



Fernando Pedroni

ECOLOGIA DA COPAÍBA (*Copaifera langsdorffii* Desf.  
CAESALPINIACEAE) NA RESERVA MUNICIPAL  
DE SANTA GENEVRA, CAMPINAS, SP

*Fernando Pedroni*

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato a FERNANDO PEDRONI e aprovada pela Comissão Julgadora.

Orientador:

Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos

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

Campinas - SP  
1993

P343e  
21864/BC

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

**Aos meus pais e irmãos  
e  
especialmente à Maryland**

## ÍNDICE

Agradecimentos .....	I
Resumo .....	II
Summary .....	V
Introdução .....	1
Objetivos .....	5
Área de estudo e Clima.....	6
Vegetação da Reserva .....	8
Fauna da Reserva .....	11
Caracterização da espécie estudada .....	12
Capítulo 1. Fenologia da copaíba <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf - Caesalpiniaceae na Reserva de Santa Genebra .....	18
Introdução .....	19
Material e Métodos .....	20
Resultados .....	23
Discussão .....	31
Capítulo 2. Dispersão de sementes da copaíba <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf - Caesalpiniaceae na Reserva de Santa Genebra .....	37
Introdução .....	38
Material e Métodos .....	39
Resultados .....	45
Discussão .....	62
Capítulo 3. Predação de sementes da copaíba <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf - Caesalpiniaceae na Reserva de Santa Genebra .....	73
Introdução .....	74
Material e Métodos .....	74
Resultados .....	76
Discussão .....	84
Capítulo 4. Estrutura da população da copaíba <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf - Caesalpiniaceae na Reserva de Santa Genebra .....	89
Introdução .....	90
Material e Métodos .....	90
Resultados .....	94
Discussão .....	111
Considerações finais .....	119
Literatura citada .....	122

## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos pelo apoio de sempre, orientação e, em especial, por me dar asas para voar.

Aos Profs. Drs. Hermógenes de Freitas Leitão-Filho, João Semir e Leonor Patricia Cerdeira Morellato, membros da pré-banca, pelas sugestões e críticas.

Ao Prof. Dr. Antonio Carlos Gabrielli pelo apoio e crédito no início do trabalho.

Aos Profs. Drs. Paulo Sergio de Oliveira e Sergio Antonio Vanin pela identificação dos insetos predadores de sementes.

Aos amigos e companheiros de trabalho Mauro e Patrícia por permitirem a utilização de dados obtidos em co-autoria ou não.

Ao Rudi, Mary e ao Mingão pelas críticas e sugestões ao manuscrito.

Aos meus gurus da informática de antes e de hoje: Gilson, Paulo Demarco e Paulo Inácio.

Aos professores e amigos Hermógenes (principalmente pelos longos anos de empréstimo dos coletores), Tamashiro (Dersu) e Paulinho pelo apoio e incentivo na realização deste trabalho.

Aos amigos Mané, Nenê, Lima, Marcel, Luciana "Sertão", Andy, Curió, Rudi(ney), Mauro, Adriano, Silvia e Roberta pela força e amizade em todos os momentos. Alegres momentos!

Ao Sebastião Piriá, camarada e companheiro de tantas aventuras, mesmo que o tempo e a distância digam não. Valeu!

À Maryland. A quem não poderia agradecer com poucas palavras. Pelos desenhos, pesagens, auxílio no campo, paciência, carinho, Amor e Paixão.

À Camila pela alegria que me trouxe. Embora, com aquela inocência cruel das crianças, tenha "ressetado" o computador tantas vezes, deletado alguns parágrafos e rabiscado minhas anotações

Aos meus pais e irmãos pela luz nos momentos mais difíceis. Obrigado.

Ao CNPq e FAPESP pela bolsa concedida.

A todos que esqueci!

## RESUMO.

O presente trabalho teve como objetivos conhecer alguns aspectos básicos sobre a ecologia da copaíba, *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) numa floresta semidecídua no sudeste do Brasil. São discutidos os fatores que influenciam o comportamento fenológico da espécie (Capítulo 1); alguns aspectos da frugivoria (Capítulo 2); predação de sementes (Capítulo 3) e da estrutura da população (Capítulo 4). O estudo foi desenvolvido na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil, (22°49'4" S; 47°06'33" W - 670 m altitude). O clima da região é sazonal com uma estação seca e fria (abril a setembro) e uma estação úmida e quente (outubro a março).

Capítulo 1. - Foram analisadas a floração, frutificação, queda de folhas e brotamento. As observações foram feitas em cerca de 30 indivíduos que puderam ser observados da trilha que contorna a Reserva com o uso de binóculos. O número de indivíduos observados variou durante o estudo pela inclusão de alguns e morte de outros. A queda de folhas e o brotamento foram as fenofases mais sincronizadas dentro da população. Estes eventos ocorreram no final da estação seca (queda de folhas) e início da estação chuvosa (brotamento) estando relacionados com a disponibilidade de água. A floração ocorreu na estação chuvosa e a frutificação na estação seca. A frutificação ocorreu a intervalos supraanuais com anos de produção intensa, parecendo estar relacionada a atividade de dispersores e/ou predadores de sementes.

Capítulo 2. - A dispersão de sementes da copaíba foi estudada durante dois anos (1990-1991). A produção de frutos variou de ano para ano e entre os indivíduos da população. Em 1989 e 1992 não ocorreu frutificação, enquanto que em 1990 a produção de frutos foi cerca de 10 vezes maior que a observada em 1991. Os testes de germinação indicam ausência de fotoblastismo e que o arilo inibe a germinação da semente. Esta espécie possui sementes de curta longevidade e rápida germinação

favorecendo a formação de banco de plântulas. A análise morfológica do fruto indica características tipicamente ornitocóricas (dispersão por pássaros). Vários animais foram observados utilizando os frutos de copaíba, principalmente mamíferos e aves. O macaco-prego (*Cebus apella* - Cebidae) foi observado com maior frequência, mas seu comportamento de ingerir o arilo e descartar a semente sob a planta mãe não favorece a dispersão, embora possa contribuir facilitando a germinação. A maioria das aves observadas consumindo frutos de copaíba foram consideradas oportunistas por possuírem hábitos alimentares generalistas. A ausência de aves frugívoras especialistas, residentes na área de estudo, levou-me a considerar o bugio (*Alouatta fusca* - Cebidae) o principal dispersor, devido a frequência das visitas e a capacidade de defecar sementes viáveis. A diversidade de frugívoros que consomem os frutos de copaíba, a ineficiência do principal consumidor para dispersar as sementes, a irregularidade da produção de frutos, com anos de frutificação intensa seguidos por anos de ausência de frutificação, sugerem que na Reserva de Santa Genebra *Copaifera langsdorffii* tem uma estratégia de dispersão generalista, não possuindo nenhum agente dispersor especializado.

Capítulo 3. - A predação de sementes da copaíba foi estudada durante dois anos (1990-1991). Os predadores encontrados dividem-se em um grupo que ataca os frutos ainda na copa, e outro que atua após a dispersão. A maritaca (*Pionus maximiliani*) e um besouro curculionídeo (*Rhinochenus brevicollis*) foram predadores pré-dispersão, enquanto outro curculionídeo (*Spermologus copaiferae*) e a saúva (*Atta sexdens*) foram predadores pós-dispersão. A predação pós-dispersão foi restrita às áreas de cobertura da copa devido ao acúmulo de sementes nestes locais. A intensidade da predação variou entre 1990 e 1991. As maritacas predaram cerca de 15% dos frutos produzidos em 1990, mas não foram observadas no ano seguinte. A atividade dos curculionídeos foi mais intensa em 1991,

infestando aproximadamente 35% dos frutos produzidos naquele ano. A ocorrência de anos de frutificação intensa seguidos por anos de ausência de frutificação sugere que *Copaifera langsdorffii* apresenta como principal estratégia de escape à predação de sementes o mecanismo de saciação de predadores.

Capítulo 4 - Foi estudada a estrutura populacional da copaíba marcando-se todos os adultos encontrados numa área de aproximadamente 39 ha. Dentre estes, foram sorteados cinco indivíduos para amostragem dos jovens. Sob cada adulto escolhido foi delimitada uma área de 400 m<sup>2</sup> centrada no tronco do adulto e subdividida em 16 parcelas de 5 X 5 m. Todos os jovens presentes nestas parcelas foram marcados com uma plaqueta de acrílico e tomadas medidas da altura, diâmetro ao nível do solo e número de folhas. Essas medidas foram repetidas a cada dois meses, por um período de um ano. Os adultos encontram-se espaçados na área de estudo sendo pouco comum a ocorrência de agrupamentos. Os indivíduos jovens estão concentrados nas proximidades dos adultos, apresentam crescimento lento e baixa mortalidade. A estrutura de tamanho apresenta uma distribuição do tipo J invertido. A distribuição de jovens está ligada à curva de dispersão de sementes, não sofrendo influência da distância, pelo menos na escala de amostragem considerada. A distribuição espacial final é consequência da variação de fatores ao longo do tempo e espaço, principalmente predação de sementes e plântulas e dispersão de sementes.

## SUMMARY

This study is about some basic ecological aspects of a population of copaiba *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae) in a semideciduous forest in Southeastern Brazil. The factors affecting phenological behavior of this species are discussed in chapter 1. Chapter 2 treats about frugivory and chapter 3 seed predation. Population structure and spatial pattern is presented in the chapter 4. The study was developed in Santa Genebra Reserve (22°49'45"S; 47°06'33"W - 670 m of altitude) in the municipality of Campinas. The climate is tropical with cool/dry (April to September) and warm/humid (October to March) seasons.

Chapter 1. A phenological study was carried out from February-1991 to April-1993. Thirty individuals were systematically observed quaterly for changes on leaf fall, leaf flushing, flowering and fruiting by means of binoculars. Leaf fall and flushing were the more evident phases. These events always occurred at the end of dry season (leaf fall) and start of rainy season (leaf flushing) being clearly related with water availability. The flowering occurred in the rainy season, and fruiting during the dry season. Fruiting did not show an annual cycle, years with massive fruiting being followed by non productive years. Other, non climatic factors, like seed dispersers and seed predators were also likely to affect fruiting.

Chapter 2. The seed dispersal of *Copaifera langsdorffii* was studied in 1990 and 1991. Fruit production varied from year to year as well as between individuals within the population. There was no fruiting in 1989 and 1992 but the fruit production in 1990 was 10 times bigger than in 1991. Seed germination tests indicated absence of photoblastism and inhibition of germination by the aril. Copaiba seeds possess short life and quick germination, thus favouring stock of seedlings. The dispersal syndrome of copaiba was considered ornithochoric due to the presence of an orange aril on black seed. Several animal species were observed

feeding on copaiba fruits, mainly mammals and birds. The capuchin monkey was more frequently observed, but its feeding behaviour does not favour dispersion. Most birds feeding on copaiba fruits were considered opportunists. The absence of specialist frugivore birds in Santa Genebra Reserve led to consider the brown howler monkey (*Alouatta fusca*) the main seed disperser. This is supported by the high frequency of visits and the elimination of viable seeds in its droppings. The diversity of species found feeding on copaiba fruits, the quantitative and qualitative variation of species visiting copaiba trees, its irregular fruiting suggest that the Santa Genebra Reserve, copaiba has a generalist dispersion strategy with no specialist seed dispersal.

Chapter 3. The seed predation of *Copaifera langsdorffii* was studied in 1990 and 1991. The predators were classified in two groups: the scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) and the beetle (*Rhinochenus brevicollis*) were found as pre-dispersal seed predators, while another beetle (*Spermologus copaiferae*) and an ant (*Atta sexdens*) were post-dispersal seed predators. Post-dispersal seed predation was restricted to the area covered by the crown where most seeds fall down. The intensity of predation varied yearly. The parrots have attacked about 15% of fruits produced in 1990 while in 1991 they were not observed consuming fruits of copaiba in the Reserve. Curculionidae beetles activity was more evident in 1991, when they infested about 35% of fruits. The mechanism of satiation was considered the main strategy to escape seed predation.

Chapter 4. The size structure of *Copaifera langsdorffii* population was studied by marking all adults individuals found in an area of 29 ha. Five adults were then selected at random as focal individuals to sample the population of juveniles. Sixteen 5 x 5 m plots were laid under each of the 5 adults selected. All seedlings in plots were marked with a plastic plate, and records were made of their height, stem diameter at the soil level and number of leaves. The records were made every 2

months for the period of 1 year. Adults were randomly distributed in the area. Groups of trees were rarely encountered. The juveniles were mostly concentrated at the boundaries of adults or under their crown. They showed low growth and mortality rates. The size distribution presented a reversed J shape. The seedling distribution was related to the dispersion curve and showed no influence of the distance to the parent tree, at least within the plot size used. The adult spatial pattern was regarded as a consequence of temporal and spatial variations of many factors, mainly seed and seedling predation as well as seed dispersal.

## INTRODUÇÃO

A renovação das populações está na dependência de fatores físicos e biológicos que atuam nas diferentes etapas do ciclo de vida, provocando alterações na abundância dos indivíduos no tempo e no espaço (Watkinson 1986).

Nas Angiospermas podemos identificar três etapas básicas do ciclo de vida: a fase de semente, o período vegetativo pré reprodutivo e finalmente a fase adulta reprodutiva (Lloyd 1980).

A frequência e intensidade da reprodução nas plantas é um dos aspectos demográficos mais suscetíveis a pressões seletivas do meio ambiente, acarretando profundos efeitos sobre o desenvolvimento das populações (Harper 1977). Os padrões de abundância e distribuição dos indivíduos adultos estão diretamente relacionados com os processos ligados a dispersão de sementes e ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos até a maturidade reprodutiva (Santos 1991).

Informações sobre o período reprodutivo (floração e frutificação) podem ser obtidas através de observações fenológicas sistemáticas (Frankie et al. 1974a, Morellato & Leitão Filho 1990). Os estudos de fenologia contribuem para o entendimento dos processos de estabelecimento de espécies, da regeneração e reprodução das plantas e da organização temporal dos recursos, para animais polinizadores e dispersores, dentro das comunidades e ecossistemas (Morellato & Leitão Filho 1990). Neste sentido, permitem também fazer inferências sobre a evolução da história de vida de animais que dependem de plantas para alimentação como herbívoros, polinizadores e dispersores (Sarmiento & Monastério 1983, Morellato 1991).

A sazonalidade da floração e frutificação tem sido atribuída a fatores fisiológicos (Primack 1985) e abióticos como: fotoperíodo, temperatura e umidade

(Alvim & Alvim 1978). Outros fatores ecológicos como competição por polinizadores (Opler et al. 1976), competição por dispersores (Snow 1965) e predação de sementes (Janzen 1978, 1980) também têm sido sugeridos para explicar os ritmos fenológicos.

Os agentes dispersores podem ser abióticos, como vento e água, ou bióticos como animais. Nos trópicos vários animais podem atuar como dispersores, principalmente aves (Pijl, 1982) e mamíferos como: morcegos (Morrison 1978, Marinho-Filho 1992), macacos (Howe 1980, Milton 1980) e roedores (Howe 1980, Galetti et al. 1992); para mais informações sobre os processos de dispersão veja Janzen (1983).

Os processos de dispersão têm sido considerados como um meio da semente escapar da ação de predadores (Janzen 1980) ou de forma mais complexa, como adaptações para aumentar a probabilidade de sobrevivência da prole (Augspurger 1983a).

Estudos enfocando aspectos quantitativos da dispersão de sementes realizados por Janzen et al. (1976), Augspurger (1983b, 1987), Grant (1980), Ramírez & Arroyo (1982), Howe et al. (1985), Moreira (1987) e Daniel (1988), revelaram que uma alta proporção de sementes ficam distribuídas próximo a planta-mãe, e que esta proporção cai rapidamente com o aumento da distância da fonte de sementes, resultando curvas de distribuição de sementes leptocúrticas e assimétricas.

Segundo o modelo proposto por Janzen (1970) e Connell (1971) a grande concentração de sementes e plântulas sob a copa da planta-mãe provocaria um aumento na ação de herbívoros nestes locais, reduzindo o estabelecimento de novos indivíduos próximos a seus parentais, resultando em populações não agregadas. Entretanto, dados sobre a distribuição espacial de espécies arbóreas tropicais têm rejeitado esta hipótese (Hubbell 1979). Hubbell (1980) sugeriu que o número de

indivíduos recrutados deveria ser máximo próximo a planta parental. Como a quantidade de sementes sob a copa da árvore-mãe é extremamente alta, ainda que ocorra uma ação intensiva de predadores neste local, um número grande de diásporos poderiam atingir a maturidade. Este número tenderia a ser superior nas proximidades da planta parental do que a distâncias maiores, onde embora a probabilidade de sobrevivência seja mais alta devido a menor ação de predadores, a densidade de sementes é muito baixa (Hubbell 1980).

Estudos demográficos em populações vegetais podem revelar que fatores são responsáveis por possíveis variações no crescimento, desenvolvimento, capacidade reprodutiva e número de indivíduos das espécies (Sarukhán et al. 1984). Estudos desta natureza, enfocando espécies típicas das comunidades florestais, contribuem para o entendimento de sua dinâmica e dão subsídios para sua conservação (Sarukhán et al. 1985, Kageyama 1987).

As florestas semidecíduas do interior do estado de São Paulo compõem um dos ecossistemas florestais mais ameaçados do Brasil (Câmara 1983). Esta formação florestal foi completamente fragmentada pelo rápido e descontrolado desenvolvimento rural e urbano deste estado. Atualmente encontra-se reduzida a pequenas áreas isoladas entre campos agropecuários, complexos industriais e urbanos. Muita atenção tem sido dada a estas áreas de preservação, e nos últimos anos intensificaram-se os estudos sobre este ecossistema com especial atenção aos levantamentos florístico e fitossociológicos (Gibs & Leitão-Filho 1978, Assumpção et al. 1982, Baitello & Aguiar 1982, Martins 1982, Cavassan et al. 1984, Baitello et al. 1988, Matthes et al. 1988, Meira Neto et al. 1989, Rodrigues et al. 1989, Cesar & Leitão Filho 1990). Notadamente, uma das áreas mais bem estudadas, tem sido a Reserva de Santa Genebra. Neste local foram e estão sendo produzidos muitos trabalhos nas mais variadas áreas. Pode-se destacar estudos de sucessão (Castellani 1986, Matthes 1992), biologia floral e polinização (Arruda & Sazima

1988, Buzato 1990, Franco 1991, Amaral 1992), levantamento de fauna (Willis 1979, Silva et al. 1992), dieta e comportamento de animais (Sazima 1988, Chiarello 1992, Galetti & Rodrigues 1992, Galetti et al. 1992, Galetti et al. no prelo, Galetti & Pedroni no prelo), estudos de produção de serapilheira (Pedroni et al. 1990, em preparação) e fenologia (Morellato, 1991). Entretanto informações sobre a estrutura e a dinâmica de populações de espécies de plantas são muito reduzidas. Provavelmente somente o trabalho de Silva (1991), que estudou a população de palmito, *Euterpe edulis* Mart., numa área brejosa da Reserva de Santa Genebra, foi realizado nas florestas mesófilas do interior paulista.

As pesquisas básicas sobre a biologia da reprodução das espécies arbóreas, visando ao entendimento dos eventos que culminam com a produção de propágulos e o estabelecimento de novas plantas são de fundamental importância para o conhecimento da organização e dinâmica dos indivíduos de uma população (Kageyama 1987) e portanto são imprescindíveis para seu uso racional e/ou conservação.

Em face da necessidade de recuperação e conservação das poucas áreas que restam da formação florestal original do interior paulista, espera-se que a abordagem aqui apresentada contribua na implantação de projetos de manejo e repovoamento deste ecossistema florestal.

## OBJETIVOS.

O presente estudo tem como objetivo conhecer alguns aspectos básicos da biologia de *Copaifera langsdorffii* Desf. e, através da análise destas informações, compreender melhor as estratégias adaptativas da espécie na Reserva de Santa Genebra. Os objetivos específicos foram:

1) Conhecer o comportamento fenológico da população de copaíba na Reserva de Santa Genebra e relacioná-lo aos possíveis mecanismos que desencadeiam as diferentes fenofases.

2) Identificar as espécies que atuam como dispersores de *Copaifera langsdorffii* Desf. e determinar a estratégia de dispersão utilizada por esta espécie na Reserva de Santa Genebra.

3) Conhecer as espécies predadoras de sementes de copaíba e avaliar as estratégias adaptativas desenvolvidas por esta planta em relação a seus predadores.

4) Conhecer a estrutura da população de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra.

Espera-se através do trabalho como um todo, contribuir para uma compreensão mais ampla das interações bióticas na comunidade, visando a obtenção de informações que possam ser utilizadas em ações de manejo, conservação e recuperação de áreas degradadas.

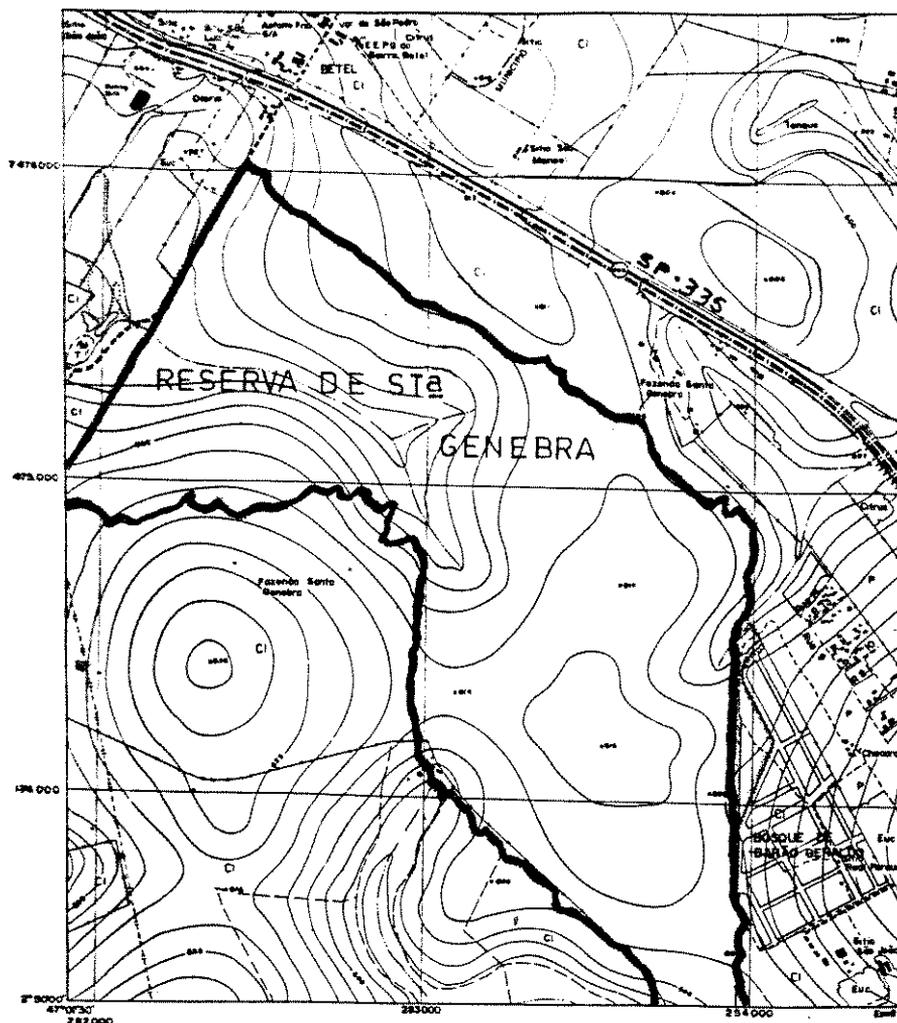
### **Área de Estudo.**

O presente estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra situada no distrito de Barão Geraldo, região norte do município de Campinas, São Paulo, as margens da rodovia Campinas - Paulínia, SP-335 (22°49'45"S e 47°06'33"W) (Figura I-1). Essa floresta foi fragmentada durante as décadas de 50 e 70, restando 251 ha circundados por plantações de milho, soja, algodão, mandioca e cana, mais recentemente por habitações humanas (Matthes 1992).

A topografia da região é formada por colinas suavizadas, com relevo ondulado, numa altitude média de 700 metros (Oliveira et al. 1979). O solo da área pertence à unidade Barão Geraldo, cuja classificação é latossolo roxo distrófico (Oliveira 1980). Possui textura argilosa, friável e porosa. Apresenta seqüência de horizontes A e B, sendo que o C não foi observado devido a grande espessura do horizonte B, com até 270 cm de profundidade. Esta camada do solo é muito homogênea, não sendo observado subhorizontes. São solos ácidos com elevados teores de ferro e carbono (Oliveira et al. 1979).

### **Clima.**

O clima da região é do tipo CW2, conforme classificação de Köppen (1945-62), que significa clima mesotérmico de inverno seco com a temperatura média do mês mais frio inferior a 18°C e do mês mais quente superior a 22°C, sendo junho e julho o meses mais frios com 17,3°C e fevereiro o mês mais quente com 23,3°C. A distribuição das chuvas segue o regime típico das zonas tropicais de baixa altitude, caracterizado por um verão chuvoso e um inverno seco Oliveira et al., 1979). A estação chuvosa vai de outubro a março, totalizando 74% da precipitação anual e o período seco, de abril a setembro com somente 26% das



A

7

B

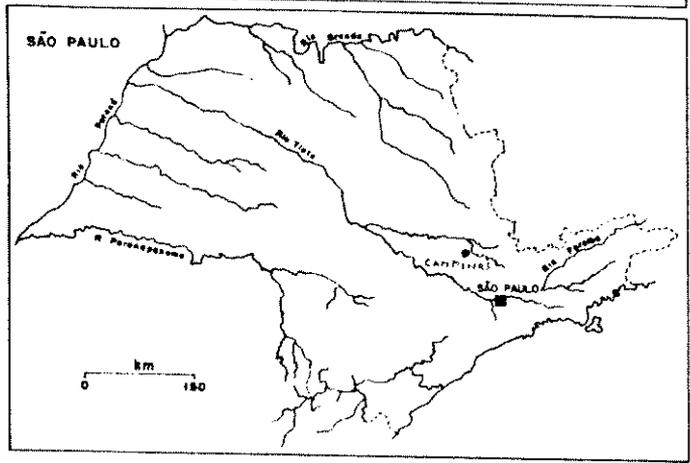
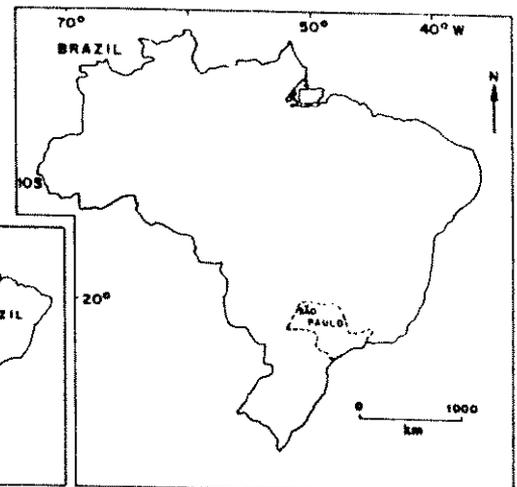


Figura I-1. Perfil aéreo (área destacada em A) e localização da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP (B).

chuvas anuais (Figura I-2). A deficiência hídrica anual é de 15 mm, ocorrendo nos meses de junho a setembro (Oliveira et al., 1979).

Os dados normais do clima de Campinas, no período de 1960 a 1990 estão listados na Tabela I-1. A precipitação média anual foi de 1381,2 mm e a temperatura média de 20,7° C. Os dados meteorológicos foram fornecidos pela Seção de Climatologia do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). Estes dados foram obtidos na Estação do Centro Experimental de Campinas, Fazenda Santa Eliza, a 669 m de altitude, distante cerca de 5 Km em linha reta da Reserva.

### **A vegetação da Reserva de Santa Genebra**

Segundo Rizzini (1963) a vegetação da Reserva pode ser classificada como floresta estacional mesófila semidecídua, pelo sistema de Holdridge (1967) como floresta subtropical úmida baixo-montana ou floresta tropical semidecídua (cf. Longman & Jenik 1987) ou ainda floresta estacional latifoliada (Fernandes & Bezerra 1990).

Três subtipos de vegetação são encontrados na Reserva: a floresta semidecídua propriamente dita; a floresta úmida ou de brejos, e a vegetação secundária ou de beira de mata (Morellato 1991).

A floresta semidecídua recobre a maior parte da reserva e apresenta diferentes graus de perturbação. Segundo Morellato (1991), esta vegetação é caracterizada por árvores com até 30 m de fuste que formam um dossel quase contínuo a cerca de 15 m de altura. Sob o dossel forma-se um estrato composto por arbustos e arvoretas com até 8 m de altura e um estrato herbáceo pouco desenvolvido.

A composição florística é característica das matas semidecíduas, sendo as famílias Leguminosae, Myrtaceae, Rubiaceae e Rutaceae as mais bem

Tabela I-1. Normais climatológicas - 1961 a 1990 coletados na Estação do Centro Experimental de Campinas, localizado na Fazenda Santa Eliza, distante cerca de 6 km em linha reta da Reserva de Santa Genebra. Fonte Instituto Agrônomo de Campinas, (IAC).

MES	TEMPERATURA DO AR (C)							
	MEDIA COMP	MEDIA MAX/MIN	MEDIA MAXIMA	MAXIMA ABSOL	ANO OCOR.	MEDIA MINIMA	MINIMA ABSOL	ANO OCOR.
JAN	23.0	24.0	29.2	35.5	1971	18.9	12.6	1970
FEV	23.3	24.4	29.7	35.1	1971	19.1	13.6	1964
MAR	22.9	23.9	29.2	34.4	1974	18.5	10.6	1965
ABR	21.0	22.0	27.5	33.0	1990	16.5	3.8	1971
MAI	18.7	19.6	25.3	31.4	1989	14.0	0.2	1979
JUN	17.3	18.3	24.3	30.0	1972	12.3	1.0	1979
JUL	17.3	18.2	24.4	31.1	1963	11.9	0.2	1981
AGO	18.9	19.8	26.4	35.0	1963	13.2	0.6	1965
SET	20.3	21.0	27.2	37.8	1961	14.9	5.4	1966
OUT	21.3	22.1	28.0	37.0	1963	16.3	9.0	1974
NOV	22.1	22.9	28.6	37.8	1985	17.3	10.0	1979
DEZ	22.5	23.4	28.4	35.0	1961	18.3	11.6	1972
ANO	20.7	21.6	27.3	37.8	1961	15.9	0.2	79/81

MES	VENTO		PRECIPITACAO PLUVIOMETRICA				UMID	INSOL
	DIRECAO PREDOM.	VELOC. MEDIA M/S	TOTAL MM	NUMERO DIAS	QUEDA MAXIMA DIARIA	ANO OCOR.	RELAT MEDIA (%)	MEDIA DIARIA HORAS
JAN	C SE	1.7	240.2	16.2	138.2	1990	77.0	6.6
FEV	C SE	1.6	190.9	13.5	104.2	1970	76.9	6.9
MAR	C SE	1.7	147.3	11.2	108.3	1987	76.1	7.2
ABR	C SE	1.9	71.0	6.4	65.6	1984	74.8	7.8
MAI	C SE	1.5	65.1	6.0	66.5	1983	74.1	7.5
JUN	C SE	1.4	48.7	5.0	74.4	1976	72.5	7.4
JUL	C SE	2.0	36.8	4.2	65.0	1976	68.0	8.0
AGO	SE C	2.2	37.4	4.3	46.1	1984	64.6	8.0
SET	SE C	2.7	65.6	7.3	52.3	1976	65.5	7.0
OUT	SE C	2.7	123.6	10.1	106.1	1963	69.2	7.1
NOV	C SE	2.5	137.5	11.4	71.0	1967	70.8	7.3
DEZ	C SE	2.1	217.1	16.1	82.2	1989	76.2	6.2
ANO	C SE	2.0	1381.2	111.7	138.2	1990	72.1	7.2

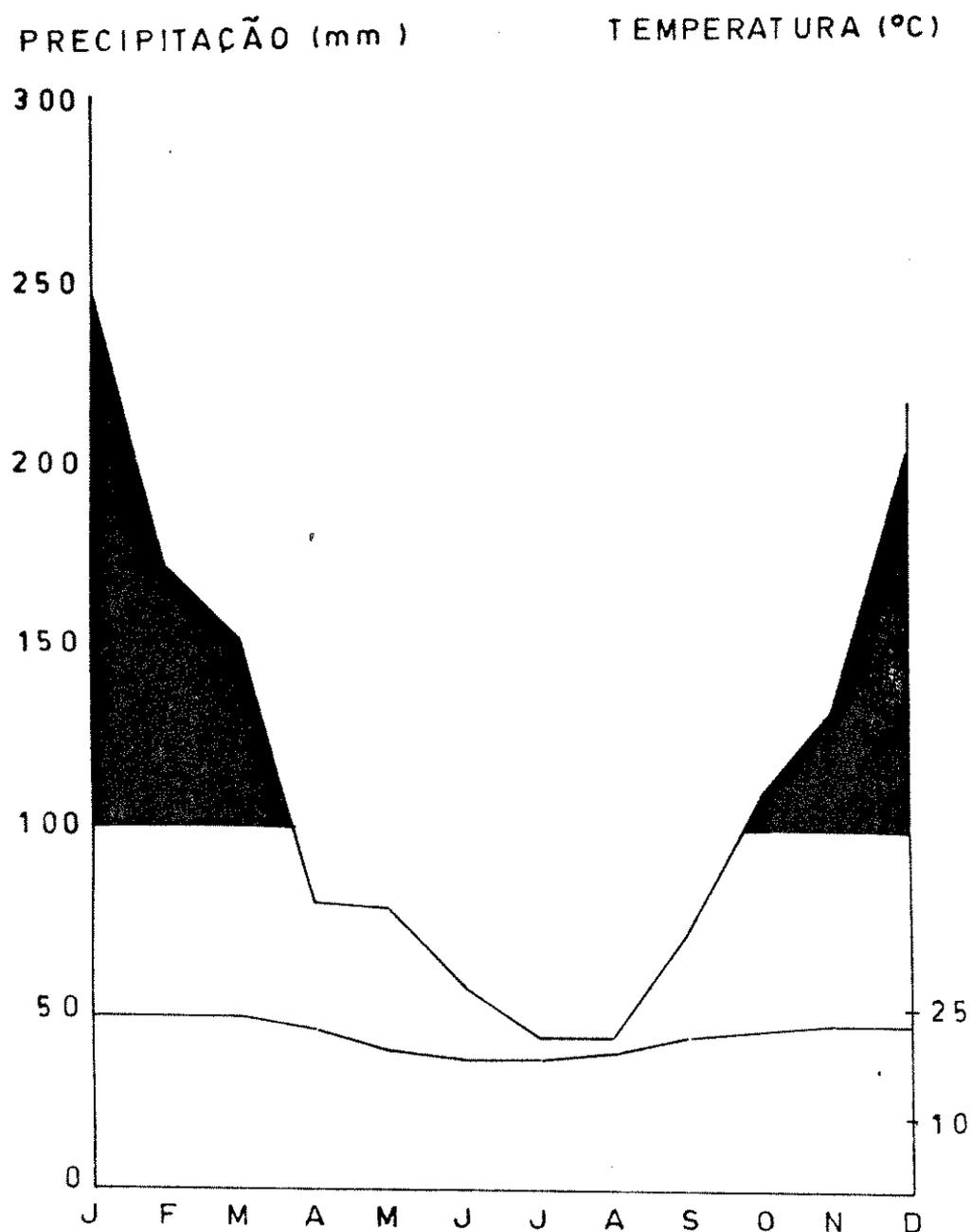


Figura I-2. Diagrama climatológico para a região de Campinas, SP, no período de 1961 a 1990. Linha inferior temperatura. Linha superior pluviosidade. Área preta período muito úmido.

representadas em número de espécies e as famílias Meliaceae, Rubiaceae e Apocynaceae bem representadas em número de indivíduos (Tamashiro et al. 1986). As espécies mais comuns no estrato superior (emergente e dossel) são: *Aspidosperma polyneuron* Muell.Arg., *Trichilia clausseii* DC., *Astronium graveolens* Jacq., *Chorisia speciosa* St.Hil., *Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze, *Acacia polyphyla* DC. e *Copaifera langsdorffii* Desf.(Morellato 1991, Galetti 1992).

A floresta úmida ou de brejos localiza-se em uma depressão do terreno onde ocorre afloramento de água, principalmente na estação úmida, tendendo a secar na estação seca. O dossel é bastante fechado e contínuo. A diversidade de espécies é menor com predomínio de palmeiras *Syagrus romanzoffiana* (Cham.)Glassman e *Euterpe edulis* Mart., além de espécies arbóreas como *Tabebuia umbellata* (Sond.)Sandw., *Erythrina falcata* Benth. e *Talauma ovata* St.Hil. A vegetação sob dossel é rala, muitas vezes inexistente, sendo a família Melastomataceae bem representada (Morellato 1991).

A vegetação secundária ocorre em uma área que foi queimada a cerca de 10 anos (Castellani 1986) sendo descrita destalhadamente por Matthes (1992). Na beira da mata são comuns espécies das famílias Solanaceae, Cecropiaceae e Piperaceae. As lianas são extremamente abundantes nestes locais, assim como sobre a copa de muitas árvores (Morellato 1991).

### **A fauna da reserva de Santa Genebra**

Um levantamento preliminar registrou 31 espécies de répteis, 213 espécies de aves e 37 espécies de mamíferos (Willis 1979, Silva et al. 1992, Sazima & Manzani 1992, I. Sazima com. pess.). A avifauna sofreu alterações nos últimos

anos, principalmente com o desaparecimento local da família Dendrocolaptidae e de várias espécies de Formicariidae (Silva et al. 1992).

Os frugívoros mais comuns da reserva são pequenas aves e alguns mamíferos diurnos como o bugio (*Alouatta fusca*), o macaco-prego (*Cebus apella*) e o esquilo (*Sciurus ingrami*). A fauna de pequenos roedores é pouco conhecida. Entre os frugívoros noturnos os gambás (*Didelphis spp*) e o morcego (*Artibeus lituratus*) são os mais comuns (Galetti 1992).

### **Caracterização da espécie estudada.**

A copaíba ou pau d'óleo, *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) foi a espécie escolhida para este estudo por ser uma árvore de ocorrência comum na Reserva de Santa Genebra e por ser importante na dieta de vários animais que ali vivem (Pedroni et al. 1991, Galetti 1992).

Ocorre em áreas de matas e cerrados desde a Amazônia até Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Paraná e Rio Grande do Sul (Pio-Correa 1969).

É uma planta de porte arbustivo a arbóreo, podendo atingir mais de 20 m de altura nas matas secas de planalto (Rizzini 1971) e até 50 m na Venezuela (Pio Correa 1969) (Figura I-3). As folhas são de disposição alterna, compostas, paripinadas, com 3 a 5 jugos. Folíolos peciolulados com 5 cm de comprimento por 3 cm de largura, opostos ou alternos, ovais a oblongos, ápice obtuso até acuminado, base arredondada, margem lisa com uma nervura evidente contornando-a, glabros com glândulas translúcidas visíveis a olho nu (Figura I-4). As folhas novas são avermelhadas devido a uma antocianina presente em grande concentração (Labouriau 1963) (Figura I-5). As flores são perfumadas, hermafroditas, sésseis, com 3 sépalas, brancas, sem pétalas, com nectários na base das sépalas, ovário súpero, unicarpelar, unilocular, com um ou dois óvulos,

reunidas em inflorescências terminais constituídas de panículas de eixos espiciformes, antese diurna, com ligeira protândria durando apenas um dia. (Figura I-5). Esse conjunto de características indica a síndrome de melitofilia (Crestana & Giannotti 1985, Crestana & Kageyama 1989). O fruto é um legume seco, deiscente, com uma única semente preta envolvida por um arilo, de cor laranja, rico em lipídeos (Crestana & Beltrati, 1988), tipicamente ornitocórico (Figura I-6).

O material botânico usado na identificação encontra-se depositado no Herbário da Unicamp (UEC) sob o número de registro 27093.

Este trabalho foi dividido em quatro capítulos que tratam especificamente da fenologia (Capítulo 1); dispersão de sementes (Capítulo 2); predação de sementes (Capítulo 3) e estrutura da população da *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva (Capítulo 4). A metodologia específica de cada aspecto abordado neste estudo foi descrita dentro do capítulo ao qual se relaciona.

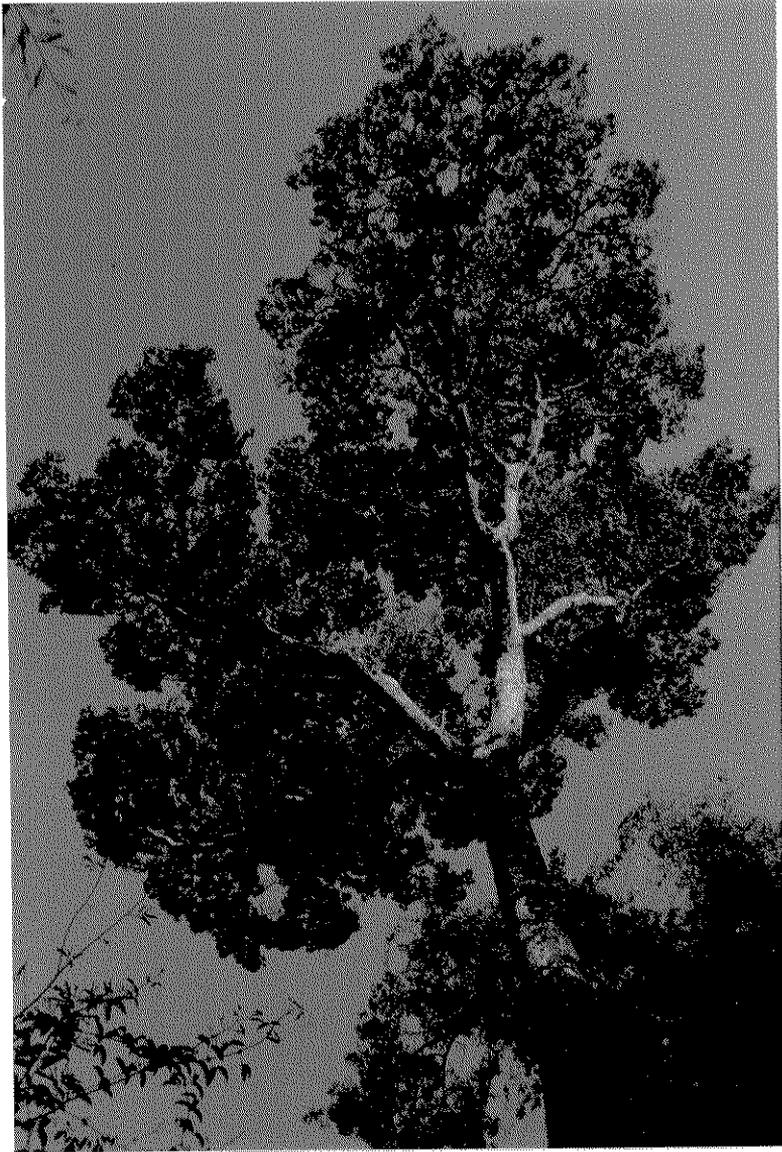


Figura I-3. Aspecto geral de um indivíduo adulto de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra.



Figura I-4. Detalhe de um ramo de *Copaifera langsdorffii*.

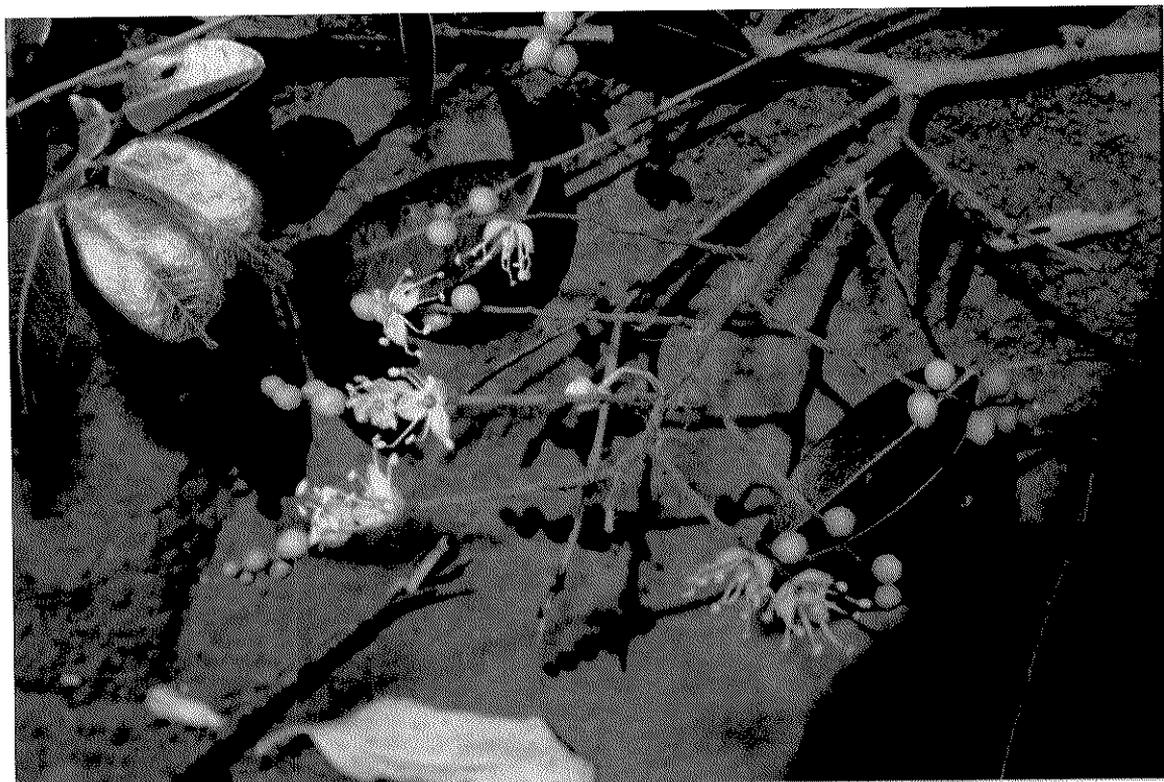


Figura I-5. Aspecto de um ramo de *Copaifera langsdorffii*. Notar folhas jovens avermelhadas (seta à esquerda) e flores em diferentes estádios de desenvolvimento (seta à direita)



Figura I-6. Detalhe do fruto maduro de *Copaifera langsdorffii* Desf. Notar contraste de cores preto e laranja da semente pendurada pelo arilo.

## **Capítulo 1**

**Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Caesalpiniaceae) na Reserva  
de Santa Genebra**

## INTRODUÇÃO

O conhecimento dos ritmos sazonais apresentados pelas plantas, no decorrer do seu desenvolvimento, tem sido considerado essencial para o estudo da ecologia e evolução nos trópicos (Fournier 1976). Apesar da aparente ausência de flutuações climáticas, muitas florestas tropicais apresentam padrões sazonais marcantes no desenvolvimento reprodutivo e vegetativo, tanto a nível de comunidade quanto específico (Frankie et al. 1974a, Monasterio & Sarmiento 1976, Steven et al. 1987, Morellato et al. 1989). Enquanto relações marcantes entre períodos de estiagem e queda de folhas têm sido encontradas nas florestas tropicais, correlações entre as mudanças climáticas sazonais e eventos fenológicos de floração, frutificação e brotamento não são claras (Borchert 1980). Pequenas alterações no fotoperíodo, temperatura e pluviosidade são sugeridas por vários autores como sinais do ambiente que desencadeiam estes eventos fenológicos (Opler et. al. 1976, Augspurger 1982). A carência de correlações diretas entre as variações climáticas e o desenvolvimento das plantas sugere que as mudanças fenológicas são determinadas pela interação entre controle endógeno e mudanças climáticas (Borchert 1978, 1980). Estratégias adaptativas para o sucesso da polinização e dispersão de sementes também têm sido sugeridas para explicar os diferentes ritmos reprodutivos das plantas (Janzen 1967, 1975a, Stiles 1978, Augspurger 1981, Tapper 1992).

*Copaifera langsdorffii* Desf. é uma espécie cuja fenologia no Estado de São Paulo, não conta com observações mais detalhadas (Crestana & Kageyama 1989), dessa forma, neste trabalho, são discutidos os eventos fenológicos apresentados por *C. langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra e sua relação com as variações climáticas e animais dispersores e predadores de sementes.

## MATERIAL E MÉTODOS.

### Área de Estudo.

O presente estudo foi desenvolvido na Reserva de Santa Genebra situada no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, SP, (22°49'45"S e 47°06'33"W) (Figura I-1.)

O clima da região é do tipo CW2 (Köppen 1945-62) caracterizado por um verão chuvoso e um inverno seco (Oliveira et al. 1979). O diagrama climático para os anos de 1989, 1990, 1991, 1992 e 1993 está apresentado na Figura 1-1. Em todo o período de estudo foi observada uma queda da pluviosidade no mês de fevereiro durante a estação chuvosa.

O solo da área pertence à unidade Barão Geraldo, cuja classificação é latossolo roxo distrófico (Oliveira 1980). O relevo é ondulado, numa altitude média de 700 m, ocorrendo nas áreas mais baixas afloramentos d'água que permanecem alagados o ano todo (Silva 1991).

### Caracterização da espécie estudada.

*Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) é uma grande árvore que atinge mais de 20 m de altura nas matas secas do planalto (Rizzini 1971) (veja Figura I-3). As folhas são alternas, compostas paripinadas, com 3 a 5 jugos, folíolos opostos ou alternos, glabros (Figura I-4). As folhas novas são avermelhadas (Figura I-5). As flores são brancas, pequenas, hermafroditas, reunidas em panículas terminais (Figura I-5). Os frutos são do tipo legume seco deiscente com uma semente preta envolvida por um arilo de cor laranja (Figura I-6).

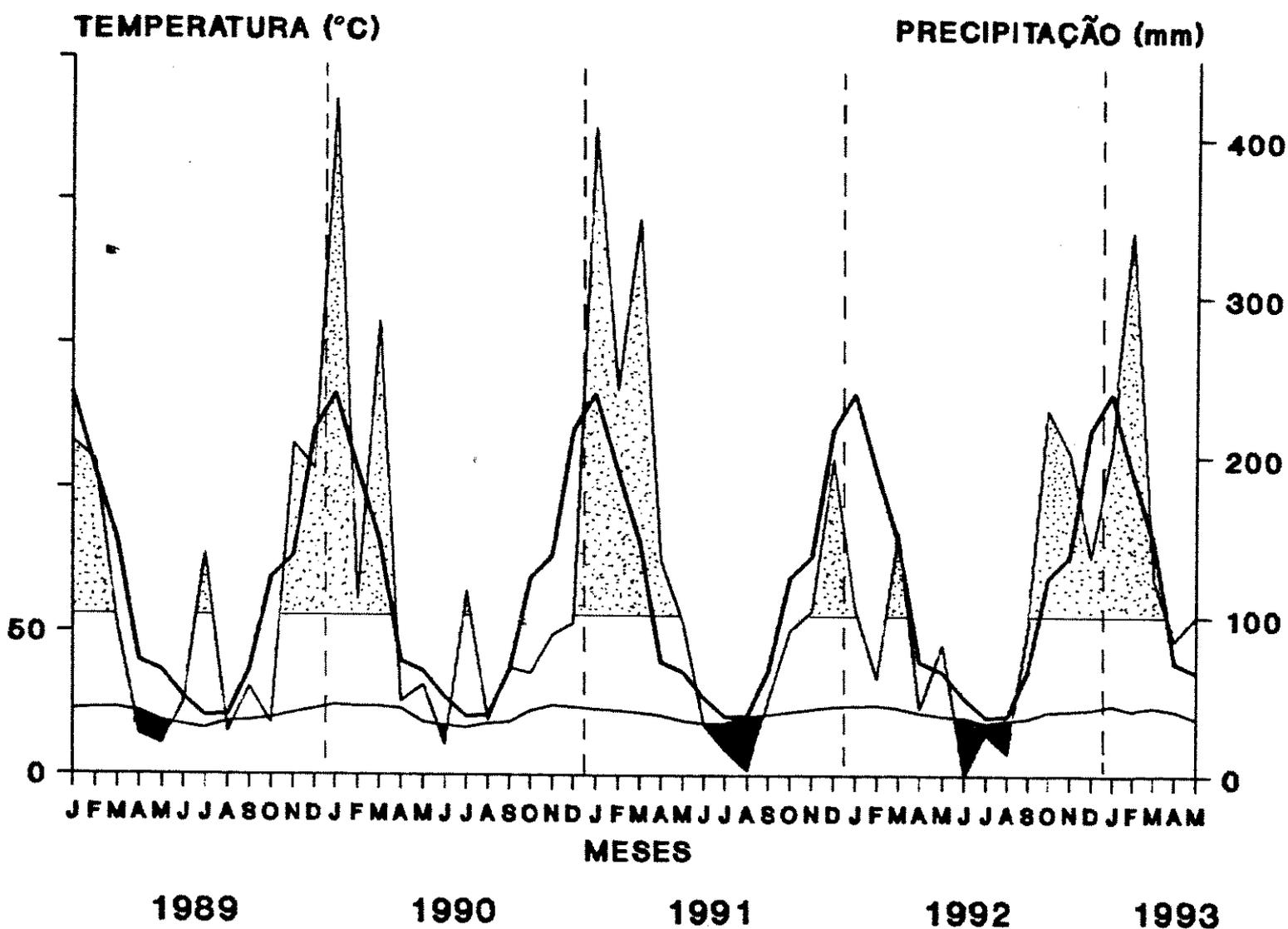


Figura 1-1. Diagrama climatológico para a região de Campinas, SP durante os anos de estudo. As áreas pontilhadas representam períodos muito úmidos e as pretas, períodos muito secos. A linha em negrito representa os dados médios de precipitação para o período de 1961 a 1990

## Metodologia

O estudo fenológico foi iniciado em 1991 e compreendeu duas fases distintas: a primeira, de fevereiro de 1991 a agosto de 1991, com observações de 8 indivíduos adultos da espécie estudada e a segunda, a partir de agosto de 1991 até abril de 1993, quando ampliou-se o número de indivíduos observados para 36. Em anos anteriores foram feitas observações qualitativas referentes somente a fase reprodutiva (veja estimativas de produtividade de frutos no Capítulo 2). Dados fenológicos para os anos de 1989 e 1990, foram coletados por Morellato (1991).

Quinzenalmente percorreu-se a trilha ao redor da mata (Figura I-1), cerca de 5 km, de onde pode-se visualizar os indivíduos marcados de copaíba. Foram observadas as fenofases: brotamento, floração, frutificação e queda de folhas.

As fenofases foram identificadas a partir da visualização das seguintes características nas árvores monitoradas:

Brotamento - a partir do aparecimento de pequenas folhas (primórdios foliares), de coloração avermelhada. Quando as folhas mudavam a coloração para verde claro e ou atingiam o tamanho característico da espécie considerou-se final de brotamento.

Queda de folhas - considerou-se que uma árvore estava perdendo folhas quando ao ventar suas folhas caíam com facilidade ou ainda quando eram notadas falhas na copa (espaços vazios) ou galhos sem folhas.

Floração - foi considerado o período do aparecimento dos primeiros botões até a antese das últimas flores.

Frutificação - a frutificação compreendeu o período do aparecimento dos primeiros frutos jovens até o amadurecimento e dispersão das sementes. Foi dividida em duas subfases: fase de formação ou de desenvolvimento que compreendeu todo o período dos frutos até o amadurecimento; fase de dispersão:

desde o amadurecimento dos primeiros frutos quando as valvas sofrem deiscência até a dispersão dos últimos diásporos.

## RESULTADOS

Os dados fenológicos, coletados de forma sistemática durante o período de fevereiro de 1991 a abril de 1993, estão apresentados na Tabela 1-1.

De maneira geral *C. langsdorffii* apresentou marcada sazonalidade na queda de folhas. Este evento ocorreu no final da estação seca que corresponde a época de maior estresse hídrico. Em seguida, no início da estação chuvosa, ocorreu o brotamento, facilmente observado pois a copa fica com aspecto completamente vermelho, pois as folhas novas apresentam alta concentração de antocianina. Estes dois eventos fenológicos foram os mais sincronizados dentro da população. Quase todos indivíduos perderam folhas em julho/agosto e brotaram em setembro/outubro (Figura 1-2.). No mês de fevereiro até início de março ocorreu queda de folhas pouco pronunciada (30 % da população) e subsequente brotamento (Figura 1-2).

A fase reprodutiva foi sazonal. A floração ocorreu em meados da estação chuvosa e a frutificação na estação seca. (Figura 1-2.)

A floração foi observada apenas em 1992/1993 <sup>1</sup> principalmente nos meses de dezembro e janeiro. Em alguns indivíduos esta fase fenológica durou até fevereiro. Entre o aparecimento dos primeiros botões até antese das últimas flores foram decorridos 52 dias. O tempo médio de floração foi 35,25 dias (+/- 3.03). Nos diferentes indivíduos foram observados grupos de flores que se abriram em etapas, durante os meses de janeiro e fevereiro. Cada flor durou apenas um dia.

---

1 - no ano de 1991 ocorreu floração mas o acompanhamento fenológico individualizado ainda não havia sido iniciado.

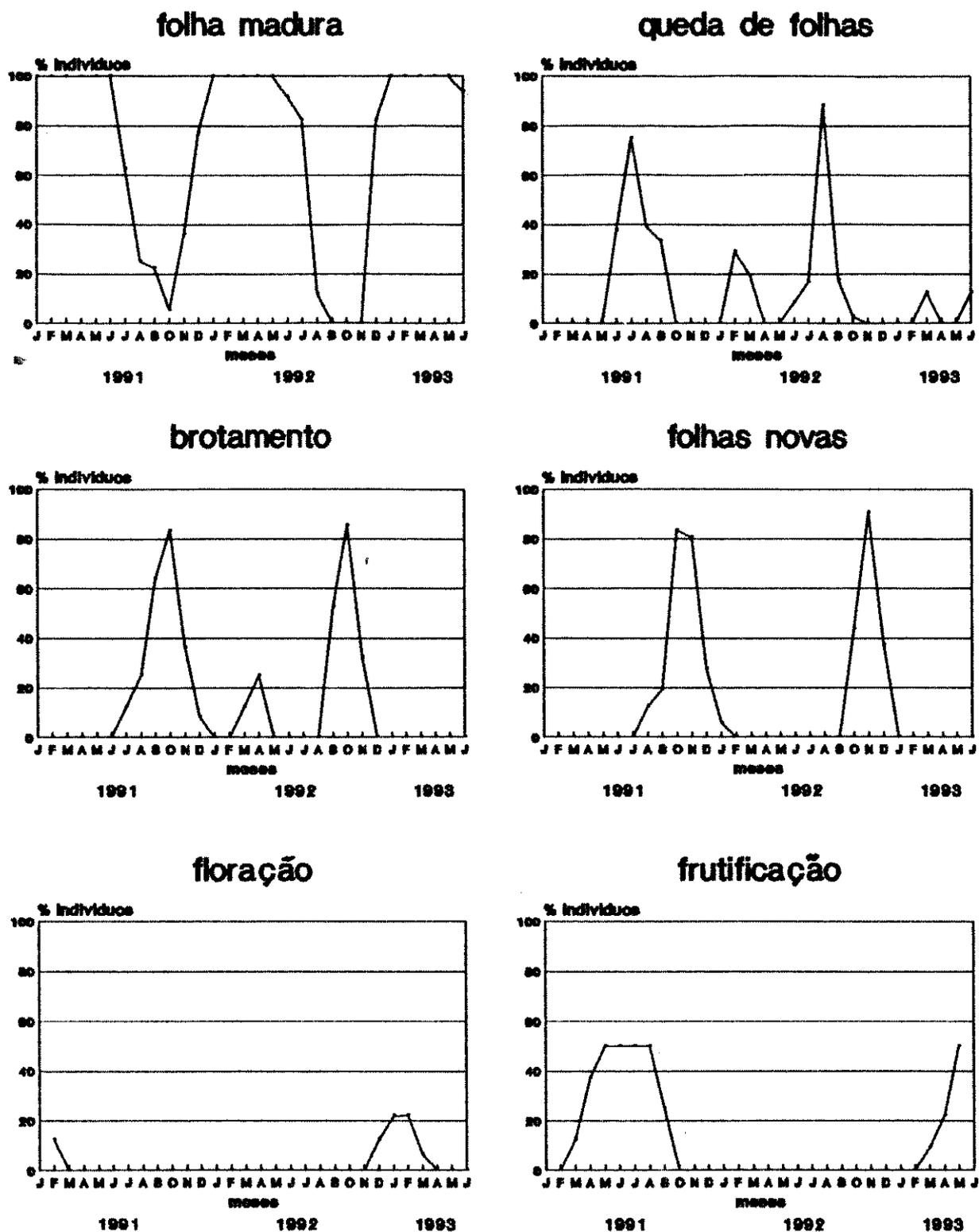


Figura 1-2. Fenograma para *Copaifera langsdorffii* Desf. durante o período de fevereiro de 1991 a junho de 1993 na Reserva de Santa Genebra.

Tabela 1-1. Acompanhamento fenológico da população de *Copaifera langsdorffii* Desf (Caesalpiniaceae) na Reserva de Santa Genebra. (continua)

legenda:

- +++++++ folhas maduras                   ----- perda de folhas
  - \*\*\*\*\* brotamento                    0-0-0-0- folhas novas
  - ===== botões                        \*-\*-\*-\*- flores abertas
  - xxxxxxx frutos verdes                XXXXXXXXX frutos maduros
- # Indivíduos que foram acompanhados a partir de fevereiro de 1991

IND	1991												1992												1993			
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	
1																												
2																												
3																												
4																												
5																												
6																												

XXXX





Tabela 1-1. Acompanhamento fenológico da população de *Copaifera langsdorffii* Desf (Caesalpinaceae) na Reserva de Santa Genebra. (continuação)

legenda:

+++++++ folhas maduras                   ----- perda de folhas  
 \*\*\*\*\* brotamento                   o-o-o-o- folhas novas  
 ===== botões                       \*-\*-\*- flores abertas  
 xxxxxxxx frutos verdes               XXXXXXXXX frutos maduros

# Indivíduos que foram acompanhados a partir de fevereiro de 1991

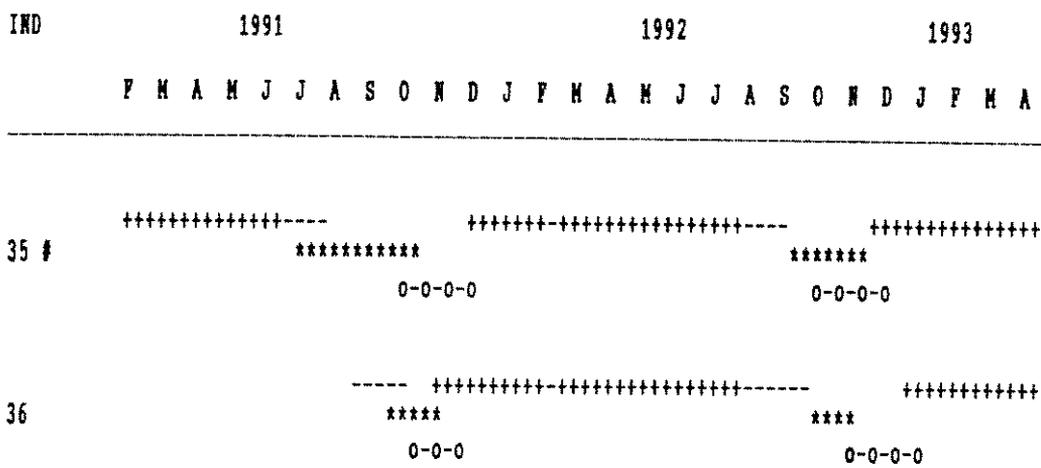
IND	1991			1992			1993								
	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A
21															
				***** *									*****		
				0-0-0									0-0-0-0		
22				*****			*						*****		
				0-0-0									0-0-0-0		
23				****									*****		
				0-0-0-0									0-0-		
24 #				*****									****		
				0-0-0									0-0-0		
				xxxxxxxxxxxxxxxx											
25				*****									*****		
				0-0-0-0									0-0-0-0		
26 #				*****									****		CAIU EM 04/11/92
				0-0-0-0-0									0-0-0		
27				*****									*****		
				0-0-0									0-0-0-0		



Tabela 1-1. Acompanhamento fenológico da população de *Copaifera langsdorffii* Desf (Caesalpinaceae) na Reserva de Santa Genebra. (final)

legenda:

+++++++ folhas maduras                   ----- perda de folhas  
 \*\*\*\*\* brotamento                   0-0-0-0- folhas novas  
 ===== botões                       \*-\*-\*-\* flores abertas  
 xxxxxxxx frutos verdes                XXXXXXXXX frutos maduros  
 # Indivíduos que foram acompanhados a partir de fevereiro de 1991



Os frutos se desenvolveram durante a estação seca e, ao final deste período, ocorreu a deiscência e dispersão das sementes. No início da estação chuvosa praticamente todos os frutos já não possuíam mais sementes, podendo ficar as valvas presas a árvore mãe por vários meses. Como esta fenofase é relativamente longa, vários indivíduos frutificam em períodos que se sobrepõem. O tempo médio de desenvolvimento dos frutos até a dispersão das sementes foi de 129,32 dias (+/- 15,43). Foi possível encontrar frutos maduros em cada indivíduo observado por um período médio de 45 dias (+/- 3,54). Portanto pode-se considerar que todos os indivíduos frutificam praticamente ao mesmo tempo. Entre os meses de julho e setembro existiam diferentes quantidades de frutos maduros em todos os indivíduos que frutificaram. Alguns indivíduos como os n<sup>os</sup> 6, 9, 19, 24, 29 e 30 frutificaram em anos consecutivos: 1990 e 1991 (Tabela 1-2). A maioria dos indivíduos frutificou apenas uma única vez durante o período de estudo, e houve até aqueles que não floresceram e ou frutificaram em nenhuma ocasião (Tabela 1-2). Apenas o indivíduo n<sup>o</sup> 6 apresentou três eventos de frutificação durante o período observado. Nos anos de 1989 e 1992 nenhum indivíduo observado frutificou (Tabela 1-2).

## DISCUSSÃO

O principal fator abiótico que influencia os padrões fenológicos nas florestas tropicais é o regime de chuvas (Opler et al. 1976, Augspurger 1980, Reich & Borchert 1984). Além da precipitação, fatores como fotoperíodo e temperatura podem induzir e/ou regular o crescimento e reprodução das plantas (Frankie et al. 1974b, Opler et al. 1976, Longman & Jenik 1987).

O ritmo fenológico apresentado por *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra foi semelhante ao encontrado por Matthes (1980) para esta espécie em outra floresta semidecídua em Campinas: a queda de folhas ocorreu no final da

Tabela 1-2. Eventos reprodutivos dos indivíduos de *Copaifera langsdorffii* durante os anos de estudo (Informações complementares para 1989/1990 foram fornecidas por L. P. Morellato).

IND	1989	1990	1991	1992	1993
1		fr	-	-	fr
2			-	-	fr
3			-	-	-
4		fr	-	+	+
5			-	-	fr
6		fr	fr	-	fr
7			-	-	fr
8			-	+	+
9		fr	fr	+	+
10		-	-	-	-
11			-	-	fr
12			-	-	-
13			-	-	fr
14			fr	-	-
15			-	-	-
16		fr	-	-	fr
17		-	-	-	-
18		-	-	-	-
19	-	fr	fr	-	-
20	-	fr	-	-	-
21		fr	-	-	-
22			-	-	-
23	-	fr	-	-	-
24	-	fr	fr	-	-
25	-	fr	-	-	-
26		-	-	-	+
27		-	-	-	-
28			-	-	-
29		fr	fr	-	-
30	-	fr	fr	-	-
31		-	fr	-	-
32			-	-	-
33	-	fr	-	-	-
34			fr	-	-
35	-	fr	-	-	-
36		-	-	-	-

obs: espaços em branco indicam ausência de informação.

fr ocorrência de frutificação.

- não ocorrência de frutificação.

+ indivíduos que caíram e ou morreram durante o período de estudo.

estação seca, o brotamento no início da estação chuvosa e o desenvolvimento dos frutos se deu durante a estação seca, sendo o período de dispersão em julho-agosto, que é o final desta estação.

A queda de folhas de *Copaifera langsdorffii* ocorreu no final da estação seca para todos indivíduos observados, assim como ocorre para a maioria das espécies da Reserva de Santa Genebra (veja Morellato 1991). Nos trópicos o pico de queda de folhas também tem sido observado nos meses mais secos do ano (Frankie et al. 1974a, Fournier 1976, Morellato et al. 1989).

Vários fatores ambientais podem estimular a abscisão foliar, especialmente o estresse hídrico e a deficiência de Nitrogênio (Salisbury & Ross 1978), além da idade da folha (Oosting 1956). Morellato (1991) considera que o principal fator indutor da queda de folhas na Reserva de Santa Genebra é a disponibilidade de água. De acordo com Matthes (1980), em seu estudo no Bosque dos Jequitibás, a diminuição da temperatura, do comprimento do dia, e a baixa umidade estimulam a queda de folhas para a maioria das espécies. Martins (1982), estudando uma floresta mesófila semidecídua em Santa Rita do Passa Quatro (SP), sugere que fatores hídricos e térmicos regulam a estratégia foliar de diferentes espécies. Segundo Alvim (1964), a queda de folhas ocorre com a diminuição do fotoperíodo. Na Reserva de Santa Genebra a diminuição do fotoperíodo e temperatura que ocorre no inverno não deve ser um importante estímulo indutor da queda de folhas para copaíba, já que durante meses de verão (fevereiro e março, Figura 1-2) alguns indivíduos perderam folhas em função da repentina diminuição das chuvas observada naquele período. Os indivíduos n<sup>os</sup>: 4, 5, 29, 30 e 31 não apresentaram queda de folhas em fevereiro/março, provavelmente por estarem estabelecidos em áreas mais baixas da Reserva, onde a disponibilidade de água é maior, estando sujeitos a menor estresse hídrico. No ano de 1991, embora tenha ocorrido uma pequena diminuição na precipitação total durante este mês (veja Figura 1-1), não

foi observado queda de folhas em nenhum indivíduo (Figura 1-2). Este fato sugere que a redução da pluviosidade neste período não tenha sido suficiente para estimular a abscisão foliar e corrobora a hipótese do estresse hídrico como fator indutor da queda de folhas para *C. langsdorffii*. Koriba (1958 apud Morellato et al. 1989) cita várias espécies que perdem folhas após curtos períodos de deficiência d'água até três vezes ao ano.

O brotamento de *C. langsdorffii* foi o evento fenológico com maior sincronia entre os indivíduos da população. Ocorreu nos meses de setembro e outubro que correspondem ao início da estação chuvosa. Neste mesmo período do ano Morellato (1991) observou o pico de espécies em brotamento na Reserva de Santa Genebra. Este padrão foi encontrado em outras florestas tropicais (Frankie et al. 1974a, Fournier 1976, Matthes 1980, Morellato et al. 1989). Segundo Longman & Jenik (1987) a tendência de um fluxo sazonal de folhas novas é um traço característico das florestas tropicais sazonais e tem aparecido como a fenofase mais marcante nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil (Matthes 1980, Morellato et al. 1989). Borchert (1973) e Alvim & Alvim (1978) demonstraram que potencial interno de água é um fator diretamente relacionado com ritmos de crescimento. Wareing (1956 apud Morellato et al. 1989) mostrou que pequenas quantidades de água podem quebrar a dormência dos ramos. Morellato (1991) considera que a precipitação após período de estresse hídrico foi o principal fator de indução do brotamento para a maioria das espécies na Reserva de Santa Genebra e provavelmente também estimula o brotamento da copaíba.

A floração de *Copaifera langsdorffii* ocorreu na estação chuvosa, padrão que tem sido observado para muitas das espécies arbóreas do sudeste do Brasil (Matthes 1980, Morellato et al. 1989, Morellato 1991). Grande parte das espécies floresce no início da estação úmida, nos meses de outubro-novembro (Matthes 1980, Morellato et al. 1989, Morellato 1991). Como esta fase fenológica não

apresentou regularidade a nível individual nem populacional, e no ano de 1992 não ocorreu floração de nenhum indivíduo, não foi possível relacionar este evento com fatores ambientais. Aparentemente os fatores que induzem a floração devem estar inseridos num contexto mais amplo, relacionados com "fatores finais" que refletem as interações bióticas, como competição por polinizadores, saciação de predadores entre outros e possivelmente alocação de recursos dentro da planta.

A frutificação foi irregular durante os anos de estudo. Observações fenológicas de anos anteriores sugerem que na Reserva de Santa Genebra *C. langsdorffii* apresenta um padrão de frutificação supranual, com anos de intensa produção de frutos seguidos por anos de pouca ou nenhuma produção. Leite e Salomão (1992) citam a existência de um padrão bi ou trienal na produção de sementes de *C. langsdorffii* no Distrito Federal. Santos (1991) também refere-se a ocorrência de padrões supranuais de frutificação em áreas de cerrado do estado de São Paulo para esta espécie. Este padrão parece ser comum para o gênero *Copaifera*. Segundo Alencar (1984), *C. multijuga* apresenta um padrão bienal de frutificação na Amazônia. Ramírez (1978) também verificou a ocorrência de períodos de frutificação massiva, seguidos de anos de pouca ou mesmo de ausência de frutificação para *C. pubiflora* na Venezuela.

Na Santa Genebra os frutos de *C. langsdorffii* apresentaram-se maduros e disponíveis para agentes dispersores ao final da estação seca. A maturação dos frutos pouco antes da estação chuvosa ou ao final da estação seca teria a vantagem de proporcionar para as sementes, máxima chance de germinação devido a umidade (Fournier & Salas 1966). Além disso, as plântulas poderiam desenvolver o sistema radicular durante a estação de chuvas, antes de ser submetida ao estresse hídrico da estação seca subsequente (Janzen 1967, Fournier et al. 1976). Gautier-Hion (1990) observou que frutos deiscentes tendiam a amadurecer no final da estação seca, quando as condições atmosféricas poderiam favorecer a deiscência da

parede do fruto. Janzen (1975b) propõe que os padrões de frutificação de espécies zoocóricas, por dependerem de animais para a disseminação de seus diásporos, estão sob forte pressão seletiva dos seus dispersores. Morellato (1991) observou na Reserva de Santa Genebra que as espécies que possuem frutos dispersos por aves (inclusive copaíba) frutificam de forma seqüencial ao longo do ano. Estas observações concordam com a hipótese de que espécies utilizando o mesmo grupo de dispersores, poderiam deslocar seus períodos de frutificação de forma a minimizar a competição por dispersores (Snow 1965, Gautier-Hion 1990, Marinho-Filho 1991). Segundo Galetti (1992) este padrão é um fenômeno biologicamente importante para manutenção de frugívoros dispersores de sementes na Reserva de Santa Genebra.

As diferenças na produção de frutos, apresentadas pelos indivíduos nos diferentes anos, nitidamente não estão associadas somente aos eventos climáticos. Fatores endógenos (veja Borchert 1983) ou fatores evolutivos, relacionados a dispersores (veja Capítulo 2) e predadores de sementes (veja Capítulo 3), devem ser os principais condicionantes do padrão de frutificação apresentado por *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra.

## **Capítulo 2**

### **Dispersão de sementes da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Caesalpiniaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra**

## INTRODUÇÃO

Uma das características mais marcantes das florestas tropicais é a ocorrência de plantas que produzem frutos capazes de atrair animais vertebrados, como aves e mamíferos, para dispersar suas sementes (Frankie et al. 1974a, McKey 1975, Janzen 1983). Algumas plantas tiram vantagem da alta diversidade de animais nos trópicos, utilizando estratégias adaptativas na morfologia e apresentação dos frutos (Pijl 1982) as quais possibilitam a atração da maior variedade de dispersores possível (Snow 1971).

A alta fecundidade de plantas que produzem grandes quantidades de frutos de baixa qualidade nutricional tem sido associada à adaptações para atração de uma grande variedade de agentes dispersores. Por outro lado, plantas que produzem frutos de melhor qualidade aumentam as probabilidades de dispersão por atrair um grupo seletivo de dispersores especialistas (McKey 1975).

Os frutos de *Copaifera langsdorffii* Desf têm sido associados à dispersão ornitocórica devido seus caracteres morfológicos (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Crestana & Beltrati 1988). Os únicos registros relativos a frugivoria por aves nesta leguminosa provavelmente são os de Kuhlmann & Kuhn (1947) que citam "sabiás e outras aves", e os de Motta-Junior & Lombardi (1990), que apresentam uma lista de 13 espécies de aves que utilizam os frutos de copaíba numa área de transição entre cerrado e mata de galeria em São Carlos, SP.

No presente estudo são abordados aspectos quantitativos e qualitativos da frugivoria em *Copaifera langsdorffii*, com o objetivo de determinar quais são as estratégias adaptativas envolvidas na dispersão de suas sementes.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, (22°49'45"S e 47°06'33"W). O clima da região é marcadamente sazonal apresentando um inverno seco (abril-setembro) e um verão chuvoso (outubro-março) (Sazima, 1988). Pelo sistema de Holdridge (1967), a vegetação da área pode ser classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana. A vegetação da Reserva foi descrita detalhadamente por Morellato (1991).

Os frugívoros mais comuns da Reserva são pequenas aves (cerca de 200 espécies, estando ausentes grandes aves frugívoras como Cotingidae, Trogonidae e Cracidae veja Willis 1979, Silva et al. 1992) e alguns mamíferos diurnos como o bugio (*Alouatta fusca*), o macaco-prego (*Cebus apella*) e o esquilo (*Sciurus ingrami*) (veja Galetti 1992). Entre os frugívoros noturnos os gambás (*Didelphis* spp) e o morcego (*Artibeus lituratus*) são os mais comuns. A fauna de pequenos roedores é pouco conhecida (Galetti 1992).

### Metodologia

#### Estimativa de produtividade

Em fevereiro de 1990, foram escolhidas oito árvores, dentre aquelas em estágio de floração, para estimar a quantidade de frutos produzidos. Considerando a arquitetura e formato da copa, foram tomadas medidas do diâmetro (quando a projeção das bordas da copa, sobre o solo, assemelhava-se a uma circunferência) ou do diâmetro máximo e mínimo (para o formato de elipse), a fim de estimar a área de cobertura da mesma. Essa área foi dividida em 4 quadrantes centrados no tronco. Sob a copa de cada indivíduo escolhido foram colocados a distâncias aleatórias 4 coletores, um por quadrante. Os receptores foram construídos com madeira, tendo área de 1 m<sup>2</sup> por 15 cm de altura, fundo de tela de nylon e pés a 20

cm de altura do solo para tentar minimizar os problemas de predação pós dispersão de sementes. Dessa forma a área total amostrada sob cada indivíduo foi de 4 m<sup>2</sup>. A produtividade individual foi estimada numa relação direta com o tamanho da copa através da seguinte fórmula:

$$P_i = \frac{A_i(m^2) \times Fc_i}{4 (m^2)}$$

onde:  $P_i$  = Produtividade do indivíduo i.  
 $A_i$  = Área da copa do indivíduo i em m<sup>2</sup>.  
 $Fc_i$  = Total de frutos encontrados nos coletores sob o indivíduo i.

O tamanho dos coletores foi baseado em trabalhos de produtividade primária de florestas tropicais (Proctor 1983, Pagano 1985, Morellato 1992) e em estudos de dispersão de sementes (Zasada & Densmore 1979, Howe 1980, Jackson 1981).

Nos meses de frutificação os coletores foram limpos regularmente a cada quinze dias. O material coletado era transferido para sacos de papel devidamente etiquetados e levado para o laboratório do Depto de Botânica UNICAMP. Sempre que o material encontrava-se úmido ou molhado era deixado secando à sombra por 2 dias. Após essa secagem o material era triado, conservando-se somente frutos (sementes, arilos e valvas), íntegros ou não, desprezando-se folhas e ramos. Em seguida os frutos eram contados, pesados e armazenados. O fruto de copaíba possui apenas uma única semente, raramente ocorrem duas, assim o número de sementes removidas pode ser estimado pela seguinte fórmula:

$$Sr = \frac{nV}{2} - nS$$

onde:  $Sr$  = total de sementes removidas  
 $nV$  = número de valvas  
 $nS$  = número de sementes encontradas nos coletores.

Apenas formigas saúvas foram observadas removendo folhas e pequenos ramos do interior dos coletores. Nenhum outro animal foi observado próximo aos coletores durante cerca de 40 horas de observação direta.

No ano de 1991 apenas 2 indivíduos dentre 36 acompanhados frutificaram massivamente. Sob a copa de cada indivíduo foram colocados 8 coletores, e para o cálculo da produtividade o denominador da fórmula foi alterado de 4 para 8 (m<sup>2</sup>).

### **Distribuição de sementes.**

Para verificar a distribuição de sementes no solo após o final da frutificação foi utilizado o método de transecto adaptado de Ramírez (1978). Este autor utilizou apenas um transecto sob cada árvore estudada, entretanto a fim de evitar possíveis desvios na amostragem devido a fatores como arquitetura da copa ou maior produção de frutos localizada em determinados ramos, foram montados três transectos de 1 m de largura por 20 m de comprimento, distantes entre si 120°, sob os 2 indivíduos que frutificaram em 1991 (Figura 2-1). Cada transecto foi subdividido em classes de distâncias (0-1 m, 1-2 m, 2-3 m,..., 19-20 m) em relação ao tronco. Uma área menor (50 cm x 50 cm) dentro de cada intervalo de distância foi delimitada para contagem do número de sementes. As sementes foram colocadas em sacos de papel, devidamente etiquetados e levadas para o laboratório onde foram contadas e pesadas (peso fresco).

### **Testes de germinação**

Para os experimentos de germinação realizados em 1990, em condições de laboratório, foram utilizadas caixas quadradas de 15 x 15 cm de acrílico (gerbox) forradas com uma camada fina de algodão e papel de filtro, umedecidos com água destilada e uma solução de Micostatin 10% para minimizar a proliferação de fungos (I. Válio com. pess.). Estes experimentos foram conduzidos em câmaras de

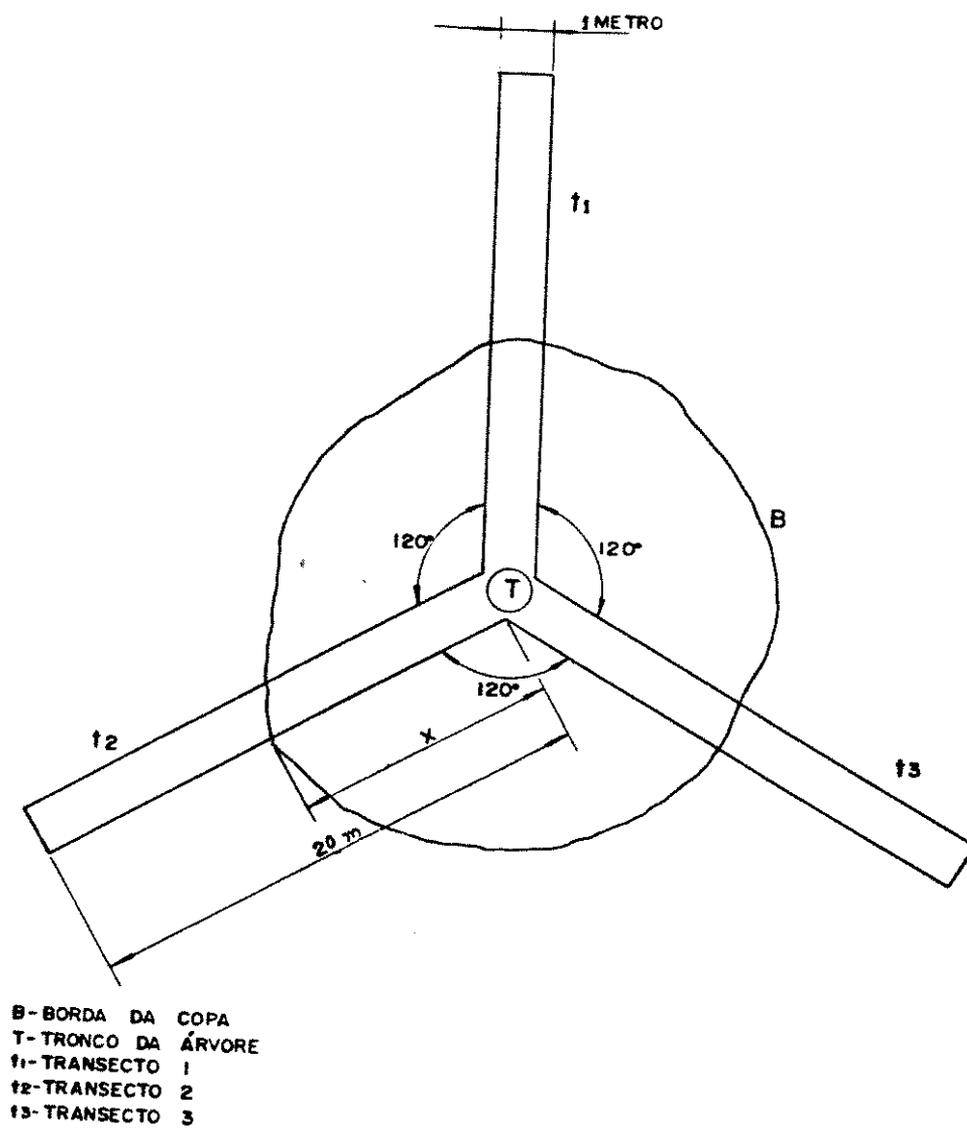


Figura 2-1. Posição dos três transectos instalados sob cada indivíduo adulto de *Copaifera langsdorffii* Desf. amostrado no ano de 1991.

germinação FANEM B.O.D. 347 - G, mantidas a temperatura constante de 25° C.

As sementes utilizadas foram divididas em três categorias:

- \* sementes "com arilo": obtidas diretamente de frutos maduros, ainda na copa da árvore;
- \* sementes "sem arilo": coletadas no chão da mata sob a copa de indivíduos adultos;
- \* sementes encontradas nas fezes de bugios.

Todas sementes foram tratadas com hipoclorito de sódio 4% durante 15 minutos, e lavadas com água corrente em abundância, visando minimizar a proliferação de fungos. Este tratamento foi feito em câmara escura com luz verde de segurança, para evitar o efeito da luz durante a montagem do teste de germinação no escuro (Moreira, 1987).

Para verificar o efeito da luz na germinação, as sementes "sem arilo", coletadas no chão da mata, foram submetidas a dois tratamentos. No primeiro 10 caixas (gerbox) com 10 sementes cada, foram submetidas a luz fluorescente branca contínua (20 watts/cm<sup>2</sup>) e no segundo 10 placas com 10 sementes foram mantidas dentro de três sacos de plástico preto para evitar a ação da luz.

Para verificar uma possível interferência do arilo sobre a germinação, 53 sementes "com arilo", coletadas diretamente de frutos maduros ainda na copa, foram colocadas para germinar em gerbox com algodão e papel de filtro sob condições de iluminação constante e temperatura de 25° C.

Por fim, 23 sementes obtidas nas fezes dos bugios foram submetidas à germinação, sob as mesmas condições do experimento anterior, com o propósito de avaliar o efeito da passagem pelo tubo digestivo destes animais.

Foram consideradas germinadas sementes que apresentavam protrusão da radícula (Moreira, 1987).

Em 1991, foram feitos experimentos de germinação na casa de vegetação do Depto de Fisiologia Vegetal da UNICAMP. No final do mês de agosto, foram coletadas 200 sementes sem arilo sob a copa dos indivíduos que frutificaram. As sementes foram colocadas para germinar em bandejas com vermiculita e submetidas a condições de luz e temperatura naturais.

#### **Teste de longevidade das sementes.**

Para testar a longevidade das sementes em condições naturais, 20 lotes, de 25 sementes cada (todas sem arilo e coletadas sob os indivíduos adultos) foram acondicionadas em saquinhos de malha de nylon de 10 x 10 cm. Estes saquinhos foram deixados na Reserva de Santa Genebra, sob o folheto, em baixo de um indivíduo adulto de copaíba. Mensalmente 4 saquinhos eram retirados da mata e abertos para contagem das sementes que permaneciam viáveis. A viabilidade das sementes foi testada com tetrazolium (Felippe et al., 1983). Estas contagens foram realizadas durante 5 meses.

#### **Observação e identificação dos animais visitantes dos frutos**

Os animais que visitaram os frutos foram observados visualmente com auxílio de binóculos 8 x 35 mm em dias não consecutivos durante os meses de frutificação. Cinco árvores foram observadas durante a manhã (06:30 a 11:30 totalizando 52 horas de observação) e à tarde (14:30 a 17:30, totalizando 35 horas), registrando-se as espécies de aves e mamíferos bem como o número de indivíduos visitando e o tempo de duração das visitas. Semanalmente foi percorrida a trilha ao redor da Reserva, de onde se pode visualizar vários indivíduos da população de *Copaifera langsdorffii*, para anotar os animais visitantes. Cada vez que uma espécie era observada consumindo os frutos um registro de alimentação ("feeding bout") era anotado.

Durante duas noites (19:00 a 22:30) dois indivíduos de pequeno porte (cerca de 5 metros de altura) que estavam em frutificação foram observados para identificação de visitantes noturnos. Todos os animais foram identificados no campo, sem necessidade de captura.

## RESULTADOS

### Descrição do fruto

Os frutos ficam dispostos em panículas nas extremidades dos ramos, principalmente na parte externa da copa, havendo maior número próximo à borda. No final de março/início de abril, cerca de 45 dias após a antese, os frutos imaturos já apresentam o tamanho e forma final mas a deiscência só ocorre em junho ou mais tarde (Tabela 1-1). Muitos frutos imaturos são abortados até o amadurecimento completo. Nas diversas fases do amadurecimento várias colorações podem ser observadas: verde a verde avermelhado e marrom escura. Algumas vezes todos os estádios de maturação são observados simultaneamente no mesmo indivíduo. O fruto maduro é um legume unispermo, geralmente com uma única semente. Apresenta formato subcircular ou obliquamente elíptico, achatado, ápice acuminado, base estipitada e margens sem constrições (Figura 2-2a). Possui valvas deiscentes nas suturas ventral e dorsal, tornando visível a câmara que contém a semente quando o fruto maduro se abre (Figura I-6). O epicarpo é avermelhado na imaturidade e marrom avermelhado a marrom escuro quando maduro, glabro e rugoso. Mesocarpo macio, tornando-se fibroso e duro quando desidrata-se. Endocarpo branco, opaco, não septado (Figura I-6). As dimensões e pesos dos frutos imaturos e maduros estão apresentados na Tabela 2-1.

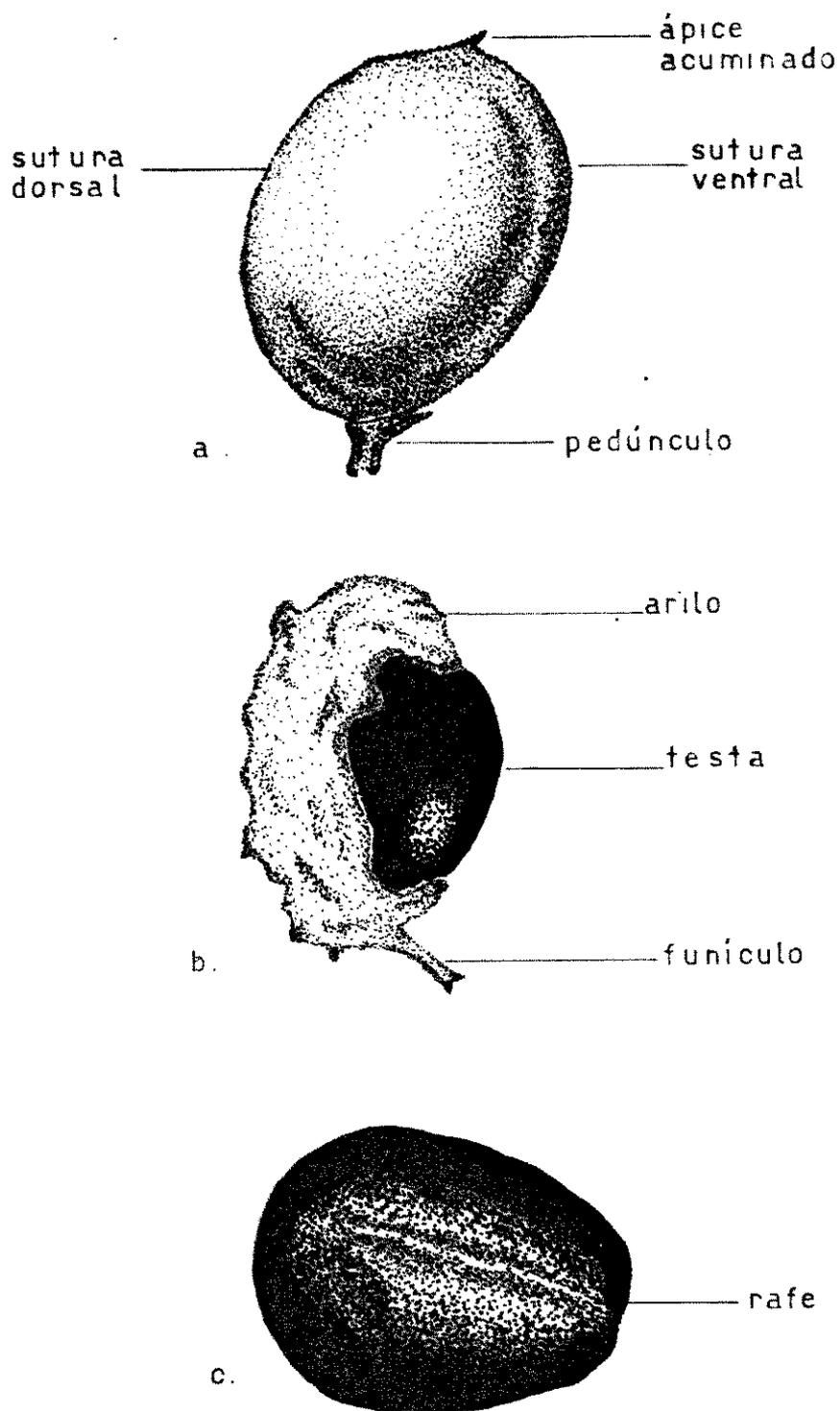


Figura 2-2. Detalhe da morfologia do fruto e semente de *Copaifera langsdorffii* Desf.. a: fruto antes da deiscência; b: semente com arilo; c: semente, notar a linha da rafe.

Tabela 2-1. Valores médios (+/- desvio padrão) para as dimensões (em mm) e peso (em g) dos frutos e sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf. obs. em todos os casos n = 100.

Dimensões	FRUTOS		SEMENTES	
	imaturo	maduro	com arilo	sem arilo
comprimento	24,5 +/- 1,5	23,2 +/- 2,1	-	11,0 +/- 1,3
largura	21,9 +/- 1,9	22,4 +/- 1,7	-	8,7 +/- 0,1
espessura	16,7 +/- 1,5	15,5 +/- 1,6	-	7,5 +/- 5,5
peso	4,2 +/- 0,9	2,3 +/- 1,0	1,3 +/- 0,3	0,6 +/- 0,2

A semente é geralmente de forma elipsóide, levemente achatada. Possui testa negra, brilhante, lisa, com linha da rafe inconspícua do ápice a base da semente (Figuras 2-2b, 2-2c), envolvida parcialmente (3/4) por um arilo amarelo-alaranjado, carnoso (Figura 2-2b), possuindo leve odor de cumarina, o qual prende-se à cápsula através do funículo quando o fruto maduro se abre (Figura I-6).

Na Tabela 2-1 estão apresentadas as dimensões e pesos das sementes maduras. Cerca de 40% do peso total é representado pelo arilo.

#### Produtividade de frutos.

O volume da produção de frutos de *Copaifera langsdorffii* variou de ano para ano e de indivíduo para indivíduo, com falhas na produção em alguns anos mesmo que tenha ocorrido a floração (Tabela 1-1). Excursões realizadas na área, a partir de 1987, permitiram observar as flutuações na produtividade de frutos ocorridas na população de *Copaifera*. Considerando uma escala qualitativa: "-."

ausência de produção, "+" produção discreta e "++" produção intensa teríamos: 1987 (-); 1988 (++); 1989 (-); 1990 (++); 1991 (+); 1992 (-).

No ano de 1990, cerca de 70% dos indivíduos observados frutificaram entre os meses de março e outubro (Tabela 1-2). A produção variou de 298 a 30033 frutos com média de  $8368 \pm 9152$  frutos  $\cdot$  indiv<sup>-1</sup> ou de  $13122 \pm 16557$  g  $\cdot$  indiv<sup>-1</sup>. O pico de produção de frutos a nível populacional ocorreu no mês de julho (Figura 2-3). Entretanto, cada indivíduo apresentou um pico de frutificação diferente (Figura 2-4). No ano de 1991 a frutificação foi bem menos intensa a nível populacional, ocorrendo em apenas 9 indivíduos de 36 observados. A nível individual também foi bem menor, sendo que em apenas dois indivíduos (nº 6 e 9) a frutificação foi considerável e pode ser estimada. Embora os indivíduos 19 e 29 tenham frutificado neste ano, nenhum fruto produzido caiu nos coletores e, por esta razão, não foi possível estimar sua produtividade. Em 1991 o pico de frutificação também ocorreu no mês de julho. A Tabela 2-2 mostra a produção de frutos durante ano de 1990 para 8 indivíduos e em 1991 para 4 indivíduos da população. Para os indivíduos 19 e 29 a produtividade foi menor que  $0,125$  frutos  $\cdot$  m<sup>-2</sup> (mínimo valor estimado com uso de 8 coletores).

### **Distribuição de sementes no solo.**

Ao final da frutificação, em setembro de 1991, a análise da distribuição de sementes no solo foi feita para os dois indivíduos que frutificaram massivamente. Em ambos os casos, nos três transectos, o número de sementes aumentou com a distância do tronco até a borda da copa. Em seguida, este número caiu rapidamente, sendo que muito poucas sementes foram encontradas fora da cobertura da copa (Figura 2-5). É interessante ressaltar que mesmo com um número muito diferente de sementes amostrado em cada transecto a curva de distribuição apresentou, em todos os casos, o mesmo padrão.

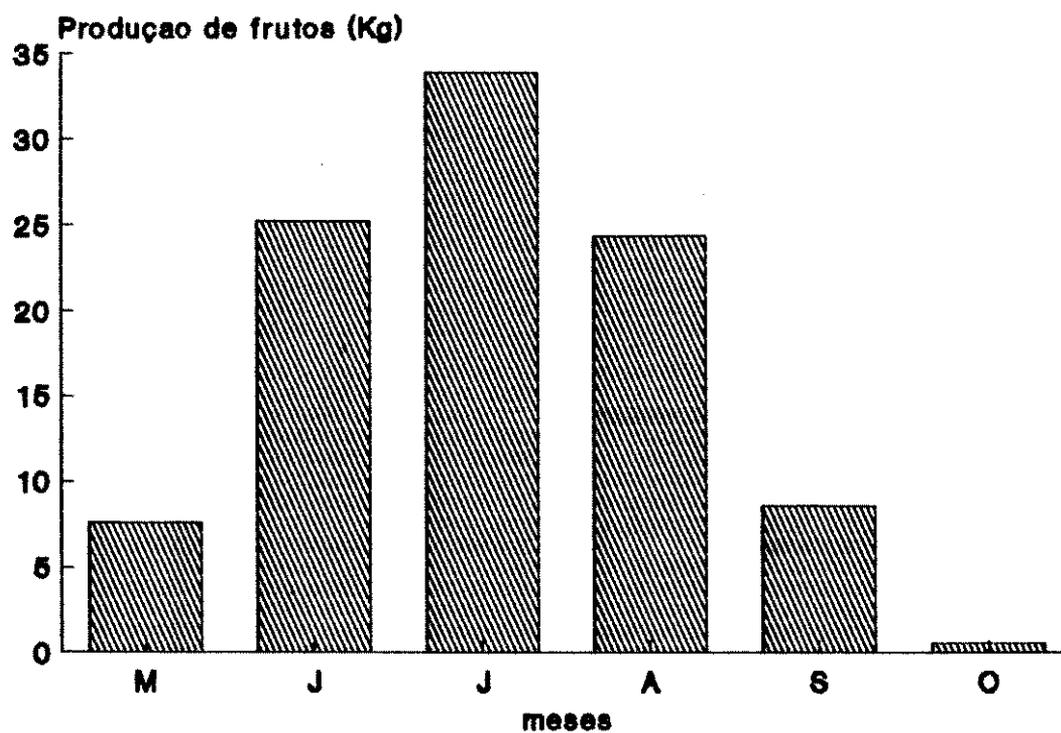
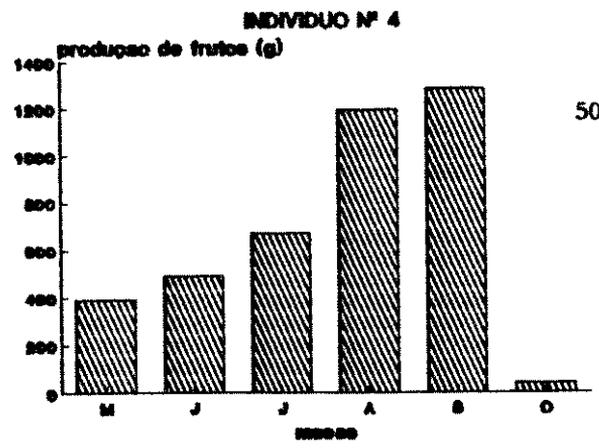
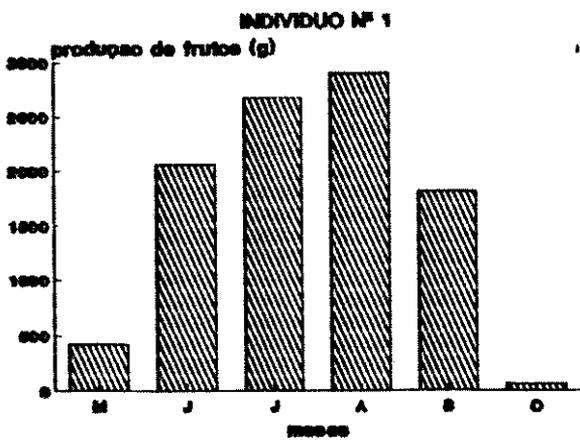


Figura 2-3. Produção total mensal de frutos em oito indivíduos da população de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra, durante o ano de 1990.



50

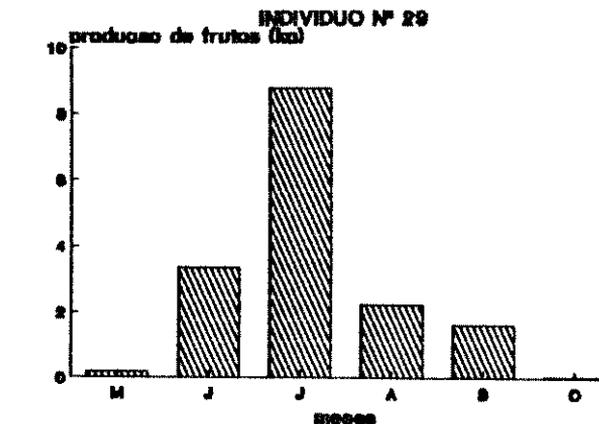
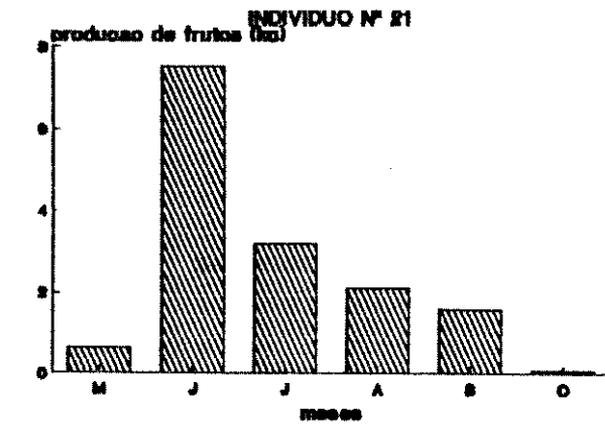
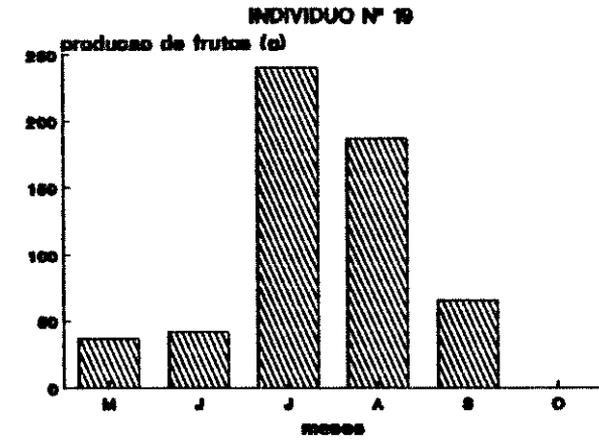
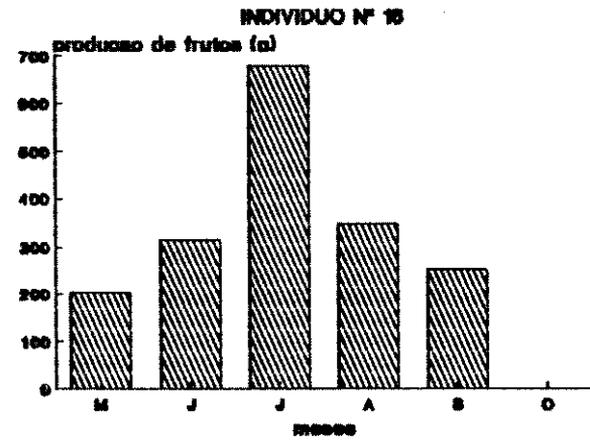
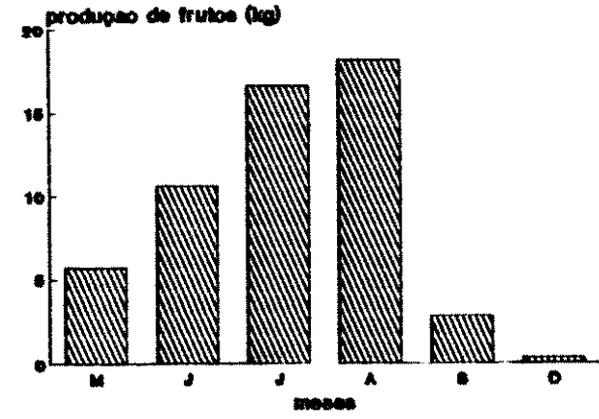
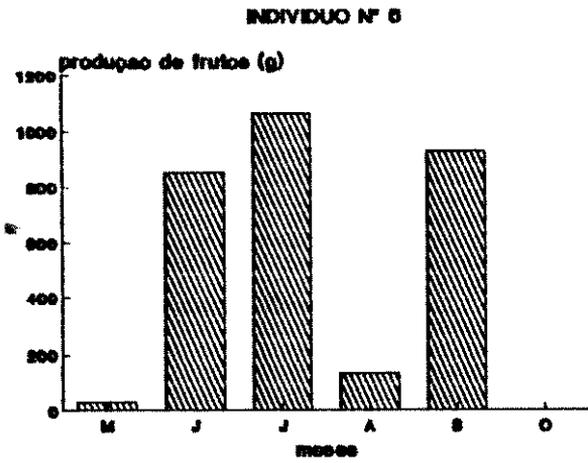
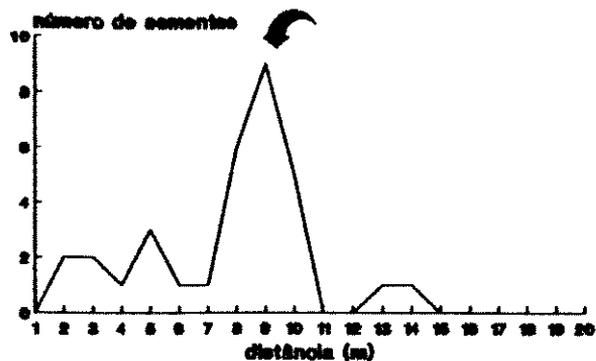
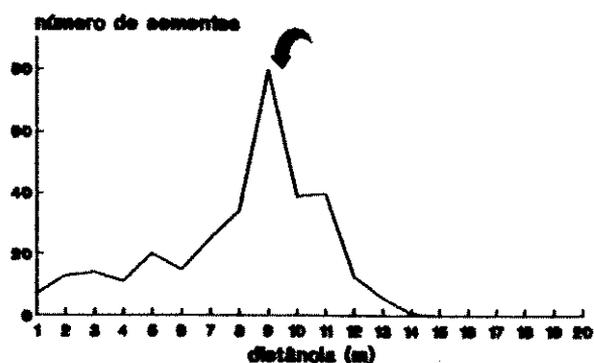


Figura 2-4. Produção de frutos por indivíduo de *Copaifera langsdorffii* estimada entre os meses de maio e outubro de 1990.

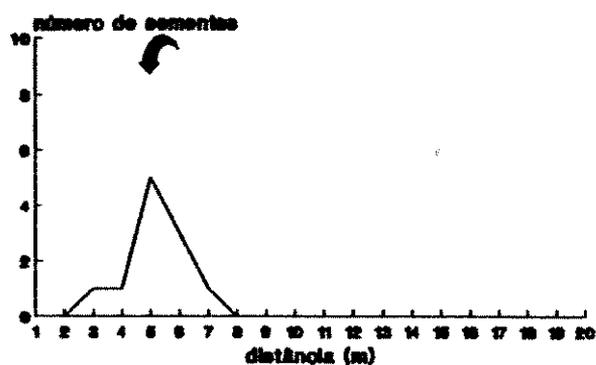
INDIVÍDUO Nº 6  
transecto 1



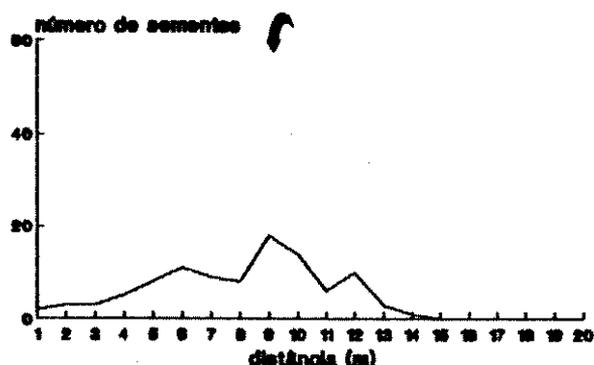
INDIVÍDUO Nº 9  
transecto 1



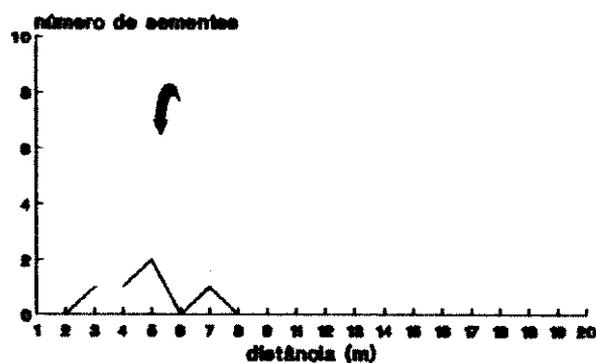
transecto 2



transecto 2



transecto 3



transecto 3

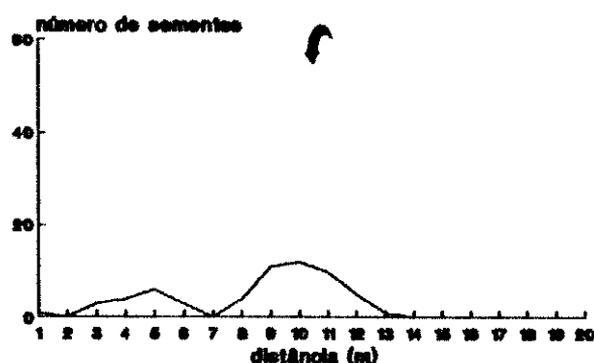


Figura 2-5. Distribuição do número de sementes encontradas no solo em relação ao tronco, após a frutificação de dois indivíduos da população de *Copaifera langsdorffii*, na Reserva de Santa Genebra em 1991. (a seta indica o final da copa).

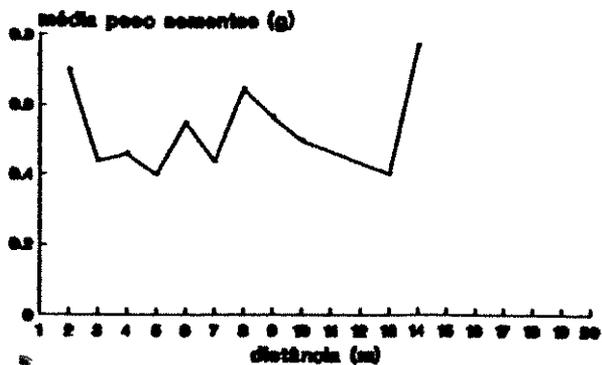
Tabela 2-2. Produção de frutos e número de sementes removidas de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra.

ano	ind	nº de frutos produzidos por indivíduo	nº de sementes removidas por indivíduo	nº de frutos predados pelas maritacas
	1	7429	5222	1346
	4	3147	2729	332
1	6	2526	2448	279
9	9	30335	11178	6321
9	16	1479	1400	0
0	19	298	70	0
	21	10525	7649	998
	29	11210	5699	756
1	6	2949	1466	0
9	9	3517	1180	0
9	19	?	?	0
1	29	?	?	0

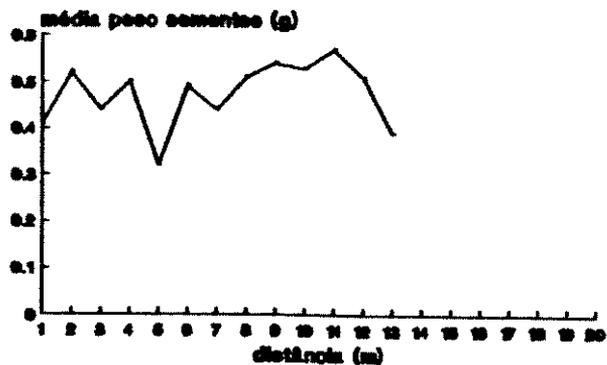
Obs: ? produtividade foi menor que  $0.125/m^2$  (estimativa com uso de 8 coletores).

Para verificar uma possível influência do peso das sementes no padrão de distribuição apresentado, foram tomados os pesos de todas sementes encontradas nos transectos. Não foi encontrado correlação entre as variações de peso e distância, através da matriz de correlação de Pearson, nos transectos amostrados. A Figura 2-6 mostra claramente que a variação da média do peso das sementes é independente da distância.

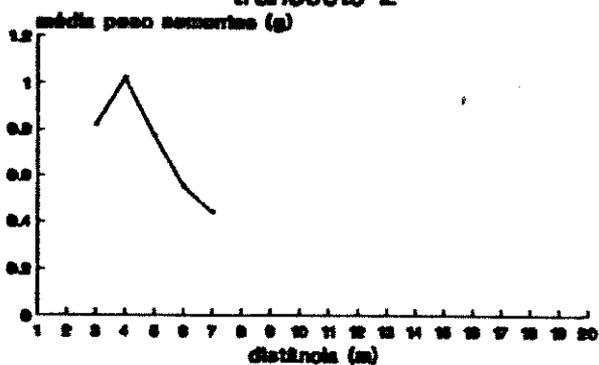
**INDIVIDUO Nº 6**  
transecto 1



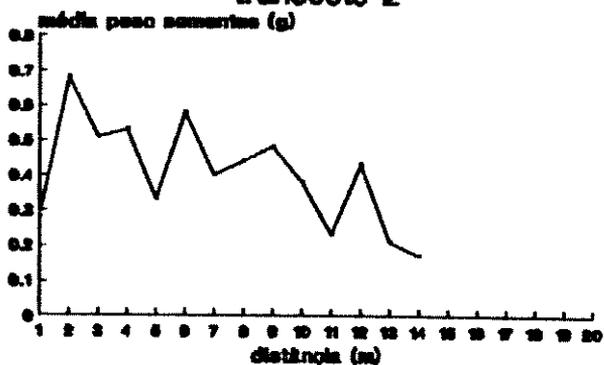
**INDIVIDUO Nº9**  
transecto 1



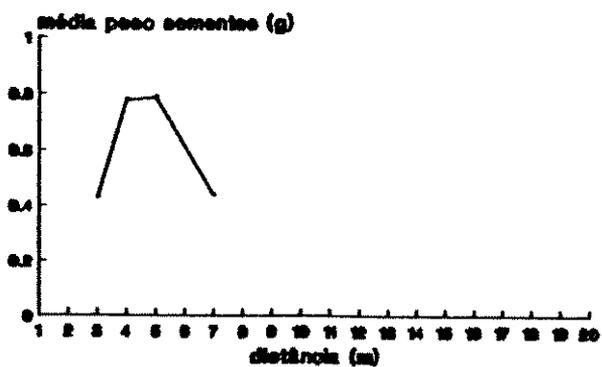
transecto 2



transecto 2



transecto 3



transecto 3

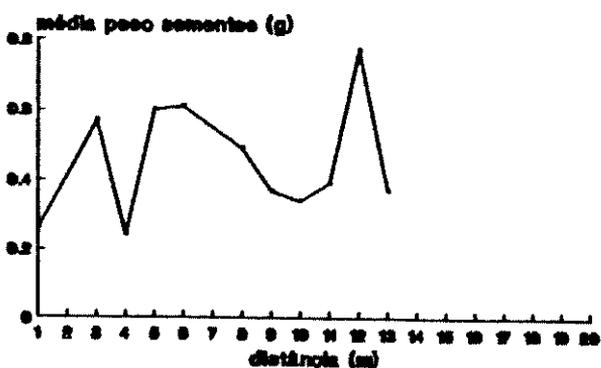


Figura 2-6. Peso médio das sementes encontradas no interior dos transectos em cada classe de distância.

### **Germinação e longevidade.**

No experimento de germinação para verificar o efeito da luz, 91 % das sementes submetidas a luz constante (n=100) e 90% das sementes colocadas no escuro (n=100) germinaram. Não houve diferença significativa (teste-t pareado) entre os tratamentos claro e escuro, indicando que as sementes de *C. langsdorffii* não apresentam fotoblastismo. As sementes tratadas com luz germinaram antes daquelas mantidas no escuro (Figura 2-7a).

No experimento de germinação realizado no ano de 1991 na casa de vegetação, a taxa de germinação foi de apenas 13% (n=200) (Figura 2-7b). Das 26 sementes germinadas somente 9 atingiram o estágio de plântula.

As sementes encontradas nas fezes de bugio (*Alouatta fusca*) apresentaram germinação de 91% (n=23). Entre todos os tratamentos realizados, este foi o que apresentou maior velocidade de germinação, sendo que apenas 20 dias foram necessários para que 21 sementes germinassem (Figura 2-7c). As sementes com arilo praticamente não apresentaram germinação. Em 57 dias de observação apenas 4% das sementes germinaram (n=53), sendo que as demais foram atacadas por fungos, perdendo potencial de germinação.

As sementes de *C. langsdorffii* perderam a viabilidade rapidamente sob condições naturais. Sofreram ataques de patógenos (principalmente fungos) e ação de insetos predadores. A Figura 2-8 mostra a relação da longevidade das sementes durante 4 meses e a parcela percentual de cada agente que provocou danos, causando a inviabilidade das mesmas. No primeiro mês mais de 60% das sementes já haviam sido danificadas. Apenas 8% das sementes germinaram no primeiro mês e 24 % apresentaram viabilidade. No segundo mês, nenhuma semente germinou e apenas 4% apresentaram viabilidade. A fração que aumentou neste mês foi a predação por insetos (69%). No terceiro, quarto e quinto mês as sementes estavam

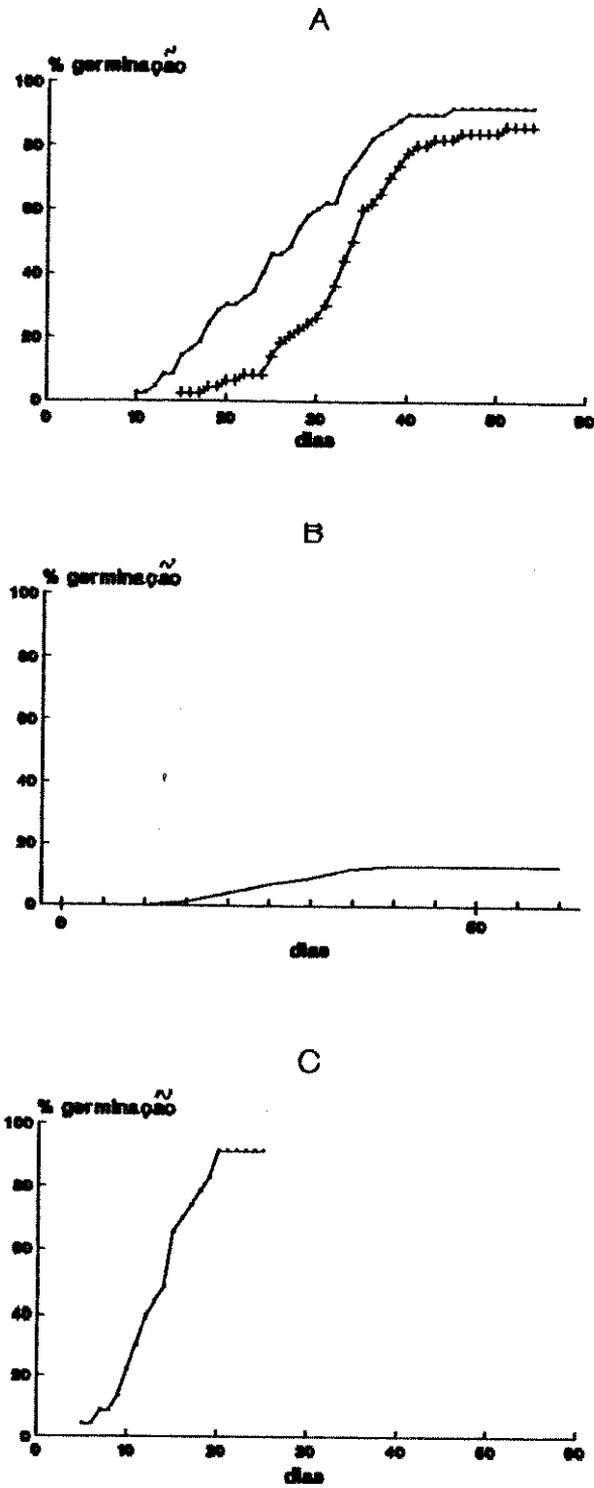


Figura 2-7. Testes de germinação de sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf.  
 a: efeito da luz na germinação: • claro; + escuro. (1990).  
 b: casa de vegetação. (1991).  
 c: sementes encontradas nas fezes dos bugios.

tão deterioradas que não foi possível determinar quanto coube a cada agente destruidor, sendo considerado apenas 100% destruídas ou inviáveis.

### Observação e identificação dos animais visitantes dos frutos

Nove espécies de animais vertebrados foram observadas visitando os frutos de *C. langsdorffii* durante o dia (Tabela 2-3), totalizando 65 registros, ao passo que à noite nenhum visitante foi observado.

Diferenças qualitativas na utilização dos frutos de copaíba permitiram distinguir o papel dos animais que consumiram seus frutos. Dos primatas observados apenas o bugio pode ser considerado dispersor, pois ingeriu as sementes que foram eliminadas ainda viáveis nas fezes (veja

Tabela 2-3. Espécies de animais (mamíferos e aves) que visitam os frutos de *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Nome popular	Família
<i>Cebus apella</i>	macaco-prego	Cebidae
<i>Alouatta fusca</i>	bugio	Cebidae
<i>Pitangus sulphuratus</i>	bem-te-vi	Tyrannidae
<i>Tyrannus melancholicus</i>	siriri	Tyrannidae
<i>Ramphastos toco</i>	tucano	Ramphastidae
<i>Turdus rufiventris</i>	sabiá-laranjeira	Turdidae
<i>Thraupis sayaca</i>	sanhaço	Thraupidae
<i>Dacnis cayana</i>	saí-azul	Thraupidae
<i>Pionus maximiliani</i> 1	maritaca	Psittacidae

1- considerado predador de sementes

experimentos de germinação). O macaco-prego retirava e consumia o arilo derrubando a semente sob a planta mãe. Entre as aves que consumiram os frutos de copaíba são potenciais dispersores os sabiás, bem-te-vis e tucanos. Todos engolem sementes e podem regurgitá-las intactas. As maritacas foram consideradas predadoras de sementes pois trituravam os cotilédones, destruindo a semente. Pássaros como os sanhaços e saís não foram classificados como dispersores, pois retiravam o arilo com o bico e deixavam a semente cair sob a planta mãe.

Em 1990, a partir do mês de abril, quando os frutos ainda estavam imaturos, os primeiros frugívoros que utilizaram este recurso foram as maritacas (*Pionus maximiliani*), consideradas predadores, pois trituravam as sementes com o bico (veja Tabela 2-2 e Capítulo 3).

Nos meses seguintes, com a deiscência dos frutos, o número de espécies observadas visitando os frutos aumentou e a frequência das visitas atingiu o pico no mês de julho, coincidindo com a maior oferta de frutos (Figura 2-3). Neste período, as visitas das aves foram mais frequentes pela manhã e dos primatas no final da tarde. Todos os visitantes consumiam os frutos abertos com a semente exposta. Apenas os macacos-prego foram observados pegando frutos ainda fechados, os quais eram mordidos e abertos para que a semente com arilo fosse retirada. No ano de 1991, com exceção de um registro de alimentação anotado para *Cebus*, os macacos e papagaios não foram observados consumindo frutos de *Copaifera*, sendo que apenas as pequenas aves foram observadas.

Durante o período de estudo, o número de visitas foi maior nas árvores que produziram mais frutos, principalmente os indivíduos 9, 21 e 29, resultando em maior taxa de remoção de frutos (Tabela 2-2).

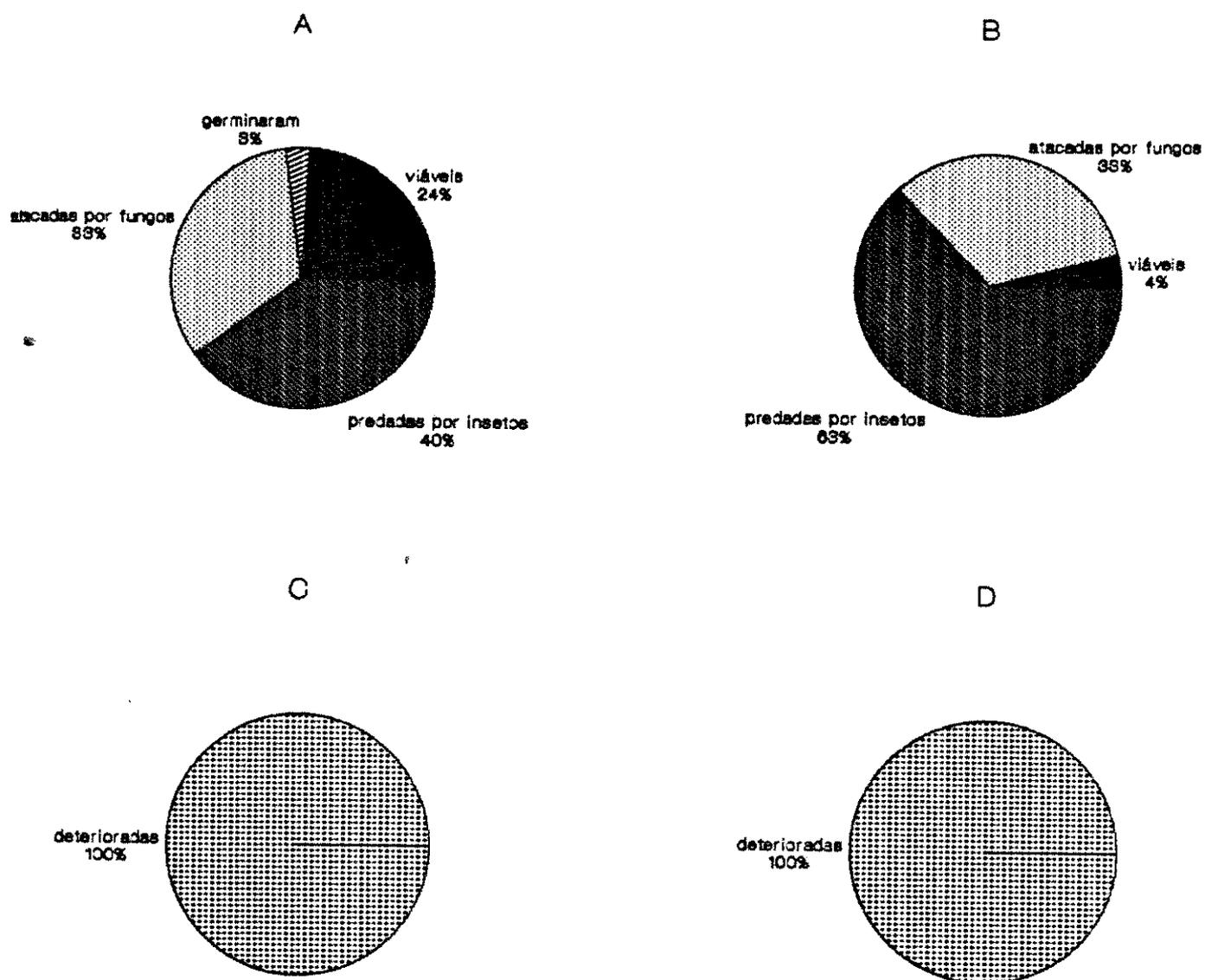


Figura 2-8. Teste de longevidade das sementes de *Copaifera langsdorffii* sob condições naturais, acompanhado por quatro meses na área de estudo. a, b, c e d indicam lotes retirados da mata com 30, 60, 90 e 120 dias respectivamente.

Alguns aspectos do comportamento alimentar de cada espécie são descritos brevemente a seguir:

*Cebus apella* (macaco prego) - Foi o animal observado com maior frequência. Este primata foi visto em grupos de até 17 indivíduos alimentando-se dos frutos de *C. langsdorffii*. Chegaram a permanecer por 30 minutos em uma árvore, consumindo grande quantidade de frutos. *C. apella* demonstrou grande capacidade de manipulação, apanhando o fruto com as mãos e retirando a semente. Em seguida consumia apenas o arilo e descartava a semente sob a copa da árvore mãe. Não foram encontradas sementes nas fezes destes animais na área de estudo. É possível que os macacos-prego possam engolir algumas sementes acidentalmente, mas este comportamento não foi observado.

*Alouatta fusca* (bugio) - Foi o segundo animal observado com maior frequência. Faziam visitas demoradas (cerca de 20 minutos), em grupos de até 4 indivíduos. Pendurados nos galhos, apanhavam os frutos abertos com as mãos ou com a boca e consumiam a semente e o arilo. Frequentemente foram encontradas sementes nas fezes deste macaco, as quais apresentaram mais de 90% de germinação em apenas 20 dias (ver item germinação). Os bugios também utilizaram os brotos e folhas novas de copaíba durante os meses de outubro e novembro.

*Pitangus sulphuratus* (bem-te-vi) - Esta ave é bastante comum na Reserva. Geralmente os bem-te-vis ficam no alto das árvores de onde partem para capturar insetos em vôo. Para consumir os frutos esta espécie usava este mesmo comportamento. Partia de um galho próximo ao fruto, adejava diante do fruto e apanhava a semente com o bico, retornando para o poleiro em seguida. As

sementes neste caso são ingeridas e mais tarde podem ser regurgitadas ou eliminadas junto com as fezes.

*Tyrannus melancholicus* (siriri) - Esta espécie tem o comportamento semelhante ao apresentado pelos bem-te-vis, pegando o fruto em vôo.

*Turdus rufiventris* (sabiá-laranjeira) - Os sabiás são menos freqüentes na Reserva. Esta espécie apanhava as sementes pousada em um ramo próximo aos frutos. Deste local os sabiás conseguiam alcançar os frutos se esticando. Consumiam apenas um fruto na maioria das visitas .

*Ramphastos toco* (tucano) - Os tucanos não são aves residentes na Reserva de Santa Genebra. São comuns em áreas de cerrado, mas têm sido observados em algumas ocasiões na Reserva de Santa Genebra (obs pess, Silva et al., 1992). Este frugívoro especialista foi observado duas vezes consumindo frutos de copaíba. Esta espécie consumiu os frutos pousada em um ramo de forma semelhante ao observado para os sabiás.

*Thraupis sayaca* (sanhaço) e *Dacnis cayana* (saí-azul) - Estas aves apanhavam as sementes pousadas em um ramo ou tiravam pedaços do arilo engolindo-os e desprezando ou deixando cair a semente sob a própria árvore-mãe. As visitas duravam em média 1,5 minutos.

A importância relativa de cada espécie na utilização dos frutos de copaíba como recurso alimentar demonstra que os macacos foram responsáveis pela grande maioria dos frutos consumidos (Figura 2-9). Estes animais foram observados com maior freqüência em visitas de longa duração. Além disso, geralmente um registro de alimentação de uma espécie de ave é representado por um único animal,

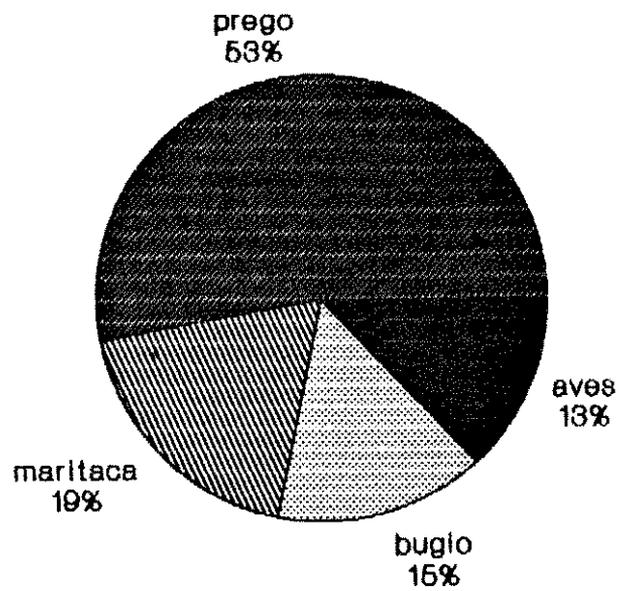


Figura 2-9. Frequência das visitas realizadas pelos frugívoros que consumiram os frutos de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra. (expressa em porcentagem).

enquanto um registro de uma espécie de macaco representa, na maioria das ocasiões, vários animais se alimentando, já que eles vivem em grupos.

## DISCUSSÃO

### **Morfologia do fruto e semente.**

A morfologia do fruto indica a maneira geral pela qual o diásporo é disperso e representa um elemento importante na estratégia reprodutiva das plantas (Renner 1987).

O fruto da copaíba apresenta como atributo morfológico mais evidente cores conspícuas no arilo e semente, as quais são consideradas características típicas de frutos zoocóricos (Snow 1971). Na Reserva de Santa Genebra tanto pássaros quanto macacos utilizaram os frutos de *C. langsdorffii*. As cores laranja e preto contrastantes são bem representadas na síndrome de ornitocoria (sensu Pijl 1982) e, por esta razão, podem atuar como eficiente meio de atração de aves frugívoras (Ridley 1930). Segundo Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1983) o fruto de copaíba apresenta síndrome de dispersão sinzoocórica e endozoocórica, sendo as sementes dispersas principalmente por pássaros. Motta-Junior & Lombardi (1990) confirmaram esta tendência ornitocórica atribuída aos frutos de copaíba. Entretanto outros animais orientados visualmente, e que possuem visão colorida, como primatas (Joly 1985), também podem ser atraídos para este importante recurso alimentar já que o arilo é rico em lipídeos (Crestana & Beltrati 1988).

A morfologia e o tamanho dos frutos, combinados com sua forma de apresentação e distribuição na planta são os principais fatores que selecionam o acesso de animais visitantes, os quais devem possuir morfologia e comportamento adequados para explorá-los (Snow 1971, Howe 1979, Denslow & Moermond 1982, Wheelwright 1985, Levey 1987). Os frutos de copaíba com sementes

relativamente grandes, podem restringir o acesso a pássaros muito pequenos, que muitas vezes utilizam somente o arilo e desprezam as sementes. Na Reserva de Santa Genebra este comportamento foi observado entre os traupídeos (veja animais visitantes dos frutos)

Segundo Harper (1977), o tamanho, forma e peso do fruto ou semente representam uma resposta a suas necessidades de dispersão e estabelecimento. As sementes de *C. langsdorffii* da Reserva de Santa Genebra podem ser consideradas de tamanho mediano (sensu Harper et al. 1970). Entretanto, parece existir uma variação muito grande no tamanho dos frutos desta espécie nas diferentes áreas onde ela ocorre. Sementes coletadas na Reserva Florestal de Linhares, ES, são muito maiores e possuem o dobro do peso (obs. pess.). Laboriau (1963) afirma que as sementes de *C. langsdorffii* podem pesar até 4 gramas. Na Reserva de Santa Genebra as maiores sementes encontradas não pesaram mais que 3 gramas. De qualquer forma, o peso e tamanho das sementes poderia sugerir uma dispersão barocórica (sensu Pijl 1982). Mantovani (1983) trabalhando numa área de cerrado de Mogi-Guaçu, SP, considerou esta espécie autocórica. Laboriau (1963) comenta que no final do inverno, um número fantástico de sementes pode ser encontrado sob as copas das árvores-mãe de *C. langsdorffii*. De fato, na mata de Santa Genebra, o número de sementes encontrado sob a copa dos indivíduos adultos de copaíba após o período de frutificação foi muito grande.

Existem argumentos favoráveis tanto para dispersão zoocórica quanto barocórica. De acordo com Santos (1991), a maioria dos estudos de dispersão são feitos de forma isolada sem considerar o contexto ambiental em que as espécies estão inseridas, as relações com outras espécies, e o destino das sementes após a dispersão, tanto em termos espaciais, como também temporais relacionados às demais fases do ciclo de vida das plantas. Este fato leva muitos autores a diferentes interpretações sobre os mecanismos de dispersão de algumas espécies, inclusive

*Copaifera langsdorffii* (Mantovani 1983, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Motta-Junior & Lombardi 1990). Na Reserva de Santa Genebra, embora a primeira vista, a barocoria pareça importante para copaíba dada a grande quantidade de sementes e plântulas encontradas sob a copa dos indivíduos adultos, quando consideramos a distribuição dos indivíduos adultos pela área (veja capítulo 4), fica evidente que o mecanismo de dispersão mais importante, no tempo e no espaço, é aquele que leva sementes a distâncias maiores, no caso a zoocoria (veja discussão animais visitantes dos frutos).

### **Produção de frutos.**

A mata de Santa Genebra apresentou uma produção de frutos em torno de 300 Kg/ha durante 1988/1989 (Pedroni et al. 1990). Outras florestas semidecíduas do sudeste do Brasil têm apresentado produção de frutos próxima a este valor (Morellato 1992). Entretanto, florestas mais úmidas como na ilha de Barro Colorado e em Cocha Cashu no Peru, têm apresentado índices de produtividade maiores, com mais de 1000 Kg/ha/ano (Leigh & Windsor 1982, Terborgh 1983).

Na Reserva de Santa Genebra a produtividade de frutos da população de *Copaifera langsdorffii* variou muito de ano para ano e entre os indivíduos. Alguns indivíduos tiveram produtividade muito baixa, entre 0,025 e 0,932 Kg (peso seco) numa estação de produção, o que significaria ao redor de 0,05% a 0,3% da produtividade total da mata por ha em 1988/89. Por outro lado, um indivíduo teve uma produção massiva de aproximadamente 27,15 Kg (peso seco) num único período de frutificação, que significaria 9% da produtividade anual da mata por ha. É interessante notar que este indivíduo possui uma área de cobertura de copa de 498 m<sup>2</sup> ou cerca de 5% de 1 ha, neste caso estaria produzindo cerca de 1,5 vezes o esperado para uma área equivalente da Reserva. Estas estimativas demonstram que, no mesmo ano, a produtividade varia muito a nível intraespecífico, e que

fatores etários e genéticos podem estar envolvidos nestas diferenças individuais. A diferença de produtividade entre anos também pode estar relacionada a ocorrência de anos de frutificação intensa, que poderiam representar uma estratégia de escape da predação (veja Capítulo 3) através da saturação e saciação de predadores (Janzen 1970, 1971).

A comparação dos valores de produtividade de frutos de *C. langsdorffii* com a produção total da mata, estimada para os anos de 1988/89, deve ser feita com cautela já que, como foi observado neste estudo, existe muita variação na produtividade de frutos a nível individual no mesmo ano e populacional entre anos. Entretanto a comparação dá uma idéia da importância desta espécie como recurso alimentar para os animais da Reserva nos períodos em que frutifica. O número de sementes produzidas por alguns indivíduos, é como Laboriau (1963) expressa "fantástico", e certamente representa uma fonte de recursos muito importante na dieta de animais frugívoros, já que o arilo é rico em lipídeos (Crestana & Beltrati 1988). Galetti (1992) estudou a dieta de aves e mamíferos na Reserva de Santa Genebra, propôs uma divisão da guilda de frugívoros em predadores de sementes especialistas, predadores de sementes sazonais, dispersores de sementes ocasionais e dispersores de sementes generalistas e especialistas. *Copaifera langsdorffii* foi consumida por vertebrados de todas subguildas determinadas por aquele autor, com exceção do grupo de dispersores ocasionais representado pelo esquilo (*Sciurus ingrami*). Apesar de constar na dieta da maioria dos animais da Reserva, copaíba não pode ser considerada uma espécie chave (sensu Terborgh 1986), pois além de sua irregularidade na produção de frutos, seu período de frutificação se sobrepõe com o de outras espécies (veja Morellato 1991) que são utilizadas por estes animais (veja Galetti 1992).

### **Distribuição de sementes no solo.**

As curvas de distribuição de sementes podem ser analisadas de diferentes formas dependendo da escala considerada. Considerando o tamanho da copa como a primeira escala, as curvas encontradas neste estudo são muito semelhantes às aquelas observadas por outros autores em cerrados e florestas tropicais. Apresenta distribuição leptocúrtica e assimétrica, ou seja muitas sementes próximas ao indivíduo parental e uma queda acentuada deste número com a distância (Janzen et al. 1976, Augspurger 1983b, 1987, Grant 1980, Ramírez & Arroyo 1982, Howe et al. 1985 e Moreira 1987). Entretanto, considerando uma escala métrica de distâncias a partir do tronco sob a copa, estas curvas não são leptocúrticas e assimétricas como foram observadas por aqueles autores. Neste caso um número pequeno de sementes ocorrem próximo ao tronco, aumentando em direção a borda da copa para novamente diminuir com o aumento da distância (Figura 2-5).

De acordo com Ramírez (1978), as curvas de distribuição de sementes no solo são muito influenciadas pela forma e tamanho da copa. Trabalhando com *Copaifera pubiflora* na Venezuela, Ramírez (1978) observou que quando a árvore é jovem sua copa é aberta e aplanada e por debaixo de tais árvores as sementes têm máxima densidade próximo a borda da copa. Por outro lado, quando a árvore é mais velha, a copa se torna mais hemisférica, e neste caso, a máxima densidade de sementes encontra-se próximo ao tronco, diminui com a distância, aumentando novamente próximo a borda da copa. Embora os indivíduos de *C. langsdorffii* estudados na Santa Genebra não sejam árvores jovens, já que têm mais de 20 metros de altura, suas copas se apresentam planas e relativamente abertas influenciando a distribuição de sementes encontrada.

Não houve nenhuma interferência do peso das sementes com relação à curva de distribuição em função do aumento de distância do tronco. A idéia de que sementes mais pesadas caíam a distâncias menores do adulto parental do que

sementes mais leves deve ser descartada (Figura 2-6). Esta observação também descarta outras possíveis fontes de mudanças na curva de dispersão, como uma distribuição preferencial no sentido ou direção predominante dos ventos da região, inclinação do terreno, rotas preferenciais de animais dispersores ou alterações da curva de distribuição por formigas, já que foi encontrado uma distribuição de sementes semelhante nos três transectos amostrados.

### **Germinação e Longevidade das sementes.**

A estratégia de germinação adotada por uma espécie é uma resposta a pressões seletivas bióticas e abióticas (Angevine & Chabot 1979). Um dos fatores mais importantes de uma estratégia de germinação é a presença ou ausência de dormência (Fenner 1985). Embora Rizzini (1971), tenha considerado que as sementes de *C. langsdorffii* apresentam dormência por dureza e impermeabilidade da testa, a estratégia de germinação observada neste estudo indica a ausência de dormência. As sementes germinam no início da estação chuvosa, a partir de sementes recém dispersas na estação seca anterior. O tempo de germinação relativamente curto, determina uma grande concentração de plântulas sob os indivíduos parentais neste período do ano. A germinação logo que começam as primeiras chuvas garante às novas plântulas um suprimento hídrico adequado para seu desenvolvimento inicial (Oliveira 1986), assemelhando-se a síndrome de escape a seca (sensu Angevine & Chabot 1979). Outras espécies como: *Magonia pubescens* (Joly & Felipe 1980), *Kielmeyera coriacea* e *K. speciosa* (Oliveira, 1986) também apresentam esta estratégia para evitar a seca.

A rápida germinação apresentada por *C. langsdorffii* também pode ser importante para minimizar o impacto da ação de fungos e predadores de sementes pós-dispersão, como foi observado por Ramírez (1978) em *Copaifera pubiflora* na Venezuela. De fato, em condições naturais, as sementes tiveram uma curta

longevidade sendo rapidamente deterioradas pela ação de fungos e insetos predadores (Figura 2-8).

É importante ressaltar que no ano de 1991 as sementes de *Copaifera langsdorffii* apresentaram uma taxa de germinação muito inferior aquela observada em 1990 (Figura 2-7). Embora as condições dos experimentos tenham sido diferentes (1990 no laboratório; 1991 na casa de vegetação) é provável que a diferença no sucesso germinativo entre anos se deva a ação intensa de fungos e predadores de sementes observada em 1991 (veja Capítulo 3). Outro dado que confirma esta hipótese é que no campo em 1990 foi observado, embora não tenha sido quantificado, uma alta taxa de germinação resultando num banco de plântulas muito grande, enquanto que em 1991, nas duas árvores que frutificaram, isto não foi observado. É provável que fatores endógenos e/ou genéticos também possam ter influenciado o potencial germinativo das sementes de *C. langsdorffii* naquele ano. Segundo Janzen (1980) algumas espécies de leguminosas têm estratégia reprodutiva bienal, florescendo todos os anos para manter a população de polinizadores, mas produzindo frutos em anos intercalados para escapar da ação de predadores de sementes. Ainda como parte desta estratégia de escape, em determinados anos, a produção de frutos pode ser muito pequena, com a maioria dos frutos sendo abortados ou contendo sementes de baixa qualidade.

A ausência de fotoblastismo apresentado pelas sementes de *C. langsdorffii* é comum em espécies arbóreas florestais e de cerrados. Essa característica permite que as plântulas se estabeleçam sob as copas dos indivíduos adultos (como foi observado neste estudo) mas não impede que também possam colonizar áreas mais abertas e ensolaradas.

### Animais visitantes dos frutos.

Os dois principais consumidores dos frutos de *C. langsdorffii*, macacos-prego e bugios, são bem estudados na Reserva de Santa Genebra. Ambos dependem de uma variedade ampla de alimentos durante o período de frutificação da copaíba. O macaco prego alimenta-se com frutos de 56 espécies, flores de 10 espécies além de ramos, folhas e raízes de 9 espécies de plantas (Galetti & Pedroni no prelo). O bugio utiliza mais de 70% de folhas pertencentes a 35 espécies em sua dieta. Além das folhas, estes macacos também utilizam flores de 18 espécies e frutos de 18 espécies (Galetti et al. no prelo). Chiarello (1992), estudando um grupo de bugios na Reserva de Santa Genebra durante o ano de 1991, não observou estes animais consumindo frutos de *Copaifera*. É provável que os primatas (*Cebus* e *Alouatta*) só utilizem os frutos desta árvore em anos de máxima frutificação. Quando poucos frutos são produzidos, este recurso deve ser pouco atrativo para um grupo de macacos, pois necessitam de grandes quantidades diárias de alimento, e devem completar sua dieta com outras fontes de alimento. Como resultado, no ano de baixa produtividade apenas pequenas aves foram observadas visitando os frutos de copaíba.

McKey (1975) sugere que animais oportunistas são os principais consumidores de recursos super abundantes. Embora a predição de McKey tenha sido baseada em observações de aves, ela parece se encaixar bem para a população de consumidores de copaíba (macacos e pequenas aves) da Santa Genebra, já que as grandes aves frugívoras como cotingídeos, trogonídeos e cracídeos estão ausentes em consequência do processo de fragmentação das matas do interior do Estado de São Paulo. É provável que antes do início da devastação deste ecossistema, as grandes aves frugívoras fossem os principais consumidores e dispersores de *C. langsdorffii* na área de estudo. Em áreas menos degradadas,

como na Fazenda Intervalles no sul do Estado de São Paulo, estas aves são importantes dispersores de *Copaifera trapaezifolia* (R. R. Laps com. pess.).

A dispersão é um fenômeno complexo, não requerendo apenas que o animal visite e consuma o fruto. É necessário que o fruto seja ingerido ou carregado, e que as sementes sejam eliminadas íntegras e viáveis (McAtee 1947), preferencialmente longe da planta mãe, bem distribuídas espacialmente em sítios seguros (Harper 1977) e de forma que os jovens não sofram competição intraespecífica (McKey 1975, Howe 1980).

Nos anos de alta produtividade, *Cebus apella*, o principal consumidor de frutos de *C. langsdorffii* com 50 % das observações, foi responsável pela derrubada de grande quantidade de sementes sob a planta parental. Ainda que este animal contribua retirando o arilo e possa eventualmente dispersar algumas sementes, sua ação provavelmente, pouco contribui para o sucesso no estabelecimento dos jovens de copaíba, já que a maioria das sementes que permanecem sob a planta mãe tendem a ficar sujeitas a mecanismos de mortalidade dependente de densidade (Hubbel, 1979). A distribuição não agrupada dos indivíduos adultos na área (Capítulo 4) corrobora esta hipótese.

Embora o bugio tenha sido observado com menor frequência (23% das observações), seu comportamento de ingerir as sementes, fazer visitas demoradas e em grupo, seu padrão de locomoção diário, bem como a comprovada eficácia do trânsito das sementes no seu tubo digestivo permitiram considerá-lo o principal dispersor de copaíba na Reserva de Santa Genebra. Visitas demoradas têm sido consideradas um mal atributo para um dispersor (McKey 1975, Howe 1979). Porém, ainda que os bugios permaneçam por muitos minutos alimentando-se na mesma planta, o tempo de passagem do alimento no tubo digestivo deste primata é lento; de acordo com Nagy & Milton (1979) é de 16 a 22 horas; compensando esta característica desfavorável e permitindo que as sementes sejam eliminadas longe da

árvore mãe. Embora o acúmulo de sementes nas fezes possa favorecer a competição e aumentar o risco de predação (Howe 1980, Schupp 1988, Estrada & Coates-Estrada 1991), provavelmente muitos indivíduos chegam a se estabelecer.

Em fragmentos florestais, onde normalmente grandes frugívoros especialistas estão ausentes, os bugios, por terem dieta predominantemente folívora, conseguem sobreviver e, por esta razão, tornam-se os principais dispersores de grandes frutos nestas áreas (Galetti et al. no prelo). Outros trabalhos também têm considerado os bugios como bons dispersores de sementes (Milton 1980, Mendes 1989).

A oferta abundante de frutos no ano de 1990 também atraiu outros animais, inclusive predadores de sementes como *Pionus maximiliani* que foi responsável pela perda de grande quantidade de sementes produzidas (veja Tabela 2-2).

As aves observadas consumindo frutos de copaíba na Santa Genebra, embora tenham hábitos alimentares generalistas, atuam como dispersores, pois ao engolir as sementes podem vir a regurgitá-las ou eliminá-las nas fezes intactas e viáveis para germinação (Motta-Junior & Lombardi 1990).

O tucano, por não ser uma ave residente na área de estudo, pode ser um importante dispersor de sementes da Reserva para outras áreas de matas ou cerrados e vice-versa. Apenas os traupídeos demonstraram não ser bons dispersores por utilizarem apenas o arilo e desprezarem as sementes. Levey (1987) também observou pássaros desta família desprezando sementes grandes de outras espécies de frutos. Ramírez (1978) observou que *Cacicus cela* (xexéu ou japim), um pássaro da família Icteridae, é o principal dispersor de *C. pubiflora* na Venezuela. Este autor também observou que morcegos frugívoros carregam as sementes para aproveitar o arilo. Pedro (1992) estudando uma comunidade de morcegos no cerrado próximo a Uberlândia, (MG), encontrou sementes de *C. langsdorffii* sob um pouso de alimentação de *Artibeus lituratus*. Na Santa Genebra não foram

observadas visitas de morcegos aos frutos de copaíba. Galetti (1992) analisando os itens encontrados nos pousos de alimentação de *Artibeus*, não observou indícios de que esta espécie fosse consumida por estes animais na Reserva de Santa Genebra. É provável que estes morcegos utilizem recursos mais abundantes como frutos de *Ficus enormis*, *Solanum granuloso leprosum* e *Terminalia catappa* que estão disponíveis na mesma época do ano (Morellato 1991, Galetti 1992).

Embora Lewinsohn (1980) tenha considerado que as sementes de copaíba após atingirem o solo não tenham chances de serem dispersas, Ramírez (1978) e Motta-Junior & Lombardi (1990) fazem especulações sobre a possibilidade de pequenos mamíferos e formigas atuarem como dispersores secundários. Na mata de Santa Genebra apenas *Atta sexdens* foi observada carregando sementes caídas no solo. Entretanto sua ação é muito mais predatória, sendo a dispersão um fato ocasional.

A diversidade de animais frugívoros que visitam os frutos de copaíba parece estar ligada as flutuações anuais da produtividade de frutos, tanto a nível populacional quanto individual. Como é esperado, no ano de maior produtividade há um número maior de espécies que visitam as árvores de copaíba, sendo as visitas mais freqüentes aos indivíduos com produção mais intensa levando a uma maior taxa de remoção de sementes.

Embora *Copaifera langsdorffii* possa ter primariamente uma estratégia de dispersão especializada, como é esperado para espécies que oferecem recursos ricos e de custo alto para a planta, na ausência das grandes aves frugívoras na área, "restou-lhe" como opção uma estratégia generalista, aparecendo, neste contexto, o bugio (*Alouatta fusca*) como principal dispersor. A ineficiência do principal consumidor, macaco prego (*Cebus apella*), que é responsável pelo desperdício de uma parte considerável dos frutos produzidos, reforça esta hipótese.

### **Capítulo 3**

**Predação de sementes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. -  
Caesalpiniaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra**

## INTRODUÇÃO

A predação de sementes pode ocorrer antes ou depois da dispersão. Janzen (1970) foi o primeiro autor a distinguir estas duas categorias de predação denominando-as pré-dispersão e pós-dispersão respectivamente.

As plantas desenvolveram ao longo de sua história evolutiva mecanismos de defesa para repelir ou evitar a ação de predadores de sementes, principalmente antes da dispersão dos frutos (Estrada & Coates-Estrada 1991). Além das defesas químicas e mecânicas, a quantidade de frutos produzidos representa uma das mais importantes estratégias de escape à predação para várias espécies (Silvertown 1980, Ramírez & Arroyo 1987, Toy 1991, Tapper 1992).

Janzen (1971, 1975a, 1978) lançou a hipótese de que frutificações periódicas seriam uma estratégia adaptativa para reduzir a predação de sementes, através da saciação de predadores. Nos períodos de grande produção os predadores seriam saciados, porém na escassez de alimento, durante os intervalos entre as frutificações, as populações de predadores seriam reduzidas a níveis baixos (Silvertown, 1980).

O objetivo deste trabalho foi verificar quais são os predadores de sementes e qual estratégia de escape à predação apresentada por *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Reserva de Santa Genebra, situada nas coordenadas 22°49'45"S e 47°06'33"W, região norte do município de Campinas, SP. O relevo é levemente ondulado, numa altitude média de 700 metros (Oliveira

1980). O clima da região é tropical e sazonal com inverno seco (abril-setembro) e um verão chuvoso (outubro-março) (Sazima 1988). A vegetação da Reserva pode ser classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana (cf. Holdridge 1967).

## **Metodologia**

### **Predadores de sementes**

Durante a triagem do material obtido nos coletores (veja Capítulo 2), foi verificada a ocorrência de alguns frutos com as valvas perfuradas, sementes danificadas e frutos que não se abriram contendo sementes com grandes cavidades nos cotilédones. Uma análise mais cuidadosa permitiu verificar a presença de algumas larvas de insetos no interior das sementes. Estes frutos e sementes foram separados e contados para se determinar o número de sementes infectadas. Também foi verificada a ocorrência de sementes infectadas nos transectos (veja Capítulo 2), em cada classe de distância amostrada.

A presença dos insetos nestas sementes levou-me a coletar frutos diretamente da copa das árvores para verificar se estes já estavam presentes antes da dispersão. Os frutos foram coletados, com o auxílio de uma tesoura de poda alta, em vários pontos da copa dos indivíduos que frutificaram. Quando necessário, escalou-se a árvore para efetuar a coleta. Os frutos assim obtidos foram colocados em sacos de papel devidamente etiquetados e levados ao laboratório do Depto de Botânica da UNICAMP.

Como os insetos presentes estavam em estágio larval, algumas sementes foram mantidas dentro de frascos de vidros aerados e semanalmente era verificado o desenvolvimento das larvas até chegarem ao estágio adulto, fase em que foi possível fazer a identificação taxonômica dos agentes causadores dos referidos danos.

### **Efeito da distância na taxa de predação de sementes**

Para verificar o efeito da distância nos níveis de predação pelos insetos, independente da densidade de sementes, foi feito o seguinte experimento. Sob um indivíduo adulto de copaíba que havia frutificado foram colocados grupos de 25 sementes à distâncias crescentes (0 a 20 m) em relação ao tronco. Durante 35 dias as sementes foram monitoradas anotando-se o número de sementes infestadas e o número de sementes removidas. Foram consideradas removidas todas as sementes não encontradas num raio de 1 m do grupo inicial.

## **RESULTADOS**

### **Predadores de sementes**

O primeiro predador de sementes observado foi *Pionus maximiliani* (maritaca). Este papagaio foi observado em 13 ocasiões consumindo frutos imaturos de *C. langsdorffii*. Embora esta ave possa formar grupos grandes com mais de 30 indivíduos (obs. pess.), foi vista alimentando-se em pequenos grupos de até 5 indivíduos. Geralmente pousada sobre um ramo, retirava um fruto fechado com um dos pés e com o bico perfurava o fruto. Em seguida consumia as sementes e descartava as valvas vazias sob a copa, com danos muito característicos, que permitiram sua fácil identificação nos coletores. Em 1990 cerca de 15% dos frutos produzidos foram predados pelas maritacas (Tabela 2-2 e Tabela 3-1). Em 1991, estes papagaios não foram observados consumindo frutos e nos coletores também não foram encontrados frutos predados por estas aves.

Duas espécies de insetos predadores de sementes foram encontradas desenvolvendo-se as custas dos cotilédones das sementes de copaíba e foram identificadas pelo Prof. Dr. Sergio Antonio Vanim, do Depto de Zoologia do Instituto de Biociências - USP: *Rhinochenus brevicollis* Chevrolat, 1871 (Ordem Coleoptera : Família Curculionidae : Subfamília Criptorhinchinae) e *Spermologus*

Tabela 3-1. Variação anual da produção e predação de sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf. na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

ano	1989	1990	1991	1992
produção total nº frutos	0	66949	6466	0
predação				
<i>P. maximiliani</i>	0	10032	0	0
<i>R. brevicollis</i>	0	996 (?)	1616 (15%)	0
<i>S. copaiferae</i>	0	(?)	21,5%	0
<i>A. sexdens</i>	0	?	?	0

obs:- todas estimativas feitas por coletores com exceção ( ).

- ( ) % de frutos e sementes com danos coletados diretamente na copa (atacados por *R. brevicollis*) e no solo (atacados por *S. copaiferae*).
- ? dados não estimados.

cf *copaiferae* Marshall, 1938 (Ordem Coleoptera : Família Curculionidae : subfamília Erihrininae). Exemplos de cada espécie foram depositadas no museu de Zoologia da USP e no Museu de Zoologia da UNICAMP.

*Rhinochenus brevicollis* é um inseto com apenas 6.2 a 9.5 mm (n=20), possui coloração bege com uma mancha subcircular marrom escura em cada élitro. Mais informações sobre a morfologia deste gorgulho podem ser encontradas em Whitehead (1976). Este coleóptero foi encontrado nos frutos coletados diretamente da árvore-mãe, antes que ocorresse a dispersão. Cerca de 15% dos frutos coletados (n=200) apresentaram sinais de dano ou continham este inseto no estágio larval. Estes insetos também foram encontrados em sementes aparentemente intactas recém caídas sob a copa, porém em menor proporção (3%, n=500). Alguns frutos coletados apresentavam a semente danificada e/ou um grande buraco (= 6 mm de diâmetro) em uma das valvas. Segundo a literatura, muitas vezes o fruto infectado por este gorgulho perde a capacidade de deiscência; neste caso o adulto de

*Rhinochenus* emerge e perfura uma das valvas para abandonar o fruto (Whitehead 1976, Ramírez 1978). Embora não tenha sido observado em nenhuma ocasião a emergência dos adultos, os frutos encontrados com essas características foram considerados como atacados por *R. brevicollis*.

A metamorfose de larva a adulto ocorreu em 30 dias, a partir da data da coleta das sementes. As larvas se desenvolveram às custas das reservas cotiledonares das sementes, freqüentemente comprometendo o embrião. As sementes que permaneceram com o embrião ileso germinaram, mas raramente atingiram o estágio de plântulas. Apenas um indivíduo de *Rhinochenus brevicollis* foi encontrado em cada semente infectada. Após o final do desenvolvimento, o adulto abandona o que restou da semente através de um grande orifício (4 a 5 mm de diâmetro). Adicionalmente, foi observado que as sementes já danificadas pela ação das larvas continuaram a ser consumidas pelos insetos adultos, após a metamorfose. Entretanto aquelas que estavam íntegras não foram atacadas. Este fato sugere que os indivíduos adultos de *Rhinochenus brevicollis* não têm capacidade de atacar e consumir sementes que são encontradas com a testa íntegra após a dispersão.

*Spermologus cf copaiiferae* é um inseto com tamanho entre 5.1 a 7.2 mm (n = 20), com uma coloração marrom escuro por todo o corpo. Este inseto foi encontrado somente em sementes coletadas no chão da mata, sob a copa dos indivíduos adultos de *Copaiifera langsdorffii*.

As sementes infectadas por *Spermologus* apresentaram um pequeno orifício na testa, em geral próximo a região de inserção do arilo. Cerca de 20% das sementes caídas no chão foram danificadas por este coleóptero. Assim como *R. brevicollis*, as larvas se desenvolvem alimentando-se dos cotilédones. Praticamente todas as reservas cotiledonares eram consumidas e o embrião na maioria das vezes danificado (Figura 3-1).

O tempo para se completar a metamorfose de todas as larvas de *Spermologus* foi 46 dias. Em cada semente foi observado o desenvolvimento de um a três indivíduos desta espécie.

As sementes que não apresentavam dano aparente também foram utilizadas pelos indivíduos adultos, demonstrando que neste estágio, *Spermologus* pode reinfestar e consumir sementes completamente íntegras.

Além destes dois coleópteros, uma espécie de formiga saúva foi observada utilizando sementes de *C. langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra. Esta espécie foi identificada pelo Prof. Dr Paulo Sérgio de Oliveira, do Depto. de Zoologia do Instituto de Biologia da UNICAMP, como *Atta sexdens* Fabricius (Ordem Hymenoptera : Família Formicidae : Tribo Attini). Esta formiga foi observada sob a copa de todos os indivíduos de *C. langsdorffii* que frutificaram. *Atta sexdens* pode carregar arilos, valvas, sementes íntegras e pedaços de sementes que elas cortam com suas mandíbulas ou que encontram sob a copa. Em apenas uma hora de observação contínua, as formigas carregaram 97 sementes para dentro de um ninho pela entrada principal. Portanto, formigas de uma única colônia poderiam carregar cerca de 2328 sementes em 24 horas ou seja, mais que o dobro da média mensal de produção de frutos por indivíduo (veja Capítulo 2). Em 4 ocasiões foram observados indivíduos de *Atta sexdens* abandonando sementes a distâncias variáveis da planta-mãe. A maior distância observada foi cerca de 23 m. Este comportamento sugere que esta formiga pode atuar ocasionalmente como dispersor secundário de sementes.

### **Comparação do número de sementes intactas e danificadas dentro e fora da copa**

Ao final da frutificação, em setembro de 1991, a análise da distribuição de sementes no solo foi feita para os dois indivíduos que frutificaram. Em ambos os



Figura 3-1. Aspecto geral das sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf. atacadas por *Spermologus copaiiferae*. Notar a larva no interior da semente.

casos, nos três transectos instalados, o número de sementes aumentou com a distância do tronco até a borda da copa. Em seguida este número caiu rapidamente, sendo que poucas sementes foram encontradas além da cobertura da copa (Figura 2-5).

O número de sementes predadas pelos curculionídeos variou entre 10 e 30% em relação ao aumento de distância do tronco até a borda da copa. A distâncias maiores que o limite da copa, a taxa de predação observada foi significativamente menor (Teste de Fisher -  $p=0,022$ ), provavelmente devido ao pequeno número de sementes encontrado fora desta área (Figura 3-2).

### **Efeito da distancia na taxa de predação de sementes**

O experimento realizado para verificar o efeito da distância nos níveis de predação, mantendo-se constante a densidade de sementes, também demonstrou que os curculionídeos atuam de maneira intensiva sob a copa dos indivíduos adultos, mas com o aumento da distância sua ação tende a ser muito reduzida (Figura 3-3). Novamente as diferenças na taxa de predação por insetos dentro e fora da copa apresentaram diferença significativa ( $\chi^2 = 18,525$   $p \lll 0.01$ ). Por outro lado, a remoção das sementes pelas formigas ocorre preferencialmente nas proximidades dos seus ninhos (Figura 3-3). Durante mais de 40 horas de observação direta, somente formigas foram observadas removendo as sementes.

### **Ação de patógenos**

Duas espécies de fungos foram observadas desenvolvendo-se sobre as sementes de *Copaifera langsdorffii* no início da estação chuvosa; entretanto até o momento estas espécies ainda não foram identificadas.

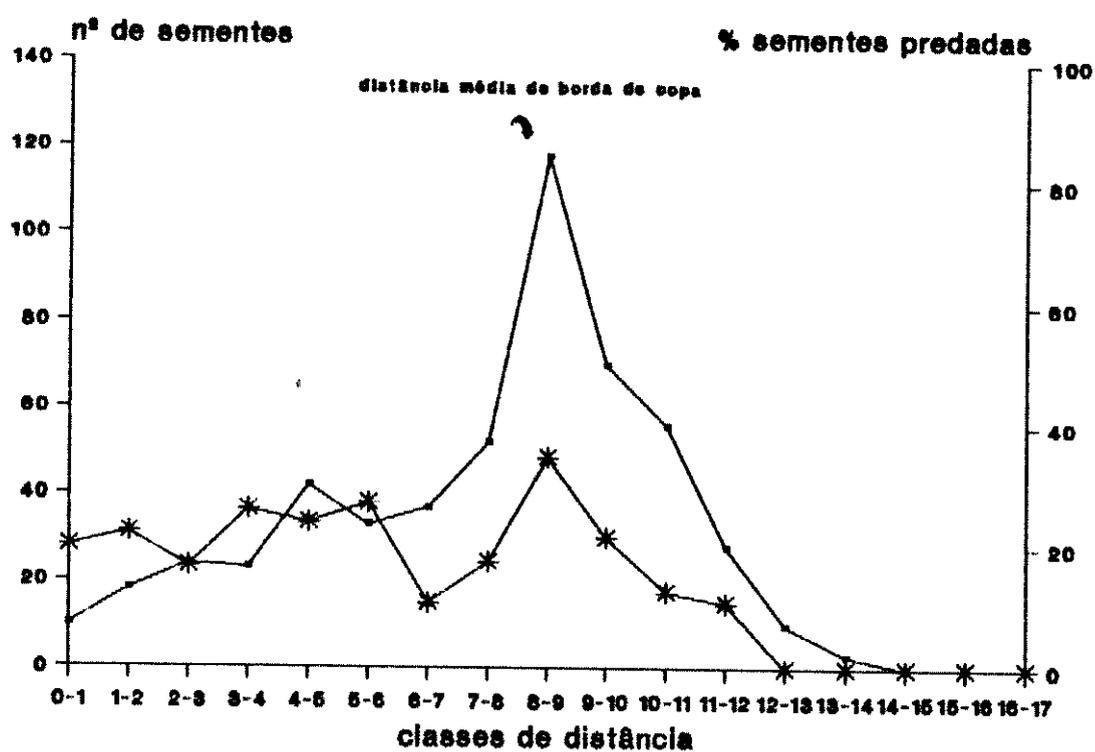
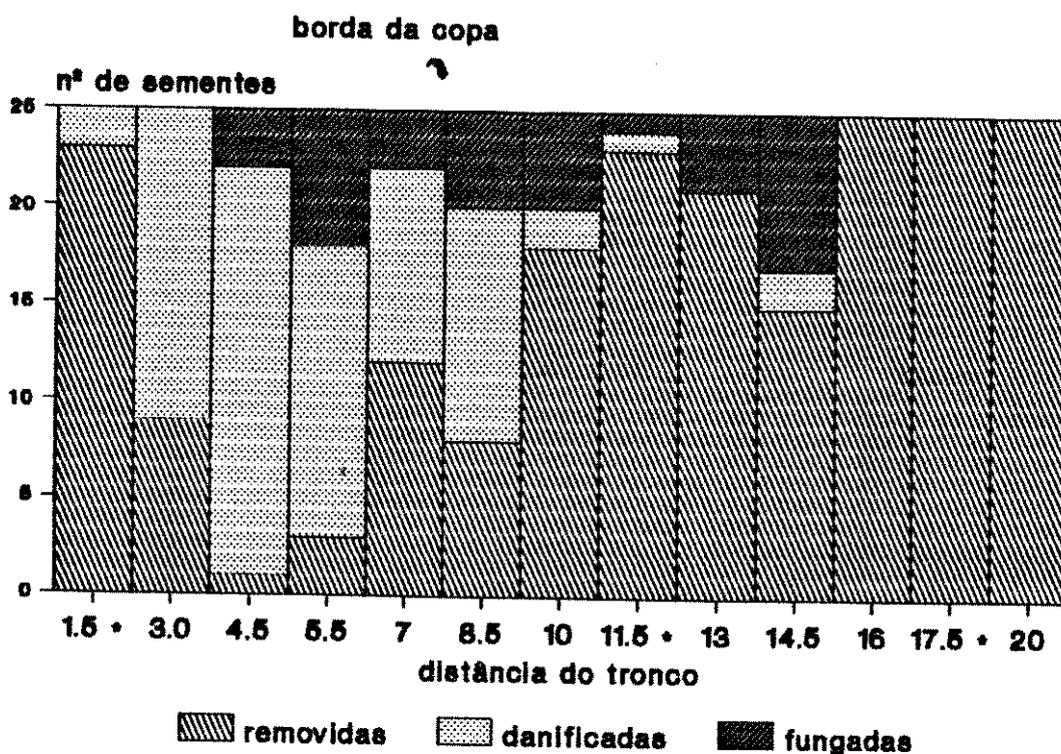


Figura 3-2. Distribuição do número total de sementes presentes nos transectos (linha superior) e respectiva taxa de predação de sementes, com o aumento da distância em relação aos adultos ( $n=2$ ) que frutificaram (linha inferior). A seta indica o final da copa.



• próximo a ninho de saúva

Figura 3-3. Taxa porcentual de predação e remoção de sementes colocadas sob a copa de um adulto de *Copaifera langsdorffii* a distâncias crescentes de zero a 20 m. A seta indica o final da copa.

Uma das espécies de fungo que se instala nas sementes provavelmente pertence ao gênero *Aspergillus*. Este fungo possui hifa muito grande de coloração verde. A infecção se inicia diretamente sobre as sementes caídas no chão ou sobre o arilo, quando este não se desprende da semente. Após o rompimento da testa as hifas se desenvolvem sobre os cotilédones até sua completa destruição. Apenas uma semente atacada por este fungo foi observada germinando, mas a plântula resultante logo morreu.

A segunda espécie de fungo é provavelmente um *Penicillium*, suas hifas são brancas e bem menores que as de *Aspergillus*. Sua ação começa sobre a testa e, apesar de não rompê-la, os cotilédones apodrecem. Nenhuma semente atacada por este fungo chegou a germinar.

## DISCUSSÃO

O estágio de semente é uma das fases do ciclo de vida das plantas mais suscetíveis a mortalidade (Janzen 1971). Nesta fase a mortalidade ocorre principalmente pela ação de herbívoros (vertebrados e invertebrados) que consomem as sementes.

A família Psittacidae tem sido considerada especializada na predação de sementes (Janzen 1981, Sick 1985). Na Reserva de Santa Genebra, *Pionus maximiliani* foi considerado um predador especialista na divisão da guilda de vertebrados frugívoros feita por Galetti (1992). Esta ave já foi observada predando sementes de outras leguminosas na área de estudo (Galetti & Rodrigues 1992, obs. pess.). Sua ação geralmente ocorre sobre frutos ainda imaturos, sendo as sementes o item preferido. Mesmo frutos de pericarpo lenhoso e extremamente duro, como jatobá (*Hymenaea courbaril*), são consumidos com facilidade. As maritacas utilizam as sementes de *C. langsdorffii* quando os frutos estão imaturos, antes da

deiscência. Assim esta ave foi considerada um predador pré-dispersão. A predação dos frutos de *Copaifera* pelas maritacas foi restrita ao ano de 1990, provavelmente devido a abundância de frutos. Segundo Gautier-Hion et al. (1985) a abundância representa um fator importante na escolha dos recursos alimentares utilizados pelos vertebrados. Provavelmente durante os anos em que a oferta de frutos de *Copaifera* é reduzida, este recurso pode passar despercebido pelos vertebrados, principalmente macacos e papagaios, que requerem grandes quantidades diárias de alimento (Howe 1980), ou talvez seja pouco utilizado, simplesmente por não compensar o tempo gasto na obtenção do alimento em relação ao benefício obtido. Além disso, outras espécies como *Ficus* spp, *Solanum* spp frutificam no mesmo período (Morellato 1991, obs. pess.) e podem ter sido mais importantes na dieta destes animais naquele ano. Howe (1980) no Panamá, também observou diferenças nas taxas de consumo por macacos e papagaios relacionadas com abundância dos frutos de *Tetragastris panamensis* (Burseraceae).

Os únicos predadores vertebrados observados foram as maritacas, mas é possível que roedores destruam as sementes sob os indivíduos adultos de *Copaifera* ou nas fezes dos animais dispersores, principalmente bugios, como observado por Estrada & Coates-Estrada (1991) em *Alouatta palliata*. Os macacos, principalmente *Cebus*, podem preda sementes de copaíba esporadicamente. Na Reserva de Santa Genebra este primata foi considerado um predador sazonal na divisão feita por Galetti (1992) e é predador de sementes de pelo menos 25 espécies de plantas (Galetti & Pedroni no prelo).

Entre os predadores invertebrados observados, *Rhinochenus brevicollis* foi encontrado por Lewinsohn (1980) em Mogi Guaçu (SP) e *Spermologus copaiferae* também já havia sido observado em frutos de *Copaifera langsdorffii* por Bondar (1943, 1945) na Bahia. Insetos dos gêneros *Rhinochenus* e *Spermologus* estão sempre associados a espécies de *Copaifera* e *Hymenaea*

(Janzen 1975b, Ramírez 1978, Lewinsohn 1980). Segundo Whitehead (1976), mais de uma espécie de *Rhinochenus* pode atacar simultaneamente a mesma árvore. Entretanto, *R. brevicollis* só ocorre em sementes de *Copaifera*. Existem registros de sua ocorrência em todas as espécies de *Copaifera* reconhecidas na América (Ramírez 1978).

*R. brevicollis* utiliza a semente ainda na copa da árvore, antes de sua dispersão (predador pré-dispersão), enquanto *S. copaiferae* infesta as sementes no solo após a dispersão. Embora estas duas espécies de coleopteros utilizem o mesmo recurso (cotilédones da semente), seu ataque está separado no tempo e no espaço, o que pode favorecer a ocorrência simultânea destas espécies na mesma árvore. Entretanto, a divisão temporal observada poderia ser desfavorável a *S. copaiferae* se não sobrassem sementes após o ataque de *R. brevicollis*, principalmente em anos de baixa produtividade de frutos. Neste caso a competição existiria e seria totalmente assimétrica, com a população de *Spermologus* sendo limitada também pela população de *Rhinochenus*. Neste sentido, a grande produção de frutos, em determinados anos, poderia ser um mecanismo de saciação para *R. brevicollis*, mas que por outro lado permitiria a obtenção de alimento por *S. copaiferae*.

Embora existam pelo menos três predadores de sementes de *C. langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra, a predação total (cerca de 40%) não foi superior aos valores conhecidos para outras espécies arbóreas tropicais (Janzen 1971, 1975a, 1975b). Ramírez & Arroyo (1987) encontraram cinco espécies de insetos predadores de sementes em *Copaifera pubiflora*, inclusive *Rhinochenus brevicollis* e *Spermologus copaiferae*. De acordo com Janzen (1971), a comparação de valores de predação deve ser feita com cautela, pois a intensidade de predação varia no tempo e no espaço. Vários fatores bióticos e abióticos podem ocorrer simultaneamente influenciando os níveis de predação. Ramírez (1978), estudando os efeitos da predação de sementes em *Copaifera pubiflora* na

Venezuela, sugeriu que quando as chuvas ocorrem antes do ciclo anual normal, ocorre a embebição prematura das sementes. Este fenômeno pode acarretar a morte das larvas de *S. copaiferae*, que assim não alcançam o estágio adulto, diminuindo conseqüentemente os níveis de predação. Além disso, esta mesma situação pode reduzir o nível de oviposição, já que os adultos se retiram das árvores (Ramírez 1978). Portanto, o efeito total do adiantamento das chuvas seria reduzir o nível de predação pós-dispersão no mesmo ano e, no ano seguinte, reduzir o número de insetos adultos presentes na população. A atividade dos insetos também pode ser influenciada pela flutuação na produtividade de frutos entre anos. Na Reserva de Santa Genebra isto foi observado, mas de maneira inversa àquela observada para as maritacas. Em 1990, ano de alta produção de frutos, os curculionídeos foram observados em menor proporção do que em 1991, quando a produção foi menor. Geralmente níveis baixos de predação são associados a anos de máxima frutificação e altos níveis de predação a anos de baixa produção (Janzen 1975a, Sork & Boucher 1977). A provável razão para que isto ocorra na Santa Genebra, talvez seja a especificidade que *Rhinochenus* e *Spermologus* apresentam com sementes de *Copaifera* e *Hymenaea*, principalmente *Rhinochenus brevicollis* que só ocorre associado a sementes de *Copaifera*. Devido a esta especificidade estes insetos parecem ser mais suscetíveis a escassez de alimento do que as maritacas, que podem utilizar outros recursos alimentares. Durante anos em que não ocorre frutificação (como em 1989 e 1992) a população de insetos predadores de *Copaifera* tende a ser reduzida a níveis muito baixos. Conseqüentemente no ano de alta produtividade posterior, a predação tende a ser muito baixa, como a observada em 1990. Janzen (1974) sugeriu que com apenas dois anos de intervalo entre os eventos de frutificação das dipterocarpaceas nas florestas da Malásia, a maioria dos insetos predadores de sementes são evitados.

A atividade dos insetos ocorreu principalmente nas proximidades da árvore parental; fora dos limites da copa a predação é muito reduzida, provavelmente pela baixa densidade de sementes nestes locais. O experimento realizado também demonstrou que a atividade é restrita à áreas sob influência da copa dos adultos que frutificam. Estas observações são concordantes com o modelo de Janzen (1970) e Connell (1971), que sugere maior taxa de predação próximo aos indivíduos parentais, reforçando a importância da dispersão das sementes por animais, como bugios (*Alouatta fusca*), a distâncias maiores na Reserva de Santa Genebra.

Novamente a distribuição espacial dos adultos (Capítulo 4) reforça esta hipótese. Além disso, sementes dispersas a grandes distâncias podem sofrer menos com a ação de patógenos, notadamente fungos (Augspurger 1983a) que podem resistir na forma de esporos sob as copas dos indivíduos que não frutificam.

A atividade das formigas saúvas parece estar relacionada a sementes que estão próximas aos ninhos, como foi observado no experimento realizado. A remoção das sementes pelas formigas pode ser importante por diminuir o tempo de exposição à predadores como *Spermologus*, que por ter capacidade de reinfecção das sementes tende a aumentar a taxa de predação com o tempo. Entretanto, o destino das sementes coletadas pelas saúvas precisa ser melhor avaliado.

Os intervalos de frutificação, as flutuações na produtividade de frutos apresentada pela população de *Copaifera* e as conseqüências para os animais predadores vertebrados e principalmente invertebrados, sugerem uma estratégia de escape através de anos de frutificação intensa, com saciação dos predadores seguidos por anos de baixa produção de frutos reduzindo os níveis populacionais dos insetos predadores.

## Capítulo 4

### **Estrutura da população de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Caesalpiniaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra**

## INTRODUÇÃO

A renovação das populações ao longo do tempo encontra-se intimamente relacionada com as diferentes etapas do ciclo de vida dos indivíduos que as compõem (Harper 1977). Nas Angiospermas podemos identificar três etapas básicas: a fase de sementes, o período vegetativo pré reprodutivo e finalmente a fase adulta reprodutiva (Lloyd 1980).

Os processos ligados a dispersão de sementes e ao estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos até a maturidade reprodutiva interferem diretamente sobre os padrões de abundância e distribuição dos indivíduos adultos das diferentes espécies, resultando em diferentes padrões de regeneração (Santos 1991). Dessa forma a distribuição espacial das plantas adultas, reflete o padrão espacial de recrutamento e a influencia dos fatores de mortalidade os quais diferem em intensidade no tempo e no espaço.

Este estudo foi realizado com o objetivo de responder as seguintes questões:

1. Como está distribuída a população de *Copaifera langsdorffii* na área de estudo?
2. Quais os principais fatores que afetam a distribuição espacial de jovens em relação aos adultos?

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

Este trabalho foi desenvolvido na Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45"S e 47°06'33"W), localizada ao norte do município de Campinas, Estado de São Paulo.

Na classificação de Köeppen (1945-62), o clima da região é do tipo CW2 com marcada sazonalidade na precipitação, tendo inverno seco (abril-setembro) e

verão chuvoso (outubro-março) (Sazima 1988). A topografia da região é formada por colinas suavizadas, com relevo ondulado, numa altitude média de 700 metros (Oliveira 1980). O solo é um latossolo roxo, distrófico, argiloso e ácido com elevados teores de ferro e carbono (Oliveira et al. 1979).

Segundo Holdridge (1967) a vegetação da Reserva pode ser classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana. Morellato (1991) reconheceu três formações diferentes: a floresta semidecídua propriamente dita; a floresta úmida ou de brejos, e a vegetação secundária ou de beira de mata.

## **Metodologia**

### **Mapeamento dos indivíduos adultos.**

Para realizar o mapeamento dos indivíduos adultos, marcou-se o alambrado que contorna a Reserva de 100 em 100 metros. A partir destas marcas foram abertas trilhas de 50 m de comprimento perpendiculares a cerca da mata e trilhas no sentido paralelo ao perímetro da mata a aproximadamente 50 m da borda. Essas trilhas foram percorridas e todos os indivíduos adultos de copaíba encontrados foram marcados e plotados no mapa da Reserva. No centro da mata existe uma área de 1 ha (50 X 200 m) delimitada por estacas e subdividida em 100 parcelas de 10 X 10 m (Tamashiro et al. 1986). Nesta área todos os indivíduos adultos de *Copaifera* foram marcados. Além disso, uma área de 4 ha foi dividida em parcelas quadradas de 25 X 25 m nas quais foi investigada a presença de indivíduos adultos de copaíba (Figura 4-1).

Esse mapeamento não pretende ser um senso de *Copaifera langsdorffii* na Reserva, sendo provável a existência de indivíduos que não foram marcados. Entretanto o padrão geral de abundância e distribuição pode ser estimado.

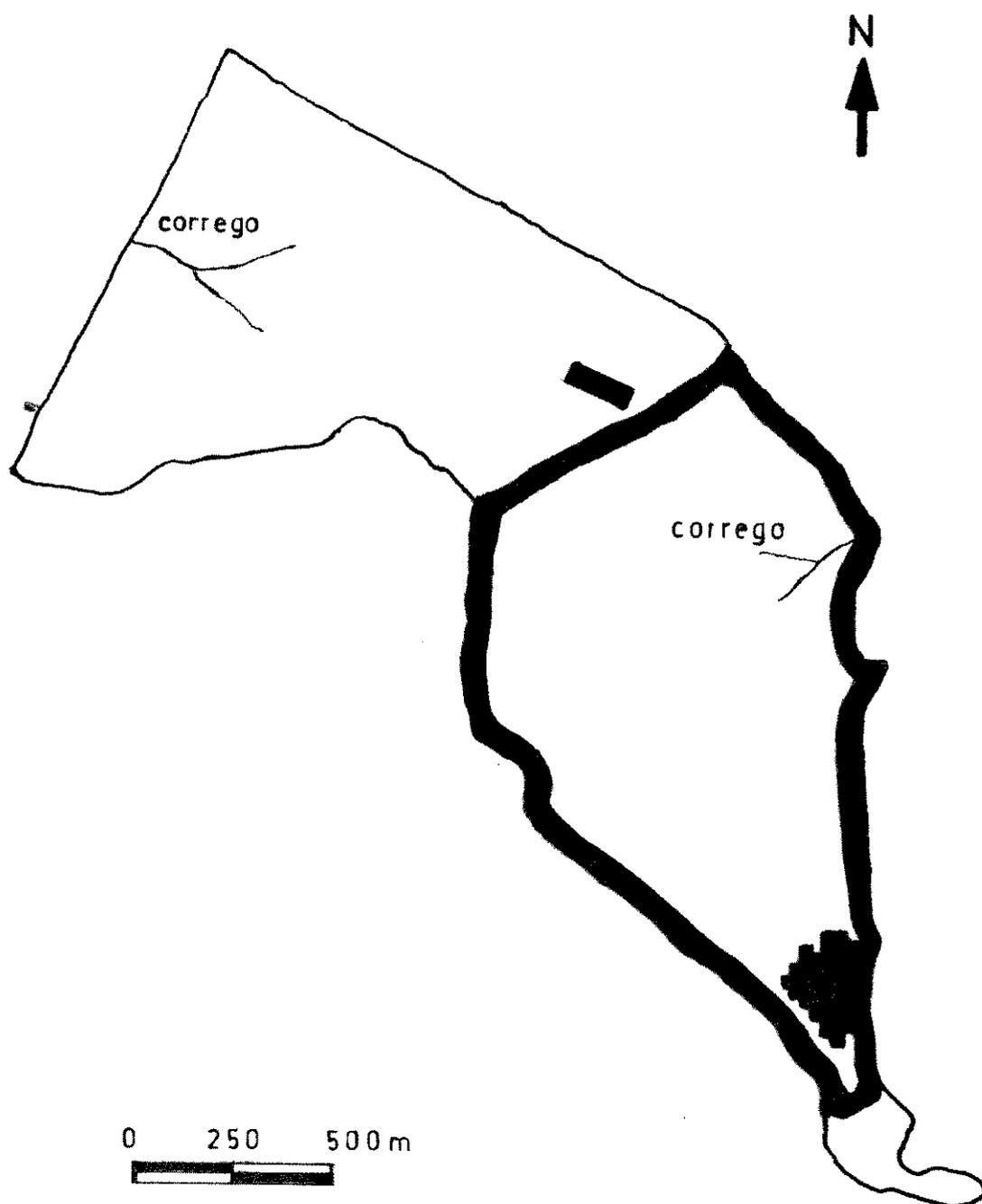


Figura 4-1. Mapa diagramático da Reserva de Santa Genebra. Área preta representa os locais onde foram maracados os adultos.

### **Mapeamento dos jovens.**

Para proceder o levantamento dos indivíduos jovens foram marcadas cinco áreas de 20 X 20 m, subdivididas em 16 parcelas menores de 5 X 5 m, centradas no tronco de 5 indivíduos adultos sortedos.

Cada parcela foi subdividida em 25 quadrados de 1 m<sup>2</sup> utilizando-se barbantes, estacas e sarrafos de madeira com 2,5 m de comprimento graduados de 0,5 em 0,5 m. Todos os indivíduos jovens encontrados nestas parcelas foram então mapeados em uma planilha, previamente preparada em papel milimetrado. No campo cada indivíduo foi marcado com uma plaqueta de acrílico numerada. Foram tomadas medidas de altura, com auxílio de um metro de carpinteiro, diâmetro ao nível do solo (DAS), com uso de um paquímetro, e contado o número de folhas e folíolos de todos os jovens encontrados. Estes parâmetros foram novamente amostrados após intervalo de 30 dias, e depois refeitos a cada dois meses durante um ano (março de 1992 a fevereiro de 1993).

### **Análise dos dados.**

#### **Mapeamento dos indivíduos jovens**

A análise dos grupamentos de plântulas nas parcelas amostradas foi feita utilizando o coeficiente de dispersão (Krebs 1989) obtido através da seguinte fórmula:

$$CD = \frac{S^2}{X} \quad \text{onde:}$$

$S^2$  = variância do n° de indivíduos encontrados por parcela.

$X$  = média do n° de indivíduos encontrados por parcela.

### **Estrutura de tamanho**

Para verificar o tipo de distribuição de tamanho da população de *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra foram plotadas as distribuições de frequência para as classes de altura, nº de folhas e DAS. Procurou-se encontrar relações morfométricas, entre os parâmetros de tamanho considerados, que indicassem possíveis estádios ontogenéticos, a fim de facilitar a determinação das classes de tamanho a serem utilizadas. Para isso foram plotados diagramas de dispersão dos dados de altura X DAS e Altura X nº de folhas.

Na análise das estruturas de tamanho, para cada estimador de tamanho considerado (altura, nº folhas e DAS), foram calculados os Coeficientes de Gini e plotadas as curvas de Lorenz (Solbrig & Solbrig, 1984). Na curva de Lorenz os indivíduos são ordenados do menor para o maior, a fração cumulativa da população é plotada contra a fração cumulativa da variável cuja desigualdade se quer medir. Se todos os indivíduos forem iguais em relação a variável considerada, o resultado é uma linha diagonal a partir da origem onde 0% da população contém 0% do tamanho. No limite superior 100% da população contém 100% do tamanho. Qualquer desigualdade resulta em curva abaixo da diagonal. A área entre a diagonal e a curva é o coeficiente de Gini, que mede a desigualdade de tamanhos (Solbrig & Solbrig, 1984). O coeficiente de Gini foi calculado utilizando o Programa para Cálculo de Gini de autoria do Prof. Dr. Flavio A. M. Santos do Depto. de Botânica da UNICAMP.

## **RESULTADOS**

### **Mapeamento dos adultos**

Na Reserva de Santa Genebra *Copaifera langsdorffii* não apresentou grande abundância, apenas 1.93 indivíduos por ha. Foram encontrados 56

indivíduos em uma área estimada de 29 ha (área sombreada da Figura 4-1). No hectare marcado no centro da mata foram encontrados apenas 2 indivíduos adultos. Na área contínua de 4 ha não foi encontrado nenhum indivíduo adulto de *Copaifera langsdorffii*. A distribuição dos adultos tende a ser espaçada, com distâncias sempre maiores que 25 metros. Foram encontrados apenas quatro pequenos grupamentos, com duas ou três árvores com sobreposição parcial das copas.

### **Mapeamento dos indivíduos jovens.**

Foram encontrados 221 indivíduos jovens sob os 5 adultos escolhidos. O número de indivíduos encontrados próximos a cada árvore variou de 2 a 99.

A análise dos agrupamentos de jovens, considerando diferentes tamanhos de parcelas (6,25 m<sup>2</sup>; 25 m<sup>2</sup> e 100 m<sup>2</sup>) mostra que o padrão espacial observado é diferente para cada escala utilizada (Tabela 4-1). É interessante notar que em todos os indivíduos adultos considerados, o coeficiente de dispersão encontrado foi maior em parcelas de 25 m<sup>2</sup> (Tabela 4-1).

O mapeamento dos indivíduos jovens em relação aos adultos mostrou que a grande maioria está concentrada sob os limites da copa das árvores adultas (aproximadamente 65%) (Figura 4-2).

### **Estrutura de tamanho.**

Os diagramas de dispersão para os dados de Altura X DAS e Altura X N<sup>o</sup> de folhas (Figuras 4-3 e 4-4 respectivamente) não apresentaram alterações que indicassem modificações nas relações morfométricas que pudessem ser utilizadas na divisão das classes de tamanho. Como no campo também não foi possível identificar características que facilitassem a separação de diferentes estádios, fez-se

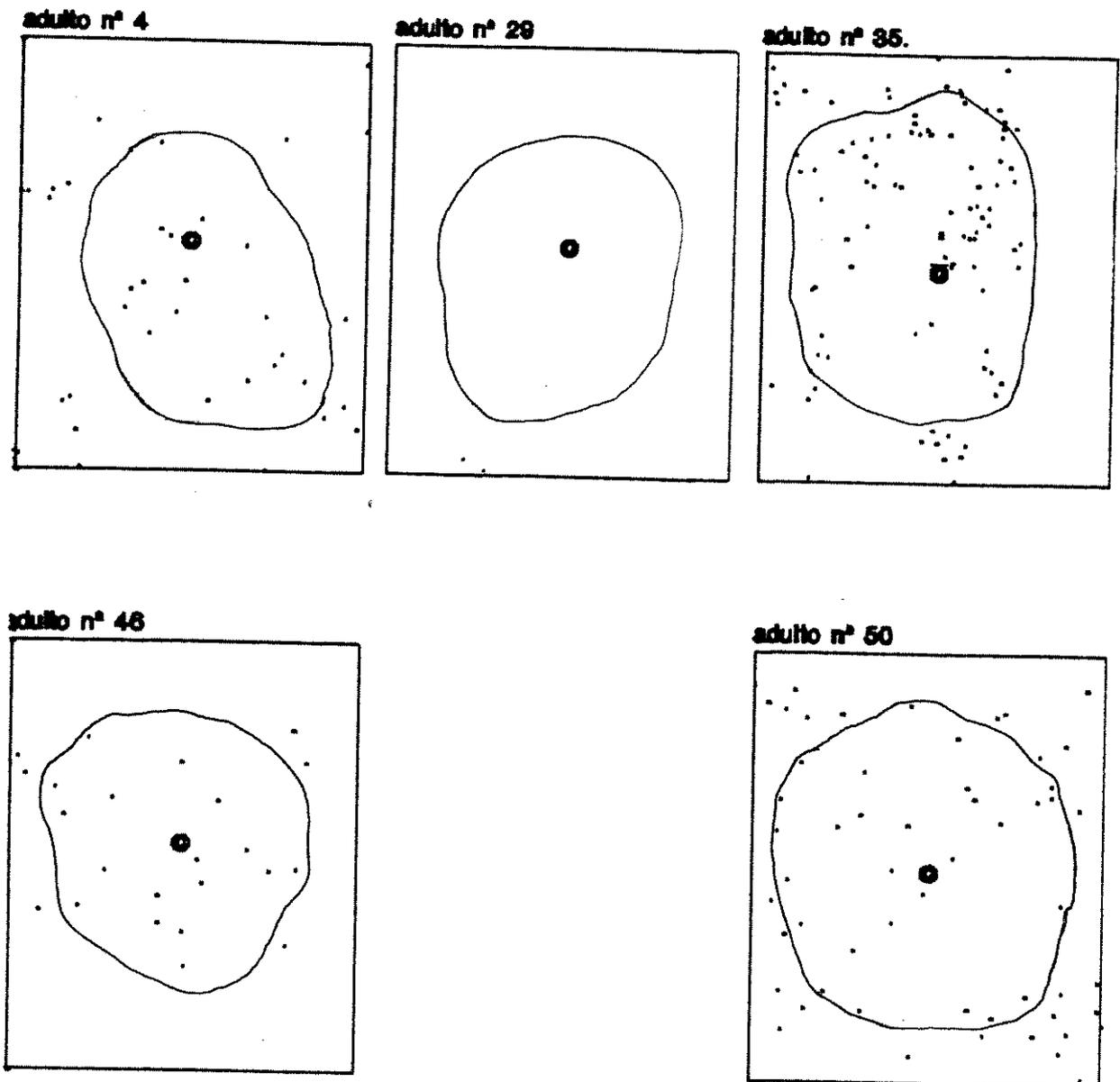


Figura 4-2. Mapeamento dos indivíduos jovens sob os cinco indivíduos adultos escolhidos

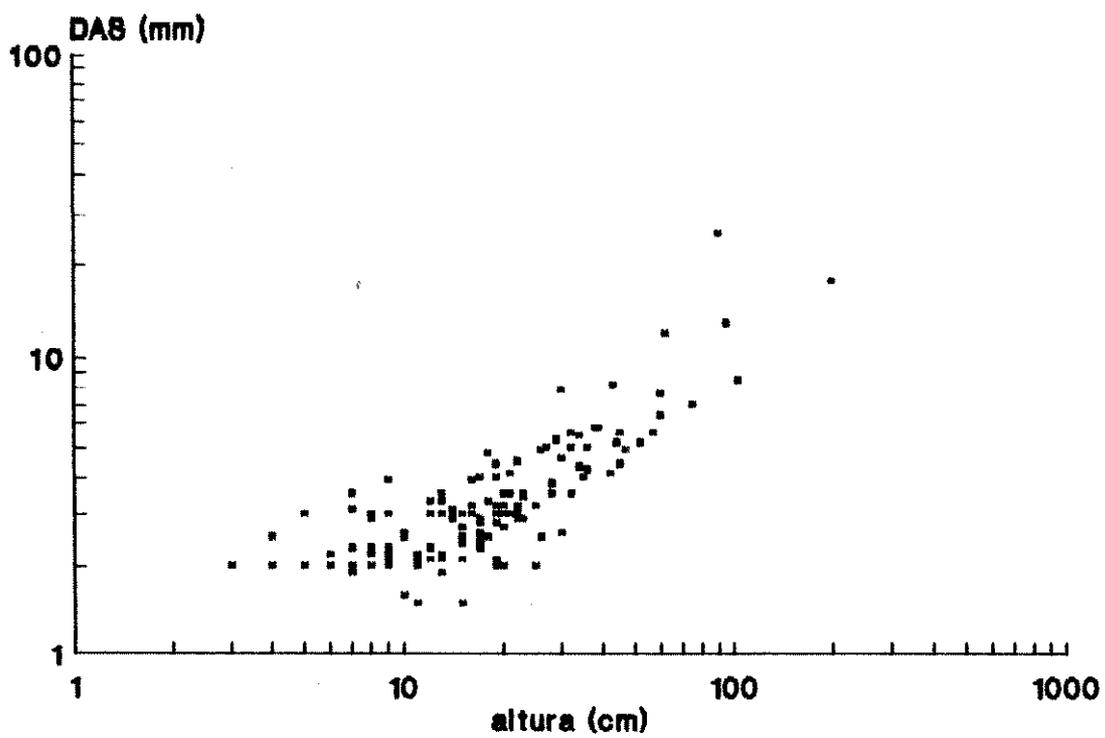


Figura 4-3. Diagrama de dispersão para os dados de altura X DAS (diâmetro ao nível do solo)

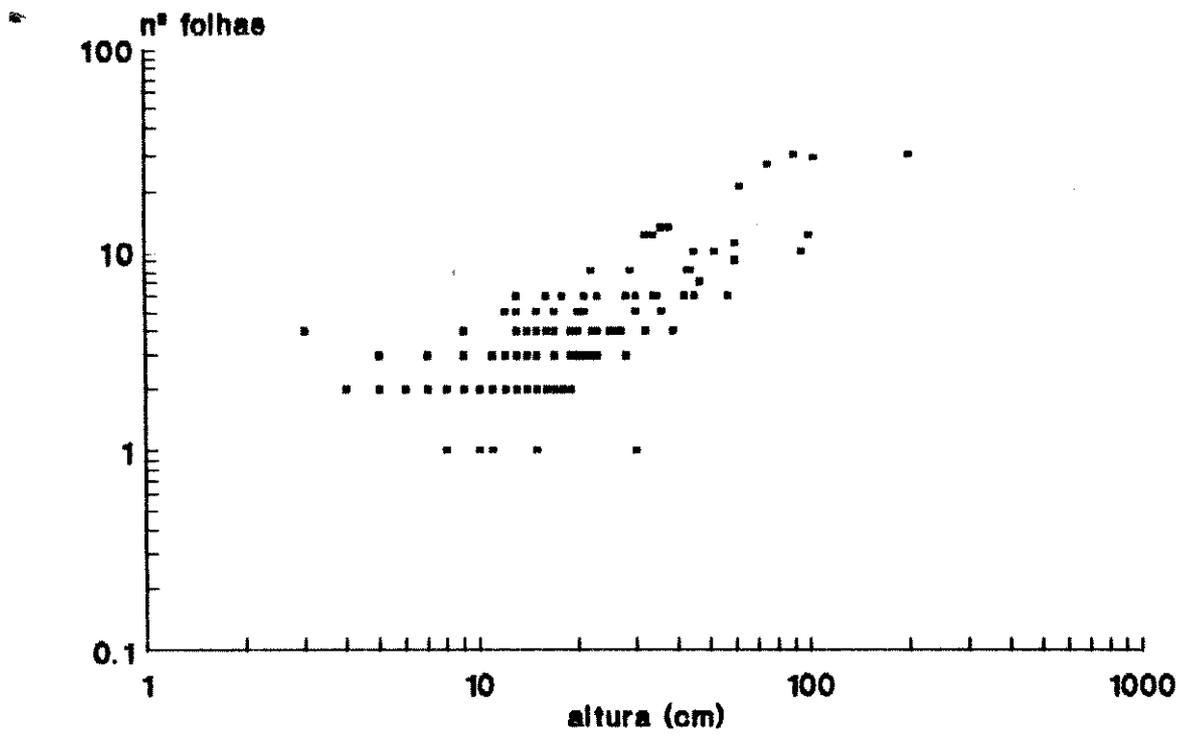


Tabela 4-1. Número de jovens e coeficiente de dispersão variando o tamanho das parcelas utilizadas.

	indivíduos		adultos		
	4	29	35	46	50
nº					
altura (m)	20	25	20	25	20
DAP (cm)	280	260	190	310	215
área da copa (m <sup>2</sup> )	318	139	250	380	216
nº jovens	41	2	99	23	56
tamanho parcela (m <sup>2</sup> ) x	0.58	-	1.51	0.36	0.86
6.25 s <sup>2</sup>	0.59	-	4.22	0.35	0.78
s <sup>2</sup> /x	1.02 *	-	2.78 *	0.99	0.90
x	2.56	-	6.06	1.44	3.56
25 s <sup>2</sup>	7.25	-	39.81	1.75	3.99
s <sup>2</sup> /x	2.83 *	-	6.57 *	1.21	1.12
x	10.25	-	24.25	5.75	14.25
100 s <sup>2</sup>	17.19	-	133.19	0.69	0.19
s <sup>2</sup> /x	1.69	-	5.49 *	0.12	0.01

\* valores de  $s^2/X$  são significativamente diferentes de 1 a  $p = 0,05$ .

a divisão das classes de tamanho arbitrariamente utilizando intervalos relativamente pequenos de modo a obter distribuições próximas às distribuições originais dos dados.

Na distribuição de indivíduos jovens nas classes de altura para a amostragem total, cerca de 90% dos indivíduos estão agrupados nas duas primeiras classes de tamanho (até 40 cm), ocorrendo uma grande desproporcionalidade entre

a primeira e a segunda classe e também, entre a segunda e terceira classe (Figura 4-5).

Da mesma forma, na distribuição de jovens em cada classe de diâmetro, a grande maioria dos indivíduos (cerca de 92%) está concentrada nas duas primeiras classes, que são aproximadamente proporcionais, existindo grande desproporcionalidade entre estas e as demais classes (Figura 4-6).

Considerando a distribuição do número de folhas entre os indivíduos, as duas primeiras classes concentram 86% da população (Figura 4-7).

Ainda que existam diferenças nas distribuições obtidas através das três medidas consideradas (altura, diâmetro e nº de folhas), de maneira geral, a estrutura de tamanho da população de copaíba apresenta uma forma de J reverso, com mais de 80% dos indivíduos nas duas primeiras classes de tamanho.

Para os parâmetros de tamanho considerados (altura, DAS e nº de folhas) foram encontrados valores de coeficiente de Gini elevados, indicando uma grande desigualdade nos tamanhos dos indivíduos, que pode ser observada nas curvas de Lorenz plotadas (Figura 4-8). Pode-se notar que para os parâmetros de altura e nº de folhas há uma grande desproporcionalidade com cerca de 80 % dos indivíduos totalizando apenas 50% do total de altura e número de folhas (Figura 4-8a e 4-8c respectivamente). Essa relação é menos desproporcional quando consideramos o diâmetro (Figura 4-8b) com 60% dos indivíduos somando 50% do diâmetro total. As distribuições apresentam um desvio considerável de uma distribuição normal, sendo resultante de um número elevado de indivíduos pequenos e poucos grandes. Na Tabela 4-2 são apresentados as médias ( $\bar{x}$ ), desvios padrões ( $s$ ) e Coeficientes de Gini ( $G$ ) para cada um dos conjuntos de dados.

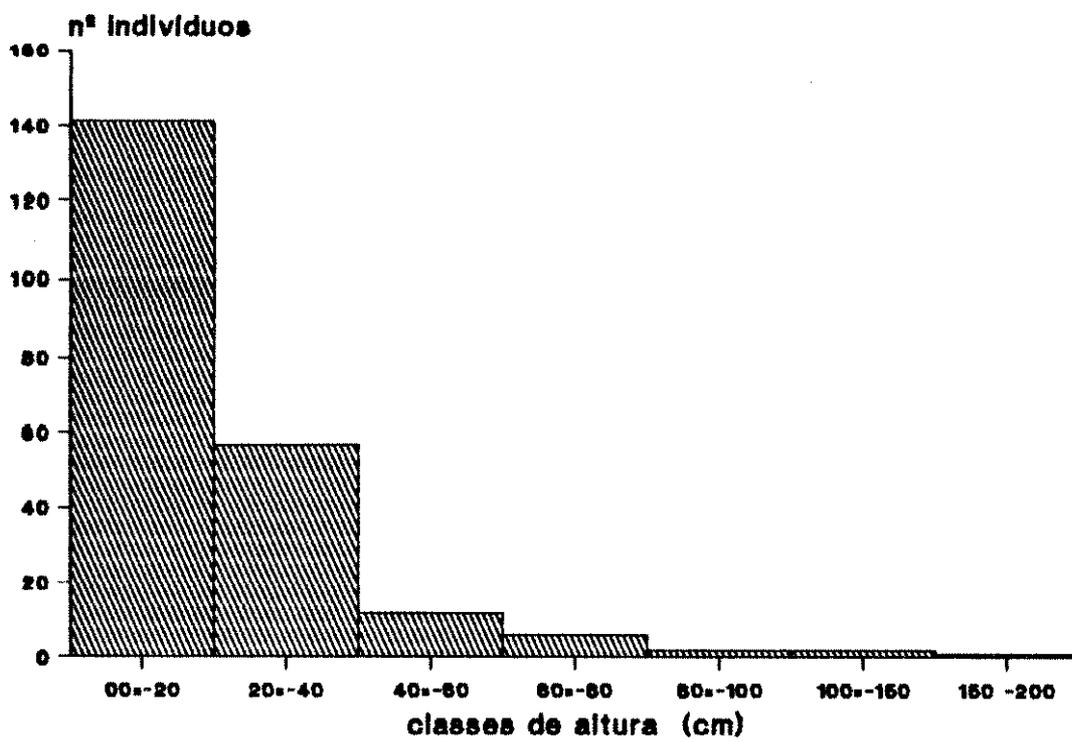


Figura 4-5. Frequência de indivíduos jovens em cada classe de altura

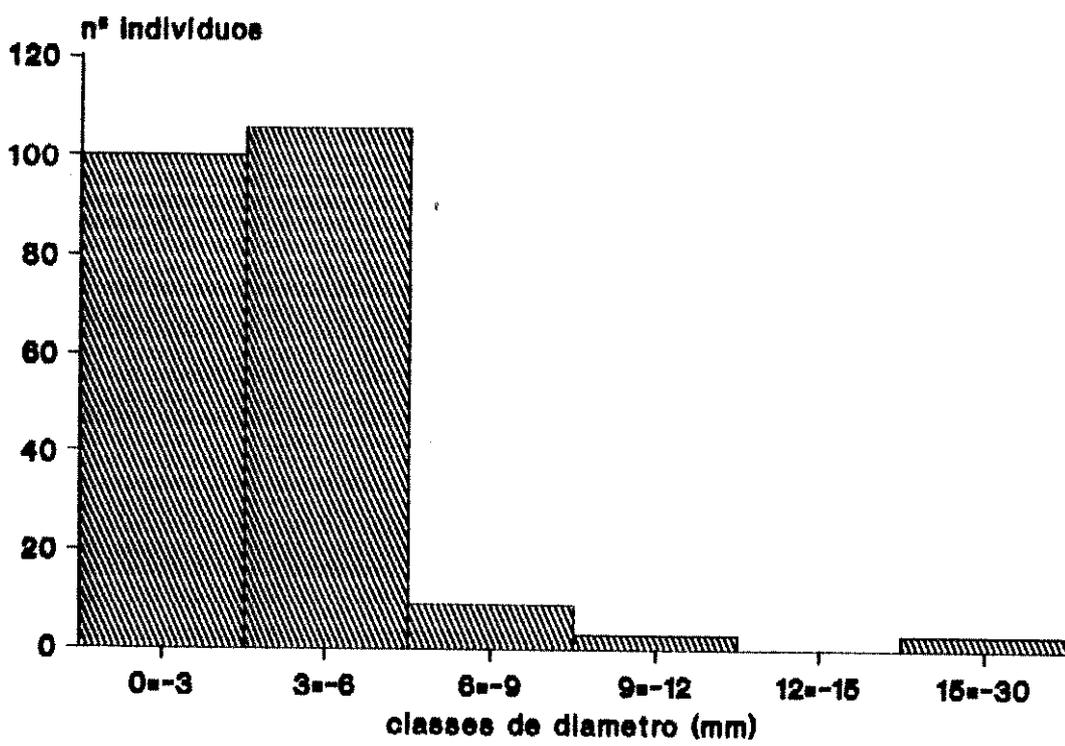


Figura 4-6. Freqüência de indivíduos jovens em cada classe de diâmetro

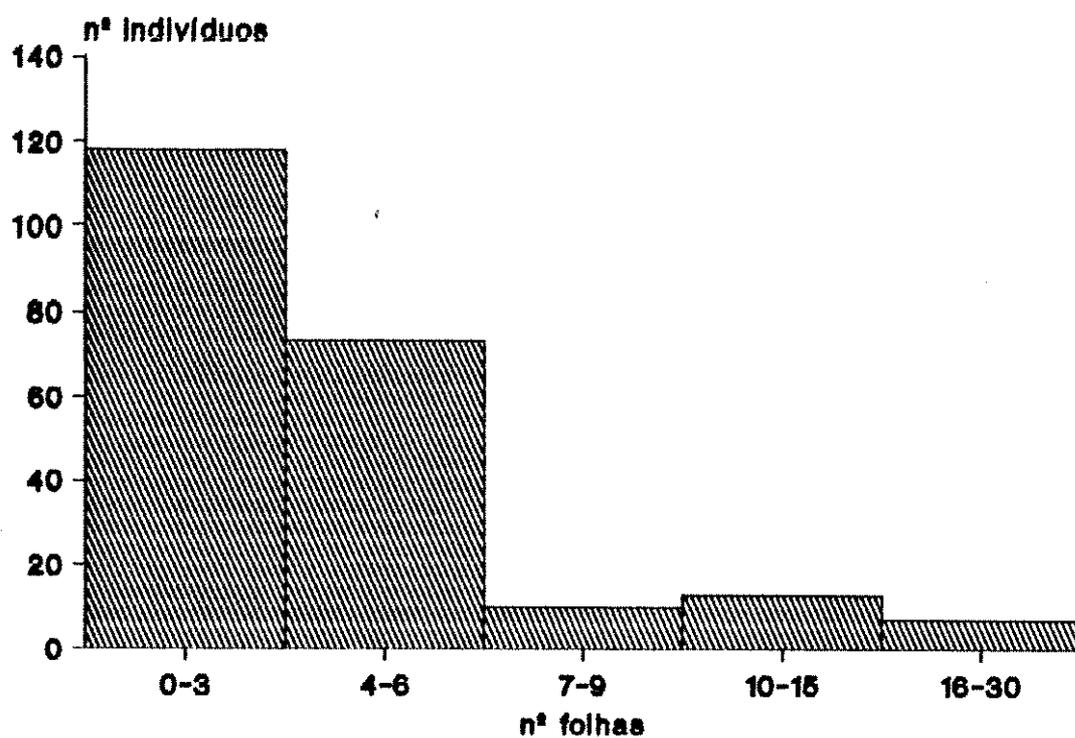


Figura 4-7. Distribuição do nº de folhas entre os indivíduos jovens da população de *Copaijera langsdorffii*.

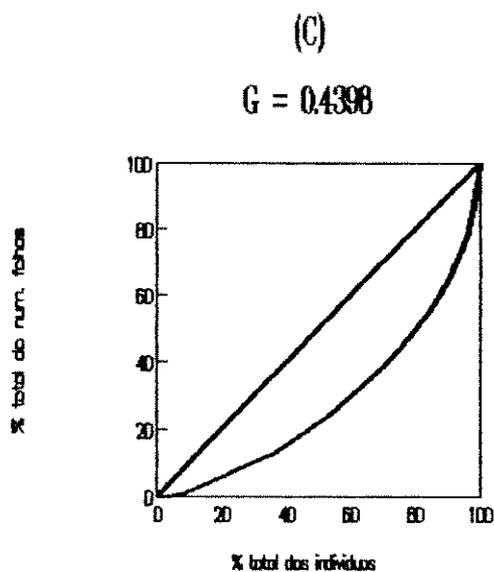
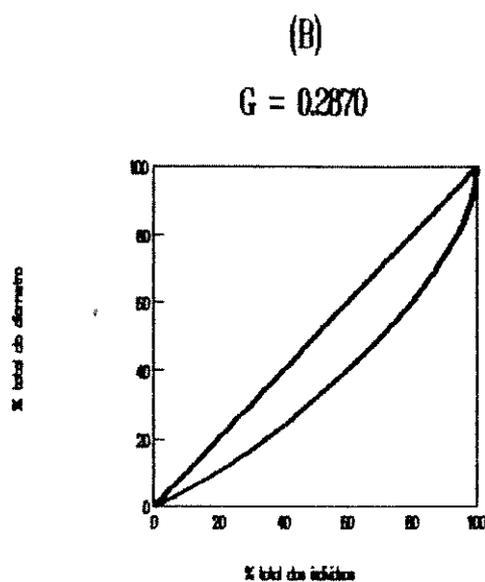
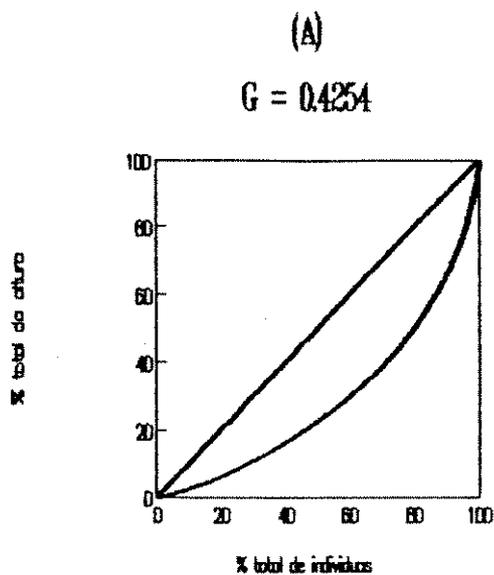


Figura 4-8. Curvas de Lorenz e respectivos coeficientes de Gini para os dados: (A) altura; (B) DAS (diâmetro ao nível do solo) e (C) nº de folhas.

Tabela 4-2. Parâmetros amostrados para a população de *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra.

	Altura	Diâmetro	Nº de Folhas
x	22.70	3.71	4.75
s	23.78	2.84	5.12
G	0.4254	0.2870	0.4398

### Padrão espacial de recrutamento

Para verificar o padrão espacial de recrutamento foram plotadas as freqüências relativas do número de jovens (sem levar em consideração o tamanho de cada indivíduo) e número de sementes em cada classe de distância (Figura 4-9), pode-se notar que o padrão exibido nos dois casos é muito semelhante. Este fato parece indicar que o padrão de estabelecimento resultante está ligado fortemente à curva de distribuição de sementes e que possivelmente não há um componente espacial nas probabilidades de estabelecimento, pelo menos na escala observada.

Caso exista efeito da distância sobre as probabilidades de estabelecimento, isso deve ser refletido na distância média entre os diferentes estádios de desenvolvimento dos indivíduos na população. Sendo assim, pode-se esperar que a distância média de jovens a adultos deva aumentar com o aumento do tamanho dos indivíduos.

As distâncias médias dos indivíduos jovens aos adultos em cada classe de altura (Figura 4-10a), variaram muito pouco (entre 6 e 8 m), com exceção das classes maiores que 70 cm, apresentando uma variação muito grande de distâncias dentro de cada classe de altura. Não foram observadas diferenças significativas entre as distâncias de jovens a adultos em cada classe de altura (Figura 4-10b, "Box-Plot",  $p > 0,05$ ).

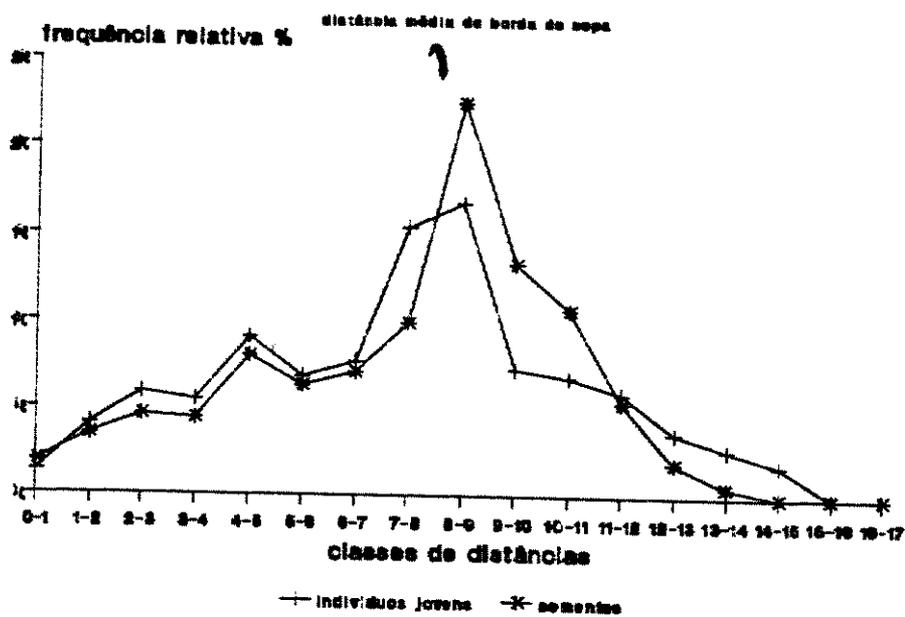
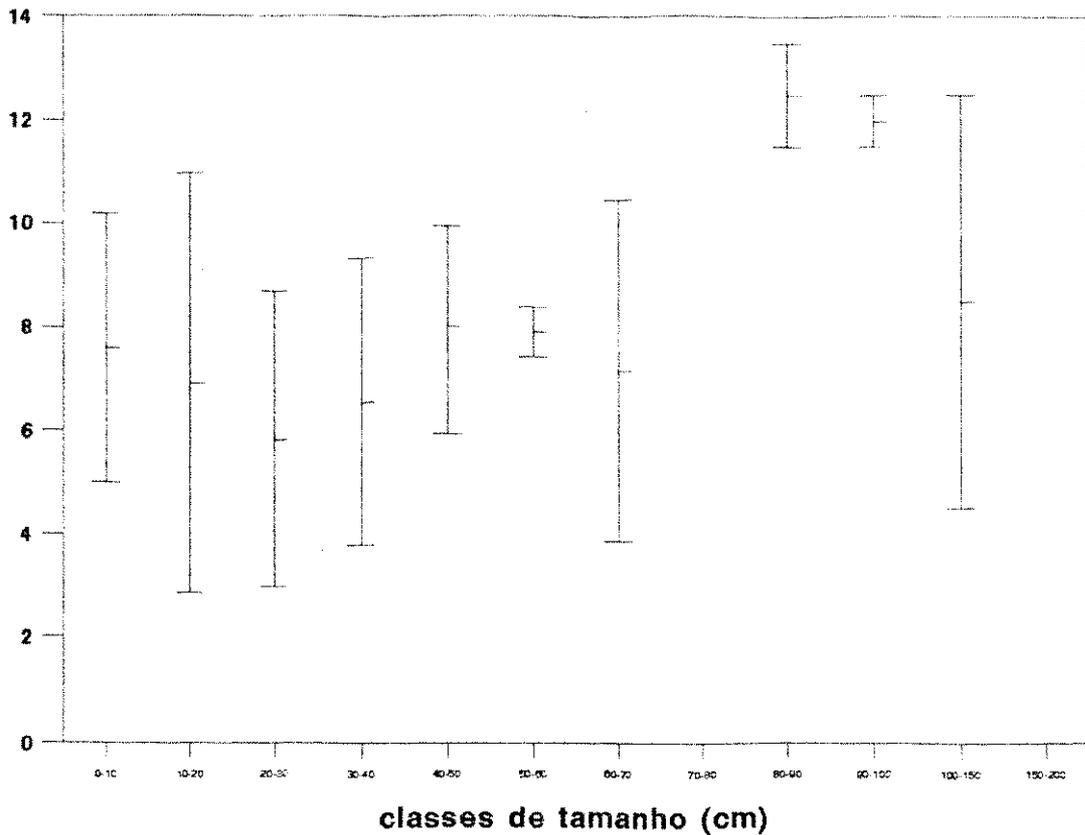


Figura 4-9. Freqüência relativa de sementes e jovens em cada classe de distância.

distância (m)



BOX PLOT - VARIÁVEL DISTANCIA AGRUPADA POR CLASSES DE ALTURA  
N = 221

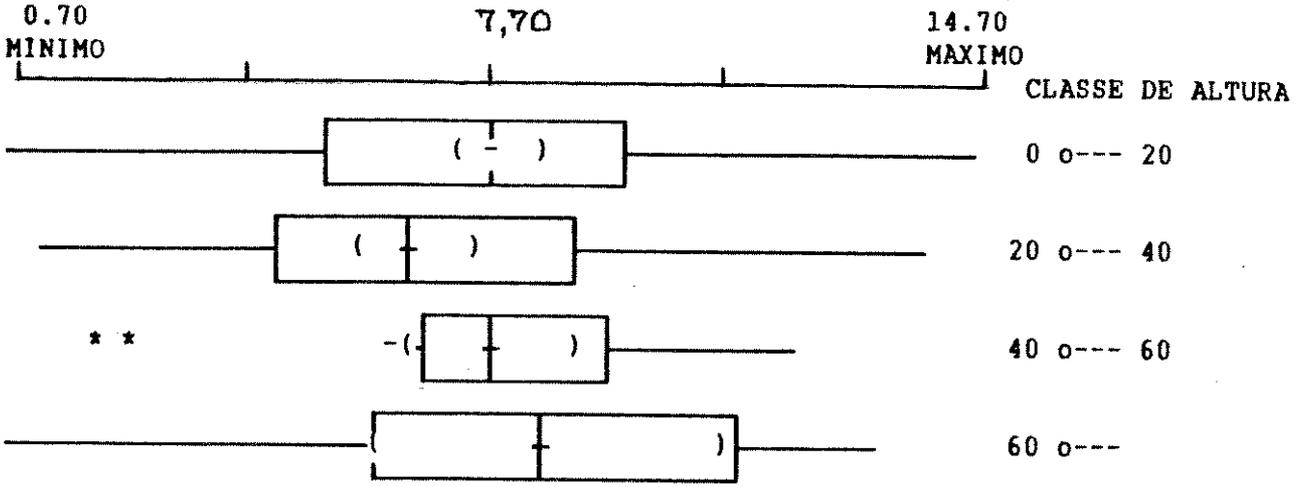


Figura 4-10. Distância média e desvio padrão dos indivíduos jovens em relação aos adultos por classe de altura (A). "Box-Plot" variável distância agrupada por classe de altura (B). Não houve diferença significativa entre as distâncias dentro das classes de altura.  $p > 0,05$  (Hoaglin et al., 1983).  
obs: dentro das caixas 50% das observações  
( ) intervalo de confiança de 95%  
\*\* out layers 2 vezes a mediana  
+ mediana.

As alturas médias dos indivíduos jovens em cada classe de distância (Figura 4-11a) também foram semelhantes, variando muito pouco (20 a 40 cm) e ocorrendo uma grande variação em todas as classes de distância. Não foram observadas diferenças significativas nas alturas de jovens entre as classes de distancia (Figura 4-11b, "Box-Plot",  $p > 0,05$ ).

A Figura 4-12 apresenta a estrutura de tamanho para os dados de altura dos indivíduos jovens encontrados em cada classe de distância. Pode-se notar que as curvas obtidas são, de maneira geral, semelhantes àquela encontrada na Figura 4-5 para a amostra total. As curvas têm a forma de J invertido, com a maioria dos indivíduos concentrados nas três primeiras classes de tamanho.

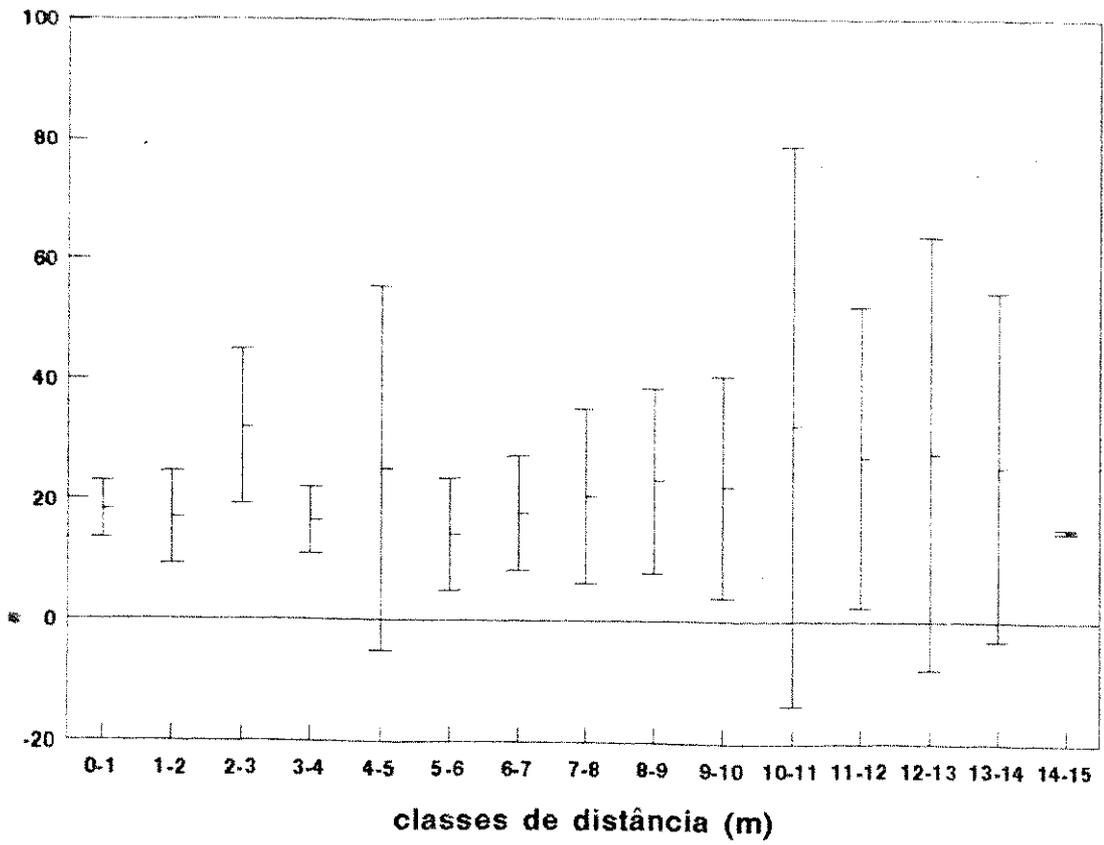
Portanto os resultados mostrados nas Figuras 4-10, 11 e 12 corroboram com a idéia de que não há um componente espacial operando, pelo menos na escala utilizada, nas probabilidades de estabelecimento dentro dos estádios de desenvolvimento amostrados. Entretanto, estes resultados se confrontam com a distribuição espacial dos adultos que não é agrupada. Na escala utilizada a distribuição espacial dos jovens parece estar mais relacionada com a curva de distribuição de sementes próximo a cobertura da copa dos indivíduos adultos.

### **Crescimento e sobrevivência**

O crescimento dos indivíduos jovens de *Copaifera langsdorffii* na Reserva de Santa Genebra é aparentemente muito lento e pode ser observado na Figura 4-13. Em um ano de observação, apenas 35 indivíduos (15.8%) mudaram de classe de tamanho passando para a classe seguinte. Além disso 119 indivíduos pertencentes as 3 primeiras classes de altura (49.4%) permaneceram do mesmo tamanho. O crescimento médio dos indivíduos foi menor que 10 cm por ano.

A mortalidade parece ser constante ao longo do ano, com um pequeno aumento no período novembro/dezembro (Figura 4-13) estando relacionado à

altura (cm)



BOX PLOT - VARIÁVEL Ln ALTURA AGRUPADA POR CLASSES DE DISTANCIA

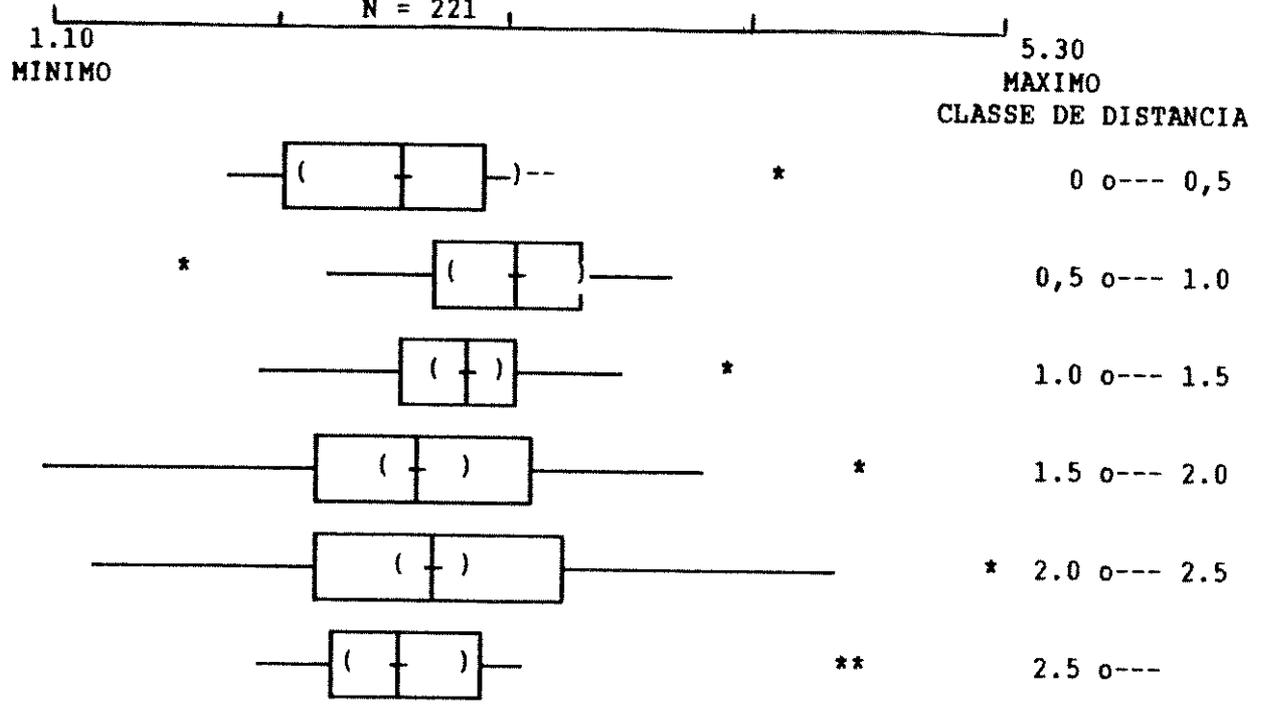


Figura 4-11. Altura média e desvio padrão dos indivíduos jovens por classe de distância em relação aos adultos (A). "Box-Plot" variável altura agrupada por classe de distância (B). Não houve diferença significativa nas alturas dos jovens entre as classes de distâncias.  $p > 0,05$  (Hoaglin et al. 1983).  
 obs: dentro das caixas 50% das observações  
 ( ) intervalo de confiança de 95%  
 \*\* out layers 2 vezes a mediana  
 + mediana.

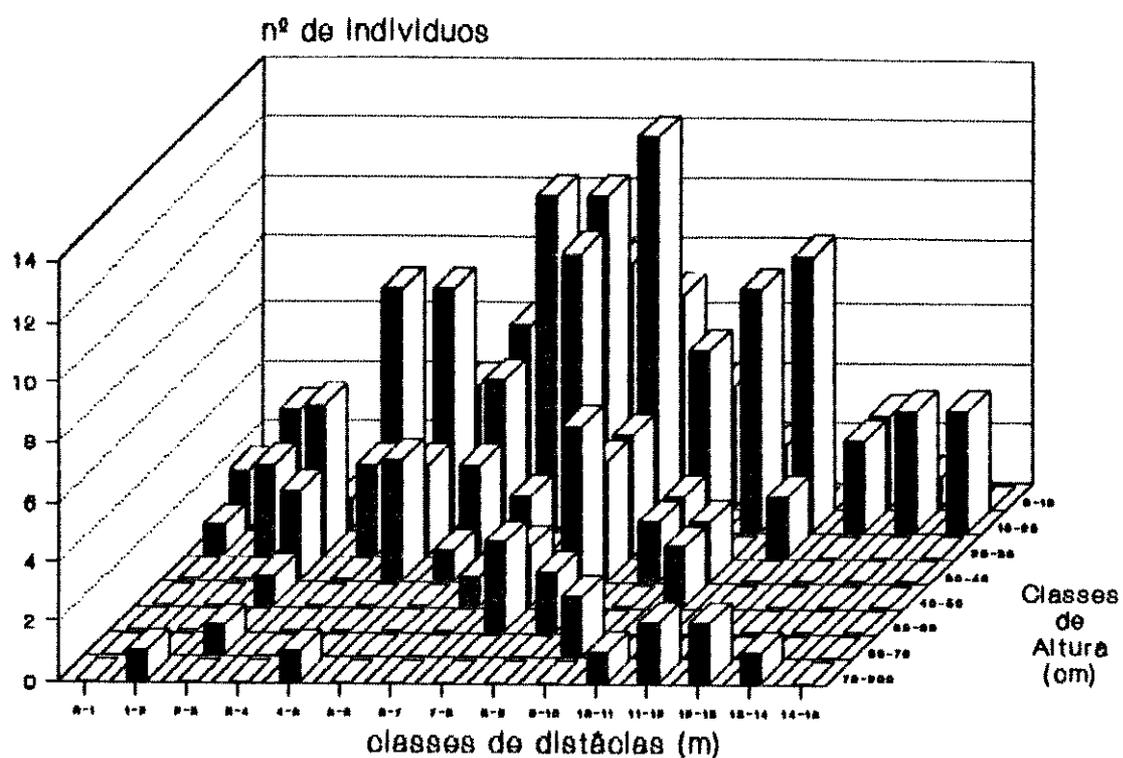


Figura 4-12. Distribuição dos indivíduos jovens por classe de altura dentro de cada classe de distância em relação aos adultos.

queda do indivíduo adulto nº 4, que ocorreu no dia 4/11/92. Neste período nove jovens morreram nas proximidades do indivíduo nº 4. Três deles, que estavam próximos à base do tronco, desapareceram pelo revolvimento da terra, ocasionado pelo tombamento do adulto. Um ficou sob o tronco caído. Outros dois indivíduos jovens ficaram sob pedaços de troncos podres de outras árvores que caíram na mesma ocasião. Finalmente três indivíduos morreram aparentemente por ressecamento, já que após a queda do adulto estes indivíduos ficaram expostos diretamente ao sol. Portanto se não considerarmos a morte destes nove indivíduos, a mortalidade geral fica praticamente constante ao longo do ano e está relacionada principalmente ao dessecação pelo sol.

## DISCUSSÃO

### Distribuição espacial

Na Reserva de Santa Genebra, os indivíduos adultos de *Copaifera langsdorffii* estão relativamente dispersos por toda a área amostrada, não havendo grupamentos como tem sido observado para áreas de cerrado do Estado de São Paulo (Santos 1991). Numa mata de galeria em Uberlândia-MG, Schiavini (1992) observou que a população de *C. langsdorffii* está bem distribuída, só não ocorrendo em áreas de solo encharcado. Machado (1990) também observou padrão semelhante no Distrito Federal. Na mata de Santa Genebra apenas em algumas situações foi observada a sobreposição de copas entre os adultos. Isso parece indicar a ausência de sítios preferenciais para o estabelecimento de *C. langsdorffii* na área estudada. Se existissem sítios preferenciais localizados em áreas restritas, pelo menos em escalas maiores, seria esperada a formação de grupamentos de indivíduos adultos, como ocorre com a população de *Euterpe edulis* que está concentrada na área de brejos da Reserva de Santa Genebra (Silva, 1992).

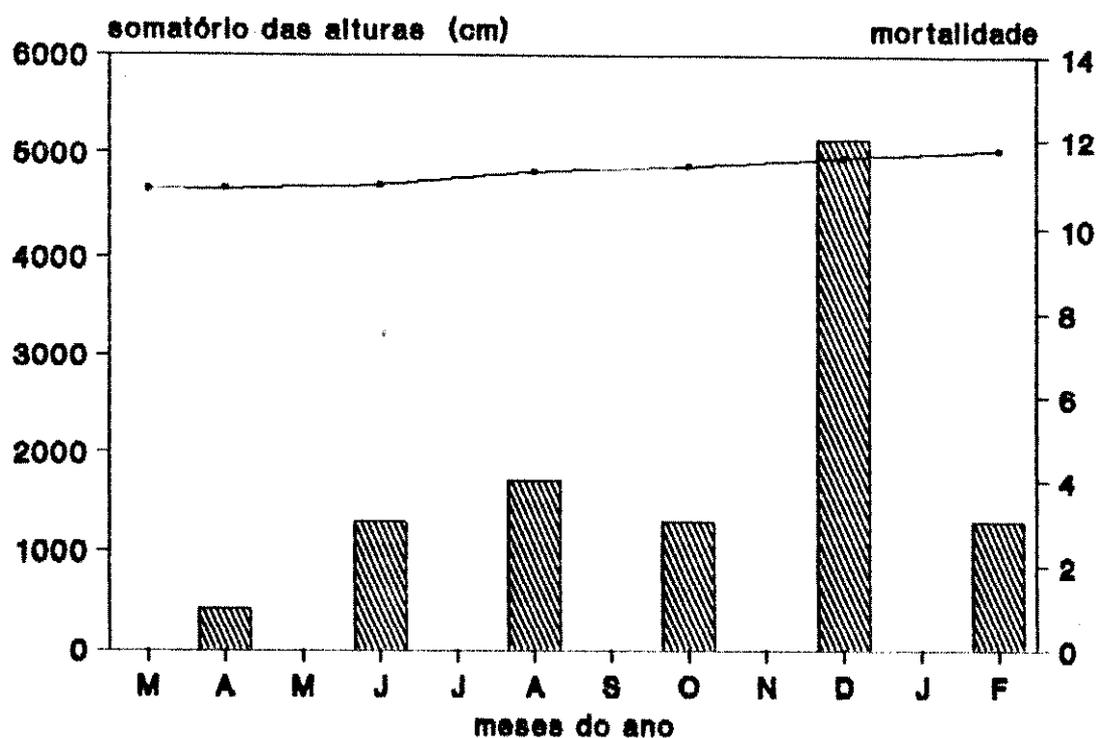


Figura 4-13. Crescimento médio dos indivíduos jovens da população (linha) e mortalidade dos jovens (barras) durante um ano de observações.

Entretanto, a ausência de indivíduos na área de 4 ha poderia sugerir uma distribuição agrupada em determinados pontos da área. Neste caso é possível que sítios favoráveis para o estabelecimento de *Copaifera*, estejam distribuídos de forma mais ou menos homogênea ou aleatória pela Reserva, minimizando a formação de grupamentos de indivíduos adultos.

Em escalas muito grandes, todas as populações de plantas se encontram agrupadas, e os processos que ocorrem nestas escalas são diferentes dos processos que ocorrem em escalas menores (Moreira, 1987)

Na Reserva de Santa Genebra foi observado um aumento na densidade de jovens com a proximidade dos adultos. A variância do número de indivíduos pelo tamanho da parcela indica para formação de grupamentos de plântulas com uso de parcelas de 25 m<sup>2</sup>. Em escalas maiores, os grupamentos não foram detectados como pode ser observado para o indivíduo nº 50. Já em escalas muito pequenas, existe a tendência de se encontrar um padrão aleatório, pois neste caso, o método detecta a distribuição dos indivíduos dentro dos grupamentos. Moreira (1987) encontrou padrão completamente diferente para *Emmotun nitens* (Icacinaceae), numa área de cerrado no Distrito Federal. Esta autora observou uma tendência a formação de grupamentos com uso de parcelas de 1 m<sup>2</sup> e uma distribuição tendendo a aleatória com parcelas maiores que 25 m<sup>2</sup>.

A concentração de indivíduos jovens sob a copa dos adultos é freqüentemente observada nos trópicos (Janzen 1970, Hubbell 1980). Alguns autores sugerem que as árvores-mãe oferecem microhabitats favoráveis para os indivíduos jovens se desenvolverem (Fox 1977, Ramírez 1978, Moreira 1987). Na mata de Santa Genebra embora exista maior número de plântulas sob a copa dos adultos de *Copaifera langsdorffii*, a ausência de grupamentos entre os indivíduos maiores, sugere que outros fatores atuando a longo prazo devem estar envolvidos na determinação do padrão observado. Schiavini (1992) relata a existência de

menor número de jovens de *C. langsdorffii* em áreas onde ocorrem os indivíduos adultos desta espécie. O mesmo autor cita a existência de maior número de plântulas em áreas mais abertas em função da queda de árvores, considerando *C. langsdorffii* colonizadora de novas áreas não ocupadas por ela. Sterner et al. (1986), sugerem que os padrões de distribuição espacial de espécies arbóreas são resultantes de mudanças ao longo das histórias de vida das espécies.

### **Estrutura de tamanho da população**

Quanto a estrutura de tamanho da população de *Copaifera langsdorffii* da Santa Genebra os padrões de distribuição encontrados foram semelhantes para qualquer um dos estimadores de tamanho: altura, diâmetro ao nível do solo e n° de folhas. Em todos os casos a curva obtida apresentou a forma de J invertido. Santos (1991) encontrou padrões semelhantes na distribuição de tamanhos de populações de *C. langsdorffii* para 4 áreas diferentes de cerrado no Estado de São Paulo. O mesmo padrão também foi observado por Leite & Salomão (1992) para copaíba em área de cerrado do Distrito Federal. Segundo Whitmore (1975), este padrão é característico de populações com potencial de autoregeneração.

Na Reserva de Santa Genebra os indivíduos jovens apresentam crescimento muito lento e um índice de mortalidade baixo. Leite & Salomão (1992) também observaram que *Copaifera langsdorffii* apresenta crescimento lento e Santos (1991) cita que plântulas já estabelecidas de *C. langsdorffii* apresentam crescimento muito lento e baixa mortalidade no cerrado em Mogi Guaçu. Segundo Webb et al. (1972) os padrões de crescimento inicial lento resultam em distribuições de tamanho na forma de J invertido, uma vez que os indivíduos permanecem nesta fase por um longo período de tempo, havendo inclusive sobreposições de diferentes coortes.

Quando o indivíduo número 4 de *Copaifera langsdorffii* tombou (Tabela 1-1), a mortalidade de plântulas devido ao dessecação aumentou. Este fato reforça a idéia de que os adultos proporcionam condições microclimáticas favorecendo o estabelecimento de indivíduos jovens, como sugerido por Fox (1977). Por outro lado, não foi observado aumento na taxa de crescimento das plântulas que permaneceram vivas nas proximidades do indivíduo que caiu. Portanto, outros fatores devem estar influenciando o crescimento lento, além do sombreamento como foi proposto por Fox (1977).

O fator tempo não deve ser negligenciado e a continuidade das observações permitirão concluir os efeitos da queda deste indivíduo em relação ao desenvolvimento dos jovens próximos a ele. Vale lembrar que embora tenha caído, este indivíduo permanece vivo e caso exista outras interferências de fatores como: competição por nutrientes entre jovens e adultos, sugerido por Clark & Clark (1984), é possível que a razão de crescimento dos jovens não se altere.

Como o crescimento observado é muito lento, em média menor do que 10 cm por ano, a passagem de indivíduos para classes de tamanhos maiores é pouco freqüente. Pode-se concluir então que os maiores incrementos devem ocorrer nas classes de tamanho menores, pelo recrutamento de novas plântulas originadas a partir de sementes. Assim as variações nos eventos reprodutivos da população devem interferir diretamente na sua estrutura de tamanho. Além disso, deve-se considerar também o efeito da predação diferencial de sementes entre diferentes anos de frutificação, como aquele observado em 1991.

O acúmulo de indivíduos recrutados a partir de diferentes coortes, sob a copa da árvore-mãe, pode causar um aumento nas pressões de competição, e ainda, caso exista um predador que responda ao aumento da densidade poderá ocorrer a mortalidade dos indivíduos maiores, estabelecidos a mais tempo e provenientes de

coortes anteriores. Provavelmente a interação destes eventos resulte na distribuição de tamanhos observada.

Segundo Weiner & Solbrig (1984), diferenças na idade, variação genética, heterogeneidade de recursos e competição são os principais fatores responsáveis por variações de tamanho entre indivíduos de uma população. Os cálculos dos coeficientes de Gini e curvas de Lorenz dão indícios de que a população de *Copaifera langsdorffii* se encontra hierarquizada. É provável que um dos fatores geradores deste padrão seja o crescimento lento observado.

### **Padrão espacial de recrutamento**

A distribuição dos indivíduos jovens, dentro de cada classe de distância em relação aos adultos, parece estar influenciada fortemente pela curva de dispersão de sementes. A arquitetura da copa influencia a curva de dispersão de sementes e tem sido considerada como um fator importante no padrão de distribuição da progênie (Ramírez 1978, Santos 1991). Portanto, a grande quantidade de indivíduos estabelecidos próximos a borda da copa, observada neste estudo, está condicionada ao grande número de sementes que chega neste ponto e não ao aumento da probabilidade de recrutamento nestas distâncias.

A comparação entre as curvas de dispersão de sementes e de distribuição de plântulas demonstra que, na área sob influência da copa, as variações no total de plântulas recrutadas, dentro de cada classe de distância, acompanham a curva de dispersão de sementes. Fora da influência da copa poucas sementes são encontradas e o número de plântulas observado também é muito pequeno.

Esse padrão de distribuição dos indivíduos jovens de *Copaifera langsdorffii* na Santa Genebra é relativamente semelhante aqueles encontradas por Ramírez (1978) com *Copaifera pubiflora* na Venezuela, Augspurger (1983b 1984) com 9 espécies arbóreas no Panamá, Moreira (1987) com *Emmotum nitens* em Brasília e

por Santos (1991) para 3 espécies de cerrado (inclusive *C. langsdorffii*) no Estado de São Paulo.

A variação da distância não tem efeito sobre o tamanho médio dos indivíduos jovens. Se houvesse um aumento nas probabilidades de recrutamento à distâncias maiores, seria esperado encontrar os maiores indivíduos jovens nas maiores classes de distância, o que não ocorreu. Este padrão difere daquele encontrado por Ramírez (1978) para *C. pubiflora*. Este autor verificou que, embora o número de indivíduos seja maior próximo a árvores adultas, a idade média dos indivíduos é maior com o aumento da distância. Santos (1991) não encontrou nenhum indício de que as alturas médias dos indivíduos jovens fossem influenciadas pela distância nas três espécies estudadas.

Da mesma forma, as distâncias médias dos indivíduos jovens variaram muito pouco entre as classes de altura, indicando que os indivíduos estão distribuídos de forma homogênea dentro das classes de altura, independentemente da distância aos adultos parentais. Novamente os padrões encontrados por Santos (1991) foram semelhantes ao encontrado neste estudo.

As estruturas de tamanho dentro de cada classe de distância são semelhantes à estrutura para a população total. Tais resultados corroboram a discussão anterior, confirmando que os padrões de recrutamento são independentes da distância aos indivíduos adultos.

Os padrões de distribuição e recrutamento dos indivíduos jovens encontrados neste estudo, claramente resultam de processos diferenciais no tempo e no espaço. Isto fica evidente quando a distribuição dos adultos, que é espaçada, é confrontada com a alta concentração de jovens e a baixa mortalidade observada. A resposta para esta observação contraditória deve estar na história do desenvolvimento da população de *Copaifera langsdorffii* na área. As distâncias de recrutamento de diferentes coortes não são constantes ao longo do tempo

(Augspurger, 1983a). Essa variação resulta da predação diferencial de sementes e plântulas nas proximidades dos adultos em diferentes anos, além do aumento nas probabilidades de recrutamento de novos indivíduos, que se estabelecem a partir de sementes dispersas por animais a distâncias maiores. O acúmulo destas variações ao longo dos anos determina o padrão espacial dos indivíduos na população.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo oferece uma visão ampla de diversos aspectos da ecologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) na Reserva Municipal de Santa Genebra.

A mata de Santa Genebra é um fragmento florestal remanescente das floretas mesófilas do interior paulista, cuja fauna sofreu muitas alterações nos últimos anos com o desaparecimento local de muitas famílias de aves, principalmente grandes aves frugívoras, que potencialmente seriam os principais dispersores de copaíba.

A sazonalidade climática da região condiciona o ritmo de queda de folhas e o fluxo de folhas novas de copaíba na Reserva de Santa Genebra. A queda de folhas está intimamente relacionada com o longo período seco durante o inverno (máximo déficit hídrico). As primeiras chuvas no início do verão dão o estímulo necessário para o brotamento, que ocorre de forma sincronizada a nível populacional. Em anos cujo déficit hídrico é menor, a distância dos indivíduos aos mananciais da água, ou seja, a diferença na disponibilidade de água nos diferentes microambientes ocupados, representa um fator adicional que determina as variações individuais observadas nestas fenofases. Indivíduos mais próximos as fontes de água tendem a perder menos folhas que aqueles localizados a maiores distâncias.

A estratégia reprodutiva da copaíba é menos influenciada pelo ritmo climático, estando condicionada pelas interações entre planta e animal (fatores finais). A floração correndo todos os anos mantém as populações de animais polinizadores na área de estudo. A falha na floração de copaíba observada em 1991/1992, demonstra que seus polinizadores podem utilizar outros recursos no

mesmo período do ano. É possível que a baixa precipitação na estação úmida neste período tenha influenciado a falha na floração da copaíba.

A irregularidade na frutificação a nível individual e populacional nos diferentes anos, representa uma estratégia para evitar a ação de predadores de sementes e garantir a dispersão.

O fruto de copaíba apresenta características tipicamente adaptadas a atração de grandes aves frugívoras. Entretanto como na Reserva de Santa Genebra as grandes aves estão ausentes, os bugios (*Alouatta fusca*) aparecem como alternativa para dispersão de sementes, principalmente nos anos de máxima frutificação. Entre as aves observadas consumindo frutos de copaíba, o tucano (*Ramphastos toco*) que não é uma espécie residente na área de estudo, é importante por representar um vetor de sementes entre mata e cerrado, contribuindo para que possa ocorrer um aumento na variabilidade genética da população de copaíba na Reserva de Santa Genebra.

A variação na frutificação de *Copaifera langsdorffii* parece ser a estratégia chave para evitar e controlar as populações de insetos predadores de sementes. Nos anos de frutificação intensa os predadores são saciados, restando muitas sementes intactas para animais dispersores como os bugios. Por outro lado nos anos de baixa produção de frutos, as populações dos insetos predadores são controladas a níveis mais baixos.

A população de *Copaifera langsdorffii* apresenta características auto-regenerativas. O padrão de distribuição espacial da população é diferente para plântulas e adultos. Para as plântulas está associado à distribuição de sementes. Para os adultos, a distribuição provavelmente, está associada a predação diferencial de sementes no tempo e no espaço e do aumento das probabilidades de sobrevivência das sementes que são dispersas por animais (principalmente grandes aves frugívoras que estavam presentes na área antes do início do processo de

fragmentação da mata) a distâncias maiores, ocasionado uma distribuição não agregada na área de estudo.

Muitos aspectos da ecologia da copaíba na Reserva de Santa Genebra ainda precisam ser melhor compreendidos, mas as informações apresentadas neste estudo auxiliam a compreender como *Copaifera langsdorffii* se comporta sob as condições climáticas da região e como vários aspectos da sua ecologia se interrelacionam.

## LITERATURA CITADA

- ALENCAR, J. da C. 1984. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. 3. Distribuição espacial da regeneração natural pré-existente. *Acta Amazonica* 14: 255-279.
- ALVIM, P. T. & ALVIM R. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In *Tropical Trees as Living Systems*. TOMLINSON, P.B.; M.H. ZIMMERMANN (eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- ALVIM, P. T. 1964. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: *Anais do 15º Congresso Nacional de Botânica* (Sociedade Botânica do Brasil ed.) Porto Alegre.
- AMARAL, M.E.C. 1992. *Ecologia floral de 10 espécies da Tribo Bignoniaceae (Bignoniaceae) em uma floresta semidecídua no município de Campinas*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ANGEVINE, M.W. & CHABOT, B.F. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In: *Topics in plant population biology*. (Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. eds) Columbia University Press. New York.
- ARRUDA, V.L.V. & SAZIMA, M. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguane* (Ulmaceae), uma espécie anemófila. *Rev. brasil. Bot* 11:113-112.
- ASSUMPCÃO, C.T., LEITÃO FILHO, H. de F. & CESAR, O. 1982 Descrição das matas da fazenda Barreiro Rico, estado de São Paulo. *Rev. brasil. Bot* 5:53-66.
- AUGSPURGER, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34:475-488.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775-789
- AUGSPURGER, C.K. 1982. A cue for synchronous flowering. In: *The Ecology of a tropical forest* LEIGHT, E.G.; RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (Eds). Smithsonian Inst. Press, Washington, DC.
- AUGSPURGER, C.K. 1983a. Seed dispersal of tropical tree *Platypodium elegans* and the scape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol* 65:1705-1712.
- AUGSPURGER, C.K. 1983b. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical trees species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- AUGSPURGER, C.K. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology* 68:27-42.

- BAITELLO, J.B. & AGUIAR, O.T.de. 1982. *Flora arbórea da Serra da Cantareira* São Paulo.
- BAITELLO, J.B., PASTORE J.A., AGUIAR, O.T., CERIO, F.C. & SILVA C.E.F. 1988. A vegetação arbórea do Parque Estadual do Morro do Diabo, Munic. Teodoro Sampaio, estado de São Paulo. *Acta Bot. Bras.* 1:17-26.
- BONDAR, G. 1943. Notas entomológicas da Bahia XII. *Rev. Ent* 14:85-134
- BONDAR, G. 1945. Notas entomológicas da Bahia XV. *Rev. Ent.* 16:89-112.
- BORCHERT, R. 1973. Simulation of rythmics tree growth under constant conditions. *Physiologia Plantarum* 29:173-180
- BORCHERT, R. 1978. Feedback control and age related changes of shoot growth in seasonal and nonseasonal climates *In Tropical Trees as Living Systems.* TOMLINSON, P.B.; M.H. ZIMMERMANN (eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecology of a tropical tree *Erythryna poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61:1065-1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15:81-89.
- BUZATO, S. 1990. *Ecologia da Polinização de duas espécies de Mendoncia, na região de Campinas, São Paulo.* Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- CÂMARA, I. G. 1983. Tropical moist forest conservation in Brazil. *In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A. C. Chadwick eds). Blackwell Scientific Publications.
- CASTELLANI, T. T. 1986. *Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação pelo fogo.* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- CAVASSAN, O., CESAR, O. & MARTINS, F.R. 1984. Fitossociologia arbórea da Reserva Estadual de Bauru, estado de São Paulo. *Rev. brasil. Bot* 7:91-106.
- CESAR, O. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estudo florístico quantitativo de mata mesófila semidecídua na Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Rev. brasil. Biol* 50:133-147.
- CHIARELLO, A. G. 1992. *Dieta, padrão de atividade e área de vida de um grupo de bugios ruivos (Alouatta fusca) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.* Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124:769-788.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in prevent competitive exclusion in some marine animal and rainforest trees. *In: Dinamics of populations procedings of Advanced Study Institute on Dinamics of Numbers*

*in Populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.

- CRESTANA, C.M. & BELTRATI, C.M. 1988. Morfologia e anatomia das sementes de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae - Caesalpinioideae). *Naturalia* 13:45-54.
- CRESTANA, C.M. & GIANNOTTI, E. 1985. Biologia da polinização de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae - Caesalpinioideae), "o óleo de copaíba". V Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Rio Claro. Resumos.
- CRESTANA, C.M. & KAGEYAMA, P.Y. 1989. Biologia da polinização de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae), "o óleo de copaíba". *Rev. Inst. Flor.*, São Paulo, 1(1):201-214.
- CROAT, T.B. 1969. Sazonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Miss. Bot. Gdn.* 56:295-307
- DANIEL, O. 1988. *Padrões de disseminação, qualidade fisiológica e sobrevivência inicial de Astronium concinnum Schott (gonçalo-alves)*. Tese de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- DENSLOW, J.L. & MOERMOND, T.C. 1982. The effects of accessibility on rates of fruits removal from neotropical shrubs: an experimental study. *Oecologia* 54:170-176.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol* 7: 459-474.
- FELIPPE, G.M.; VÁLIO, I.F.M.; PEREIRA, M.F.A.; SHARIF, R.R.; VIEIRA, S.R. 1983. *Fisiologia do desenvolvimento vegetal* Ed. Campus, Rio de Janeiro.
- FENNER, M. 1985. *Seed ecology* (Chapman & Hall eds) London.
- FERNANDES, A. & BEZERRA, P. 1990. *Estudo filogeográfico do Brasil* Stylus Comunicações. Fortaleza.
- FORGET, P.M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpinaceae), a large seeded tree in French Guiana. *Biotropica* 24: 146-156.
- FOURNIER, L.A. & SALAS, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinamica de floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Rev. Biol. Trop.*, 14:75-85.
- FOURNIER, L.A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque humedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26:54-59.
- FOX, J.F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. *Am. Nat.* 111: 69-89.

- FRANCO, A.L.M. 1991. *Biologia floral de duas espécies sincronopátricas de *Prestonia* (Apocynaceae)*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H. & OPLER, P.A. 1974a. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol* 62:881-913.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H. & OPLER, P.A. 1974b. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In *Phenology and seasonality modeling* (H. Lieth ed.) Springer-Verlag, Berlin.
- GALETTI, M. & PEDRONI, F. 1993. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* (no prelo).
- GALETTI, M. 1992. *Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GALETTI, M.; PASCHOAL, M. & PEDRONI, F. 1992. Palm nut predation (*Syagrus romanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol* 8: 121-123.
- GALETTI, M.; PEDRONI, F. & MORELLATO, L.P.C. 1993. Diet of the Brown Howler Monkey (*Alouatta fuscata*) in a forest fragment in Brazil (no prelo)
- GALETTI, M. & RODRIGUES, M. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica* 24: 222-224.
- GAUTIER-HION, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants* K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.). Man and the Biosphere Series, vol. 7. The Parthenon Publishing Group.
- GAUTIER-HION, A.; DUPLANTIER, J.M.; QURIS, R.; FEER, F. SOURD, C.; DECOUX, J.P.; DUBOST, G.H.; EMMONS, L.; ERARD, C.; HECKETSWEILER, P.; MOUNGAZI, A.; ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- GIBBS, P.E. & LEITÃO-FILHO, H.G., 1978. Floristic composition of an area of gallery forest, near Mogi-Guaçu, State of São Paulo, S.E. Brazil. *Rev. brasil. Bot* 1:151-156.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbd naturwiss. Ver. Hamburg*. 7:315-352.
- GRANT, V. 1980. Gene flow and the homogeneity of species populations. *Biol. Zbl* 99:157-69.

- HARPER, J. L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892p.
- HARPER, J.L., LOVEL, P.H. & MOORE K.G. 1970. The shapes and size of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:327-356.
- HOAGLIN, D.C., MOSTELLER, F. & TUKEY, T.W. 1983. Understanding, robust and splortory data analysis. ed John Wiley New York and sons.
- HOLDRIDGE, L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.
- HOWE, H. F. 1979. Fear and frugivory *Am. Nat* 114 (6): 925-931.
- HOWE, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- HOWE, H. F.; SCHUPP, E. & WESTLEY, L. 1985. Early cosequences of seed dispersal for a neotropical tree ( *Virola surinamensis*). *Ecology*66:781-791.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*203: 1299-1309.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*35:214-229.
- JACKSON, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*13 (2 supl.): 121-130.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*21:620-637.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104: 501-528.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 2:465-492.
- JANZEN, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103.
- JANZEN, D.H. 1975a. Behavior of *Hymenaeacourbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science*189: 145-147.
- JANZEN, D.H. 1975b. Intra and interhabitat variations in *Gazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblicerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology*56:1009-1013.
- JANZEN, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. *In: Tropical trees as living systems*. (Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. eds) Cambrige University Press, Cambrige.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*34:611-612.

- JANZEN, D.H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk*98: 841-844.
- JANZEN, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrates guts. *In: Coevolution*. (Futuyma, D. J. & Slatkin, eds) Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland.
- JANZEN, D.H., MILLER, G. JONES, J. POND, M., HOOPER, R. & JANOS, D. 1976. Two Costa Rican bat generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*56:1068-1075.
- JOLY, A., 1985, *The evolution of primate behavior*. 2ed. Macmillan Publishing Company, New York.
- JOLY, C.A. & FELIPPE, G.M. 1980. Fenologia de *Magonia pubescens* St.Hil.. *Ciência e Cultura*32:936-941.
- KAGEYAMA, P.Y. 1987. Conservação in situ de recursos genéticos de plantas. *IPEF*(35): 7-37.
- KÖEPPEN, W. 1945-1962. *Carta Climática do Estado de São Paulo* São Paulo, Secretaria da Agricultura.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology* (HARPER & ROW Publishers) New York.
- KUHLMANN, N. & KUHN, E. 1947. *A flora do distrito de Ibiti, São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo.
- LABOURIAU, L.G. 1963. Problemas da fisiologia ecológica dos cerrados. In *Simpósio sobre o Cerrado*. (Ferri, M.G., coord.). Editora da Universidade de São Paulo. p 236-276.
- LEIGH, E.G. & WINDSOR, D.M. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. *In: The Ecology of a Tropical Forest*. (Leigh, E.G.; Rand, A. S. & Windsor, D. M. eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- LEITE, A.M.C. & SALOMÃO, A. N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta bot. bras.* 6(1): 123-134.
- LEVEY, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am. Nat.*129:471-485
- LEWINSOHN, T.M. 1980. *Predação de sementes em Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinioideae): aspectos ecológicos e evolutivos*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- LLOYD, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns in Angiosperms. *In: Demograph and evolution in plant populations.* (ed SOLBRIG, O.T.) Berkeley, University of California Press.
- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. 1987. *Tropical Forest and its Enviroments.* Longman Scientific & Technical. New York. 347 p.
- MACHADO, J.W.B. 1990. *Relação origem/solo e tolerância a saturação hídrica de *Copaifera langsdorffii* Desf.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campians.
- MANTOVANI, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do Cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, Estado de São Paulo.* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- MARINHO-FILHO, J. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.*7: 59-67.
- MARTINS, F.R., 1982. O balanço hídrico sequencial e o carater semidecíduo de floresta do Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Rev. Bras. Estat.*43(170): 353-391.
- MATTHES, L. A. F. 1980. *Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás.* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MATTHES, L. A. F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MATTHES, L.A.F., LEITÃO-FILHO, H.F. & MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. *In V Congresso da Sociedade Botânica de São Paula* 55-76. Anais.
- McATEE, W.L. 1947. Distribution of seeds by birds. *Amer. Midl. Nat.*38:214-223.
- McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. *In Coevolution of animals and plants.* (Gilbert, L.E. & Raven, P.H. eds). Univ. of Texas. Austin.
- MEIRA-NETO, J.A., BERNACCI, L.C., GROMBONE, M.T., TAMASHIRO, J.I. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1989. Composição florística da mata semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia-estado de São Paulo) *Acta Bot. Bras.*3:51-74.
- MENDES, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates, Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, M.G. *Rev. Nord. Biol*6: 71-104.
- MILTON, K. 1980. *The foraging strategy of howler monkeys* Columbia University Press, New York.

- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savannah and the semideciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeog.* 3:325-355.
- MOREIRA, A.G. 1987. *Aspectos demográficos de Emmotun nitens (Benth.) Miers. (Icacinaceae) em um cerrado distrófico no Distrito Federal.* Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- MORELATTO, L. P. C.; RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. & JOLY, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 12: 85-98.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Rev. brasil. Biol* 50:163-173.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MORELLATO, L.P.C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian Forests. I Litterfall and litter standing crop. *J. Trop. Ecol* 8: 205-215.
- MORRISON, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59: 716-723.
- MOTTA-JUNIOR, C. & LOMBARDI, J.A. 1990. Aves como agentes dispersores de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Caesalpiniaceae) em São Carlos, estado de São Paulo. *Ararajuba* 1:105-106.
- NAGY, K.A. & MILTON, K. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60:475-480.
- OLIVEIRA, J.B. 1980. Características morfológicas, analíticas, limitações e aptidão agrícola dos solos da quadricula de Campinas. *Circular Técnica nº 109 Instituto Agrônomo de Campinas.*
- OLIVEIRA, J.B. MENK, J.R.F. & ROTTA, C.L. 1979. *Levantamento pedológico semidetalhado dos solos do estado de São Paulo. Quadricula de Campinas.* Rio de Janeiro. IBGE.
- OLIVEIRA, P.E. 1986. *Biologia da reprodução de espécies de Kielmeyera (Guttiferae) de cerrados de Brasília, DF.* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- OOSTING, H.J. 1956. *The study of plant communities.* Freeman, San Francisco.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rain fall as a factor in the release, timing and synchronisation of anthesis by tropical trees and shrubs. *Jour. Biog.* 3:231-236.

- PAGANO, S.N. 1985. *Estudo florístico, fitossociológico e de ciclagem de nutrientes em mata mesófila semidecídua, no município de Rio Claro, SP.* Tese de Livre docência. Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita. Rio Claro.
- PEDRO, W.A. 1992. *Estrutura de uma taxocenose de morcegos da reserva do Panga (Uberlândia, MG), com ênfase nas relações tróficas em Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera).* Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- PEDRONI, F.; GALETTI, M & MORELLATO, L. P. Litterfall in a tropical semideciduous forest, Southeastern Brazil (em prep.)
- PEDRONI, F.; GALETTI, M. & MORELLATO L.P.C. 1990. Produção de serapilheira em floresta semidecídua do sudeste do Brasil. *VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Campinas* Resumos.
- PEDRONI, F.; GALETTI, M. & MORELLATO L.P.C. 1991. Production, Seed dispersal and seed predation of *Copaifera langsdorffii* in a semideciduous forest in Brazil. *II - Simposio-taller frugivoria y dispersion de semillas. Los Tuxtlas, Mexico.* Resumos.
- PIJL, L. van der. 1982. *Principles of seed dispersal in higher plants.* 3ed. Springer-Verlag. Berlin. 215p.
- PIO CORREA, M. 1969. *Dicionário de plantas úteis do Brasil e exóticas cultivadas* 2ed Rio de Janeiro. Min. da Agricultura.
- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In: *The Population Structure of Vegetation* J. White (ed). (Handbook of vegetation Science vol. 3). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, Netherlands.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparison. *In Tropical rain forest: ecology and management.* (Sulton, S.L. & Chadwick, A.C. eds) Oxford Blackwell.
- RAMÍREZ, N. & ARROYO, M.K. 1982. Mecanismo de dispersion y dinamica de regeneracion en *Copaifera pubiflora* Benth. (Caesalpinoideae) en Los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat* 140:291-311.
- RAMÍREZ, N. & ARROYO, M.K. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas en *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae-Caesalpinoideae) Venezuela. *Biotropica* 19:32-39.
- RAMÍREZ, N. 1978. *Dinamica demografica, depredacion de semillas y mecanismos de dispersion en Copaiifera pubiflora Benth. (Leguminosae - Caesalpinoideae)* Trabalho de Graduação. Universidade Central de Venezuela. Caracas.
- REICH, P.B. & BORCHET, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72:61-74.
- RENNER, S.S. 1987. F. Special Topics, I. Seed Dispersal *In: Progress in Botany.* vol 49. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- RIDLEY, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve, Asford.
- RIZZINI, C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Rev. brasil. Geog* 25: 3-84.
- RIZZINI, C.T. 1971. Sobre as principais unidades de Dispersão dos cerrados. *In: III Simpósio sobre o Cerrado* (Ferri, M.G. coord.) Editora da Universidade de São Paulo.
- RODRIGUES, R.R., MORELLATO, L.P.C., JOLY, C.A. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua na Serra do Japi Jundiá, SP. *Rev. brasil. Bot* 12:71-84.
- SALISBURY, F.B. & ROSS, C.W. 1978. *Plant physiology*. Wadsworth, California.
- SANTOS, F.A.M. 1991. *Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no estado de São Paulo* Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. *In: Ecosystems of the world: tropical savannas*. BOULIERE, F. (ed). Amsterdam, Elsevier Scient. Publ. Co.
- SARUKHÁN, J., MARTINES-RAMOS, M. & PINERO, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its populational consequences. *In Perspectives in plant population ecology* (Dirzo, R. & Sarukhán, J. eds), Sinauer Ass. Sunderland.
- SARUKHÁN, J., MARTINES-RAMOS, M. & PINERO, D. 1985. Plant demographic: A community level interpretation. *In Studies on plant demography* (White, J. ed.) Academic Press, London.
- SAZIMA, I. & MANZANI, P. R. 1992. Répteis de um remanescente florestal no sudeste brasileiro: composição faunística e sumário ecológico. *In Seminário Mata de Santa Genebra - Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana*. Resumos.
- SAZIMA, I. 1988. Um estudo da biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca* com uso de marcas naturais. *Mem. Inst. Bt.*, 50:83-99.
- SCHIAVINI, I. 1992. *Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG)*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.
- SCHUPP, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in forest understory and treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia Brasileira, uma introdução*. Vol I Editora Universidade de Brasília, Brasília.

- SILVA, D.M. 1991. *Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de Euterpe edulis Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas*. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- SILVA, W. R.; VIELLIARD, J. M. E.; PIZO, M.; GALETTI, M.; SOAVE E. G. e ALEIXO, A. L. P., 1992, Aves da Mata de Santa Genebra: Passado, Presente e Futuro. *In* Seminário: Mata de Santa Genebra - Conservação e Pesquisa em uma Reserva Florestal Urbana. Resumos.
- SILVERTOWN, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc* 14:235-250.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
- 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.
- SOLBRIG, O.T. & SOLBRIG, D.J. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. *In: Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Vol. 1. (DAWKINS, R. & RIDLEY, M. eds).
- SORK, V.L. & BOUCHER, D.H. 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.
- STERNER, R.W., RIBIC, C.A. & SCHATZ, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74:621-633.
- STEVEN, D; WINDSOR, D.M.; PUTZ, F.E. & LEON, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*19:342-356.
- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*10:194-210.
- TAMASHIRO, J.I., RODRIGUES, R.R. & SHEPHARD, G.J. 1986. Estudo florístico e fitossociológico da Reserva da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. *Relatório de Projeto da FAPESP*. (Inédito).
- TAPPER, P.G. 1992. Irregular fruiting in *Fraxinus excelsior*. *J. Veg. Sci.*3:41-46.
- TERBORGH, J. 1983. *Five New World Primates* Princeton University Press, Princeton.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. *In: Conservation Biology*. (SOULÉ, M. ed.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- TOY, R.J. 1991. Interspecific flowering patterns in the Dipterocarpaceae in West Malaysia: implications for predator satiation. *J. Trop. Ecol* 7:49-57.
- WATKINSON, A.R. 1986. Plant population dynamics. In CRAWLEY, M.J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- WEBB, L.J., TRACEY, J.G. & WILLIAMS, W.T. 1972. Regeneration pattern in the subtropical rain forest. *J. Ecol.* 60: 675-695.
- WEINER, J. & SOLBRIG. O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* 61: 334-336
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- WHITEHEAD, D.R. 1976. Classification and evolution of *Rhinochenus* Lucas (Coleoptera : Curculionidae : Cryptorhynchinae) and quaternary middle american zoogeography. *Quest. Entomol.* 12:118-201.
- WHITMORE, T.C. 1975. *Tropical rain forest of the Far East* Clarendon Press. Oxford.
- WILLIS, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis avulsos Zool., São Paulo.* 33(1): 1-25.
- ZASADA, J. C. & DENSMORE, R. A. 1979. A trap to measure *Populus* and *Salix* seed fall. *Canadian Field - Naturalist.* 93 (11):77-79.