

---

ECOLOGIA

---

**BRIZA CRISTINA ALVES**

**ESTRATÉGIAS DE MANIPULAÇÃO DE  
FRUTOS E PREFERÊNCIAS  
ALIMENTARES DO ESQUILO  
*Guerlinguetus ingrami* RELACIONADAS À  
PALMEIRA *Syagrus romanzoffiana***

BRIZA CRISTINA ALVES

**ESTRATÉGIAS DE MANIPULAÇÃO DE FRUTOS E PREFERÊNCIAS  
ALIMENTARES DO ESQUILO *Guerlinguetus ingrami* RELACIONADAS À  
PALMEIRA *Syagrus Romanzoffiana***

Orientador: PROF. DR. MILTON CEZAR RIBEIRO

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao  
Instituto de Biociências da Universidade Estadual  
Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio  
Claro, para obtenção do grau de Ecóloga

RIO CLARO

2016

591.5 Alves, Briza Cristina  
A474e Estratégias de manipulação de frutos e preferências alimentares do esquilo *Guerlinguetus ingrani* relacionadas à palmeira *Syagrus romanzoffiana* / Briza Cristina Alves. - Rio Claro, 2016  
24 f. : il., figs., tabs.

Trabalho de conclusão de curso (Ecologia) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Milton Cezar Ribeiro

1. Ecologia animal. 2. Interação palmeira- roedor. 3. Comportamento animal. 4. Estratégia alimentar. 5. Poro germinativo. I. Título.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço á minha família que sempre esteve comigo me oferecendo todos os tipos de suporte que precisei pra continuar. Lembro de quando vi meu nome na lista de aprovados e ao comunicar meus pais, vi em seus olhos aquela mistura de orgulho e de tristeza. Um olhar que eu já conhecia desde quando fui morar fora pela primeira vez. Obrigada mãe, Fátima, por todo carinho, apoio e marmitas de comida que sempre me arruma com tanta preocupação. Obrigada pai, Paulo, pelo seu suporte, pelas nossas conversas e por sempre me transmitir a sua calma e tranquilidade em lidar com situações difíceis, a sua leveza ao me dizer pra viver um dia de cada vez. Agradeço a minha irmã, Ariane, que mesmo estando longe sempre sabe se fazer presente, sempre me faz rir e segue sendo um porto pra onde sempre poderei voltar.

Agradeço á Deus a oportunidade de poder me graduar numa universidade pública, quantos amigos não tiveram essa chance... Agradeço a oportunidade de ter me encontrado nesse curso maravilhoso que é a Ecologia. Eu jamais teria conseguido me encontrar em outra área e nunca me sentiria tão realizada quanto me sinto por ter decidido continuar e me tornar Ecóloga.

Agradeço aos meus amigos da turma de Ecologia de 2012, amigos queridos e companheiros de campos, aventuras e perrengues. Agradeço ás minhas amigas de casa Gleice e Vivian (Today) pelas risadas e também pelas conversas sérias. Agradeço especialmente aqueles que puderam ceder um pouquinho do seu tempo me ajudando nas atividades de campo: Janis, Victor (Krill), Laís (Fula), Gabriela (Graviola) e aos técnicos que, além de excelentes profissionais, se tornaram amigos e ótimos na pontaria de estilingue para capturarmos os frutos no alto das palmeiras. São eles o Josiel e o Carlinhos (ainda bem que o Carlinhos é veterinário, ou estaríamos perdidos).

Agradeço imensamente ao Calebe Mendes, que esteve comigo em todas as dificuldades que encontramos na realização da minha Iniciação Científica. Ele me ensinou muito! Tenho muita gratidão também pelo Miltoninho, que sempre proporcionou tudo que precisei para a realização deste estudo.

E por ultimo, gostaria de agradecer á Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) – Processo 2013/ 50421-2 pelo apoio financeiro que possibilitou a realização dos campos, e ao Dr. Silvio Cícero por ter permitido o uso de equipamentos do Laboratório de Análise de Imagens da Universidade Estadual de São Paulo (USP)- Piracicaba.

## RESUMO

No bioma da Mata Atlântica, as sementes da palmeira jerivá *Syagrus romanzoffiana* são uma importante fonte de nutrientes para o esquilo *Guerlinguetus ingrami*. Uma vez que o *Guerlinguetus ingrami* age como predador e dispersor das sementes dessa palmeira de grande importância para a comunidade frugívora, o objetivo deste trabalho é avaliar a estratégia de forrageamento do esquilo. Mais especificamente, este estudo visa: a) investigar a capacidade do esquilo em descobrir qual dos três poros existentes no fruto é o orifício germinativo, que permite uma abertura mais eficiente do fruto; b) avaliar se a espessura dos endocarpos e o tamanho dos frutos influenciam na seleção pelos esquilos durante o forrageio; c) aferir sobre a intencionalidade desses roedores em predação os invertebrados que se desenvolvem no interior dos frutos. Para isso, foram utilizadas técnicas de experimentação comportamental, controlando as variáveis preditoras e observando as mudanças geradas nos padrões comportamentais realizados pelos esquilos. Como resultado, foi encontrado que: a) o esquilo identifica o poro germinativo pela sua maior profundidade em relação aos outros poros, b) o tamanho e a espessura média dos frutos produzidos não são características determinantes na escolha do esquilo sobre em qual palmeira forragear, c) os esquilos preferem consumir frutos infestados por invertebrados. Dessa forma, pudemos constatar que a interação palmeira-roedor é muito importante para ambos envolvidos: o desenvolvimento de estratégias para uma maior eficiência na abertura do fruto da palmeira indica o quão importante é esse recurso para os esquilos. E, da mesma forma, a preferência que os esquilos demonstraram em consumir os invertebrados pode estar controlando a população desses parasitas, prestando um serviço à população de palmeiras jerivás.

**Palavras-chave:** Comportamento animal. Estratégia alimentar. Poro germinativo.

## ABSTRACT

In the Atlantic Forest biome, the seeds of the queen palm *Syagrus romanzoffiana* are an important source of nutrients for the squirrel *Guerringtonia ingrati*. Since the *Guerringtonia ingrati* acts as predator and disperser of the seeds of this highly important palm for the frugivore community, the objective of this study was to assess the foraging strategy of the squirrel. More specifically, we aim to a) investigate the squirrel's capacity to discover which of the fruit's three pores is the germinal orifice, which permits a more efficient opening of the fruit; b) assess whether the thickness of the endocarp and the size of the fruits influence the squirrel's selection during foraging; and c) assess the intentionality of the rodents to prey on the invertebrates that develop within the fruits. For this, we used behavioural experimentation techniques, controlling the predictor variables and observing the resulting changes in the behaviour patterns manifested by the squirrels. We found that a) the squirrel identified the germinal pore by its greater depth relative to the other pores; b) the size and the average thickness of the produced fruits are not characteristics that determine the squirrel's choice of which palm to forage; and c) the squirrels prefer to consume fruits infested by invertebrates. Thus, our results highlight the importance of the palm-rodent interaction for both species. The development of strategies to increase the efficiency in the opening of queen palm fruits indicate how important is this resource to the squirrels, and due to the preference for invertebrates, the squirrel controls the population of these fruit parasites, providing a service to the population of palm trees.

**Keywords:** Animal behavior. Feeding strategy. Germinal pore.

## SUMÁRIO

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1 INTRODUÇÃO .....</b>                   | <b>6</b>  |
| <b>2 MATERIAL E MÉTODOS.....</b>            | <b>9</b>  |
| 2.1 Manipulação de frutos .....             | 9         |
| 2.2 Seleção de palmeiras por esquilos ..... | 10        |
| 2.3 Predação de larvas por esquilos .....   | 11        |
| <b>3 RESULTADOS.....</b>                    | <b>13</b> |
| 3.1 Manipulação de frutos .....             | 13        |
| 3.2 Seleção de palmeiras por esquilos ..... | 14        |
| 3.3 Predação de larvas por esquilos .....   | 15        |
| <b>4 DISCUSSÃO .....</b>                    | <b>16</b> |
| 4.1 Evitando a gibosidade interna .....     | 16        |
| 4.2 Seleção de palmeiras por esquilos ..... | 17        |
| 4.3 Predação de larvas por esquilos .....   | 18        |
| <b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>         | <b>20</b> |
| <b>REFERÊNCIAS .....</b>                    | <b>21</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

As interações ecológicas são processos essenciais para manter a integridade das comunidades (JORDANO et al., 2006). Perturbações no ambiente podem afetar criticamente as interações animal-plantas, especialmente aquelas que interferem no sucesso reprodutivo de espécies vegetais, tais como a dispersão e predação de sementes (MURCIA, 1996). A dispersão e predação de sementes estão entre as principais forças ecológicas que atuam na estruturação e manutenção da diversidade nas florestas tropicais e na evolução das plantas (BREWER; REJMANEK, 1999). Estima-se que cerca de 20 a 50% das espécies de aves e mamíferos consumam frutos ao menos durante parte do ano (FLEMING et al., 1987). Frequentemente chamados de frugívoros esses animais dependem da disponibilidade de frutos para sua permanência em determinadas áreas (INNIS, 1989) e quando afetam negativamente o sucesso de germinação, eles são capazes de limitar o crescimento populacional das plantas que consomem (SCHUPP, 1993). Roedores são o maior grupo de mamíferos consumidores de frutos de palmeiras nas regiões tropicais, em número de espécies (n=38) (ANDREAZZI *et al.*, 2009). Através de uma compilação de diversos estudos foi possível determinar que 38 espécies de roedores interagem com 126 espécies de palmeiras, nas regiões tropicais (ANDREAZZI *et al.*, 2009). A importância das palmeiras está possivelmente relacionada com a habilidade de seus frutos ficarem disponíveis durante grande parte do ano, inclusive em períodos de escassez de outros recursos (GALETTI; ALEIXO, 1998; TERBORGH, 1986).

O esquilo *Guerlinguetus ingrami* (Rodentia, Sciuridae), é um roedor com potencial importância na recuperação de áreas florestais dinâmicas (BORDIGNON; MONTEIRO-FILHO, 2000), pois enterram sementes ao longo de sua área de vida, e ao não recuperá-las tornam-se dispersores naturais de florestas, contribuindo para a manutenção e expansão das áreas florestadas (BORDIGNON; MONTEIRO-FILHO, 2000). Também conhecido como “serelepe” esse esquilo é uma das sete espécies do gênero *Guerlinguetus* que ocorre no Brasil, sendo encontrado do sudeste da Bahia ao estado do Rio Grande do Sul (BONVICINO; OLIVEIRA; ANDREA, 2008). Apresenta hábito arborícola, mas desloca-se ocasionalmente no chão, aos saltos (REIS et al., 2011). Habita estratos baixos e intermediários de fragmentos florestais da Mata Atlântica e Cerrado (REIS et al., 2011).

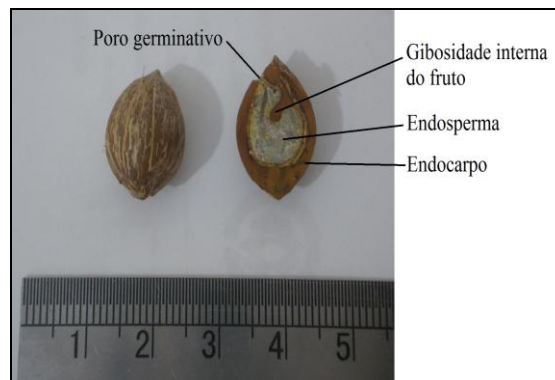
Grande parte da dieta do serelepe é composta por sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae), também conhecida como jerivá (GALETTI; PASCHOAL; PEDRONI, 1992; PASCHOAL; GALETTI, 1995). Ao longo da área de vida do esquilo, algumas palmeiras são bastante frequentadas enquanto outras não (obs. por MENDES, C.P),



provavelmente devido ao polimorfismo que essas palmeiras apresentam relacionado ao clima, solo e altitude do local em que se encontram, com variações nos frutos e estipe (BARBOSA-RODRIGUES, 1903). Os esquilos podem estar selecionando as plantas nas quais forrageiam com base nas características fenotípicas de seus frutos.

Os frutos da palmeira jerivá são caracterizados por possuírem um fino exocarpo e um mesocarpo fibroso e succulento que envolve uma única semente, protegida por um duro e espesso endocarpo (RIBEIRO et al., 2009). O fruto possui simetria tri-radial, e no ápice do endocarpo há três poros visualmente iguais. Dois destes poros possuem fundo cego e o terceiro é o poro germinativo, que se encontra do lado oposto da gibosidade interna do fruto (BORDIGNON et al, 1996)(Figura 1). A gibosidade interna é uma projeção do endocarpo que dificulta o acesso do esquilo ao endosperma quando o fruto é aberto pelo lado dos poros de fundo cego.

**Figura 1-** Corte longitudinal no fruto de *Syagrus romanzoffiana*.



Fonte: Elaborado pela autora

O esquilo precisa identificar onde está a gibosidade interna para evitá-la e, dessa forma, economizar energia e tempo na obtenção do endosperma. É conhecido que esses roedores são capazes de identificar o lado onde a gibosidade interna se encontra ainda antes de iniciar a abertura do fruto, com sucesso superior a 90% (BORDIGNON; MARGARIDO; LANGE, 1996; MENDES; CÂNDIDO-JR, 2014), porém, a forma que essa identificação é feita permanece desconhecida. Como a gibosidade sempre está do lado oposto ao poro germinativo (BORDIGNON; MARGARIDO; LANGE, 1996), este poro é uma pista importante que o esquilo pode utilizar para abrir os frutos de forma mais eficiente. Acredita-se que ao manipular o fruto o esquilo pressiona os três poros com os dentes incisivos superiores e aquele que não possuir fundo cego é ser usado como suporte, e então os incisivos inferiores conseguem abrir o endocarpo (BORDIGNON et al. 1996).

Eficiência é um dos principais fatores que definem a estratégia de forrageamento por sciurídeos. Estudos realizados com os esquilos *Sciurus carolinensis* e *Sciurus niger* em laboratório constataram que variadas espécies de nozes de menor valor energético oferecidas sem o endocarpo eram preferidas, em relação a nozes mais energéticas com endocarpo (SMITH; FOLLMER, 1972), demonstrando que a economia de energia aplicada para se abrir um fruto que está sem o endocarpo é preferível sobre um fruto mais nutritivo que demandaria um maior gasto energético em sua abertura.

Frutos de *S. romanzoffiana* também são sítios de reprodução de algumas espécies de invertebrados, que completam seus instares larvais consumindo o endosperma e embrião da semente (ALVES-COSTA, 2004; CHRISTIANINI, 2006). Os besouros bruquídeos e curculionídeos são exemplos de insetos que ovipõem nos frutos para que suas larvas possam se desenvolver dessa forma (DELOBEL et al., 1995; GREHA et al., 2008; SILVA et al., 2007). Vertebrados predadores de sementes predam acidental ou propositalmente as larvas desses insetos, sendo esta interação denominada de predação intraguilda (ALVES-COSTA, 2004; FORGET et al., 1994). Roedores frequentemente manipulam endocarpos dos frutos de palmeiras para se alimentar das larvas contidas em seu interior (BRANCALION et al., 2011). Consumir sementes contendo larva pode ser uma opção mais nutritiva para os esquilos (CORTINOZ, 2011), pois a presença de larvas aumenta a taxa de proteína, lipídios e outros nutrientes nos frutos (JORDANO, 1987).

Considerando que tanto a escolha dos itens alimentares quanto a estratégia utilizada para consumi-los são padrões comportamentais que afetam a eficiência do forrageamento dos indivíduos, e que a eficiência de forrageamento pode afetar tanto a aptidão dos indivíduos de uma população quanto a forma como esses interagem com o ambiente, torna-se essencial conhecer os padrões comportamentais das espécies para melhor entender seus efeitos sobre o ecossistema. Assim, nosso objetivo foi examinar três questões relacionadas a como o *Guerlinguetus ingrami* seleciona e manipula um dos seus principais itens alimentares, o fruto de *Syagrus romanzoffiana*:

a) manipulação de frutos- Investigar se o *G. ingrami* realmente utiliza a profundidade dos poros para identificar o melhor lado para abrir o fruto;

b) seleção de palmeiras por esquilos- Testar se os *G. ingrami* em vida livre possuem preferência por forragear em árvores que produzem frutos maiores e/ou com endocarpos mais finos;

c) predação de larvas por esquilos- Investigar se os esquilos possuem preferência em predação de frutos com ou sem larvas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em um fragmento de mata Atlântica (22°15'20"S, 47°28'20"W, Datum SAD69) pertencente à Ajapí, distrito de Rio Claro- SP. Com aproximadamente 47 ha de mata atlântica secundária, o local é cercado por matrizes de cana de açúcar e de milho, e possui clima sub-tropical do tipo Cwa (classificação de Koppen), seco no inverno e chuvoso no verão. A média pluviométrica do local é de aproximadamente 1366 mm e a temperatura média anual da região é de 21,6 °C (Alvares *et al.* 2014).

### 2.1 Manipulação de frutos

Para investigar como o esquilo identifica por onde começar a abrir o fruto de modo a evitar a gibosidade interna, foram coletados 30 frutos de 25 palmeiras *Syagrus romanzoffiana* (total de 750 frutos) distantes uma da outra o suficiente para abranger a área de vida de vários esquilos, que é de 3,5 hectares em média (BORDIGNON; MONTEIRO-FILHO, 2000). Com a ajuda de uma furadeira e uma broca fina, os frutos foram perfurados em seus três poros, tornando-os igualmente profundos. Após a perfuração, eles foram colocados em recipientes e disponibilizados por sete dias nas palmeiras em que foram coletados. Após este período, os frutos predados pelos esquilos foram recolhidos e as aberturas feitas pelos animais foram analisadas, registrando o lado pelo qual o esquilo fez a abertura em relação à gibosidade interna. Como grupo controle, em cada uma das palmeiras foram coletados dez frutos predados em condições naturais por esquilos (n=250). A orientação da abertura dos frutos do grupo controle foi comparada às aberturas dos frutos cujos poros foram perfurados. Levando em conta que em condições naturais o poro germinativo é mais profundo que os poros de fundo cego, essa diferença de profundidade pode estar sendo a estratégia que o esquilo usa para encontrar o lado oposto a gibosidade interna. Essa hipótese poderá ser corroborada se o esquilo errar a escolha do lado com maior frequência se todos os poros forem igualmente profundos. Porém, se mesmo após a perfuração os roedores continuarem evitando a gibosidade, a hipótese será considerada incorreta e maiores investigações deverão ser realizadas. Para comparar a frequência de acertos em evitar a gibosidade interna pelos animais, foi utilizado o teste exato de Fisher.

## 2.2 Seleção de palmeiras por esquilos

Para avaliar se os esquilos têm preferência por forragear em palmeiras que produzem frutos maiores ou frutos com endocarpos mais finos, foram definidas quatro parcelas de 50m x 50m, distantes em média 80 metros umas das outras. Em cada palmeira no interior das parcelas foram estimadas as variáveis: produtividade, tamanho médio dos frutos, espessura média dos endocarpos, e como variável dependente, a proporção de sementes predadas por esquilos (Quadro 1). As palmeiras no interior das parcelas estavam separadas entre si a uma distância média de aproximadamente seis metros, o que é ideal para o experimento já que a proximidade das palmeiras facilita a visita e seleção pelos esquilos residentes.

**Quadro 1-** Variáveis que foram avaliadas para investigar se os esquilos preferem forragear em árvores que produzem frutos maiores e endocarpos mais finos.

| <b>Variável Dependente</b>            | <b>Variáveis Independentes</b>           |
|---------------------------------------|--|
| Predação de sementes por esquilos (%) | Tamanho médio dos frutos (mm)            |
|                                       | Espessura média dos endocarpos (mm)      |
|                                       | Produtividade da palmeira (nº de frutos) |

Fonte: Elaborado pela autora

Para estimar a proporção de frutos predados por esquilos, foram delimitados ao redor de cada palmeira seis quadrados de 30x30 cm, todos a 1m do caule, em direções aleatórias. Todos os frutos no interior desses quadrados foram coletados, separados em predados ou não predados por esquilos e contados. Os frutos não predados por esquilos incluem tanto frutos intactos como aqueles predados por outros organismos. Essa diferenciação foi possível graças às marcas características deixadas pelos esquilos nos frutos ao abri-los para consumir a semente (BORDIGNON; MARGARIDO; LANGE, 1996). O número médio de frutos no interior dos quadrados foi utilizado como um índice de produtividade da palmeira, pois, como esses demoram muito para se decompor, acumulam-se frutos de várias florações sob a copa da palmeira. A sazonalidade não interferiu no estudo, pois os frutos de novas florações representaram apenas uma pequena proporção dos endocarpos sob a copa. Foram coletados dez frutos maduros de cada palmeira para se medir com um paquímetro, o tamanho dos frutos e a espessura do endocarpo.

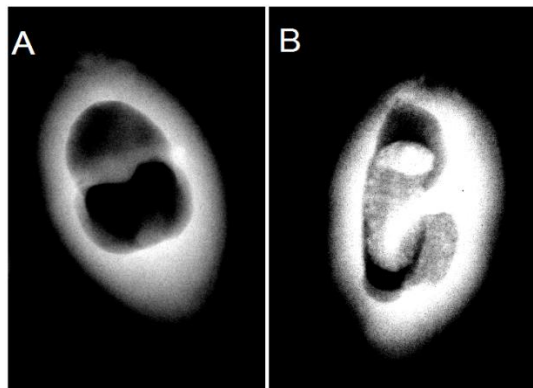
Os dados coletados foram testados através do método de seleção de modelos concorrentes, gerando vários modelos biologicamente plausíveis (Tabela 1) para explicar

como as variáveis independentes afetam a variável dependente. Os modelos foram comparados através do Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), onde a correção adiciona uma penalidade a modelos mais complexos, tornando a análise mais parcimoniosa. Modelos com  $\Delta\text{AICc} < 2$  foram considerados igualmente plausíveis. Nós preferimos utilizar modelos aditivos generalizados (GAM) ao invés dos tradicionais modelos lineares, pois são mais adequados para analisar as respostas não lineares obtidas. Essa abordagem permite isolar quais as características que melhor explicaram a preferência dos esquilos, avaliando se há evidência em prol da hipótese. Além disso, para excluir a influência da parcela sobre a proporção de frutos predados, foi criado um modelo aditivo generalizado da proporção de frutos predados em função da parcela na qual a palmeira se encontra. Os resíduos do modelo foram usados como a proporção corrigida de frutos predados. O mesmo procedimento foi usado para excluir o efeito do tamanho do fruto sobre a espessura do endocarpo, já que as duas variáveis são altamente correlacionadas. Para complementar a análise dos dados também foi utilizada a Frequência  $\pi_i$ , que se trata de um método “Bootstrap” para se avaliar a frequência com que um determinado modelo é escolhido como o melhor modelo do conjunto. Para isso, o banco de dados foi reamostrado e as análises foram repetidas 10000 vezes, registrando o modelo selecionado como melhor para cada reamostragem. Também foi calculado o Peso de Akaike (wAICc) e a Diferença de Akaike ( $\Delta\text{AICc}$ ), que são o valor de verossimilhança e a relativa diferença entre os modelos, respectivamente. Todas as análises foram realizadas através do software estatístico R (R Core Team, 2013), usando também os pacotes *bbmle* e *GAM*.

### **2.3 Predação de larvas por esquilos**

Para avaliar se o *G. ingrami* prefere as larvas ou o endosperma da semente, foram coletados 30 frutos em 25 palmeiras jerivás (750 frutos), que foram posteriormente radiografados para verificar se estavam ou não infestados por larvas de besouros (Figura 2). O método de radiografia foi escolhido para auxiliar nessa questão, por ser um método de avaliação rápida e por permitir que sejam analisadas várias sementes ao mesmo tempo, tornando a quebra do endocarpo desnecessária (BRANCALION et al., 2011). As radiografias foram realizadas com um equipamento de raio-x digital (Faxitron X-ray, model MX-20 DC12, Tucson, USA) no qual as sementes ficaram expostas por 1,2 segundos sob a radiação de 26 kV.

**Figura 2-** Radiografia dos frutos de jerivá:



Legenda: (A) Fruto com a cavidade composta apenas pela semente e (B) cavidade do fruto preenchida por larva em desenvolvimento.

Fonte: Imagens registradas pela autora no equipamento de raio-x digital.

Após contar o número de frutos infestados por larvas nas amostras de cada palmeira, eles foram colocados em recipientes e oferecidos aos esquilos em suas palmeiras de origem (Figura 3). Após uma semana, os frutos que não foram removidos pelos esquilos foram recolhidos e quebrados para checar a presença de larvas. Subtraindo o número de frutos infestados e saudáveis que sobraram pelo número de frutos oferecidos, foi possível obter quantos frutos foram removidos de cada grupo. Foram utilizadas câmeras-trap para verificar se não havia outras espécies além do esquilo removendo os frutos, mas apenas esquilos foram registrados. Por meio do teste exato de Fisher, foi verificado se a probabilidade de um fruto com larva ser removido é igual à probabilidade de um fruto sem larva.

**Figura 3-** Registro da disposição dos frutos em campo:



Legenda: (A) Frutos fixados nas palmeiras de origem, (B) Esquilo momentos antes de predar os frutos disponibilizados na palmeira.

Fonte: Registro feito pela autora.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Manipulação de frutos

A porcentagem de frutos que foram abertos pelo lado errado (i.e. o mesmo lado da gibosidade interna, a partir de um dos poros de fundo cego – Fig. 4-B) pelos esquilos foi de apenas 2% no grupo controle, enquanto no grupo de frutos com tratamento (i.e. perfurados), 39,24% foram abertos de forma errada pelos esquilos. A proporção de frutos predados pelo lado oposto a gibosidade interna (Figura 4-A) foi claramente diferente entre os grupos tratamento e controle ( $p < 0.001$ ). Esses valores indicam que, assim como nossa hipótese previra, os esquilos usam a profundidade do orifício germinativo para identifica-lo e para iniciar a abertura do fruto.

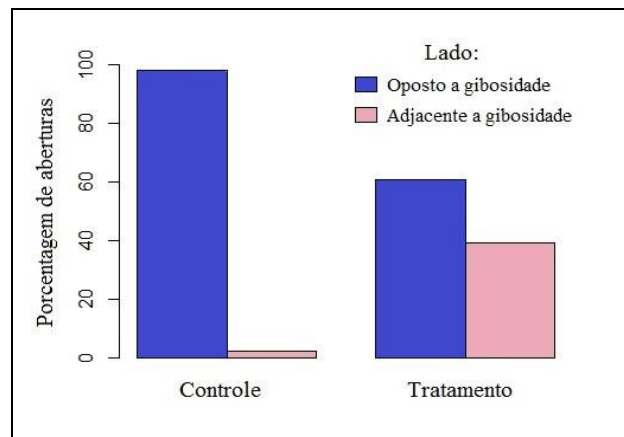
**Figura 4-** Frutos que foram disponibilizados aos esquilos e predados



Legenda: (A) Frutos abertos pelo lado dos poros germinativos, é possível ver a gibosidade interna no lado oposto da abertura (B) Frutos abertos pelo lado dos poros de fundo cego, no qual a gibosidade interna inibe o acesso do esquilo ao endosperma do fruto.

Fonte: Elaborado pela autora.

**Figura 5-** Proporção de frutos perfurados no grupo controle e no tratamento



Legenda: No grupo controle, os esquilos abriram a maior parte dos frutos usando o poro germinativo, que se localiza no lado oposto á gibosidade interna e permite acesso ao endosperma do fruto. No grupo dos frutos com poros perfurados, os esquilos abriram aproximadamente 40% destes usando os poros de fundo cego, que estão localizados no mesmo lado que a gibosidade interna.

Fonte: Elaborado pela autora

### 3.2 Seleção de palmeiras por esquilos

Não foi observada nenhuma correlação entre a proporção de frutos predados em cada palmeira com o tamanho médio dos frutos produzidos por estas ( $cor = 0.200$ ,  $df = 31$ ,  $p\text{-value} = 0.26$ ). Também não foi encontrada correlação entre o número de frutos predados com a espessura média do endocarpo dos frutos ( $cor = -0.165$ ,  $df = 31$ ,  $p\text{-value} = 0.35$ ) e nem com a produtividade da palmeira ( $cor = 0.121$ ,  $df = 31$ ,  $p\text{-value} = 0.49$ ). No entanto, foi observada uma correlação positiva entre o tamanho médio dos frutos produzidos por palmeira e a proporção de frutos infestados por larvas ( $cor = 0.464$ ,  $df = 20$ ,  $p\text{-value} = 0.02948$ ). Nenhum dos modelos avaliados se mostrou superior aos outros em explicar a proporção de sementes predadas, o modelo nulo obteve  $\Delta AICc < 2$ , o que indica que nenhuma das variáveis testadas é uma boa preditora da predação de sementes por esquilos (Tabela 1).



**Tabela 1-** Resultado da Seleção de Modelos

| <b>Modelo</b>                            | <b>AICc</b> | <b>dAICc</b> | <b>df</b> | <b>weight</b> | <b><math>\pi_i</math></b> |
|--|-------------|--------------|-----------|---------------|---------------------------|
| <b>GAM-Espessura</b>                     | 95.9        | 0.0          | 3         | 0.253         | 0.121                     |
| <b>GAM-Nulo</b>                          | 96.3        | 0.5          | 3.31      | 0.2           | 0.025                     |
| <b>GAM-Tamanho</b>                       | 96.7        | 0.8          | 3         | 0.167         | 0.029                     |
| <b>GAM-Produtividade</b>                 | 96.8        | 1.0          | 3.66      | 0.155         | 0.041                     |
| <b>GAM-Tamanho + Espessura</b>           | 97.0        | 1.2          | 3.99      | 0.142         | 0.339                     |
| <b>GAM-Tamanho + Produtividade</b>       | 98.6        | 2.7          | 4.51      | 0.066         | 0.208                     |
| <b>GAM-Espessura +<br/>Produtividade</b> | 101.4       | 5.6          | 9.28      | 0.016         | 0.233                     |

Fonte: Elaborado pela autora

### 3.3 Predação de larvas por esquilos

O teste exato de Fisher apontou que a proporção de frutos removidos em ambos os grupos é diferente ( $p=0.007$ ), sendo que os frutos infestados foram removidos com maior frequência do que os frutos saudáveis (Tabela 2). A proporção de frutos removidos em cada palmeira não é correlacionada com a proporção de frutos infestados em cada palmeira ( $p\text{-value}= 0,3157$ ), o que indica que os resultados observados não são causados pelo nível de infestação por larvas de besouros ou pela frequência de visitaç o por esquilos em cada palmeira.

**Tabela 2-** Proporç o de frutos saud veis e infestados que foram ou n o removidos pelos esquilos

|                          | <b>Saud veis</b> | <b>Infestados</b> | <b>Total das linhas</b> |
|--------------------------|------------------|-------------------|-------------------------|
| <b>Removidos</b>         | 281              | 109               | 390                     |
| <b>N o Removidos</b>     | 290              | 70                | 360                     |
| <b>Total das Colunas</b> | 571              | 179               | 750                     |

Fonte: Elaborado pela autora

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 Evitando a gibosidade interna

Os frutos de jervá que tiveram seus três poros perfurados foram abertos erroneamente com uma frequência 37,24% maior do que os frutos abertos nos grupos controles (que não foram perfurados). Nossos resultados apontaram que a identificação do poro germinativo por parte dos esquilos para dar início á abertura do fruto, é claramente dependente da profundidade do orifício germinativo. Iniciar a abertura dos frutos a partir da localização de sua região mais vulnerável também foi observado por outros estudos realizados com esquilos (EIBL- EIBESFELDT, 1956). Ao predar avelãs, *Sciurus vulgaris*, por exemplo, concentra as dentadas na região frágil do fruto, fazendo pressão com os dentes e abrindo uma fenda para expor a semente (EIBL- EIBESFELDT, 1956).

Identificar o lado da gibosidade interna para assim evitá-la, deve proporcionar uma melhora significativa na eficiência de forrageio dos esquilos, visto que animais adultos raramente erram. Exemplo disso é a porcentagem de erro na abertura de apenas 4,5% (n=534) de frutos em condições naturais (MENDES; CÂNDIDO-JR, 2014). Embora proporções de erro de 27% (n=328) nas aberturas de frutos de jervá já tenham sido observadas (BORDIGNON; MARGARIDO; LANGE, 1996), neste estudo observamos uma proporção de erros ainda menor do que nesta literatura, apenas 2% nos frutos sem tratamento (n=250).

Já é bem conhecido na literatura que endocarpos ou cascas espessas e lignificadas são adaptações comuns contra a predação por roedores (ZHANG; ZHANG, 2008). Porém, com este estudo, sugerimos a hipótese de que a gibosidade interna e os poros de fundo cego também sejam adaptações contra roedores. A gibosidade interna, por ser uma proeminência interna no endocarpo, aumenta a resistência mecânica do fruto e dificulta a sua abertura, exigindo maior empenho de tempo e energia dos roedores. Os dois poros de fundo cego, por sua vez, são externamente idênticos ao poro germinativo e podem ter se desenvolvido como adaptações que dificultam a identificação deste poro pelos roedores durante a abertura do endocarpo.

#### 4.2 Seleção de palmeiras por esquilos

Este estudo não encontrou correlação entre a proporção de frutos predados com o tamanho médio dos mesmos, tampouco com a espessura dos frutos produzidos por cada palmeira. Por outro lado, há registro na literatura de esquilos dando preferência a sementes com o endocarpo mais fino (SMITH; FOLLMER, 1972), assim como sugeria nossa hipótese inicial. Em relação ao tamanho, também há registro de que o *G.ingrami* seleciona os maiores frutos de jerivá, mesmo que eles não tenham endosperma maior que os demais (NIEVAS, 2010). Há também a suposição de que os frutos maiores não sejam preferidos, pois como levam mais tempo para serem manipulados e consumidos, exigem que os esquilos fiquem mais tempo expostos á predadores, e o custo benefício não seria compensatório (LIMA; VALONE; CARACO, 1985).

Os estudos realizados sobre a influência do tamanho dos frutos sobre a predação por outros roedores possuem resultados bem controversos. Há registros de que roedores são capazes de avaliar os custos-benefícios associados às características de cada fruto (WANG et al., 2013) e que muitas vezes frutos de tamanho intermediário são preferíveis por oferecerem maiores benefícios e exigirem menor custo energético (WANG; YANG, 2014). Alguns autores, pelo contrário, afirmam que não há relação entre o tamanho do fruto e o interesse dos roedores em manipulá-lo (MOLES; DRAKE, 1999). Essa incompatibilidade nos resultados pode ser proveniente da variedade de tamanhos de frutos que são utilizadas nos experimentos (WANG et al., 2013), assim como da variedade de espécies, tanto de roedores como de plantas, utilizadas nos experimentos, frequentemente negligenciando as diferentes características e comportamentos das espécies (GALETTI et al., 2015). É muito provável que outros fatores como variáveis químicas e na composição do fruto, como quantidade de lipídios, sais e tanino estejam influenciando a escolha do esquilo sobre qual palmeira forragear.

Uma significativa relação foi encontrada entre o tamanho médio dos frutos produzidos pelas palmeiras e a proporção de frutos infestados por larvas de besouros. Embora sejam necessários mais estudos para fazer afirmações concretas sobre o tema, é possível que os besouros estejam selecionando palmeiras que produzem frutos maiores para fazer sua oviposição. Considerando que estes bruquídeos e curculionídeos juntos são os principais predadores das sementes de jerivá, se confirmada, essa preferência pode ter efeitos sobre a população das palmeiras e possivelmente sobre a história evolutiva destas.

### 4.3 Predação de larvas por esquilos

De acordo com a diferença entre a remoção de frutos com e sem larvas de besouros, é possível afirmar que os esquilos preferem predação de frutos que possuem larvas contidas em seu interior. A presença de larvas frequentemente aumenta a taxa de predação de frutos por vertebrados (ALVES-COSTA, 2004; FORGET; MUNOZ; LEIGH, 1994; VISSER et al., 2011). Por outro lado, há também registro na literatura de que frutos com larvas foram rejeitados pelos esquilos antes mesmo da retirada completa do exocarpo (BORDIGNON; MARGARIDO; LANGE, 1996). Preferir frutos com larvas pode ser uma opção vantajosa, pois além da presença de larvas aumentar a proporção de alguns nutrientes nos frutos (JORDANO, 1987), o esforço empenhado para extrair a larva do fruto parece ser menor do que o necessário para extrair a semente, que fica fortemente fixada no endocarpo e exige uma abertura maior para sua remoção (SILVIUS, 2002). A abertura realizada pelo esquilo para predação de uma larva é pequena e possui formato de fenda (ALVES-COSTA, 2004).

Apesar de termos encontrado que os esquilos preferem frutos infestados e que há uma alta infestação por invertebrados em palmeiras que produzem frutos maiores, o fato de não termos encontrado nenhuma preferência dos esquilos para forragear nessas palmeiras com frutos maiores não é surpresa. Mesmo se a alta infestação de palmeiras com frutos maiores fazer o esquilo forragear nessas palmeiras, esse efeito indireto deve ser extremamente pequeno por duas razões: primeiro, palmeiras com frutos maiores devem ter uma quantidade de invertebrados ligeiramente maior às palmeiras que produzem frutos de outros tamanhos. E segundo, a probabilidade de frutos infestados serem consumidos por um esquilo é apenas razoavelmente maior à probabilidade de um fruto saudável ser consumido. Dessa forma, se o invertebrado no fruto desempenha um efeito indireto na seleção do esquilo sobre qual palmeira forragear, a intensidade desse efeito deve ser muito menor que a capacidade de detecção dos métodos que utilizamos. Outras características nos frutos que não foram medidas como propriedades químicas, conteúdo energético e quantidade de tanino também podem ter um maior efeito sobre a seleção da palmeira por esquilos do que a infestação de larvas.

Apesar da constatação dessa preferência, estudos precisam ser realizados para investigar de que forma os esquilos identificam a presença de larvas nos frutos. Uma possibilidade é que o fruto infestado sofra mudanças químicas ou exale um cheiro característico. Outra hipótese é que o esquilo seja capaz de ouvir possíveis ruídos que a larva produza ao se alimentar do endosperma ou ao perfurar o endocarpo durante a sua saída do fruto.

Um crescente corpo de evidências sugere que em floresta neotropicals os esquilos são capazes de regular a população de besouros predadores de sementes de palmeiras, como demonstrado para a *Attalea butyracea* (VISSER et al., 2011) e para o Jerivá (MENDES; RIBEIRO; GALETTI, 2015). A capacidade de identificar os frutos infestados por larvas e a preferência por consumi-los, como demonstrado no presente trabalho, corroboram essa hipótese. Considerando que estes roedores também agem como dispersores de sementes, sua exclusão pode ocasionar um aumento significativo de sementes sobre o solo (PRICE; JOYNER, 1997), que ficam expostas por mais tempo ao ataque dos bruquídeos e curculionídeos (VISSER et al., 2011).

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para concluir: o esquilo usa a profundidade do poro germinativo para diferenciá-lo dos demais e dar início à abertura do fruto, evitando a gibosidade interna. O tamanho e a espessura dos frutos de jerivá não parecem ser características importantes na escolha do esquilo sobre em qual palmeira forragear, e por fim, os esquilos possuem preferência em consumir frutos com larvas. Nossos resultados também destacam o quão diverso é o papel do esquilo em ecossistemas tropicais que podem atuar simultaneamente como: a) predador de sementes, incluindo sementes grandes e resistentes, como a palmeira jerivá e a *Attalea* (VISSER et al., 2011), nos quais técnicas especializadas são necessárias para abrir eficientemente o endocarpo do fruto; b) dispersor primário e secundário de sementes, principalmente devido ao comportamento de “scatter hoarding” (BORDIGNON & MONTEIRO-FILHO, 2000), que afeta a distribuição espacial de espécies de plantas (STONER et al., 2007); c) controlador da população de algumas espécies de besouros (MENDES; RIBEIRO; GALETTI, 2015; VISSER et al., 2011) através da predação intencional de suas larvas e d) controlador da população de besouros através da competição por frutos, que são um recurso necessário para a oviposição desses invertebrados. Apesar de todas essas funções, o Sciuridae neotropical é um grupo negligenciado e os poucos estudos realizados focam, grande parte das vezes, em sua dieta e comportamento alimentar. Estudos sobre evolução e taxonomia dos grupos são escassos e velhos (ALLEN, 1898; MOOJEN, 1942), e mais estudos sobre o efeito das interações de esquilos com outras espécies são necessárias para entender a função desses roedores nos ecossistemas dinâmicos.

## REFERÊNCIAS

- ALLEN, J. A. Article VIII.-REVIEW OF THE SOUTH AMERICAN SCIURIDAE. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. XXXIV, n. 8, p. 147–309, 1898.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, Vol. 22, No. 6, 711–728.
- ALVES-COSTA, C. P. Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal. v. 38, p. 107, 2004.
- ANDREAZZI, C. S.; PIRES, A.S.; FERNANDEZ, F. A. S. Mamíferos E Palmeiras Neotropicais: Interações Em Paisagens Fragmentadas. **Oecologia Bras.** 13: 554–574, 2009.
- BARBOSA RODRIGUES, J. Sertum Palmarum Brasiliensium, ou, relation des palmiers nouveaux du Brésil. Brussels: **Imp. Typ. Veuve Monnom** ., v. 2, p.1-114, 1903.
- BONVICINO, C. R.; OLIVEIRA, J. A.; ANDREA, P. S. D. Guia dos roedores do Brasil , com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. **Biologia**, v. 15, p. 120, 2008.
- BORDIGNON, M.; MARGARIDO, T. C. C.; LANGE, R. R. Formas de abertura dos frutos de *Syagrus romazoffiana*(Chamisso) Glassman efetuadas por *Sciurus ingrami* Thomas(Rodentis, sciuridae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 13, n. 4, p. 821–828, 1996.
- BORDIGNON, M.; MONTEIRO-FILHO, E. L. D. A. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta) **Arquivos de Ciências Veterinária e Zoologia UNIPAR Umuarama**, 2000.
- BRANCALION, P. H. S. et al. Are We Misinterpreting Seed Predation in Palms? **Biotropica**, v. 43, n. March 2010, p. 12–14, 2011.
- BREWER, S. W.; REJMANEK, M. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 165–174, 1999.
- CHRISTIANINI, A. V. Fecundidade, dispersão e predação de sementes de *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude, uma palmeira invasora da Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, p. 587–594, 2006.
- CORTINOZ, J. R. Papel de Dispersores, Predadores vertebrados e parasitóides na taxa de predação por besouros em fragmentos florestais do sudeste brasileiro. 2011.
- DELOBEL, A. et al. Trophic relationships between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. **Amazoniana**, v. XIII, p. 209–219, 1995.
- EIBL-EIBESFELDT, I. Über Ontogenetische Entwicklung der Technik des Nusseffoönens von Eichhorne (*Sciurus vulgaris* L.). **Zeitschrift Saugertiere**, v. 21, p. 132-134, 1956.
- FLEMING, T. H.; BREITWISCH, R.; WHITESIDES, G. H. Patterns of Tropical Vertebrate Frugivore Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 91–109, 1987.

FORGET, P. M.; MUNOZ, E.; LEIGH, E. G. Predation By Rodents and Bruchid Beetles on Seeds of Scheelea Palms on Barro-Colorado Island, Panama. **Biotropica**, v. 26, p. 420–426, 1994.

GALETTI, M.; PASCHOAL, M.; PEDRONI, F. **Predation on palm nuts (Syagrus romanzoffiana) by squirrel (Siurus ingrami) in South-East Brazil**, 1992.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, p. 286–293, 1998.

GALETTI, M., R. GUEVARA, L. A. GALBIATI, C. L. NEVES, R. R. RODARTE, AND C. P. MENDES. Seed Predation by Rodents and Implications for Plant Recruitment in Defaunated Atlantic Forests. **Biotropica**, v. 47, n. 5, p. 521–525, 2015.

GRENHA, V.; MACEDO, M. V. DE; MONTEIRO, R. F. Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O’Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, p. 50–56, 2008.

INNIS, G.J. Feeding Ecology of Fruit Pigeons in Subtropical Rainforests of South-eastern Queensland. **Australian Journal of Wildlife Research**, v. 16, p. 365–394, 1989.

JORDANO, P. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. **Ecology**, 1987.

JORDANO, P; GALETTI, M.; PIZO, M.A: ; SILVA, W .R Ligando Frugivoria e Dispersão de sementes à biologia da conservação. In: **Biologia da conservação: essências**. Editorial Rima, São Paulo, Brasil. p. 411–436, 2006.

LIMA, S. L.; VALONE, T. J.; CARACO, T. Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. **Animal Behaviour**, v. 33, p. 155–165, 1985.

MENDES, C. P.; CÂNDIDO-JR, J. F. Behavior and foraging technique of the Ingram’s squirrel *Guerlinguetus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) in an Araucaria moist forest fragment. **Zoologia (Curitiba)**, v. 31, n. 3, p. 209–214, 2014.

MENDES, C. P.; RIBEIRO, M. C.; GALETTI, M. Patch size, shape and edge distance influence seed predation on a palm species in the Atlantic forest. **Ecography**, v. 38, p. 001–011, 2015.

MOLES, A. T.; DRAKE, D. R. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. **New Zealand Journal of Botany**, v. 37, p. 83–93, 1999.

MOOJEN, J. Sobre os “ciurídeos” das coleções do Museu Nacional, do Departamento de Zoologia de S. Paulo e do Museu Paraense Emílio Goeldi. Boletim do Museu Nacional, **Zoologia**, p. 1- 55, 1942.

MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: schelhas, j & greenberg, r. (eds.). Forest patches in tropical landscapes. **Island press**, p. 19–36, 1996.



NIEVAS, A. Um Tamanho Ideal De Fruto De *Syagrus Romanzoffiana* (Arecaceae) Para O Consumo Por *Guerlinguetus Ingrami* (Rodentia)? **Ecologia.Ib.Usp.Br**, p. 1–4, 2010.

PASCHOAL, M.; GALETTI, M. Seasonal food use by the Neotropical Squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, 1995.

PRICE, M. V.; JOYNER, J. W. What Resources Are Available To Desert Granivores: Seed Rain or Soil Seed Bank? **Ecology**, v. 78, p. 764–773, 1997.

REIS, N. R. DOS ; PERACCHI, A.L ; PEDRO, W.A; LIMA, I.P. **Mamíferos do Brasil**. 2<sup>a</sup> ed. Londrina.p. 359–360, 2011

RIBEIRO, L. F. ; CONDE, L. O. M. ; GUZZO, L. C.; PAPALAMBROPOULOS, P. R Behavioral patterns of *Guerlinguetus ingrami* (Thomas, 1901) from three natural populations in Atlantic forest fragments in Espírito Santo state, Southeastern Brazil. **Natureza on line**, v. 7, p. 92–96, 2009.

SCHUPP, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio**, v. 107-108, p. 15–29, 1993.

SILVA, F. R. ; BEGNINI, R. M.; SCHERER, K. Z.; LOPES, B. C.; CASTELLANI, T. T. Predação de sementes de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) por insetos na Ilha de Santa Catarina, SC. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 681–683, 2007.

SILVIUS, K. M. Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or “grubivory”? **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 707–723, 2002.

SMITH, C. C.; FOLLMER, D. Food Preferences of Squirrels. **Ecology**, v. 53, n. 1, p. 82–91, 1972.

STONER, K. E.; RIBA-HERNANDEZ, P.; KEVINA, V.; LAMBERT, J.E.. The Role of Mammals in Creating and Modifying Seedshadows in Tropical Forests and Some Possible Consequences of Their Elimination. **Biotropica**, v. 39, n. 3, p. 316–327, 2007.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical forest. In: **Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity**. pp. 330–344, 1986.

VISSER, M. D.; MULLER-LANDAU, H. C.; WRIGHT, S. J.; RUTTEN, G.; JANSEN, P. A. Tri-trophic interactions affect density dependence of seed fate in a tropical forest palm. **Ecology Letters**, v. 14, p. 1093–1100, 2011.

WANG, B. ; YE, C. X.; CANNON, C. H.; CHEN, J. Dissecting the decision making process of scatter-hoarding rodents. **Oikos**, v. 122, p. 1027–1034, 2013.

WANG, B.; YANG, X. Teasing Apart the Effects of Seed Size and Energy Content on Rodent Scatter-Hoarding Behavior. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, p. 001–008, 2014.

ZHANG, H.; ZHANG, Z. Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm-temperate broad-leaved deciduous forest, China. **Acta Oecologica**, v. 34, n. 3, p. 285–293, 2008.

---

Assinatura do Aluno

---

Assinatura do Orientador