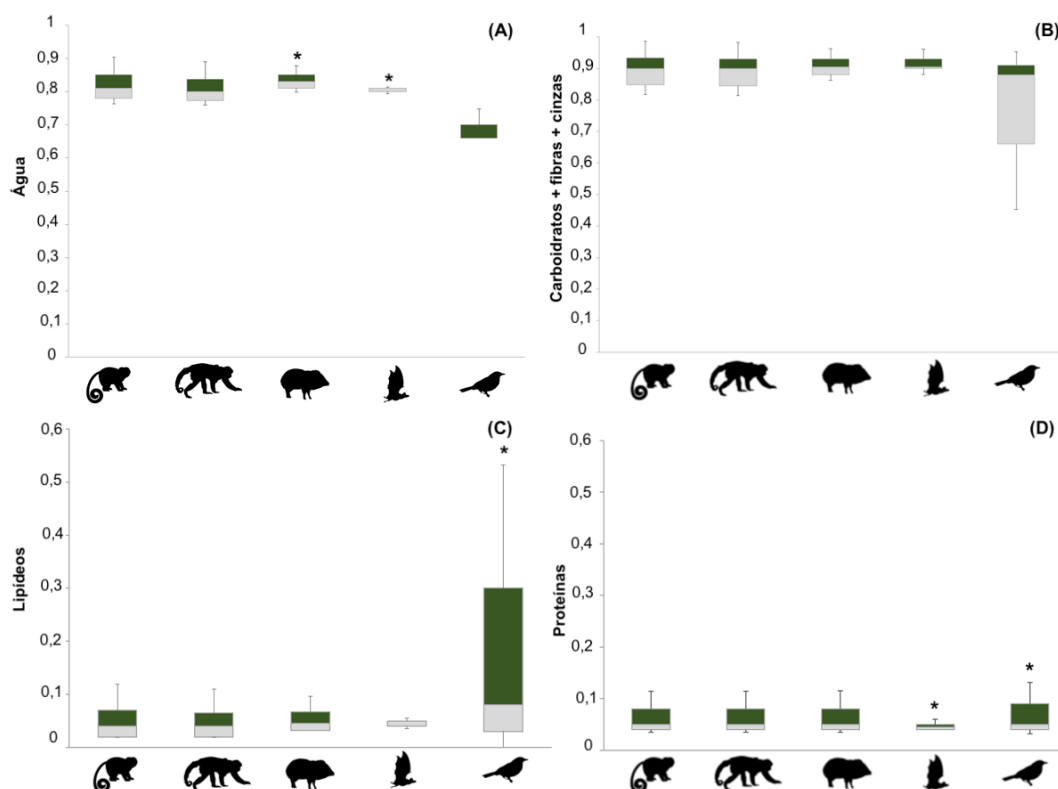


Figura 4. Bioquímica dos frutos dispersados pelo MLP e compartilhados com outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves. Em (A): Teor de água para frutos frescos; em (B): Teor de carboidratos+ fibras+ cinzas, (C): Lipídeos e (D): Proteínas, para frutos secos. * Indica diferença estatística com o MLP com $P<0,05$.

O diâmetro dos frutos dispersados pelo MLP ($1,55 \pm 0,2$ cm) foi igual ao observado para outros primatas ($2,01 \pm 0,38$ cm; $P=0,5$) e aves ($1,51 \pm 0,07$ cm; $P=0,9$): a dispersão da maioria dos frutos com até 1 cm de diâmetro foi realizada sobretudo pelo MLP (43,75%) e aves (52,12%). Houve diferença no diâmetro dos frutos dispersados entre esses grupos, mamíferos terrestres ($2,87 \pm 0,38$ cm) e morcegos ($2,49 \pm 0,34$ cm) ($F=9.76$; $P=0,01$) (Figura 5A). O número de sementes nos frutos dispersados pelo MLP (34 ± 10) foi igual ao observado em frutos compartilhados com outros primatas (37 ± 11) ($P=0,9$) e aves (44 ± 5) ($P=0,5$) e diferente para mamíferos terrestres (60 ± 15) e morcegos (122 ± 14) ($F=12.16$; $P<0,0001$) (Figura 5B). O diâmetro das sementes dos frutos dispersados pelo MLP ($0,4 \pm 0,04$ cm) foi igual ao observado para outros primatas ($0,5 \pm 0,05$ cm; $P=0,66$), mamíferos terrestres ($0,3 \pm 0,04$ cm; $P=0,67$) e aves ($0,4 \pm 0,01$ cm; $P=0,73$), diferindo apenas do observado para morcegos ($0,2 \pm 0,02$ cm) ($F=8.02$; $P<0,0001$) (Figura 5C).

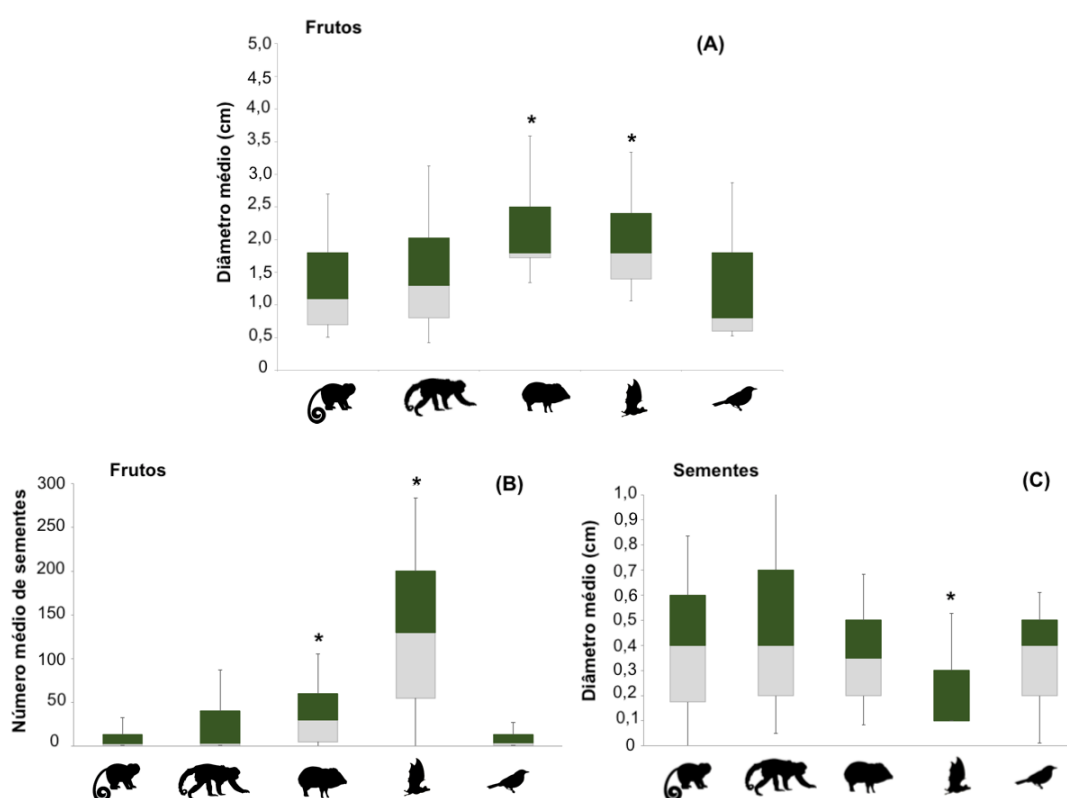


Figura 5. Características dos frutos e das sementes das espécies dispersadas pelo MLP e compartilhadas com outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves respectivamente. Em (A) e (B) características dos frutos, sendo (A): Diâmetro médio dos frutos; (B) número médio de sementes por fruto; Em (C): características das sementes, sendo diâmetro médio por fruto. * Indica diferença estatística com o MLP com $P<0,05$.

Os resultados das ERGMs indicaram que tanto a variável endógena analisada (*edges*), quanto cinco das sete variáveis exógenas explicaram de forma significativa ($P < 0,05$) a probabilidade de interação entre espécies vegetais, MLP e outros vertebrados. Apenas o diâmetro dos frutos e o teor de lipídeos não foram significativos em nossos modelos. Em contrapartida, as demais variáveis bioquímicas contribuíram tanto negativamente, diminuindo a chance de ocorrência das interações (teor de proteínas), quanto positivamente favorecendo as interações de dispersão (teor de água e teor de carboidratos, fibras e cinzas). No melhor modelo, a contribuição dos fatores bioquímicos foi maior que dos atributos das sementes. Assim, a probabilidade de ocorrência de uma interação entre o conjunto de espécies vegetais consideradas e seus respectivos dispersores foi sobretudo modulada pelas características bioquímicas dos frutos (Figura 6).

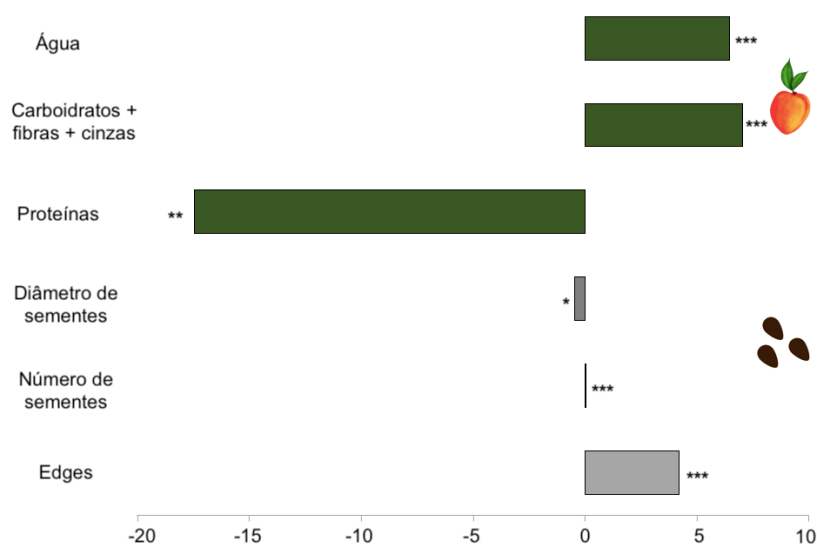


Figura 6. Valores estimados para o melhor modelo exponencial de grafos aleatórios (ERGM) mostrando o efeito das variáveis aumentarem (valores positivos) ou diminuir a probabilidade de interação (valores negativos) na rede de interação mico-leão-preto, frutos e outros vertebrados. * Indica significância estatística, na qual: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$ e *** $P < 0,0001$. Diâmetro dos frutos e teor de lipídeos não contribuem significativamente e, portanto, não aparecem no melhor modelo.

Entre as variáveis exógenas que determinaram a probabilidade de ocorrência das interações, não encontramos correlações suficientes que pudessem degenerar o modelo. Os maiores valores encontrados de VIF foram para o teor de água ($VIF=6,83$) e para o teor de proteína ($VIF=5,49$), sugerindo que embora essas variáveis estejam correlacionadas entre si e

com o teor de carboidratos (ver correlações de Spearman na tabela 1), não interferem na qualidade das previsões, com $VIF < 20$ (Duxbury, 2018) (Tabela S3).

3.4 Discussão

Para o conjunto de espécies vegetais que consideramos neste estudo, as características que mais influenciaram a dispersão pelo MLP foram a cor e o tipo de fruto. A maioria das espécies dispersadas foram bagas/pseudobagas e cápsulas, de cores vermelhas e roxas, compartilhadas com aves. Com os demais primatas da comunidade, o MLP compartilhou sobretudo a dispersão de frutos vermelhos e verdes (esses últimos compartilhados também com morcegos), enquanto frutos amarelos foram compartilhados com mamíferos terrestres. O grupo com maior similaridade, no conteúdo nutricional dos frutos dispersados e compartilhados com o MLP, foi o dos outros primatas, que apresentaram iguais teores de água, carboidratos+ fibras+ cinzas, lipídeos e proteínas. Tais frutos foram mais similares aos dispersados por aves (com exceção do teor de lipídeos) do que aos dispersados pelos demais mamíferos da comunidade, corroborando com nossa primeira previsão. Os resultados dos modelos mostraram que o fator endógeno (*edges*) e a bioquímica dos frutos, enquanto fatores exógenos, determinaram as interações de dispersão da rede. De acordo com nossa segunda previsão, as espécies animais apresentaram maior probabilidade de interação com frutos ricos em água e açúcar, ao mesmo tempo que pobres em proteínas.

A cor e o tipo de fruto foram as características que mais contribuíram na PCoA, sendo as sementes oriundas de bagas vermelhas a maioria das interações do MLP. A cor dos frutos pode ser um sinal confiável para dispersores (Voigt *et al.* 2004; Schaefer *et al.* 2008; Lomáscolo; Schaefer, 2010): frutos vermelhos já haviam sido reportados como frequentes nas interações com diferentes frugívoros (Wheelwright; Janson, 1985; Galetti *et al.* 2011). Para aves, suas habilidades de forrageamento visual (Wheelwright; Janson, 1985; Valido *et al.* 2011) levam a interações com frutos de cores vibrantes. Por outro lado, espera-se que frutos dispersados apenas por primatas, apresentem cores de menor contraste com a vegetação (Valenta *et al.* 2018; Valenta; Nevo, 2020). De fato, nossos resultados indicam que frutos de coloração verde são a segunda cor mais dispersada pelos MLPs, o que está relacionado a ampla utilização de espécies de Moraceae (gênero *Ficus*), que são compartilhadas com morcegos.

Pela PCoA, o tamanho dos frutos foi a característica que menos influenciou na dispersão pelo MLP. Ao mesmo tempo, pelas ERGMs, o tamanho dos frutos em conjunto com teor de

lipídeos, foram os preditores que menos explicaram a probabilidade de ocorrência de interações na rede. Frutos dispersos por mamíferos costumam ser mais variáveis em morfologia do que frutos dispersos por aves (Galetti *et al.* 2011). Isso porque, se a largura da boca limita o tamanho e a forma dos frutos consumidos por aves (Valido *et al.* 2011), mamíferos (particularmente primatas) apresentam grande habilidade de manuseio, o que permite ao grupo explorar frutos de morfologia variável (Fuzessy *et al.* 2021). Em nosso estudo, o MLP dispersou tanto sementes pequenas de frutos maiores com cores discretas, que poderiam lhe ser visíveis simplesmente pelo tamanho (Sumner; Mollon, 2000), assim como frutos pequenos, de cores conspícuas, que poderiam estar sob maior pressão de detectabilidade, e que são explorados sobretudo por aves (Lomáscolo; Schaefer, 2010). O fato do MLP interagir com frutos de diferentes tamanhos pode explicar a menor contribuição dessa variável em nosso conjunto de dados. Ao mesmo tempo, como montamos a rede a partir das espécies dispersadas pelo MLP, espécies com frutos grandes, cujas sementes permanecem grandes o bastante para serem dispersadas pela espécie não entraram nas análises.

O tamanho dos frutos e das sementes das plantas compartilhadas entre MLP e outros primatas foi mais variável do que para as plantas compartilhadas pelo MLP com os demais grupos animais. A morfologia dos frutos (cor e tipo) dispersados pelo MLP e compartilhados com outros primatas foi mais similar aos frutos dispersados por aves, do que aos dispersados por mamíferos terrestres e morcegos, concordando com nossa primeira hipótese. Frutos que são os compartilhados entre mamíferos e aves costumam ter características de dispersão ornitocórica, o que pode ser resultado tanto da resposta evolutiva dos frutos às aves, da maior variedade de estruturas tróficas dos mamíferos, quanto da flexibilidade alimentar dos primatas (Galetti *et al.* 2011; Valenta *et al.* 2018).

Os preditores que melhor explicaram a probabilidade de ocorrência de interações na rede foram, *edges*, o diâmetro das sementes e as características bioquímicas dos frutos, com exceção do teor de lipídeos. Como os efeitos de *edges* são dependentes da densidade de interações, o efeito significativo que encontramos possivelmente está relacionado a baixa densidade de *links* (Fuzessy *et al.* 2022) em nossa rede (conectância de 0,08 Tabela 1 do capítulo 1). Validando nossa segunda hipótese carboidratos exerceram um efeito positivo e significativo nas interações da rede, assim como os teores de água dos frutos. Altos teores de água e carboidratos foram observados em frutos dispersos tanto por aves quanto por mamíferos, o que poderia ser explicado pelo benefício energético que frutos ricos em açúcar representam (Lei *et al.* 2021). Na Mata Atlântica brasileira, frutos de cores escuras, como

pretos e roxos (cores frequentemente dispersadas pelo MLP, depois do vermelho e do verde) foram relacionados a polpas mais ricas em carboidratos (Cazetta *et al.* 2012).

Encontramos correlações fortes e inversamente proporcionais entre carboidratos+ fibras+ cinzas e o teor de lipídeos e proteínas. Os dados disponíveis na literatura mostram que frutos consumidos por mamíferos tendem a ter maiores teores de água e de carboidratos e menores de proteínas e principalmente lipídeos, do que os consumidos por aves (Galetti *et al.* 2011). Outros estudos, no entanto, não encontraram diferenças bioquímicas nos frutos associados à dispersão por aves e mamíferos (Bollen *et al.* 2004; Voigt *et al.* 2004), particularmente para Myrtaceae (Pizo, 2002), principal família consumida e dispersada pelo MLP. Contudo, independente do modo de dispersão, os frugívoros parecem interagir e dispersar frutos com baixo teor de proteínas, o que também foi observado neste estudo, e que pode estar relacionado tanto ao fato de que frutos ricos em proteínas apresentam níveis elevados de compostos secundários (Lei *et al.* 2021), quanto que o nível de proteínas nos frutos neotropicais é naturalmente baixo (Cazetta *et al.* 2012).

3.5 Conclusões

A morfologia dos frutos dispersados pelo MLP (cor e tipo) sugere que esses frutos são dispersados primariamente por aves, mas são também dispersados pelos demais primatas da comunidade. Ao mesmo tempo em que cor e tipo de fruto foram importantes para explicar a dispersão pelo MLP, as características bioquímicas dos frutos (com exceção de lipídeos) exerceram um importante papel na estruturação da rede de interações entre espécies vegetais, MLP e outros vertebrados. As espécies animais apresentaram maior probabilidade de dispersar sementes de frutos ricos em água e carboidratos e pobres em proteínas, considerando o conjunto de espécies vegetais dispersadas pelo MLP. Esperamos que nossos achados, usando um pequeno primata frugívoro como modelo, contribuam no conhecimento da influência das características vegetais no processo de dispersão por vertebrados.

3.6 Referências

- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P. & Oliveira-Filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic Forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 503- 513.

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**(3/4), 227- 267.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V. & Ramos-Robles, M. (2018). Primate Seed Dispersal: Old and New Challenges. *International Journal of Primatology*, **39**(3), 443- 465.
- Bello, C. et al. (2017). Atlantic-Frugivory: a plant-frugivore interaction dataset for the Atlantic Forest. *Ecology*, **98**(6), 1729.
- Bender, I. M. A., Kissling, W. D., Blendinger, P. G., Böhning-Gaese, K., Hensen, I., Kühn, I., Muñoz, M. C., Neuschulz, E. L., Nowak, L., Quitián, M., Saavedra, F., Santillán, V., Töpfer, T., Wiegand, T., Dehling, D. M. & Schleuning, M. (2018). Morphological trait matching shapes plant–frugivore networks across the Andes. *Ecography*, **41**, 1910-1919.
- Bollen A., Van Elsacker L. & Ganzhorn, J. U. (2004). Tree dispersal strategies in the littoral forest of Sainte Luce (SE-Madagascar). *Oecologia*, **139**, 604- 616.
- Bueno, R. S., Guevara, R., Ribeiro, M. C., Culot, L., Bufalo, F. S., & Galetti, M. (2013). Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PLoS One*, **8**, e56252.
- Bufalo, F. S., Galetti, M. & Culot, L. (2016). Seed dispersal by primates and implications for the conservation of a biodiversity hotspot, the Atlantic Forest of South America. *International Journal of Primatology*, **37**, 333- 349.
- Cazetta, E. (2007). Variação morfológica e química dos frutos na escolha dos animais frugívoros da Mata Atlântica. (Tese de Doutorado). UNESP, Rio Claro – SP. Retirado do repositório institucional da Unesp. (Acessado em 12 de Outubro de 2021). 118p.
- Cazetta, E., Galetti, M., Rezende, E. L., & Schaefer, H. M. (2012). On the reliability of visual communication in vertebrate-dispersed fruits. *Journal of Ecology*, **100**, 277- 286.
- 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.
- Dehling, D. M., Jordano, P., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2016). Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283**(1823), 20152444.
- Dietz, J. M.; Peres, C. A. & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, **41**, 289- 305.

- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, **18**(4), 307- 318.
- Donatti, C. I., Guimaraes, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. M. D. & Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, **14**, 773- 781.
- Dray, S. & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1- 20.
- Dugger, P. J. et al. (2019). Seed-dispersal networks are more specialized in the Neotropics than in the Afrotropics. *Global Ecology and Biogeography*, **28**(2), 248- 261.
- Duxbury, S. (2018). Diagnosing Multicollinearity in Exponential Random Graph Models. *Sociological Methods & Research*, **50**(417), 1- 40.
- Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., Silva, F. R. & Galetti, M. (2019). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, **52**(1), 81- 89.
- Fischer, K. E. & Chapman, C. A. (1993). Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level, *Oikos*, **66**, 472- 482.
- 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.
- Fuzessy, L. F., Sobral, G., Carreira, D., Rother, D. C., Barbosa, G., Landis, M., Galetti, M., Dallas, T., Cláudio, V. C., Culot, L. & Jordano, P. (2022). Functional roles of frugivores and plants shape hyper-diverse mutualistic interactions under two antagonistic conservation scenarios. *Biotropica*. Early View. 10.1111/btp.13065.
- 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.
- Gautier-Hion A., Duplantier, J. M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J. P., Doubost, G. L., Emmons, L., Erard, C., Heeketsweiler, P., Moungazi, A., Roussilhon, C. & Thiollay, J.M. (1985). Fruit- characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**, 324- 337.
- Guaraldo, A. C., B. O. Boeni & Pizo, M. A. (2013). Specialized seed dispersal in epiphytic cacti and convergence with mistletoes. *Biotropica*, **45**(4), 465- 473.
- Gómez, J. M. & Verdú, M. (2012). Mutualism with plants drives primate diversification. *Systematic Biology*, **61**, 567- 577.

- Handcock, M., Hunter, D., Butts, C., Goodreau, S., Krivitsky, P. & Morris, M. (2015). Package ‘ergm’: Fit, Simulate and Diagnose Exponential-Family Models for Networks. The Statnet Project (<http://www.statnet.org>). R package version 3.5.1. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=ergm>. (acessado em 06 de fevereiro de 2022).
- Hawes, J. E. & Peres, C. A. (2013). Ecological correlates of trophic status and frugivory in Neotropical primates. *Oikos*, **123**(3), 365- 377.
- Herrera, C. M., Medrano, M., Rey, P. J., Sánchez-Lafuente, A. M., García, M. B., Guitián, J. & Manzaneda, A. J. (2002). Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism-and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **99**, 16823- 16828.
- Howe, H. F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: Murray, D.R (Ed.). *Seed dispersal*, Academic, pp 123- 189.
- Hunter, D. R., Handcock, M. S., Butts, C. T., Goodreau, S. M., & Morris, M. (2008). Ergm: A Package to Fit, Simulate and Diagnose Exponential-Family Models for Networks. *Journal of Statistical Software*, **24**(3), 1- 29.
- Janson, C. H. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in Neotropical forest. *Science*, **219**, 183- 184.
- Jordano, P. (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, **145**(2), 163- 191.
- Jorge, M. L. S. P., Galetti, M., Ribeiro, M. C. & Ferraz, K. M. P. M. B. (2013). Mammal defaunaion as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, **163**, 49- 57.
- Kolaczyk, E. D. & Csárdi, G. (2014). Statistical Analysis of Network Data with R. Use R!, volume 65, Springer New York. 207 p.
- Lazure, L., Bachand, M., Ansseau, C. & Almeida-Cortez J. S. (2010). Fate of native and introduced seeds consumed by captive white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari*, Link 1795 and *Pecari tajacu*, Linnaeus 1758) in the Atlantic rainforest, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **70**(1), 47- 53.
- Lei, B., Cui, J., Newman, C., Buesching, C. D., Xie, Z., Macdonald, D. W. & Zhou, Y. (2021). Seed dispersers shape the pulp nutrients of fleshy-fruited plants. *Proceedings of the Royal Society B*, **288**(1953), 20210817.

- Link, A., & Stevenson, P. R. (2004). Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Revista Chilena De Historia Natural*, **77**, 319-334.
- Lomáscolo, S. B., Speranza, P. & Kimball, R. T. (2008). Correlated evolution of fig size and color supports the dispersal syndromes hypothesis. *Oecologia*, **156**, 783- 796.
- Lomáscolo, S. B. & Schaefer, H. M. (2010). Signal convergence in fruits: a result of selection by frugivores?. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 614- 624.
- Lusher, D., Koskinen, J. & Robins, G. (2013). Exponential random graph models for social networks. *Theory, methods, and applications*. In: Lusher, D., Koskinen, J. & Robins, G. (Eds.), Cambridge University Press. 352 p.
- Mamede-Costa, A. C. (1997). Ecologia de um grupo de micos-leões-pretos (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan, 1823) na mata ciliar da Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulista, SP (Dissertação de mestrado). Retirado do repositório institucional da Unesp. (Acessado em 28 de Maio de 2020).
- Maruyama, P. K., Melo, C., Pascoal, C., Vicente, E., Cardoso, J. C. F., Brito, V. L. G. & Oliveira, P. E. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasilica*, **33**(3), 572- 583.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P. & de Aguiar, M. A. M. (2011). The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. *Oecologia*, **167**(1), 131- 140.
- Morris, M., Handcock, M. S. & Hunter, D. R. (2008). Specification of exponential-family random graph models: terms and computational aspects. *Journal of Statistical Software*, **24**(4), 1- 24.
- Passos, F. C. (1997). Padrão de atividade, dieta e uso do espaço em um grupo de mico- leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) na Estação Ecológica Caetetus, SP. (Tese de doutorado). Retirado do banco de dados da Universidade Federal de São Carlos (Acessado em 20 de Maio de 2021).
- Pizo, M. A. (2002). The seed dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in Brazilian Atlantic Forest. In: Frugivores and seed dispersers biodiversity and conservation perspectives. (D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti, eds.), CABI Publishing, Wallingford, p.129- 143.

- Pizo, M. A.; Morales, J. M.; Ovaskainen, O. & Carlo, T. A. (2021). Frugivory specialization in birds and fruit chemistry structure mutualistic networks across the Neotropics. *The American Naturalist*, **197**(2), 712381.
- R Development Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R versão 3.6.3. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- 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).
- Rodrigues, R. C. et al. (2019). Atlantic bird traits: a data set of bird morphological traits from the Atlantic forests of South America. *Ecology*, **100**(6), e02647.
- Santos, M. M. (2020). Modelagem da movimentação e chuva de sementes do mico-leão-preto. (Dissertação de mestrado). Obtido da biblioteca do Laboratório de Primatologia da Unesp. (Acessado em 13 de Setembro de 2020).
- Sarmento, R.; Alves-Costa, C. P.; Ayub, A. & Mello, M. A. R. (2014). Partitioning of seed dispersal services between birds and bats in a fragment of the Brazilian Atlantic Forest. *Zoologia*, **31**, 245- 255.
- Schaefer, H. M., Schmidt, V. & Winkler, H. (2003). Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal. *Oikos*, **102**(2), 318- 328.
- Schaefer, H. M., McGraw, K. & Catoni, C. (2008). Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Functional Ecology*, **22**, 303- 310.
- Secretaria do Meio Ambiente & Instituto Florestal. (2006). Plano de Manejo Parque Estadual do Morro do Diabo. In: H. H. Faria (Ed.). Editora Viena. 311p.
- Sinnott-Armstrong, M. A., Lee, C., Clement, W. L. & Donoghue, M. J. (2020). Fruit syndromes in *Viburnum*: correlated evolution of color, nutritional content, and morphology in bird- dispersed fleshy fruits. *BMC Evolutionary Biology*, 20: 7. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1546-5>.
- Sivault, E., McConkey, K., Bretagnolle, F., Sengupta, A., Lambert, J., Heymann, E., Forget, P. M. & Herrel, A. (2020). Body mass and skull dimensions predict seed dispersal capacity in bats, primates and carnivores from tropical forests. *Authorea*. Disponível

em: <https://doi.org/10.22541/au.159647579.96227644>. (Acessado em 9 de Novembro de 2020).

- Snijders, T. A. B., Pattison, P., Robins, G. L. & Handcock, M. (2006). New specifications for exponential random graph models. *Sociological Methodology*, **36**(1), 99- 153.
- Sumner, P. & Mollon, J. D. (2000). Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *The Journal of Experimental Biology*, **203**, 1987- 2000.
- Valenta, K., Nevo, O., & Chapman, C. A. (2018). Primate fruit color: Useful concept or alluring myth? *International Journal of Primatology*, **39**(3), 321- 337.
- Valenta, K. & Nevo, O. (2020). The dispersal syndrome hypothesis: How animals shaped fruit traits, and how they did not. *Functional Ecology*, **34**, 1158- 1169.
- Valido, A., Schaefer, H. M. & Jordano, P. (2011). Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**(4), 751- 760.
- Valladares-Padua, C. B. (1993). Ecology, behavior and conservation of black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan, 1823). (Tese de doutorado). Retirado das Coleções digitais da Universidade da Flórida. (Acessado em 11 de Agosto de 2020).
- Voigt, F. A., Bleher, B., Fietz, J., Ganzhorn, J. U., Schwab, D., & Bohning-Gaese, K. (2004). A comparison of morphological and chemical fruit traits between two sites with different frugivore assemblages. *Oecologia*, **141**, 94- 104.
- Wang, P., Sharpe, K., Robins, G. L. & Pattison, P. E. (2009). Exponential random graph (p^*) models for affiliation networks. *Social Networks*, **31**(1), 12- 25.
- Wang, P., Pattison, P. E., & Robins, G. L. (2013). Exponential random graph model specifications for bipartite networks - a dependence hierarchy. *Social Networks*, **35**(2), 211- 222.
- Wheelwright, N. T., Haber, W. A., Murray, K. G. & Guindon, C. (1984). Tropical fruit-eating birds and their food plants, a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, **16**(3), 173- 192.
- Wheelwright, N. T. & Janson, C. H. (1985). Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist*, **126**, 777- 799.

4. Capítulo 3

Dispersão primária de sementes pelo mico-leão-preto em três contextos ambientais distintos

Resumo

A perda de habitat e a fragmentação florestal podem alterar os padrões de movimento dos frugívoros ao longo de suas áreas de vida, o que pode influenciar o serviço de dispersão por eles fornecido. Neste estudo, caracterizamos e comparamos como a dispersão primária de sementes realizada por um pequeno primata endêmico da Mata Atlântica, o mico-leão-preto (MLP), varia de acordo com o habitat no qual se encontram (floresta contínua, floresta contínua com efeito de borda e mata ciliar). Os três grupos acompanhados consumiram frutos de 59 espécies vegetais de 25 famílias, sendo Myrtaceae a família mais consumida, seguida de Moraceae, Bromeliaceae e Cactaceae. Os grupos dispersaram a maior parte das espécies vegetais consumidas ($n=44$; $n_t=59$) e 78,84% das defecações apresentaram sementes ($n=246$; $n_t=312$). Os grupos de floresta contínua dispersaram as sementes a uma maior distância (média 200-300 m), enquanto o grupo de mata ciliar dispersou sementes significativamente maiores, em comprimento ($F=12,85$; $P<0,0001$) e largura ($F=71,000$; $P=0,01$), a maioria a até 100 m da árvore-mãe. Tanto as árvores frutíferas exploradas pelos MLPs, quanto as defecações subsequentes distribuíram-se de forma agregada ($R<1$; $P<0,0001$), independente da área. Nossos resultados indicam que embora a distância de dispersão seja diferente entre grupos, possivelmente devido as variações comportamentais e de deslocamento dependentes da área, mesmo em habitats alterados o serviço de dispersão fornecido pela espécie é equivalente ao observado em florestas contínuas.

Palavras-chave: Distância de dispersão, Distribuição espacial, Frugivoria, *Leontopithecus chrysopygus*, Padrões de movimento, Perda de habitat.

4.1 Introdução

A perda de habitat e a fragmentação florestal levam as espécies animais a distribuírem-se em paisagens compostas por fragmentos de diferentes tamanhos e matrizes adjacentes heterogêneas, em termos de perturbação e de permeabilidade (Fischer; Lindenmayer, 2007). A redução das áreas florestais no interior dos fragmentos resulta em alterações na estrutura e na composição da vegetação (Laurence *et al.* 2002; Hobbs; Yates, 2003). Tais alterações, por sua vez, desencadeiam diferentes respostas nas interações plantas-dispersores, em função da variação interespecífica e de sua respectiva capacidade de persistência (Chapman, 1995; Cramer *et al.* 2007; McConkey *et al.* 2012). Embora os efeitos da alteração do habitat nas espécies sejam bem conhecidos, nosso conhecimento a cerca de seus impactos na efetividade da dispersão desempenhada pelos frugívoros ainda é limitado (Farwig *et al.* 2017; Bovo *et al.* 2018; Razafindratsima *et al.* 2021).

Estudos prévios sugerem que em áreas perturbadas, a perda de frugívoros especialistas e de grandes vertebrados resulta na perda dos serviços de dispersão por eles fornecidos (Kitamura *et al.* 2002; Menke *et al.* 2012; Galetti *et al.* 2013; Moran; Catterall, 2014). No entanto, a maior parte das florestas tropicais são compostas atualmente por pequenos fragmentos, onde as comunidades animais remanescentes são formadas sobretudo por pequenos frugívoros. Na Mata Atlântica brasileira mais de 80% dos fragmentos possuem menos de 50 ha (Ribeiro *et al.* 2009), e apenas 16% dessas áreas permanecem ambientalmente adequadas para grandes vertebrados (Jorge *et al.* 2013). Em compensação, é também uma região de alta diversidade de primatas com 26 espécies reconhecidas (Culot *et al.* 2019). Pelo fato dos primatas neotropicais serem primariamente florestais, é esperado que a combinação dos efeitos de área e de borda, observados em áreas alteradas, se traduzam em mudanças ecológicas, sobretudo para espécies mais sensíveis as alterações do habitat (Pfeifer *et al.* 2017; Morante-Filho *et al.* 2018).

Grandes primatas desempenham importantes papéis como dispersores, porém são também mais suscetíveis a fragmentação de habitat e a sua subsequente extinção (Chapman; Peres, 2001; Stevenson; Aldana, 2008). De forma alternativa, pequenos primatas, como o mico-leão-preto (MLP) (*Leontopithecus chrysopygus*) frequentemente persistem em fragmentos reduzidos e matas ciliares, sugerindo considerável resiliência (Culot *et al.* 2015). Em florestas fragmentadas, as espécies remanescentes podem exercer um papel particularmente relevante na conservação, ao manter nos fragmentos processos ecológicos que ocorrem em áreas

preservadas (Chapman, 2003). Como os MLPs ocupam também áreas com intensa perda de habitat, esperamos que possam potencialmente cumprir nesses habitats um importante papel ecológico, ao fornecer ao ecossistema um serviço de dispersão de sementes similar ao desempenhado por eles em áreas de floresta contínua. Contudo, dada a complexidade das interações e a variabilidade nas repostas entre espécies, ainda não está claro como as alterações do habitat podem (ou não) levar a processos ecológicos alterados (e.g. dispersão de sementes) (McConkey *et al.* 2012; Jones, 2017; Razafindratsima *et al.* 2021).

Como a distância da dispersão e a distribuição espacial das sementes são influenciadas pelo comportamento e padrões de deslocamento dos dispersores ao longo de suas áreas de vida (Nathan; Muller-Landau, 2000; Schupp *et al.* 2002; Razafindratsima *et al.* 2014), é provável que em habitats distintos, a forma como os MLPs forrageiam, se deslocam e depositam as sementes ingeridas seja diferente. Alternativamente, como traços intrínsecos aos dispersores, tais como a fisiologia, também influenciam nesse processo (Bialozyt *et al.* 2014), a dispersão pode ser moldada sobretudo pela ecologia da espécie independente da área. Em ambos os cenários, a deposição de sementes agregadas e dispersões de longa distância são duas medidas cruciais para compreender o efeito da dispersão mediada por frugívoros no recrutamento vegetal (Nathan *et al.* 2008; Jones, 2017).

A partir disso, o objetivo geral deste estudo foi avaliar se o papel desempenhado pelo MLP enquanto dispersor de sementes varia com o contexto ambiental. Os objetivos específicos foram: (1) caracterizar o comportamento alimentar e a dispersão primária de sementes pelo MLP em três contextos ambientais distintos; (2) comparar se os atributos da dispersão (distância de dispersão e distribuição espacial das sementes) variam de acordo com o contexto ambiental. Aqui, testamos as seguintes hipóteses: (1) o comportamento alimentar e a dispersão primária de sementes realizada pelos grupos são diferentes entre áreas, uma vez que o contexto ambiental deve influenciar a distribuição espacial dos recursos e os padrões de movimento; (2) os grupos de floresta contínua devem se deslocar mais, já que os recursos devem ser mais esparsos nas áreas, levando a maiores distâncias de dispersão e a uma melhor distribuição das sementes nas áreas. Por outro lado, o grupo de mata ciliar por conta das restrições de deslocamento e possivelmente de recursos, deve regressar com mais frequência as mesmas árvores frutíferas, o que deve se traduzir em menores distâncias de dispersão e uma distribuição mais agregada das sementes nas áreas.

4.2 Metodologia

Área de estudo

Realizamos a coleta de dados deste estudo em duas áreas de Mata Atlântica. No Parque Estadual do Morro do Diabo (PEMD) (22°30'S; 52°20'O, Teodoro Sampaio; 33.800 ha) (Figura 1) acompanhamos 2 grupos de MLP, um em floresta contínua (com 4 indivíduos) e outro em floresta contínua com efeito de borda (com 7 indivíduos). Acompanhamos o terceiro grupo na mata ciliar da Fazenda Rio Claro (FRC), que é uma área com intensa perda de habitat e conversão florestal em plantações, sobretudo de silvicultura (que compõe a matriz adjacente a mata ciliar). Na FRC (22°45'S; 48°59'O, Lençóis Paulista; 1.600 ha de mata nativa) (Figura 2) monitoramos um grupo de 6 indivíduos.

Uma vez por mês, acompanhamos cada grupo por ao menos três dias consecutivos, entre dezembro de 2017 e abril de 2019, em 132 dias e 1.056 horas de campo. A localização do grupo de floresta contínua com efeito de borda foi realizada por telemetria, já que dois indivíduos se encontravam com colares VHF. Quanto ao grupo de floresta contínua e ao grupo da mata ciliar, utilizamos *playback* com repetições do tipo *long call* executadas durante 2 minutos a cada 5 minutos até encontrá-los.

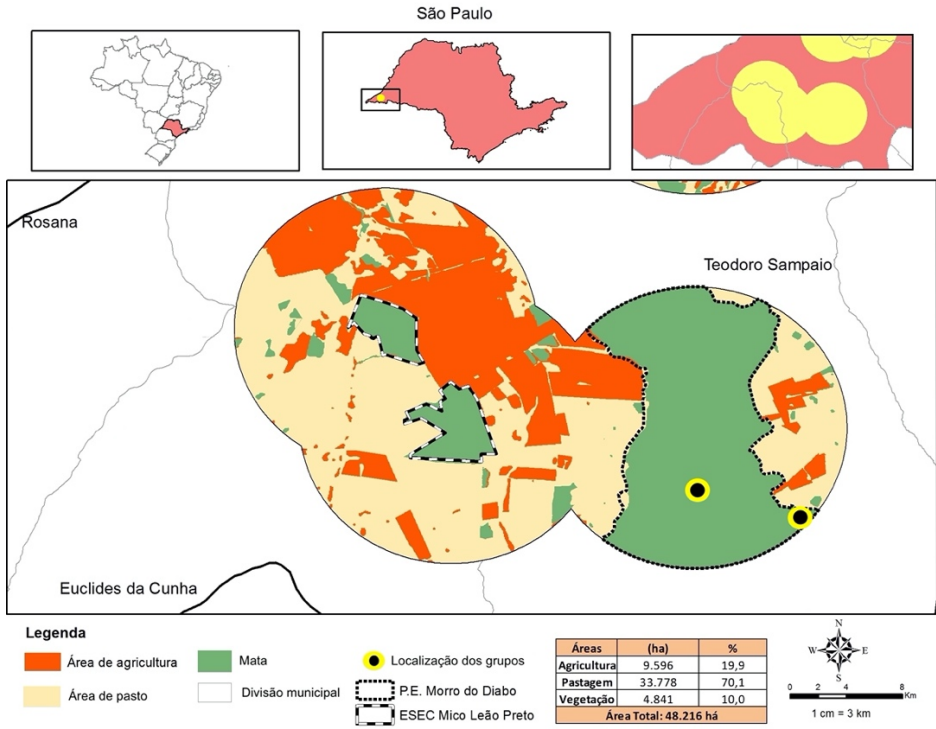


Figura 1. Região do Pontal do Paranapanema e localização dos dois grupos de MLP, monitorados no Parque Estadual Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio (SP/Brasil).

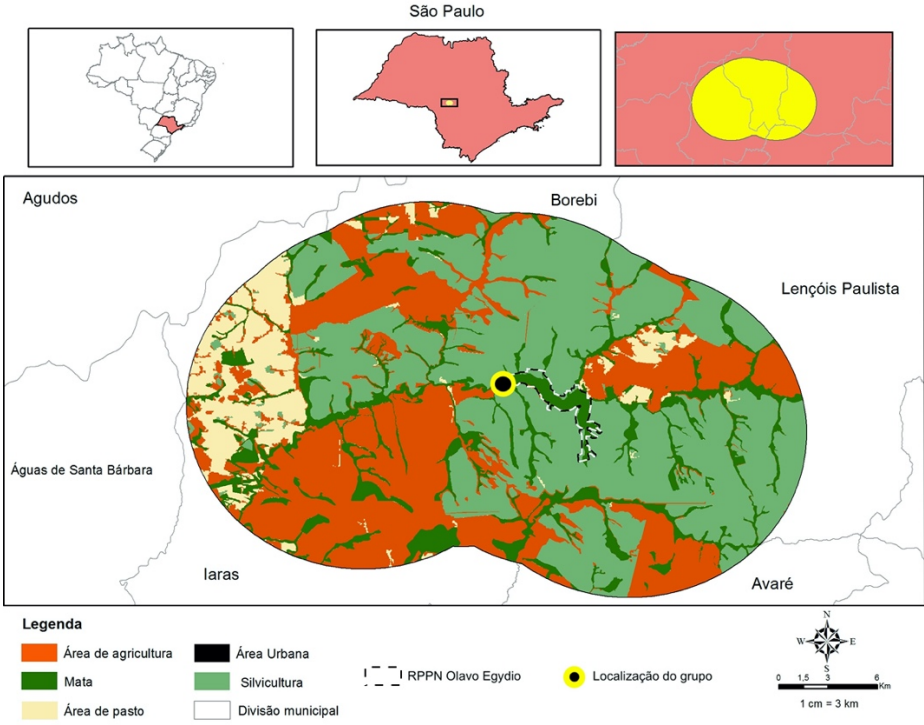


Figura 2. Região do Médio Paranapanema com destaque para a Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista (SP/Brasil). No círculo amarelo, a área de vida aproximada do grupo de MLP acompanhado na área.

Planejamento da amostragem

O registro comportamental foi feito seguindo o método *scan sampling* (Altmann, 1974) a cada 5 minutos, com as seguintes categorias: forrageio, alimentação, descanso, parado (sem descanso), em locomoção e em atividades sociais, de modo que anotamos todos os comportamentos observados. Consideramos árvores de descanso, aquelas nas quais os MLPs permaneceram por pelo menos 15 minutos. Para os eventos de frugivoria, utilizamos também o método *all occurrence sampling*, a fim de que todos os eventos fossem registrados (Altmann, 1974). Além disso, obtivemos as coordenadas do local de alimentação e de defecação para obter a distribuição espacial das árvores utilizadas como recurso alimentar e avaliar o padrão de defecação. Quando durante o acompanhamento não era possível localizar o grupo por até 15 minutos, interpolamos os pontos perdidos entre o último ponto onde os MLPs foram visualizados até o primeiro ponto em que foram encontrados novamente. Quando o tempo era superior a 15 minutos desconsideramos toda sequência de coordenadas a partir do momento em que o grupo foi perdido.

Em registro de defecação, anotamos a hora e fizemos a contagem do número de sementes, assim como a medição do tamanho destas (comprimento e largura). Sempre que possível realizamos a identificação da espécie vegetal, da qual a semente era proveniente, em campo. Para obter o tempo de passagem pelo trato digestório foi feito o monitoramento contínuo do comportamento e do movimento dos micos. Para garantir uma atribuição inequívoca quanto à origem das sementes, utilizamos o critério usado por Heymann *et al.* (2012), no qual entre a alimentação de frutos de uma determinada espécie vegetal e a defecação subsequente não deve haver nenhum registro de alimentação de frutos em outras árvores da mesma espécie. Estimamos a distância de dispersão para cada evento medindo a distância em linha reta entre a coordenada de defecação e a provável coordenada da árvore-mãe. Em caso de sementes coespecíficas na mesma defecação, consideramos o registro como um único evento de dispersão. Posteriormente, comparamos a distribuição do tamanho das sementes e a da distância de dispersão observada em campo com 1.000 simulações de distribuições esperadas.

Utilizamos ANOVAs com Tukey *post hoc* para comparar o número e o tamanho das sementes dispersadas. Para determinar a distribuição espacial das árvores frutíferas utilizadas como recurso pelos MLPs, utilizamos como *proxy* o índice de agregação calculado pela função “clarkevans.test” com correção de efeito de borda pela função de distribuição cumulativa (cdf) no pacote “espatstat” para cada dia de acompanhamento. O critério de Clark-Evans (R) corresponde a razão real para o vizinho mais próximo esperado. Valores abaixo de

1 indicam uma distribuição agregada dos recursos, enquanto valores acima de 1 indicam uma distribuição aleatória (i.e. um processo de Poisson uniforme, onde h_0 prediz que os recursos se distribuem aleatoriamente nas áreas).

4.3 Resultados

Os três grupos consumiram frutos de 59 espécies vegetais de 25 famílias, sendo Myrtaceae (30,51%; n=18) a família mais consumida, seguida de Moraceae (8,47%; n=5), Bromeliaceae (6,78%; n=4) e Cactaceae (6,78%; n=4) (Tabela S1). Para o grupo de mata ciliar o consumo de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) correspondeu a 44,27% (n=174) dos registros de consumo de frutos. Em seguida, para a floresta contínua, Bromeliaceae e Cactaceae foram os grupos vegetais mais consumidos pelos MLPs, enquanto, para a floresta contínua com efeito de borda, Bromeliaceae. Para o grupo de mata ciliar, Annonaceae, Boraginaceae, Cactaceae e Fabaceae foram igualmente utilizados (Figura 3).

Os grupos de floresta contínua compartilharam mais espécies em comum entre si (62,16%; n=23) do que com o grupo de mata ciliar. Este compartilhou 38,46% (n=10) das espécies vegetais consumidas com o grupo de floresta contínua e 53,38% (n=14) com o grupo de floresta contínua com efeito de borda. Este grupo por sua vez, foi o que mais compartilhou espécies com os outros e apresentou o menor número de espécies não compartilhadas (Figura S1).

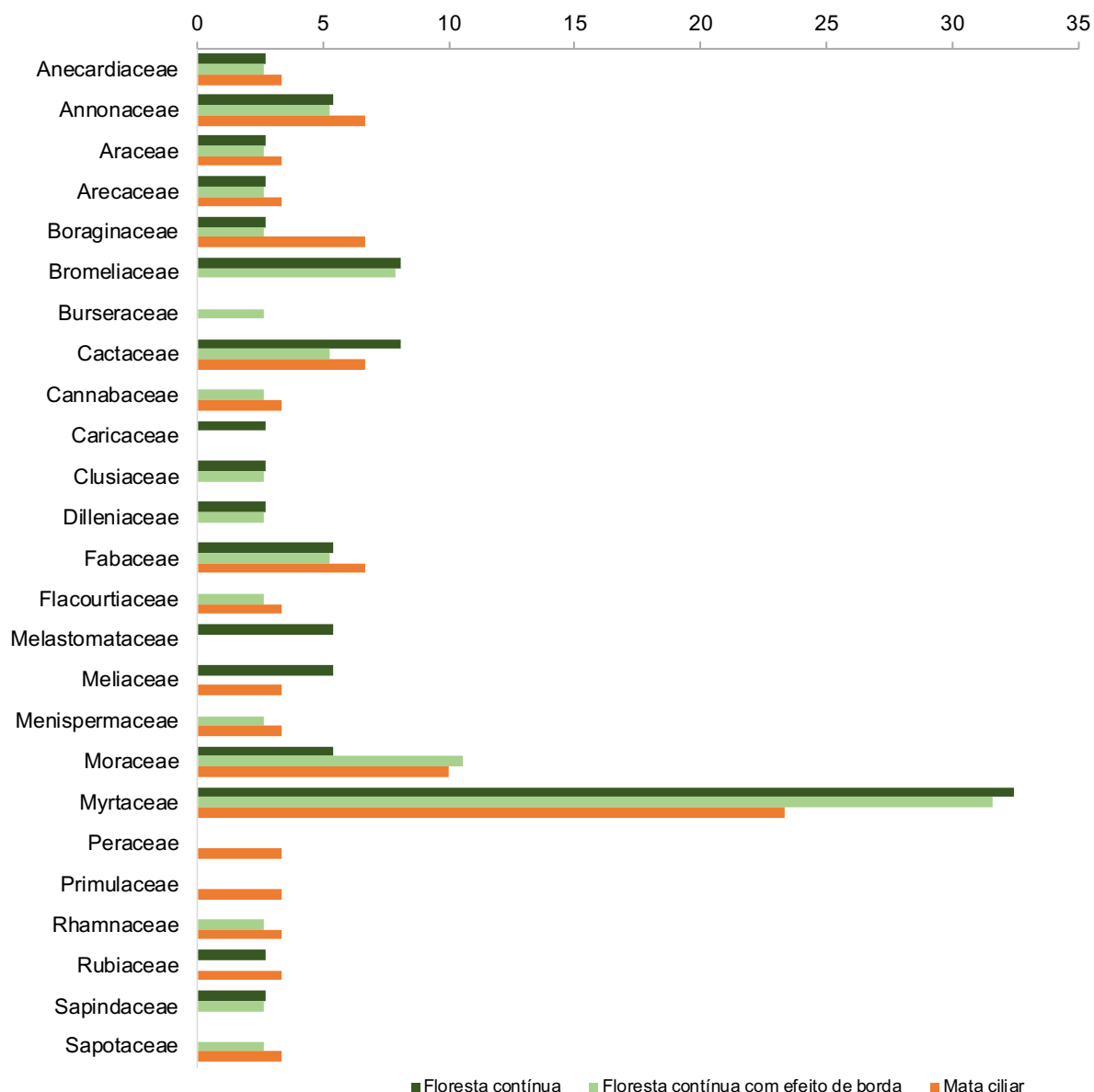


Figura 3. Porcentagem de famílias vegetais consumidas pelos três grupos de micos-leões pretos, na floresta contínua do Parque Estadual do Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio e na mata ciliar da Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista. *N_{total} espécies=59; N_{total} famílias= 25.

O consumo de frutos para os grupos de floresta contínua sem e com efeito de borda e de mata ciliar correspondeu, respectivamente, a 80,29% (N=668; N_{total}=832), 76,81% (N=765; N_{total}=996) e 77,21% (N=393; N_{total}=509) dos registros. Os três grupos consumiram mais frutos na estação chuvosa e mais goma na estação seca. O consumo animal para o grupo de floresta contínua foi maior na estação chuvosa, ao passo que para o grupo de floresta com efeito de borda e de mata ciliar, foi maior na estação seca (Figura S2).

Dos frutos consumidos, houve dispersão de 74,58% (n=44) das espécies vegetais. Das 312 fezes encontradas, 78,84% apresentaram sementes (n=246). Os grupos de floresta contínua

dispersaram um maior número médio de sementes por defecação e a uma maior distância da árvore-mãe. O número de sementes e a distância de dispersão para o grupo de floresta contínua e floresta contínua com efeito de borda e da mata ciliar foram respectivamente: (Média±Erro Padrão; 14±2; 263±13 m); (9±2; 210±9 m) e (5±1; 127±7 m). O número de sementes variou de 2 a mais de 100 com 1 a 4 espécies por fezes. O comprimento das sementes variou de 0,1 a 1,8 cm e a largura de 0,1 a 1,2 cm. Ao mesmo tempo, as sementes dispersadas pelo grupo de mata ciliar foram significativamente maiores, tanto em comprimento ($F=12,85$; $P<0,0001$) quanto em largura ($F=71,000$; $P=0,01$) (Tabela 1).

Tabela 1. Número de sementes (Média±Erro padrão) por fezes e distância de dispersão (Média±Erro padrão) observada para os três grupos de mico-leão-preto para (A) e (B) no Parque Estadual do Morro do Diabo em Teodoro Sampaio e para (C) na Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista. *N_{total} eventos de dispersão (A)= 150; (B)= 101 e (C)= 89.

Grupo	Número de sementes	Distância de dispersão (m)	Tamanho médio das sementes (mm)
(A) Floresta contínua	14±2	263±13	6x4
(B) Floresta contínua com efeito de borda	9±2	210±9	6x4
(C) Mata ciliar	5±1	127±7	8x5

A maior parte das sementes dispersadas pelos MLPs, nas áreas de floresta contínua, apresentaram comprimento entre 5 e 6 mm e 2 e 3 mm de largura, enquanto para o grupo de mata ciliar, a maior parte das sementes dispersadas se distribuíram no intervalo entre 8 e 9 mm de comprimento e 5 e 6 mm de largura. Os valores observados seguiram padrão similar ao simulado em 1.000 repetições, com tendência a serem mais homogeneamente distribuídos, caso houvesse mais eventos de dispersão (Figura 4).

Os grupos de floresta contínua dispersaram a maior parte das sementes entre 200-300 m da árvore-mãe, ao passo que o grupo de mata ciliar dispersou a maioria das sementes a até 100 m. A distância de dispersão para os grupos de floresta contínua variou entre 0 e 1.100 m (grupo de floresta contínua), 31 e 446 m (grupo de floresta contínua com efeito de borda) e entre 15 e 378 m para o grupo de mata ciliar. O padrão encontrado para os eventos observados e os simulados foi similar (Figura 5).

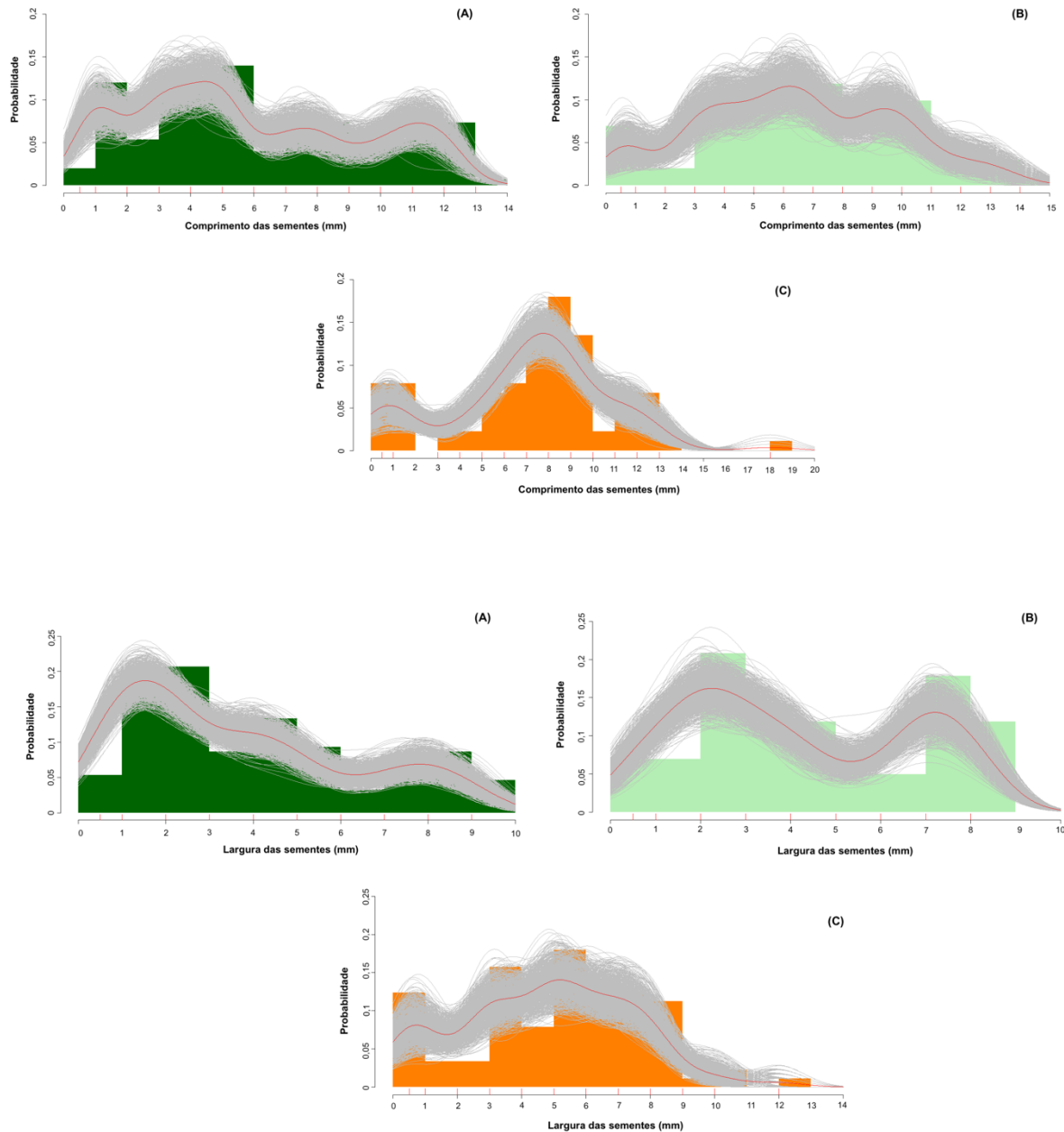


Figura 4. Distribuição dos eventos de dispersão, em função do comprimento médio e da largura média das sementes, observada em campo, e da probabilidade simulada de dispersão pelo mico-leão-preto. Em (A) para o grupo de floresta contínua e em (B) para o grupo de floresta contínua com efeito de borda, ambos no Parque Estadual do Morro do Diabo. Em (C) para o grupo de mata ciliar da Fazenda Rio Claro. As barras correspondem ao observado e em cinza, a amplitude para 1.000 simulações. Linhas vermelhas indicam médias, enquanto traços vermelhos indicam cada evento de dispersão (para (A)= 150; (B)= 101; (C)=89)).

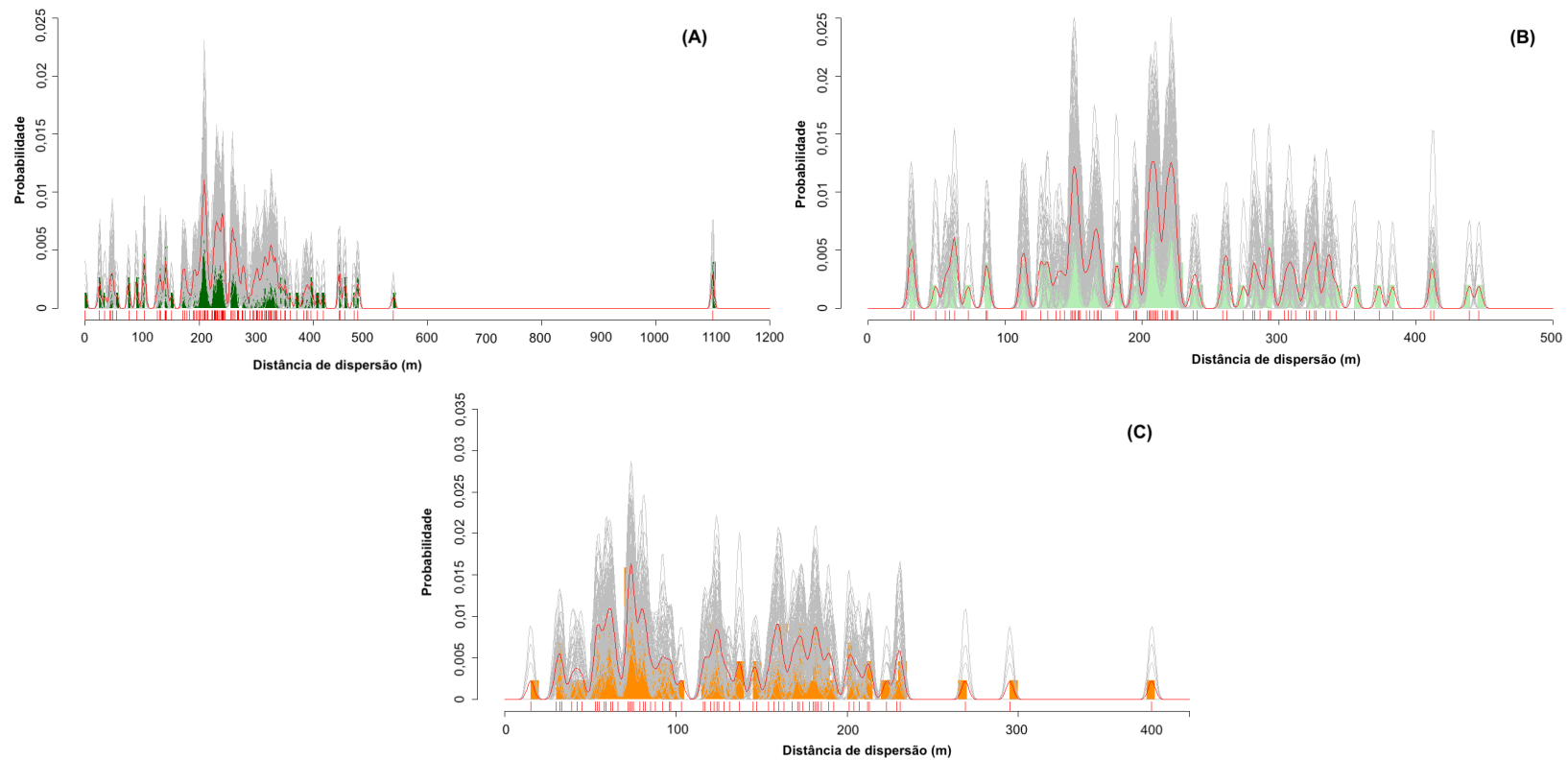


Figura 5. Curvas de dispersão de sementes em função da distância de dispersão (m), observada em campo, e da probabilidade simulada de dispersão pelo mico-leão-preto. Em (A) para o grupo de floresta contínua e em (B) para o grupo de floresta contínua com efeito de borda, ambos no Parque Estadual do Morro do Diabo. Em (C) para o grupo de mata ciliar da Fazenda Rio Claro. As barras correspondem ao observado e em cinza, a amplitude esperada para 1.000 simulações. Linhas vermelhas indicam médias, enquanto traços vermelhos indicam cada evento de dispersão (para: (A)= 150; (B)= 101; (C)=89)). Dados coletados entre Dezembro de 2017 e Abril de 2019 em 132 dias e 1.032 horas de campo.

Os grupos de floresta contínua sem e com efeito de borda, respectivamente, apresentaram tendência a passar mais tempo se locomovendo (32,54%; $N=1.183$; $N_{total}= 3.636$) (30,83%; $N=1.322$; $N_{total}=4.288$), do que o grupo de mata ciliar (27,15%; $N=687$; $N_{total}=2.530$). Esse por sua vez, tendeu a passar mais tempo em descanso (28,11%; $N=711$) e parado (15,62%; $N=395$). No entanto, não houve diferença estatística no padrão de atividades entre os grupos ($F=0,83$; $P=0,54$). Os registros de alimentação para os grupos de floresta contínua sem e com efeito de borda corresponderam, respectivamente, a 22,88% ($N=832$; $N_{total}= 3.636$) e 23,23% ($N=996$; $N_{total}=4.288$) de todos os comportamentos observados. Para o grupo de mata ciliar, a alimentação representou 20,87% ($N=528$; $N_{total}=2.530$) dos registros (Figura 6).

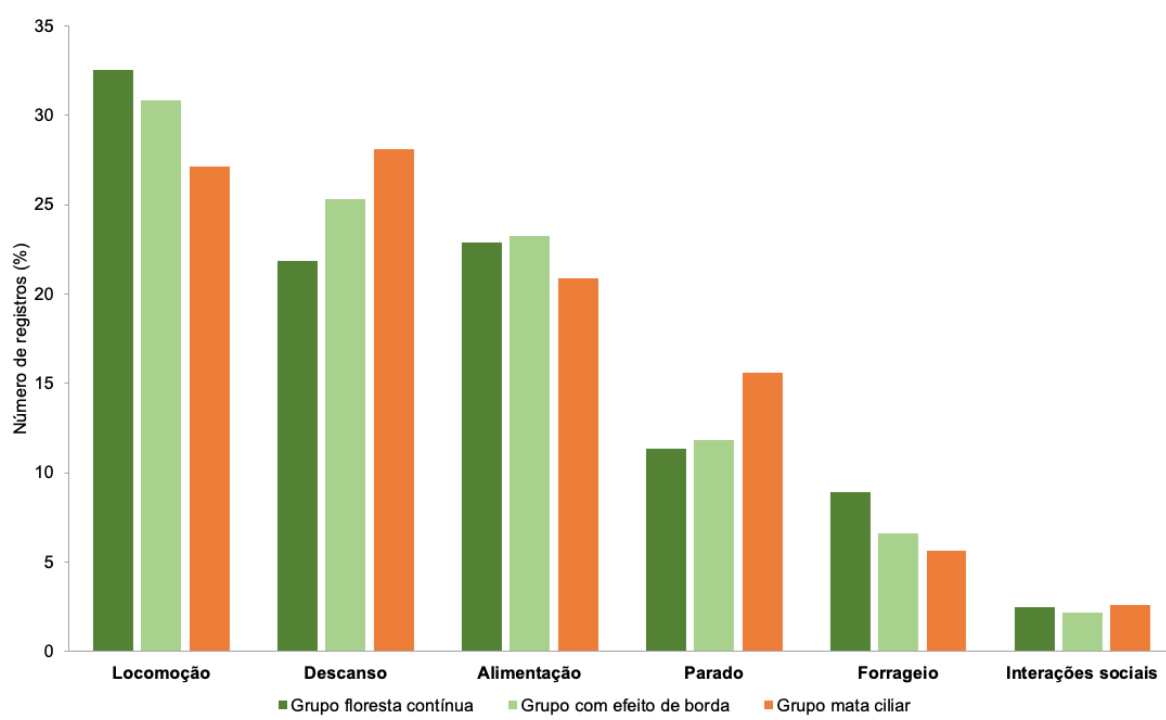


Figura 6. Orçamento de atividades (%) dos três grupos de mico-leão-preto na floresta contínua (N_{total} de *scans*= 3.636) e na floresta contínua com efeito de borda (N_{total} de *scans*= 4.288) do Parque Estadual do Morro do Diabo e na mata ciliar (N_{total} de *scans*= 2.530) da Fazenda Rio Claro.

Tanto as árvores de alimentação, cujos frutos foram consumidos pelos MLPs, quanto a deposição das defecações pela espécie seguiram um padrão de distribuição agregada ($R<1$), para as três áreas, com padrões estatisticamente significativos ($P<0,0001$). Houve uma tendência que os recursos e as defecações se distribuíssem de forma mais agrupada na floresta contínua, seguido da mata ciliar (Figura 7).

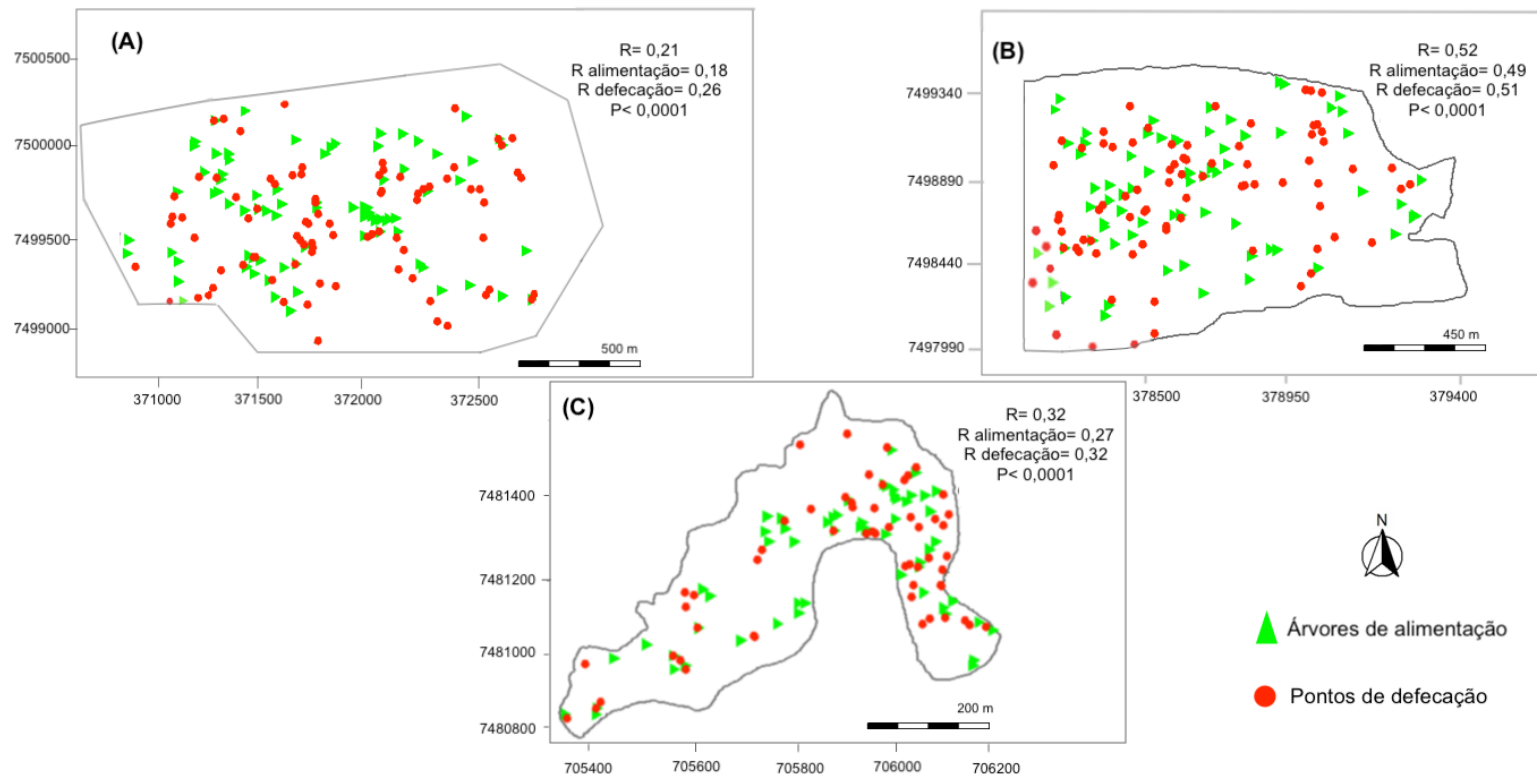


Figura 7. Distribuição espacial das árvores de alimentação, cujos frutos foram consumidos pelo mico-leão-preto, e dos pontos de defecação por grupo, sendo: (A) grupo de floresta contínua e (B) grupo de floresta contínua com efeito de borda, ambos do Parque Estadual do Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio e (C) grupo de mata ciliar da Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista. Dados coletados entre Dezembro de 2017 e Abril de 2019 em 132 dias e 1.032 horas de campo. Os valores de R correspondem ao critério de agregação de *Clark-Evans*, com efeito de borda corrigido pela função de distribuição cumulativa (cdf). Valores menores que 1 indicam distribuição agregada, ao passo que valores de R maiores que 1 indicam distribuições esparsas. $P < 0,05$ indicam que os padrões encontrados são significativos.

4.4 Discussão

Embora a distância de dispersão tenha variado entre grupos, ao contrário das nossas hipóteses iniciais, não houve diferença nos padrões de distribuição de recursos de frutos e na deposição das defecações nas áreas. Mesmo na mata ciliar, onde a área de vida do grupo é reduzida e há um maior número de bordas, que podem funcionar como barreiras físicas ao deslocamento do grupo, a deposição das sementes não se mostrou mais agrupada que nas áreas de floresta contínua. Ao mesmo tempo, todos os grupos dispersaram a maioria das espécies consumidas, em média a distâncias de 100-300 m da árvore-mãe. Tais resultados indicam que mesmo em áreas com perda de habitat, o serviço de dispersão fornecido pelos MLPs é equivalente ao esperado em áreas mais conservadas.

O consumo de frutos correspondeu a mais de 70% da dieta do MLP e não houve diferença significativa no comportamento alimentar entre os grupos, tanto no tempo despendido em alimentação quanto no número de registros de seu consumo. A elevada frugivoria concorda com o observado em outros estudos da espécie com 69,7% (Mamede-Costa, 1997) e 67,9% dos registros (Passos, 1999). Houve diferença sazonal na importância dos itens consumidos, para os três grupos, com maior consumo de frutos na estação chuvosa e de goma na estação seca, resultado similar ao observado por outros autores (Mamede-Costa, 1997; Keuroghlian; Passos, 2001). Os grupos se alimentaram de um grande número de espécies vegetais, particularmente das famílias Myrtaceae, Moraceae, Bromeliaceae e Cactaceae. Apesar disso, observamos a utilização mais intensa de um subconjunto de espécies, que variou entre grupos, característica observada para outras espécies de *Leontopithecus* (Kierulff *et al.* 2002; Cardoso *et al.* 2011).

Os MLPs dispersaram a maior parte das espécies consumidas e a maioria das fezes encontradas apresentavam sementes. Nossos resultados corroboram o observado para o congênere *L. chrysomelas*, no qual houve dispersão de 75,4% das espécies consumidas e 80,4% das defecações continham sementes (Cardoso *et al.* 2011). As distâncias médias de dispersão que obtivemos neste estudo foram maiores do que as reportadas para *L. rosalia* de 105 m (Lapenta; Procópio-de-Oliveira, 2008) e para *L. chrysomelas* de até 150 m da árvore mãe (Cardoso *et al.* 2011). Observa-se que as distâncias médias de dispersão que obtivemos (127 a 263 m) são suficientes para que as sementes escapem dos efeitos dependentes de densidade, porém, não tão grandes a ponto de serem depositadas em habitats inadequados. Em nosso estudo, sementes muito pequenas (comprimento ≤ 3 mm; largura ≤ 1 mm) foram sempre engolidas e sementes muito grandes ($> 1,8$ cm; $> 1,2$ cm) foram sempre descartadas

pelo MLP. Houve uma tendência que sementes alongadas e com pouca aderência à polpa, mesmo que grandes, fossem engolidas, ao passo que sementes de tamanho médio e circulares fossem descartadas. Resultado similar já havia sido reportado para *L. rosalia* sugerindo que o comportamento de engolir sementes está mais relacionado à relação comprimento/diâmetro do que propriamente ao tamanho das sementes (Lapenta *et al.* 2003). Conforme observado neste estudo, callitriquídeos dispersam sementes proporcionalmente grandes para seu tamanho corporal (Garber; Kitron, 1997). Na mata ciliar, as sementes dispersadas pelo grupo foram significativamente maiores, tanto em comprimento quanto em largura. O número de espécies animais capazes de engolir e consequentemente de dispersar sementes pequenas, é maior do que o número de espécies animais capazes de engolir sementes grandes (Bascompte; Jordano, 2007; Peres; Palacios, 2007). Assim, dispersar sementes maiores em ambientes com perda de habitat e defaunação, como a FRC, pode ser uma função ecológica particularmente importante exercida pelos MLPs.

Houve diferença significativa tanto na distância de dispersão da árvore mãe, quanto no número de sementes dispersadas. Os grupos de floresta contínua dispersaram mais sementes e a uma distância maior do que o grupo de mata ciliar. O elevado consumo de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), que não é dispersado pelo MLP, e que correspondeu a maior parte do consumo de frutos, para o grupo da mata ciliar, pode explicar o menor número de sementes dispersadas. Esta espécie já havia sido relatada como o principal recurso utilizado pelo MLP na Fazenda Rio Claro (Mamede-Costa; Godoi, 1998). O fato da espécie ser um recurso-chave para o MLP na Fazenda Rio Claro, pode ser explicado tanto pela elevada densidade de indivíduos na área, quanto pelo longo período com frutos maduros, que abrange toda estação seca e parte da estação chuvosa (de abril a outubro) (Passos, 1999). Além disso, o jerivá apresenta infrutescências verdes durante todo o ano e *L. chrysopygus* além de frutos maduros inclui em sua dieta frutos verdes, o que possibilita que a espécie explore o recurso durante todo seu período de frutificação (Begnini, 2008). Do mesmo modo, a baixa sincronia entre os indivíduos faz com que a oferta de frutos maduros, sobretudo na estação seca, seja constante (Passos, 1999).

Os grupos de floresta contínua apresentaram tendência a passar mais tempo em deslocamento, enquanto o grupo de mata ciliar em descanso. Mamede-Costa (1997) já havia encontrado, a categoria "descanso" como principal atividade de um grupo de *L. chrysopygus* na Fazenda Rio Claro, com 53% dos registros. Neste estudo, o grupo da mata ciliar passou cerca de 43,73% do tempo em inatividade (descanso+ parado), enquanto os grupos de floresta contínua passaram 33,17% e 37,15% do tempo em inatividade. Estes valores são maiores aos

observados por Keuroghlian & Passos (2001) de 13,8% a 17% na Estação Ecológica de Caetetus e inferiores ao observado por Valladares-Padua (1993) para o Parque Estadual, no qual os grupos passaram de 53% a 70% do tempo em descanso. Do mesmo modo, em nosso estudo os grupos passaram menos tempo forrageando (5,65%-8,94%) do que o reportado na literatura, de 11,4% (Mamede-Costa, 1997) e 13,2-18,3% (Keuroghlian; Passos, 2001), mas mais tempo do que os 3% observado por Valladares-Padua (1993). As diferenças comportamentais, com maior tempo de deslocamento e menor tempo de descanso, para os grupos de floresta contínua, possivelmente contribuíram para o aumento da distância de dispersão desses grupos em comparação ao grupo de mata ciliar.

4.5 Conclusões

O padrão comportamental dos MLPs, sobretudo para descanso e deslocamento parece variar de acordo com o habitat, o que se reflete nas maiores distâncias de dispersão observadas neste estudo para os grupos de floresta contínua. Em contrapartida, a ausência de variação nos padrões de deposição das defecações, e consequentemente das sementes, revela que o serviço de dispersão fornecido pela espécie em uma área perturbada permanece similar ao observado em áreas mais conservadas. Nossos achados sugerem que o papel ecológico cumprido pelos MLPs em áreas perturbadas pode ser potencialmente relevante ao fornecer ao ecossistema um serviço de dispersão similar ao desempenhado por eles em áreas de floresta contínua.

4.6 Referências

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **4**(9), 227- 267.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **38**, 567- 593.
- Begnini, R. M. (2008). O jerivá – *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)– fenologia e interações com a fauna no Parque Municipal de Lagoa do Peri, Florianópolis, SC. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Santa Catarina. 103p.
- Bialozyt, R.; Flinkerbusch, S.; Niggemann, M. & Heymann, E. W. (2014). Predicting the seed shadows of a Neotropical tree species dispersed by primates using an agent-based

- model with internal decision making for movements. *Ecological Modelling*, **278**, 74-84.
- Bovo, A. A. A., Ferraz, K. M. P. M. B., Magioli, M., Alexandrino, E. R., Hasui, H., Ribeiro, M. C. & Tobias, J. A. (2018). Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, **16**(2), 90- 96.
- Cardoso, N. A.; Le Pendu, Y.; Lapenta, M. J. & Raboy, B. E. (2011). Frugivory patterns and seed dispersal by golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in Una Biological Reserve, Bahia, Brazil. *Mammalia*, **75**, 327- 337.
- Chapman, C. A. (1995). Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, **4**, 74- 82.
- Chapman, C. A. & Peres, C. (2001). Primate conservation in the new millennium: The role of scientists. *Evolutionary Anthropology*, **10**, 16- 33.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Vulinec, K., Zanne, A. & Lawes, M. J. (2003). Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica*, **35**(3), 382- 393.
- 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., Griesse, J., Knogge, C., Tonini, M., Santos, M. M. dos, Estevam, C. G., Lopes, B. P., Cunha, B. M. da, Silva, A. B., Prado, B. H. S. do., Garcia, F. de O., Fonseca, R. C. B. & Port-Carvalho, M. (2015). New records, reconfirmed sites and proposals for the conservation of black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) in the middle and upper Paranapanema. *Neotropical Primates*, **22**(1), 32- 39.
- 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.

- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2011). ArcGis Professional Gis for the desktop. Versão 10.0.
- Farwig, N., Schabo, D. G. & Albrecht, J. (2017). Trait-associated loss of frugivores in fragmented forest does not affect seed removal rates. *Journal of Ecology*, **105**(1), 20-28.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**(3), 265- 280.
- Galetti, M. & Dirzo, R. (2013). Ecological and evolutionary effects of living in a defaunated world. *Biological Conservation*, **163**, 1- 6.
- Garber, P. A. & Kitron, U. (1997). Seed swallowing in Tamarins: evidence of a curative function or enhanced foraging efficiency?. *International Journal of Primatology*, **18**(4), 523- 538.
- 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.
- Heymann, E. W.; Lüttmann, K.; Michalczyk, I. M.; Pinedo Saboya P. P.; Ziegenhagen, B. & Bialozyt, R. (2012). DNA fingerprinting validates seed dispersal curves from observational studies in the Neotropical legume *Parkia*. *Plos ONE*, **7**(4), e25480.
- Hobbs, R. J. & Yates, C. J. (2003). Turner review No. 7: Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, **51**, 471- 488.
- Janzen, D. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, **104**, 501- 528.
- Jones, L. R. (2017). Modeling the effects of animal movements and behavior on spatial patterns of seed dispersal in fragmented landscapes. (Doctoral dissertation). University of Louisiana at Lafayette. 125 p.
- Jorge, M. L. S. P., Galetti, M., Ribeiro, M. C. & Ferraz, K. M. P. M. B. (2013). Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, **163**, 49- 57.
- Keuroghlian, A. & Passos, F. C. (2001). Prey foraging behavior, seasonality and time-budgets in black lion *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan 1823) (Mammalia, Callitrichidae). *Brazilian Journal of Biology*, **61**, 455- 459.
- Kierulff, M. C. M.; Raboy, B.; Oliveira, P. P.; Miller, K.; Passos, F. C. & Prado, F. (2002). Behavioral ecology of *Leontopithecus*. In: D. G. Kleiman & A. B. Rylands (Eds.).

- Lion Tamarins—biology and conservation*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. pp. 157- 187.
- Kitamura, S., Yumoto, T., Poonswad, P., Chuailua, P., Plongmai, K., Maruhashi, T. & Noma, N. (2002). Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia*, **133**, 559- 572.
- Lambert, J. E. (1999). Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redbell monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *American Journal of Physical Anthropology*, **109**, 365- 386.
- Lapenta, M. J. & Procópio-de-Oliveira, P. (2008). Some aspects of seed dispersal effectiveness of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in a Brazilian Atlantic forest. *Tropical Conservation Science*, **1**, 122- 139.
- Lapenta, M. J.; Procópio-de-Oliveira, P.; Kierulff, M. C. M. & Motta-Junior, J. C. (2003). Fruit exploitation by golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in the União Biológica Reserve, Rio das Ostras, RJ—Brazil. *Mammalia*, **67**(1), 41- 46.
- Laurence, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C. et al. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605- 618.
- Mamede-Costa, A. C. (1997). Ecologia de um grupo de micos-leões-pretos (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan, 1823) na mata ciliar da Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulista, SP. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista. 109p.
- Mamede-Costa, A. C. & Godói, S. (1998). Consumption of *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fruits, by black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*) in south-eastern Brazil. *Mammalia*, **62**(2), 310- 313.
- McConkey, K. R., Prasad, S., Corlett, R. T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J. F., Rogers, H. & Santamaría, L. (2012). Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation*, **146**(1), 1- 13.
- Menke, S., Bohning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014). Plant-frugivore networks are less specialized and more robust at forest-farmland edges than in the interior of a tropical forest. *Oikos*, **121**(10), 1553- 1566.
- Moran, C. & Catterall, C. P. (2014). Responses of Seed-Dispersing Birds to Amount of Rainforest in the Landscape around Fragments. *Conservation Biology*, **28**(2), 551- 560. Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal,

- their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**(1), 278- 285.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**(11), 638- 647.
- Passos, F. C. (1999). Dieta de um Grupo de Mico-Leão-Preto, *Leontopithecus chrysopygus* (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia*, **16**, 269- 278.
- Peres, C. A. & Palacios, E. (2007). Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*. **39**, 304- 315.
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C. A., C.Banks-Leite, C., Wearn, O. R., Marsh, C. J., Butchart, S. H. M., Arroyo- Rodríguez, V., Barlow, J., Cerezo, A. *et al.* (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, **551**, 187- 197.
- R Development Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Razafindratsima, O. H.; Jones, T. A. & Dunham, A. E. (2014). Patterns of movement and seed dispersal by three lemur species. *American Journal of Primatology*, **76**, 84- 96.
- 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>.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**(6), 1141- 1153.
- Schupp, E. W., Milleron, T. & Russo, S. E. (2002). Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: D. J. Levey, Silva, W. R., Galetti, M. (Ed) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Wallingford, U.K.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gomez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, **188**, 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.
- Valladares-Padua, C. B. (1993). Ecology, behavior and conservation of black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan, 1823). Tese de doutorado, Universidade da Flórida. 182p.

5. Capítulo 4

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

Resumo

Os primatas dispersam uma ampla diversidade de sementes, que podem também ser secundariamente dispersas por besouros coprófagos, o que faz com que o serviço de dispersão por eles fornecido seja de reconhecida importância nas comunidades tropicais. No entanto, ainda não está claro o quanto a dispersão por primatas, seguida ou não por dispersão secundária, favorece o recrutamento de plântulas em comparação a dispersão aleatória de sementes ou na ausência de dispersão. Neste estudo, avaliamos se a dispersão realizada pelo mico-leão-preto (MLP) pode ser considerada direcionada em termos de micro-habitat (se ocorre de forma não randômica para micro-habitats adequados e previsíveis). Usando uma espécie de planta amplamente consumida pelos MLPs, *Inga marginata*, comparamos o sucesso de recrutamento em três tratamentos: (1) locais de defecação do MLP (dispersão pelo MLP); (2) locais aleatórios (dispersão aleatória) e (3) abaixo da árvore-mãe (sem dispersão). Em metade dos experimentos do tratamento (1) testamos o efeito da dispersão secundária por meio do enterramento das sementes. O micro-habitat de deposição das sementes pelo MLP apresentou maior cobertura de dossel e igual altura de serapilheira que os locais aleatórios. Das 540 sementes, 14,26% (n=77) sobreviveram até o estágio de plântula após um ano. A sobrevivência das plântulas cujas sementes foram enterradas foi significativamente maior (Média±Erro Padrão= 0,71±0,03) que dos demais tratamentos, ainda que sementes dispersadas aleatoriamente (Média±Erro Padrão= 0,12±0,04) e primariamente dispersadas pelo MLP (Média±Erro Padrão= 0,2±0,03), tiveram maior sobrevivência que as sementes depositadas abaixo da árvore-mãe (Média=0). A dispersão pelos MLPs aumentou o sucesso de recrutamento das plântulas ao mesmo tempo em que a dispersão secundária diminuiu significativamente a predação das sementes por invertebrados. Nossos achados sugerem que o sistema diplocórico formado pelos MLP e por besouros coprófagos potencialmente caracteriza uma dispersão direcionada.

Palavras-chave: Diplocoria, *Leontopithecus chrysopygus*, Pós-dispersão, Recrutamento, Plântulas.

5.1 Introdução

Escapar dos efeitos dependentes da densidade nas proximidades da árvore mãe (hipótese de fuga) (Janzen, 1970; Connell, 1971) e a colonização de locais imprevisíveis ou recém-criados (hipótese de colonização) são alguns dos benefícios-chave da dispersão de sementes (Howe; Smallwood, 1982). Dada a baixa probabilidade de estabelecimento das espécies vegetais, qualquer benefício de sobrevivência nos estádios de semente e plântula aumentam a chance de sucesso posterior (Schupp; Fuentes, 1995; Wenny, 2001). O micro-habitat de deposição altera a probabilidade de sobrevivência nos estádios iniciais, que são fases críticas no ciclo de vida e na distribuição espacial de indivíduos adultos (Howe *et al.* 1985; Schupp, 1993; Cintra, 1997; Hulme, 2002; Karubian *et al.* 2016). Contudo, os fatores que influenciam a sobrevivência de sementes e plântulas são contexto dependentes e por isso são de difícil previsibilidade (Santos- Heredia; Andresen, 2014; Urrea-Galeano *et al.* 2019).

A deposição da semente é apenas a primeira etapa da regeneração das florestas. Diversos fatores no processo de pós-dispersão podem modificar o sucesso de recrutamento vegetal (Duncan; Chapman, 1999). Por exemplo, sementes depositadas próximas a árvores coespecíficas sofrem maiores pressões de competição e de predação, o que pode ser traduzido em menores taxas de sobrevivência (Hirsch *et al.* 2012). Assim, a estratégia mais eficaz para garantir uma dispersão bem-sucedida seria que as sementes fossem depositadas distantes não apenas da árvore parental, mas também de todos os congêneres, o que pode ser possível se a dispersão for "direcionada" por meio de animais ou de outros mecanismos (Howe; Smallwood, 1982; Hirsch *et al.* 2012).

O movimento não randômico de sementes para micro-habitats adequados e previsíveis, hipótese da dispersão direcionada, é frequentemente visto como uma vantagem adaptativa da dispersão de sementes por frugívoros (Howe; Smallwood, 1982; Wenny, 2001; Briggs *et al.* 2009). Contudo, ainda não está claro até que ponto vertebrados forneçam de fato uma dispersão direcionada às sementes (Russo; Augspurger, 2004). Para que a dispersão direcionada seja uma estratégia adaptativa para plantas zoocóricas, a vantagem da dispersão deve ser maior do que o esperado sob dispersão aleatória (Razafindratsima; Dunham, 2015). Se as sementes são depositadas em um subconjunto não aleatório de micro-habitats disponíveis, e a sobrevivência pós-dispersão for maior do que em locais aleatórios, então a dispersão direcionada é confirmada (Wenny, 2001). Em contrapartida, se as sementes dispersadas são depositadas em micro- habitats com características iguais aos micro-habitats observados nos locais aleatórios, e não há um benefício claro na sobrevivência e no

recrutamento vegetal, a hipótese de dispersão direcionada não é sustentada (Razafindratsima; Dunham, 2015).

Um passo crítico para a compreensão do valor adaptativo da dispersão zoocórica é quantificar o efeito das espécies animais nos padrões de deposição das sementes (Schupp *et al.* 2010; Chapman; Duham, 2018). Apesar da dispersão direcionada ser uma das principais explicações do valor adaptativo da dispersão por frugívoros, a generalidade dessa vantagem permanece pouco explorada (Briggs *et al.* 2009; Razafindratsima; Dunham, 2015). Estudos prévios sugerem que a dispersão direcionada é comum e observada em espécies que apresentam múltiplos agentes dispersores, alguns dos quais fornecem dispersão não aleatória, enquanto outros fornecem padrões randômicos de colonização (Wenny; Levey, 1998; Wenny, 2001; Briggs *et al.* 2009; Loayza *et al.* 2014). A falta de dados conjuntos sobre os padrões gerados por vetores específicos no destino das sementes e mudas limitam nossa compreensão sobre a ocorrência da dispersão direcionada (Wenny, 2001).

Além disso, o processo de dispersão de sementes pode ocorrer ainda em sucessivas etapas, onde após uma dispersão primária há uma dispersão secundária biótica ou abiótica (Beaune *et al.* 2012; Schupp *et al.* 2017). A dispersão secundária pode levar ao enterramento das sementes e assim fornecer a elas um micro-habitat propício (ou não) a sua sobrevivência e recrutamento, potencialmente caracterizando uma dispersão direcionada (Wenny, 2001; Briggs *et al.* 2009; Hirsch *et al.* 2012). Em florestas tropicais, sistemas diplocóricos formados por primatas enquanto dispersores primários e besouros coprófagos (subfamília Scarabaeinae) como dispersores secundários são comuns (Vulinec, 2000; Vander Wall; Longland, 2004; Santos-Heredia *et al.* 2010; Feer *et al.* 2013; Culot *et al.* 2018). O enterramento acidental por escarabeídeos pode afetar a aptidão das plantas, ao alterar a chance de sobrevivência das plântulas (Beaune *et al.* 2012; Santos-Heredia; Andresen, 2014; Culot *et al.* 2018). Sementes realocadas horizontalmente por besouros podem se beneficiar com micro-habitats mais adequados e verticalmente com a diminuição dos níveis de agregação espacial (Urrea-Galeano *et al.* 2019) e de predação (Griffiths *et al.* 2015).

Primatas callitriquídeos frequentemente dispersam uma ou duas sementes por defecação, o que aumenta a chance de recrutamento dessas sementes em comparação às dispersadas aglomeradas (Knogge; Heyman, 2003). No entanto, nossos dados sobre o mico-leão-preto (MLP) (*Leontopithecus chrysopygus*) indicam que a espécie dispersa um número maior de sementes por defecação (ver capítulo 3), o que associado aos locais de deposição pode influenciar no sucesso de estabelecimento das espécies vegetais por ele dispersadas. Pela manhã, os MLPs parecem gerar padrões agregados ao defecar sob as árvores-dormitório,

enquanto ao longo do dia produzem um padrão mais disperso ao longo de amplos deslocamentos diários (Silva; Culot, obs. pessoais). A importância dos primatas enquanto dispersores é bem conhecida, mas ainda carecemos de dados do pós-dispersão para avaliar sua eficácia (Culot *et al.* 2018), especialmente para pequenos primatas (Culot *et al.* 2009). Poucos estudos avaliaram a influência da adição de uma segunda etapa na eficácia da dispersão de sementes (SDE) (Santos-Heredia *et al.* 2010; Culot *et al.* 2015; Lugon *et al.* 2017).

A partir disso, o objetivo geral deste estudo foi testar se a dispersão realizada pelo MLP pode ser considerada não aleatória ao conferir vantagem no recrutamento de plântulas para uma espécie vegetal. Os objetivos específicos foram: (1) comparar o micro-habitat de deposição das sementes e o consequente sucesso de recrutamento de uma espécie vegetal, em função da área e do tipo de dispersão; (2) avaliar o efeito da adição da dispersão secundária sobre o sucesso de estabelecimento das plântulas. Aqui, testamos as seguintes hipóteses: (1) hipótese da dispersão direcionada: o micro-habitat de deposição das sementes via mico-leão-preto (MLP) deve ser diferente do observado sob dispersão aleatória, uma vez que o MLP deve direcionar a chuva de sementes abaixo de árvores mais utilizadas, o que pode levar a micro-habitats com maior cobertura de dossel e com maior quantidade de serapilheira no solo; (2) hipótese de fuga: o sucesso de recrutamento das plântulas deve ser maior para as sementes dispersadas, tanto via MLP quanto sob dispersão aleatória, do que para as sementes depositadas abaixo da árvore- mãe; (3) hipótese de predação: plântulas cujas sementes foram enterradas devem apresentar maior sucesso de recrutamento ao diminuir a chance de predação das sementes por invertebrados.

5.2 Metodologia

Área de estudo

Conduzimos este estudo na área de vida de três grupos de MLP no Parque Estadual do Morro do Diabo (PEMD: 22°30'S; 52°20'O; Teodoro Sampaio) e na Fazenda Rio Claro (FRC: 22°45'S; 48°59'O, Lençóis Paulista) (Figura 1). O PEMD, com altitudes entre 260-600 m e uma área de 34.000 ha, possui o maior remanescente de floresta estacional semidecidual do estado de São Paulo (domínio Mata Atlântica) (Plano de manejo: SIMA/SP; IF/SP, 2006). A FRC, por sua vez, é uma propriedade privada pertencente às empresas de celulose Duratex S. A. e Suzano. Com aproximadamente 1.600 ha de mata nativa, inseridas em uma matriz de silvicultura, localiza-se a 570 m de altitude e apresenta um mosaico de vegetação de floresta e

cerrado, onde se destacam as seguintes fitofisionomias: floresta estadual semidecidual, cerrado e cerradão, vegetação campestre, várzea e capoeira (Donatelli *et al.* 2004).

No PEMD acompanhamos dois grupos de MLPs. O primeiro composto por 4 indivíduos em uma área de floresta contínua e uma área de vida estimada em 383 ha; o segundo grupo formado por 7 indivíduos em uma área de floresta contínua com efeito de borda e uma área de vida estimada de 230 ha. A área ocupada por este grupo encontra-se inserida em um contínuo florestal a oeste e cujos demais limites são marcados pelo rio Paranapanema a leste, uma área antropizada a sul (que corresponde a sede do Parque) e a uma área de pastagem a norte. Na FRC acompanhamos um grupo de 6 indivíduos que ocupam uma área de vida aproximada de 35 ha, na mata ciliar adjacente ao rio Claro. A área em questão é delimitada a norte pelo rio e a sul por plantações de eucalipto.

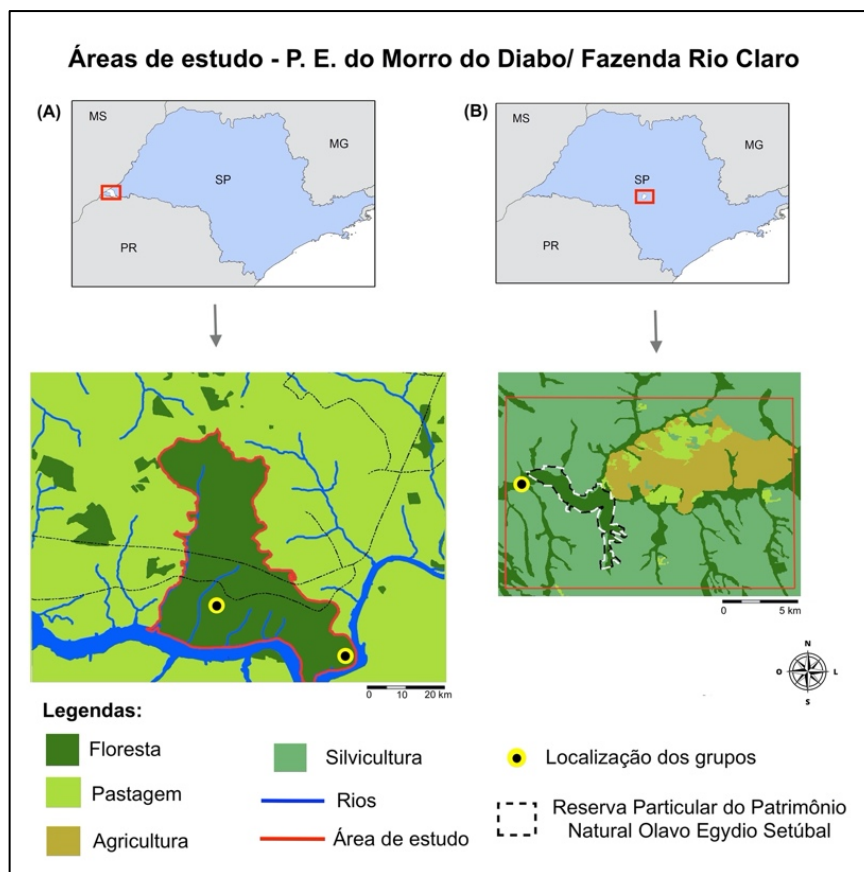


Figura 1. Áreas de estudo e sua posição em relação ao estado de São Paulo, Brasil. Em (A): o Parque Estadual do Morro do Diabo, localizado no município de Teodoro Sampaio e em (B): a Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista.

Espécie vegetal

Para a condução dos experimentos, utilizamos sementes de ingá-feijão (Fabaceae: *Inga marginata*). A espécie é encontrada em diversas fitofisionomias dentro do domínio Mata Atlântica, em matas ciliares, na floresta ombrófila e na floresta estacional semidecidual. Espécie de crescimento lento e copa globosa, frutifica na estação chuvosa. Seus frutos, verde amarelados quando maduros, deiscentes do tipo vagem, apresentam várias sementes circulares recalcitrantes envoltas por um arilo branco. Espécie heliófita, cuja germinação ocorre em até 30 dias após o plantio, em taxa de 80%. Apresenta dispersão zoocórica e hidrocórica, sendo seus frutos consumidos por diversas espécies animais (Carvalho, 2006; Lorenzi, 2009).

Para a delimitação da espécie dos experimentos, utilizamos como critério ser uma planta comumente encontrada na Mata Atlântica e cujas sementes fossem dispersadas pelos três grupos de MLP. Utilizamos como critério complementar, *I. marginata* possuir sementes grandes, que permitissem o acompanhamento de seu destino (Média±Erro Padrão; comprimento: $1,0\pm0,2$ cm; largura: $0,8\pm0,1$ cm) (este estudo). Além disso, é uma espécie com boas taxas de germinação, sem dormência e que não necessita de condições específicas para germinação.

A partir disso, coletamos em campo, frutos maduros recém caídos, provenientes de diferentes indivíduos, na área de vida dos três grupos. Dos frutos, abertos manualmente, retiramos as sementes que foram em seguida tratadas. Realizamos o teste de viabilidade das sementes por meio de imersão em água por um período de três horas. As sementes que apresentaram maior densidade e consequentemente decantaram foram selecionadas. As que flutuaram sugerindo baixa qualidade fisiológica foram descartadas. Em seguida, limpamos as sementes em água corrente e retiramos resquícios de arilo, a fim de que não interferissem na taxa de germinação das sementes. Por fim, deixamos as sementes à sombra por um período de vinte e quatro horas, para retirar o excesso de umidade. Por serem sementes recalcitrantes, com baixa longevidade e de curto armazenamento (Carvalho, 2006), no dia seguinte ao processamento, iniciamos a montagem dos experimentos.

Execução dos experimentos

Montamos os experimentos em campo em janeiro de 2020, seguindo três tratamentos: (1) dispersadas via MLP; (2) sementes aleatoriamente dispersadas e (3) sementes depositadas sob

a árvore-mãe. Na área de vida de cada um dos grupos, para os tratamentos (1) e (2) depositamos três sementes de *I. marginata* em vinte pontos. Optamos por depositar três sementes por corresponder a média de sementes/fezes de *I. marginata* encontrada nas defecções dos MLPs (este estudo). No tratamento (3), depositamos vinte sementes abaixo de três árvores da espécie. Assim, utilizamos 60 sementes/tratamento, 180 sementes/área e um total de 540 sementes. Todos os experimentos foram protegidos com gaiolas de exclusão de vertebrados, com dimensão de 15x15x10cm, feitas de telas de arame (malha 0,5" X Fio 24) e fixadas no solo por meio de estacas de metal, dispostas uma em cada lado (Brodie *et al.* 2009). A malha utilizada nas gaiolas permitia a entrada e saída de insetos, mas não possibilitava a passagem de vertebrados. Para viabilizar o monitoramento das plântulas, amarramos as sementes com uma linha de nylon transparente de aproximadamente 25 cm que terminava em um pedaço de papel colorido com um número que a identificava (Muñoz Lazo *et al.* 2011).

No tratamento (1) depositamos as sementes em coordenadas que já haviam sido salvas, por serem locais de defecção do MLP. O objetivo desse tratamento foi simular a dispersão realizada pela espécie. As sementes que utilizamos não foram obtidas das fezes dos MLPs por dois motivos. Primeiramente, pois seria difícil conseguir a quantidade necessária de sementes de *I. marginata* para montar os experimentos. Em segundo lugar, porque apesar de que a passagem da semente pelo trato digestório dos MLPs possa influenciar a germinação (Alcolea, 2016), consideramos este efeito mínimo, como mostrado em Fuzzessy *et al.* (2016), em que primatas que incluem insetos em sua dieta não têm um efeito significativo na porcentagem ou no tempo de germinação das sementes.

Em metade dos experimentos do tratamento (1) depositamos as sementes a nível do solo. Na outra metade dos experimentos simulamos um evento de diplocoria. Para isso, enterramos as três sementes do tratamento, uma em cada profundidade (1, 3 e 5 cm), a fim de avaliar se o enterramento por besouros coprófagos influenciaria no sucesso de estabelecimento das plântulas. Para isso, as gaiolas deste tratamento foram dispostas de forma pareada, onde cada gaiola com três sementes depositadas a nível do solo foi disposta ao lado de uma gaiola com três sementes enterradas.

No tratamento (2) depositamos as sementes em coordenadas aleatórias. Para isso utilizamos imagens de satélite da área de vida de cada grupo, sobre a qual dispomos grades com quadrantes de 100 X 100 m (1ha) para o Parque Estadual e para a Fazenda Rio Claro. A cada quadrante foi atribuído um número sequencial. Em seguida tabulamos e permutamos esses números ao acaso usando a função *sample* no R (R Development Core Team, 2020). Os

vinte primeiros números gerados foram extraídos e a coordenada geográfica central dos quadrantes obtidas. Já no tratamento (3), depositamos 20 sementes abaixo de três árvores da mesma espécie, de modo que todas as sementes ficassem agrupadas em uma única gaiola de exclusão sob cada árvore. O objetivo de agrupá-las em uma única gaiola foi simular a alta densidade de sementes abaixo da árvore-mãe. Reforçando a alta densidade no tratamento, ao redor dos experimentos, havia também frutos e sementes de *I. marginata* caídos das árvores.

Para relacionar o estabelecimento das plântulas com características do micro-habitat, em cada um dos pontos amostrados dos três tratamentos, medimos a cobertura de dossel e a altura da serapilheira. A cobertura de dossel foi obtida por meio de um densiômetro esférico, onde foi contabilizado quantos quartos dos vinte e quatro quadrantes estavam cobertos pela copa. O valor foi multiplicado por 1,04 derivando assim, a estimativa de cobertura em porcentagem (Sugunama *et al.* 2008). Em seguida, as medidas foram repetidas nos outros três pontos cardeais e a partir disso, obtivemos um valor médio de cobertura.

Em janeiro de 2021, após um ano, realizamos a vistoria dos experimentos, onde medimos e contamos o número de mudas que sobreviveram para posterior comparação entre tratamentos e áreas. Para testar se as características do micro-habitat observado nos locais de deposição do MLP eram iguais ao esperado pelo acaso, no tratamento aleatório, utilizamos testes de qui-quadrado. Para analisar qual ou quais fatores melhor explicaram a sobrevivência das plântulas conduzimos GLMMs (modelos lineares generalizados mistos) com distribuição binomial. Para analisar qual ou quais fatores explicariam a altura das plântulas utilizamos LMMs (modelos lineares mistos). Para isso, consideramos o tipo de experimento, a profundidade de enterramento, a cobertura de dossel e a altura de serapilheira como fatores fixos e área e gaiola como fatores aleatórios.

Dividimos as análises em duas partes, onde realizamos uma primeira GLMM (cuja variável resposta era sobrevivência) e uma LMM (com altura como variável resposta) considerando apenas experimentos nos quais as sementes foram depositadas a nível do solo. Posteriormente conduzimos as mesmas análises (GLMM e LMM) apenas com as sementes do tratamento direcionado, dessa vez, com a adição do efeito do enterramento. Seleccionamos os melhores modelos de acordo com o critério de informação de Akaike, considerando o menor valor de AIC (Akaike, 1973). Quando dois ou mais modelos apresentaram valores de AIC <2, utilizamos como critério adicional o nível de complexidade, onde modelos mais simples são preferíveis a modelos mais complexos. Por fim utilizamos a função *simulateResiduals* do pacote DHARMA para avaliar a adequação dos nossos dados aos melhores modelos, em função da análise dos resíduos e da normalidade, uniformidade e dispersão (Hartig, 2022).

Fixamos o número de simulações geradas pela função como 1.000, para todos os modelos testados, a fim de diminuir erros estocásticos e obter maior estabilidade nos dados simulados. Conduzimos as análises no programa R (R Development Core Team, 2020).

4.3 Resultados

Das 540 sementes, 14,26% (n=77) sobreviveram até o estágio de plântula após um ano (Figura 2). Nenhuma plântula do tratamento sem dispersão sobreviveu. A taxa de sobrevivência no tratamento aleatório foi de 3,88% (n=7) e no tratamento com dispersão pelo MLP, sem dispersão secundária, de 6,66% (n=6). Com a adição de uma segunda fase, a taxa de sobrevivência do tratamento com dispersão pelo MLP variou de 30% (n=9) a 93,33% (n=28) de acordo com a profundidade de enterramento: sementes enterradas a 3 e 5 cm apresentaram maior sobrevivência que sementes enterradas a 1 cm. A altura média das plântulas, considerando todos os tratamentos foi de $16,7 \pm 0,4$ cm (Tabela 1).



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.

Tabela 1. Número e altura média das plântulas sem enterramento das sementes e com enterramento de 1, 3 e 5 cm. Experimentos para a floresta contínua sem e com efeito de borda no Parque Estadual do Morro do Diabo e para a mata ciliar da Fazenda Rio Claro. *n_s indica o número de sementes e **n_t o número total de sementes por tratamento em cada área.

			Floresta contínua	Floresta contínua com efeito de borda	Mata ciliar
Número de plântulas que sobreviveram	Dispersão aleatória	Sem enterramento	0 (*n _s =0/**n _t =60)	1,66% (n _s =1/n _t =60)	10% (n _s =6/n _t =60)
		Sem enterramento	3,33% (n _s =1/n _t =30)	10% (n _s =3/n _t =30)	6,66% (n _s =2/n _t =10)
	Dispersão via	1 cm	10% (n _s =1/n _t =10)	40% (n _s =4/n _t =10)	40% (n _s =4/n _t =10)
	MLP	3 cm	100% (n _s =10/n _t =10)	90% (n _s =9/n _t =10)	90% (n _s =9/n _t =10)
		5 cm	90% (n _s =9/n _t =10)	90% (n _s =9/n _t =10)	90% (n _s =9/n _t =10)
	Depositadas				
	abaixo da árvore-mãe	Sem enterramento	0 (n _s =0/n _t =60)	0 (n _s =0/n _t =60)	0 (n _s =0/n _t =60)
Altura média das plântulas (cm)	Dispersão aleatória	Sem enterramento	-	15	7
		Sem enterramento	15	13	8
	Dispersão via	1 cm	16	14,3	8,5
	MLP	3 cm	16,9	13,1	8,7
		5 cm	16,7	13	7,9
	Depositadas				
	abaixo da árvore-mãe	Sem enterramento	-	-	-

Os micro-habitats de deposição pelo MLP apresentaram maior cobertura de dossel (floresta contínua e com efeito de borda: 90,8%; 83,85%; mata ciliar: 71,26%; $gl=38$; $\chi^2=75,8$; $P<0,0001$) e igual altura de serapilheira (floresta contínua e com efeito de borda: 5,39 cm; 4,25 cm; mata ciliar: 3,1 cm; $gl=38$; $\chi^2=6,15$; $P=0,9$) do que os micro-habitats aleatórios (dossel: floresta contínua e com efeito de borda: 81,38%; 76,79%; mata ciliar: 62,16%) (serapilheira: floresta contínua e com efeito de borda: 5,2 cm; 4,02 cm; mata ciliar: 3,03 cm) (Figura 3). A cobertura de dossel ($F=121,11$; $P<0,0001$) e a altura da serapilheira ($F=45,22$; $P<0,0001$) foram maiores na floresta contínua.

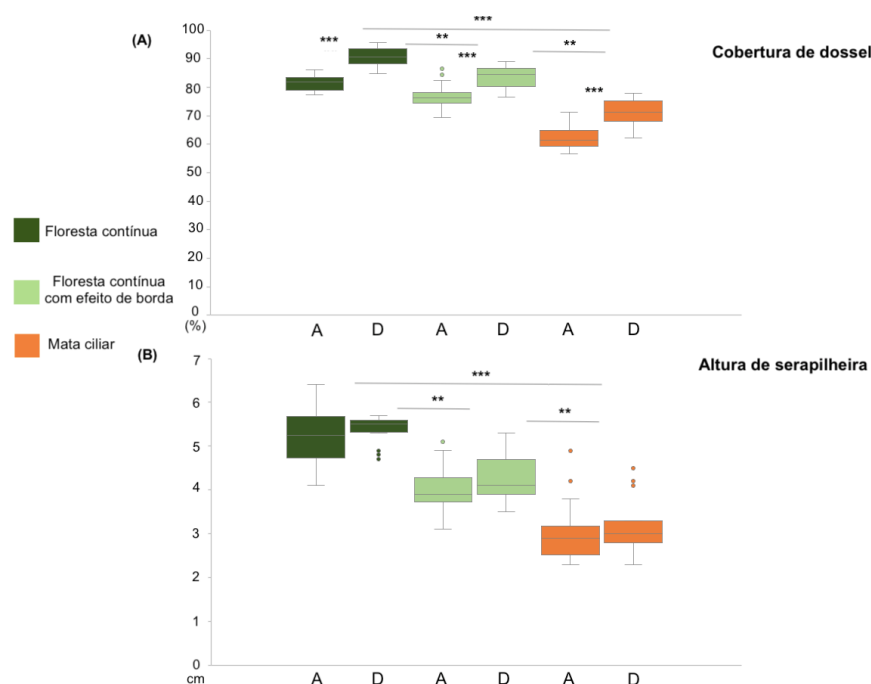


Figura 3. Comparação entre a cobertura de dossel (%) (A) e a altura de serapilheira (cm) (B) entre os tratamentos aleatório e direcionado (A e D, respectivamente) para a floresta contínua do Parque Estadual do Morro do Diabo e para a mata ciliar da Fazenda Rio Claro. Asteriscos indicam significância estatística, sendo ** $P<0,01$ e *** $P<0,0001$.

O melhor modelo de sobrevivência das plântulas, considerando apenas a dispersão primária foi o que incluiu tipo de experimento e altura de serapilheira ($AIC=142$; $\Delta AIC=0$). Com a adição de uma segunda fase, todos os melhores modelos de sobrevivência foram os que consideraram profundidade de enterramento (PE). O modelo mais simples (apenas com PE) foi o que melhor explicou a sobrevivência das mudas ($AIC=134,2$; $\Delta AIC=0$) (Tabela 2).

Tabela 2. Seleção de modelos a partir do critério de informação de Akaike (AIC) e da análise de resíduos (testes de Kolmogorov-Smirnov, dispersão e *outlier*), com base em modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), com modelos de **sobrevivência** de plântulas de *Inga marginata* (N=540), em três áreas de vida de grupos de mico-leão-preto. Modelos com $\Delta AIC < 2$ são igualmente plausíveis. Destacamos em negrito, o(s) melhor(es) modelo(s).

Sobrevivência das plântulas					
Modelos	AIC	ΔAIC	Análise de resíduos		
			KS	Dispersão	Outlier
Nulo	206,2	64,2	-	-	-
Tipo de experimento	154,5	12,5	-	-	-
Cobertura de dossel	147,6	5,6	-	-	-
Altura de serapilheira	145,1	3,1	-	-	-
Tipo de experimento + cobertura de dossel	147	5	-	-	-
Tipo de experimento + altura de serapilheira	142	0	0,75	0,72	1
Cobertura de dossel + altura de serapilheira	144,4	2,4	-	-	-
Tipo de experimento + cobertura de dossel + altura de serapilheira	147,4	5,4	-	-	-
Sobrevivência das plântulas com enterramento das sementes					
Modelos	AIC	ΔAIC	Análise de resíduos		
			KS	Dispersão	Outlier
Nulo	250,1	115,9	-	-	-
Profundidade de enterramento	134,2	0	0,25	0,38	1
Cobertura de dossel	222,8	88,6	-	-	-
Altura de serapilheira	222,6	88,4	-	-	-
Profundidade de enterramento + cobertura de dossel	135,7	1,5	-	-	-
Profundidade de enterramento + altura de serapilheira	136,1	1,9	-	-	-
Cobertura de dossel + altura de serapilheira	222,6	88,4	-	-	-
Profundidade de enterramento + cobertura de dossel + altura de serapilheira	135,9	1,7	-	-	-

Em um cenário de dispersão em uma fase tivemos dois melhores modelos de altura das plântulas, os quais incluíram tipo de experimento e cobertura de dossel como variáveis preditoras (Modelo 1: AIC=84,7; Δ AIC 1,6; Modelo 2: AIC=83,1; Δ AIC=0). Um dos modelos incluiu também cobertura de dossel. Com a adição do efeito de dispersão secundária, o melhor modelo de altura foi formado por cobertura de dossel e altura de serapilheira (AIC=327,5; Δ AIC=0), com a exclusão, portanto, de tipo de experimento (Tabela 3). A análise dos resíduos de sobrevivência (Figura S2) e de altura (Figura S3) mostrou que nossos dados observados em campo eram compatíveis com as suposições dos melhores modelos.

Tabela 3. Seleção de modelos a partir do critério de informação de Akaike (AIC) e da análise de resíduos (testes de Kolmogorov-Smirnov, dispersão e *outlier*), com base em modelos lineares mistos (LMMs), com modelos de **altura** de plântulas de *Inga marginata* (N=540), em três áreas de vida de grupos de mico-leão-preto. Modelos com Δ AIC <2 são igualmente plausíveis. Destacamos em negrito o(s) melhor(es) modelo(s).

Altura das plântulas					
Modelos	AIC	Δ AIC	Análise de resíduos		
			KS	Dispersão	Outlier
Nulo	147,5	64,4	-	-	-
Tipo de experimento	104	20,9	-	-	-
Cobertura de dossel	97,6	14,5	-	-	-
Altura de serapilheira	98	14,9	-	-	-
Tipo de experimento + cobertura de dossel	84,7	1,6	0,09	0,67	1
Tipo de experimento + altura de serapilheira	98,8	15,7	-	-	-
Cobertura de dossel + altura de serapilheira	96,3	13,2	-	-	-
Tipo de experimento + cobertura de dossel + altura de serapilheira	83,1	0	0,29	0,73	1
Altura das plântulas com enterramento das sementes					
Modelos	AIC	Δ AIC	Análise de resíduos		
			KS	Dispersão	Outlier

Nulo	452,7	125,2	-	-	-
Profundidade de experimento	338,1	10,6	-	-	-
Cobertura de dossel	338,8	11,3	-	-	-
Altura de serapilheira	332,9	5,4	-	-	-
Profundidade de enterramento + cobertura de dossel	337,7	10,2	-	-	-
Profundidade de enterramento + altura de serapilheira	332,4	4,9	-	-	-
Cobertura de dossel + altura de serapilheira	327,5	0	0,49	0,95	1
Profundidade de enterramento + cobertura de dossel + altura de serapilheira	330,8	3,3	-	-	-

4.4 Discussão

O micro-habitat de deposição das sementes pelo MLP apresentou maior cobertura de dossel e igual altura de serapilheira que os locais aleatórios, sustentando parcialmente nossa primeira hipótese. O sucesso de recrutamento das plântulas foi maior para as sementes dispersadas, tanto do tratamento aleatório, quanto do tratamento com dispersão pelo MLP, do que para sementes depositadas sob a árvore-mãe, validando nossa segunda hipótese. A sobrevivência das plântulas foi significativamente maior com o enterramento das sementes, sobretudo a profundidades de 3 e 5 cm, o que corroborou com nossa terceira hipótese. Assim, a dispersão realizada pelo MLP seguida pela dispersão secundária direcionou as sementes de forma não randômica para micro- habitats adequados e previsíveis.

Diferentes estudos têm mostrado que, em ambientes heterogêneos, a dispersão biótica pode resultar na deposição em locais não aleatórios onde o estabelecimento e o crescimento de plântulas são maiores (Howe; Smallwood 1982; Howe, 1999; Wenny, 2001; Russo; Augspurger 2004, Lambert; Chapman 2005; Muller-Landau; Hardesty 2005; Beckman; Rogers, 2013). Em nosso estudo, os três grupos de MLP, independente da área, dispersaram sementes em micro- habitats de forma não aleatória em relação à cobertura do dossel. Nos

locais de deposição pelo MLP, a cobertura de dossel foi maior do que esperado pelo acaso. Além disso, nossos melhores modelos de altura das plântulas incluíram cobertura de dossel como fator preditor (sem e com enterramento). Por se tratar de uma espécie de primata arborícola, tais resultados podem estar relacionados a utilização de árvores com copas mais densas, e possivelmente mais conectadas, para deslocamento dos MLPs nas áreas. Copas mais densas fornecem um melhor substrato horizontal para espécies cujo movimento nos estratos inferiores é frequentemente arriscado e custoso energeticamente (Makin *et al.* 2012). Consequentemente, a quantidade de chuva de sementes que um determinado local recebe, pode depender diretamente do dossel acima (McLean *et al.* 2016). Em nosso estudo, os MLPs direcionaram as sementes dispersadas para locais com maior cobertura de dossel.

Não encontramos diferença na altura da serapilheira entre os locais de defecação pelos MLPs e os locais aleatórios. Sabe-se que a espessura da serapilheira em florestas é influenciada pela produção e velocidade de decomposição desta no solo (Portela; Santos, 2007). O padrão de deposição introduz heterogeneidade temporal e espacial, influenciando a germinação das sementes, a emergência e o estabelecimento das plântulas (Faccelli; Pickett, 1993, Martins; Rodrigues, 1999). Em florestas semidecíduas, como as do nosso estudo, a serapilheira é composta sobretudo por folhas, que na estação seca se depositam em maior quantidade (Morellato, 1995). Tendo em vista que realizamos a montagem dos experimentos durante a estação chuvosa, é provável que a quantidade depositada nesse período não fosse suficiente para evidenciar diferenças entre tratamentos. Por outro lado, a variável altura de serapilheira esteve presente no melhor modelo de sobrevivência das plântulas na dispersão em uma fase e nos melhores modelos de altura das plântulas com dispersão em uma e duas fases. Assim, mesmo que não tenha sido possível detectar diferença entre os tratamentos (provavelmente devido a limitações metodológicas), a serapilheira exerceu um efeito positivo no estabelecimento das plântulas. Plântulas que se desenvolveram em locais com mais serapilheira tiveram maior probabilidade de sobrevivência e cresceram mais do que sementes depositadas em micro-habitats com menos serapilheira.

A sobrevivência das plântulas dos tratamentos aleatório e com dispersão pelo MLP, embora baixa e igual entre si, para sementes dispersadas a nível do solo e enterradas a 1 cm, foi maior que a sobrevivência de sementes aleatoriamente dispersadas e depositadas abaixo da árvore-mãe. Resultado similar ao encontrado por Razafindratsima & Dunham (2015) e já esperado, uma vez que, mover sementes para longe da árvore parental, diminui a mortalidade dependente de densidade em diferentes estágios de vida das plantas (Janzen, 1970; Conell, 1971; Clark; Clark, 1994; Schupp *et al.* 2010; Terborgh, 2012). Em compensação, quase todas

as sementes enterradas a 3 e 5 cm sobreviveram, com elevadas taxas de recrutamento (390%). Reconhecidamente, a dispersão secundária aumenta a probabilidade de germinação e o sucesso de estabelecimento das plântulas, uma vez que diminui a chance de predação das sementes (Dunham, 2001; Andresen; Levey, 2004; Santos-Heredia *et al.* 2010; Feer *et al.* 2013). Por outro lado, sementes enterradas muito profundamente podem encontrar barreiras fisiológicas para a germinação e emergência das plântulas (Pearson *et al.* 2002; Andresen; Fer, 2005; Beaune *et al.* 2012; Culot *et al.* 2018).

Nossos resultados indicam que o enterramento das sementes de *I. marginata*, entre 3 e 5 cm representam a condição ideal para a espécie: tais profundidades são suficientes para evitar que as sementes sejam predadas por invertebrados, ao mesmo tempo que não limitam a germinação. Vertebrados, particularmente roedores, são considerados os principais predadores de sementes em diferentes habitats (Hulme, 2002). No entanto, em nosso estudo, a maior parte das plântulas cujas sementes foram depositadas a nível do solo não sobreviveram. Como todos os experimentos foram protegidos com gaiolas de exclusão de vertebrados, a elevada mortalidade provavelmente está relacionada a predação de sementes por invertebrados. De fato, o papel dos invertebrados enquanto predadores de sementes pode ser frequentemente subestimado (Culot *et al.* 2009). Para sementes pequenas, com pouca matéria fecal e que são depositadas de forma mais dispersa do que agregada, como no caso do gênero *Leontopithecus* (Lapenta, 2006), invertebrados podem estar desempenhando um importante papel na predação das sementes.

Assim, a profundidade de enterramento das sementes parece desempenhar um importante papel no pós-dispersão, corroborando o descrito em outros estudos (Andresen, 2001; Andresen; Fer, 2005; Santos-Heredia *et al.* 2010). A profundidade que encontramos coincide com a profundidade de enterramento (média 4 ± 2 cm) realizada por besouros coprófagos para sementes dispersadas primariamente pelos MLPs (Zangarini, dados não publicados), por *Saguinus* spp. (média 3,5 cm) (Culot *et al.* 2009) e por espécies maiores de primatas (Estrada; Coates-Estrada, 1991). A importância de besouros coleópteros no processo de dispersão secundária é bem conhecida (Estrada; Coates-Estrada, 1991; Vulinec, 2000; Andresen, 2002; Vander Wall *et al.* 2005; Santos-Heredia; Andresen, 2014). Por se tratar de um grupo amplamente distribuído na região tropical, frequentemente integram sistemas de diplocoria com primatas (Andresen; Levey, 2004; Vander Wall; Longland, 2004; Santos-Heredia *et al.* 2010; Culot *et al.* 2018).

No entanto, o efeito do enterramento das sementes varia entre espécies (Andresen; Fer, 2005; Culot *et al.* 2015), o que está relacionado tanto às diferenças nos requerimentos de

luminosidade para germinação, tamanho da semente, quanto a morfologia funcional das mudas (Culot *et al.* 2018). Para *I. marginata*, o enterramento das sementes levou a um melhor estabelecimento, que foi traduzido em um expressivo aumento na sobrevivência das plântulas. Diferentes estudos têm mostrado que o efeito conjunto da dispersão primária por primatas e a dispersão secundária por escarabeídeos exercem um importante papel na sobrevivência de plântulas (Estrada; Coates-Estrada, 1991; Vulinec, 2000; Vander Wall *et al.* 2005; Beaune *et al.* 2012; Santos- Heredia; Andresen, 2014; Griffiths *et al.* 2015; Urrea-Galeano *et al.* 2019).

A cobertura de dossel nos micro-habitats de deposição pelo MLP foi maior que o observado nos locais aleatórios, o que simultaneamente a maior sobrevivência das plântulas sugere que a dispersão realizada pela espécie direciona as sementes para micro-habitats mais propícios a sua sobrevivência e recrutamento. Adicionalmente, a presença de dispersão em duas fases aumentou significativamente a sobrevivência das plântulas, protegendo-as da predação por invertebrados. Assim, o sistema diplocórico formado em nosso estudo pelos MLPs e por besouros coprófagos potencialmente caracteriza uma dispersão direcionada. Por um lado, a dispersão secundária tem potencial para direcionar as sementes para locais específicos que beneficiam o recrutamento das plântulas. Por outro lado, como a dispersão secundária não pode ocorrer sem a prévia contribuição de um dispersor primário, destacamos a importância de se considerar o papel tanto de dispersores primários, quanto de dispersores secundários na compreensão do processo de dispersão.

4.5 Conclusões

O sistema diplocórico aqui avaliado (MLP e besouros coprófagos) potencialmente caracteriza uma dispersão direcionada. A importância de primatas no processo de dispersão de sementes é bem conhecida, porém ainda pouco sabemos sobre o pós-dispersão, particularmente em longo prazo. Como o pós-dispersão influencia em grande parte a eficácia de um dispersor primário de sementes, integrar dados de dispersão secundária pode ser particularmente relevante na compreensão do efeito dos frugívoros como dispersores na comunidade vegetal.

4.6 Referências

Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B. N. & Csaki, F. (Eds.), Second international symposium on information theory. Budapest: Akademiai Kiado. pp. 267- 281.

- Alcolea, M. (2016). *Dispersão de sementes pelo mico-leão-preto, Leontopithecus chrysopygus (Primates, Callitrichidae) em um fragmento de Mata Atlântica* (Final Graduation Work). Retrieved from Repositório Institucional Unesp. (Accessed in 18 April 2020).
- Andresen, E. (2001). Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **17**(1), 61- 78.
- Andresen, E. (2002). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as a secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, **27**, 257- 270.
- Andresen, E. & Levey, D. J. (2004). Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, **139**(1), 45- 54.
- 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.
- Beaune, D., Bollache, L., Bretagnolle, F. & Fruth, B. (2012). Dung beetles are critical in preventing post-dispersal seed removal by rodents in Congo rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **28**(5), 507- 510.
- Beckman, N. G. & Rogers, H. S. (2013). Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: interactions within the seedscape. *Biotropica*, **45**, 666- 681.
- Briggs, J. S., Vander Wall, S. B. V. & Jenkins, S. H. (2009). Forest rodents provide directed dispersal of Jeffrey pine seeds. *Ecology*, **90**(3), 675- 687.
- Brodie, J. F., Helmy, O. E., Brockelman, W. Y. & Maron, J. L. (2009). Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications*, **19**, 854- 863.
- Carvalho, P. E. R. (2006). Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, **2**, 627p.
- Chapman, C. A. & Dunham, A. E. (2018). Primate Seed Dispersal and Forest Restoration: An African Perspective for a Brighter Future. *International Journal of Primatology*, **39**(3), 427- 442.
- Cintra, R. (1997). Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, **13**(5), 641- 658.

- 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.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. In: P. J. Den Boer, and G. R. Gradwell (Eds). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 298- 312.
- Culot, L., Huynen, M.-C., Gerard, P. & Heymann, E. W. (2009). Short-term post-dispersal fate of seeds defecated by two small primate species (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*) in the Amazonian forest of Peru. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 229- 238.
- Culot, L., Huynen, M.-C., & Heymann, E. W. (2015). Partitioning the relative contribution of one-phase and two-phase seed dispersal when evaluating seed dispersal effectiveness. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**(2), 178- 186.
- 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.
- Donatelli, R. J., Costa, T. V. V. & Ferreira, C. D. (2004). Dinâmica da avifauna em fragmento de mata na Rio Claro Farm, Lençóis Paulista, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**(1), 97- 114.
- Duncan, R. S. & Chapman, C. A. (1999). Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agricultural in tropical Africa. *Ecological Applications*, **9**, 998- 1008.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1991). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **7**(4), 459- 474.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **5**, 1- 32.
- Feer, F. (1999). Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 129- 142.
- Feer, F., Ponge, J. F., Jouard, S. & Gomez, D. (2013). Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological Research*, **28**(1), 93- 102.
- Frazer, G. W., Canham, C. D. & Lertzman, K. P. (1999). Gap light analyzer (GLA). Version 2.0. Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices

- from true-color fi-sheye potographs: users' manual and program documentation. Burnaby, BC, Canada: Simon Fraser University. 36p.
- 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**, 1069- 1080.
- Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., Beiroz, W., França, F., Tregidgo, D., & Barlow, J. (2015). Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecology*, **96**(6), 1607- 1619.
- Hartig, F. (2022). DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/DHARMA.pdf>. Acessado em 17/01/2022. 62 p.
- Hirsch, B. T., Kays, R., Pereira, V. E. & Jansen, P. A. (2012). Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. *Ecology Letters*. **15**, 1423- 1429.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201- 228.
- Howe, H. F., Schupp, E. W. & Westley, L. C. (1985). Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, **66**(3): 781- 791.
- Hulme, P. E. (2002). Seed-eaters: dispersal, destruction and demography. In: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford. pp. 257- 273.
- Janzen, D. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, **104**, 501- 528.
- Karubian, J.; Browne, L., Cabrebra, D.; Chambers, M. & Olivo, J. (2016). Relative influence of relatedness, conspecific density and microhabitat on seedling survival and growth of an animal-dispersed Neotropical palm, *Oenocarpus bataua*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **182**, 425- 438.
- Knogge, C. & Heymann, E. W. (2003). Seed dispersal by sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*: Diversity and characteristics of plant species. *Folia Primatologica*, **74**(1), 33- 47.
- Lambert, J. E. & Chapman, C. A. (2005). The fate of primate-dispersed seeds: Deposition patterns, dispersal distance, and implications for conservation. 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. 137- 150.

- Lapenta, M. J. (2006) Frugivoria, Dispersão Primária e Secundária de sementes consumidas por mico-leões-dourados (*Leontopithecus rosalia*) na Reserva Biológica União, RJ. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Loayza, A. P., Carvajal, D. E., García-Guzmán, P., Gutierrez, J. R. & Squeo, F. A. (2014). Seed predation by rodents results in directed dispersal of viable seed fragments of na endangered desert shrub. *Ecosphere*, **5**(4), 1- 9.
- Lorenzi, H. (2002). Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. 4ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, **1**, 368p.
- Lugon, A. P., Boutefeu, M., Bovy, E., Vaz-de-Mello, F. Z., Huynen, M.-C., Galetti, M. & Culot, L. (2017). Persistence of the effect of frugivore identity on post-dispersal seed fate: consequences for the assessment of functional redundancy. *Biotropica*, **49**(3), 293- 302.
- Makin, D. F., Payne, H. F., Kerley, G. I. & Shrader, A. M. (2012). Foraging in a 3-D world: how does predation risk affect space use of vervet monkeys?. *Journal of Mammalogy*, **93**(2), 422- 428.
- Martins, S. V. & Rodrigues, R. R. (1999.) Produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista brasileira de Botânica*, **22**(3), 405- 412.
- McLean, K. A., Trainor, A. M., Asner, G. P., Crofoot, M. C., Hopkins, M. E., Campbell, C. J., Martin, R. E., Knapp, D. E. & Jansen, P. A. (2016). Movement patterns of three arboreal primates in a Neotropical moist forest explained by LiDAR-estimated canopy structure. *Landscape Ecology*, **31**(8), 1849- 1862.
- Morellato, L. P. C. (1995). As estações do ano na floresta. In: *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra* (L.P.C. Morellato & H.F. Leitão Filho, eds.). Editora da UNICAMP Campinas, pp. 37- 41.
- Muller-Landau, H. C. & Hardesty, B. D. (2005). Seed dispersal of woody plants in tropical forests: Concepts, examples, and future directions. In: D. Burslem, M. Pinard, and S. Hartley (Eds). *Biotic interactions in the tropics*, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 267- 309.
- Muñoz Lazo, F. J. J., Culot, L., Huynen, M.-C. & Heymann, E. W. (2011). Resting sites and seed dispersal by a mixed-species group of tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*, in the Amazonian rainforest of Peru. *International Journal of Primatology*, **32**, 223- 237.

- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F., Mullins, C. E. & Dalling, J. W. (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* **83**, 2798- 2807.
- Portela, R de C. & Santos, F. A. M. dos. (2007). Produção e espessura da serapilheira na borda e interior de fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes tamanhos, *Revista Brasileira de Botânica*, **30**(2), 271- 280.
- R Development Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Razafindratsima, O. H. & Dunham, A. E. (2015). Assessing the impacts of nonrandom seed dispersal by multiple frugivore partners on plant recruitment. *Ecology*, **96**(1), 24- 30.
- Russo, S. E. & Augspurger, C. K. (2004). Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, **7**, 1058- 1067.
- Santos-Heredia, C. & Andresen, E. (2014). Upward movement of buried seeds: another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, **30**(5), 409- 417.
- 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.
- Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, **107/108**, 15- 29.
- Schupp, E. W. & Fuentes, M. (1995). Spatial pattern of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267- 275.
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gomez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, **188**, 333- 353.
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gómez, J. M. (2017). A general framework for effectiveness concepts in mutualisms. *Ecology Letters*, **20**(5), 577- 590.
- Secretaria do Meio Ambiente & Instituto Florestal. (2006). *Plano de Manejo Parque Estadual do Morro do Diabo*. In: H. H. Faria (Ed.). 311p. Editora Viena.
- Sugunama, M. S., Torezan, J. M. D., Cavaleiro, A. L., Vanzela, A. L. L. & Benato, T. (2008). Comparando metodologias para avaliar a cobertura de dossel e a luminosidade no sub- bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. *Revista Árvore*, **32**(2), 377- 385.
- Terborgh, J. (2012). Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *American Naturalist*, **179**, 303- 314.

- Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., Coates, R., Ardila, F. M., Rojas, A. D., Ramos-Fernández, G. (2019). Horizontal seed dispersal by dung beetles reduced seed and seedling clumping, but did not increase short-term seedling establishment. *PLoS One*, **14**(10), 0224366.
- Vander Wall, S. B. & Longland, W. S. (2004). Diplochory: Are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology & Evolution*, **19**(3), 155- 161.
- Vander Wall, S. B., Kuhn, K. M. & Beck, M. J. (2005). Seed Removal, Seed Predation, and Secondary Dispersal. *Ecology*, **86**(3), 801- 806.
- Vulinec, K. (2000). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, **83**(3), 229- 241.
- Wenny, D. G. & Levey, D. J. (1998). Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 6204- 6207.
- Wenny, D. G. (2001). Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 51- 74.

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.

Apêndices

A. Capítulo 1

Table S1. Plant species dispersed by the black-lion-tamarin *Leontopithecus chrysopygus* considering the whole distribution area of the black lion tamarin, The São Paulo Atlantic Forest (SP Atlantic Forest), the non defaunated area (Morro do Diabo State Park) and the defaunated area (Rio Claro Farm).

Family	Plant Species	SP Atlantic Forest	Non defaunated area	Defaunated area
Acanthaceae	<i>Mendoncia velloziana</i>	X		
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	X	X	X
Annonaceae	<i>Annona emarginata</i>	X		
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i>	X	X	X
Araceae	<i>Philodendron</i> spp.	X	X	X
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i>	X	X	X
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i>	X		X
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i>	X		
Bromeliaceae	<i>Aechmea bromeliifolia</i>	X	X	
Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i>	X	X	
Bromeliaceae	<i>Aechmea nudicaulis</i>	X	X	
Burseraceae	<i>Protium spruceanum</i>	X		
Burseraceae	<i>Protium widgrenii</i>	X		
Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i>	X	X	
Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	X	X	
Cactaceae	<i>Pereskia aculeata</i>	X	X	X
Cactaceae	<i>Rhipsalis cereuscula</i>	X	X	
Cactaceae	<i>Rhipsalis teres</i>	X	X	X
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	X	X	X
Celastraceae	<i>Monteverdia cestrifolia</i>	X		X
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus dentatus</i>	X	X	
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	X		X
Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	X	X	X
Fabaceae	<i>Inga striata</i>	X	X	X
Loranthaceae	<i>Struthanthus vulgaris</i>	X		
Melastomataceae	<i>Miconia latecrenata</i>	X	X	
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i>	X	X	
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	X	X	
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	X	X	X
Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i>	X	X	
Moraceae	<i>Ficus enormis</i>	X	X	
Moraceae	<i>Ficus guaranitica</i>	X	X	X
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i>	X		X
Moraceae	<i>Ficus organensis</i>	X		
Moraceae	<i>Ficus tomentella</i>	X		
Moraceae	<i>Ficus trigona</i>	X		

Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	X	X	
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i>	X	X	X
Myrtaceae	<i>Campomanesia guaviroba</i>	X		X
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia blastantha</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia brasiliensis</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Eugenia hiemalis</i>	X		
Myrtaceae	<i>Eugenia ramboi</i>	X		
Myrtaceae	<i>Myrceugenia ovata</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Myrciaria cuspidata</i>	X	X	X
Myrtaceae	<i>Neomitranthes obscura</i>	X		X
Myrtaceae	<i>Plinia rivularis</i>	X	X	X
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Psidium cinereum</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Psidium myrtoides</i>	X	X	
Myrtaceae	<i>Syzygium cumini</i>	X	X	
Peraceae	<i>Pera glabrata</i>	X		X
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	X		X
Rhamnaceae	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	X	X	X
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	X	X	X
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	X	X	X
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	X		X
Santalaceae	<i>Phoradendron quadrangulare</i>	X		X
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	X	X	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	X	X	X
Vitaceae	<i>Cissus sulcicaulis</i>	X		

Table S2. List of mammal and bird species that share plant species with *Leontopithecus chrysopygus* in their diet considering the whole distribution area of the black lion tamarin, the São Paulo Atlantic Forest (SP Atlantic Forest), the non defaunated area (Morro do Diabo State Park) and the defaunated area (Rio Claro Farm).

Order	Animal Species	SP Atlantic Forest	Non defaunated area	Defaunated area
Primates	<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	X	X	X
Primates	<i>Alouatta guariba clamitans</i>	X	X	X
Primates	<i>Sapajus nigritus</i>	X	X	X
Artiodactyla	<i>Mazama gouazoubira</i>	X	X	X
Artiodactyla	<i>Pecari tajacu</i>	X	X	X
Carnivora	<i>Cerdocyon thous</i>	X	X	X
Carnivora	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	X	X	X
Carnivora	<i>Eira barbara</i>	X		X
Carnivora	<i>Nasua nasua</i>	X	X	
Carnivora	<i>Procyon cancrivorus</i>	X	X	X
Chiroptera	<i>Artibeus jamaicensis</i>	X	X	
Chiroptera	<i>Artibeus lituratus</i>	X	X	X
Chiroptera	<i>Artibeus obscurus</i>	X		
Chiroptera	<i>Artibeus planirostris</i>	X	X	X
Chiroptera	<i>Carollia perspicillata</i>	X	X	X
Chiroptera	<i>Glossophaga soricina</i>	X	X	X
Chiroptera	<i>Noctilio albiventris</i>	X	X	
Chiroptera	<i>Phyllostomus hastatus</i>	X	X	
Chiroptera	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	X		X
Chiroptera	<i>Sturnira lilium</i>	X	X	X
Didelphimorphia	<i>Didelphis albiventris</i>	X	X	X
Didelphimorphia	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	X	X	
Didelphimorphia	<i>Philander frenatus</i>	X	X	X
Perissodactyla	<i>Tapirus terrestris</i>	X	X	
Cuculiforme	<i>Guira guira</i>	X		X
Columbiforme	<i>Leptotila rufaxilla</i>	X		X
Craciformes	<i>Penelope superciliaris</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Antilophia galeata</i>	X		
Passeriforme	<i>Arremon flavirostris</i>	X		
Passeriforme	<i>Cacicus haemorrhous</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Camptostoma obsoletum</i>	X		X
Passeriforme	<i>Chiroxiphia caudata</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Cissopis leverianus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Coereba flaveola</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Conirostrum speciosum</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Cyanocorax cristatellus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Dacnis cayana</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Elaenia chiriquensis</i>	X		
Passeriforme	<i>Elaenia flavogaster</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Elaenia obscura</i>	X		
Passeriforme	<i>Empidonomus varius</i>	X		X
Passeriforme	<i>Euphonia chlorotica</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Euphonia violacea</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Furnarius rufus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Habia rubica</i>	X	X	X

Passeriforme	<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Hylophilus poicilotis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Icterus cayanensis</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Laniisoma elegans</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Lathrotriccus euleri</i>	X		X
Passeriforme	<i>Legatus leucophaeus</i>	X		
Passeriforme	<i>Manacus manacus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Megarynchus pitangua</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Mimus saturninus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Molothrus bonariensis</i>	X		
Passeriforme	<i>Myiarchus ferox</i>	X		X
Passeriforme	<i>Myiarchus swainsoni</i>	X		
Passeriforme	<i>Myiodynastes maculatus</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Myiophobus fasciatus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Myiozetetes similis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Nemosia pileata</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Pachyramphus validus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Pitangus sulphuratus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Procnias nudicollis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	X		X
Passeriforme	<i>Pyroderus scutatus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Ramphocelus carbo</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Saltator similis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Schiffornis virescens</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Setophaga pitaiayumi</i>	X		
Passeriforme	<i>Sporophila caerulescens</i>	X		
Passeriforme	<i>Tachyphonus coronatus</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Tangara cayana</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Tersina viridis</i>	X		X
Passeriforme	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	X		
Passeriforme	<i>Thamnophilus doliatus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Thlypopsis sordida</i>	X		X
Passeriforme	<i>Thraupis sayaca</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Tityra cayana</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Tityra inquisitor</i>	X		
Passeriforme	<i>Tolmomyias sulphureus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Trichothraupis melanops</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Turdus albicollis</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Turdus amaurochalinus</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Turdus leucomelas</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Turdus rufiventris</i>	X	X	X
Passeriforme	<i>Tyrannus melancholicus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Tyrannus savana</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Vireo olivaceus</i>	X	X	
Passeriforme	<i>Volatinia jacarina</i>	X		X
Passeriforme	<i>Xolmis cinereus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Xolmis velatus</i>	X		X
Passeriforme	<i>Zonotrichia capensis</i>	X	X	X
Piciforme	<i>Celeus flavescens</i>	X	X	X
Piciforme	<i>Colaptes campestris</i>	X	X	X
Piciforme	<i>Melanerpes flavifrons</i>	X	X	X
Piciforme	<i>Pteroglossus castanotis</i>	X		
Piciforme	<i>Ramphastos dicolorus</i>	X	X	
Piciforme	<i>Selenidera maculirostris</i>	X	X	
Trogoniforme	<i>Trogon rufus</i>	X	X	
Trogoniforme	<i>Trogon surrucura</i>	X	X	X

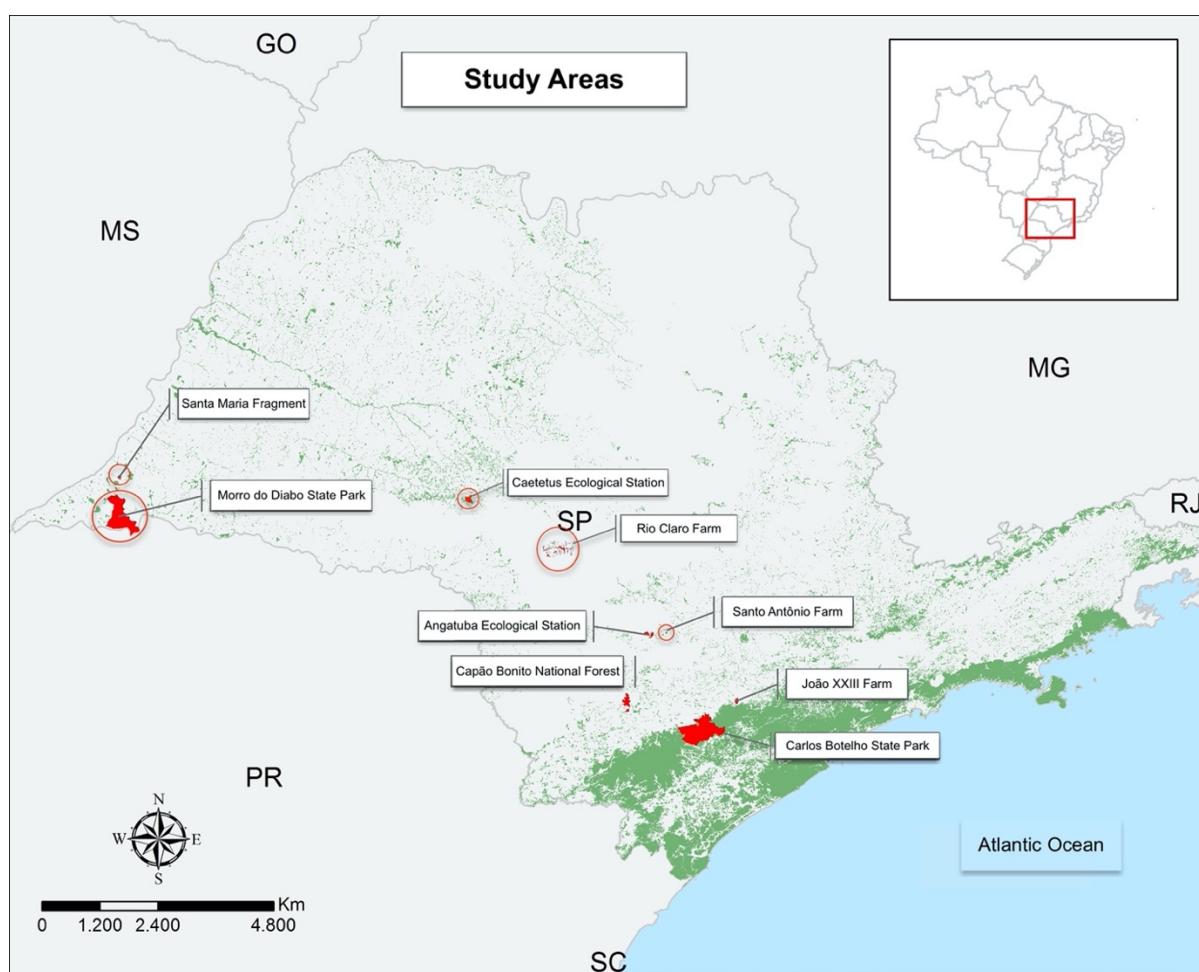


Figure S1. Occurrence areas of the black-lion-tamarin and within the red circles, the study areas in the São Paulo Atlantic Forest, Brazil.

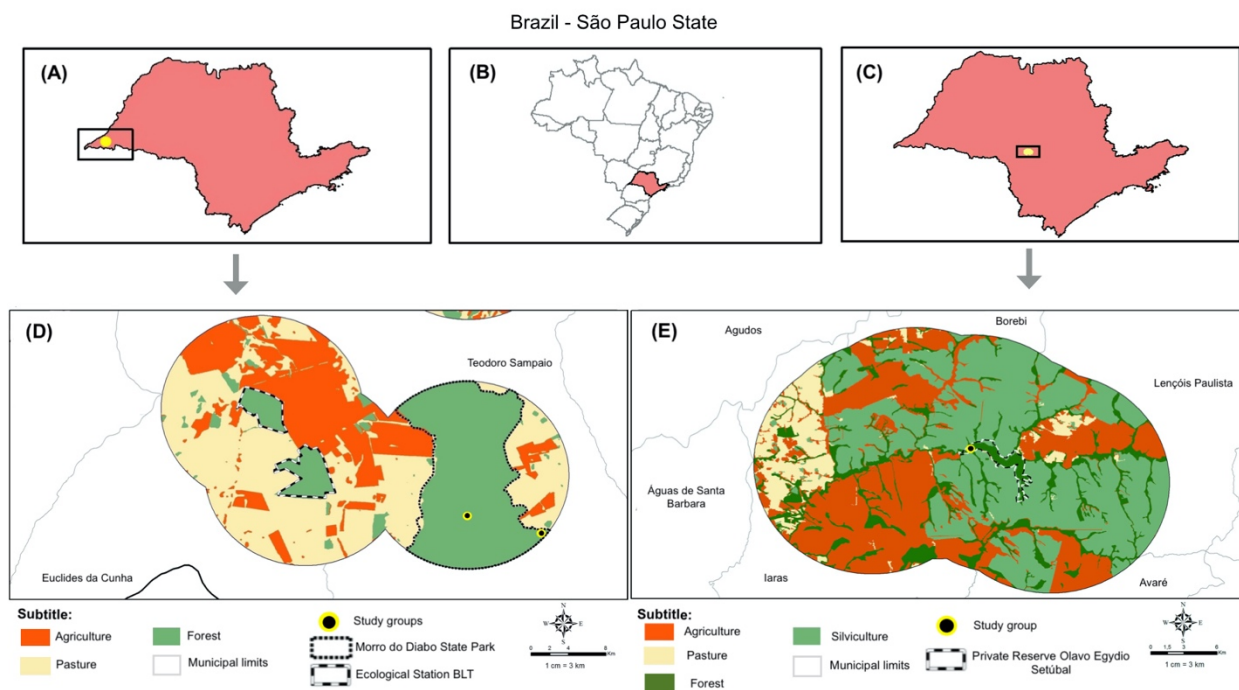


Figure S2. Morro do Diabo State Park – MDSP (A) and Rio Claro Farm – RCF (C), in São Paulo State, Brazil (B); Black-lion-tamarin study groups: in the MDSP (Teodoro Sampaio) (D), and in the RCF (Lençóis Paulista) (E).

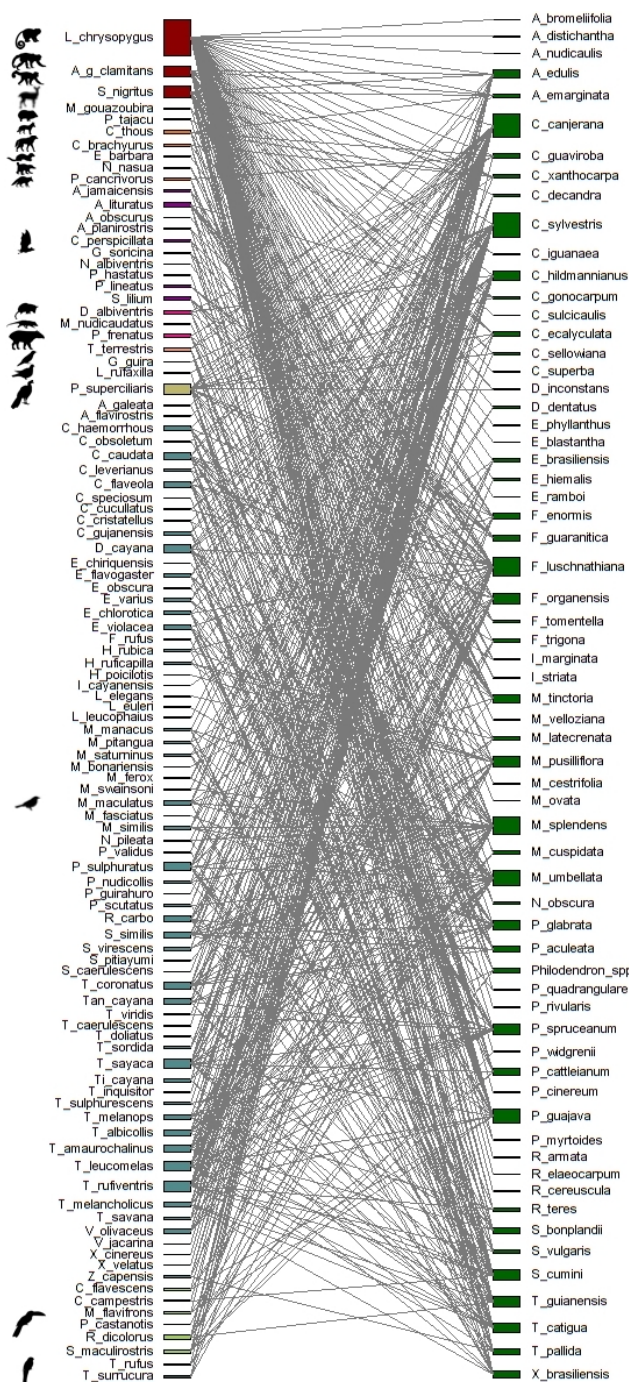


Figure S3. Network of mutualistic interactions, between plant species dispersed by the *Leontopithecus chrysopygus*, and other animal species found in the São Paulo Atlantic Forest. From top to bottom, the Orders of Primates, Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Didelphimorphia, Perissodactyla, Cuculiforme, Columbiforme, Craciformes, Passeriforme, Piciforme and Trogoniforme.

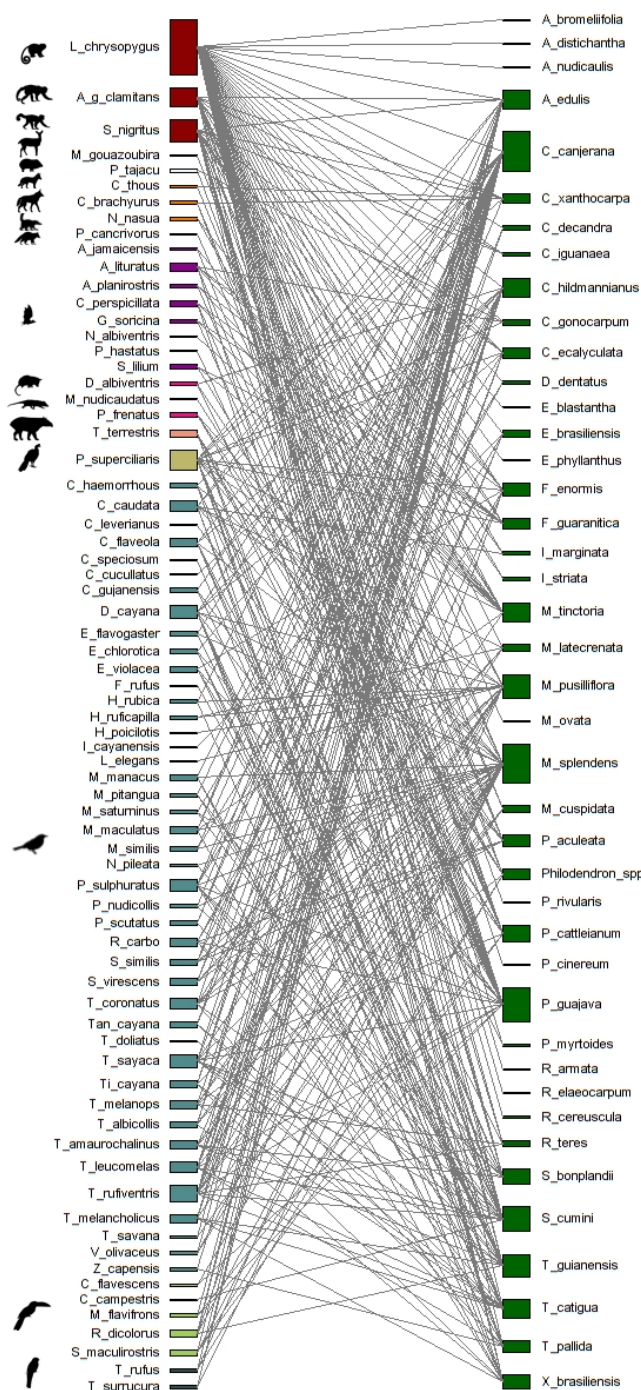


Figure S4. Network of mutualistic interactions, between plant species dispersed by the *Leontopithecus chrysopygus*, and other animal species found in the non defaunated area (Morro do Diabo State Park). From top to bottom, the Orders of Primates, Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Didelphimorphia, Perissodactyla, Craciformes, Passeriforme, Piciforme and Trogoniforme.

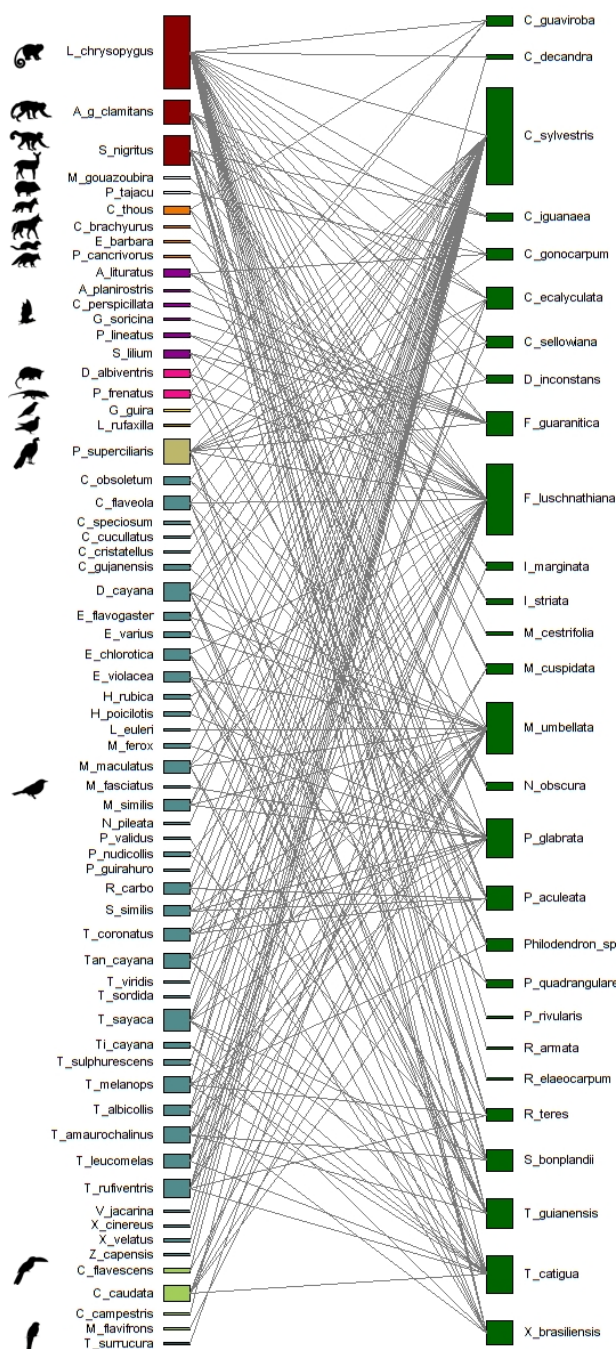


Figure S5. Network of mutualistic interactions between plant species dispersed by the *Leontopithecus chrysopygus* and other animal species found in the defaunated area (Rio Claro Farm). From top to bottom, the Orders of Primates, Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Didelphimorphia, Cuculiforme, Columbiforme, Craciformes, Passeriforme, Piciforme and Trogoniforme.

Table S3. Individual values, in descending order, of D-prime index (A) and Strength index (B), for the animal species in the São Paulo Atlantic Forest.

(A)		(B)	
D-prime index		Strength index	
Species	Value	Species	Value
<i>Artibeus obscurus</i>	0.57	<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	23.68
<i>Pteroglossus castanotis</i>	0.57	<i>Sapajus nigritus</i>	3.61
<i>Icterus cayanensis</i>	0.52	<i>Alouatta guariba clamitans</i>	2.43
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.48	<i>Penelope superciliaris</i>	2.03
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.44	<i>Turdus rufiventris</i>	1.76
<i>Cerdocyon thous</i>	0.39	<i>Turdus leucomelas</i>	1.33
<i>Thamnophilus doliatus</i>	0.38	<i>Chiroxiphia caudata</i>	1.25
<i>Pecari tajacu</i>	0.38	<i>Thraupis sayaca</i>	1.13
<i>Tapirus terrestris</i>	0.33	<i>Pitangus sulphuratus</i>	1.12
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.31	<i>Trichothraupis melanops</i>	1.08
<i>Euphonia violacea</i>	0.29	<i>Tapirus terrestris</i>	1.06
<i>Cissopsis leverianus</i>	0.29	<i>Selenidera maculirostris</i>	0.92
<i>Sturnira lilium</i>	0.28	<i>Cerdocyon thous</i>	0.92
<i>Didelphis albiventris</i>	0.27	<i>Artibeus lituratus</i>	0.9
<i>Trichothraupis melanops</i>	0.27	<i>Ramphocelus carbo</i>	0.87
<i>Schiffornis virescens</i>	0.27	<i>Euphonia violacea</i>	0.86
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	0.27	<i>Tachyphonus coronatus</i>	0.84
<i>Sapajus nigritus</i>	0.27	<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.82
<i>Alouatta guariba clamitans</i>	0.26	<i>Dacnis cayana</i>	0.8
<i>Artibeus planirostris</i>	0.26	<i>Coereba flaveola</i>	0.65
<i>Glossophaga soricina</i>	0.26	<i>Schiffornis virescens</i>	0.61
<i>Thlypopsis sordida</i>	0.25	<i>Euphonia chlorotica</i>	0.6
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	0.24	<i>Sturnira lilium</i>	0.58
<i>Selenidera maculirostris</i>	0.24	<i>Procyon cancrivorus</i>	0.54
<i>Conirostrum speciosum</i>	0.24	<i>Saltator similis</i>	0.51
<i>Myiophobus fasciatus</i>	0.24	<i>Ramphastos dicolorus</i>	0.48
<i>Artibeus lituratus</i>	0.23	<i>Tityra cayana</i>	0.47
<i>Philander frenatus</i>	0.23	<i>Turdus albicollis</i>	0.46
<i>Carollia perspicillata</i>	0.23	<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.44
<i>Euphonia chlorotica</i>	0.23	<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.43
<i>Laniisoma elegans</i>	0.23	<i>Tangara cayana</i>	0.41
<i>Hylophilus poicilotis</i>	0.23	<i>Philander frenatus</i>	0.4
<i>Noctilio albiventris</i>	0.22	<i>Didelphis albiventris</i>	0.37
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0.22	<i>Cacicus haemorrhous</i>	0.36
<i>Molothrus bonariensis</i>	0.21	<i>Cissopsis leverianus</i>	0.31
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	0.21	<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.31
<i>Elaenia chiriquensis</i>	0.21	<i>Myiozetetes similis</i>	0.3
<i>Trogon rufus</i>	0.21	<i>Tyrannus savana</i>	0.3
<i>Tityra cayana</i>	0.2	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0.3
<i>Chiroxiphia caudata</i>	0.2	<i>Pecari tajacu</i>	0.29
<i>Habia rubica</i>	0.2	<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	0.28
<i>Furnarius rufus</i>	0.2	<i>Manacus manacus</i>	0.28
<i>Mazama gouazoubira</i>	0.19	<i>Carollia perspicillata</i>	0.27
<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.19	<i>Pyroderus scutatus</i>	0.26
<i>Zonotrichia capensis</i>	0.19	<i>Vireo olivaceus</i>	0.26
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	0.19	<i>Thlypopsis sordida</i>	0.26
<i>Ramphocelus carbo</i>	0.18	<i>Megarynychus pitangua</i>	0.26
<i>Pyroderus scutatus</i>	0.18	<i>Zonotrichia capensis</i>	0.24
<i>Mimus saturninus</i>	0.18	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	0.24
<i>Nasua nasua</i>	0.18	<i>Habia rubica</i>	0.24
<i>Pachyramphus validus</i>	0.17	<i>Elaenia flavogaster</i>	0.23
<i>Tyrannus savana</i>	0.17	<i>Artibeus planirostris</i>	0.22
<i>Penelope superciliaris</i>	0.16	<i>Glossophaga soricina</i>	0.22

<i>Manacus manacus</i>	0.15	<i>Mimus saturninus</i>	0.21
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0.15	<i>Trogon rufus</i>	0.2
<i>Cyanocorax cristatellus</i>	0.14	<i>Artibeus obscurus</i>	0.2
<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.14	<i>Pteroglossus castanotis</i>	0.2
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	0.14	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.2
<i>Megarynchus pitangua</i>	0.13	<i>Melanerpes flavifrons</i>	0.19
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.13	<i>Procnias nudicollis</i>	0.18
<i>Lathrotriccus euleri</i>	0.12	<i>Empidonomus varius</i>	0.17
<i>Melanerpes flavifrons</i>	0.12	<i>Icterus cayanensis</i>	0.16
<i>Tachyphonus coronatus</i>	0.12	<i>Trogon surrucura</i>	0.16
<i>Ramphastos dicolorus</i>	0.11	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0.14
<i>Turdus leucomelas</i>	0.11	<i>Cyanocorax cristatellus</i>	0.14
<i>Antilophia galeata</i>	0.11	<i>Tolmomyias sulphureus</i>	0.14
<i>Elaenia obscura</i>	0.11	<i>Celeus flavescens</i>	0.13
<i>Tersina viridis</i>	0.1	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.12
<i>Camptostoma obsoletum</i>	0.1	<i>Leptotila rufaxilla</i>	0.12
<i>Colaptes campestris</i>	0.1	<i>Camptostoma obsoletum</i>	0.12
<i>Turdus rufiventris</i>	0.1	<i>Mazama gouazoubira</i>	0.11
<i>Cacicus haemorrhous</i>	0.09	<i>Pachyramphus validus</i>	0.11
<i>Procnias nudicollis</i>	0.09	<i>Myiarchus ferox</i>	0.11
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.09	<i>Nemosia pileata</i>	0.1
<i>Saltator similis</i>	0.09	<i>Thamnophilus doliatus</i>	0.1
<i>Trogon surrucura</i>	0.08	<i>Nasua nasua</i>	0.1
<i>Nemosia pileata</i>	0.07	<i>Antilophia galeata</i>	0.08
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.07	<i>Elaenia obscura</i>	0.08
<i>Coereba flaveola</i>	0.06	<i>Tersina viridis</i>	0.08
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.06	<i>Colaptes campestris</i>	0.07
<i>Myiarchus ferox</i>	0.06	<i>Noctilio albiventris</i>	0.07
<i>Myiozetetes similis</i>	0.06	<i>Conirostrum speciosum</i>	0.06
<i>Eira barbara</i>	0.06	<i>Myiophobus fasciatus</i>	0.06
<i>Thraupis sayaca</i>	0.05	<i>Myiarchus swainsoni</i>	0.06
<i>Celeus flavescens</i>	0.05	<i>Laniisoma elegans</i>	0.06
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.05	<i>Hylophilus poicilotis</i>	0.06
<i>Tangara cayana</i>	0.05	<i>Molothrus bonariensis</i>	0.05
<i>Elaenia flavogaster</i>	0.05	<i>Setophaga pitiayumi</i>	0.05
<i>Dacnis cayana</i>	0.05	<i>Elaenia chiriquensis</i>	0.05
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0.04	<i>Furnarius rufus</i>	0.05
<i>Turdus albicollis</i>	0.03	<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.04
<i>Empidonomus varius</i>	0.03	<i>Lathrotriccus euleri</i>	0.04
<i>Vireo olivaceus</i>	0.02	<i>Eira barbara</i>	0.03
<i>Arremon flavirostris</i>	0	<i>Arremon flavirostris</i>	0.02
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	0	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	0.02
<i>Tityra inquisitor</i>	0	<i>Tityra inquisitor</i>	0.02
<i>Legatus leucophaeus</i>	0	<i>Legatus leucophaeus</i>	0.02
<i>Guira guira</i>	0	<i>Guira guira</i>	0.02
<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	0	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	0.02
<i>Sporophila caerulescens</i>	0	<i>Sporophila caerulescens</i>	0.02
<i>Volatinia jacarina</i>	0	<i>Volatinia jacarina</i>	0.02
<i>Xolmis cinereus</i>	0	<i>Xolmis cinereus</i>	0.02
<i>Xolmis velatus</i>	0	<i>Xolmis velatus</i>	0.02

Table S4. Individual values, in descending order, of D-prime index (A) and Strength index (B), for the animal species in the non defaunated area (Morro do Diabo State Park - MDSP) and in the defaunated area (Rio Claro Farm - RCF).

(A)			(B)		
D-prime index			Strength index		
	MDSP	RCF		MDSP	RCF
Species	Value	Value	Species	Value	Value
<i>Icterus cayanensis</i>	0.53	-	<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	16.02	8.98
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.39	-	<i>Sapajus nigrinus</i>	2.51	2.16
<i>Thamnophilus doliatus</i>	0.36	-	<i>Alouatta guariba clamitans</i>	1.63	1.75
<i>Cerdocyon thous</i>	0.35	0.42	<i>Penelope supercilialis</i>	1.46	1.44
<i>Trichothraupis melanops</i>	0.35	0.27	<i>Turdus rufiventris</i>	1.07	0.76
<i>Pecari tajacu</i>	0.32	0.62	<i>Chiroxiphia caudata</i>	0.96	0.67
<i>Sturnira lilium</i>	0.32	0.28	<i>Trichothraupis melanops</i>	0.95	1.06
<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	0.31	-	<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.81	-
<i>Zonotrichia capensis</i>	0.29	0	<i>Ramphocelus carbo</i>	0.81	0.25
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.27	0.7	<i>Tapirus terrestris</i>	0.73	-
<i>Cissopis leverianus</i>	0.27	-	<i>Tachyphonus coronatus</i>	0.71	0.29
<i>Mazama gouazoubira</i>	0.27	0.09	<i>Dacnis cayana</i>	0.7	0.54
<i>Ramphocelus carbo</i>	0.26	0.07	<i>Turdus leucomelas</i>	0.67	0.31
<i>Tyrannus savana</i>	0.26	-	<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.66	0.58
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0.23	0.09	<i>Thraupis sayaca</i>	0.65	0.72
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.23	0.11	<i>Artibeus lituratus</i>	0.65	0.4
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	0.22	0.17	<i>Schiffornis virescens</i>	0.62	-
<i>Tapirus terrestris</i>	0.22	-	<i>Coereba flaveola</i>	0.45	0.42
<i>Artibeus lituratus</i>	0.22	0.31	<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.36	-
<i>Noctilio albiventris</i>	0.22	-	<i>Sturnira lilium</i>	0.32	0.35
<i>Habia rubica</i>	0.22	0.2	<i>Euphonia violacea</i>	0.3	0.6
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0.22	0	<i>Saltator similis</i>	0.3	0.25
<i>Schiffornis virescens</i>	0.21	-	<i>Ramphastos dicolorus</i>	0.3	-
<i>Chiroxiphia caudata</i>	0.21	0.15	<i>Tityra cayana</i>	0.3	0.18
<i>Artibeus planirostris</i>	0.2	0.39	<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.3	0.3
<i>Glossophaga soricina</i>	0.2	0.39	<i>Turdus albicollis</i>	0.29	0.22
<i>Philander frenatus</i>	0.2	0.36	<i>Pecari tajacu</i>	0.29	0.25
<i>Didelphis albiventris</i>	0.19	0.31	<i>Carollia perspicillata</i>	0.29	0.11
<i>Euphonia violacea</i>	0.18	0.33	<i>Selenidera maculirostris</i>	0.28	-
<i>Sapajus nigrinus</i>	0.18	0.29	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0.27	0.04
<i>Pyroderus scutatus</i>	0.18	-	<i>Cacicus haemorrhous</i>	0.25	-
<i>Conirostrum speciosum</i>	0.17	0.34	<i>Manacus manacus</i>	0.25	-
<i>Alouatta guariba clamitans</i>	0.16	0.35	<i>Euphonia chlorotica</i>	0.24	0.53
<i>Carollia perspicillata</i>	0.16	0.39	<i>Tangara cayana</i>	0.24	0.34
<i>Trogon rufus</i>	0.16	-	<i>Philander frenatus</i>	0.24	0.49
<i>Laniisoma elegans</i>	0.15	-	<i>Pyroderus scutatus</i>	0.24	-
<i>Hylophilus poicilotis</i>	0.15	0.09	<i>Artibeus planirostris</i>	0.24	0.11
<i>Megarynychus pitangua</i>	0.15	-	<i>Glossophaga soricina</i>	0.24	0.11
<i>Tachyphonus coronatus</i>	0.15	0.03	<i>Cerdocyon thous</i>	0.23	0.62
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.13	-	<i>Didelphis albiventris</i>	0.23	0.4
<i>Euphonia chlorotica</i>	0.13	0.25	<i>Tyrannus savana</i>	0.23	-
<i>Furnarius rufus</i>	0.13	-	<i>Hemithraupis ruficapilla</i>	0.22	-
<i>Colaptes campestris</i>	0.13	0	<i>Habia rubica</i>	0.22	0.15
<i>Selenidera maculirostris</i>	0.12	-	<i>Trogon rufus</i>	0.21	-
<i>Mimus saturninus</i>	0.12	-	<i>Myiozetetes similis</i>	0.2	0.27

<i>Nasua nasua</i>	0.11	-	<i>Icterus cayanensis</i>	0.2	-
<i>Cacicus haemorrhous</i>	0.11	-	<i>Megarynchus pitangua</i>	0.18	-
<i>Myiozetetes similis</i>	0.11	0.1	<i>Zonotrichia capensis</i>	0.18	0.03
<i>Tangara cayana</i>	0.11	0	<i>Mimus saturninus</i>	0.16	-
<i>Penelope supercilialis</i>	0.1	0.16	<i>Melanerpes flavifrons</i>	0.16	0.05
<i>Manacus manacus</i>	0.1	-	<i>Procnias nudicollis</i>	0.16	0.16
<i>Turdus leucomelas</i>	0.1	0.04	<i>Trogon surrucura</i>	0.14	0.04
<i>Coereba flaveola</i>	0.1	0.11	<i>Elaenia flavogaster</i>	0.13	0.17
<i>Tityra cayana</i>	0.09	0.3	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.13	0.09
<i>Melanerpes flavifrons</i>	0.09	0.17	<i>Vireo olivaceus</i>	0.12	-
<i>Ramphastos dicolorus</i>	0.09	-	<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0.12	-
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.09	0.03	<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.11	-
<i>Turdus rufiventris</i>	0.08	0.12	<i>Thamnophilus doliatus</i>	0.11	-
<i>Procnias nudicollis</i>	0.08	0.22	<i>Nasua nasua</i>	0.11	-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.08	-	<i>Nemosia pileata</i>	0.09	0.03
<i>Saltator similis</i>	0.08	0.09	<i>Procyon cancrivorus</i>	0.08	0.33
<i>Nemosia pileata</i>	0.07	0	<i>Cissopis leverianus</i>	0.08	-
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.07	-	<i>Mazama gouazoubira</i>	0.08	0.04
<i>Turdus albicollis</i>	0.07	0.04	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0.07	0.03
<i>Trogon surrucura</i>	0.06	0.09	<i>Celeus flavescens</i>	0.07	0.08
<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.05	-	<i>Noctilio albiventris</i>	0.07	-
<i>Dacnis cayana</i>	0.05	0.06	<i>Conirostrum speciosum</i>	0.06	0.09
<i>Thraupis sayaca</i>	0.05	0.05	<i>Colaptes campestris</i>	0.05	0.03
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.04	0.09	<i>Laniisoma elegans</i>	0.05	-
<i>Elaenia flavogaster</i>	0.04	0.09	<i>Hylophilus poicilotis</i>	0.05	0.09
<i>Celeus flavescens</i>	0.03	0.04	<i>Furnarius rufus</i>	0.05	-
<i>Vireo olivaceus</i>	0.03	-	<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.04	-
<i>Platyrhinus lineatus</i>	-	0.2	<i>Thlypopsis sordida</i>	-	0.03
<i>Thlypopsis sordida</i>	-	0	<i>Platyrhinus lineatus</i>	-	0.15
<i>Myiophobus fasciatus</i>	-	0.25	<i>Empidonomus varius</i>	-	0.08
<i>Leptotila rufaxilla</i>	-	0	<i>Cyanocorax cristatellus</i>	-	0.03
<i>Pachyramphus validus</i>	-	0.39	<i>Tolmomyias</i>	-	0.1
<i>Cyanocorax cristatellus</i>	-	0	<i>sulphurescens</i>	-	0.03
<i>Tolmomyias</i>	-	0.1	<i>Leptotila rufaxilla</i>	-	0.03
<i>sulphurescens</i>	-	0.17	<i>Camptostoma obsoletum</i>	-	0.14
<i>Lathrotriccus euleri</i>	-	0	<i>Pachyramphus validus</i>	-	0.11
<i>Tersina viridis</i>	-	0.06	<i>Myiarchus ferox</i>	-	0.09
<i>Camptostoma obsoletum</i>	-	0.09	<i>Myiophobus fasciatus</i>	-	0.06
<i>Myiarchus ferox</i>	-	0.09	<i>Lathrotriccus euleri</i>	-	0.05
<i>Eira barbara</i>	-	0.09	<i>Eira barbara</i>	-	0.04
<i>Empidonomus varius</i>	-	0.04	<i>Tersina viridis</i>	-	0.03
<i>Guira guira</i>	-	0	<i>Guira guira</i>	-	0.03
<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	-	0	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	-	0.03
<i>Volatinia jacarina</i>	-	0	<i>Volatinia jacarina</i>	-	0.03
<i>Xolmis cinereus</i>	-	0	<i>Xolmis cinereus</i>	-	0.03
<i>Xolmis velatus</i>	-	0	<i>Xolmis velatus</i>	-	0.03

B. Capítulo 2

Tabela S1. Espécies animais simpátricas ao mico-leão-preto *Leontopithecus chrysopygus*, agrupadas por grupo de análise (outros primatas, mamíferos terrestres, morcegos e aves) e Ordem.

Grupo nas análises	Ordem	Espécie animal
-	Primata	<i>Leontopithecus chrysopygus</i>
Outros primatas	Primata	<i>Alouatta guariba clamitans</i>
Outros primatas	Primata	<i>Sapajus nigrinus</i>
Mamíferos terrestres	Artiodactyla	<i>Mazama gouazoubira</i>
Mamíferos terrestres	Artiodactyla	<i>Pecari tajacu</i>
Mamíferos terrestres	Carnivora	<i>Cerdocyon thous</i>
Mamíferos terrestres	Carnivora	<i>Chrysocyon brachyurus</i>
Mamíferos terrestres	Carnivora	<i>Eira barbara</i>
Mamíferos terrestres	Carnivora	<i>Nasua nasua</i>
Mamíferos terrestres	Carnivora	<i>Procyon cancrivorus</i>
Mamíferos terrestres	Didelphimorphia	<i>Didelphis albiventris</i>
Mamíferos terrestres	Didelphimorphia	<i>Metachirus nudicaudatus</i>
Mamíferos terrestres	Didelphimorphia	<i>Philander frenatus</i>
Mamíferos terrestres	Perissodactyla	<i>Tapirus terrestris</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Artibeus jamaicensis</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Artibeus lituratus</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Artibeus obscurus</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Artibeus planirostris</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Carollia perspicillata</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Glossophaga soricina</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Noctilio albiventris</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Phyllostomus hastatus</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Platyrrhinus lineatus</i>
Morcegos	Chiroptera	<i>Sturnira lilium</i>
Aves	Cuculiforme	<i>Guira guira</i>
Aves	Columbiforme	<i>Leptotila rufaxilla</i>
Aves	Craciformes	<i>Penelope superciliaris</i>
Aves	Passeriforme	<i>Antilophia galeata</i>
Aves	Passeriforme	<i>Arremon flavirostris</i>
Aves	Passeriforme	<i>Cacicus haemorrhous</i>
Aves	Passeriforme	<i>Camptostoma obsoletum</i>
Aves	Passeriforme	<i>Chiroxiphia caudata</i>
Aves	Passeriforme	<i>Cissopis leverianus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Coereba flaveola</i>
Aves	Passeriforme	<i>Conirostrum speciosum</i>
Aves	Passeriforme	<i>Coryphospingus cucullatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Cyanocorax cristatellus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Cyclarhis gujanensis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Dacnis cayana</i>
Aves	Passeriforme	<i>Elaenia chiriquensis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Elaenia flavogaster</i>
Aves	Passeriforme	<i>Elaenia obscura</i>
Aves	Passeriforme	<i>Empidonomus varius</i>
Aves	Passeriforme	<i>Euphonia chlorotica</i>
Aves	Passeriforme	<i>Euphonia violacea</i>
Aves	Passeriforme	<i>Furnarius rufus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Habia rubica</i>

Aves	Passeriforme	<i>Hemithraupis ruficapilla</i>
Aves	Passeriforme	<i>Hylophilus poicilotis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Icterus cayanensis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Laniisoma elegans</i>
Aves	Passeriforme	<i>Lathrotriccus euleri</i>
Aves	Passeriforme	<i>Legatus leucophaeus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Manacus manacus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Megarynchus pitangua</i>
Aves	Passeriforme	<i>Mimus saturninus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Molothrus bonariensis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Myiarchus ferox</i>
Aves	Passeriforme	<i>Myiarchus swainsoni</i>
Aves	Passeriforme	<i>Myiodynastes maculatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Myiophobus fasciatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Myiozetetes similis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Nemosia pileata</i>
Aves	Passeriforme	<i>Pachyramphus validus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Pitangus sulphuratus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Procnias nudicollis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Pseudoleistes guirahuro</i>
Aves	Passeriforme	<i>Pyroderus scutatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Ramphocelus carbo</i>
Aves	Passeriforme	<i>Saltator similis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Schiffornis virescens</i>
Aves	Passeriforme	<i>Setophaga pitiauyumi</i>
Aves	Passeriforme	<i>Sporophila caerulescens</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tachyphonus coronatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tangara cayana</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tersina viridis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Thamnophilus caerulescens</i>
Aves	Passeriforme	<i>Thamnophilus doliatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Thlypopsis sordida</i>
Aves	Passeriforme	<i>Thraupis sayaca</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tityra cayana</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tityra inquisitor</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>
Aves	Passeriforme	<i>Trichothraupis melanops</i>
Aves	Passeriforme	<i>Turdus albicollis</i>
Aves	Passeriforme	<i>Turdus amaurochalinus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Turdus leucomelas</i>
Aves	Passeriforme	<i>Turdus rufiventris</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tyrannus melancholicus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Tyrannus savana</i>
Aves	Passeriforme	<i>Vireo olivaceus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Volatinia jacarina</i>
Aves	Passeriforme	<i>Xolmis cinereus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Xolmis velatus</i>
Aves	Passeriforme	<i>Zonotrichia capensis</i>
Aves	Piciforme	<i>Celeus flavescens</i>
Aves	Piciforme	<i>Colaptes campestris</i>
Aves	Piciforme	<i>Melanerpes flavifrons</i>
Aves	Piciforme	<i>Pteroglossus castanotis</i>
Aves	Piciforme	<i>Ramphastos dicolorus</i>
Aves	Piciforme	<i>Selenidera maculirostris</i>
Aves	Trogoniforme	<i>Trogon rufus</i>
Aves	Trogoniforme	<i>Trogon surrucura</i>

Tabela S2. Características morfológicas dos frutos e das sementes, das espécies vegetais dispersadas pelo mico-leão-preto e compartilhadas com outros vertebrados. Dados obtidos de frutos coletados no Parque Estadual do Morro do Diabo, em Teodoro Sampaio e na Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista.

Família	Espécies vegetais	Tipo de fruto	Cor do fruto	Diâmetro médio do fruto (cm)	Número médio de sementes	Diâmetro médio das sementes (cm)
Acanthaceae	<i>Mendoncia velloziana</i>	Drupa	Vermelho	1,1	1	0,1
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	Drupa	Roxo	0,7	1	0,5
Annonaceae	<i>Annona emarginata</i>	Baga	Amarelo	10	20	0,6
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i>	Cápsula	Vermelho	0,5	10	0,2
Araceae	<i>Philodendron</i> spp.	Baga	Vermelho	2,5	1	0,4
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i>	Baga	Vermelho	1,3	1	0,9
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i>	Baga	Amarelo	1,3	1	0,9
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i>	Baga	Branco	1,3	1	0,6
Bromeliaceae	<i>Aechmea bromeliifolia</i>	Baga	Marrom	0,5	7	0,1
Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i>	Baga	Branco	0,7	7	0,1
Bromeliaceae	<i>Aechmea nudicaulis</i>	Baga	Vermelho	0,7	7	0,1
Burseraceae	<i>Protium spruceanum</i>	Cápsula	Vermelho	1,1	1	0,5
Burseraceae	<i>Protium widgrenii</i>	Cápsula	Vermelho	1,1	1	0,5
Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i>	Baga	Amarelo	6	450	0,1
Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	Baga	Rosa	2,5	60	0,1
Cactaceae	<i>Pereskia aculeata</i>	Baga	Laranja	2,1	3	0,4
Cactaceae	<i>Rhipsalis cereuscula</i>	Baga	Branco	0,5	12	0,1
Cactaceae	<i>Rhipsalis teres</i>	Baga	Branco	0,4	13	0,1
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	Drupa	Laranja	1	1	1
Celastraceae	<i>Monteverdia cestrifolia</i>	Cápsula	Vermelho	0,7	1	0,3
Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus dentatus</i>	Baga	Vermelho	1,1	2	0,5
Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	Baga	Vermelho	1,4	2	1

Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	Vagem	Verde	0,8	6	0,9
Fabaceae	<i>Inga striata</i>	Vagem	Verde	0,8	5	0,9
Loranthaceae	<i>Struthanthus vulgaris</i>	Baga	Preto	0,6	2	0,4
Melastomataceae	<i>Miconia latecrenata</i>	Baga	Roxo	0,5	13	0,1
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i>	Baga	Roxo	0,5	4	0,1
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	Cápsula	Vermelho	3	5	0,6
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	Cápsula	Vermelho	0,8	2	0,5
Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i>	Cápsula	Verde	0,8	2	0,4
Moraceae	<i>Ficus enormis</i>	Sicônio	Verde	1,4	200	0,1
Moraceae	<i>Ficus guaranitica</i>	Sicônio	Verde	2,1	200	0,1
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i>	Sicônio	Verde	1,4	200	0,1
Moraceae	<i>Ficus organensis</i>	Sicônio	Verde	0,7	200	0,1
Moraceae	<i>Ficus tomentella</i>	Sicônio	Verde	0,7	200	0,1
Moraceae	<i>Ficus trigona</i>	Sicônio	Verde	0,7	200	0,1
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	Policárpico	Verde	1,8	55	0,3
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i>	Baga	Roxo	1,1	1	0,7
Myrtaceae	<i>Campomanesia guaviroba</i>	Baga	Amarelo	1,8	5	0,5
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Baga	Amarelo	1,8	5	0,5
Myrtaceae	<i>Eugenia blastantha</i>	Baga	Vermelho	1,3	1	0,9
Myrtaceae	<i>Eugenia brasiliensis</i>	Baga	Roxo	2,8	1	0,3
Myrtaceae	<i>Eugenia hiemalis</i>	Baga	Roxo	1	1	0,5
Myrtaceae	<i>Eugenia ramboi</i>	Baga	Preto	0,8	1	0,3
Myrtaceae	<i>Myrceugenia ovata</i>	Baga	Vermelha	0,4	2	0,2
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i>	Baga	Preto	0,5	1	0,4
Myrtaceae	<i>Myrciaria cuspidata</i>	Baga	Roxo	0,9	2	0,2
Myrtaceae	<i>Neomitranthes obscura</i>	Baga	Preto	1,8	2	0,8
Myrtaceae	<i>Plinia rivularis</i>	Baga	Roxo	1,8	3	0,9
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	Baga	Vermelho	2,5	30	0,2
Myrtaceae	<i>Psidium cinereum</i>	Baga	Vermelho	2,5	40	0,2
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	Baga	Verde	6,5	60	0,3

Myrtaceae	<i>Psidium myrtoides</i>	Baga	Roxo	2,5	20	0,2
Myrtaceae	<i>Syzygium cumini</i>	Baga	Roxo	2,5	1	0,8
Peraceae	<i>Pera glabrata</i>	Cápsula	Marrom	1,3	13	0,4
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	Drupa	Roxo	0,3	1	0,2
Rhamnaceae	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	Baga	Preto	0,8	1	0,8
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	Baga	Amarelo	3,2	40	0,8
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	Cápsula	Amarelo	0,9	3	0,3
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	Cápsula	Vermelho	0,6	7	0,3
Santalaceae	<i>Phoradendron quadrangulare</i>	Baga	Laranja	0,5	3	0,2
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	Drupa	Vermelho	0,8	1	0,5
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Baga	Amarelo	1,7	3	0,6
Vitaceae	<i>Cissus sulcicaulis</i>	Baga	Preto	1,4	1	0,7

GOF

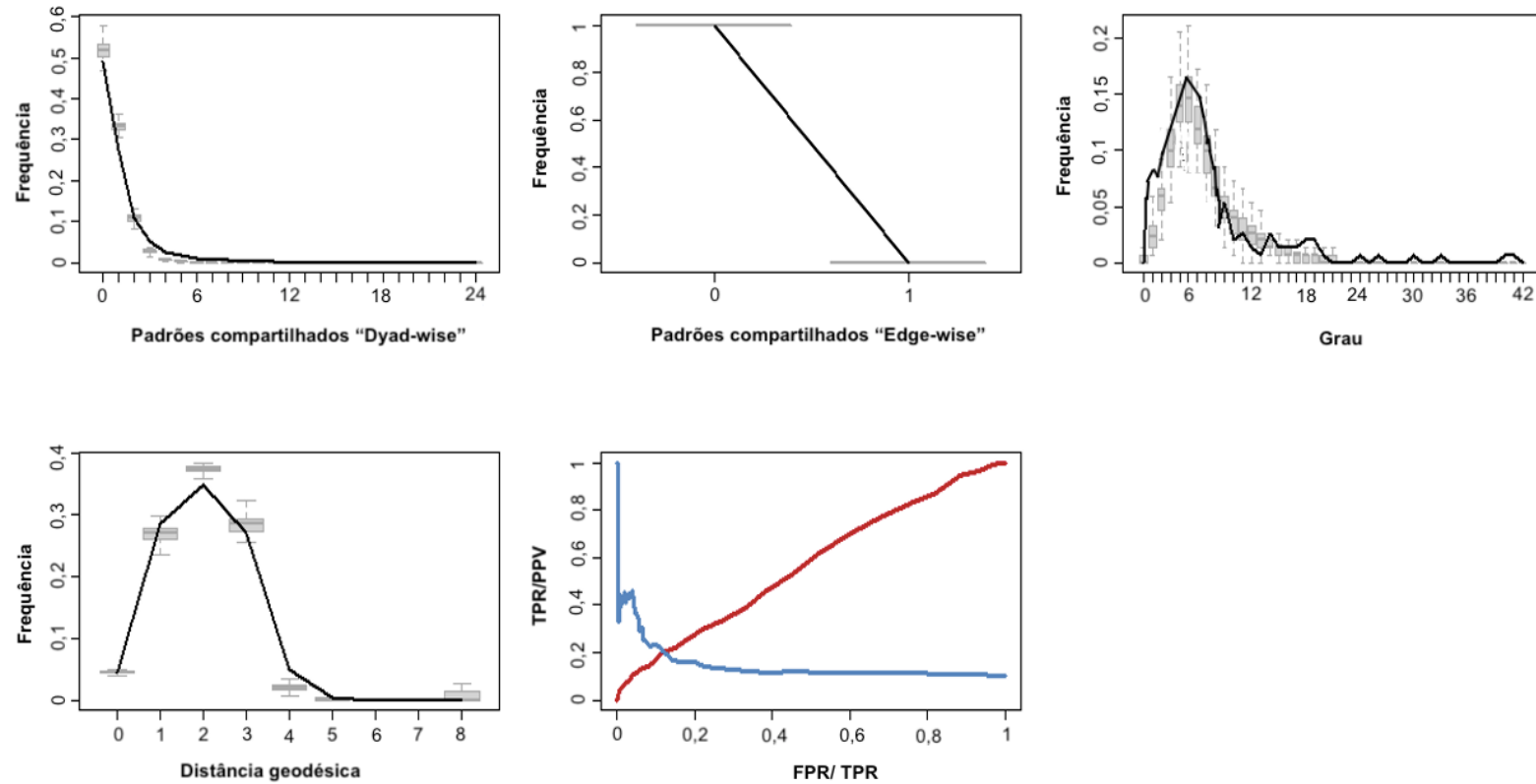


Figura S1. Diagnóstico de GOF (*goodness-of-fit*) baseado na análise de resíduos acumulados. As imagens mostram o ajuste dos dados observados em função do esperado, no melhor modelo de interação da rede, espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados. A comparação entre o observado e o esperado foi feita a partir de medidas de discrepância.

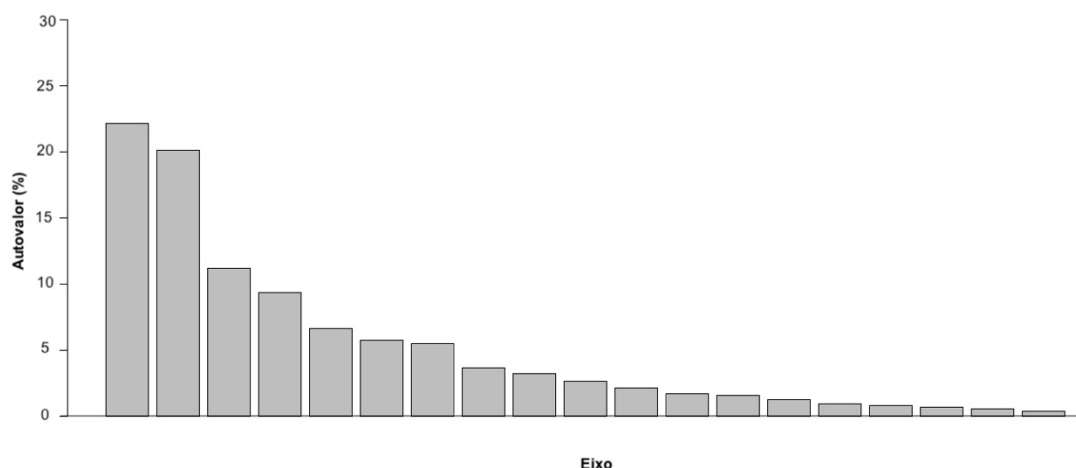


Figura S2. Autovalor (%) dos eixos da análise de coordenadas principais das espécies vegetais dispersadas pelo mico-leão-preto e compartilhadas com outros grupos animais. Autovalores representam a contribuição relativa de cada componente na explicação da variação total dos dados. Em nossa análise, os dois eixos primeiros eixos explicaram 42% da variância total: 22% para o eixo 1 (cor de fruto) e 20% para o eixo 2 (tipo de fruto).

Tabela S3. Modelos exponenciais para grafos aleatórios (ERGMs) com efeitos de um preditor endógeno (*edges*) e cinco preditores exógenos na estrutura da rede de interação, espécies vegetais, mico-leão-preto e outros vertebrados. Valores positivos indicam que o preditor aumenta a probabilidade de ocorrência de interação, enquanto valores negativos indicam diminuição na chance de interação. * Indica significância estatística, na qual: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$ e *** $P < 0,0001$; VIF = *Variance inflation factor*.

Preditores	Valor Estimado	Erro Padrão	Z-valor	P-valor	VIF
<i>Edges</i>	4,20	0,91	4,63	< 0,0001 ***	-
Número de sementes	0,002	0	4,2	< 0,0001 ***	1,26
Diâmetro de sementes	-0,47	0,19	-2,46	0,01 *	1,28
Água	6,46	0,92	7,05	< 0,0001 ***	6,83
Proteínas	-17,47	6,6	-2,65	0,008 **	5,5
Carboidratos+ fibras+ cinzas	7,03	0,9	7,87	< 0,0001 ***	1,9

C. Capítulo 3

Tabela S1. Lista de espécies vegetais consumidas pelos três grupos de MLP em duas áreas de Mata Atlântica: a floresta contínua com e sem efeito de borda do Parque Estadual do Morro do Diabo em Teodoro Sampaio, e a mata ciliar da Fazenda Rio Claro em Lençóis Paulista. Dados coletados entre dezembro de 2017 e abril de 2019. * Indica dispersão de sementes (N espécies dispersadas= 44; N_t de espécies consumidas= 59).

Espécie	Família	Grupo sem efeito de borda	Grupo com efeito de borda	Grupo mata ciliar
<i>Abuta selloana</i> (Cipó-abuta)	Menispermaceae		X	X
<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Bromélia)	Bromeliaceae	X	X	
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Bromélia)*	Bromeliaceae	X		
<i>Aechmea distichantha</i> (Bromélia)*	Bromeliaceae	X		
<i>Aechmea nudicaulis</i> (Bromélia)*	Bromeliaceae		X	
<i>Allophylus edulis</i> (Chal Chal)*	Sapindaceae	X	X	
<i>Annona cacans</i> (Araticum)	Annonaceae	X	X	
<i>Annona emarginata</i> (Araticum)	Annonaceae			X
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Guabiroba-do-campo)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Campomanesia guabiroba</i> (Guabiroba)*	Myrtaceae			X
<i>Casearia decandra</i> (Guaçatunga)*	Flacourtiaceae		X	X
<i>Celtis iguanaea</i> (Grão-de-galo)*	Cannabaceae		X	X
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Aguai-guatambu)*	Sapotaceae		X	X
<i>Cordia ecalyculata</i> (Café-de-bugre)*	Boraginaceae	X	X	X
<i>Cordia sellowiana</i> (Louro-mole)*	Boraginaceae			X

<i>Doliocarpus dentatus</i> (Cipó-de-fogo)*	Dilleniaceae	X	X	
<i>Eugenia blastantha</i> (Grumixama-mirim)*	Myrtaceae	X		
<i>Eugenia brasiliensis</i> (Grumixama)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Eugenia pyriformis</i> (Uvaia)	Myrtaceae	X		
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Cereja-do-cerrado)	Myrtaceae	X		X
<i>Eugenia uniflora</i> (Pitanga)	Myrtaceae	X	X	X
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (Flor-de-baile)*	Cactaceae	X	X	
<i>Ficus enormis</i> (Figueira-da-pedra)*	Moraceae	X	X	
<i>Ficus guaranitica</i> (Figueira-branca)*	Moraceae		X	X
<i>Ficus luschinathiana</i> (Figueira-mata-pau)*	Moraceae			X
<i>Garcinia gardneriana</i> (Bacuparí)	Clusiaceae	X	X	
<i>Inga marginata</i> (Ingá-feijão)*	Fabaceae	X	X	X
<i>Inga striata</i> (Ingá-quadrado)*	Fabaceae	X	X	X
<i>Jaracatia spinosa</i> (Mamoeiro-do campo)	Caricaceae	X		
<i>Maclura tinctoria</i> (Taiuvá)*	Moraceae		X	
<i>Miconia latecrenata</i> (Pixirica)*	Melastomataceae	X		
<i>Miconia pusilliflora</i> (Pixirica)*	Melastomataceae	X		
<i>Myrceugenia ovata</i> (Guamirim)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Myrcia splendens</i> (Guamirim-de-folha-fina)	Myrtaceae	X	X	
<i>Myrciaria cuspidata</i> (Cambuí)*	Myrtaceae	X	X	X
<i>Myrsine umbellata</i> (Capororoca)*	Primulaceae			X
<i>Neomitranthes obscura</i> (Pitanga-da-restinga)*	Myrtaceae			X

<i>Pera glabrata</i> (Tamanqueira)*	Peraceae			X
<i>Pereskia aculeata</i> (Ora-pro-nobis)*	Cactaceae		X	X
<i>Philodendron</i> spp.*	Araceae	X	X	X
<i>Plinia rivularis</i> (Piúna-preta)*	Myrtaceae		X	X
<i>Plinia trunciflora</i> (Jabuticaba)	Myrtaceae			X
<i>Psidium cinereum</i> (Araçá-cinzentos)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Psidium guajava</i> (Goiaba)*	Myrtaceae		X	
<i>Psidium cattleianum</i> (Araçá-rosa)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Psidium myrtilloides</i> (Araçá-roxo)*	Myrtaceae	X	X	
<i>Protium heptaphyllum</i> (Alméciga)	Burseraceae		X	
<i>Randia armata</i> (Armada)*	Rubiaceae	X		X
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> (Saraguajá)*	Rhamnaceae		X	X
<i>Rhipsalis cereuscula</i> (Cacto-macarrão)*	Cactaceae	X		
<i>Rhipsalis teres</i> (Cacto-macarrão)*	Cactaceae	X		X
<i>Sorocea bonplandii</i> (Espinheira-santa-falsa)*	Moraceae	X	X	X
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Jerivá)	Arecaceae	X	X	X
<i>Syzygium cumini</i> (Jambolão)*	Myrtaceae		X	
<i>Tapirira guianensis</i> (Peito-de-pombo)*	Anacardiaceae	X	X	X
<i>Trichilia catigua</i> (Amarelinho)*	Meliaceae	X		X
<i>Trichilia pallida</i> (Marinheiro)*	Meliaceae	X		
<i>Vanilla</i> spp. (Baunilha)	Bromeliaceae		X	
<i>Xylopia brasiliensis</i> (Pindaíba)*	Annonaceae	X	X	X

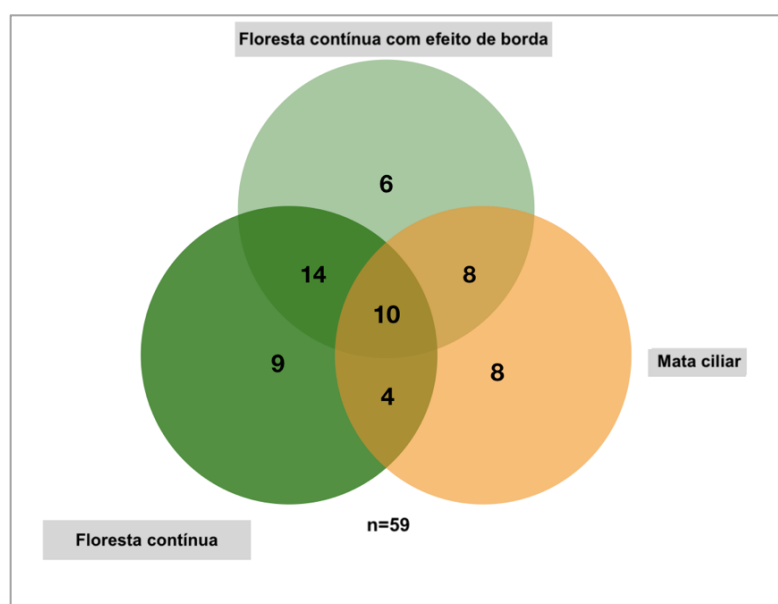


Figura S1. Diagrama de Venn indicando o número de espécies consumidas exclusivamente e o número de espécies compartilhadas entre os três grupos de mico-leão-preto estudados. Dados coletados na floresta contínua (sem e com efeito de borda) do Parque Estadual do Morro do Diabo na mata ciliar da Fazenda Rio Claro. *n=59, indica o número total de espécies vegetais consumidas pelos grupos.

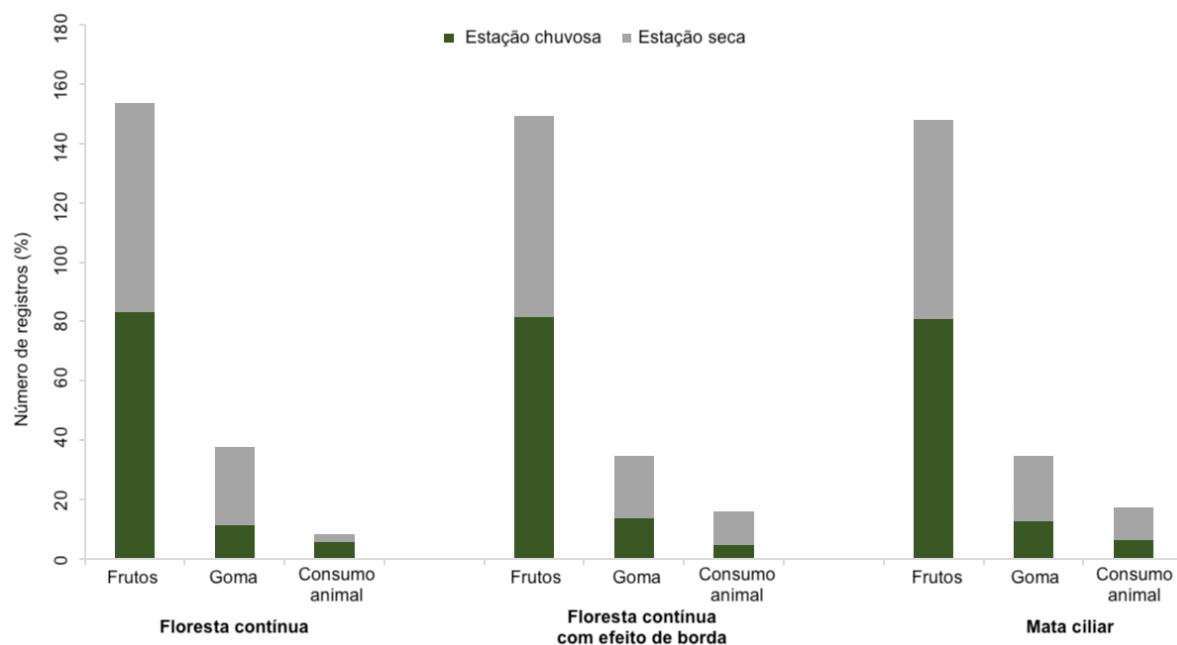


Figura S2. Consumo de itens (frutos, goma e animal) observado para os três grupos de mico-leões-pretos na estação chuvosa e na estação seca, no período de dezembro de 2017 a abril de 2019.

D. Capítulo 4

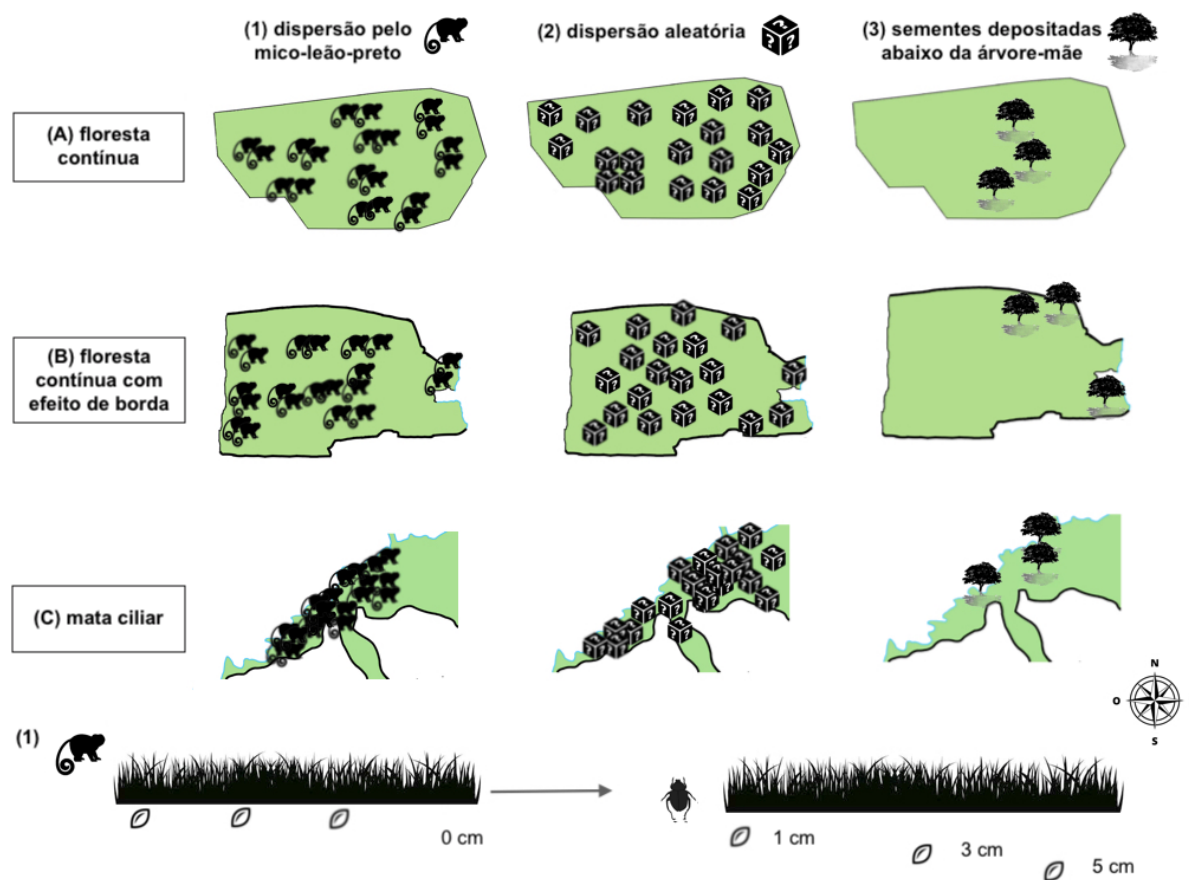


Figura S1. Representação da disposição dos experimentos de recrutamento, por tratamento, na área de vida dos três grupos de mico-leão-preto, no Parque Estadual do Morro do Diabo (A) (B) e na Fazenda Rio Claro (C). Em (1) e (2) depositamos 3 sementes/experimento em 20 pontos e em (3) depositamos 20 sementes/experimento em 3 pontos. Assim utilizamos 60 sementes/tratamento, 180 sementes/área e um total de 540 sementes. Em metade dos experimentos (1) enterramos as sementes em diferentes profundidades, uma por profundidade, (1, 3 e 5 cm) a fim de simular um evento de dispersão secundária. Em (B) e (C) linhas espessas indicam presença de bordas.

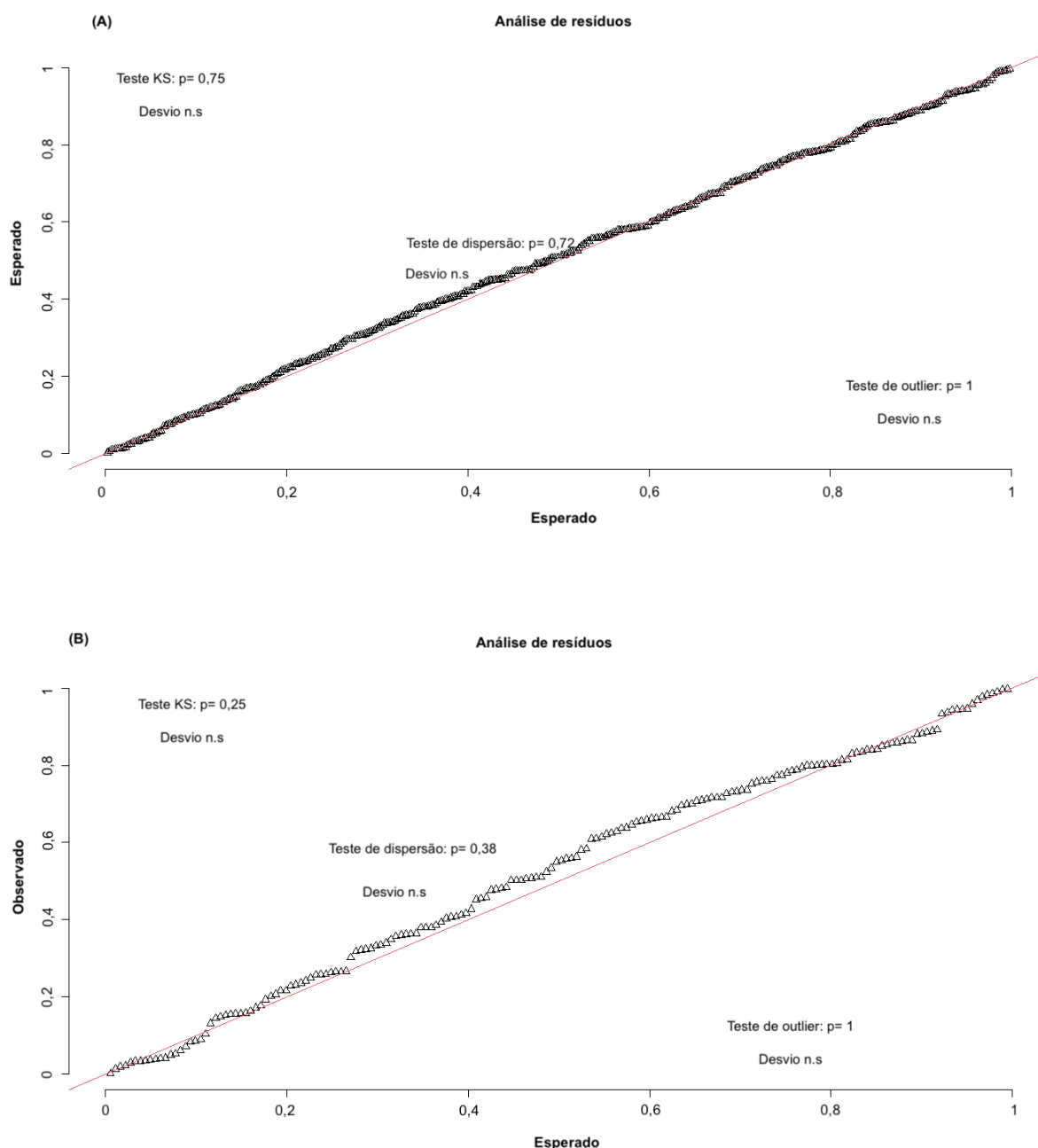


Figura S2. Análise de resíduos (testes de Kolmogorov-Smirnov, dispersão e *outlier*) do melhor modelo de **sobrevivência** para plântulas de *Inga marginata*, depositadas a nível do solo (A) e para o melhor modelo com adição do efeito do enterramento do tratamento direcionado (B). Na análise, os dados observados em nossos modelos são plotados em função do esperado. Em modelos corretamente especificados, os valores de distribuição cumulativa aparecem com igual probabilidade ($p = 1$ e desvios não significativos) (i.e. espera-se que a distribuição dos resíduos seja plana, independente da estrutura do modelo).

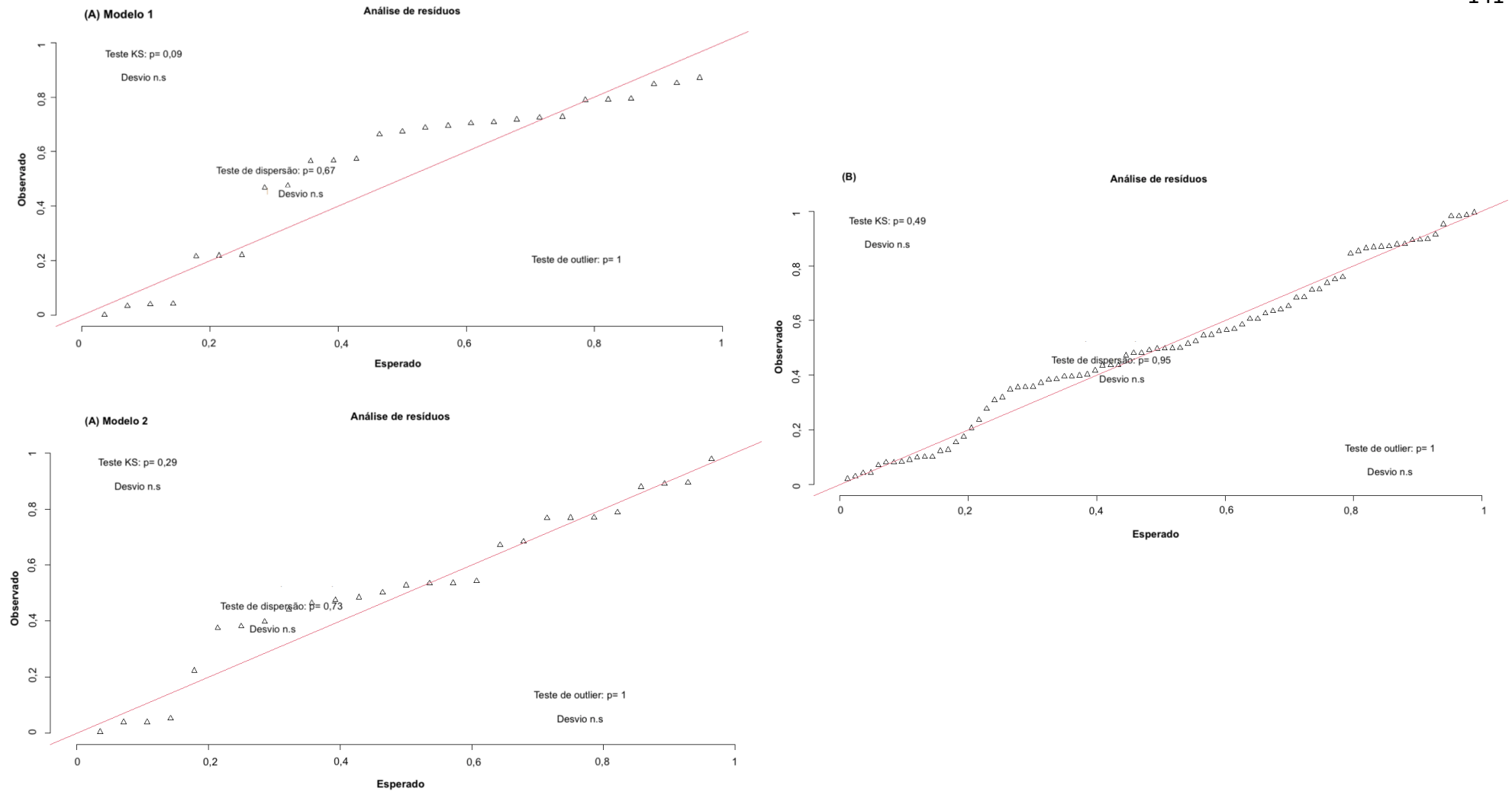


Figura S3. Análise de resíduos (testes de Kolmogorov-Smirnov, dispersão e *outlier*) do melhor modelo de **altura** para plântulas de *Inga marginata*, depositadas a nível do solo (A) e com adição do efeito do enterramento do tratamento direcionado (B).