

Marco Aurélio Pizo Ferreira

**Estudo comparado da dispersão e predação de sementes de Cabralea
canjerana (Meliaceae) em duas áreas de mata do Estado de São Paulo**

Orientador: Prf. Dr. Wesley Rodrigues Silva

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida e (a) candidato (a)

MARCO AURÉLIO PIZO FERREIRA

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas como parte dos requisitos para a
obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Ecologia).

Campinas

1994

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

À minha avó, Mariana,
e ao meu amigo Orlando,
dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer aqui àqueles que ajudaram a fazer deste trabalho uma experiência, em sua maior parte, agradável e enriquecedora.

Ao Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva, pela presteza com que sempre me atendeu e ajudou, mesmo enquanto estive longe.

Aos membros da pré-banca, Profs. Drs. Ivan Sazima, Flávio Antônio M. dos Santos e Patrícia C. Morellato, pelas valiosas sugestões que ajudaram a melhorar a versão final da tese.

Ao Prof. Dr. Jacques Marie E. Vielliard, pelo apoio nos mais variados assuntos, especialmente durante a ausência do Prof. Wesley.

Ao Prof. Dr. Sergio Antônio Vanin do Instituto de Biociências da USP, pela atenção exemplar e identificação dos besouros predadores das sementes.

Ao Prof. Dr. Hemógenes de Freitas Leitão-Filho, à Mary e ao Fernando Pedroni, pela identificação das plantas coletadas na Fazenda Intervales.

Ao Prof. Dr. Emygdio L. Monteiro-Filho e ao Emerson, pela identificação dos roedores.

À Inara R. Leal pela identificação das formigas.

À Judite Lapa Guimarães do Laboratório de Pescado da Faculdade de Engenharia de Alimentos da UNICAMP, pelas análises químicas.

À Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo, especialmente às suas funcionárias em São Paulo, Cristiane, Kátia e Adriana, que sempre me atenderam e tornaram possível o trabalho na Fazenda Intervales.

À Fundação José Pedro de Oliveira por tornar possível o trabalho na Mata de Santa Genebra.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (auxílio no. 92/1597-2), ao Fundo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa da UNICAMP (FAEP), e a Fundação MB, pelo apoio financeiro.

Aos monitores e demais funcionários da Fazenda Intervales, Eliseu, Zé Floido, Luís, Dito, Toninho, Jair, Elias, Sidnei, Rita, Lucy, Iraci que, juntamente com os lambaris fritos no Carmo, fizeram prazerosas as minhas estadias na Fazenda.

A todos os guardas da Mata de Santa Genebra, especialmente ao Valdevino, sempre pronto a colaborar.

Aos muitos amigos que me acompanharam no campo, enriquecendo minhas idéias sobre a natureza e a vida e tendo, portanto, influência indireta sobre este trabalho: Isaac, Mauro, Rudi, Alexandre, Teresa, Bacu, Luciana, Caio, Marquinhos, Maristela, Jarbas, Susana.

À Erika, pela ajuda sincera na digitação dos dados.

Aos meus pais, Wilson e Maria Inês, pelo apoio constante que me permitiu chegar até aqui. Muito obrigado.

E, finalmente, à Cláudia, que mesmo distante, esteve sempre comigo, entre aves e frutos.

INDICE

Resumo.....	I
Abstract.....	III
Introdução Geral.....	1
Areas de estudo.....	5
Fazenda Intervales.....	5
Mata de Santa Genebra.....	9

Capítulo 1. História natural de Cabralea canjerana

1.1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1.1. Descrição e distribuição de <u>Cabralea canjerana</u>	12
1.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
1.2.1. Fenologia.....	15
1.2.2. Produção de frutos.....	16
1.2.3. Germinação das sementes.....	17
1.2.4. Análise química do arilo.....	17
1.3. RESULTADOS.....	18
1.3.1. História natural de <u>Cabralea canjerana</u> na Fazenda Intervales.....	18
1.3.2. História natural de <u>Cabralea canjerana</u> na Mata de Santa Genebra.....	26
1.3.3. Germinação das sementes.....	28
1.3.4. Valor nutricional do arilo.....	30
1.4. DISCUSSÃO.....	30
1.4.1. A importância do arilo de <u>Cabralea canjerana</u> para as aves.....	34

Capítulo 2. Dispersão das sementes

2.1. INTRODUÇÃO.....	37
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	39
2.2.1. Observações sobre o comportamento dos animais visitantes de <u>Cabralea canjerana</u>	39
2.2.2. Morfometria das aves.....	42
2.3. RESULTADOS.....	43
2.3.1. Padrão geral de visitação e manipulação dos diásporos.....	43

2.3.2. As aves e <u>Cabralea canjerana</u> na Fazenda Intervalles....	46
2.3.3. As aves e <u>Cabralea canjerana</u> na Mata de Santa Genebra.	52
2.4. DISCUSSÃO.....	57
2.4.1. A importância de <u>Cabralea canjerana</u> para as aves.....	57
2.4.2. A efetividade da dispersão das sementes.....	60
 Capítulo 3. Predação e dispersão secundária das sementes	
3.1. INTRODUÇÃO	67
3.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	69
3.2.1. Predação das sementes.....	69
3.2.2. O Papel das formigas.....	73
3.3. RESULTADOS.....	74
3.3.1. Predação das sementes na Fazenda Intervalles.....	74
3.3.1.1. Roedores.....	74
3.3.1.2. Insetos	78
3.3.2. Remoção das sementes por formigas na Fazenda Intervalles.....	80
3.3.3. Predação das sementes na Mata de Santa Genebra.....	83
3.3.3.1. Roedores.....	83
3.3.3.2. Insetos	85
3.3.4. Remoção das sementes por formigas na Mata de Santa Genebra.....	86
3.4. DISCUSSÃO.....	88
3.4.1. O destino das sementes.....	88
3.4.2. O papel das formigas.....	92
3.4.3. Efeito combinado de ratos, besouros e formigas.....	95
 Capítulo 4. Efeitos da fragmentação sobre a dispersão das sementes	
4.1. INTRODUÇÃO.....	98
4.2. O EMPOBRECIMENTO DA AVIFAUNA E A DISPERSÃO DAS SEMENTES.	99
4.3. A IMPORTANCIA DAS FORMIGAS COMO DISPERSORES SECUNDARIOS.	101
4.4. CONCLUSÃO.....	102
Literatura Citada.....	104
Apêndice	123

RESUMO

O estudo de dispersão e predação de sementes fornece subsídios para entender a estrutura e dinâmica das comunidades vegetais, pois desses dois fenômenos depende, em parte, o estabelecimento das plântulas e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo das plantas. Este estudo investiga e compara o sistema de dispersão de uma espécie arbórea cujas sementes ariladas são dispersas por aves, Cabralea canjerana (Meliaceae), em duas áreas de mata do Estado de São Paulo: a Fazenda Intervalles (FI), e a Mata de Santa Genebra (MSG). A primeira área é uma reserva com 38000 ha de Floresta Atlântica (sensu strictu) relativamente bem preservada, enquanto a MSG é um fragmento de Floresta Semidecídua do Planalto Paulista com 250 ha, cuja avifauna encontra-se empobrecida.

A maioria das espécies de aves observadas engole as sementes ariladas, retêm o arilo, e as regurgita intactas porém sem o arilo. Assim, as aves contribuem para a germinação das sementes pois a presença do arila propicia a infestação por fungos que prejudica a germinação. Na FI, os frutos de C. canjerana foram aproveitados como alimento por trinta e cinco espécies de aves, e o principal dispersor foi Tityra cavana (Cotingidae). No entanto, várias outras espécies exerceram um papel importante na dispersão das sementes. Na MSG, por outro lado, catorze espécies alimentaram-se dos frutos. Nesta área, empobrecida em avifauna, C. canjerana parece depender em grande parte de Vireo chivi (Vireonidae) para a dispersão de suas sementes. Esta espécie de

ave no entanto, derruba parte das sementes que consegue coletar e, provavelmente, deposita sementes em locais impróprios para a germinação.

Na FI, as sementes no solo são intensamente atacadas por roedores e insetos predadores. Estes últimos atacam preferencialmente as sementes depositadas nas proximidades da planta-mãe. Sementes ariladas que caem sob as copas são removidas por formigas Ponerinae, que podem atuar como dispersores secundários de sementes. Na MSG a predação por insetos é menor que na FI e, devido à baixa densidade de roedores relacionada ao processo de fragmentação, o papel de vertebrados predadores de sementes parece ser exercido por aves granívoras de solo, abundantes na área. Formigas Ponerinae, que também removem sementes ariladas na MSG, podem ter um papel mais importante nesta área que na FI, devido ao menor número de agentes dispersores e a ineficiência de alguns deles na remoção das sementes.

Algumas das diferenças encontradas entre os sistemas de dispersão de *C. canjerana* na FI e MSG podem ser o resultado da fragmentação e isolamento desta última área, que levou ao atual grau de empobrecimento das comunidades animal e vegetal.

ABSTRACT

Seed dispersal and seed predation studies are important to clarify our knowledge about the structure and dynamic of plant communities because both phenomena are directly related to seedling establishment and, ultimately, to plant reproductive success. This study investigates and compares the seed dispersal system of a neotropical tree whose arillated seeds are dispersed by birds, Cabralea canjerana (Meliaceae), in two forested areas located in São Paulo State, southeastern Brazil. The first study site, Fazenda Intervalles (FI), is a 38,000 ha reserve composed mostly by pristine Atlantic Forest. The second one, Mata de Santa Genebra (MSG), is a 250 ha fragment of semideciduous forest whose bird fauna is nowadays markedly different from the original composition, in part as a consequence of the fragmentation process.

Most bird species observed visiting the study trees swallow arillated seeds whole, and regurgitate intact seeds without arils. Acting in this way, they promote the germination of the seeds, which otherwise will fail to germinate due to fungi infestation. At FI thirty-five bird species ate the fruits of C. canjerana. Black-tailed Tityra (Tityra cayana, Cotingidae) was the main seed disperser, but several other species were also important as seed dispersers. In contrast, at MSG C. canjerana fruits were eaten by only fourteen bird species. At this area, the Red-eyed Vireo (Vireo chivi, Vireonidae) was the most important seed disperser, but it was also a "waster" because it often dropped

seeds beneath the parent plant, and also carried some of them to unsuitable sites for germination.

At FI, seeds exposed on the forest floor are heavily attacked by rodents and insect predators. The latter destroy mainly seeds deposited near parent plants. Arillated seeds that eventually drop beneath the parent plants are removed by Ponerinae ants which can act as secondary seed dispersers. At MSG, insect predation seems to be less important than at FI. In addition, the rodent density at this area seems to be unusually small (probably due to fragmentation), and the role of vertebrate seed predators may be performed by ground granivorous birds. Given the low number of primary seed disperser agents and the relatively inefficiency of some of them in removing the seeds, Ponerinae ants, that also remove arillated seeds at MSG, may be relatively more important seed dispersers at this area than at FI.

Some of the differences observed between the seed dispersal systems of *C. canjerana* at FI and MSG may be the result of the fragmentation and isolation of the latter area, which led to the degradation of its animal and plant communities.

INTRODUÇÃO GERAL

O estudo da dispersão e estabelecimento das sementes vem, ao longo dos últimos 25 anos, se desdobrando em múltiplas perspectivas e mostrando ser uma área particularmente fértil para a investigação de interações ecológicas.

Inicialmente focalizando apenas o conjunto de dispersores potenciais de uma determinada planta (Haverschmidt 1971, Leck 1969, 1972), os estudos de dispersão aos poucos incorporaram as características intrínsecas dos organismos envolvidos que, analisadas em conjunto, contribuíam para a compreensão da relação planta/dispersor (Fleming e Williams 1990, Howe 1980, 1981, Howe e De Steven 1979, Howe e Primack 1975, McDiarmid et al. 1977). Assim, o refinamento desses estudos levou à investigação de características morfológicas (Debussche e Isenmann 1989, Pratt e Stiles 1985), fenológicas (Morellato e Leitão-Filho 1992, Wheelwright 1985a) e de produção de frutos das plantas (Howe e Vande Kerckhove 1979, 1981) que teriam a função de tornar efetiva a ação dos dispersores. Estes, por sua vez, apresentariam comportamentos de forrageamento (Moermond e Denslow 1983, Pratt e Stiles 1983, Santana e Milligan 1984) e deslocamento no ambiente (Herrera e Jordano 1981, Izhaki et al. 1991) relevantes para sua eficiência como disseminadores de sementes. Paralelamente, o acompanhamento pós-dispersão das sementes mostrou que seu estabelecimento é influenciado por características intrínsecas das sementes (Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia 1993) e dos possíveis

sítios de deposição (Schupp 1988b, Schupp e Frost 1989, Sork 1985), e também pelo comportamento e ação dos predadores de sementes (veja revisões em Clark e Clark 1984 e Price e Jenkins 1986), evidenciando então a imensa gama de interações a que uma semente está sujeita até se estabelecer. A complexidade da relação planta/dispersor torna-se ainda mais evidente quando se considera a participação dos agentes dispersores secundários de sementes no arranjo espacial e sucesso reprodutivo de algumas plantas (Byrne e Levey 1993, Forget e Milleron 1991, Rissing 1986, Roberts e Heithaus 1986).

Assim, os sistemas de dispersão, que Howe (1984) definiu como o conjunto formado pela planta e todos os animais que predam e/ou dispersam suas sementes, mostraram ser complexos e sujeitos a variações temporais e espaciais, o que impede generalizações na sua caracterização (Herrera 1984, 1986, Wheelwright e Orians 1982, Willson e Whelan 1990). No entanto, estudos comparativos envolvendo a mesma espécie de planta em diferentes localidades colaboram para o refinamento de algumas questões fundamentais no estudo da frugivoria e da dispersão de sementes, como a importância de características morfológicas, fenológicas e químicas das plantas na determinação do conjunto de seus dispersores potenciais (Howe 1993b).

De grande importância para a compreensão da estrutura das comunidades vegetais e o processo de regeneração que as mantêm, o estudo da dispersão de sementes constitui importante ferramenta para propósitos conservacionistas (Howe 1984). Se devidamente aplicados a ambientes fragmentários, estes estudos poderão ajudar a

compreender as consequências decorrentes da fragmentação para as comunidades animal e vegetal, e auxiliar na minimização de seus possíveis efeitos.

Este trabalho tem por objetivo estudar e comparar os sistemas de dispersão de uma espécie ornitocórica (i.e., dispersa primariamente por aves), Cabralea canjerana (Vell.) Mart. (Meliaceae), em duas áreas distintas: a Mata de Santa Genebra, um fragmento isolado de mata com 250 ha, cuja composição faunística encontra-se empobrecida, e a Fazenda Intervales, uma extensa área preservada de 38000 ha com elenco completo de dispersores e predadores originais do ecossistema. A primeira área integra a Floresta Semidecídua do Planalto Paulista, um dos ambientes mais ameaçados do Brasil (Câmara 1983), e a segunda faz parte da Floresta Atlântica (sensu strictu), ecossistema não menos ameaçado (Brown e Brown 1992).

Pretende-se assim:

- a) Caracterizar as populações de C. canjerana estudadas quanto a aspectos de sua história natural, como comportamento fenológico e de produção de frutos, morfometria das árvores e dos frutos, composição química do arilo, enfim, características relevantes para a dispersão das sementes.
- b) Estudar os sistemas de dispersão da espécie nas duas áreas de estudo.
- c) Detectar possíveis efeitos decorrentes da fragmentação importantes para o sistema de dispersão de C. canjerana na Mata de Santa Genebra.

Para isso, o trabalho está dividido em quatro capítulos distintos. No primeiro capítulo são apresentadas as características intrínsecas das populações de C. canjerana, consideradas importantes para a interpretação dos resultados e discussão dos capítulos seguintes. O segundo capítulo traz a dispersão das sementes da espécie por aves, seus principais dispersores. No terceiro capítulo exploro o impacto de roedores, aves granívoras e insetos como predadores das sementes, e o possível papel das formigas como potenciais dispersores secundários de sementes. Finalmente, no quarto e último capítulo, examino os possíveis efeitos da fragmentação da Mata de Santa Genebra sobre a dispersão das sementes de Cabralea canjerana.

AREAS DE ESTUDO

Fazenda Intervales

Localizada na Serra de Paranapiacaba e com sede no município de Ribeirão Grande (24°16'S, 48°25'W), a Fazenda Intervales (FI) é uma reserva com aproximadamente 38000 ha, atualmente administrada pela Fundação para a Conservação e Produção Florestal do Estado de São Paulo. A FI faz parte da Area de Proteção Ambiental (APA) da Mata Atlântica e forma, com outras áreas de preservação adjacentes, um contínuo de aproximadamente 120000 ha de área preservada (Figura I.1b).

Apesar da precipitação anual ser relativamente pequena (1391.5 e 1651.9 mm em 1992 e 1993, respectivamente), as chuvas são bem distribuídas ao longo do ano (221 e 291 dias com chuva em 1992 e 1993, respectivamente). A umidade relativa do ar é alta, frequentemente acima de 90%, e neblinas são comuns. A temperatura, ao contrário, apresenta um marcado padrão sazonal, com média de 17.6°C durante o período de estudo (Figura I.2a). Assim, a grosso modo, pode-se definir uma estação úmida, que começa em final de abril e se estende até agosto, período em que a temperatura pode cair abaixo de 0°C e geadas podem ocorrer, e uma estação superúmida, de setembro a março, quando a temperatura chega a atingir 40°C.

Abrangendo altitudes que vão desde 60 até 1100 metros acima do nível do mar (a.n.m.), a paisagem da FI é constituída de estreitos e profundos vales cobertos por vegetação em diversos estágios sucessionais. Nas áreas de mata primária, o dossel

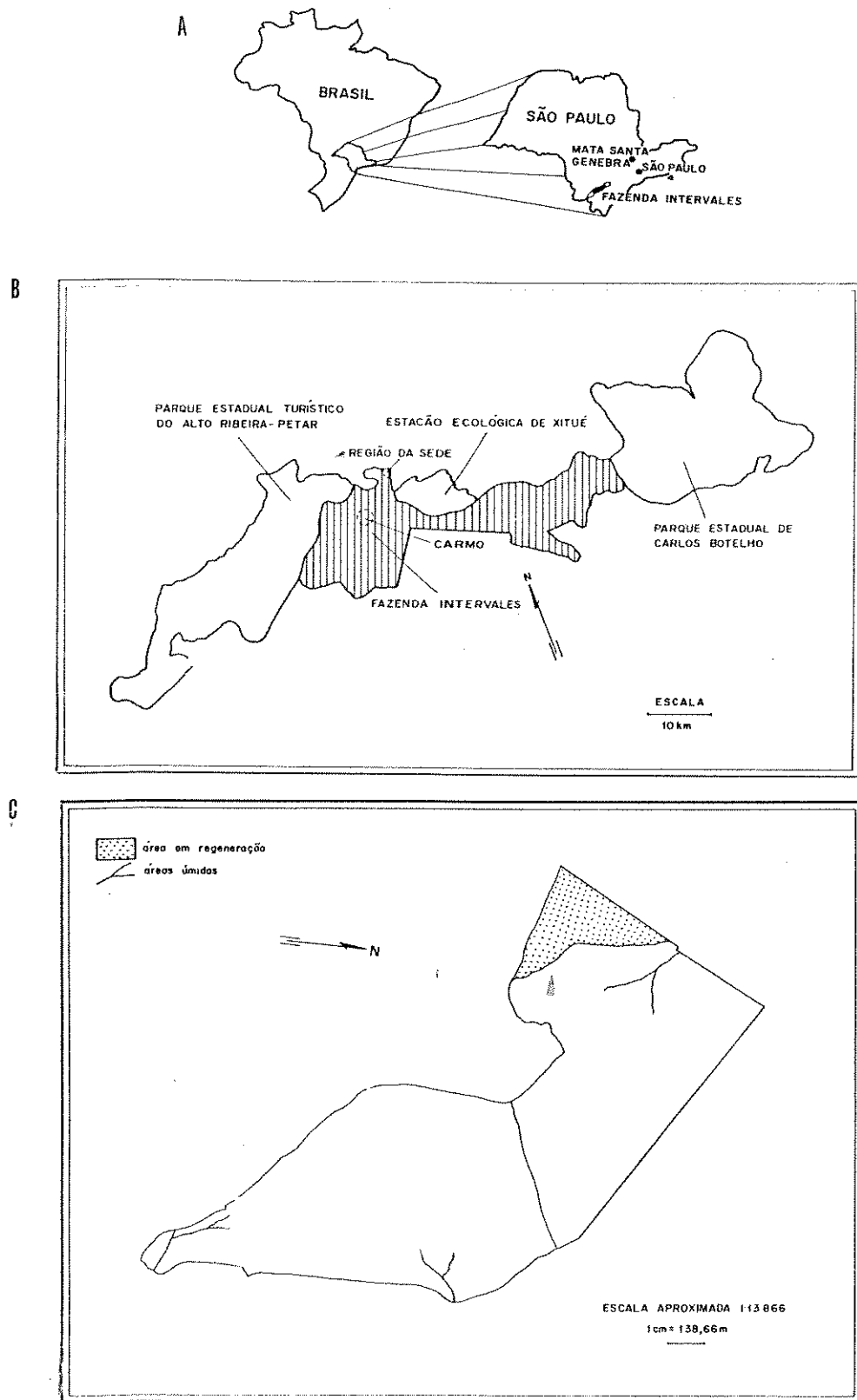


Figura I.1 - Mapas e localizações (A) das áreas de estudo: B) Fazenda Intervalles e reservas adjacentes e C) Mata de Santa Genebra.

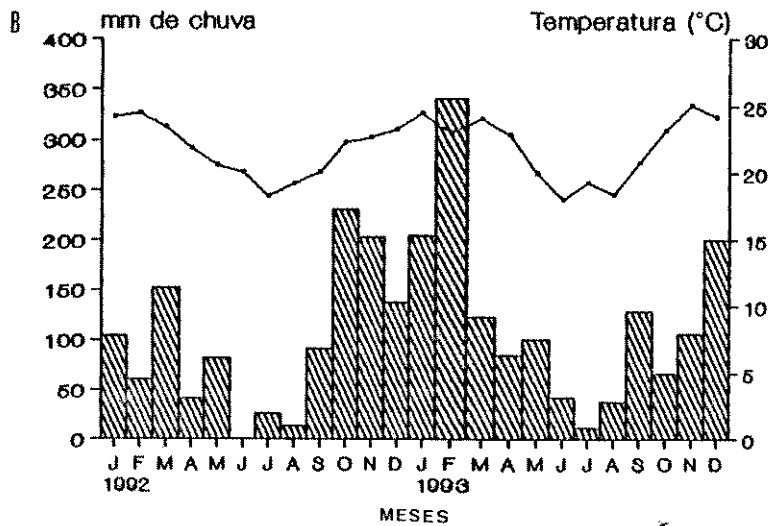
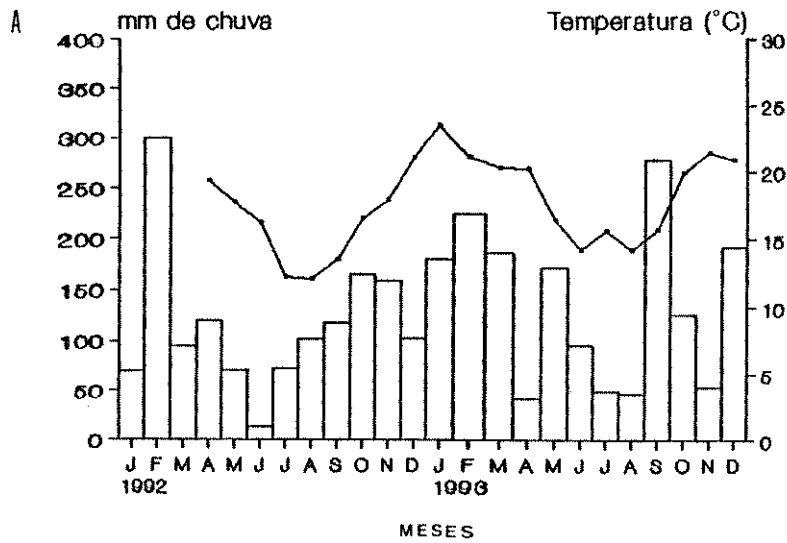


Figura I.2 - Diagrama climático para A) Fazenda Intervaes (dados coletados na região da Sede) e B) Mata de Santa Genebra (dados fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas, situado a aproximadamente 8 km da MSG) durante o período de estudo. As barras correspondem à pluviosidade e as linhas à temperatura média.

situa-se a aproximadamente 25 m, com algumas árvores podendo atingir até 35 m. Áreas de mata secundária são especialmente comuns na região da Sede da Fazenda e ao longo das estradas. Observações para este estudo foram realizadas na Sede (800 a 850 m a.n.m.) e na região localmente conhecida como Carmo (550 a 650 m a.n.m.), distante apenas 8 km da Sede (Figura I.1b).

Assim como ocorre em outras florestas tropicais úmidas (Alexandre 1980, Morellato e Leitão-Filho 1992, Sabatier 1985), parece ocorrer na FI uma maior disponibilidade de frutos ornitocóricos no período mais úmido do ano (Apêndice).

A FI possui cerca de 345 espécies de aves, o que deve estar bem próximo da constituição original esperada para a Mata Atlântica preservada na área (Vielliard e Silva em prep.). Excluindo os pisitacídeos e columbídeos, que em geral atuam como predadores de sementes (veja referências em Galetti 1993 e Lambert 1989), aproximadamente 25% do total de espécies incluem, em maior ou menor grau, frutos em sua dieta e potencialmente podem atuar como dispersores de sementes. Grandes aves frugívoras, como o macuco (Tinamus solitarius), a jacutinga (Pipile jacutinga), os surucuás (Trogon surrucura, T. viridis e T. rufus) e os tucanos (Ramphastos dicolorus, R. vitellinus, Bailloni bailloni, Selenidera maculirostris), são comuns na área (obs. pes.). Também ocorrem na FI mamíferos arborícolas como o macaco-prego (Cebus apella), o bugio (Alouatta fusca), o mono-carvoeiro ou muriqui (Brachyteles arachnoides), e o esquilo ou caxinguelê (Sciurus ingrani), que podem atuar tanto como predadores quanto como dispersores de sementes (Galetti 1992, Moraes 1992).

Mata de Santa Genebra

Situada no município de Campinas (22°49'S, 47°06'W, 640 m), a Reserva Municipal Mata de Santa Genebra (MSG) é um fragmento florestal de aproximadamente 250 ha, atualmente circundada por plantações de milho e soja e por áreas urbanizadas (Figura I.1c, veja também fotografia aérea em Chiarello e Galetti 1994). Segundo Willis (1979), esta reserva foi reduzida ao seu tamanho atual em 1969 e esteve sujeita a interferência humana, particularmente ao longo de sua borda, até 1984 quando foi cercada.

Com temperatura e precipitação anuais médias de 20.6°C e 1360 mm respectivamente (médias de 1956 a 1987, fornecidas pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas e retiradas de Morellato 1991), a área apresenta um período quente e chuvoso de outubro a março, e um mais frio e seco entre abril e setembro (Figura I.2b).

Localizada em terreno de relevo plano e suavemente ondulado, a vegetação da área pode ser classificada como subtropical úmida baixo-montana (Holdridge 1967), mais comumente chamada de mata mesófila semidecídua ou simplesmente mata semidecídua (Leitão-Filho e Morellato 1994). Predominam as famílias Mimosaceae, Rubiaceae, Meliaceae, Rutaceae, Myrtaceae e Lauraceae. A maior parte da reserva apresenta dossel quase contínuo a aproximadamente 15 m, com árvores emergentes que podem atingir até 30 m de altura. Trepadeiras, apesar de estarem bem distribuídas por toda a reserva, são muito abundantes ao longo das bordas e caminhos, áreas especialmente perturbadas. Maiores

informações sobre a vegetação da MSG podem ser encontradas em Morellato (1991).

Estudando a síndrome de dispersão de 130 espécies de árvores e arbustos na MSG, Morellato (1991) encontrou predominância geral de zoocoria (57% das espécies estudadas), e verificou que ocorre oferta de frutos zoocóricos ao longo do ano todo, com maior predominância nos meses mais úmidos, de novembro a março (veja figuras 20 e 24 em Morellato 1991).

Entre 1975 e 1978, Willis (1979) estudou a avifauna da MSG e elaborou uma lista com 143 espécies, notando o desaparecimento de várias das 230 espécies que supôs ser a constituição original da área. Dentre as espécies que desapareceram, figuram aves frugívoras como o macuco (Tinamus solitarius), araras (Ara spp.), papagaios (Amazona spp.), o araçari (Pteroglossus aracari), e saíras (Tangara spp.). Atualmente, no entanto, 40 das espécies encontradas por Willis não mais ocorrem na MSG e 70 outras passaram a ser registradas, estas últimas principalmente aves insetívoras ou onívoras que exploram a periferia da mata (Silva et al. 1992). Da mesma forma que na FI, aproximadamente 25% das espécies que atualmente ocorrem na MSG consomem frutos e podem atuar como dispersoras de sementes.

Também ocorrem na MSG, e em maiores densidades do que as encontradas na FI, o macaco-prego, o bugio, e o caxinguelê (Chiarello 1992, Chiarello e Galetti 1994, obs. pes.).

CAPITULO 1

HISTORIA NATURAL DE Cabranea canjerana

1.1. INTRODUÇÃO

As plantas apresentam diásporos¹ com atributos relacionados a um determinado grupo de agentes dispersores. Tais atributos morfológicos, que em conjunto formam a síndrome de dispersão (van der Pijl 1982), associados a adaptações ecológicas podem ajudar a delimitar o conjunto de dispersores de uma determinada espécie (veja revisão em Howe 1986).

Dentre as características morfológicas dos frutos, o tamanho do diásporo e a forma como ele é apresentado (e.g., na extremidade dos galhos ou no interior da copa) são de fundamental importância como fatores determinantes do conjunto de dispersores potenciais, uma vez que impõem restrições morfológicas aos animais que pretendem aproveitá-los como alimento (Moermond e Denslow 1983, 1985, Wheelwright 1985b). Em contrapartida, os dispersores podem ser orientados pelo tamanho durante a seleção de diásporos energeticamente mais rentáveis (Hedge et al. 1991, Jordano 1984), atuando assim como força seletiva que molda a forma dos diásporos (Herrera 1981b, Mazer e Wheelwright 1993).

Do mesmo modo, o comportamento fenológico da planta, dentre as adaptações ecológicas, pode tornar os frutos

1 - Diásporo é a estrutura ou conjunto de estruturas removido pelo agente dispersor, ou seja, corresponde à unidade de dispersão. Pode ser, por exemplo, uma única semente ou o fruto inteiro.

particularmente disponíveis a um grupo de agentes dispersores, como aves migrantes (Greenberg 1981, Jordano 1982), por exemplo, ou mesmo contribuir para reduzir o impacto dos predadores de sementes (Janzen 1971, 1974, Sork e Boucher 1977). O valor nutricional da parte aproveitável do fruto, por outro lado, pode ser um fator importante na seleção de frutos pelas aves, e vem recebendo relativamente pouca atenção nos estudos de dispersão (veja revisão em Stiles 1993).

Assim, os vários aspectos da história natural das plantas, quando considerados em conjunto, contribuem para determinar o tipo de interação existente entre seus frutos e os dispersores de sementes (Martín 1985). Uma vez que o estabelecimento de novos indivíduos depende, em parte, do resultado final dessa interação, a compreensão desses aspectos é de fundamental importância para entender a estrutura e dinâmica das comunidades vegetais.

Este capítulo tem como objetivo investigar aspectos da história natural das populações de *C. canjerana* estudadas, relevantes para a interação desta espécie com os dispersores e predadores de suas sementes.

1.1.1. Descrição e distribuição de *Cabralea canjerana*

Anteriormente composto por cerca de seis espécies distintas (Pennington e Styles 1975), o gênero *Cabralea* Adr. Jussieu foi revisado por Pennington (1981) que o considerou monoespecífico e reuniu todos os taxa anteriores em uma única espécie, *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., composta por duas subespécies: *C. canjerana canjerana* e *C. canjerana polytricha*. A

primeira, de vasta distribuição pela América do Sul, ocorre da Costa Rica até o Rio Grande do Sul estendendo-se pelas bacias dos rios Paraná e Uruguai. É muito comum nas regiões costeiras do sudeste brasileiro. Habita áreas não alagadas de florestas úmidas, embora possa ocupar também florestas de galeria em regiões mais secas como em Minas Gerais e Goiás. A segunda subespécie ocorre em áreas de cerrado de Minas Gerais e Goiás, entre 800 e 1300 m de altitude (Pennington 1981). No Brasil a espécie é popularmente conhecida por canjerana, cajarana, canharana, caiarana, caroba, pau-de-santo (Reitz et al. 1983).

De maneira geral, *C. canjerana* pode ser descrita como árvore perenefoliada de tronco cilíndrico e pouco tortuoso, e de folhas compostas, paripinadas. O fruto é uma cápsula globosa, glabra, de coloração avermelhada, que se abre em quatro ou cinco valvas expondo uma ou duas sementes por lóculo envoltas por um tegumento arilóide, carnoso, alaranjado, fortemente aderido a semente, constituindo assim o diásporo (Figura 1.1). Tais características colocam a espécie na síndrome de ornitocoria (van der Pijl 1982). Descrições mais detalhadas da espécie podem ser encontradas em Pennington (1981) e Reitz et al. (1983).

Como é comum entre as meliáceas, *C. canjerana* é também dióica (Pennington 1981, L. P. C. Morellato com. pes.). Porém, as únicas características distintivas aparentes entre os sexos são pequenas diferenças entre as estruturas reprodutivas das flores masculinas e femininas, detectadas apenas com um cuidadoso exame das flores frescas. É possível, no entanto, que alguns indivíduos



Figura 1.1 - Fruto aberto de Cabralea canjerana mostrando cinco diásporos, cada um com duas sementes cobertas pelo arilo alaranjado.

masculinos possuam algumas flores com gineceu funcional e produzam pequena quantidade de frutos (L. P. C. Morellato com. pes.).

Material testemunho das populações de *C. canjerana* estudadas encontra-se depositado no Herbário da UNICAMP (UEC 8846, 20422, 20423, 22976, 65429).

1.2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram selecionados setenta e quatro indivíduos de *C. canjerana* na FI e dezessete na MSG, todos com diâmetro a altura do peito (DAP) superior a 12 cm. O critério de inclusão adotado (DAP > 12 cm) visou selecionar apenas indivíduos em idade reprodutiva.

A altura dos indivíduos selecionados foi medida com auxílio de telêmetro.

1.2.1. Fenologia

O estudo da fenologia de *C. canjerana* foi realizado mensalmente a partir de agosto de 1992 na FI, e a partir de novembro do mesmo ano na MSG e, em ambas as áreas, estendeu-se até dezembro de 1993. Na FI, foram sorteados trinta e três indivíduos (quinze masculinos e dezoito femininos) para o acompanhamento fenológico sistemático, mas observações esporádicas foram feitas em outros indivíduos ao longo do estudo. Na MSG, todos os indivíduos encontrados (treze masculinos e quatro femininos) foram acompanhados.

Apesar da possibilidade de indivíduos masculinos também produzirem frutos (veja item 1.1.1), e levando em conta a dificuldade na determinação do sexo das plantas, considereii masculinas as plantas que durante todo o período de estudo não produziram nenhum fruto, e femininas aquelas que apresentaram mesmo que poucos frutos neste mesmo período. Como o levantamento fenológico visou apenas estabelecer padrões gerais de floração e frutificação para as populações estudadas, acredito que os possíveis erros de sexagem, provavelmente em pequeno número, não comprometem os resultados obtidos.

As seguintes fenofases foram observadas:

Floração - do aparecimento dos primeiros botões até a ântese das últimas flores,

Frutificação - do aparecimento dos primeiros frutos até a abertura das cápsulas e dispersão das últimas sementes. Foram considerados frutos jovens os frutos de coloração verde e de tamanho inferior àquele apresentado pelos frutos quando maduros. Foram chamados de imaturos os frutos que, tendo atingido o tamanho final, ainda apresentavam coloração geral esverdeada. É a fase imediatamente anterior ao amadurecimento. A abertura das cápsulas assinalou o período a partir do qual os frutos eram considerados maduros.

1.2.2. Produção de frutos

Sendo os frutos de *C. canjerana* bastante conspícuos na copa, a produção individual de frutos foi visualmente estimada através da contagem direta dos frutos presentes na porção visível da copa e, quando necessário, extrapolando-a para as partes de

difícil visualização (Chapman et al. 1992, Motta Júnior 1991, Wheelwright 1991). Esta estimativa foi facilitada pelo fato da maioria dos indivíduos produzir poucos frutos, o que também contribuiu para diminuir o erro do método. Uma medida da intensidade de produção de frutos para cada indivíduo amostrado foi obtida segundo Wheelwright (1986), atribuindo-se índices 0, 1, 2 e 3 para indivíduos apresentando 0%, 1-25%, 26-75%, ou >75% da copa com frutos, respectivamente. A contagem de frutos foi feita de 1992 a 1994, entre os meses de julho e agosto de cada ano, período em que os frutos, na fase imatura, eram bem visíveis e ainda não havia queda de cápsulas vazias.

1.2.3. Germinação das sementes

Testes de germinação de sementes de *C. canjerana* foram conduzidos em laboratório utilizando sementes ariladas e sem arilo (regurgitadas pelas aves) coletadas sob a copa das árvores. As sementes foram colocadas em placas de petri, sobre papel de filtro diariamente umedecido e deixadas à temperatura e luz naturais. As sementes germinadas (i.e., que apresentavam protrusão da radícula), foram contadas a cada dois dias.

1.2.4. Análise química do arilo

Os arilos e sementes usados nas análises químicas foram coletados em 1992 (três indivíduos) e 1993 (dois indivíduos distintos dos usados no ano anterior) na FI, e em 1993 na MSG (três indivíduos). Foram extraídos de frutos prestes a amadurecer ou diásporos recém-caídos, e conservados congelados até o momento da

análise. Duas sub-amostras de cada indivíduo foram submetidas às análises e os resultados representam a média dessas duas sub-amostras.

A determinação de lipídeos seguiu o método descrito por Bligh e Dyer (1959), e a determinação de proteínas foi feita pelo método semi-micro de Kjeldahl (Horwitz 1975). O conteúdo de cinzas foi determinado por gravimetria da amostra seca e os carboidratos totais (i.e., carboidratos solúveis + estruturais) foram determinados por subtração.

O conteúdo energético do arilo foi obtido usando os fatores de conversão de 9.5 kcal/g lipídeo (= 39.75 kJ), 4.1 kcal/g carboidrato solúvel (= 17.15 kJ) (Paine 1971), e 4.3 kcal/g proteína (= 18.0 kJ) (Ricklefs 1974).

Todas as análises estatísticas seguiram Zar (1984).

1.3. RESULTADOS

1.3.1. História natural de Cabralea canjerana na Fazenda Intervales

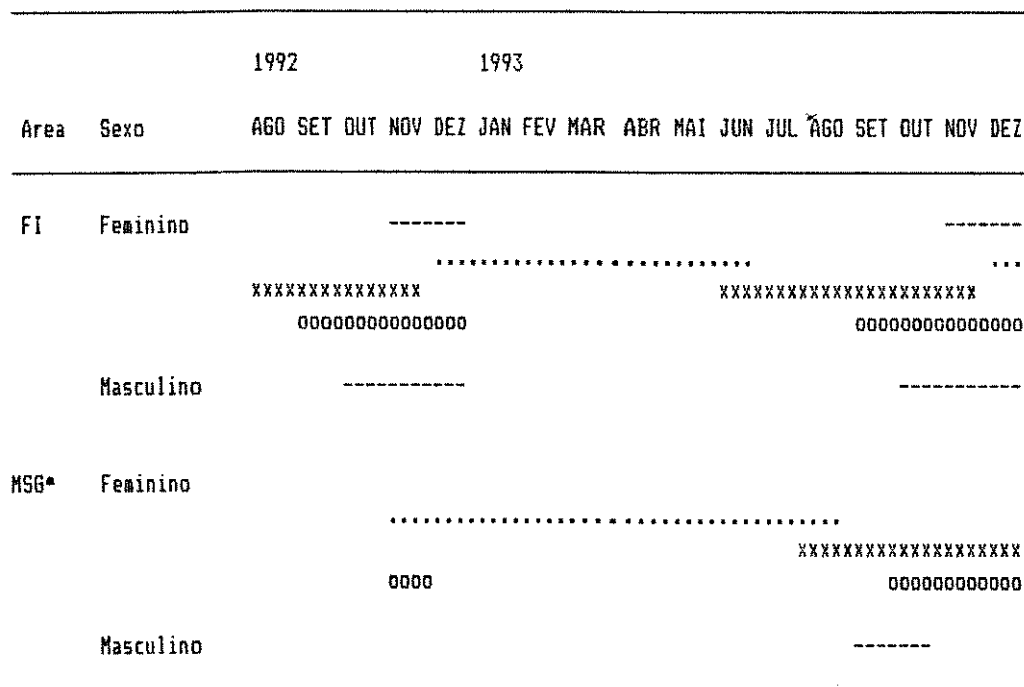
Na FI, C. canjerana é árvore do dossel, ocorrendo com mais frequência em fundos de vale e junto a cursos d'água. A altura dos indivíduos selecionados para este estudo variou de 7 a 22 m, e o DAP ficou entre 12.1 e 107.6 cm.

Como parece ser comum em espécies dióicas (veja Carr 1991), os indivíduos masculinos de C. canjerana começaram a florescer um pouco antes que os femininos que, ao menos em 1992,

apresentaram uma período de floração mais curto que os masculinos (Figura 1.3).

A espécie apresentou frutos ao longo do ano todo (Figura 1.2), mas o período de amadurecimento ocorreu entre setembro e janeiro, com pico em dezembro (Figura 1.3). Os indivíduos femininos estudados na FI apresentaram grande variação na produção individual de frutos (Tabela 1.1), com distribuição fortemente deslocada para frutificações com menos de 50 frutos (68.7% das copas amostradas) (Figura 1.4). Árvores altamente produtivas em um ano podem passar até dois anos produzindo poucos ou nenhum fruto, como pôde ser exemplificado pelo indivíduo #55 que, tendo produzido cerca de 4500 frutos em 1992, não produziu flores naquele ano e no ano seguinte (Tabela 1.1).

As dimensões e pesos dos componentes do fruto de C. canjerana na FI estão apresentados na Tabela 1.2. Cada fruto contém de 1 a 6 diásporos viáveis (\bar{x} = 4.3, dp = 1.1, n = 160 frutos) e um total de 1 a 12 sementes (\bar{x} = 7.0, dp = 2.6, n = 160 frutos). Os diásporos podem individualmente conter 1 ou 2 sementes (para facilitar, apenas diásporos I e II daqui para frente, respectivamente) (proporção média 1:1.7, respectivamente, n = 160 frutos) envoltas pelo arilo, que corresponde em média a 21% do peso fresco dos diásporos de um fruto (n = 30 frutos). Diásporos I apresentam diâmetro e peso menores que diásporos II (Tabela 1.3). Por outro lado, os diásporos I têm maior proporção de arilo (28.2 contra 19.3% do peso fresco do diásporo, n = 24 e 30, respectivamente), o que resulta em maior razão arilo/semente



* A fenologia na Mata de Santa Genebra foi acompanhada a partir de novembro de 1992 e, a partir de então, os indivíduos femininos não produziram flores.

Legenda: frutos jovens ---- flores
 xxxx frutos imaturos
 oooo frutos maduros

Figura 1.2 – Representação esquemática da fenologia de Cabralea canjerana na Fazenda Intervales (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG) durante o período de estudo.

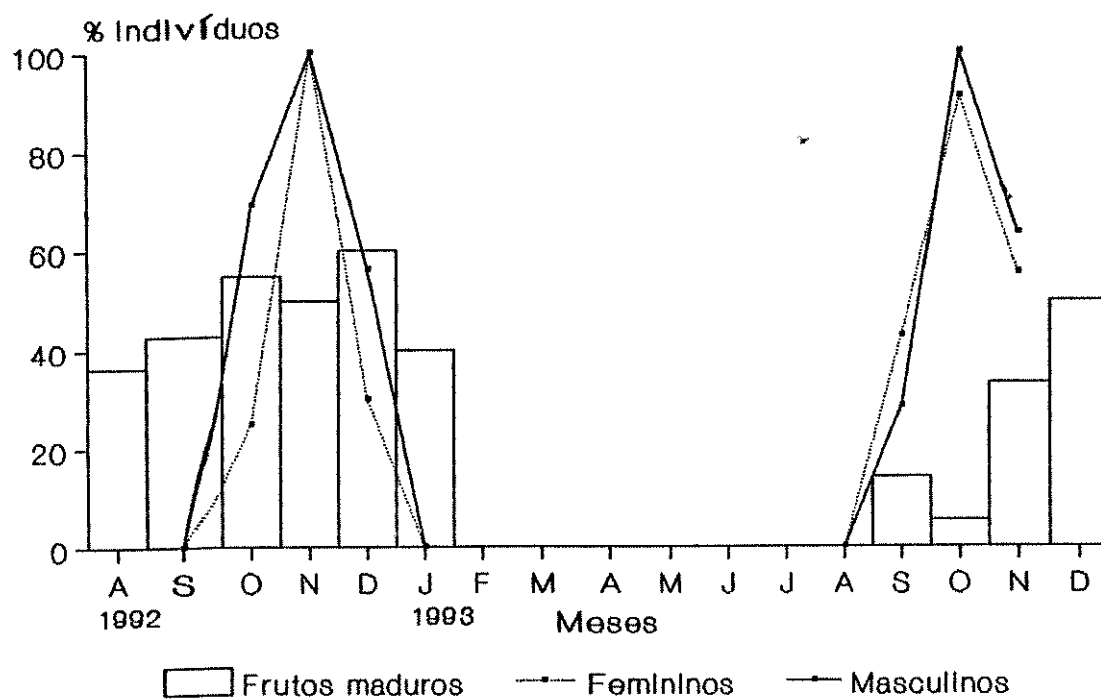


Figura 1.3 - Proporção de indivíduos de *Cabralea canjerana* com flores abertas (linhas) e frutos maduros (barras) na Fazenda Intervales durante o período de estudo.

Tabela 1.1 - Número de frutos e intensidade de frutificação de indivíduos de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervalas entre 1992 e 1994. Os índices 0, 1, 2 e 3 entre parênteses correspondem a 0%, 1-25%, 26-75%, ou >75% da copa com frutos, respectivamente. São apresentados média (\bar{x}) e desvio padrão (dp).

No. da árvore	Ano			No. da árvore	Ano		
	1992	1993	1994		1992	1993	1994
1	350 (2)	50 (1)	80 (1)	39	400 (2)	5 (1)	10 (1)
2	20 (1)	20 (1)	5 (1)	40	0 (0)	50 (2)	5 (1)
3	120 (2)	120 (2)	45 (1)	41	-	15 (1)	20 (1)
7	0 (0)	10 (1)	0 (1)	42	-	20 (1)	0 (0)
8	60 (2)	5 (1)	0 (0)	43	-	5 (1)	0 (0)
10	? (1)	200 (2)	0 (0)	47	-	180 (2)	0 (0)
11	200 (3)	0 (0)	3 (1)	50	-	80 (1)	0 (0)
12	100 (2)	15 (1)	25 (1)	51	-	? (3)	0 (0)
14	30 (1)	10 (1)	5 (1)	52	-	? (3)	0 (0)
15	60 (2)	80 (2)	0 (0)	55	4500 (3)	0 (0)	1 (1)
19	30 (1)	30 (1)	1 (1)	59	? (3)	0 (0)	5 (1)
20	0 (0)	200 (3)	0 (0)	61	? (3)	0 (0)	50 (2)
21	5 (1)	10 (1)	0 (0)	64	5 (1)	0 (0)	0 (0)
27	5 (1)	0 (0)	0 (0)	67	10 (1)	5 (1)	0 (0)
30	10 (1)	60 (2)	0 (0)	69	250 (3)	50 (1)	130 (2)
33	0 (0)	40 (1)	0 (0)	72	-	15 (1)	20 (1)
35	0 (0)	50 (1)	0 (0)	73	-	-	50 (1)
36	5 (1)	12 (2)	0 (0)	\bar{x}	267.8 (1.4)	41.8 (1.2)	13.0 (0.5)
				dp	929.8 (1.0)	57.3 (0.8)	27.7 (0.6)

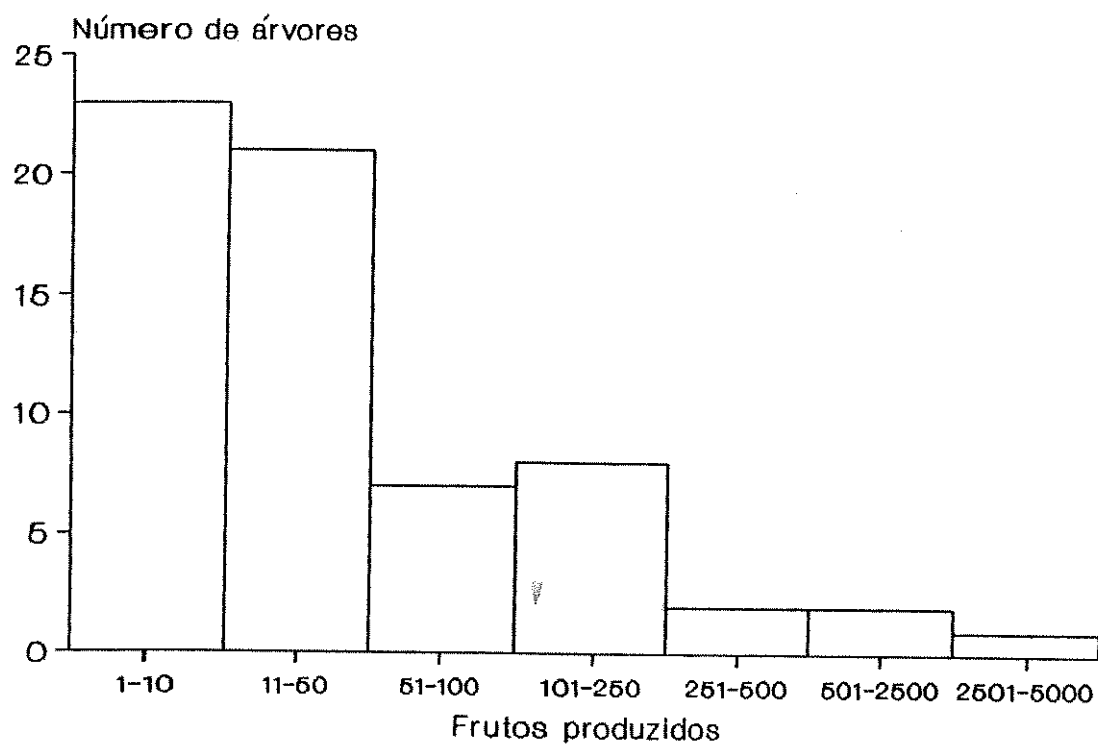


Figura 1.4 - Produção de frutos de 35 indivíduos de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervales nos anos de 1992 a 1994. Dados retirados da tabela 1.1.

Tabela 1.2 - Características do fruto de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervalles (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG). São apresentadas as médias e, entre parênteses, desvio padrão e tamanho amostral (n), respectivamente. Teste t foi usado para comparações entre FI e MSG.

	Comprimento (mm)		Diâmetro (mm)		Peso fresco (g)	
	FI	MSG	FI	MSG	FI	MSG
Fruto	36.5 (4.5, 90)	27.7 (4.1, 56)	36.4 (4.0, 90)	27.4 (3.3, 56)	25.9 (4.8, 30)	12.1 (4.2, 8)
Cápsula	-	-	-	-	18.5 (3.8, 30)	9.7 (3.6, 8)
Diásporos*	18.5 (2.7, 423)	13.6 (2.3, 287)	10.0 *** (1.0, 423)	7.3 (0.9, 287)	1.4 *** (0.4, 54)	0.5 (0.2, 15)
Semente	11.1 (1.3, 181)	8.5 (1.0, 225)	9.5 *** (1.0, 181)	7.2 (0.6, 224)	0.7 *** (0.1, 50)	0.2 (0.1, 15)

Teste t: *** = $p < 0.001$

* Diásporos com 1 e 2 sementes foram agrupados.

Tabela 1.3 - Características dos diásporos I e II (veja item 1.3.1 para explicação) de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervalos (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG). São apresentadas as médias e, entre parênteses, desvio padrão e tamanho amostral (n), respectivamente. Teste t foi usado para comparações entre FI e MSG, bem como para comparações entre diásporos I e II e sementes I e II numa mesma área.

	Comprimento (mm)		Diâmetro (mm)		Peso fresco (g)		Peso arilo ^b / Peso semente	
	FI	MSG	FI	MSG	FI	MSG	FI	MSG
Diásporo I	16.8 (2.1, 184)	11.8 (1.8, 92)	9.7 (1.0, 184)	*** 6.8 (0.9, 92)	1.00 (0.2, 24)	*** 0.35 (0.1, 7)	0.39	0.33
			***	***	***	*		
Diásporo II	19.9 (2.3, 239)	14.4 (2.0, 195)	10.3 (1.0, 239)	*** 7.5 (0.8, 195)	1.69 (0.33, 30)	*** 0.57 (0.20, 8)	0.24	0.28
Semente I ^a					0.75 (0.17, 22)	*** 0.26 (0.07, 7)		
					ns	ns		
Semente II					0.68 (0.13, 28)	*** 0.22 (0.06, 8)		

Teste t: * = $p < 0.05$ *** = $p < 0.001$ ns = não significativo.

^a Sementes I e II referem-se às sementes extraídas de diásporos I e II, respectivamente

^b Para diásporos I, obtido por peso diásporo I - peso semente I. Para diásporos II: peso diásporo II - 2 x peso semente II.

(Tabela 1.3), medida importante para a seleção de diásporos pelas aves (veja Discussão).

As árvores diferiram significativamente tanto na proporção de diásporos I e II por fruto (qui-quadrado: $\chi^2 = 48.63$, $gl = 4$, $p < 0.001$, $n = 5$ árvores) quanto no diâmetro dos diásporos produzidos (ANOVA: $F = 35.04$ para diásporos I, $F = 29.24$ para diásporos II, $p < 0.001$ e $n = 7$ árvores em ambos os casos), resultando em grande variação intra-populacional no diâmetro dos diásporos (Figura 1.5).

1.3.2. História natural de Cabralea canjerana na Mata de Santa Genebra

Na MSG, C. canjerana é menos frequente que na FI. As árvores selecionadas nesta área apresentaram alturas entre 7 e 16 m, e DAP entre 14.0 e 80.0 cm.

A espécie seguiu, com pequenas diferenças irrelevantes para este trabalho, o mesmo padrão fenológico apresentado para a FI (Figura 1.2). O pequeno número de indivíduos femininos encontrados impossibilitou uma análise mais detalhada do padrão de floração, uma vez que nenhum deles floresceu em 1993. No entanto, ao menos em 1992, a floração da população da MSG parece ter ocorrido um ou dois meses antes que na FI, pois quando o levantamento fenológico começou em novembro daquele ano, não havia mais flores. Os quatro indivíduos femininos encontrados produziram aproximadamente 1000, 1000, 60 e 5 frutos em 1993, e não produziram nenhum fruto em 1994.

As dimensões e pesos dos componentes do fruto de C. canjerana na MSG estão apresentados na tabela 1.2. Os frutos, em

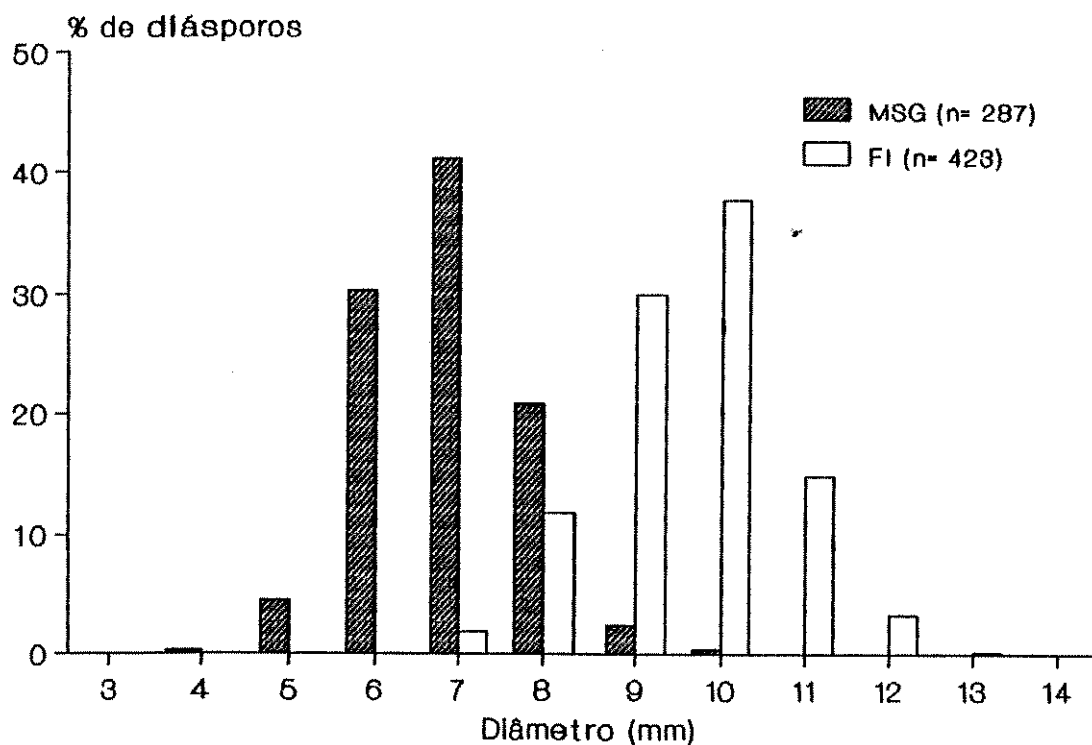


Figura 1.5 - Diâmetro dos diásporos de Cabralea canjerana coletados na Fazenda Intervalles (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG). Diásporos com 1 e 2 sementes foram agrupados.

geral menores que na FI, contém de 3 a 5 diásporos viáveis (\bar{x} = 4.6, dp = 0.7, n = 40 frutos) e um total de 3 a 10 sementes (\bar{x} = 7.7, dp = 1.9, n = 40 frutos). A proporção média de diásporos I e II é de 1:2.3, respectivamente (n = 40 frutos), e o arilo corresponde em média a 21.9% do peso fresco dos diásporos de um fruto (n = 8 frutos). Assim como na FI, os diásporos I apresentaram diâmetro e peso menores que diásporos II (Tabela 1.3), e maior proporção de arilo (25 e 12% do peso fresco do diásporo, n = 7 e 8, respectivamente), resultando em razões arilo/semente distintas entre os dois tipos de diásporos (Tabela 1.3).

As árvores da MSG produziram diásporos menores que na FI (Teste t para o diâmetro de diásporos I e II em conjunto: t = 38.37, p < 0.001) (Figura 1.5), e também apresentaram variação intra-populacional no diâmetro dos diásporos produzidos (ANOVA: F = 31.14 para diásporos I, F = 81.53 para diásporos II, p < 0.001 e n = 4 árvores em ambos os casos). Não houve diferença significativa na proporção de diásporos I e II entre as duas únicas árvores analisadas neste aspecto (χ^2 = 3.47, gl = 1, p > 0.05).

1.3.3. Germinação das sementes

As sementes de *C. canjerana* coletadas na FI e na MSG apresentaram o mesmo padrão de germinação e por isso são aqui analisadas em conjunto. Não houve dormência e a maioria (60%) das sementes sem arilo germinou entre 6 e 8 dias (Tabela 1.4). A presença do arilo prejudicou não só a porcentagem de germinação (qui-quadrado: χ^2 = 107.47, gl = 1, p < 0.001), como também a taxa de germinação (Kolmogorov-Smirnov: D = 0.27, p < 0.01). As sementes sem

Tabela 1.4 - Germinação (em laboratório) de sementes de Cabralea canjerana coletadas na Fazenda Intervalles (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

Dias	Sem arilo		Com arilo	
	FI (n= 115)	MSG (n= 92)	FI (n= 60)	MSG (n= 40)
2	0	0	2	0
4	10	0	17	1
6	34	9	20	6
8	40	9	11	5
10	22	4	1	2
12	6	9	0	0
14	2	7	0	0
16	1	0	0	0
18	0	1	0	0
Total	115	39	51	14
% germinação	100	42.4	85.0	35.0

arilo coletadas na MSG, quando colocadas em clareira no interior da Mata, rapidamente ressecaram e falharam em germinar.

1.3.4. Valor nutricional do arilo

A composição química do arilo de C. canjerana nas áreas de estudo está apresentada na Tabela 1.5. Apesar dos carboidratos estruturais (não metabolizáveis) não terem sido separados dos solúveis, a quantidade dessas substâncias é em geral pequena no arilo de frutos tropicais (Foster e McDiarmid 1983) e não deve alterar significativamente os valores energéticos apresentados na tabela 1.5.

1.4. DISCUSSÃO

Padrões de frutificação de plantas tropicais podem ter sido evolutivamente moldados pelos comportamentos de seus dispersores (Smythe 1970, Snow 1965, Morellato 1991, mas veja Wheelwright 1985a), predadores de sementes (Janzen 1971, 1974, Sork e Boucher 1977), e também por fatores abióticos (Frankie et al. 1974, Morellato 1991, Morellato e Leitão-Filho 1992).

Embora três anos seja um período muito curto para a investigação destes padrões e de seus fatores causais (Wheelwright 1986), algumas características reprodutivas da população de C. canjerana estudada na FI merecem ser destacadas. A frutificação ocorre de maneira sincrônica e com magnitude variável entre os indivíduos. Ano(s) altamente produtivo(s) pode(m) ser seguido(s)

Tabela 1.5 - Composição química (dada em porcentagem do peso seco), umidade, e conteúdo energético do arilo e sementes de *Cabralea canjerana* amostrada na Fazenda Intervalos (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

		Umidade (%)	Carboidratos Totais ^a	Lípidos	Proteínas	Cinzas	kcal/g	Kcal/diásporo I ^b	kcal/diásporo II ^b
Arilo	FI	47.7	16.5	70.8	10.3	2.3	4.10	1.025	1.353
	MSG	25.0	14.1	75.9	7.3	2.1	6.01	0.541	0.781
Semente	FI	53.9	63.2	18.4	14.8	3.5	1.29		
	MSG	45.9	41.3	27.2	41.3	4.0	2.95		

^a Carboidratos totais (solúveis + estruturais). Determinado por subtração de 100%.

^b Baseado no peso do arilo extraído da Tabela 1.3.

por ano(s) de baixa produção de frutos, indicando um ciclo supra-anual de produção de frutos. Assim, árvores que produziram muitos frutos em um ano podem passar até dois anos (e talvez mais) sem produzir frutos, e aquelas que produziram frutos durante os três anos de acompanhamento, em geral o fizeram com intensidade baixa ou mediana. Considerando o período de estudo e a população estudada como um todo, 1992 e 1993 foram anos de alta produção quando comparados com 1994. Esse fato é corroborado não apenas pelos dados de produção de frutos obtidos, como também pela observação esporádica de vários indivíduos na FI. Os dados para a MSG são menos representativos mas também indicam variação intra-populacional e inter-anual na quantidade de frutos produzidos.

Estudando espécies da família Lauraceae na Costa Rica, Wheelwright (1985a) sugeriu que a frutificação em períodos úmidos pode representar uma característica adaptativa favorecendo a germinação de sementes que não apresentam dormência e ressecam com facilidade. Este pode ser também o caso de *C. canjerana* que, em ambas as áreas de estudo, frutifica na época mais úmida do ano. As sementes de *C. canjerana* possuem testa delgada e alto teor de umidade, características de espécies que não apresentam dormência (Vázquez-Yanes e Orozco-Segovia 1993), e encontrariam dificuldades para germinar em períodos secos como o que ocorre durante o inverno na MSG (abril a setembro, Figura I.2b).

Devido a estas mesmas características, as clareiras e a borda da MSG podem representar ambientes desfavoráveis para a germinação das sementes de *C. canjerana*. Em geral, clareiras estão sujeitas a alta insolação que favorece o ressecamento das sementes

(Denslow 1987, Sork 1985). Sendo a MSG um fragmento florestal que, assim como observado por Lovejoy et al. (1986) para fragmentos de mata amazônicas, sofre com a ação do vento e a conseqüente queda de árvores (obs. pes.), clareiras devem ser bastante representativas em relação à área total da reserva. A borda da mata de ambientes fragmentários, por sua vez, está sujeita a uma série de alterações microclimáticas, como aumento da temperatura e diminuição da umidade (Lovejoy et al. 1986), que podem vir a ser prejudiciais para a germinação e estabelecimento das sementes de C. canjerana. Futuro estudo nesse sentido seria particularmente promissor considerando as condições visivelmente degradadas da borda da MSG, com grande profusão de trepadeiras.

O número de sementes por fruto em plantas ornitocóricas sofre pressão seletiva das aves que, como demonstrado em alguns estudos (Herrera 1981b, Howe e Vande Kerckhove 1980, 1981), selecionam diásporos com uma maior proporção de tecido aproveitável (polpa ou arilo), ou seja, maior razão polpa (ou arilo)/sementes (veja Hedge et al. 1991 para outros possíveis critérios de seleção). Comparando os diásporos I e II de C. canjerana, os primeiros possuem maior proporção de arilo em relação a sementes, e também menor diâmetro, proporcionando assim maior benefício energético para as aves na medida em que a) fornecem proporcionalmente mais energia por peso ingerido, e b) representam menor custo de manipulação (Hedge et al 1991) e digestão (Levey 1986). As aves, através da escolha seletiva, e o maior custo de produção de diásporos II (maiores e mais pesados) podem atuar a favor da predominância, a longo prazo, de diásporos I nos frutos de

C. canjerana. Em contrapartida, do ponto de vista da planta, a produção de um maior número de sementes é vantajoso, pois aumenta suas chances de propagação e deve ser positivamente selecionado (Herrera 1981b). No caso de *C. canjerana*, um maior número de sementes é conseguido com maior proporção de diásporos II nos frutos. Desta forma, *C. canjerana* representa um excelente modelo para a investigação da influência de pressões seletivas distintas e contrastantes na evolução do número de sementes por fruto.

1.4.1. A importância do arilo de *Cabralea canjerana* para as aves

Frutos arilados estão entre os que maior recompensa energética fornecem às aves (McKey 1975, Howe e Estabrook 1977) pois, em geral, os arilos apresentam alto teor de lipídeos (Tabela 1.6 e referências nela citadas) que, por sua vez, fornecem aproximadamente o dobro de energia que carboidratos ou proteínas (Paine 1971, Johnson et al. 1985). Existem várias evidências de que as aves preferem frutos com maior teor de lipídeos e que esses frutos exercem importante papel na manutenção de aves frugívoras em ambientes tropicais (veja revisão em Stiles 1993). A família Meliaceae é reconhecidamente um taxon que engloba espécies com frutos de alto valor nutricional (Moermond e Denslow 1985, Foster e MacDiarmid 1983). O teor de lipídeos encontrado no arilo de *C. canjerana* está entre os mais altos obtidos para frutos tropicais (Tabela 1.6), sendo superado apenas por *Dysoxylum* aff. *klanderii*, espécie de Meliaceae citada por Foster e MacDiarmid (1983), cuja porção aproveitável pelas aves contém 87.7% de lipídeos. Aliás,

Tabela 1.6 - Composição química do arilo (dada em porcentagem do peso seco) de algumas plantas tropicais com sementes ariladas.

Espécie	Carboidrato ^a	Lípideo	Proteína	Cinzas	Fonte
ANNONACEAE					
<i>Cymbopetalum bailloni</i>	23.6	61.2	7.2	1.5	Coates-Estrada e Estrada 1988
APOCYNACEAE					
<i>Stemadenia donnell-smithii</i>	8.5	63.9	10.9	7.9	McDiarmid et al. 1977
BURSERACEAE					
<i>Tetragastris panamensis</i>	56.5	3.6	1.2	1.6	Howe 1980, 1985
MELIACEAE					
<i>Aglaia oligocarpa</i>	13.6	60.6	0.6	-	Pannell e Koziol 1987
<i>Cabralea canjerana</i> ^b (FI)	16.5 ^c	70.8	10.3	2.3	Este estudo
(MSG)	14.1 ^c	75.9	7.3	2.1	Este estudo
<i>Dysoxylum aff. klanderi</i>	-	87.7	-	-	Foster e McDiarmid 1983
<i>Ekebergia capensis</i>	53.7	8.6	21.6	6.3	Frost 1980
<i>Trichilia emetica</i>	31.1	46.9	8.5	3.1	Frost 1980
<i>T. cuneata</i>	22.3	59.6	15.1	3.2	Foster e McDiarmid 1983
MYRISTICACEAE					
<i>Virola sebifera</i>	8.4	53.7	7.1	2.5	Howe 1981
<i>V. surinamensis</i>	9.2	63.1	2.5	1.1	Howe e Vande Kerckove 1981
STRELITZIACEAE					
<i>Strelitzia nicholai</i>	10.6	67.0	3.6	0.5	Frost 1980

^a Apenas carboidratos solúveis.

^b São apresentadas as médias para Fazenda Intervalles (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

^c Carboidratos totais (solúveis + estruturais).

C. canjerana já havia sido identificada como a espécie de mais alta rentabilidade energética (= "profitability" *sensu* Herrera 1981a) dentre dezenove espécies ornitocóricas estudadas por Motta Júnior (1991) em uma mata de galeria do Planalto Central do Brasil.

Extraíndo da literatura a taxa metabólica basal e a eficiência digestiva das aves, Foster (1987) calculou a necessidade diária de energia para a sobrevivência de várias espécies de aves neotropicais. Usando estes mesmos valores, uma ave de tamanho médio como *Turdus rufiventris* (peso entre 67 e 72 g), precisaria consumir diariamente apenas 20 diásporos II (ou 26 diásporos I) para se manter na FI, caso se alimentasse exclusivamente dos frutos de *C. canjerana*. Em função do menor peso dos diásporos, esses valores são mais altos para a MSG (33 e 48 diásporos I e II, respectivamente) mas, ainda assim, bem menores do que os calculados por Foster (1987) para *Allophylus edulis* (Sapindaceae).

Mesmo frutificando em um período de aparente abundância de frutos, devido ao alto valor nutricional de seu arilo, *C. canjerana* provavelmente representa uma importante fonte de alimento para as aves em ambas as áreas de estudo (veja Galetti e Pizo no prelo). Estas, por sua vez, ao regurgitarem sementes intactas sem o arilo (veja Capítulo 2), desempenham um papel fundamental para o estabelecimento desta planta, pois a presença do arilo, ao propiciar a infestação por fungos, é prejudicial para a germinação das sementes de *C. canjerana* (veja situações semelhantes em Clergeau 1992, Oliveira et al. no prelo, Pedroni 1993).

CAPITULO 2

DISPERSAO DAS SEMENTES

2.1. INTRODUÇÃO

O estudo da frugivoria e dispersão de sementes por aves tomou grande impulso com a dicotomia primeiramente proposta por Snow (1971) e posteriormente desenvolvida por McKey (1975) e Howe e Estabrook (1977), entre frutos de "alta qualidade" e frutos de "baixa qualidade". A grosso modo, os primeiros seriam frutos grandes, com poucas sementes, de alto valor energético, que estariam disponíveis em pequenas quantidades e atrairiam um grupo pequeno de dispersores "especialistas", ou seja, aves cujo comportamento propiciaria uma dispersão eficiente¹ das sementes. Por outro lado, os frutos de baixa qualidade seriam frutos menores, com maior quantidade de sementes, de baixo valor nutritivo, disponíveis em massa e por longo período de tempo, e que atrairiam uma variada gama de aves "generalistas" que, no entanto, nem sempre levariam a uma dispersão eficiente. A dicotomia especialista/generalista mostrou ser útil, porém insuficiente para explicar toda a complexidade da interação entre plantas e seus agentes dispersores. Ela serve, no entanto, para apontar os extremos de um contínuo de estratégias adotadas pelas plantas para

1 - Por dispersão eficiente entende-se a remoção das sementes para locais onde elas possam germinar e se estabelecer.

a dispersão de suas sementes (Howe 1981, Howe e Estabrook 1977, Wheelwright e Orians 1982).

Muito da variação espacial e temporal que torna a dicotomia especialista/generalista pouco determinística é proporcionada pela ação diferenciada dos agentes dispersores. A mesma espécie de ave pode diferir quanto ao "serviço de dispersão" prestado a uma determinada espécie de planta em localidades diferentes (Howe 1977, Howe e Vande Kerckhove 1979), e até em uma mesma localidade, porém em anos diferentes (Sallabanks e Courtney 1993). Vários fatores influenciam o papel das aves como agentes dispersores de sementes. Alguns desses fatores referentes às plantas, como o tamanho dos diásporos e o valor nutricional do arilo, foram apresentados no capítulo anterior. Outros, que fogem à influência direta das plantas, fazem parte do ambiente que circunda um indivíduo em frutificação (Herrera 1984, 1986) como, por exemplo, a presença de árvores vizinhas com frutos (Manasse e Howe 1983), ou a localização dos territórios das aves (Bronstein e Hoffmann 1987). Outros ainda dizem respeito às interações biológicas a que estão sujeitos os dispersores, como predação (Howe 1979) e competição por recursos alimentares (Willis 1966).

Não há dúvida, no entanto, que as aves apresentam características intrínsecas que as diferenciam umas das outras quanto ao tratamento dado aos diásporos. Essa diferença se faz presente desde o momento da coleta e ingestão do diásporo (Foster 1987, Levey 1987, Moermond e Denslow 1983, 1985), passando pelo tratamento dado às sementes no tubo digestivo (Levey 1987), e chega ao espectro de deposição de sementes no ambiente produzido pelas

diferentes espécies de aves (Herrera e Jordano 1981, Izhaki et al. 1991). Tais diferenças tornam uma espécie dispersora mais efetiva do que outra e, portanto, refletem-se no sucesso reprodutivo das plantas que dependem das aves para a dispersão de suas sementes.

Este capítulo tem como objetivos:

- a) Identificar os animais, em particular as aves, visitantes de Cabralea canjerana nas áreas de estudo, e o comportamento associado ao consumo de diásporos.
- b) Investigar, baseado no comportamento dos agentes dispersores, a eficiência com que as sementes de C. canjerana são dispersas nas áreas de estudo.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Observações sobre o comportamento dos animais visitantes de Cabralea canjerana.

Foram realizadas 70.2 e 45.4 h de observações sobre indivíduos de C. canjerana em frutificação na FI e MSG, respectivamente. Na FI, o período de estudo, dividido em 32 sessões de observação¹, se estendeu de agosto a dezembro de 1992, e entre outubro e dezembro de 1993. Na MSG, os indivíduos foram observados no período de outubro a dezembro de 1993, em 34 sessões distintas. Três indivíduos foram estudados em cada uma das áreas, nenhum deles com menos de 1000 frutos na copa. Dessa forma, foram evitados indivíduos pouco produtivos que, em geral, atraem poucas

1 - Sessão de observação corresponde a qualquer período contínuo de observação.

aves (Herrera e Jordano 1981, Howe 1980, Howe e Vande Kerckhove 1979). Na MSG, duas das árvores observadas se encontravam na borda da mata. As observações foram feitas entre 05:45 e 11:00 h, com auxílio de binóculo 7x35, a aproximadamente 15 m da árvore em observação, distância que permitia a visualização de mais de 50% da copa. Os seguintes dados foram anotados a cada sessão de observação:

- a) espécies de aves visitantes e horário de cada visita;
- b) número de indivíduos de cada espécie visitante;
- c) duração de cada visita;
- d) ocorrência ou não de consumo de diásporos pelos visitantes;
- e) número de tentativas frustradas de consumir o diásporo, seja porque a ave não conseguiu retirá-lo da cápsula ou por tê-lo perdido após retirado;
- f) comportamentos de coleta e "manipulação" dos diásporos. Para efeito de padronização e futuras comparações, foram usadas as categorias descritas por Moermond e Denslow (1985) e, para evitar imprecisões de tradução, foram mantidos os termos em inglês usados por estes autores para descrever os comportamentos associados à captura de diásporos listados a seguir:

"Picking" - quando a ave pousada captura os diásporos sem estender o corpo ou assumir posições especiais;

"Reaching" - quando a ave estende o corpo bem abaixo ou acima de seu poleiro;

"Hanging" - quando todo o corpo da ave fica sob o poleiro, com a região ventral voltada para cima;

"Hovering" - quando a ave captura o diásporo em voo, pairando brevemente em frente a ele;

"Stalling" - quando a ave, também em voo, realiza uma investida direta ao diásporo, sem pairar em frente a ele.

Para a manipulação dos diásporos, as seguintes categorias foram consideradas:

Engolir inteiro - quando o diásporo é engolido inteiro sem qualquer tratamento prévio no bico ou após breve manipulação.

Tirar pedaços - quando a ave retira e consome apenas porções do arilo, descartando a semente.

g) Número de interações agonísticas intra e inter-específicas no interior da copa.

Dois procedimentos distintos foram adotados para calcular o número de diásporos coletados por visita. Na MSG foi possível acompanhar individualmente as aves durante visitas completas e assim obter diretamente o número de diásporos coletados por visita. Na FI, no entanto, a maior altura das árvores e o grande volume das copas, aliado ao maior número de aves concomitantemente visitando as árvores, dificultou o acompanhamento individual durante longos períodos. Assim, em uma determinada visita e durante o tempo em que a ave podia ser acompanhada, a quantidade de diásporos coletados era registrada, obtendo-se assim uma taxa de coleta de diásporos expressa em diásporos coletados/min. Para calcular então o número de diásporos coletados por visita, esta taxa foi multiplicada pela duração média de visita. Estes procedimentos provavelmente levam a resultados ligeiramente distintos mas, como não há a intenção de fazer comparações inter-áreas no que se refere

à taxa de coleta e proporção de diásporos removidos, e sim estabelecer a importância relativa de cada espécie como dispersora de sementes de C. canjerana em uma determinada área, este procedimento não prejudica a interpretação dos resultados.

Embora a utilização de frutos tipicamente ornitocóricos como alimento por morcegos não seja comum, tal possibilidade existe (veja Whittaker e Turner 1994), e a fim de verificar se morcegos poderiam agir como dispersores de sementes de C. canjerana, realizei observações noturnas sobre algumas das mesmas árvores usadas para as observações diurnas. Essas observações cobriram o período de maior atividade alimentar de morcegos frugívoros, ou seja, entre 19:00 e 23:00 h (Coates-Estrada e Estrada 1986, Fleming e Williams 1990).

2.2.2. Morfometria das aves

A largura e altura do bico das aves visitantes de C. canjerana, dados morfométricos de especial interesse para a dispersão de sementes (Wheelwright 1985b, 1993), foram medidos com paquímetro em peles taxidermizadas, nas coleções do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e Museu de História Natural da UNICAMP (ZUEC). A largura foi tomada no nível dos pontos comissurais e a altura foi medida na base do bico (veja esquema explicativo em Sick 1984, p.32). Para a maioria das espécies, foram medidos cinco exemplares machos e cinco fêmeas.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Padrão geral de visitação e manipulação dos diásporos

Um grande número de aves visitou as árvores observadas durante as primeiras horas da manhã. A frequência de visitas rapidamente decresceu à medida que os frutos abertos tiveram seus diásporos removidos, fazendo com que, a partir das 11:00 h, as árvores fossem visitadas apenas esporadicamente. Morcegos não foram observados visitando C. canjerana em nenhuma das áreas de estudo, e provavelmente não são atraídos pelos frutos desta espécie (veja levantamento dos frutos comidos pelo morcego Artibeus lituratus na MSG em Galetti e Morellato no prelo).

Tanto aves frugívoras quanto várias outras predominantemente insetívoras aproveitaram os frutos de C. canjerana como alimento (Tabela 2.1). O fruto e o modo de exposição dos diásporos não parecem impor nenhuma restrição ao emprego de determinado modo de coleta. Tanto espécies que apanham os diásporos preferencialmente em voo (modos de coleta "Hovering" e "Stalling"), quanto aquelas que o fazem pousadas ("Picking", "Reaching" e "Hanging") alimentaram-se dos diásporos de C. canjerana (Tabelas 2.2 e 2.4). Quando o diásporo é engolido inteiro, as sementes são invariavelmente regurgitadas sem o arilo. Nunca encontrei fezes contendo sementes de C. canjerana, embora acredite que elas possam passar pelo tubo digestivo e ser encontradas nas fezes de espécies grandes como tucanos e jacus, por exemplo.

Tabela 2.1 - Largura do bico, dieta e status migratório de aves visitantes de Cabralea canjerana na Fazenda Intervalos (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

Aves ^a	Largura do Bico (mm) ^b			Dieta ^c	Status ^d	
	\bar{x}	dp	n		FI	MSG
Trogonidae						
Trogon rufus	15.0	0.6	10	F/I	R	
Trogon surrucura	16.8	1.1	10	F/I	R	
Ramphastidae						
Selenidera maculirostris	24.9	1.1	10	F	R	
Baillonius bailloni	23.8	0.8	10	F	R	
Ramphastos dicolorus	29.5	1.5	10	F	R	
Picidae						
Melanerpes flavifrons	10.7	0.6	10	F/I	R	
Cotingidae						
Carpornis cucullatus	15.5	0.9	10	F	R	
Platypsaris rufus	14.3	0.9	10	I/f	M	O
Tityra cayana	18.0	1.6	10	F/i	M	
Tityra inquisitor	15.4	1.2	10	F/i	M	
Oxyruncus cristatus	10.4	0.2	10	F/I	R	
Pipridae						
Chiroxiphia caudata	10.6	0.5	9	F	R	R
Manacus manacus	9.0	0.5	10	F		R
Schiffornis virescens	11.1	0.5	10	F/I	R	
Tyrannidae						
Tyrannus savana	11.8	0.5	10	I		M
Tyrannus melancholicus	14.0	0.4	10	I		R
Empidonomus varius	11.0	0.3	10	I	M	M
Legatus leucophaeus	10.4	0.4	10	I	M	
Megarhynchus pitangua	17.5	0.8	10	I	R	O
Myiodynastes maculatus	15.7	0.9	10	I/f	M	M
Myiozetetes similis	10.7	0.8	10	I	R	
Pitangus sulphuratus	14.1	0.6	10	O	R	R
Attila rufus	12.1	1.0	10	I	R	
Attila phoenicurus	10.5	1.1	5	I	R	
Myiarchus ferox	10.9	0.9	10	I		R
Mionectes rufiventris	7.7	0.8	10	F/I	R	
Turdidae						
Platycichla flavipes	11.8	0.7	10	F	M	
Turdus rufiventris	13.1	0.9	11	F/I	R	
Turdus leucomelas	10.7	0.6	10	F/I		R
Turdus albicollis	11.0	0.9	10	F/I	R	

Tabela 2.1 - (Continuação)

Aves ^a	Largura do Bico (mm) ^b			Dieta ^c	Status ^d	
	\bar{x}	dp	n		FI	MSG
Vireonidae						
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	10.1	0.7	10	I/f	R	
<i>Vireo chivi</i>	7.6	0.5	10	F/I	M	M
Icteridae						
<i>Cacicus haemorrhous</i>	10.8	0.6	10	O	R	
<i>Cacicus chrysopteus</i>	7.7	0.2	10	O	R	
Coerebidae						
<i>Dacnis cayana</i>	4.7	0.2	6	O		O
Thraupidae						
<i>Pipraeidea melanonota</i>	7.5	0.4	10	F/i	R	
<i>Cissopis leveriana</i>	9.3	0.2	5	F	R	
Fringillidae						
<i>Saltator similis</i>	11.4	0.8	10	F/i	R	R
<i>Pitylus fuliginosus</i>	13.7	0.6	10	F/i	R	

^a Os nomes científicos e a ordem filogenética seguem Sick (1984).

^b Medido na base do bico.

^c F= primariamente frugívoro, I= primariamente insetívoro, F/I= consome iguais quantidades de frutos e insetos, F/i= consome grandes quantidades de frutos e insetos em menor quantidade, I/f= consome grandes quantidades de insetos e frutos em menor quantidade, O= onívoro (consome pelo menos 3 tipos de alimentos distintos, por exemplo, frutos, insetos e néctar). Baseado em dados de literatura ou em observações pessoais.

^d R= residente, M= migratório, O= ocasional (aparece esporadicamente na área, não seguindo um padrão regular de migração). Baseado em observações pessoais e em dados fornecidos por A. L. P. Aleixo.

2.3.2. As aves e Cabralea canjerana na Fazenda Intervales

Trinta e cinco espécies de aves foram registradas alimentando-se dos frutos de C. canjerana na FI (Tabela 2.2). Este conjunto de espécies, engloba representantes de doze famílias e trinta gêneros, com pesos que variam de pouco mais de 10 g (Mionectes rufiventris) até aproximadamente 500 g (Ramphastos dicolorus). A curva cumulativa de espécies visitantes (Figura 2.1), associada ao fato de outras aves frugívoras relativamente comuns na área não terem sido observadas (e.g., Penelope obscura, Trogon viridis, Procnias nudicollis, Lipaugus lanioides), indicam que este conjunto de potenciais dispersores ainda é incompleto.

Apenas oito espécies (responsáveis por 44% do total de visitas) são migratórias (Tabela 2.1). Setenta e sete por cento das espécies visitantes engoliram os diásporos inteiros, enquanto apenas seis espécies (representando 11.8% do total de visitas) retiraram porções do arilo, derrubando as sementes sob a copa. Essas espécies, ou são limitadas morfologicamente pela largura do bico, inferior ao diâmetro dos diásporos (Tabela 2.1, Mionectes rufiventris, Pipraeidea melanonota), ou são espécies que tipicamente exploram os frutos retirando porções dos mesmos (Cacicus haemorrhous, C. chrysopterus, Saltator similis, Pitylus fuliginosus) (Levey 1987, Trainer e Will 1984). Como resultado da ação dessas espécies, e em especial de C. haemorrhous que apresentou, relativamente, alta taxa de captura de diásporos ($x = 1.4$ diásporos/min, $n = 13$) e longo tempo de visita ($x = 3.1$ min/visita, $n = 14$), vários diásporos total ou parcialmente arilados eram derrubados sob a copa.

Tabela 2.2 - Aves visitantes de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervalles e o comportamento associado ao consumo de diásporos

Aves ^a	Visitas ^b	Arvores ^c (n= 3)	Sessões obs. ^d (n= 32)	Indivíduos/ visita			Modo de captura de diásporos ^e					Manipulação de diásporos ^{f,g} (%)			
				\bar{x}	n	variação	PI	RE	HA	ST	HO	INT	PED	n	
Psittacidae															
<i>Pyrrhura frontalis</i> ^h	4 (0.4)	2	5 (15.6)	4.0	5	2-6									
Trogonidae															
<i>Trogon rufus</i>	2 (0.2)	1	2 (6.2)	1.0	2	1				4	1	X			-
<i>Trogon surrucura</i>	3 (0.3)	1	3 (9.4)	1.3	3	1-2				2		X			-
Ramphastidae															
<i>Selenidera maculirostris</i>	1 (0.1)	1	1 (3.1)	1								X			-
<i>Baillonioides bailloni</i>	12 (1.2)	1	5 (15.6)	1.4	12	1-2	7	7		2		100			11
<i>Ramphastos dicolorus</i>	7 (0.7)	2	6 (18.7)	1.3	7	1-2	2					X			-
Picidae															
<i>Melanerpes flavifrons</i>	94 (9.2)	2	18 (56.2)	1.4	82	1-3	9		5	1		75	25		4
Cotingidae															
<i>Carpornis cucullatus</i>	3 (0.3)	1	2 (6.2)	1.0	3	1				1		100			1
<i>Platypsaris rufus</i>	140 (13.7)	3	22 (68.7)	1.4	125	1-4	6	1	1	46	2	100			27
<i>Tityra cayana</i>	129 (12.6)	3	23 (71.9)	1.6	122	1-3	20	3		49		100			37
<i>Tityra inquisitor</i>	10 (1.0)	1	7 (21.9)	1.2	10	1-2	1	1		7		100			7
<i>Oxyruncus cristatus</i>	29 (2.8)	3	22 (68.7)	1.0	28	1	3	3	2	1		100			9
Pipridae															
<i>Chiroxiphia caudata</i>	22 (2.2)	1	10 (31.2)	1.0	21	1				1	2	100			1
<i>Schiffornis virescens</i>	4 (0.4)	1	3 (9.4)	1.0	4	1	1					100			1
Tyrannidae															
<i>Empidonax varius</i>	40 (3.9)	1	8 (25.0)	1.1	38	1-2			1	7	27	100			2
<i>Legatus leucophaeus</i>	14 (1.4)	2	6 (18.7)	1.0	13	1				7	2	100			1
<i>Megarhynchus pitangua</i>	12 (1.2)	1	5 (15.4)	1.1	12	1-2				7	1	X			-
<i>Myiodynastes maculatus</i>	88 (8.6)	3	23 (71.9)	1.1	84	1-2	2		2	48	6	100			17
<i>Myiozetetes similis</i>	6 (0.6)	1	4 (12.5)	1.4	7	1-2				3	1	X			-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	29 (2.8)	1	10 (31.2)	1.3	25	1-2	3			23	5	100			9
<i>Attila rufus</i>	54 (5.3)	1	13 (40.6)	1.4	54	1-4	2			21	2	100			8
<i>Attila phoenicurus</i>	66 (6.5)	2	17 (53.2)	1.2	61	1-2	1			50	2	100			19
<i>Myiarchus</i> sp.	6 (0.6)	1	3 (9.4)	1.0	6	1	1			2		100			1
<i>Mionectes rufiventris</i>	44 (4.3)	3	16 (50.0)	1.1	41	1-3	3	1	3	10	22	100			3
Turdidae															
<i>Platycichla flavipes</i>	34 (3.3)	2	12 (37.5)	1.1	33	1-2	1	1		1		100			2
<i>Turdus rufiventris</i>	13 (1.3)	2	9 (28.1)	1.1	12	1-2	3	1		6	1	100			4
<i>Turdus albicollis</i>	30 (2.9)	2	11 (34.4)	1.0	30	1	1			2		100			1

Tabela 2.2 - (Continuação)

Aves ^a	Visitas ^b	Árvores ^c (n= 3)	Sessões obs. ^d (n= 32)	Indivíduos/ visita			Modo de captura de diásporos ^e					Manipulação de diásporos ^{f,g} (%)		
				\bar{x}	n	variação	PI	RE	HA	ST	HO	INT	PED	n
Vireonidae														
Cyclarhis gujanensis	7 (0.7)	1	6 (18.7)	1.0	7	1	1	1					100	3
Vireo chivi	2 (0.2)	2	2 (6.2)	1.5	2	1-2		1						
Icteridae														
Cacicus haemorrhous	32 (3.1)	2	6 (18.7)	1.4	33	1-3	6			2			100	14
Cacicus chrysopterus	48 (4.7)	2	13 (40.6)	1.1	44	1-2	14		3				100	13
Thraupidae														
Pipraeidea melanonota	13 (1.3)	1	7 (21.9)	1.3	13	1-2	1						100	3
Cissopis leveriana	2 (0.2)	2	3 (9.4)	1.5	2	1-2	1					X		-
Fringillidae														
Saltator similis	1 (0.1)	1	1 (3.1)	1				1					X	-
Pitylus fuliginosus	20 (1.9)	1	6 (18.7)	1.1	20	1-2	5	1	1				100	6
TOTAIS	1021						94	22	18	303	74			

^a Os nomes científicos e a sequência filogenética seguem Sick (1984).

^b Porcentagem em relação ao total de visitas é apresentada entre parênteses.

^c Número de árvores em que a ave foi registrada.

^d Número de sessões de observação em que a ave foi registrada. Porcentagem entre parênteses.

^e PI-picking, RE-reaching, HA-hanging, ST-stalling, HO-hovering (veja item 2.2.1 para explicação dos termos).

^f INT-engole o diásporo inteiro, PED-retira porções do arilo (descrição no item 2.2.1).

^g O "X" indica, na ausência de registros, o modo mais provável de manipulação baseado em dados de literatura.

^h Predador de sementes.

ⁱ Um indivíduo na única visita registrada.

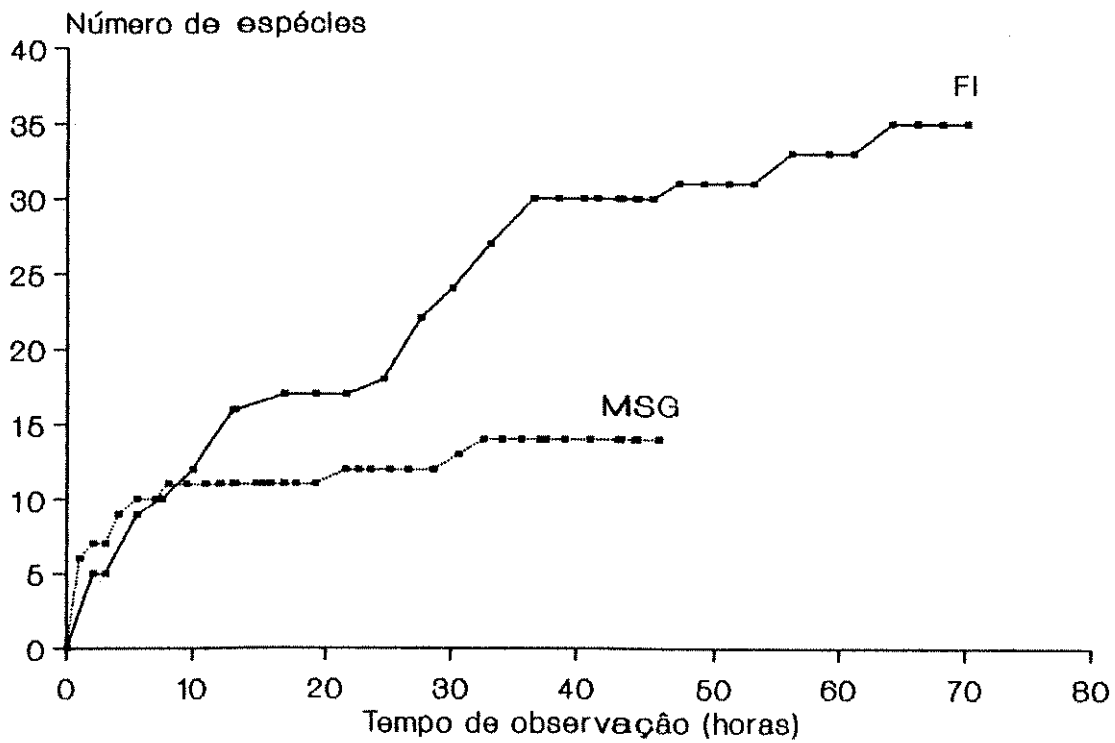


Figura 2.1 - Curva cumulativa do número de espécies de aves observadas visitando Cabralea canjerana na Fazenda Interales (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

Apenas a tiriva, Pyrrhura frontalis, foi observada predando as sementes diretamente nas copas. Melanerpes flavifrons engoliu diásporos inteiros, retirou porções do arilo, e frequentemente abandonou a árvore com o diásporo no bico, levando-o para ninhos (situados a mais de 50m das árvores observadas) onde o tratamento dado aos diásporos é desconhecido.

Titvra cavana é o principal dispersor de C. canjerana na FI. Foi visitante regular das árvores observadas e esteve presente na maioria das sessões de observação (Tabela 2.2), o que indica regularidade de visitação ao longo da estação de frutificação. Responsável pela remoção do maior número de sementes (Tabela 2.3), esta espécie frequentemente visitou as árvores em casais, realizando vôos longos (> 50 m) ao abandoná-las. Platypsaris rufus, outra espécie importante na remoção de diásporos (Tabela 2.3), permanecia por longos períodos nas imediações da árvore (até 15 m) onde pode ter regurgitado boa parte das sementes ingeridas, podendo assim atuar negativamente para a dispersão das sementes (veja Capítulo 3).

Apesar do grande número de aves visitantes poder influenciar positivamente na frequência de encontros agressivos (Motta Júnior 1991), poucas interações agonísticas intra e inter-específicas foram registradas (Tabela 2.6).

Nenhum mamífero arborícola foi observado alimentando-se dos frutos de C. canjerana na FI.

Tabela 2.3 - Atributos comportamentais das cinco principais espécies visitantes de *Cabralea canjerana* na Fazenda Intervalos ligados à dispersão de sementes.

Aves	Diásporos/ visita ^a	Porcentagem de diásporos			Total de diásporos removidos ^c
		removidos ^b	derrubados	n	
<i>Tityra cayana</i>	5.0	100		39	1024
<i>Platypsaris rufus</i>	2.5	100		29	490
<i>Melanerpes flavifrons</i>	2.4	86.7	13.3	15	279
<i>Myiodynastes maculatus</i>	2.0	100		18	194
<i>Attila phoenicurus</i>	2.2	100		21	155

^a - Dado por: diásporos capturados por minuto x duração média da visita. Veja item 2.2.1.

^b - Inclui os diásporos engolidos pelas aves e aqueles transportados no bico para serem consumidos longe da árvore.

^c - Dado por: número de visitas (Tabela 2.2) x indivíduos/visita (Tabela 2.2) x diásporos/visita x diásporos/min x porcentagem de remoção.

2.3.3. As aves e Cabralea canjerana na Mata de Santa Genebra

Catorze espécies de aves, apenas Passeriformes pertencentes a sete famílias e treze gêneros, foram observadas alimentando-se dos diásporos de C. canjerana na MSG (Tabela 2.4). É interessante notar a importância geral de espécies migratórias ou ocasionais (sete espécies, responsáveis por 72% do total de visitas), a ausência de aves de grande porte (acima de 80g), e o fato de apenas duas espécies primariamente frugívoras (Chiroxiphia caudata e Manacus manacus) terem sido registradas.

Apenas Dacnis cayana, devido à reduzida largura do bico (Tabela 2.1), não conseguiu engolir diásporos inteiros e retirou porções do arilo de diásporos ainda presos às cápsulas. Foram observados diásporos sendo oferecidos a jovens de Vireo chivi e Myiodynastes maculatus.

Vireo chivi foi o responsável por quase 50% das visitas, e apresentou regularidade de visitação ao longo da estação de frutificação de C. canjerana, estando presente em 97% das sessões de observação e em todas as árvores estudadas (Tabela 2.4). Sozinho ou em grupos de até quatro indivíduos, esta espécie realizou visitas rápidas à árvore (\bar{x} = 1.3 min, dp = 1.4, variação 0.1-9.0, n = 49) e frequentemente deixava cair diásporos ao tentar engolir-los (Tabela 2.5). De fato, a largura do bico de V. chivi (7.6 mm) é inferior ao diâmetro de muitos diásporos da MSG (Figura 1.5) fazendo com que a ave encontrasse dificuldades para manipulá-los e, no processo de manipulação, os deixasse cair. Além disso, devido ao seu pequeno porte (aproximadamente 15 g), V. chivi foi das espécies mais atacadas (Tabela 2.7), e indivíduos agredidos

Tabela 2.4 - Aves visitantes de *Cabralea canjerana* na Mata de Santa Genebra e o comportamento associado ao consumo de diásporos.

Aves ^a	Visitas ^b	Árvores ^c (n= 3)	Sessões obs. ^d (n= 34)	Indivíduos/ visita			Modo de captura de diásporos ^e					Manipulação de diásporos ^f (%)		
				\bar{x}	n	variação	PI	RE	HA	ST	HO	INT	PED	n
Cotingidae														
<i>Platypsaris rufus</i>	3 (0.7)	1	2 (5.9)	1.0	3	1	2			1		100		3
Pipridae														
<i>Chiroxiphia caudata</i>	11 (2.5)	3	9 (26.5)	1.0	10	1			1	3	1	100		1
<i>Manacus manacus</i>	15 (3.4)	2	8 (23.5)	1.0	15	1	5	2	1	4	6	100		6
Tyrannidae														
<i>Tyrannus savanna</i>	3 (0.7)	1	2 (5.9)	1.0	3	1				2	1	100		3
<i>Tyrannus melancholicus</i>	5 (1.1)	2	3 (8.8)	1.2	4	1-2	2			1		100		1
<i>Empidonomus varius</i>	3 (0.7)	2	4 (11.8)	1.5	2	1-2				2	1	100		2
<i>Megarhynchus pitangua</i>	1 (0.2)	1	1 (2.9)	*						2		100		2
<i>Myiodynastes maculatus</i>	74 (16.7)	3	26 (76.5)	1.0	42	1-2	8	1	2	67	22	100		26
<i>Pitangus sulphuratus</i>	28 (6.3)	3	22 (64.7)	1.4	20	1-3	20	1		12	1	100		8
<i>Myiarchus ferox</i>	30 (6.8)	2	11 (32.3)	1.1	27	1-2	5	1		14	2	100		4
Turdidae														
<i>Turdus leucomelas</i>	30 (6.8)	3	13 (38.2)	1.0	2	1	28	9		2		100		5
Vireonidae														
<i>Vireo chivi</i>	219 (49.4)	3	33 (97.0)	1.2	170	1-4	55	34	21	16	7	94	6	36
Coerebidae														
<i>Dacnis cayana</i>	15 (3.4)	2	8 (23.5)	1.2	13	1-2	5	3				100		7
Fringillidae														
<i>Saltator similis</i>	6 (1.3)	2	6 (17.6)	1.1	6	1-2	1					100		3
TOTAIS	443						131	51	25	126	41			

^a Os nomes científicos e a sequência filogenética seguem Sick (1984).

^b Porcentagem em relação ao total de visitas é apresentada entre parênteses.

^c Número de árvores em que a ave foi registrada.

^d Número de sessões de observação em que a ave foi registrada. Porcentagem entre parênteses.

^e PI-picking, RE-reaching, HA-hanging, ST-stalling, HO-hovering (veja item 2.2.1 para explicação dos termos).

^f INT-engole o diásporo inteiro, PED-retira porções do arilo (descrição no item 2.2.1).

^g Um indivíduo na única visita registrada.

Tabela 2.5 - Atributos comportamentais das cinco principais espécies visitantes de *Cabralea canjerana* na Mata de Santa Genebra ligados à dispersão de sementes.

Aves	Diásporos/ visita			Porcentagem de diásporos >			Total de diásporos removidos ^b
	\bar{x}	n	variação	removidos*	derrubados	n	
<i>Vireo chivi</i>	0.7	15	0-2	70.2	29.8	57	129
<i>Myiodynastes maculatus</i>	1.6	13	1-3	100		26	118
<i>Pitangus sulphuratus</i>	2.0	2	2	100		8	78
<i>Turdus leucomelas</i>	1.6 ^c			100		5	48
<i>Myiarchus ferox</i>	1.0	6	0-2	100		4	33

* - Inclui os diásporos engolidos pelas aves e aqueles transportados no bico para serem consumidos longe da árvore.

^b - Dado por: número de visitas (tabela 2.4) x indivíduos/visita (tabela 2.4) x diásporos/visita x porcentagem de remoção.

^c - Extraído de Motta Júnior (1991).

Tabela 2.6 - Número de interações agonísticas entre espécies visitantes de Cabranea canjerana na Fazenda Intervales.

Espécie agressora	Espécie agredida ^a						
	Tc	Mf	Mm	Oc	Ev	Pr	Mi
Baillonius bailloni		1					
Cacicus haemorrhous						1	
Melanerpes flavifrons	1						
Platycichla flavipes			1	1		1	
Turdus albicollis						1	
Attila phoenicurus							1

^a Tc- Tityra cayana, Mf- Melanerpes flavifrons, Mm- Myiodynastes maculatus, Oc- Oxyrunchus cristatus, Ev- Empidonomus varius, Pr- Platypsaris rufus, Mi- Mionectes rufiventris.

Tabela 2.7 - Número de interações agonísticas entre espécies visitantes de Cabranea canjerana na Mata de Santa Genebra.

Espécie agressora	Espécie agredida ^a						
	Tl	Ps	Mm	Ev	Pr	Ts	Vc
Turdus leucomelas	33	3	16	3		2	11
Pitangus sulphuratus	7	2	1		1		2
Myiodynastes maculatus			3				4
Empidonomus varius			1	1			
Chiroxiphia caudata							1
Vireo chivi							24
Dacnis cayana							2

^a Tl- Turdus leucomelas, Ps- Pitangus sulphuratus, Mm- Myiodynastes maculatus, Ev- Empidonomus varius, Pr- Platypsaris rufus, Ts- Tyrannus savanna e Vc- Vireo chivi.

frequentemente deixavam os diásporos coletados escapar. No entanto, em função da sua alta frequência de visitas, V. chivi foi também o responsável pela maior número de diásporos removidos das copas, seguido de perto por M. maculatus (Tabela 2.5).

Myiodynastes maculatus apresentou hábito mais sedentário, permanecendo por longos períodos a não mais que 15 m das árvores onde provavelmente depositou parte das sementes que ingeriu. Ao abandonar árvores localizadas na borda da mata, V. chivi com frequência abandonava também a mata em direção a áreas urbanizadas adjacentes onde eventualmente depositou sementes.

Interações agonísticas intra e inter-específicas foram comuns e muito mais frequentes na MSG que na FI (Tabelas 2.6 e 2.7). Mesmo se desconsiderarmos Turdus leucomelas, espécie reconhecidamente agressiva (Motta Júnior 1991), a diferença entre as duas áreas ainda assim é notória (42 contra 8 encontros agressivos na MSG e FI, respectivamente). Na MSG, indivíduos de T. leucomelas permaneciam por longos períodos na copa (> 5 min), agredindo e impedindo a aproximação de outras aves aos aglomerados de frutos.

Dos mamíferos arborícolas que ocorrem na MSG, apenas o macaco-prego foi observado comendo os diásporos de C. canjerana em três visitas distintas. Em uma das visitas, um indivíduo consumiu 30 diásporos em 4 min e, em outra ocasião, outro indivíduo solitário abordou 8 frutos em 2 min 40 s, apanhando todos os diásporos de frutos abertos ou derrubando aqueles que não conseguia abrir.

2.4. DISCUSSÃO

2.4.1. A importância de Cabralea canjerana para as aves

Cabralea canjerana frutifica durante o período reprodutivo das aves nas áreas de estudo (obs. pes.). Neste período, os territórios das aves estão fortemente demarcados e guardados, o que poderia determinar o número de espécies visitantes em função da localização das árvores observadas em relação aos territórios adjacentes (Bronstein e Hoffmann 1987, Leck 1969). Mesmo assim, esta planta atraiu um número grande de aves na FI, representando um dos maiores conjuntos de espécies de aves já registrados visitando árvores tropicais que produzem sementes ariladas (Tabela 2.8).

O diâmetro do diásporo de C. canjerana (10.0 e 7.3 mm na FI e MSG, respectivamente) e o alto valor nutritivo de seu arilo podem ser alguns dos fatores responsáveis por esta variedade de aves. Kantak (1979) sugeriu que diásporos de tamanho médio (entre 7 e 10 mm) atrairiam um maior número de aves que diásporos grandes ou pequenos. Estes últimos muitas vezes não compensam energeticamente e, por em geral estarem dispostos em ramos finos, são de difícil acesso para frugívoros grandes (Kantak 1979, Martin 1985). Em contrapartida, diásporos grandes excluem aves menores incapazes de aproveitá-los devido à reduzida largura do bico (Howe 1981, Wheelwright 1985b, 1993). No entanto, na FI C. canjerana atraiu um número maior de aves do que várias outras espécies que produzem diásporos igualmente arilados, porém menores ou de tamanho similar, e que foram estudadas em ambientes com avifauna de riqueza

Tabela 2.8 - Características morfológicas e número de aves que se alimentam das sementes ariladas de algumas espécies tropicais.

Espécie*	Habitat	Diâmetro do diásporo (mm)	No. Árvores estudadas	Tempo de observação (h)	No. Aves ^b	Fonte
ANNONACEAE						
<i>Xylopia aromatica</i>	Distrito Federal (Mata ciliar)	4.2	2	32	11	Motta Júnior 1991
APOCYNACEAE						
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Costa Rica (Floresta seca)	3.7	16	17.5	20	McNairmid et al. 1977
BURSERACEAE						
<i>Protium almecega</i>	Distrito Federal (Mata ciliar)	7.6	3	32	30	Motta Júnior 1991
<i>Tetragastris panamensis</i>	Panamá (Barro Colorado)	14.4	10	200 + censos	8	Howe 1980, 1985
CAESALPINIACEAE						
<i>Copaifera langsdorffii</i>	MSG	8.7	5	87	6	Pedroni 1993
	São Carlos-SP (ecótono cerrado/mata ciliar)	9.6	4	41.2	13	Motta Júnior e Lombardi 1990
DILLENIACEAE						
<i>Davilla kunthii</i>	Costa Rica	6.0	-	-	14	Skutch 1980 ^c
EUPHORBIACEAE						
<i>Alchornea iricurana</i>	Distrito Federal (Mata ciliar)	3.8	3	32	21	Motta Júnior 1991
<i>A. latifolia</i>	Costa Rica	6.0	-	-	29	Skutch 1980 ^c
<i>Richeria grandis</i>	Distrito Federal (Mata ciliar)	6.6	2	15	15	Motta Júnior 1991
FLACOURTIACEAE						
<i>Casearia corymbosa</i>	Costa Rica (Floresta úmida)	8.5	13	-	20	Howe 1977
	Costa Rica (Floresta seca)	6.6	4	58	14	Howe e Vande Kerckove 1979
<i>C. sylvestris</i>	Costa Rica	2.0	-	-	27	Skutch 1980 ^c
<i>Lacistema agregatum</i>	Costa Rica	6.5	-	-	17	Skutch 1980 ^c

Tabela 2.8 - (continuação)

Espécie ^a	Habitat	Diâmetro do diásporo (mm)	No. árvores estudadas	Tempo de observação (h)	No. Aves ^b	Fonte
MARCGRAVIACEAE						
<i>Souroubea guianensis</i>	Costa Rica	3.0	-	-	18	Skutch 1980 ^c
MELIACEAE						
<i>Aglaia oligocarpa</i>	Malásia	7.0	-	-	9	Pannell e Koziol 1987
<i>Cabralea canjerana</i>	FI	10.0	3	70.2	35	Este estudo
	MSG	7.3	3	45.4	14	Este estudo
	Distrito Federal (Mata ciliar)	7.8	2	32	29	Motta Júnior 1991
<i>Guarea glabra</i>	Panamá (Barro Colorado)	6.3	11	60	19	Howe e De Steven 1979
<i>Trichilia micrantha</i>	Amazônia (Serra dos Carajás)	8.0	>1	15.5	18	Argel-de-Oliveira 1992
MYRISTICACEAE						
<i>Virola sebifera</i>	Panamá (Barro Colorado)	10.0	6	150	7	Howe 1981
	Distrito Federal (Mata Ciliar)	10.2	5	32	15	Motta Júnior 1991
<i>V. surinamensis</i>	Panamá (Barro Colorado)	15.2	9	320 + censos	7	Howe e Vande Kerckhove 1981, Howe 1985
SAPINDACEAE						
<i>Dipterodendron elegans</i>	Costa Rica	10.0	-	-	30	Skutch 1980 ^c
<i>Paullinia cf carpopodea</i>	Distrito Federal (Mata Ciliar)	14.1	2	32	8	Motta Júnior 1991

^a Foram conservados os nomes científicos publicados pelos autores, mesmo que o nome tenha posteriormente caído em desuso.

^b Excluídos os psitacídeos, que trituram e predam as sementes.

^c O estudo de Skutch (1980) envolveu vários anos de observações esporádicas.

equivalente à registrada na FI (Figura 2.2), indicando que esta planta é bastante atrativa para as aves.

Skutch (1980) apresentou dados que indicam a importância de sementes ariladas como fonte energética para aves migratórias, e apontou a importância destas sementes como alimento para a criação dos filhotes. De fato, os diásporos de *C. canjerana* foram usados como alimento para filhotes em ambas as áreas de estudo e atraíram, especialmente na MSG, várias espécies migratórias responsáveis pela dispersão de boa parte das sementes.

Um indício de que *C. canjerana*, mesmo frutificando na época de maior abundância de frutos ornitocóricos, é uma importante fonte de alimento para as aves na MSG é a ocorrência de encontros agonísticos. Em geral, quando não há competição por frutos, seja devido a sua extrema abundância ou à sua pouca importância como fonte de alimento, encontros agonísticos são raramente observados (Cruz 1981, Foster 1987, Howe e De Steven 1979, Jordano 1982, Silva 1988, Willis 1966). Na MSG, entretanto, agressões foram comuns em todas as árvores observadas.

2.4.2. A efetividade da dispersão das sementes

A noção de que as aves, apresentando comportamento de forrageamento diferenciados, também diferem quanto à "qualidade" do serviço de dispersão de sementes prestado às plantas, forneceu a base para os trabalhos pioneiros de Snow (1971), McKey (1975) e Howe e Estabrook (1977), e foi posteriormente confirmada em vários estudos. As aves diferem quanto ao modo de captura dos frutos (Foster 1987, Levey 1987, Moermond e Denslow 1985), quanto ao

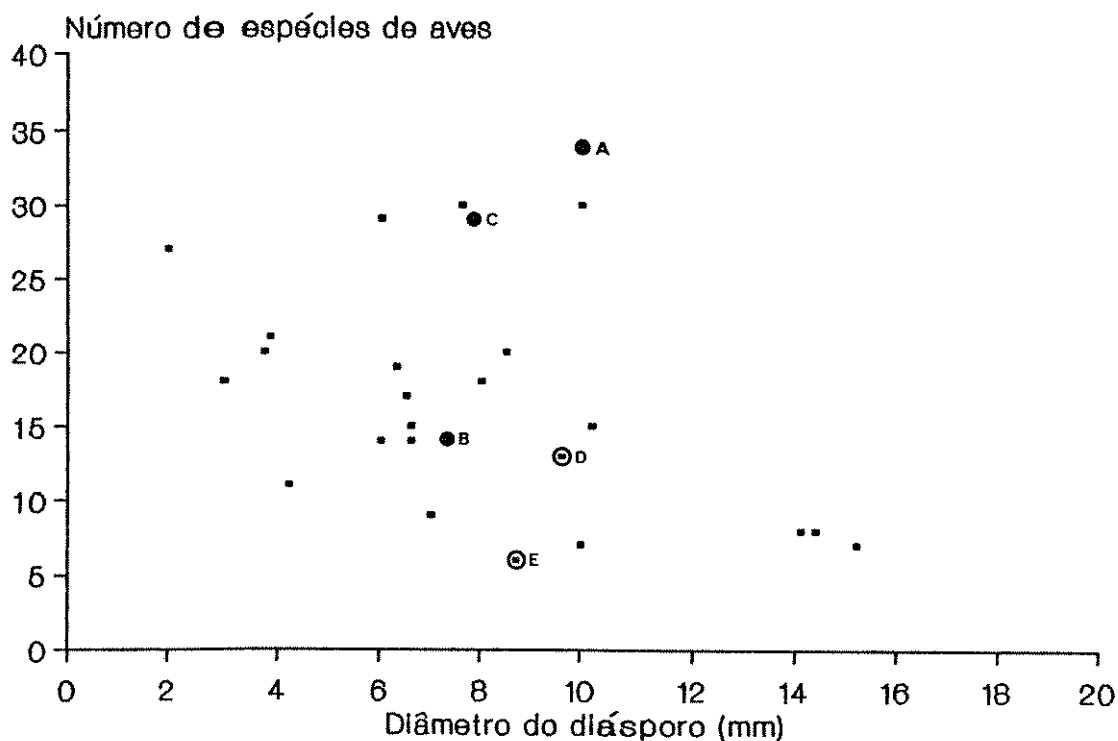


Figura 2.2 - Relação entre diâmetro dos diásporos e número de espécies de aves observadas alimentando-se dos frutos arilados de algumas espécies arbóreas tropicais. Dados retirados das fontes indicadas na tabela 2.8. Em destaque: A- Cabranea canjerana (Fazenda Intervalas), B- C. canjerana (Mata de Santa Genebra), C- C. canjerana (mata ciliar no Distrito Federal), D- Copaifera langsdorffii (ecótono cerrado/mata ciliar em São Carlos - SP) e E- C. langsdorffii (Mata de Santa Genebra). Para discussão sobre C. langsdorffii, veja capítulo 4.

tratamento dado às sementes no tubo digestivo (Courtney e Sallabanks 1992, Levey 1987), e também quanto ao espectro de deposição de sementes ("seed shadow") que produzem no ambiente (Herrera e Jordano 1981, Izhaki et al. 1991, Jordano 1982). Todos estes aspectos do comportamento das aves têm implicações para a dispersão das sementes.

Uma vez que os microhabitats favoráveis para a germinação e desenvolvimento das sementes são em geral imprevisíveis no espaço, do ponto de vista da planta, quanto maior a variedade de dispersores e do espectro de deposição de sementes que produzem, e quanto maior o número de visitas, maior as chances de sucesso reprodutivo (traduzido em número de indivíduos que chegam à idade reprodutiva) (Cruz 1981, Schupp 1988a, Snow 1971). A importância do número de visitas é justificada pois, segundo Schupp (1993), este fator está em geral positivamente correlacionado com o número de sementes dispersadas.

Apesar de possuir frutos altamente nutritivos disponíveis em relativamente pequenas quantidades diárias, características que a colocariam mais próxima da extremidade de "alto investimento" da dicotomia especialista/generalista, *C. canjerana* apresenta uma estratégia generalista, atraindo tanto aves primariamente frugívoras quanto espécies insetívoras que, no entanto, podem atuar como bons agentes dispersores (Blake e Loiselle 1992, Howe e De Steven 1979). A mesma situação foi observada por Foster e McDiarmid (1983) para *Trichilia cuneata* (Meliaceae) na Costa Rica.

Esse variado conjunto de aves é, no entanto, bem maior na FI que na MSG e difere quanto à "efetividade da dispersão" (*sensu*

Schupp 1993)¹ que promovem em ambas as áreas. Mesmo não considerando espécies de aves predadoras de sementes (Pyrrhura frontalis na FI) e aquelas que retiram porções do arilo descartando as sementes e que por isso agem negativamente para a dispersão, ainda assim há vinte e oito espécies para a FI contra treze na MSG. Na FI, a maioria das espécies realizou poucas visitas, e mesmo aquelas mais frequentes não foram responsáveis por mais de 14% do total de visitas (Figura 2.3). Em contrapartida, na MSG um pequeno número de espécies realizou poucas visitas e as mais frequentes foram responsáveis pela maioria das visitas registradas (Figura 2.3).

Como resultado, na FI C. canjerana tem em T. cavana o seu principal dispersor, mas várias outras espécies exercem um papel importante na dispersão das sementes. Na MSG, ao contrário, C. canjerana depende muito de V. chivi e M. maculatus para a dispersão de suas sementes. Ambas as espécies, porém, apresentam algumas características negativas como dispersoras. Vireo chivi, responsável pelo maior número de sementes removidas mas também pelo maior "desperdício" de sementes (veja Howe 1980 para uma situação semelhante com Tetragastris panamensis, Burseraceae), frequenta as áreas adjacentes à reserva, impróprias para o estabelecimento das sementes, onde provavelmente deposita parte das sementes que consegue ingerir. Essas áreas, aliás, são frequentadas por todos os principais dispersores listados na tabela 2.5 (obs. pes.).

1 - Segundo Schupp (1993), a efetividade da dispersão, como medida da contribuição de um dado dispersor à reprodução da planta, é o produto de fatores relacionados à quantidade de sementes dispersadas e à qualidade da dispersão produzida.

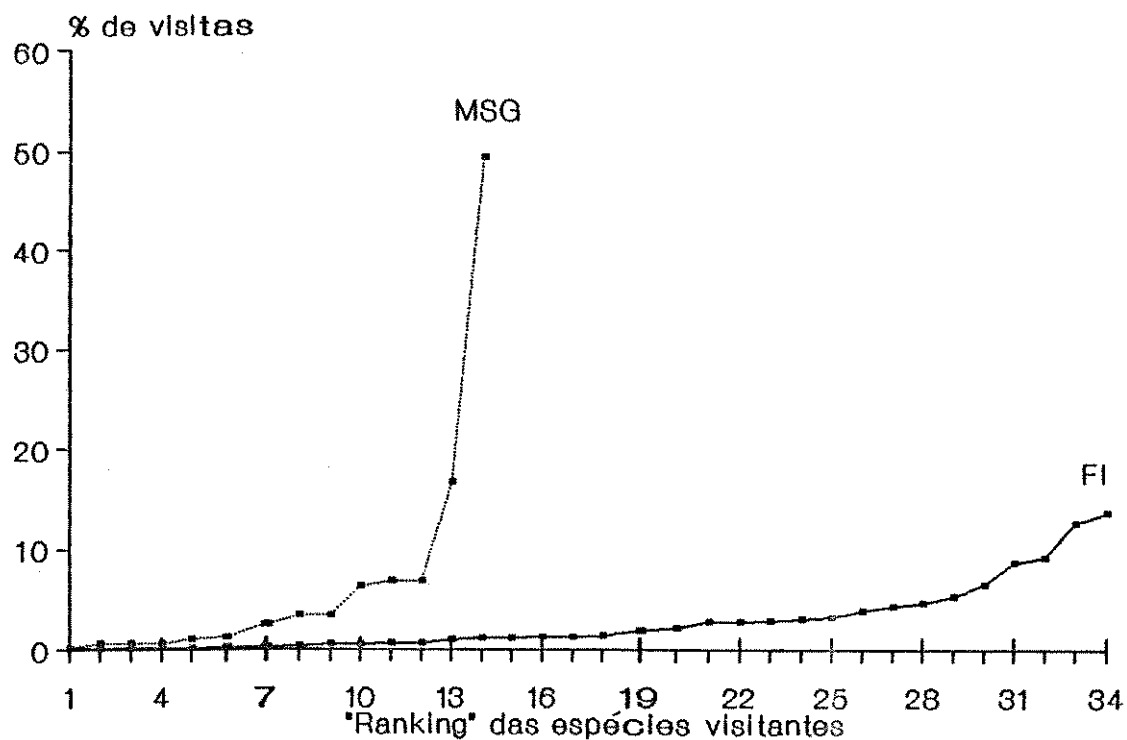


Figura 2.3 - Proporção de visitas das diferentes espécies de aves a Cabralea canjerana na Fazenda Inetrvales (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG). As espécies estão hierarquizadas em ordem crescente de número de visitas.

Myiodynastes maculatus, além disso, permaneceu por às vezes longos períodos nas imediações da árvore onde provavelmente depositou parte das sementes que ingeriu. De fato, essa é uma forte possibilidade, pois a regurgitação de sementes de tamanho médio ou grande, como é o caso de C. canjerana, está geralmente associada a um rápido trânsito pelo tubo digestivo da ave (Levey 1986, 1987, Sorensen 1984). A concentração de sementes nas imediações da árvore que lhes deu origem pode levar a uma alta densidade de plântulas, alvo de intensa predação (Becker e Wong 1985, Howe et al. 1985).

Turdus leucomelas, um dos principais dispersores, também apresentou características negativas para a dispersão das sementes: impedia agressivamente a aproximação de outras aves aos aglomerados de frutos, diminuindo assim a eficiência de dispersores potenciais (Martin 1985, Pratt 1984), e permanecia por longos períodos na copa, aumentando as chances de deposição de sementes sob a mesma (Howe 1981, Pratt e Stiles 1983).

A ação de predadores arbóreos de sementes parece ser mais importante na MSG que na FI. Macacos-prego são muito mais comuns na primeira área (obs. pes.), onde podem representar certo impacto de predação, especialmente em anos de baixa produção de frutos ou em indivíduos pouco produtivos. Dada a fragilidade da testa da semente de C. canjerana, é pouco provável que elas passem intactas pelo tubo digestivo destes primatas que, na verdade, parecem mastigá-las antes de ingeri-las (mas veja Galetti e Pedroni 1994). De fato, nunca encontrei sementes desta espécie em fezes de macaco-prego encontradas ao longo da borda da MSG. Na FI, apenas a tiriva

foi observada predando as sementes na copa mas, apesar de ser relativamente abundante e estar presente o ano todo na área (Pizo et al., manuscrito não publicado), realizou poucas visitas e não parece representar um impacto de predação importante para C. canjerana.

Em resumo, mesmo considerando a grande variação nos sistemas de dispersão de espécies tropicais (Howe 1993b), ditada tanto por fatores temporais quanto por condições ambientais (Sallabanks e Courtney 1993), os resultados aqui apresentados indicam que o sistema de dispersão de C. canjerana é mais eficiente na FI que na MSG. Na FI, um maior número de agentes dispersores potenciais visita C. canjerana resultando em maior número de sementes removidas das árvores e, provavelmente, um espectro de deposição de sementes mais variado. Na MSG, por outro lado, o principal dispersor também "desperdiça" parte das sementes que consegue coletar, e uma fração das sementes removidas das árvores provavelmente é depositada em ambientes impróprios para seu estabelecimento, como clareiras e áreas circunvizinhas à Mata.

CAPITULO 3

PREDACÃO E DISPERSÃO SECUNDARIA DAS SEMENTES

3.1. INTRODUÇÃO

Os estudos sobre a estrutura das comunidades vegetais recebeu forte influência dos trabalhos de Janzen (1970, 1971) e Connell (1971) que estabeleceram a importância da predação de sementes para a organização espacial e temporal das plantas. Segundo estes autores, as sementes reunidas sob a copa ou nas proximidades do indivíduo que lhes deu origem (planta-mãe) sofreriam intensa predação devido a ação de predadores que a) respondem à densidade de sementes, em geral alta nessa área, ou b) concentram suas atividades nas imediações da planta-mãe. Dessa forma, sementes depositadas a maiores distâncias teriam maiores chances de escapar à predação e, portanto, de sobreviver até a idade reprodutiva. A ação dos predadores de sementes teria também implicações para a diversidade da comunidade pois, ao criar espaços desprovidos de indivíduos coespecíficos nas proximidades da planta-mãe, daria oportunidade de colonização a outras espécies.

O modelo Janzen-Connell, ou "hipótese de escape" como ficou conhecido, foi confirmado por vários estudos (Becker e Wong 1985, Clark e Clark 1984, Howe et al. 1985, Janzen 1972, Ramirez e Arroyo 1987, Traveset 1990) e gerou certa controvérsia (Hubbell 1980). Schupp (1992) ressaltou a importância da escala espacial considerada para a avaliação da hipótese de escape, distinguindo

entre a predação que ocorre a nível individual (i.e, em torno da planta-mãe), e a nível populacional, ambas podendo apresentar padrões distintos. A predação de sementes de uma determinada espécie pode, de fato, ser mais intensa em áreas onde sua população é reduzida (Boucher 1981, Forget 1992, Schupp 1992).

Janzen (1971) fez a distinção entre predadores pré- e pós-dispersão. Os primeiros atacam as sementes antes mesmo do amadurecimento dos frutos ou dispersão das sementes, enquanto os outros atacam-nas após estas terem abandonado a árvore. Roedores estão entre os principais predadores pós-dispersão, e sua considerável influência sobre o sucesso reprodutivo das plantas vem sendo demonstrada em vários estudos (veja revisão em Price e Jenkins 1986). Insetos compõem outro grupo de importantes predadores de sementes e, diferentemente dos roedores, apresentam maior especificidade (ao menos a nível de gênero) em relação às plantas que predam (Janzen 1970, 1980a). A ação desses organismos e sua importância relativa como predadores de sementes é, no entanto, bastante variável temporal e espacialmente (González-Espinosa e Quintana-Ascencio 1986, Price e Jenkins 1986, Sork e Boucher 1977), impondo sérias dificuldades para a investigação do destino das sementes dispersadas e o estudo de padrões de recrutamento entre as plantas.

O acompanhamento do caminho seguido pelas sementes entre a dispersão e o estabelecimento torna-se difícil devido a ação de dispersores secundários, em especial roedores e formigas (Byrne e Levey 1993). A ação das formigas, também temporal e espacialmente variável, vem sendo considerada como um importante fator

determinante do arranjo espacial e do sucesso reprodutivo de algumas plantas, mesmo daquelas não mirmecocóricas (i.e., dispersas primariamente por formigas) (Byrne e Levey 1993, Oliveira et al. no prelo, Roberts e Heithaus 1986).

Este capítulo tem por objetivo:

- a) Identificar os predadores e dispersores secundários das sementes de Cabralea canjerana nas áreas de estudo.
- b) Avaliar o impacto destes organismos sobre o estabelecimento das sementes de C. canjerana nas áreas de estudo.
- c) Testar o efeito da distância das sementes em relação à planta-mãe (hipótese de escape) sobre a ação dos predadores e dispersores secundários.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1. Predação das sementes

Para avaliar o impacto dos predadores e dispersores secundários de sementes sobre as populações de C. canjerana estudadas, grupos de cinco sementes foram distribuídos ao longo de dois transectos separados por no mínimo 90° e com origem no tronco, tanto de árvores com frutos quanto de árvores que não produziram frutos durante a estação de frutificação de 1993. Grupos intercalados de sementes com e sem arilo foram colocados a intervalos de 2, 5, 10, 15 e 20 m (sítios de deposição) a partir da origem dos transectos (Figura 3.1). Cada transecto foi repetido uma vez mudando, no entanto, a sequência sementes ariladas-sementes

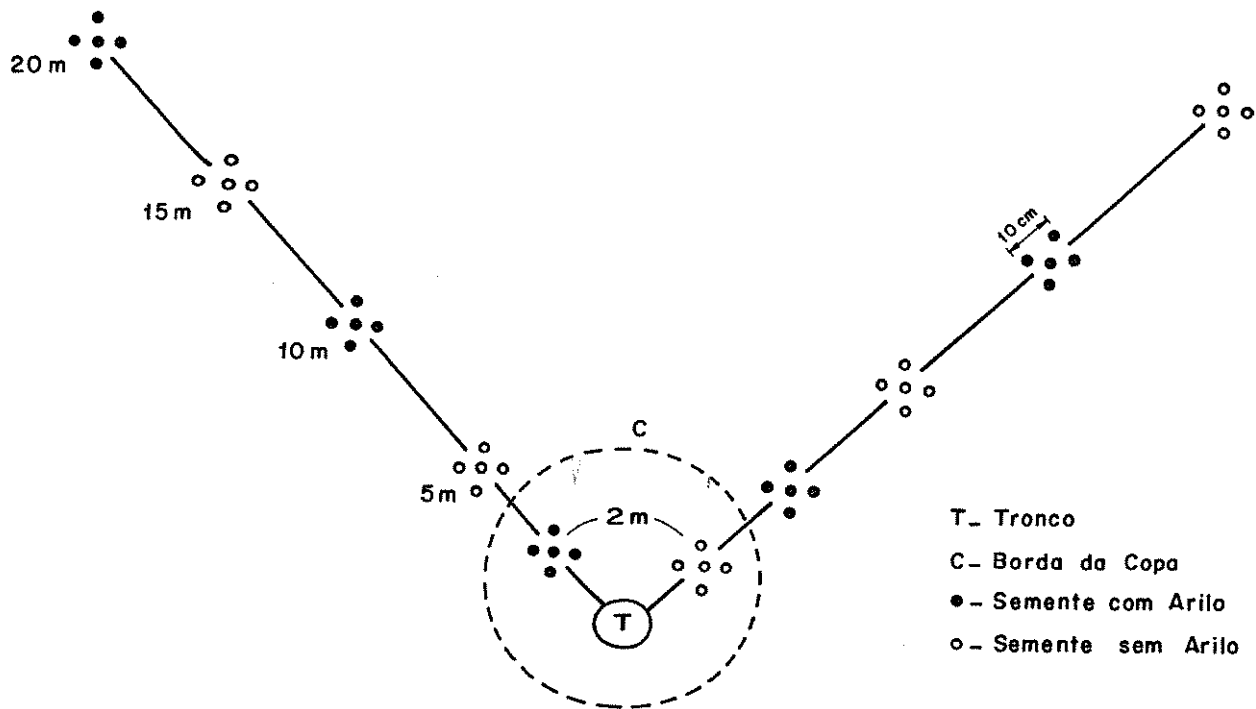


Figura 3.1 - Esquema da disposição das sementes de *Cabralea canjerana* nos sítios de deposição (grupos com cinco sementes) e transectos (linhas contendo cinco sítios de deposição) usados nos experimentos de remoção de sementes por roedores e formigas.

sem arilo. Portanto, para cada árvore foram usadas dez sementes/sítio de deposição/transecto, sendo metade com arilo e metade sem arilo.

Na FI os transectos foram estabelecidos sob três árvores com frutos (duas com mais de 2000 frutos e outra com aproximadamente 200 frutos na copa) e quatro sem frutos. Na MSG, foram usadas duas árvores com frutos (ambas com aproximadamente 1000 frutos) e outras três sem frutos. Assim, foram considerados quatro tratamentos distintos: sementes ariladas ou sem arilo, colocadas sob árvores com ou sem frutos. Em ambas as áreas de estudo, as árvores sem frutos estavam separadas por pelo menos 50 m do indivíduo com frutos mais próximo.

Dado o raio médio das copas dos indivíduos com frutos usados no experimento (4.6 e 4.0 m para FI e MSG, respectivamente; média das medidas tomadas em quatro pontos distintos de cada copa), o efeito da distância da planta-mãe sobre a predação das sementes foi considerado em duas escalas espaciais distintas: a) em pequena escala, os dados obtidos dos dois sítios de deposição mais internos (2 e 5 m do tronco, portanto, sob a copa) foram agrupados e comparados com os três sítios mais externos (10, 15 e 20 m, portanto, fora da copa) e b) em larga escala, foram comparadas árvores com e sem frutos.

Apenas sementes recém-caídas ou extraídas de cápsulas recém-abertas foram usadas. Em cada sítio de deposição as sementes foram colocadas diretamente sobre a serapilheira, espaçadas regularmente numa área de 100 cm² (Figura 3.1). Os experimentos foram iniciados ao final da tarde (entre 16:00 e 18:00 h), e o

número de sementes removidas era verificado em censos realizados após 1, 2, 4 e 6 dias. Foram consideradas removidas as sementes não encontradas numa área de 30 cm ao redor dos sítios de deposição.

Embora parte da remoção por roedores possa eventualmente representar dispersão secundária (veja Forget e Milleron 1991), considerarei, para os propósitos deste estudo, remoção como sinônimo de predação. De qualquer forma, acredito que mesmo que algumas sementes removidas viessem a sobreviver, remoção e predação deviam estar fortemente correlacionados.

Dada a dificuldade em detectar a predação por insetos em sementes ariladas, esta foi verificada apenas nas sementes sem arilo e somente nos censos de 2, 4 e 6 dias. Nestas sementes o ataque por insetos era facilmente detectado pela presença de orifícios característicos na superfície das sementes. Evidências indicando predação pré-dispersão foram procuradas em frutos coletados diretamente das copas ao longo do estudo.

É importante notar que as sementes agrupadas nos sítios de deposição representam uma situação artificial que pode levar a valores exagerados de predação uma vez que, encontrando uma semente o predador tem grandes chances de encontrar as outras sementes colocadas ao seu redor. No entanto, todos os sítios de deposição estiveram sujeitos a essa possibilidade e as comparações não ficam assim prejudicadas.

Para as análises de remoção de sementes por roedores, foram usadas a proporção de sementes remanescentes em cada sítio de deposição após terem sido somados os resultados obtidos dos dois

transectos de cada árvore (Schupp 1988b). Na análise da predação por insetos, foi considerada a proporção de sementes predadas entre as não removidas pelos roedores. A correção de Yates foi usada nos testes de qui-quadrado, e a aproximação normal foi empregada nos testes Mann-Whitney (Snedecor e Cochran 1980). Todos os testes estatísticos seguiram Zar (1984).

A identificação dos insetos predadores foi feita através da coleta mensal das sementes encontradas sob a copa das árvores. Para a identificação dos roedores predadores, foram usadas armadilhas "live trap" de dois tamanhos distintos: 42 x 20 x 18 e 27 x 12 x 13 cm, aleatoriamente colocadas sob as copas das mesmas árvores usadas no experimento anteriormente descrito e tendo como iscas as próprias sementes de *C. canjerana*, renovadas a cada dois dias. O armadilhamento, que ocorreu posteriormente ao experimento acima descrito, porém ainda durante a frutificação de *C. canjerana*, totalizou 95 e 260 noites-armadilha na FI e MSG, respectivamente.

3.2.2. O Papel das formigas

Várias espécies de formigas foram atraídas pelo arilo de *C. canjerana*. O tratamento dado às sementes por essas formigas foi verificado através da observação direta sobre grupos de cinco sementes colocados sobre a serapilheira e espaçados por pelo menos 5 m, observados em sessões diurnas e noturnas. Aqui também foram usados tanto grupos com sementes ariladas quanto sem arilo.

Para verificar a importância das formigas como dispersores secundários potenciais, grupos de cinco sementes foram colocados sob gaiolas de estrutura metálica medindo 25 x 25 x 8 cm e

recobertas por tela também metálica de malha 1.5 cm, que impedia a passagem de roedores e aves, mas não evitava o acesso das formigas ou a retirada das sementes. Foi usado o mesmo esquema experimental descrito anteriormente (Figura 3.1) sob duas árvores com frutos e duas sem frutos em cada uma das áreas de estudo. As sementes foram colocadas ao final da tarde (entre 16:00 e 18:00 h), e o número de sementes remanescentes contado 1 dia depois. É importante ressaltar que, em geral, o comportamento de forrageamento das formigas não deve ser alterado pela presença da gaiola (veja Heithaus 1981).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Predação das sementes na Fazenda Intervales

3.3.1.1. Roedores

A hipótese de que a remoção das sementes seria inversamente proporcional à distância da planta-mãe (hipótese de escape) não foi sustentada no experimento que verificou a remoção de sementes por roedores. Considerando distâncias de até 20 m das árvores com frutos, não houve diferença significativa na remoção de sementes sem arilo (Kruskal-Wallis: $H= 2.13$ a 4.68 , $p > 0.10$ para todos os censos; Figura 3.2a) ou ariladas ($H= 1.98$ a 4.53 , $P > 0.10$ para todos os censos; Figura 3.2b) entre os sítios de deposição. Assim, para as análises seguintes, os resultados dos diferentes sítios de deposição (2 a 20 m) foram combinados.

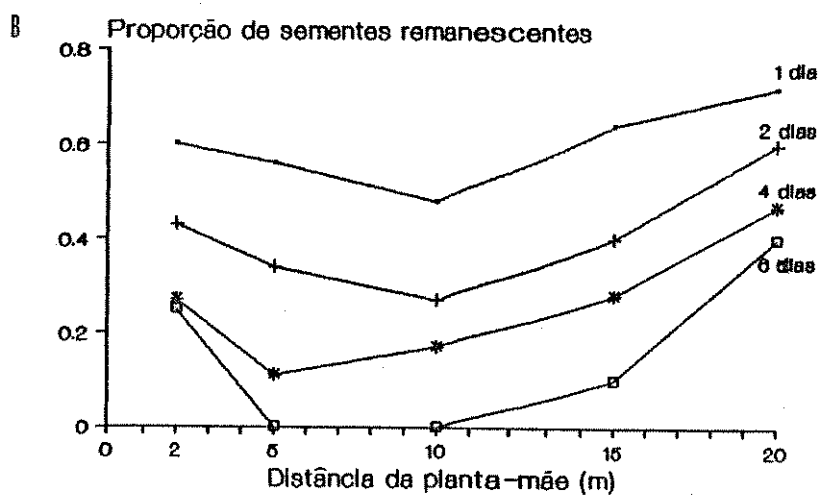
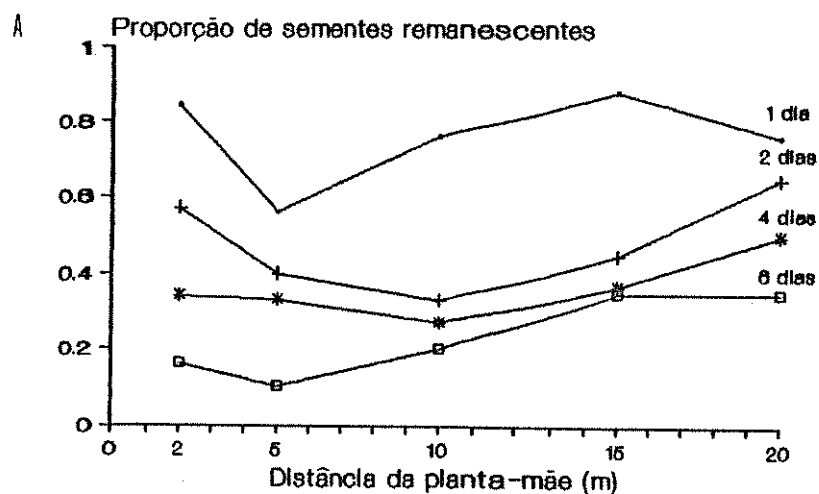


Figura 3.2 - Proporção de sementes A) sem arilo e B) ariladas não removidas dos diferentes sítios de deposição (2 a 20 m da planta-mãe) durante os censos (1 a 6 dias de exposição) na Fazenda Intervaes.

A hipótese de escape também não foi corroborada em larga escala, ou seja, não houve diferença significativa entre a proporção de sementes removidas sob árvores com e sem frutos, tanto para sementes sem arilo (Mann-Whitney: $x^2 = 0.17$ a 0.88 , $p > 0.10$ para todos os censos) quanto para sementes ariladas ($x^2 = 0.00$ a 1.74 , $p > 0.10$ para todos os censos).

Apenas dois de um total de 140 grupos não tiveram nenhuma semente removida ao final do experimento. Após 6 dias de exposição, 82.6% das sementes sem arilo foram removidas contra 87.4% das sementes ariladas, não havendo diferença significativa na proporção final de sementes removidas determinada pela presença do arilo (qui-quadrado: $x^2 = 1.77$, $gl = 1$, $p > 0.05$). No entanto, essa diferença é significativa durante os dois primeiros dias, quando um maior número de sementes ariladas foi removido ($x^2 = 45.47$ e 26.84 , $gl = 1$, ambos $p < 0.001$, para 1 e 2 dias, respectivamente)

A taxa de remoção das sementes é mostrada na figura 3.3a. A hipótese de que os tratamentos diferem quanto a remoção das sementes é sustentada apenas para o censo de 1 dia (Kruskal-Wallis: $H = 8.81$, $p < 0.05$; para todos os outros censos $p > 0.10$). Comparação múltipla a posteriori usando teste de Tukey revelou que esta diferença no censo de 1 dia se deve à maior remoção das sementes ariladas depositadas sob as árvores sem frutos, provavelmente devido à ação das formigas (veja item 3.3.2).

Três indivíduos de Delomys dorsalis (Rodentia, Cricetidae) representaram a única espécie de roedor capturado. Esses indivíduos comeram todas as sementes usadas como iscas, triturando-as completamente. Exemplares testemunho deste roedor estão

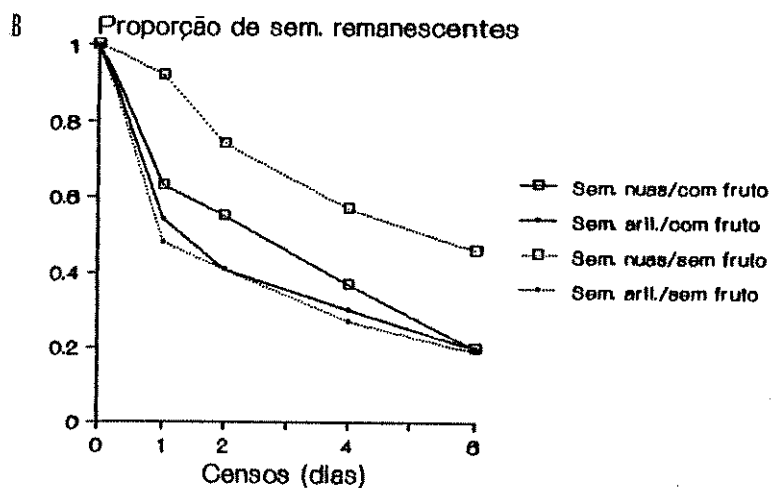
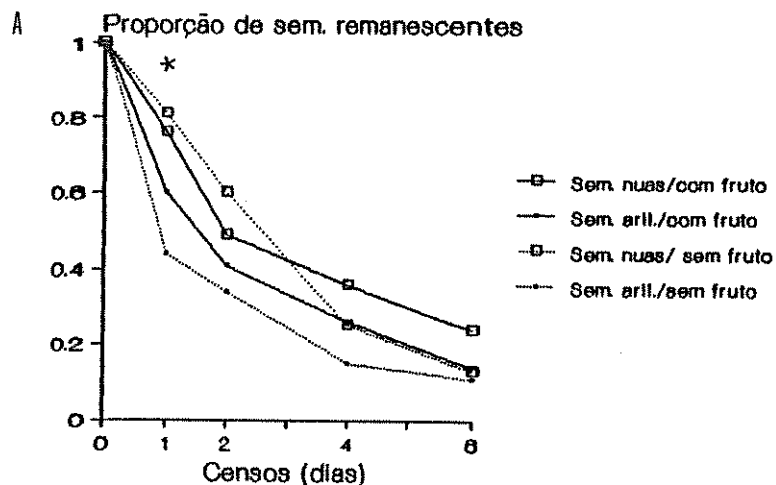


Figura 3.3 - Proporção de sementes sem arilo não removidas nos diferentes tratamentos (sementes com e sem arilo colocadas sob árvores com e sem frutos) ao longo de 6 dias de exposição na A) Fazenda Intervalas e B) Mata de Santa Genebra. O asterisco indica o único censo em que houve diferença significativa entre os tratamentos (Kruskal-Wallis: $p < 0.05$).

depositados no Museu de História Natural da UNICAMP (ZUEC 1696 e 1697).

3.3.1.2. Insetos

O ataque de insetos predadores às sementes sob a copa de árvores com frutos foi intenso. Oitenta e quatro por cento das sementes (n= 986) coletadas sob nove árvores apresentavam danos causados por insetos. Dois coleópteros, Lobiopa insularis Laporte (Nitidulidae, Nitidulinae) e Conotrachelus sp. (Curculionidae, Molytinae), cujas larvas e adultos alimentam-se do endosperma das sementes levando-as com frequência ao apodrecimento, foram responsáveis pelo ataque a 98.3% das sementes danificadas por insetos. Até dez larvas de 1º instar de L. insularis, responsável por 84.4% das sementes atacadas, invadiram a mesma semente, embora apenas uma ou, mais raramente, duas larvas chegaram ao último instar. As larvas de ambos os coleópteros podem inclusive, durante os primeiros instares, compartilhar a mesma semente.

Após 6 dias de exposição aos insetos predadores, as sementes sem arilo sob as árvores com frutos foram mais predadas que aquelas depositadas sob as árvores sem frutos (95.8 vs. 55.5% respectivamente; qui-quadrado: $x^2 = 5.42$, $gl = 1$, $p < 0.02$; Figura 3.4a). Em pequena escala, a hipótese de escape foi sustentada apenas no censo de 2 dias, quando as sementes sem arilo foram proporcionalmente mais predadas sob a copa (2 a 5 m) do que fora dela (10 a 20 m) ($x^2 = 11.43$, $gl = 1$, $p < 0.001$; Figura 3.4b).

A predação pré-dispersão foi bastante variável entre árvores. De sete indivíduos que tiveram seus frutos coletados,

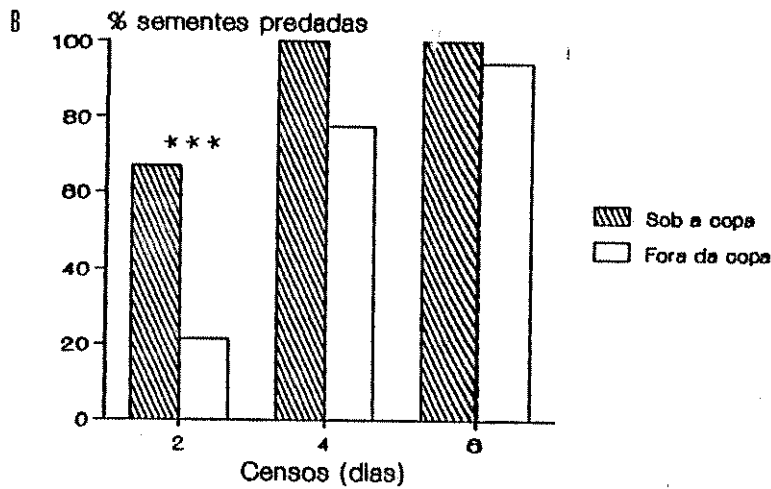
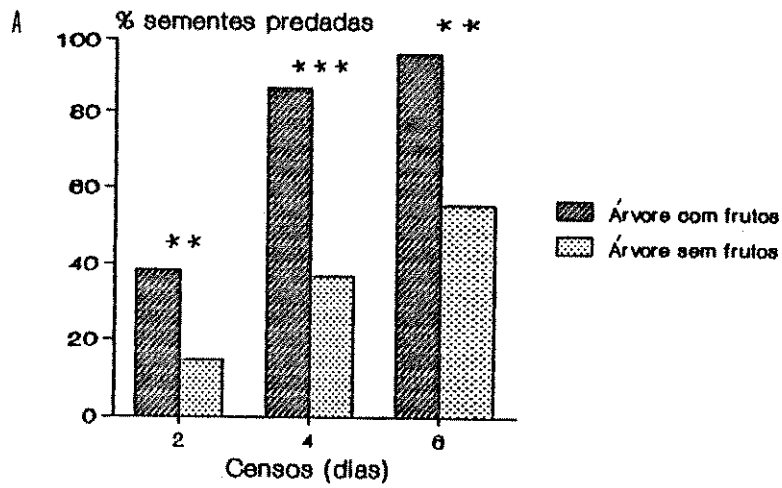


Figura 3.4 - Predação das sementes sem arilo por insetos em relação à distância da planta-mãe na Fazenda Intervales. A) em larga escala são comparadas árvores com e sem frutos, B) em pequena escala são comparadas a predação verificada sob e fora da copa de árvores com frutos (veja item 3.2.1). Qui-quadrado: ** = $p < 0.02$, *** = $p < 0.001$.

apenas dois apresentaram frutos atacados por um coleóptero (Curculionidae) não identificado, cuja larva se alimenta da cápsula e de porções superficiais das sementes antes da abertura dos frutos. É possível, no entanto, que esses danos não sejam letais e não prejudiquem a germinação das sementes como acontece com os danos causados pelos predadores pós-dispersão acima citados (veja Dirzo e Dominguez 1986).

Exemplares testemunho de *L. insularis* e *Conotrachelus* sp. estão depositados no Museu de Zoologia da USP (MZUSP).

3.3.2. Remoção das sementes por formigas na Fazenda Intervales

Treze espécies de formigas foram atraídas pelo arilo de *C. canjerana* na FI (Tabela 3.1). Estas foram dividida em dois grandes grupos: a) formigas das sub-famílias Myrmicinae e Formicinae, e *Heteroponera* sp. (Ponerinae) foram, devido ao seu pequeno tamanho (entre 1 e 5 mm de comprimento), incapazes de mover as sementes encontradas por grandes distâncias (no máximo 10 a 20 cm) e, reunindo vários indivíduos, retiravam o arilo no local em que a semente era encontrada, e b) formigas da sub-família Ponerinae (comprimento entre 10 e 20 mm) abordaram as sementes individualmente, em duplas (*Odontomachus* spp.), ou mesmo em grupos de até 5 indivíduos (*Pachycondyla striata*), e carregaram-nas, por distâncias às vezes superiores a 10 m, para seus ninhos, onde o tratamento dado às sementes é desconhecido (mas veja Horvitz 1981 e Horvitz e Beattie 1980). Caso encontrassem diásporos II (i.e., com 2 sementes), as Ponerinae separavam as sementes, carregando-as individualmente para o ninho.

Tabela 3.1 - Formigas atraídas pelo arilo de *Cabranea canjerana* na Fazenda Intervalos (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG), e comportamento associado ao aproveitamento do arilo.

Espécies de formigas	Area		Comportamento associado às sementes e arilos
	FI	MSG	
Ponerinae			
<i>Odontomachus chelifer</i>	x	x	Carregam as sementes ariladas para o ninho por distâncias às vezes superiores a 10 m
<i>O. affinis</i>	x		
<i>Pachycondyla striata</i>	x	x	
<i>Heteroponera</i> sp.	x		
Myrmecinae			
<i>Pheidole</i> sp1	x	x	
<i>P.</i> sp2	x	x	
<i>P.</i> sp3	x		
<i>P.</i> sp4	x	x	
<i>P.</i> sp5	x		
<i>P.</i> sp6		x	Retiram o arilo sem remover a semente por mais de 20 cm
<i>P.</i> sp7	x	x	
<i>P.</i> sp8		x	
<i>Solenopsis</i> sp1	x	x	
<i>S.</i> sp2	x	x	
<i>S.</i> sp3		x	
<i>Crematogaster</i> sp.		x	
Formicinae			
<i>Paratrechina</i> sp.	x		

O primeiro grupo de formigas é bastante eficiente na remoção do arilo. Após 1 dia de exposição, 69.4% das sementes ariladas (n= 173) usadas nos experimentos de remoção perderam completamente o arilo, e apenas 6.4% continuaram ariladas após o segundo dia. Embora possam forragear também durante o dia, *Odontomachus* spp. têm atividade preferencialmente noturna, enquanto *P. striata* forrageia tanto à noite quanto durante o dia (obs. pes.). Nenhuma espécie de formiga mostrou interesse por sementes sem arilo.

O experimento usando gaiolas para a exclusão de roedores revelou que 36.9% das sementes ariladas foram removidas após 1 dia de exposição. No entanto, mesmo sementes sem arilo foram removidas em pequena porcentagem (7.8%). Existe a possibilidade, já verificada em outros estudos (Terborgh et al. 1993, Whelan et al. 1991), de que alguns roedores tenham invadido as gaiolas passando por baixo das bordas laterais. Outra possível explicação para o desaparecimento dessas sementes é que, como o arilo de *C. canjerana* é fortemente aderido às sementes e frequentemente era manualmente removido, alguns fragmentos não removidos podem ter estimulado a atuação das formigas.

As formigas não responderam positivamente à proximidade da planta-mãe. Em pequena escala, não houve diferença entre o número de sementes ariladas e colocadas sob gaiola removidas sob a copa (2 a 5 m) das árvores com fruto e fora dela (10 a 20 m) (qui-quadrado: $\chi^2 = 2.43$, $gl=1$, $p > 0.10$). Em larga escala, estas sementes foram aliás, significativamente mais removidas nas proximidades das

árvores sem fruto do que próximo às árvores com frutos ($x^2= 4.59$, $gl=1$, $p< 0.05$).

Comparando o experimento de exclusão de roedores com o que permitia livre acesso às sementes por todos os possíveis predadores, nestes últimos as sementes ariladas foram significativamente mais removidas (36.9 vs. 48.9%, respectivamente; qui-quadrado: $x^2= 5.44$, $gl= 1$, $gl= 1$, $p< 0.02$) indicando que tanto roedores quanto formigas removem parte das sementes ariladas que caem sob a copa.

3.3.3. Predação das sementes na Mata de Santa Genebra

3.3.3.1. Roedores

Assim como na FI, na MSG não houve efeito da distância em relação à planta-mãe sobre a remoção das sementes. Tanto em pequena escala (Kruskal-Wallis: $H= 1.43$ a 5.14 , $p> 0.10$ para todos os censos de sementes ariladas ou sem arilo; Figura 3.5 a e b) quanto em larga escala (Mann-Whitney: $x^2= 0.28$ a 1.44 , $p> 0.10$ para todos os censos de sementes ariladas ou sem arilo), as sementes foram removidas independentemente da distância em relação às árvores com frutos.

Quatro de um total de 100 grupos não tiveram nenhuma semente removida após 6 dias de exposição no solo. Não parece ser por acaso que esses quatro grupos eram de sementes sem arilo, pois em todos os censos as sementes ariladas foram proporcionalmente mais removidas que as sem arilo (qui-quadrado: $x^2= 13.69$ a 59.79 , $gl= 1$, todos $p< 0.001$). Ao final de 6 dias, 80.8% das sementes ariladas foram removidas contra 67% das sem arilo.

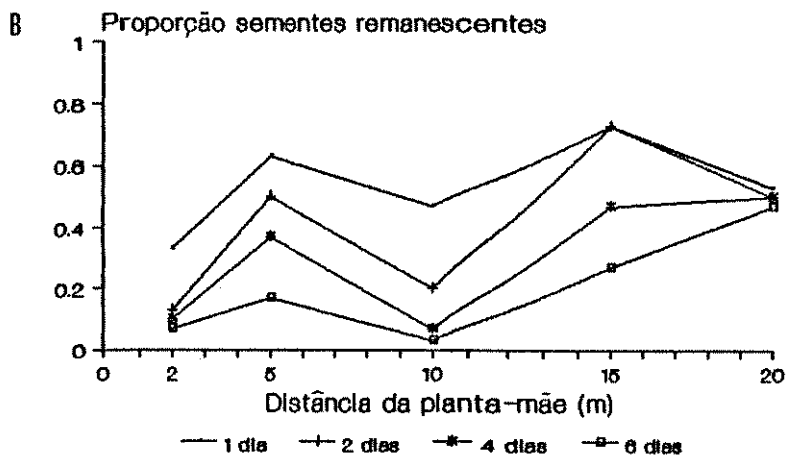
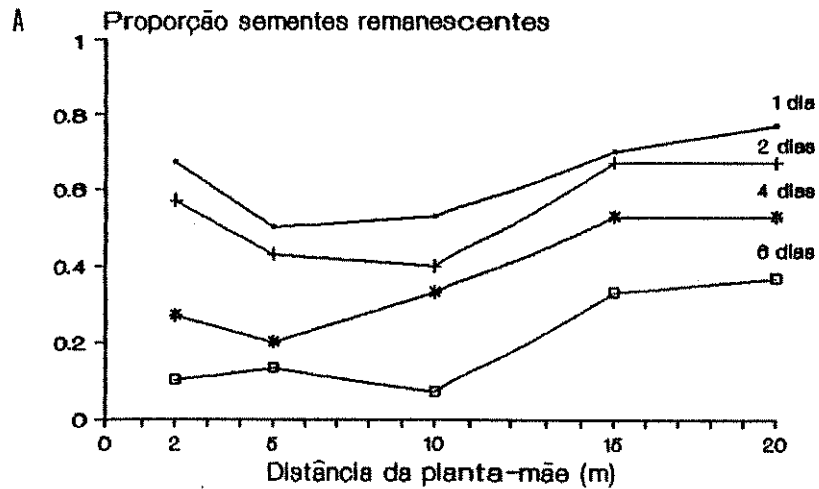


Figura 3.5 - Proporção de sementes A) sem arilo e B) ariladas não removidas dos diferentes sítios de deposição (2 a 20 m da planta-mãe) durante os censos (1 a 6 dias de exposição) na Mata de Santa Genebra.

A taxa de remoção das sementes na MSG é apresentada na figura 3.3b. Os tratamentos não diferiram quanto à proporção de sementes removidas em nenhum dos censos (Kruskal-Wallis: $H= 2.81$ a 6.09 , todos $p > 0.10$).

Apenas dois indivíduos de *Akodon* cf. *cursor* (Rodentia, Cricetidae) foram capturados em armadilhas colocadas na borda da mata. Quando sementes ariladas foram oferecidas para um destes indivíduos em cativeiro, ele comeu apenas o arilo, descartando as sementes intactas. Esses indivíduos estão depositados no Museu de História Natural da UNICAMP (ZUEC 1733 e 1734).

3.3.3.2. Insetos

A camada de serapilheira, mais abundante na MSG que na FI, associada ao menor tamanho das sementes na MSG, dificultaram a localização das sementes para o levantamento dos insetos predadores. Além disso, o pequeno número de árvores com frutos nesta área dificultou a identificação destes insetos, pois para este procedimento era necessário destruir as sementes que estavam reservadas para o experimento de remoção. Assim, apesar do pequeno número de sementes abertas, há indício de que *Lobiopa insularis* também seja o mais importante inseto predador pós-dispersão das sementes de *C. canjerana* na MSG, pois todas as sementes cujo predador pôde ser identificado ($n=4$) continham a larva deste curculionídeo.

O padrão geral de predação difere do encontrado na FI e não suportou a hipótese de escape. Após 6 dias de exposição aos insetos predadores, as sementes sem arilo foram igualmente predadas

tanto sob a copa de árvores com frutos quanto sob árvores sem frutos (27.8 vs. 20.0%, respectivamente; qui-quadrado: $x^2 = 0.07$, $gl = 1$, $p > 0.10$; Figura 3.6a). Em pequena escala, também não houve efeito da distância para nenhum dos censos realizados (qui-quadrado: $x^2 = 0.06$ e 0.12 , $gl = 1$, ambos $p > 0.10$, para 2 e 4 dias respectivamente; Teste de Fisher: $p > 0.10$ para 6 dias; Figura 3.6b). Nenhum predador pré-dispersão foi encontrado na MSG.

3.3.4. Remoção das sementes por formigas na Mata de Santa Genebra

Doze espécies de formigas foram atraídas pelo arilo de *C. canjerana* na MSG (Tabela 3.1). Também na MSG as formigas podem ser divididas em dois grupos quanto ao tratamento dado às sementes ariladas: *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata* removem as sementes para seus ninhos e as demais espécies retiram o arilo sem removê-las por grandes distâncias. Assim como na FI, esse último grupo é bastante eficiente na remoção do arilo: 78.3% das sementes ariladas ($n = 129$) perderam o arilo no primeiro dia de exposição, e apenas 7.6% continuaram ariladas após o segundo dia.

Tanto sementes ariladas quanto sementes sem arilo foram removidas dos experimentos de exclusão na proporção de 53.5 e 18.0%, respectivamente. As possíveis causas para a remoção de sementes sem arilo das gaiolas não devem diferir das já expostas para a FI.

Assim como na FI, as formigas não responderam positivamente à proximidade da planta-mãe. Tanto em pequena (qui-quadrado: $x^2 = 0.28$, $gl = 1$, $p > 0.10$) quanto em larga escala ($x^2 = 0.08$, $gl = 1$, $p >$

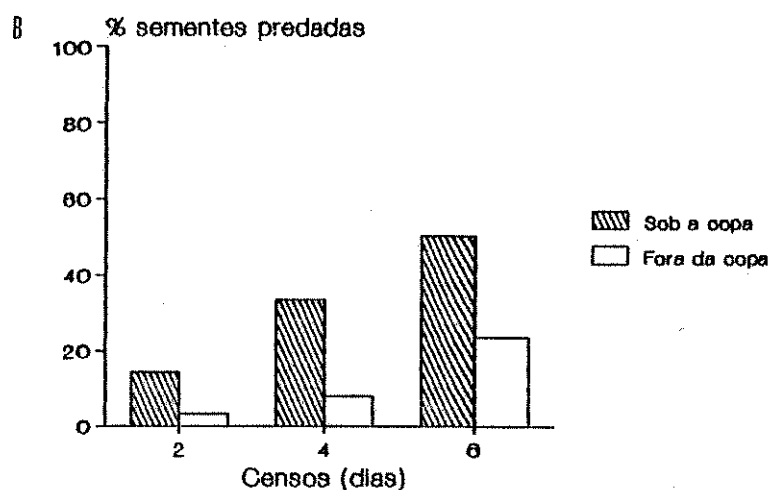
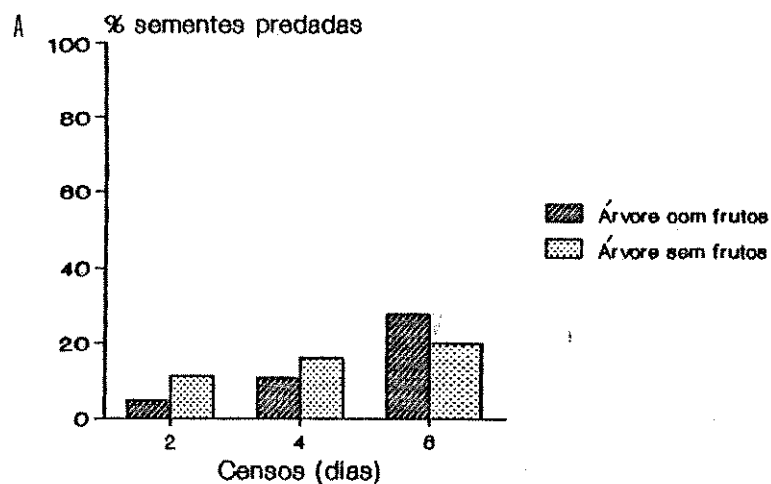


Figura 3.6 - Predação das sementes sem arilo por insetos em relação à distância da planta-mãe na Mata de Santa Genebra. A) em larga escala são comparadas árvores com e sem frutos, B) em pequena escala são comparadas a predação verificada sob e fora da copa de árvores com frutos (veja item 3.2.1). Em nenhum dos censos houve diferença significativa entre os tratamentos.

0.10), as sementes ariladas foram removidas das gaiolas independentemente da distância em relação à árvore frutífera.

Ao contrário do que aconteceu na FI, não houve diferença na proporção de sementes removidas entre o experimento de exclusão e o que permitia aos vertebrados livre acesso às sementes (53.5 e 49.0%, respectivamente; qui-quadrado: $\chi^2 = 0.80$, $gl = 1$, $p > 0.10$).

3.4. DISCUSSÃO

3.4.1. O destino das sementes

O destino das sementes na fase entre a dispersão e a germinação é de grande importância para o recrutamento populacional, pois é nesta fase que grande parte do esforço reprodutivo das árvores é perdido devido ao ataque de fungos, patógenos, insetos e roedores às sementes (Augspurger 1983, Howe et al. 1985, Janzen 1972). A ação destes organismos, no entanto, parece ser bastante variável não só espacialmente, entre habitats ou mesmo entre microhabitats distintos (Schupp 1988a e b, Schupp e Frost 1989, Whelan et al. 1991, Willson e Whelan 1990), mas também temporalmente (Schupp 1988a, 1990, Sork e Boucher 1977).

Os resultados obtidos neste estudo, embora devam ser considerados com cautela devido ao pequeno número de árvores estudadas, confirmaram alguns padrões espaciais de remoção de sementes por roedores e formigas, e revelaram diferenças no padrão de predação pós-dispersão entre FI e MSG importantes para o recrutamento das populações de *C. canjerana* estudadas.

Como já observado por outros autores em florestas tropicais (Perry e Fleming 1980, Terborgh et al. 1993), também nas áreas de estudo os roedores predadores de sementes de C. canjerana atacaram, com a mesma probabilidade, tanto sementes sob a copa da planta-mãe, onde a densidade de sementes é geralmente alta, quanto sementes depositadas longe dela. Na FI, Delomys dorsalis é o roedor mais abundante (Olmos 1991) e provavelmente um dos principais responsáveis pela predação de aproximadamente 85% das sementes antes da germinação. Pelo menos outras dez espécies de roedores potencialmente predadores de sementes ocorrem na FI (Olmos 1991).

Na MSG, por outro lado, a pressão dos roedores parece ser diferente, pois há indícios de que a densidade desses predadores seja baixa na área. Durante um estudo realizado entre agosto e outubro de 1990, envolvendo quarenta armadilhas colocadas tanto na borda quanto no interior da mata, e totalizando 360 noites-armadilha, nenhum roedor foi capturado (H. G. Bergallo e M. M. Paschoal, com. pes.). Durante o presente trabalho, apesar de um esforço de captura maior que na FI, apenas dois roedores, cuja ação como predadores de sementes é duvidosa, foram capturados. De fato, Fonseca e Robinson (1990) sugeriram que em fragmentos de mata a população de pequenos mamíferos, entre eles roedores, seria reduzida devido a um desequilíbrio na relação entre estes e seus predadores (veja também Terborgh 1992).

Como explicar então o fato de 67% das sementes sem arilo (a priori não removidas por formigas) terem sido removidas após 6 dias de exposição na MSG (veja item 3.3.3.1)? Esta porcentagem,

embora menor do que a verificada na FI (82.6%), ainda assim é alta. É provável que na MSG aves granívoras tenham importância como "removedoras" de sementes. Enquanto na FI os tinamídeos (Tinamus solitarius e Crypturellus obsoletus) e columbídeos que se alimentam no chão da mata (Leptotila verreauxi e L. rufaxilla) têm uma densidade relativamente baixa (obs. pes.), e provavelmente representam um impacto pequeno sobre as sementes, na MSG Crypturellus tataupa e L. verreauxi têm altas densidades e estão entre as cinco espécies de aves mais abundantes da área (Aleixo e Vielliard em prep.). Aliás, um aumento na população dessas espécies na MSG em consequência da fragmentação já havia sido detectada por Willis (1979) na década de 70. Columbídeos neotropicais são predominantemente granívoros e predadores de sementes (Schubart et al. 1965), enquanto a eficiência dos tinamídeos como dispersores de sementes é incerta. Erard e Sabatier (1986), por exemplo, incluíram Tinamus major (Tinamidae) entre os destruidores de sementes na Guiana Francesa. Portanto, há indícios de que na MSG as aves granívoras que se alimentam no chão da mata substituam em parte os roedores, com baixa densidade na área, no papel de "removedores" e, provavelmente, predadores de sementes.

A comparação entre os experimentos de exclusão dos predadores vertebrados e aqueles que permitiram livre acesso às sementes forneceu evidência indireta que apoia esta hipótese. Os experimentos sem exclusão eram iniciados ao final da tarde, deixando as sementes inicialmente expostas à ação de formigas e roedores, mas não sujeitas à remoção pelas aves granívoras de

hábitos diurnos. Os resultados obtidos para FI e MSG diferiram. Enquanto na primeira área tanto roedores quanto formigas removeram as sementes ariladas resultando em maior remoção total nos experimentos sem exclusão, na MSG apenas formigas parecem ter sido responsáveis pela remoção noturna, uma vez que não houve diferença entre os experimentos. É possível que a ação noturna das formigas na MSG tenha diminuído a disponibilidade de sementes para as aves diurnas, contribuindo para a semelhança observada entre os experimentos realizados nesta área.

Ao contrário dos roedores, os insetos predadores na FI apoiaram a hipótese de escape e reafirmaram a vantagem do deslocamento das sementes para longe da planta-mãe, como apontado em outros estudos (Janzen 1970, Connell 1971, Clark e Clark 1984, Howe et al. 1985, Ramirez e Arroyo 1987, Traveset 1990). A ação destes insetos é intensa nas proximidades (até 20 m do tronco) da planta-mãe e, embora sementes depositadas a 10-20 m tenham uma probabilidade de 80% de escapar à predação antes do segundo dia de exposição no solo (Figura 3.4b), essa distância é insuficiente para evitar que elas sejam predadas antes da germinação, que ocorre após 6 a 8 dias no solo (veja item 1.3.3). Apenas sementes depositadas a mais de 50 m parecem ter alguma chance de germinarem intactas. Assim, na FI, aves que permanecem nas proximidades da copa, onde provavelmente depositam parte das sementes que ingerem (e.g., Platypsaris rufus, veja Capítulo 2), não são boas dispersoras (veja Howe et al. 1985 para uma situação semelhante).

Na MSG, por outro lado, a ação dos insetos predadores não foi mais intensa na zona de maior abundância de sementes sob as

árvores com frutos. De fato, muito menos sementes sem arilo foram predadas sob árvores com frutos na MSG se comparadas à predação observada na FI (27.8 vs. 95.8%, respectivamente). É possível que estes insetos ocorram em baixa densidade na MSG pois, como verificou Klein (1989), as populações de alguns grupos de insetos, incluindo coleópteros, tornam-se reduzidas em fragmentos de mata.

Portanto, na MSG, aves que depositam sementes de C. canjerana nas proximidades da planta-mãe (e.g., Myiodynastes maculatus e Turdus leucomelas, veja Capítulo 2), não exercem um efeito negativo sobre o estabelecimento dessas sementes como acontece na FI. Ao contrário, remover sementes para longas distâncias nesta área pode significar depositá-las fora da Mata, em locais impróprios para a germinação.

3.4.2. O Papel das formigas

Assim como os roedores, as formigas Ponerinae não responderam positivamente à maior concentração de sementes, removendo-as independentemente da distância da planta-mãe (Perry e Fleming 1980). Essas formigas são predominantemente carnívoras e percorrem o chão da mata à procura de insetos (Horvitz e Beattie 1980). Sua área de forrageamento é, em parte, determinada pela localização do ninho e é pouco provável que os orientem em relação a árvores frutíferas como C. canjerana que fornecem um alimento esporádico e secundário.

Embora C. canjerana não seja uma espécie mirmecocórica, seu arilo funciona como um elaiossomo¹ na medida em que atrai e serve de alimento às formigas. É possível que a grande quantidade de lipídeos presente no arilo (veja item 1.3.4) seja responsável por essa atração, uma vez que os lipídeos ou têm valor nutritivo para as formigas ou funcionam como desencadeadores químicos para certas respostas comportamentais (Marshall et al. 1979). Não é por acaso, portanto, que os elaiossomos de várias espécies mirmecocóricas são ricos em lipídeos (Horvitz 1981, Lu e Mesler 1981).

O tratamento dado às sementes após terem sido removidas para o ninho de Odontomachus spp. e Pachycondyla striata não foi verificado neste estudo. Contudo, outros estudos (Horvitz 1981, Horvitz e Beattie 1980) sugerem que essas formigas não utilizam as sementes como alimento mas apenas retiram o arilo, depositando-as em "depósitos de detritos"¹ onde estas sementes podem eventualmente vir a germinar.

Algumas hipóteses foram desenvolvidas para explicar o benefício proporcionado às sementes pelas formigas dispersoras (veja revisão em Beattie 1985). Uma delas diz respeito ao escape das sementes à ação dos predadores (O'Dowd e Hay 1980). Na FI, Odontomachus spp. e Pachycondyla striata, ao removerem as sementes ariladas por distâncias às vezes superiores a 10 m, retiram-nas de

1 - Elaiossomo é a estrutura especializada das sementes mirmecocóricas que atrai e serve de alimento às formigas (veja van der Pijl 1982).

1 - Depósitos de detritos são os locais, geralmente localizados externamente e próximo às colônias, onde as formigas depositam restos de alimentos e demais detritos produzidos na colônia.

uma zona de alta predação para os seus ninhos onde, pelo menos até que sejam levadas ao depósito de detritos, estão livres da ação dos predadores. Além disso, essas formigas frequentemente se locomovem por sob a serapilheira e, como sugerido por Horvitz (1981), algumas sementes eventualmente abandonadas nesse microhabitat também teriam maiores chances de escapar da detecção dos predadores do que aquelas expostas no chão da mata.

Na MSG, as sementes de C. canjerana podem ainda ganhar uma vantagem adicional da interação com formigas Ponerinae. A testa das sementes é bastante delgada fazendo com que o clima relativamente seco da área leve muitas sementes ao ressecamento antes mesmo da germinação. De fato, não é raro encontrar sementes ressecadas sobre a serapilheira nessa área (obs. pes.). Por outro lado, os ninhos de formigas são conhecidos por apresentarem condições específicas de temperatura, umidade e nutrientes (Wilson 1971) que, na MSG, podem ser mais benéficos para as sementes de C. canjerana que o ambiente externo. Mesmo os depósitos de detritos podem representar sítios com características nutritivas favoráveis para a germinação de sementes e desenvolvimento das plântulas (Rissing 1986, Beattie 1985). Assim, sementes removidas para esses microhabitats, além de escaparem à predação, escapariam também das condições climáticas pouco favoráveis da floresta semidecídua da MSG. Na FI, a umidade constante não impõe restrições para a germinação das sementes e, de fato, sementes ressecadas nunca foram encontradas.

O efeito das pequenas espécies de Myrmicinae e Formicinae, assim como de Heteroponera sp. (Ponerinae), sobre as sementes de C.

canjerana é incerto. Se por um lado, ao removerem prontamente o arilo, essas formigas favorecem a germinação das sementes evitando o ataque por fungos (veja item 1.3.3), por outro elas diminuem a disponibilidade de sementes ariladas para as Ponerinae, e não removem as sementes da zona de alta predação por insetos (Horvitz e Beattie 1980, Horvitz e Schemske 1986).

3.4.3. Efeito combinado de ratos, besouros e formigas

A ação de organismos não dispersores de semente mas que exercem um importante papel no sucesso reprodutivo das plantas, como os roedores, besouros e formigas tratados acima, podem ter influenciado a evolução das características químicas e morfológicas dos frutos, como cor, tamanho das sementes e composição química da polpa, e foi um dos fatores a inviabilizar uma coevolução estreita (sensu Janzen 1980b) entre as plantas e os dispersores de suas sementes (Herrera 1984, 1986).

A ação conjunta desses organismos, combinada à ação dos dispersores de sementes, à produtividade das árvores, e a fatores abióticos, determinam o recrutamento populacional a cada ciclo reprodutivo. Uma estimativa superficial, porém importante para comparações, da probabilidade de uma semente de C. canjerana escapar da ação dos roedores e insetos predadores na fase anterior à germinação, pode ser obtida multiplicando a probabilidade da semente escapar da ação de cada um desses organismos individualmente (Schupp 1988b). A probabilidade de uma semente regurgitada pelas aves (portanto, sem arilo) escapar à predação germinar sob a copa da planta-mãe na FI é pequena (Tabela 3.2).

Tabela 3.2 - Probabilidade das sementes sem arilo, depositadas sob a copa de árvores com e sem frutos, escapar à predação por roedores e insetos após 6 dias de exposição na Fazenda Intervales (FI) e Mata de Santa Genebra (MSG).

Area	Sob árvores com frutos			Sob árvores sem frutos		
	roedores insetos combinado ^a			roedores insetos combinado ^a		
FI	0.24	0.04	0.01	0.13	0.44	0.06
MSG	0.20	0.72	0.14	0.46	0.80	0.37

^a - Obtido multiplicando as probabilidades de escapar à predação de roedores e insetos.

A probabilidade a mais de 50 m não é muito maior, mas pode ser significativa considerando a grande quantidade de sementes removidas pelas muitas aves dispersoras na área (veja item 2.3.2). As chances de sobrevivência na MSG aparentemente são maiores, mas não levam em consideração o problema do ressecamento que parece ser um importante fator limitante da germinação nessa área, merecendo melhor investigação. As sementes ariladas, com frequência derrubadas pelas aves sob a copa da planta-mãe, podem experimentar melhores chances de sobrevivência que as sem arilo devido a ação das formigas Ponerinae. A ação dessas formigas como dispersoras secundárias das sementes de *C. canjerana*, no entanto, também carece de um estudo mais detalhado (veja Capítulo 4).

É importante não esquecer que as plântulas, não investigadas neste estudo, são também alvo de intensa predação (Becker e Wong 1985, Howe et al. 1985), e sua mortalidade contribui para diminuir ainda mais as chances de uma semente produzir um indivíduo adulto podendo, eventualmente, aumentar ainda mais a vantagem do deslocamento das sementes para longe da planta-mãe (Howe 1993a, Howe et al. 1985).

CAPITULO 4

EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO SOBRE A DISPERSÃO DAS SEMENTES

4.1. INTRODUÇÃO

A fragmentação de áreas contínuas de mata, para o desenvolvimento de atividades antrópicas, tem frequentemente produzido ambientes em mosaico, com ilhas de vegetação isoladas e espalhadas por grandes áreas abertas. Estes fragmentos de mata estão sujeitos, ao longo do tempo, a alterações no microclima, na estrutura da vegetação e na composição florística e faunística que tornam as populações residentes particularmente sujeitas à extinção (Bierregaard e Lovejoy 1989, Leck 1979, Lovejoy et al. 1983, 1986, Terborgh e Winter 1980, Williams-Linera 1990, Willis 1979).

Mais do que os organismos e suas populações em si, a fragmentação de matas compromete as relações ecológicas entre as espécies (Lovejoy et al. 1983). A extinção de frugívoros, por exemplo, pode comprometer o recrutamento de árvores frutíferas que deles dependem para a dispersão de suas sementes e, conseqüentemente, aumentar as chances de extinção dessas espécies e de outros animais que também consomem seus frutos. Esse "efeito dominó" (Howe 1984) é especialmente rápido em pequenos fragmentos de mata, mas mesmo reservas de maiores extensões estão sujeitas à perda de espécies por fatores típicos de ambientes fragmentários.

Algumas possíveis conseqüências da fragmentação sobre sistemas de dispersão foram sugeridas por diversos autores (Galetti

e Pizo no prelo, Howe et al. 1985, Janzen 1972, Willis 1989) mas carecem de confirmação devido à falta de estudos anteriores à fragmentação. O estudo desenvolvido na MSG com C. canjerana, embora sofra o mesmo problema, apontou algumas possíveis consequências do atual grau de empobrecimento da fauna da área importantes para a estrutura e dinâmica da população desta espécie na reserva. Tais consequências são discutidas neste capítulo.

4.2. O empobrecimento da avifauna e a dispersão das sementes

Devido à área reduzida, às pressões antrópicas a que esteve sujeita no passado, e à sua condição de total isolamento, a MSG possui atualmente uma avifauna empobrecida, e as aves frugívoras estão entre as mais afetadas (Silva et al. 1992, Willis 1979).

Assim, a população de C. canjerana na MSG depende de um grupo relativamente pequeno de aves para a dispersão de suas sementes (Figura 2.2), grupo este constituído em sua maioria por espécies predominantemente insetívoras de pequeno porte (Tabela 2.1). Outras plantas que ocorrem na MSG também possuem um pequeno conjunto de aves potencialmente dispersoras (Galetti e Pizo no prelo). A diminuição no número de espécies dispersoras deve ser ainda mais drástica para plantas com sementes maiores, pois aves frugívoras de médio ou grande porte, capazes de ingerí-las, ou são raras ou deixaram de existir na reserva (Galetti e Pizo no prelo, Silva et al. 1992, Willis 1979). Por exemplo, apenas seis espécies de aves aproveitam as sementes ariladas de Copaifera langsdorffii (Caesalpinaceae) e destas, apenas quatro podem ser consideradas dispersoras efetivas por serem as únicas capazes de engolir os

diásporos inteiros. As demais espécies retiram o arilo derrubando as sementes (Pedroni 1993). Enfim, um número de dispersores menor do que poderia ser esperado baseando-se no diâmetro do diásporo de C. langsdorffii e em outro estudo realizado com esta espécie (Figura 2.2, Tabela 2.8). Como consequência, apesar de C. langsdorffii ser uma espécie tipicamente ornitocórica, seu principal dispersor na MSG é o bugio (Alouatta fusca) (Pedroni 1993).

Vireo chivi é o visitante mais frequente de C. canjerana na MSG e, apesar de ser em função disso o principal dispersor, é também responsável por grande desperdício de sementes (veja item 2.3.3). Frugívoros médios e grandes, hoje raros (e.g., Penelope superciliaris) ou já inexistentes (e.g., Titvra cavana e Pteroglossus aracari) na MSG, caso estivessem presentes, poderiam diminuir a importância relativa de V. chivi como dispersor de C. canjerana. Como, em geral, o tamanho corporal das aves é diretamente proporcional ao número de sementes que conseguem remover da planta-mãe (Herrera e Jordano 1981, Jordano 1982), estas espécies de maior porte provavelmente teriam um importante papel na dispersão.

Uma vez que as espécies de aves diferem quanto aos microhabitats que predominantemente frequentam (Herrera e Jordano 1981, Izhaki et al. 1991), uma maior variedade de agentes dispersores propiciaria maior variabilidade no espectro de deposição de sementes, multiplicando assim as chances de estabelecimento das sementes de C. canjerana na MSG.

Outra importante característica do sistema de dispersão de *C. canjerana* na MSG é a importância das aves migratórias, responsáveis por 72% das visitas observadas (veja item 2.3.3). Populações de espécies migratórias estão sujeitas a variações de abundância de um ano a outro (Hagan e Johnston 1992, Loiselle e Blake 1992) e, além disso, a presença destas espécies na MSG depende, em parte, da integridade do ambiente ao longo de sua rota de migração (Janzen 1986), ou seja, características que tornam seus serviços como dispersores pouco "confiáveis".

Uma vez que a maioria das espécies de aves que atualmente ocorrem na MSG apresentam plasticidade para frequentar ambientes perturbados, vários dos visitantes de *C. canjerana* frequentaram as áreas adjacentes à MSG, onde provavelmente depositaram parte das sementes que ingeriram. No entanto, no caso da MSG, cercada por áreas urbanizadas, a troca de sementes de espécies arbóreas entre as áreas florestada e urbanizada é um caminho de apenas uma mão, pois sementes de espécies florestais levadas da mata para as ruas e lavouras das adjacências têm pouca ou nenhuma chance de produzir indivíduos adultos (Galetti e Morellato no prelo, veja também Janzen 1983 para uma situação semelhante). Por esse caminho, principalmente árvores situadas na borda da mata poderiam ter parte considerável de suas sementes desperdiçadas.

4.3. A importância das formigas como dispersores secundários

Apenas recentemente tem ficado evidente a importância das formigas para a dispersão e distribuição espacial de espécies não

mirmecocóricas em ambientes tropicais (Byrne e Levey 1993, Oliveira et al. no prelo, Roberts e Heithaus 1986).

Algumas características do sistema de dispersão das sementes de *C. canjerana* na MSG fornecem indícios de que a importância das formigas Ponerinae como dispersores secundários potenciais destas sementes não deve ser desprezada. A quantidade de sementes ariladas derrubadas sob as copas por *Vireo chivi* (veja item 2.3.3), associada à provável baixa densidade dos roedores e insetos predadores de sementes (veja item 3.4.1), oferecem oportunidade para que grande quantidade de sementes germine sob as copas das plantas-mãe. Sendo assim, as formigas Ponerinae, ao removerem sementes para fora desta zona, podem desempenhar um papel determinante na distribuição espacial de *C. canjerana* na MSG. No entanto, estudos de laboratório focalizando a) o tratamento dado às sementes pelas formigas e b) as condições de estabelecimento das sementes nos ninhos e depósitos de detritos encontrados no campo, fazem-se necessários para ratificar a importância dessas formigas para a população de *C. canjerana* na área.

4.4. Conclusão

Os estudos realizados sobre dispersão de sementes nos últimos 25 anos deixam claro que a variabilidade temporal e espacial é uma característica inerente a esses sistemas (Howe 1993a, Hubbell 1980, Sallabanks e Courtney 1993), o que torna algumas conclusões pouco abrangentes ou aplicáveis somente a uma situação particular, em um determinado local ou época. Não há dúvida, no entanto, que a fragmentação de matas muda o curso desta

variabilidade, alterando, em espaço de tempo relativamente curto, as características das comunidades vegetal e animal e as interações ecológicas que nelas ocorrem (Howe 1984).

O presente estudo apontou algumas das possíveis alterações que podem ocorrer no sistema de dispersão de *C. canjerana* em um ambiente perturbado como a MSG. As consequências de tais alterações para a população desta espécie na área são ainda obscuras, e carecem de um estudo sobre a distribuição espacial e a estrutura da população (veja Pedroni 1993), bem como de um acompanhamento de longa duração do estabelecimento e desenvolvimento de coortes de plântulas (veja exemplos em Dirzo e Dominguez 1986).

Entretanto, deve ser lembrado que árvores são organismos de vida longa e, por isso, suas populações em fragmentos de mata podem se tornar ecológica e irremediavelmente comprometidas muito antes do desaparecimento do último indivíduo (Lovejoy et al. 1983), e mesmo antes de se conhecer os reais efeitos do processo de fragmentação. Nesse sentido, os resultados aqui apresentados fornecem peso à afirmação de que se a intenção é preservar não só os organismos, mas também a complexidade e variabilidade das relações ecológicas que os mantêm, formas pouco agressivas de exploração das florestas tropicais, que evitem a fragmentação ou preservem extensas áreas contínuas de mata, são imprescindíveis (Brown e Brown 1992).

LITERATURA CITADA

- ALEXANDRE, D. Y. 1980. Caractère saisonnier de la frutification dans une forêt hygrophile de Côte-D'Ivoire. Rev. Ecol. 34: 335-359.
- ARGEL-DE-OLIVEIRA, M. M. 1992. Comportamento alimentar de aves em Trichilia micrantha Benth. (Meliaceae) na Serra dos Carajás, Pará. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi 8: 305-313.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Seed dispersal by the tropical tree Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. J. Ecol. 71: 759-771.
- BEATTIE, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.
- BECKER, P. e M. WONG. 1985. Seed dispersal, seed predation, and juvenile mortality of Aglaia sp (Meliaceae) in Lowland Dipterocarp Rainforest. Biotropica 17: 230-237.
- BIERREGAARD, R. O. e T. E. LOVEJOY. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. Acta Amazonica 19: 215-241.
- BLAKE, J. G. e B. A. LOISELLE. 1992. Fruits in the diets of neotropical birds in Costa Rica. Biotropica 24: 200-210.
- BLAKE, J. G., B. A. LOISELLE, T. C. MOERMOND, D. J. LEVEY e J. S. DENSLOW. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. Studies in Avian Biology 13: 73-79.
- BLIGH, E. G. e W. J. DYER. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol., 37: 911-917.

- BOUCHER, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance of Quercus oleoides, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-414.
- BRONSTEIN, J. L. e K. HOFFMANN. 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, Ficus pertusa. *Oikos* 49: 261-268.
- BROWN, Jr., K. S. e G. G. BROWN. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: Whitmore, T. C. e J. A. Sayer (eds.). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman & Hall, Londres, Inglaterra. p. 119-142.
- BYRNE, M. M. e D. J. LEVEY. 1993. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican rain forest. *Vegetatio* 107/108: 363-374.
- CAMARA, I. G. 1983. Tropical moist forest conservation in Brazil. In: Sutton, S. L., T. C. Whitmore e A. C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications.
- CARR, D. E. 1991. Sexual dimorphism and fruit production in a dioecious understory tree, Ilex opaca Aut. *Oecologia* 85: 381-388.
- CHAPMAN, C. A., L. J. CHAPMAN, R. WANGHAN, K. HUNT, D. GEBO e L. GARDNER. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- CHIARELLO, A. G. 1992. Dieta, padrão de atividades e área de vida de um grupo de bugios (Alouatta fusca), na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.

- CHIARELLO, A. G. e M. GALETTI. 1994. Conservation of the brown howler monkey in south-east Brazil. *Oryx* 28: 37-42.
- CLARK, D. A. e D. B. CLARK. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124: 769-788.
- CLERGEAU, P. 1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologica* 13: 679-686.
- COATES ESTRADA, R. e A. ESTRADA. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 2: 349-357.
- COATES ESTRADA, R. e A. ESTRADA. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 4: 157-172.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in prevent competitive exclusion in some marine animals and rainforest trees. In: den Boer, P. J. e G. R. Gradwell (eds.) *Dynamics of populations*. Pudoc, Wageningen. p. 298-312.
- COURTNEY, S. P. e R. SALLABANKS. 1992. It take guts to handle fruits. *Oikos* 65: 163-166.
- CRUZ, A. 1981. Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. *Biotropica* 13: 34-44.
- DEBUSSCHE, M. e P. ISENMANN. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of birds and mammal seed dispersers in a mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.

- DIRZO, R. e C. A. DOMINGUEZ. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda. p. 237-249.
- ERARD, C. e D. SABATIER. 1986. Rôle des oiseaux frugivores terrestres dans la dynamic forestière en Guyane française. In: Ouellet, H. (ed.). Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. University of Ottawa. Ottawa, Canadá.
- FLEMING, T. H. e C. F. WILLIAMS. 1990. Phenology, seed dispersal and recruitment in Cecropia peltata (Moraceae) in a Costa Rican tropical dry forest. J. Trop. Ecol. 6: 163-168.
- FONSECA, G. A. B. e J. G. ROBINSON. 1990. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. Biol. Cons. 53: 265-294.
- FORGET, P. M. 1992. Seed removal and seed fate in Gustavia superba (Lecythidaceae). Biotropica 24: 408-414.
- FORGET, P. M. e T. MILLERON. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. Oecologia 87: 596-599.
- FOSTER, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. Condor, 89: 566-580.
- FOSTER, M. e R. W. MCDIARMID. 1983. Nutritional value of the aril of Trichillia cuneata, a bird-dispersed tree. Biotropica, 15: 26-31.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, e P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-919.

- FROST, P. G. H. 1980. Fruit-frugivore interactions in a South African coastal dune forest. In: R. Nohring (ed.). Acta XVII Congr. Internatl. Ornithol. Deutsche Ornithol. Gesellsch., Berlin, Alemanha.
- GALETTI, M. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- GALETTI, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (Pionus maximiliani) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. Biotropica 25: 419-425.
- GALETTI, M. e F. PEDRONI. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (Cebus apella) in a semideciduous forest in south-east Brazil. J. Trop. Ecol. 10: 27-39.
- GALETTI, M. e L. P. C. MORELLATO. no prelo. Diet of the Large fruit-eating Bat (Artibeus lituratus) in a forest fragment in Brazil. Mammalia.
- GALETTI, M. e M. A. PIZO. no prelo. Interactions between avian frugivores and their food plants in a forest fragment in southeastern Brazil. Rev. Brasil. Biol.
- GONZALEZ-ESPINOSA, M. e F. QUINTANA-ASCENCIO. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: Opuntia, ants, birds, and mammals. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda. p. 273-284.
- GREENBERG, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. Biotropica 13: 215-223.

- HAGAN III, J. M. e D. W. JOHNSTON (eds.). 1992. Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds. Smithsonian Institution Press, Washington, DC., EUA.
- HAVERSCHMIDT, F. 1971. Large number of birds exploiting a fruiting tree in Surinam. *Wilson Bull.* 83: 104-105.
- HEDGE, S. G., K. N. GANESHAIAH e R. UMA SHAANKER. 1991. Fruit preference criteria by avian frugivores: their implications for the evolution of clutch size in Solanun pubescens. *Oikos* 60: 20-26.
- HEITHAUS, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* 62: 136-145.
- HERRERA, C. M. 1981a. Are tropical fruits more rewarding to seed dispersers than temperate ones?. *Am. Nat.* 118: 896-907.
- HERRERA, C. M. 1981b. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of Smilax aspera. *Oikos* 36: 51-58.
- HERRERA, C. M. 1984. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386-393.
- HERRERA, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda. p. 5-18.
- HERRERA, C. M. e P. JORDANO. 1981. Prunus mahaleb and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monog.* 51: 203-208.

- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Occasional Papers of the Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- HORVITZ, C. C. 1981. Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore Calathea microcephala (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, Odontomachus, Pachycondyla, and Solenopsis (Formicidae). *Oecologia* 51: 47-52.
- HORVITZ, C. C. e A. J. BEATTIE. 1980. Ant dispersal of Calathea (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Amer. J. Bot.* 67: 321-326.
- HORVITZ, C. C. e D. W. SCHEMSKE. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18: 319-323.
- HORWITZ, W. 1975. Official Methods of Analysis. 12 ed. Association of Official Analytical Chemists. Washington, DC., EUA. p. 927-928.
- HOWE, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- HOWE, H. F. 1979. Fear and Frugivory. *Am. Nat.* 114: 925-931.
- HOWE, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61: 944-959.
- HOWE, H. F. 1981. Dispersal of a neotropical nutmeg (Virola sebifera) by birds. *Auk*, 98: 88-98.
- HOWE, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Cons.* 30: 261-281.
- HOWE, H. F. 1985. Fruit production and animal activity in two tropical trees. In: Leigh Jr., E.G.; Rand, A.S. & Windsor, D.M.

- The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. 2 ed. Smithsonian Inst. Press, Washington, DC., EUA.
468 p.
- HOWE, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: Murray, D. R. (ed.). Seed dispersal. Academic Press Australia. p. 123-189.
- HOWE, H. F. 1993a. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108: 149-162.
- HOWE, H. F. 1993b. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand?. *Vegetatio* 107/108: 3-13.
- HOWE, H. F. e D. DE STEVEN. 1979. Fruit production, migrant bird visitation and seed dispersal of Guarea glabra in Panama. *Oecologia*, 59: 1-12.
- HOWE, H. F., E. W. SCHUPP e L. C. WESTLEY. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66: 781-791.
- HOWE, H. F. e G. A. VANDE KERCKHOVE. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- HOWE, H. F. e G. A. VANDE KERCKHOVE. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.
- HOWE, H. F. e G. A. VANDE KERCKHOVE. 1981. Removal of wild nutmeg (Virola surinamensis) crops by birds. *Ecology*, 62: 1093-1106.
- HOWE, H. F. e G. F. ESTABROOK. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817-832.
- HOWE, H. F. e R. B. PRIMACK. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree Casearia nitida (Flacourtiaceae). *Biotropica*, 7: 278-283.

- HUBBELL, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- IZHAKI, I., P. B. WALTON e U. N. SAFRIEL. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean shrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104: 501-529.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol Syst.* 2: 465-492.
- JANZEN, D. H. 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53: 350-361.
- JANZEN, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JANZEN, D. H. 1980a. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol* 68: 929-952.
- JANZEN, D. H. 1980b. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- JANZEN, D. H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41: 402-410.
- JANZEN, D. H. 1986. The eternal external threat. In: Soulé, M. E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., EUA. p. 286-303.
- JOHNSON, R. A., M. F. WILLSON e J. N. THOMPSON. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology*, 66: 819-827.

- JORDANO, P. 1982. Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- JORDANO, P. 1984. Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos* 43: 149-153.
- KANTAK, G. E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in Mexico. *Auk* 96: 183-186.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- LAMBERT, F. R. 1989. Pigeons as seed predators and dispersers of figs in a Malaysian lowland forest. *Ibis* 131: 521-527.
- LAURENCE, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of natural reserves. *Biol. Cons.* 57: 205-219.
- LECK, C. F. 1969. Observations of birds exploiting a central american fruit tree. *Wilson Bull.* 81: 264-269.
- LECK, C. F. 1972. Observations of birds at *Cecropia* trees in Puerto Rico. *Wilson Bull.* 84: 498-500.
- LECK, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk* 96: 343-352.
- LEITAO-FILHO, H. F. e L. P. C. MORELLATO. 1994. Semideciduous forests of southeastern Brazil. In: Heywood, V. H. (coordenador). *Center of plant diversities: a guide and strategy for their conservation*. UCN/WWF, Washington, DC., EUA.
- LEVEY, D. J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.).

- Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda. p. 147-158.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am. Nat.* 129: 471-485.
- LOISELLE, B. A. e J. G. BLAKE. 1992. Population variation in a tropical bird community. *Bioscience* 42: 838-845.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, J. RANKIN e H. O. R. SCHUBART. 1983. Ecologic dynamics of tropical forest fragments. In: Sutton, S. L., T. C. Whitmore e A. C. Chadwick (eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. p. 377-384.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, A. B. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN Jr., A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART e M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé, M. E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass., EUA. p. 257-285.
- LU, K. L. e M. R. MESLER. 1981. Ant dispersal of a neotropical forest floor gesneriad. *Biotropica* 13: 159-160.
- MANASSE, R. S. e H. F. HOWE. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia* 59: 185-190.
- MARSHALL, D. L., A. J. BEATTIE e W. E. BOLLENBACHER. 1979. Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *J. Chem. Ecol.* 5: 335-343.

- MARTIN, T. E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple interactions. *Oecologia* 66: 563-573.
- MAZER, S. J. e N. T. WHEELWRIGHT. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evol. Ecol.* 7: 556-575.
- MCDIARMID, R. W., R. E. RICKLEFS e M. S. FOSTER. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnel-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*, 9: 9-25.
- MCKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: Gilbert, L.E. e Raven, P.H. (eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press. Texas, EUA. p. 159-191.
- MOERMOND, T. C. e J. DENSLOW. 1983. Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Anim. Behav.* 52: 407-420.
- MOERMOND, T. C. e J. DENSLOW. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. In: Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S. e Buckley, F. G. (eds.) *Neotropical Ornithology*. Washington, DC. EUA. p. 865-897.
- MORAES, P. L. R. 1992. Dispersão de sementes pelo Mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy, 1806) no Parque Estadual de Carlos Botelho. *Anais do 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas, São Paulo-SP. v. 4, p. 1193-1198.*
- MORELLATO, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas.

- MORELLATO, L. P. C. e H. F. LEITAO-FILHO. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: Morellato, L. P. C. (ed.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da UNICAMP, Campinas. p. 112-139.
- MOTTA JUNIOR, J. C. 1991. A exploração de frutos como alimento por aves de mata ciliar numa região do Distrito Federal. Tese de Mestrado, UNESP, Rio Claro.
- MOTTA JUNIOR, J. C. e J. A. LOMBARDI. 1990. Aves como agentes dispersores da Copaíba (Copaifera langsdorffii, Caesalpinaceae) em São Carlos, estado de São Paulo. Ararajuba 1: 105-106.
- O'DOWD, D. J. e M. E. HAY. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. Ecology 61: 531-540.
- OLIVEIRA, P. S., M. GALETTI, F. PEDRONI e L. P. C. MORELLATO. no prelo. Seed cleaning by Mycocepurus goeldii ants (Attini) facilitates germination in Hymenaea courbaril (Caesalpinaceae). Biotropica.
- OLMOS, F. 1991. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. Mammalia 55: 555-565.
- PAINE, R. T. 1971. The measurement and application of calorie to ecosystems problems. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2: 145-164.
- PANELL, C. M. e M. J. KOZIOL. 1987. Ecological and phytochemical diversity of arillate seeds in Aglaia (Meliaceae): a study of

- vertebrate dispersal in tropical trees. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 316: 303-333.
- PEDRONI, F. 1993. Ecologia da copaíba (Copaifera langsdorffii Desf. Caesalpinaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- PENNINGTON, T. D. 1981. Meliaceae. Flora Neotropica, no. 28.
- PENNINGTON, T. D. e B. T. STYLES. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. Blumea 22: 419-540.
- PERRY, A. E. e T. H. FLEMING. 1980. Ant and rodent predation on small animal-dispersed seeds in a dry forest. Brenesia 17: 11-22.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of seed dispersal in higher plants. 3 ed. Springer-Verlag, Berlin, Alemanha.
- PRATT, T. K. 1984. Examples of tropical frugivores defending fruit-bearing plants. Condor 86: 123-129.
- PRATT, T. K. e E. W. STILES. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. Am. Nat. 122: 797-805.
- PRATT, T. K. e E. W. STILES. 1985. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. Biotropica 17: 314-321.
- PRICE, M. V. e S. H. JENKINS. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray, D. R. (ed.). Seed dispersal. Academic Press, Australia. p. 191-236.
- RAMIREZ, N. e M. K. ARROYO. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de Copaifera pubiflora Benth.

- (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* 19: 32-39.
- REITZ, R., R. M. KLEIN e A. REIS. 1983. Projeto madeira do Rio Grande do Sul. *Sellowia* 34-35: 246-253.
- RICKLEFS, R. E. 1974. Energetics of reproduction in birds. In: Paynter, Jr., R. W. (ed.). *Avian energetics*. Publ. Nuttall Ornithol. Club no. 15.
- RISSING, S. W. 1986. Indirect effects of granivory by harvesters ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* 68: 231-234.
- ROBERTS, J. T. e E. R. HEITHAUS. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1051.
- SABATIER, D. 1985. Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Rev. Ecol.* 40: 289-313.
- SALLABANKS, R. e S. P. COURTNEY. 1993. On fruit-frugivore relationships: variety is the spice of life. *Oikos* 68:567-570.
- SANTANA C., E. e B. G. MILLIGAN. 1984. Behavior of toucanets, bellbirds, and quetzals feeding on lauraceous fruits. *Biotropica* 16: 152-154.
- SCHUBART, O., A. C. AGUIRRE e H. SICK. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arquivos de Zoologia* 12: 95-249.
- SCHUPP, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- SCHUPP, E. W. 1988b. Seed and early seed predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.

- SCHUPP, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- SCHUPP, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *Am. Nat.* 140: 526-530.
- SCHUPP, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E. W. e E. J. FROST. 1989. Differential predation of Welfia georgii seeds in trefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
- SICK, H. 1984. *Ornitologia Brasileira: uma Introdução*. 1 ed. Editora Universidade de Brasília, Brasília.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitocoria em Cereus peruvianus (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.* 48: 381-389.
- SILVA, W. R., J. M. E. VIELLIARD, M. A. PIZO, M. GALETTI, E. G. SOAVE e A. L. P. ALEIXO. 1992. Aves da Mata de Santa Genebra: passado, presente e futuro. Seminário Mata de Santa Genebra - conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana, Campinas-SP. Resumos p.22.
- SKUTCH, A. F. 1980. Arils as food of neotropical american birds. *Condor* 82: 31-42.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25-35.
- SNEDECOR, G. W. e W. G. COCHRAN. 1980. *Statistical Methods*. 7 ed. The Iowa University Press. Ames, Iowa, EUA.

- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- SNOW, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SORENSEN, A. E. 1984. Nutrition, energy, and passage times: experiments with fruit preferences in European Blackbirds. *J. Anim. Ecol.* 53: 545-557.
- SORK, V. L. 1985. Germination response in a large-seeded neotropical tree species, *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 17: 130-136.
- SORK, V. L. e D. H. BOUCHER. 1977. Dispersal of Sweet Pignut Hickory in a year of low fruit production, and the influence of predation by a curculionid beetle. *Oecologia* 28: 289-299.
- STILES, E. W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio* 107/108: 227-235.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292.
- TERBORGH, J. e B. WINTER. 1980. Some causes of extinction. In: M. E. Soulé e Wilcox, B. A. (eds.). *Conservation Biology: an Evolutionary Ecological Perspective*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass., EUA. p. 119-133.
- TERBORGH, J., E. LOSOS, M. P. RILEY e M. BOLANOS RILEY. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108: 375-386.

- TRAINER, J. M. & T. C. WILL. 1984. Avian methods of feeding on Bursera simaruba (Burseraceae) fruits in Panama. *Auk*, 101: 193-195.
- TRAVESET, A. 1990. Post-dispersal predation of Acacia farnesiana seeds by Stator vachelliae (Bruchidae) in Central America. *Oecologia* 84: 506-512.
- VAZQUEZ-YANES, C. e A. OROZCO-SEGOVIA. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-88.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985a. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985b. Fruit size, gape width, and diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66: 808-818.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1986. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. In: Estrada, A. e T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda. p. 21-36.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23: 29-40.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108: 163-174.
- WHEELWRIGHT, N. T. e G. H. OFIANS. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.* 119: 402-413.

- WHELAN, C. J., M. F. WILLSON, C. A. TUMA e I. SOUZA-PINTO. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can. J. Bot.* 69: 428-436.
- WHITTAKER, R. J. e B. D. TURNER. 1994. Dispersal, fruit utilization and seed predation of *Dysoxylum gaudichaudianum* in early successional rainforest, Krakatau, Indonesia. *J. Trop. Ecol.* 10: 167-181.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J. Ecol.* 78: 356-373.
- WILLIS, E. O. 1966. Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. *Auk* 83: 479-480.
- WILLIS, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 33: 1-25.
- WILLIS, E. O. 1989. Aves dispersoras do palmito (*Euterpe edulis*): a possibilidade de extinção em matas pequenas. Congresso Brasileiro de Zoologia, João Pessoa-PB. Resumos p. 144.
- WILLSON, M. F. e C. J. WHELAN. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- WILSON, E. O. 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., EUA.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International Editions, Londres, Inglaterra.

APÊNDICE

Na falta de um levantamento fenológico da vegetação da FI que permitisse estimar a disponibilidade de frutos ao longo do ano, realizei levantamento das espécies que, seja por observação direta da dieta das aves, seja por apresentarem frutos com características ornitocóricas (van der Pijl 1982), podiam servir como alimento para as aves. Para isso, percorri mensalmente, no período de janeiro a dezembro de 1993, um transecto de aproximadamente 10 km na região do Carmo coletando e/ou marcando as árvores e arbustos com frutos ornitocóricos. Com o objetivo de tornar o levantamento mais completo e incluir espécies que frutificam bianualmente (p. ex. *Copaifera trapezifolia*), aos resultados apresentados abaixo, foram acrescidos dados coletados em visitas esporádicas às regiões da Sede e Carmo no período de 1990 a 1992. Como o objetivo era apenas estimar o padrão geral de disponibilidade de frutos, esse tipo de levantamento, apesar de não fornecer informações a respeito da produção de frutos, representa um procedimento adequado (veja Blake et al. 1990). Abaixo são apresentados os períodos de amadurecimento dos frutos das espécies identificadas até o momento, e a variação sazonal na disponibilidade de frutos ornitocóricos (Figura A). Foram excluídas as espécies de *Ficus* (Moraceae), de frutificação esporádica, e as várias espécies de melastomatáceas de sub-bosque.

Espécie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Anacardiaceae												
<i>Schinus terebentifolium</i>			X	X	X							
Annonaceae												
<i>Guateria aff. australis</i>	X											
<i>Xylopia brasiliensis</i>	X	X										X
Apocynaceae												
<i>Peschiera catharinensis</i>			X	X								
Araliaceae												
<i>Didymopanax sp.</i>				X	X							
Arecaceae												
<i>Euterpe edulis</i>				X	X	X	X	X	X	X		
Boragianaceae												
<i>Tournefortia sp.</i>			X	X	X							
Burseraceae												
<i>Protium sp.</i>	X									X	X	X

Espécie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Cactaceae												
Rhipsalis sp.								X				
Caesalpiniaceae												
Copaifera trapezifolia								X	X	X		
Cecropiaceae												
Cecropia glazioui	X	X	X	X	X	X						X
Coussapoa microcarpa										X		
Celastraceae												
Maytenus sp1.						X	X					
Maytenus sp2.												X
Elaeocarpaceae												
Sloanea monosperma				X								
Euphorbiaceae												
Alchornea triplinervia												X
Hieronyma alchorneoides				X	X	X						
Tetrorchidium rubrivenium	X	X										
Flacourtiaceae												
Casearia decandra	X	X										X
Casearia sylvestris												X
Icacinaceae												
Citronella sp.	X											
Loranthaceae												
Psittacanthus sp.				X	X							
Marcgraviaceae												
Norantea brasiliensis		X										
Melastomataceae												
Miconia cabussu	X	X										
Miconia cinnamomifolia				X								
Miconia cubatanensis							X					
Meliaceae												
Cabralea canjerana	X								X	X	X	
Monimiaceae												
Mollinedia liliana	X											
Myristicaceae												
Virola oleifera							X	X	X	X	X	

Espécie	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Myrsinaceae												
Rapanea ferruginea										X	X	X
Myrtaceae												
Eugenia sp.							X					
Psidium catleyanum			X	X								
Phytolaccaceae												
Phytolacca dioica			X									
Rosaceae												
Prunus sellowii				X	X	X	X					
Rubiaceae												
Alibertia sp.										X		
Psychotria sessilis			X	X	X							
Sapindaceae												
Allophylus sp.	X											
Cupania oblongifolia	X											X
Verbenaceae												
Aegiphila sp.		X	X	X								
Citharexylum sp.		X										
Ulmaceae												
Trema micrantha	X	X	X	X								X

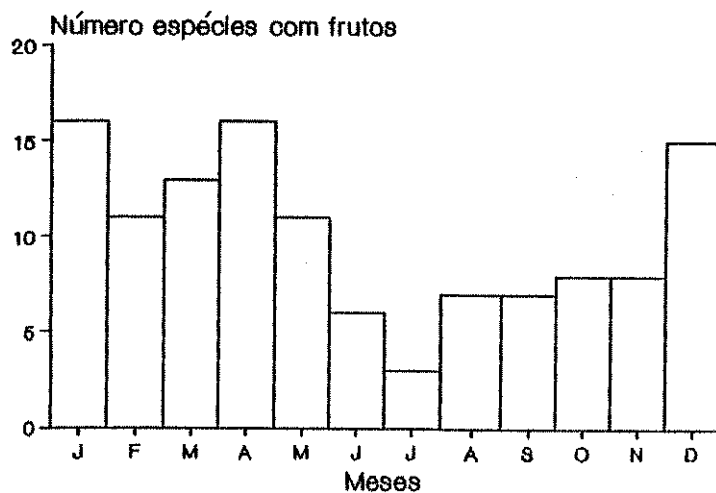


Figura A - Disponibilidade de frutos ornitocóricos na Fazenda Intervalles (regiões do Carmo e Sede).