

Este exemplar corresponde a 2ª redação final da tese defendida pelo candidato Jader Soares Marinho Filho e aprovada pela Comissão julgadora. Campinas, 14/02/92.



ECOLOGIA E HISTÓRIA NATURAL DAS INTERAÇÕES ENTRE PALMEIRAS,  
EPIFITAS E FRUGIVOROS NA REGIÃO DO PANTANAL MATOGROSSENSE.

Jader Soares Marinho Filho

Orientador: Dr. Valdir A. <sup>Antonio</sup>Taddei <sup>jr</sup>

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

Campinas, 1992



Journal - BC

"Minha terra tem palmeiras..."

## INDICE

AGRADECIMENTOS	i
RESUMO	iii
SUMMARY	v
1. INTRODUÇÃO	1
2. AREA DE ESTUDO	6
3. MATERIAL E MÉTODOS	12
4. RESULTADOS	18
4.1. AS PALMEIRAS	18
. Caracterização geral	18
. Distribuição geográfica e habitats	25
. Reprodução	25
4.2. AS EPÍFITAS	28
. Quais são?	28
. Padrões de abundância	37
. A colonização	47
4.2.1. As figueiras	50
. Padrões de abundância	50
. Padrões populacionais	57
4.3. OS FRUGIVOROS VISITANTES DE <i>FICUS</i>	64
4.3.1. As aves	64
4.3.2. Mamíferos não voadores	69
4.3.3. Morcegos	72
. Abundância e riqueza de espécies	72
. Uso de alimento	74
. Comportamento alimentar	77

5. DISCUSSÃO	84
5.1. AS PALMEIRAS	84
5.2. AS EPIFITAS	93
Padrões de abundância	94
As figueiras	99
5.3. FRUGIVOROS E A DISPERSÃO DE SEMENTES DE FIGUEIRAS	107
6. PALMEIRAS, FIGUEIRAS, FRUGIVOROS E COMUNIDADE: EPILOGO	118
7. CONCLUSÕES	122
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	126

## AGRADECIMENTOS

Este estudo contou com a colaboração de diversas pessoas e instituições que gostaria de nomear e agradecer.

Os Professores Dr. Valdir A. Taddei e Dr. Ivan Sazima me deram irrestrito apoio durante todo o período de duração do meu doutorado e, com suas sugestões e críticas melhoraram consideravelmente a versão final do trabalho.

Os Professores Dr. George Shepherd, Dr. Flávio Maes dos Santos e Dr. João Vasconcellos Neto, que participaram do exame prévio da tese, e ainda Dr. Wesley R. da Silva e Dr. Fernando Martins, que também forneceram valiosas sugestões e críticas, que muito contribuíram com o trabalho.

Devo um agradecimento especial ao Prof. José Roberto B. Monteiro, da Universidade Federal de Mato Grosso. Betão me apresentou o Pantanal e a Chapada dos Guimarães, as palmeiras e suas epífitas; participou de diversas etapas do trabalho de campo, garantiu apoio logístico junto a UFMT e a FEMA. Além disso, sua hospitalidade, e de sua família, foram decisivos para a realização deste trabalho.

Catia Cunha, Anajde do Prado, Edson Moraes, Dalcy, Nagib, entre outros professores da UFMT, me deram "dicas" importantes e auxiliaram com a identificação do material botânico.

Júlio Dalponte quebrou mil galhos e partilhou sua experiência e conhecimentos sobre a biologia e ecologia da região.

Osvaldo Cid da Cunha, Edú Calábria e Gonçalito, amigos pantaneiros, com sua hospitalidade não apenas permitiram como tornaram mais divertido o trabalho na Fazenda Santa Inês.

Roberto Cavalcanti, Cleber Alho, Ivone Rocha, Helena de Moraes, Alexandre Araújo, Kiniti Kitayama e Xuxu Pinheiro, colegas do Laboratório de Zoologia do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília, sempre me possibilitaram as melhores condições para a realização deste trabalho e me substituíram em aulas e atividades durante os meus "afastamentos". Em sua companhia, durante as "campanhas" no Manso e durante discussões e "papos de cafezinho", amadureci a maior parte das idéias aqui apresentadas.

Alex Araújo, Márcia Paes, Emerson Vieira e Vera Lúcia Martins me prestaram inestimável ajuda e foram excelentes companhias no campo.

Vários amigos dos Departamentos de Zoologia e Botânica e colegas da Pós-Graduação da Unicamp me ajudaram a aparar algumas arestas e clarear as idéias: Martinho (Little Martho) Carvalho Jr., Paulinho Oliveira, Thomas Lewinsohn.

Evandro G. de Oliveira e Walfrido Tomás me permitiram utilizar dados não publicados de suas observações sobre aves visitantes de figueiras no Pantanal.

Márcio Zikán Cardoso e Paulo de Marco me ajudaram com

os "softwares" e estatísticas da vida, através do "Disk-tese all night service"

Luis Mathes, do Instituto Agronômico de Campinas, me apresentou o mundo das palmeiras, indicou referências bibliográficas e emprestou livros e seus conhecimentos sobre o assunto.

A ELETRONORTE forneceu apoio logístico e financeiro durante o trabalho na região do Rio Manso e Chapada dos Guimarães.

A CAPES, através do PICD, me deu bolsa de doutorado.

A Universidade de Brasília me permitiu afastamento para a realização de cursos e trabalho de campo, bem como me emprestou carro e equipamentos.

Meus amigos, em Campinas e Brasília, foram sempre um grande estímulo e são, em grande parte, reponsáveis por um dos períodos mais produtivos e divertidos que já vivi.

Elaborar uma tese é um trabalho muito interessante (em alguns momentos) e muito penoso (a maior parte do tempo). Ciça Guerrazzi me puxou (e empurrou) naqueles momentos em que tudo parece se arrastar; me deu força e estímulo nas horas de crise e abalos da auto-estima; me ajudou em todas as etapas do trabalho e, particularmente, teve uma tremenda paciência durante o "longo parto". Sem seu apoio e sem o amor que tem me dedicado, tudo teria sido bem mais difícil. A ela, nem vou tentar agradecer, mas fica registrado...

## RESUMO

Foram estudados os padrões de ocorrência de epífitas e hemiepífitas vasculares sobre três espécies de palmeiras na região do Pantanal e Chapada dos Guimarães, MT.

As áreas de amostragem das populações de palmeiras no Pantanal se concentraram nos municípios de Poconé e Barão de Melgaço. Na Chapada dos Guimarães foram amostradas populações de palmeiras próximo à sede do município e na área de influência da Hidrelétrica do Rio Manso, da Eletronorte.

Foram realizados censos das epífitas e hemiepífitas vasculares ocorrendo sobre os indivíduos de cada palmeira. Medidas e características das palmeiras, bem como características, localização, identificação e estágio de desenvolvimento das epífitas foram registrados. Observações diretas do comportamento dos visitantes diurnos de figueiras estrangulantes, e coletas e observações de morcegos e outros visitantes noturnos também foram realizadas.

As três espécies de palmeira apresentam um padrão de arquitetura semelhante. Entretanto certos atributos específicos, como coroas de bainhas reduzidas e folhas velhas pendentes sobre o estipe, parecem estar associadas à redução da probabilidade de queda de propágulos de epífitas sobre os sítios mais favoráveis à sua germinação. Troncos lisos também dificultariam a instalação das epífitas. Espinhos nas ráquis das folhas aparentemente desestimulam sua utilização como poleiros de alimentação de aves e morcegos, reduzindo a chance de queda de sementes sobre as palmeiras. Estas características são apontadas como as principais responsáveis pela variação na ocorrência das epífitas.

Um total de dez espécies de epífitas e hemiepífitas vasculares foi observado nas três espécies de palmeiras. *Scheelea phalerata*, que não apresenta nenhuma das adaptações

acima, é a espécie que exhibe a maior riqueza e diversidade de espécies, e a maior média de epífitas por indivíduo. *Acrocomia aculeata*, que apresenta a maior parte destas adaptações, tem a menor ocorrência de epífitas. As cargas de epífitas aparentemente não causam maiores danos às palmeiras. Entretanto, a ocorrência de figueiras estrangulantes é potencialmente prejudicial às palmeiras, podendo leva-las à morte.

A frutificação das figueiras atrai muitos visitantes. Vinte e seis espécies de frugívoros foram observados comendo os frutos de duas espécies de figueiras estrangulantes. Aves e morcegos são os dispersores mais importantes, e destes, morcegos do gênero *Artibeus* são os mais eficientes na dispersão das sementes de figueiras estrangulantes.

O sistema palmeiras-figueiras-morcegos/aves parece ter grande importância na dinâmica dos processos naturais de sucessão em certas áreas abertas neotropicais, como o Pantanal Matogrossense e os Llanos da Venezuela.

## SUMMARY

The occurrence of vascular epiphytes and hemiepiphytes on three palm species in the Pantanal and Chapada dos Guimarães, Central Brazil was investigated.

The sampling areas at the Pantanal were concentrated near Poconé and Barão de Melgaço. At Chapada dos Guimarães, sampling took place in the vicinity of the town, and in the area of influence of the Hydroelectric Dam of the Rio Manso.

Censuses of the epiphytes and hemiepiphytes occurring on the individuals of each palm species were made. Measurements and characteristics of the palms, as well as the species, its characteristics, location and developmental state of the epiphytes were recorded. Direct observations of the feeding behavior of diurnal and nocturnal visitors of fruiting strangling figtrees were also done.

The three species of palms show similar architectural patterns. However, some specific attributes such as reduced crowns and old leaves hanging over the trunk seem to be associated with the reduction of the probability of the fall of diaspores onto those sites suitable for germination. Spines on the stems of the leaves may prevent its utilization as feeding roosts by birds and bats, also reducing the probability of epiphyte seeds to establish and develop over the trunk of a palm. These traits are considered as the most important in determining the differences in the occurrence frequency of epiphytes observed for the three palms.

A total of ten species of epiphytes and hemiepiphytes was observed on the three palm species. *Scheelea phalerata*, which does not bear any of the adaptations cited above, exhibits the greatest richness and diversity of epiphytes. *Acrocomia aculeata*, which presents most of the adaptations, shows the lowest frequency of epiphytes. Epiphyte loads, apparently, do not cause severe damage to palms. However,

strangling fig trees may eventually kill some.

Fruiting fig trees attract many visitors. Twenty six species of frugivores were observed eating figs of two species of strangling fig trees. Birds and bats are the most important dispersers and, among these, bats of the genus *Artibeus* provide the best "quality of seed dispersal" for strangling fig trees.

The system "palms-fig trees-bats/birds" seems to play an important role in the succession dynamics and colonization of open areas of some neotropical ecosystems, such as the Pantanal Matogrossense and the Venezuelan Llanos.

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais, entre outras características, apresentam uma clara estratificação de sua vegetação, com árvores emergentes muito altas e espalhadas, um estrato correspondendo ao dossel, em nível um pouco mais baixo, e um sub-bosque ralo, que se torna mais denso apenas quando há interrupção do dossel, com a formação de uma clareira (Janzen 1980a; Odum 1985). A luz indispensável ao processo de fotossíntese, assim como sítios de germinação, representam recursos escassos nestes ambientes. Qualquer adaptação no sentido de otimizar a obtenção de luz e/ou obter um substrato relativamente isento de competição, provavelmente é favorecida. O epifitismo é uma estratégia adaptativa difundida nas florestas tropicais, que possibilita acesso a luz, reduzindo a competição por sítios de germinação, às custas de dificuldades adicionais na obtenção de água e nutrientes (Janzen 1980a), que por sua vez são resolvidas ou atenuadas através de outras adaptações morfológicas e anatômicas (ver Waechter 1980, para uma revisão destas adaptações em orquídeas).

O estudo das epífitas tem se concentrado principalmente nas espécies de importância econômica ou ornamental, geralmente tentando relacionar a ocorrência de epífitas com tipos de clima, vegetação, altitude, altura no interior da floresta e a espécie hospedeira (Waechter 1980). Nesta linha, alguns trabalhos foram desenvolvidos no Brasil. Porto

(1915) estudou a distribuição de orquídeas na região do Itatiaia, sudeste do Brasil; Aragão (1967) estudou a distribuição vertical de bromeliáceas no sul do Brasil; Braga (1977) estudou as orquídeas de uma campina e campinarana na região de Manaus, norte do Brasil; e Waechter (1980) fez um estudo fitossociológico de orquídeas epifíticas numa floresta do Rio Grande do Sul.

Uma outra vertente do estudo das epífitas tem sido a investigação do seu papel na dinâmica das florestas tropicais. O sombreamento e/ou o peso de epífitas e trepadeiras pode ser a causa da morte e queda de árvores, abrindo clareiras, e contribuindo indiretamente para a manutenção da alta diversidade nas regiões tropicais (Strong 1977; Hartshorn 1980). De fato, há estudos que apontam efeitos deletérios de lianas em relação a suas hospedeiras, e que vão desde a simples abrasão mecânica e estrangulamento passivo até o aumento a suscetibilidade a ventos (Putz 1984a, 1984b). Lianas também aumentam a probabilidade de queda das suas hospedeiras (Putz 1984b) e facilitam o acesso ao dossel, de animais folívoros potencialmente danosos à copa das árvores (Charles-Dominique *et al.* 1981).

Há também estudos sobre características de plantas que têm sido consideradas como adaptações ou mecanismos que dificultam ou impedem a instalação de lianas (Black e Harper 1979; Putz 1980, 1984a, 1984b).

Entretanto, há pouca informação sobre o efeito de epífitas em relação a suas hospedeiras. As vezes este efeito

é óbvio, como no caso de hemiepífitas estrangulantes. Hemiepífitas são plantas que germinam e se instalam inicialmente como epífitas e, posteriormente estabelecem suas raízes no solo, podendo vir a matar sua planta suporte pela ação do seu peso, ou estrangulando-a com suas raízes. Para este grupo de plantas, a informação disponível se resume a poucos estudos sobre especificidade de hospedeiros (Todzia 1986 e referências aí citadas; Troth 1979 ) e densidade e padrões espaciais de distribuição (Todzia 1986). No Brasil há apenas um estudo (Mesquita 1989) sobre a biologia reprodutiva de *Clusia grandiflora* (Guttiferae), uma árvore que germina e se desenvolve como epífita e pode causar a morte de sua hospedeira.

Numa relação desta natureza, há um nítido "conflito de interesses" entre as partes envolvidas. De um lado, as epífitas tendem a ser selecionadas em função de uma maior eficiência de colonização dos substratos pobres que as árvores hospedeiras representam. Do outro lado poderia se esperar encontrar adaptações específicas de árvores hospedeiras potenciais, no sentido de evitar ou minimizar sua carga de epífitas, especialmente daquelas capazes de representar um risco de mortalidade maior.

Epífitas são portanto um excelente material para o estudo de interações entre populações de plantas. São também um bom material para estudo, ao nível de comunidades, dos processos que envolvem a colonização de suas hospedeiras, sucessão, competição e eventualmente exclusão de certas

espécies em etapas posteriores da sucessão (Yeaton e Gladstone 1982). Finalmente epífitas, como quaisquer plantas, interagem com seus polinizadores e dispersores. A eficiência destes processos não apenas determina a reprodução individual e a regeneração das populações das próprias epífitas, como pode interferir diretamente com o destino de indivíduos e populações das espécies hospedeiras.

Palmeiras são elementos importantes e conspícuos em diversos tipos de vegetação tropical e subtropical (Uhl e Dransfield 1987). Podem ocorrer no interior de florestas (Kanh e Castro 1985) ou em grandes formações homogêneas em áreas abertas e bordas de mata (Uhl e Dransfield 1987). Apesar da grande diversificação morfológica que caracteriza o grupo (Moore e Uhl 1982) os padrões de arquitetura de palmeiras são restritos (Hallé *et al.* 1978). Além disso, o tronco e a base das folhas de várias espécies de palmeiras suportam uma flora de epífitas que inclui de líquens a fanerógamas, bem como uma fauna variada, de ácaros a vertebrados (Moore 1972).

A região do Pantanal de Mato Grosso, sudoeste do Brasil, chama a atenção pela exuberância de sua flora e fauna e pela facilidade de observação e estudo. Numa viagem de estudos ao Pantanal em 1985 tive a atenção chamada para as epífitas de palmeiras. O presente estudo, tem como objetivo investigar a ocorrência de epífitas vasculares sobre três espécies de palmeiras comuns na região do Pantanal Matogrossense, procurando responder as seguintes

questões:

- Quais são as epífitas destas palmeiras?
- Há diferença nos padrões de ocorrência de cada uma delas em relação a cada espécie de palmeira?
- Que fatores estariam determinando a estrutura e organização do conjunto de espécies de epífitas de palmeiras?
- Que tipo de danos estas epífitas podem causar a suas hospedeiras?
- Há adaptações de palmeiras no sentido de evitar ou reduzir cargas de epífitas e seus danos potenciais?

Em relação a dispersão das epífitas e as interações que mantém com seus dispersores, as seguintes questões podem ser respondidas:

- Como é feita a dispersão das epífitas?
- Quais são os dispersores no caso das espécies zoocóricas?
- Há especializações dos dispersores para a utilização dos frutos oferecidos pelas epífitas?

Finalmente, a nível das comunidades, seria interessante verificar:

- Qual o papel da interação de epífitas e palmeiras na dinâmica das comunidades de que fazem parte?

## AREA DE ESTUDO

Os diversos locais de amostragem deste trabalho situam-se em duas regiões fisiográficas distintas, ainda que estreitamente relacionadas: o Pantanal e a Chapada dos Guimarães (Godoi-Filho 1986).

### O Pantanal

O Pantanal Matogrossense corresponde a aproximadamente 140.000 km<sup>2</sup> de planícies sedimentares com cotas inferiores a 200 m, integrantes da bacia do alto Rio Paraguai, situadas mais ou menos entre os paralelos de 15° a 21° S e meridianos 55° a 58° W (Figura 1). É circundado por planaltos cristalinos com altitude entre 500 e 700 m, que representam suas principais fontes de água e sedimentos (Godoi Filho 1986). Esta vasta planície é drenada pelos tributários da margem esquerda do Rio Paraguai e por ele próprio, que contorna a planície a oeste. A declividade quase nula do terreno (2-5 cm/km no sentido leste-oeste e 10-20 cm/km no sentido norte-sul) e a pouca profundidade dos rios que cortam a planície resultam no acúmulo de grande volume de água e sedimentos drenados desde a borda dos planaltos adjacentes por rios velozes, correndo em leitos encaixados e de grande declividade (Silva 1986).

Diferenças nas características geológicas destes planaltos, bem como nos padrões de drenagem e sedimentação

na planície, determinam variações na topografia e composição dos solos que, por sua vez, condicionam os tipos de vegetação e permitem a classificação, baseada em fisionomia e aptidão de uso, de distintos "pantanais" (Adámoli 1982 e Allem e Valls 1987 apresentam revisões do assunto).

No presente estudo realizei amostragens nos pantanais de Poconé e de Barão de Melgaço (Figura 1). O Pantanal de Poconé é formado pelo leque aluvial do rio Cuiabá, que em sua porção superior drena a peneplanície cuiabana e por isso tem solos mais argilosos, de fertilidade relativamente maior que os outros pantanais (Adámoli 1987). As áreas de campos estão relativamente menos representadas no Pantanal de Poconé, mas as formações florestais ocorrem em grande proporção. Estas formações recobrem áreas mais altas, não sujeitas a inundação e recebem o nome de "capões" quando têm formato circular, parecendo ilhas de vegetação densa em meio a áreas abertas de campo inundável ou cerrados. Podem também acompanhar as linhas de drenagem do terreno, formando extensos corredores de mata denominados "cordilheiras". No Pantanal de Barão de Melgaço há predomínio da fração arenosa no solo, originária da zona de arenitos das altas bacias dos rios Taquari, São Lourenço e Piquiri (Adámoli 1987). Nesta área predominam os cerrados, seguidos pelas formações de campos, e com menor representação de florestas. Grandes baías, lagoas marginais dos rios, recebem enorme volume de água durante a cheia, que devolvem à sua calha durante a vazante e a seca.

As informações sobre o clima na região são escassas e disponíveis apenas para algumas cidades mais importantes. Os dados climáticos de Cuiabá, os mais representativos para a região de estudo, são apresentados na Figura 2, e correspondem ao clima do tipo Aw, na classificação de Köppen (Oliveira-Filho *et al.* 1989). A estação seca corresponde aos meses de maio a setembro, em que ocorre apenas cerca de 10% do total da precipitação pluviométrica média anual (1646 mm/ano). Neste período também ocorrem as menores médias mensais de temperatura. O período chuvoso é também o mais quente, com médias de temperatura elevadas e constantes. Vai de outubro a abril, com o pico de precipitação durante os meses de dezembro a fevereiro.

#### A Chapada dos Guimarães

A Chapada dos Guimarães corresponde a borda do Planalto Central Brasileiro na região em que ela encontra a Baixada Cuiabana (Figura 1), num escarpamento vertical de cerca de 300 m de altura. A altitude na base do platô é de aproximadamente 350 m, alcançando uma média de 650 m no topo do chapadão. É formada por duas camadas de arenitos e filitos devonianos sobre rocha cristalina pré-cambriana. No topo da Chapada a vegetação é predominantemente de cerrado, com manchas de floresta nas encostas e no fundo de vales e grotões. Oliveira-Filho e Martins (1986) e Oliveira-Filho *et al.* (1989) apresentam informações detalhadas sobre

composição florística e fitossociologia da área. A localização geográfica da Chapada dos Guimarães, que representa um ponto de encontro de elementos da fauna e flora da Amazônia, cerrados do Brasil Central e Floresta Atlântica, bem como a grande variedade de tipos de habitat nela encontrados, tem sido apontadas como as principais causas da grande diversidade de espécies aí existente (Brown 1970).

Diversos rios têm suas nascentes na Chapada. Tal é o caso do Rio Casca que, depois de nela percorrer um trecho de cerca de 20 km, cai até a baixada, correndo em direção norte até o Rio Manso, onde deságua. Ao longo de todo o seu curso ocorre uma floresta de galeria que corta áreas de cerrado em que, vez por outra, se encontram pequenas chapadas, "formações testemunho", semelhantes a Chapada dos Guimarães.

Também não há informações climáticas disponíveis para a Chapada e sua área de influência. A estação meteorológica mais próxima é também a de Cuiabá (ver Figura 2). Entretanto, devido a altitude, as médias de temperatura na Chapada são 3-4 °C mais baixas que em Cuiabá e a precipitação pluviométrica pode alcançar até 2.000 mm anuais (EDIBAP 1979).

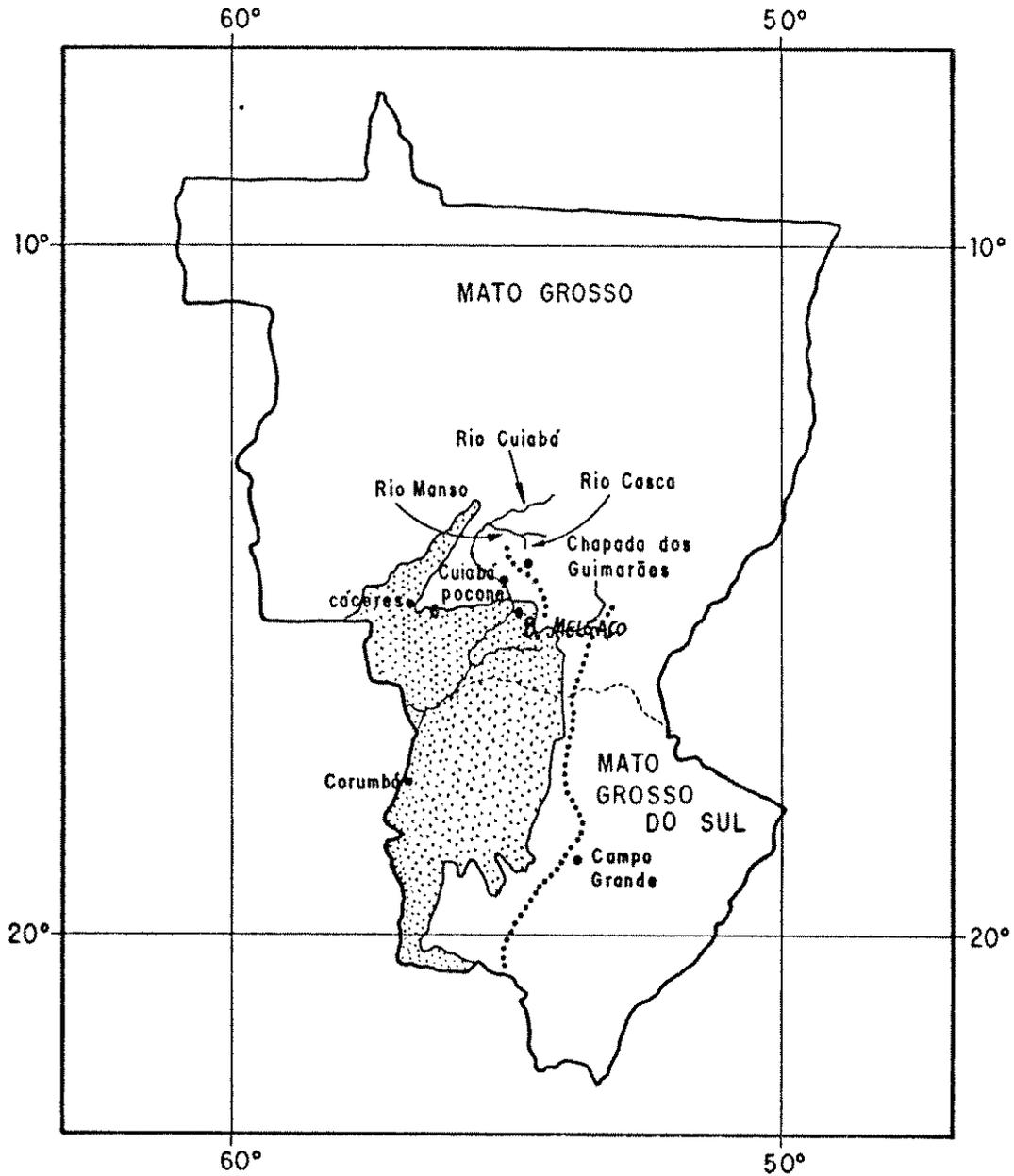


Figura 1. Mapa de localização geral da área de estudo e dos pontos de coleta de dados.

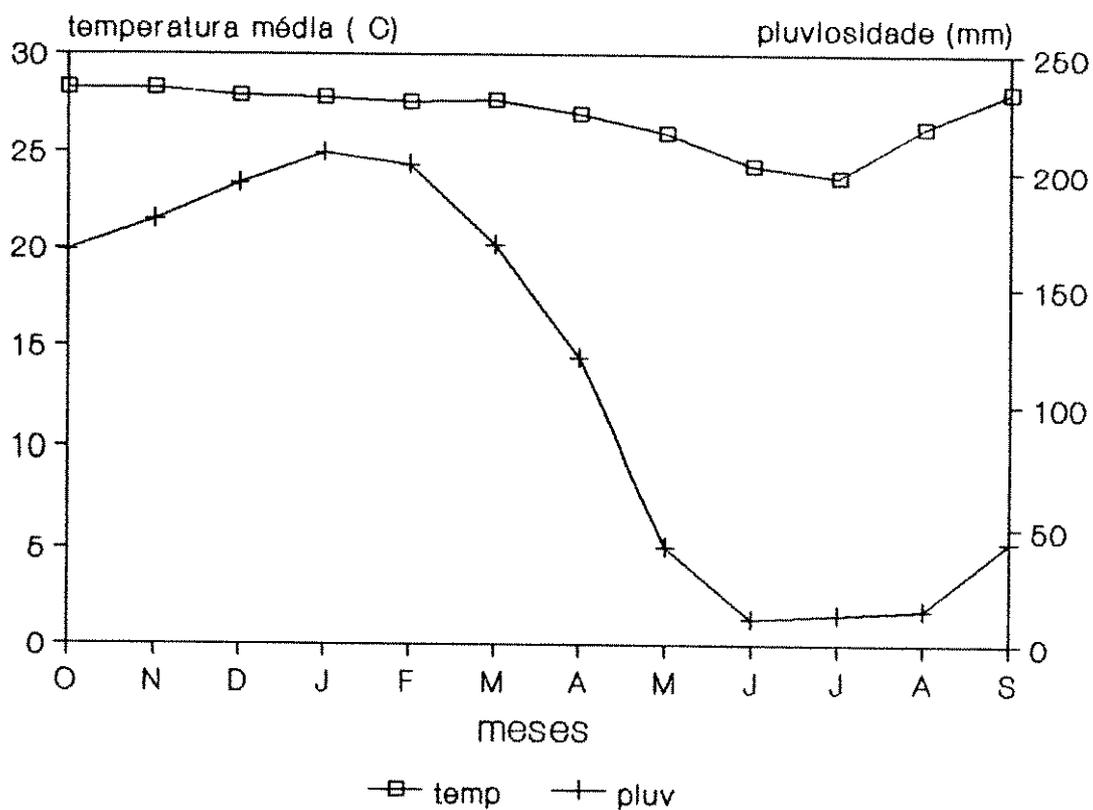


Figura 2. Temperaturas médias mensais e pluviosidade na região de Cuiabá no período de 1912 a 1976. Fonte: Ministério do Interior (1978) *apud* Allem e Valls (1987).

## MATERIAL E MÉTODOS

No período de dezembro de 1985 até agosto de 1990 realizei um total de oito viagens, em diferentes épocas do ano (dez/85; out/86; mai,jul,set,nov/87; out/88; out/89; ago/90), à região do Pantanal e Chapada dos Guimarães, com duração variável entre cinco e quinze dias de trabalho no campo.

A classificação de palmeiras admite controvérsias. No presente estudo, segui a classificação geral proposta por Uhl e Dransfield (1987), até o nível de gênero. Os nomes específicos são os considerados válidos por Glassman (1972).

No Pantanal de Poconé amostréi populações de palmeiras e realizei observações e coletas nos capões de mata entre os quilômetros 22 e 30 da rodovia Transpantaneira, bem como em capões e cordilheiras na Fazenda Sta. Inês, cerca de 80 km a noroeste da sede do município. Também amostréi populações próximo ao km 80 da estrada Cuiabá-Poconé, e próximo ao Centro de Exposições de Gado, na estrada que vai de Poconé a Porto Cercado. No Pantanal de Barão de Melgaço, amostréi populações de palmeiras na margem da Baía Buritizal, e no Porto de Fora, próximo ao entroncamento com a estrada para Mimoso, e próximo ao cemitério, já quase na estrada para Barão de Melgaço.

Na Chapada dos Guimarães, coletei dados numa floresta de encosta na Fazenda 20 de Dezembro, situada a cerca de 3 km da sede do município, na estrada que vai para a Usina do

Rio Casca. Também fiz amostragens na floresta de galeria do Rio Casca no local conhecido como Taperão, cerca de 15 km a montante da confluência do Rio Casca com o Rio Manso, e na floresta de galeria junto a sede da Fazenda Jaraguá. Realizei ainda observações e coletas em pomares, palmeirais e florestas de galeria de pequenas propriedades abandonadas dentro da área de influência da Usina Hidrelétrica do Rio Manso, da ELETRONORTE.

Em cada uma das populações estudadas, estudei um número variável de indivíduos de palmeira. Para evitar uma amostragem tendenciosa, a partir de um primeiro indivíduo escolhido arbitrariamente, eu amostrava sempre o indivíduo mais próximo da mesma espécie de palmeira. Estimei a altura total das palmeiras, com auxílio de uma vara com marcas a intervalos de 1 m, registrando também a altura do caule liso e da coroa de bainhas de folhas velhas. Registrei ainda a presença de frutos ou de sinais de frutificação anterior. Realizei censos das epífitas vasculares, identificando-as como morfoespécies no campo e registrando sua localização na palmeira.

O termo epífita corresponde a uma das formas de vida de plantas, sendo aplicado às espécies que utilizam outras plantas como substrato. Entretanto, é possível encontrar indivíduos de certas espécies que normalmente adotam outras formas de vida, atuando como epífitas. No presente estudo estes indivíduos e espécies foram considerados como epífitas.

Para algumas das espécies de epífitas nem sempre era possível saber se tratava-se de apenas um ou mais de um indivíduo. Nestes casos tratei cada ocorrência como sendo apenas um indivíduo. Para as espécies em que isto era possível, contei o número de indivíduos e, especificamente para as figueiras, registrei seu estágio de desenvolvimento, considerando quatro classes:

1) jovens até 20 cm - desde plântulas até indivíduos com 20 cm de altura.

2) jovens com mais de 20 cm - plantas com caule maior que 20 cm de altura, com raízes fixadas em torno do tronco da palmeira, mas sem atingir o solo.

3) estabelecidas - plantas com caule de tamanho variado e com raízes que atingindo o solo.

4) estrangulantes - plantas geralmente adultas, com raízes bem desenvolvidas que já começam a estrangular o caule da palmeira suporte.

Coletei material botânico fértil das epífitas sempre que possível e sua identificação foi feita pelos Profs. Anajde Lemes do Prado e José Roberto B. Monteiro do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Mato Grosso, e por Luciano Paganocci de Queiroz e Alexandre Salino do Mestrado em Botânica do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais da Universidade Estadual de Campinas. A identificação das espécies do gênero *Ficus* foi feita pelo Dr. Pedro Carauta, da Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente do Rio de Janeiro.

Figos são classificados como "sicônios, infrutescências que englobam diversos frutículos denominados "aquênios". Do ponto de vista prático e em relação ao aspecto funcional, estas estruturas correspondem respectivamente a frutos e sementes e, por isso, neste trabalho vou me referir a elas deste modo.

Em diversas ocasiões durante o censo de epifitas observei animais alimentando-se dos frutos de figueiras e, sempre que possível, identifiquei o visitante e registrei, o número de frutos comidos, o tempo de duração da visita. Foram registrados também, outros aspectos do seu comportamento alimentar, como por exemplo, se comiam os frutos no local ou os carregavam para comer em outro lugar. Nos dias 15 e 16 de setembro de 1988 realizei observações sobre os visitantes diurnos de um indivíduo de *Ficus pertusa* de cerca de 8 m de altura, em final de frutificação na mata de galeria do Rio Casca. Nos dias 5 e 7 de novembro de 1989, também realizei observações sobre os visitantes de um outro indivíduo de *F. pertusa*, com cerca de 20 m de altura e mais de 50 m de diâmetro de copa, em plena frutificação, no Retiro Velho da Fazenda Sta. Inês, no pantanal de Poconé. As sessões diurnas de observação foram iniciadas às 0600 h e encerradas por volta de 1200 h. Registrei todos os visitantes que ingeriram os frutos das figueiras, o tempo de duração das visitas, o número de frutos comidos, se o animal comia o fruto no local ou o carregava para outro lugar, e se regurgitava ou defecava sementes de *Ficus*. Observei e

registrei ainda, durante uma manhã em novembro de 1988, os visitantes de um indivíduo de *F. brodwayi* com cerca de 5 m de altura crescendo sobre um acuri na floresta de galeria à margem de um córrego na Fazenda Areia Branca, na região do Rio Casca.

O estudo dos visitantes noturnos de figueiras envolveu observações e coletas. As observações foram feitas com auxílio de lanternas. Registrei a espécie visitante (quando possível) ou características que poderiam auxiliar numa identificação futura, e uma breve descrição do seu comportamento de alimentação.

Localizei alguns pousos de alimentação de morcegos que passei a acompanhar por quatro noites consecutivas, registrando as espécies que os utilizavam e seu comportamento nestes pousos. Forrei o solo abaixo dos pousos com plástico e, ao amanhecer recolhi restos de frutos, bagaço, fezes e sementes, que foram guardadas e postas a secar em estufa por três dias. Então o material foi triado, pesado e identificado.

Para possibilitar a identificação das espécies de morcegos visitantes de figueiras, bem como investigar seus padrões de utilização de alimento, realizei coletas com redes de espera ("mist-nets") em sessões noturnas iniciadas ao por do sol e encerradas por volta da meia-noite. As redes eram estendidas próximo a figueiras com frutos maduros ou interceptando trilhas, caminhos e riachos que poderiam ser utilizados como corredores de voo por morcegos. Também foram

armadas redes no interior de palmeirais. Os animais capturados foram identificados no campo e o horário de sua captura anotado. Em seguida os morcegos foram colocados em sacos de pano individuais, fechados e aí mantidos por pelo menos uma hora, tempo suficiente para a passagem do alimento ingerido pelo tubo digestivo e a eliminação de fezes. Alguns indivíduos de cada espécie foram mortos para posterior confirmação da sua identificação, pelo Dr. Valdir A. Taddei, do Departamento de Zoologia da Unesp - São José do Rio Preto. Material testemunho está depositado na coleção do Laboratório de Zoologia do Departamento de Ecologia da UnB.

As fezes eliminadas durante a manipulação dos animais ainda nas redes ou depois, já dentro dos sacos de pano, foram recolhidas e colocadas em pequenos envelopes de papel vegetal para posterior identificação dos restos dos itens alimentares. Esta identificação foi feita por comparação com uma pequena coleção de referência de sementes e frutos da região, elaborada ao longo do estudo. Para efeito de análise dos dados sobre a frequência de ocorrência, cada item alimentar (gênero ou espécie de fruto) foi considerado como uma ocorrência distinta, mesmo quando numa mesma amostra de fezes.

As análises e testes estatísticos foram realizados de acordo com Sokal e Rohlf (1981) e Siegel (1979).

## RESULTADOS

### AS PALMEIRAS

#### Caracterização geral

As três espécies de palmeiras aqui estudadas representam três gêneros em duas subtribos de uma mesma tribo (Figura 3).

Todas são monóicas, arbóreas e apresentam crescimento monopodial com um estipe e folhas terminais pinadas e reduplicadas (Figura 4). *Attalea speciosa*, o babaçu, é a espécie de maior porte (Tabela 1) podendo chegar a quase 20 m de altura e cerca de 1 m de diâmetro à altura do peito (DAP).

*Acrocomia aculeata*, a bocaiúva, também pode atingir altura total próxima de 20 m, mas seu caule é mais fino e sua copa consideravelmente menor que a do babaçu, conferindo-lhe uma silhueta esguia. O acuri, *Scheelea phalerata*, é uma árvore mais baixa com caule relativamente mais grosso que o das outras duas palmeiras. Nesta espécie as folhas velhas caem, deixando suas bainhas presas ao caule. Estas bainhas e as próprias folhas vivas formam uma coroa que retém matéria orgânica e detritos, embaixo da qual se desenvolve uma rede de raízes adventícias. No acuri, esta coroa corresponde aproximadamente à metade do comprimento total do estipe (Tabela 1). Em *A. speciosa* as folhas velhas

ao cair deixam apenas cicatrizes no caule. Neste caso, a coroa corresponde à região de inserção das folhas ainda vivas no caule e é, em termos relativos, menor do que no acuri. Em *A. aculeata* as folhas mortas ao caírem também deixam restos das bainhas presos ao caule, formando uma coroa semelhante à do acuri, mas menos densa. Porém as folhas que morrem não caem imediatamente, ficando pendentes sobre o estipe, recobrando a coroa de bainhas no caule (Figura 4). Esta espécie apresenta ainda uma outra característica importante, que inclusive separa o grupo das Bactridinae das Attaleinae: a presença de espinhos.

*Acrocomia aculeata*, como sugere o nome, dispõe de longos acúleos distribuídos por todo o estipe e nas ráquis das folhas, mais abundantemente na região inferior do que na superior, que se projetam em todas as direções, lembrando uma escova de limpar garrafas. As duas outras espécies de palmeiras são inermes. Um quadro sinótico destas características morfológicas permite uma comparação rápida entre as espécies de palmeiras

Houve correlação positiva e significativa entre a altura total e o comprimento da coroa de bainhas dos indivíduos das três espécies de palmeiras (Figura 5). Esta correlação foi maior para o acuri, intermediária para a bociúva e menor para o babaçu.

---

Família	Subfamília	Tribo	Subtribo	Gênero
Palmae	Arecoideae	Cocoeae	Beccariophoenicinae	
			Buttiinae	
			Attaleinae	<i>Attalea</i> <i>Scheelea</i> <i>Orbignya</i> <i>Maximiliana</i>
			Ellaeidinae	
			Bactridinae	<i>Acrocomia</i> <i>Gastrococos</i> <i>Aiphanes</i> <i>Bactris</i> <i>Desmoncus</i> <i>Astrocaryum</i>

---

Figura 3. Classificação geral dos grupos de palmeiras aos quais pertencem os gêneros estudados, de acordo com Uhl e Dransfield (1987). Em negrito, os gêneros aqui tratados.

Tabela 1. Altura total, comprimento do estipe e da região da coroa de bainhas de três espécies de palmeiras estudadas na região do Pantanal Matogrossense e Chapada dos Guimarães.

AS = *Attalea speciosa* (babaçu), SP = *Scheelea phalerata* (acuri) e AA = *Acrocomia aculeata* (bocaiúva).

Espécie	Altura total(m)			estipe(m)			bainhas(m)		
	x	s	n	x	s	n	x	s	n
AS	12,4	2,8	186	3,8	2,5	186	2,4	0,9	186
SP	4,8	1,8	651	0,8	0,8	651	0,8	1,1	651
AA	11,5	2,7	207	4,1	2,5	207	4,2	2,3	207

Tabela 2. Quadro sinótico das principais características morfológicas das palmeiras associadas com a sua colonização por epífitas. *Attalea speciosa* (babaçu); *Scheelea phalerata* (acuri); *Acrocomia aculeata* (bocaiúva).

espécie	espinhos	bainhas	folhas velhas
<i>Attalea speciosa</i>	ausentes	caducas	caem logo
<i>Scheelea phalerata</i>	ausentes	persistentes	caem logo
<i>Acrocomia aculeata</i>	presentes no estipe e ráquis das folhas	persistentes	pendentes sobre o estipe

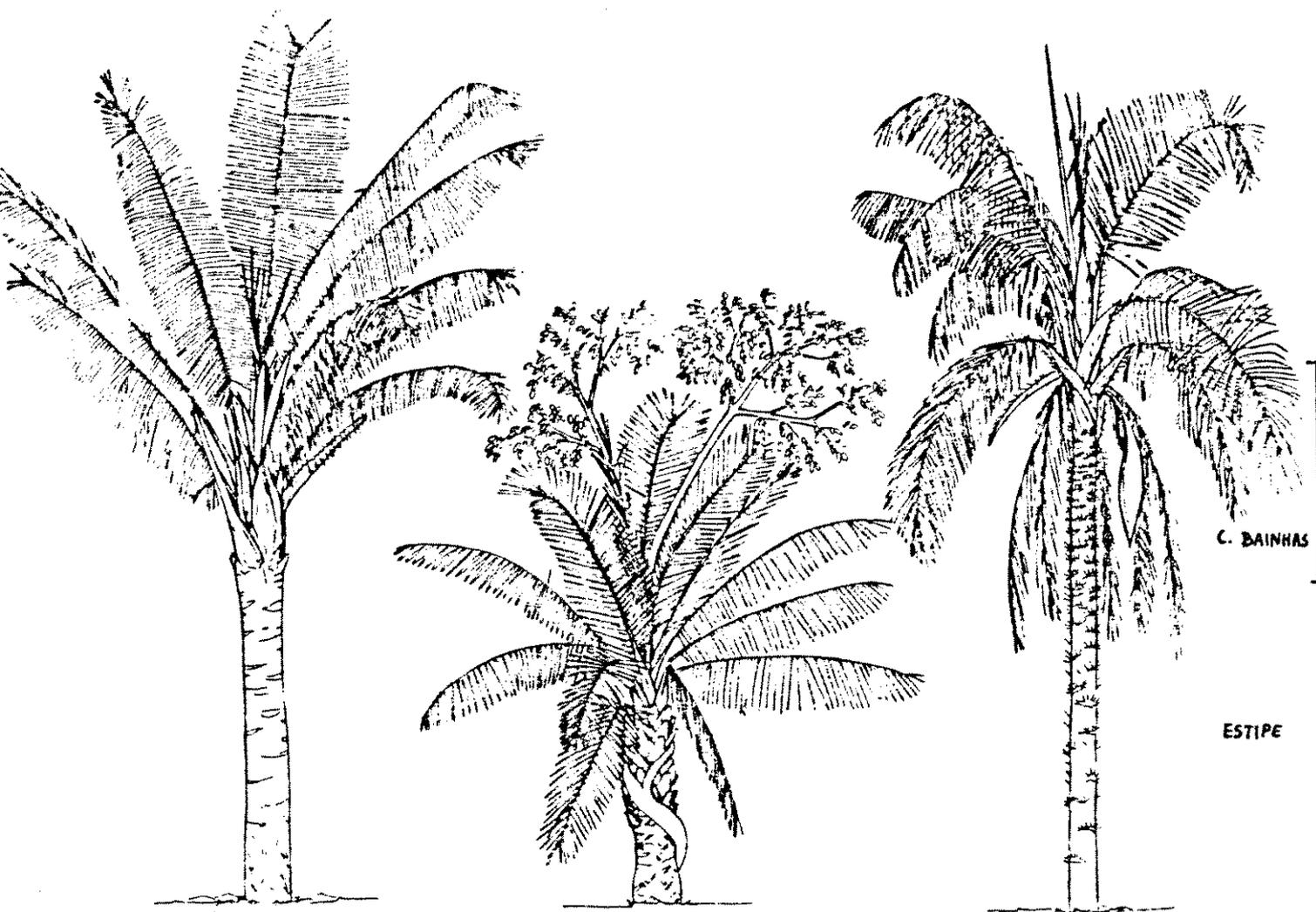
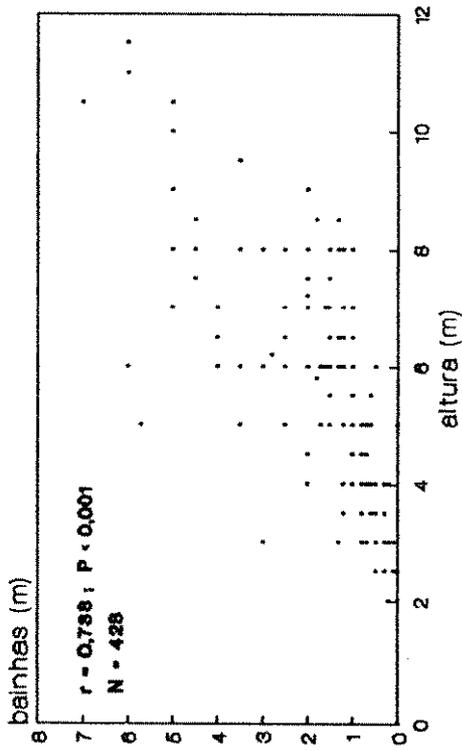
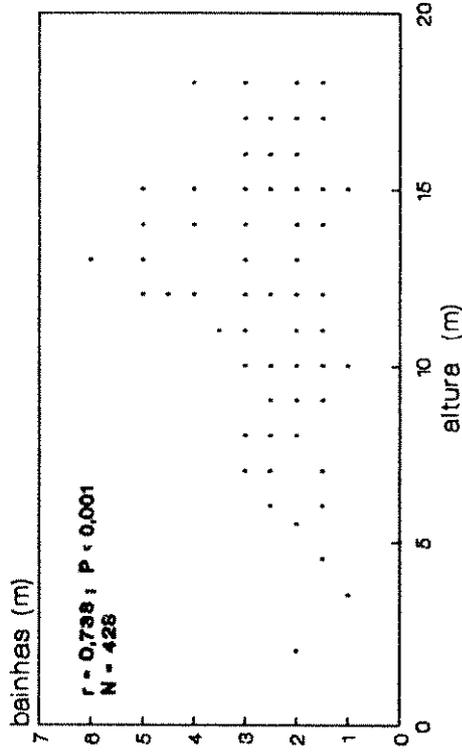


Figura 4. Representação esquemática das três espécies de palmeiras estudadas no Pantanal e Chapada dos Guimarães.

*Scheelea phalerata* (acuri)



*Attalea speciosa* (babaçu)



*Acrocomia aculeata* (bocaiuva)

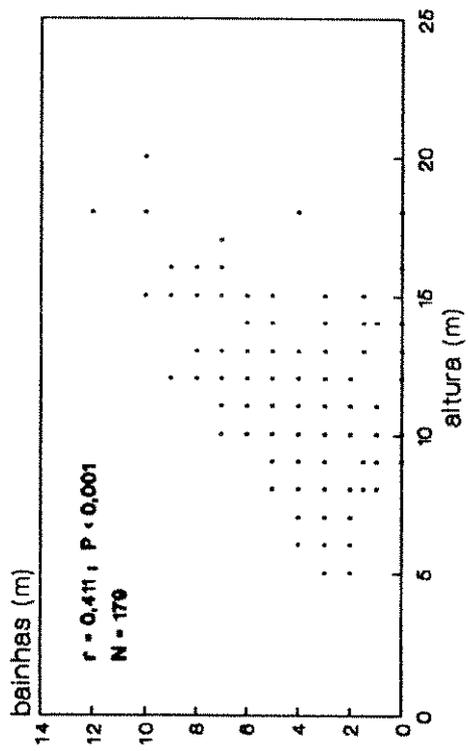


Figura 5. Diagramas de dispersão de pontos representando a relação entre a altura total da árvore e o tamanho da região de bainhas no estipe de cada uma das espécies de palmeira estudadas no Pantanal e Chapada dos Guimarães, Mato Grosso.

Distribuição geográfica e habitats das palmeiras.

Na área de estudo *Attalea speciosa* ocorre nas áreas mais altas e bem drenadas na periferia do Pantanal, como em Poconé e Barão do Melgaço.

*Scheelea phalerata* é considerada uma espécie indicadora de boas terras e, na região do Rio Casca, ocorre às margens de cursos d'água, em florestas de galeria. É muito abundante no Pantanal, onde todas as formações florestais, capões ou cordilheiras, apresentam indivíduos esparsos de acuri no seu interior e verdadeiros acurizais em sua periferia.

*Acrocomia aculeata* ocorre em baixas densidades no interior de formações florestais na região da Chapada dos Guimarães e do Rio Casca. Em áreas abertas na periferia do Pantanal forma populações muito numerosas, às vezes contíguas a babaquais.

#### Reprodução

Apesar de não ter feito um estudo sobre a fenologia das palmeiras, algumas tendências podem ser evidenciadas.

*Scheelea phalerata* e *Attalea speciosa* aparentemente produzem frutos durante o ano inteiro, ao passo que *Acrocomia aculeata* concentra sua frutificação nos meses de agosto a outubro.

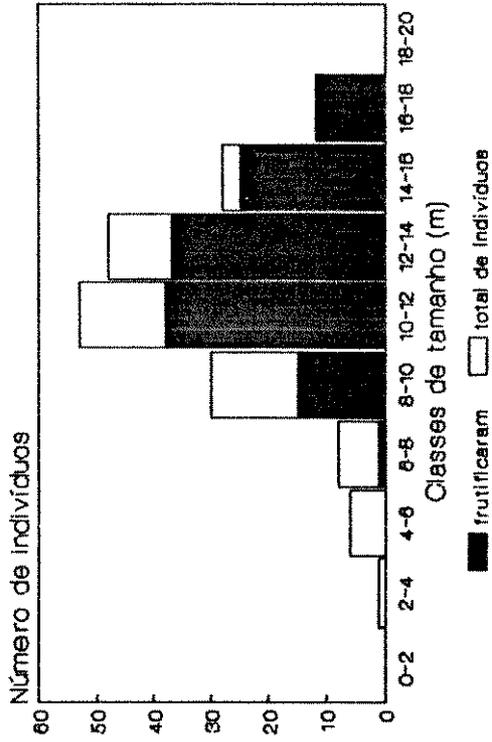
As distribuições de frequência de indivíduos por classe de tamanho para cada espécie de palmeira, assim como

as distribuições de frequência de indivíduos que já frutificaram ou estão frutificando em cada classe de tamanho, são apresentadas na Figura 6. No caso de *Scheelea phalerata* mesmo indivíduos de menos de 2 m de altura já estão produzindo frutos. Na classe de 2-3 m cerca de 80% dos indivíduos já se reproduzem e esta proporção aumenta nas classes de tamanho maiores.

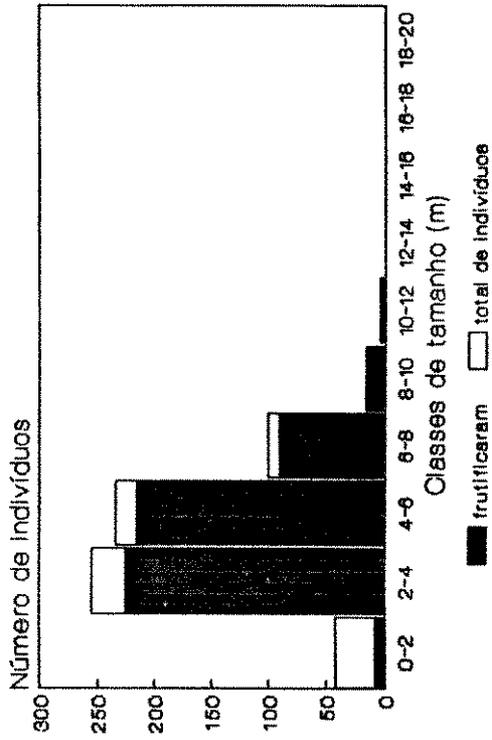
Não encontrei indivíduos pequenos de *Acrocomia aculeata* para registrar o tamanho mínimo em que começam a frutificar, mas observei que quase todas as plantas entre 4 e 6 m de altura produziram frutos ao menos uma vez.

Para *Attalea speciosa* plantas de menos de 6 m de altura não estão reprodutivas e apenas uma pequena proporção dos indivíduos entre 6-8 m mostrou sinais de reprodução. Mesmo na classe de 8-10 m de altura, não mais do que a metade dos indivíduos produziu frutos.

*Attalea speciosa* (babaçu)



*Scheelea phalerata* (acuri)



*Acrocomia aculeata* (bocaiuva)

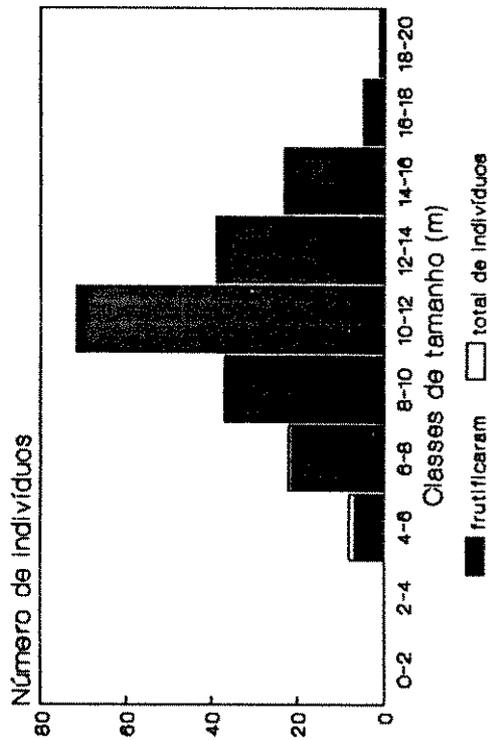


Figura 6. Frequência absoluta de indivíduos das três palmeiras estudadas por classe de tamanho e frequência de indivíduos que já frutificaram em cada uma dessas classes.

## AS EPIFITAS

Quais são?

Dez espécies pertencentes a cinco famílias de epífitas e hemiepífitas vasculares foram as mais conspícuas e frequentemente encontradas ocorrendo sobre palmeiras no presente estudo (Tabela 3). A endozoocoria é o modo de dispersão mais comum entre estas epífitas, ocorrendo em oito das dez espécies (Tabela 3). A seguir apresento uma breve caracterização destas espécies.

Família Polypodiaceae

*Polypodium decumanum* Willd

Samambaia de rizoma grosso, carnoso e densamente coberto por escamas amarelo-acastanhadas, responsável pelo nome "rabo-de-macaco" que lhe é atribuído na região. As folhas são pinadas, grandes, mais ou menos curvas e pendentes, com pecíolos castanhos de até 70 cm e lâmina foliar que pode atingir até 1,30 m. É comumente encontrada como epífita de palmeiras e sua ocorrência é registrada em Mato Grosso, Bahia e Pernambuco (Correa 1932). Praticamente não há estudos a respeito de sua biologia ou ecologia e toda a informação disponível limita-se a descrições morfológicas e registros de ocorrência em inventários florísticos (e.g. Sehnem 1970)

Tabela 3. Epífitas e hemiepífitas vasculares de três espécies de palmeiras e seu modo de dispersão na região do Pantanal e Chapada dos Guimarães, Mato Grosso.

TAXA	MODO DE DISPERSÃO
Divisão Pteridophyta	
Polypodiaceae	
<i>Polypodium decumanum</i> Willd	anemocoria
Divisão Spermatophyta	
Moraceae	
<i>Ficus brodwayi</i> Urban	endozoocoria
<i>Ficus pertusa</i> L.f.	endozoocoria
<i>Ficus obtusifolia</i> HBK	endozoocoria
<i>Ficus</i> sp1	endozoocoria
<i>Ficus</i> sp2	endozoocoria
Cecropiaceae	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	endozoocoria
Araceae	
<i>Philodendron imbe</i> Schott	endozoocoria
Orchidaceae	
<i>Catasetum fimbriatum</i> (Morren) Lindl.	anemocoria
<i>Vanilla palmarum</i> Lindl.	endozoocoria

## Família Moraceae

Reconheci, no campo, pelo menos cinco espécies de figueiras hemiepífitas de palmeiras. Não encontrei indivíduos destas espécies germinando ou crescendo diretamente sobre o solo. Também não observei figueiras estabelecidas sobre outras plantas que não palmeiras.

*Ficus brodwayi* Urban

É uma árvore que pode atingir até 20 m de altura formando copas de até cerca de 50 m de diâmetro. Tem estípulas de até 1 cm de comprimento, glabras e caducas. As folhas têm pecíolo que varia de 1 até 5 cm de comprimento e lâminas de 10 a 25 cm de comprimento, com 5 a 10 cm de largura máxima. São ovadas, de ápice acuminado e base obtusa, truncada ou até mesmo cordada, sendo possível encontrar folhas com estas três formas num mesmo indivíduo.

Os frutos maduros são arredondados, glabros, de cor verde, com diâmetro de 10 a 14 mm ( $x = 12,4$ ;  $s = 1,17$ ;  $n = 10$ ), peso de 0,6 a 1,1 g ( $x = 0,88$ ;  $s = 0,16$ ;  $n = 10$ ), e contém de 101 a 231 sementes ( $x = 155,6$ ;  $s = 39,5$ ;  $n = 10$ ), envoltas por uma fina camada viscosa. Observei esta espécie mais frequentemente em formações florestais: florestas de galeria no planalto, capões e cordilheiras no Pantanal. Carauta (1989) em sua revisão do gênero *Ficus* no Brasil informa que *F. brodwayi* distribuiu-se das Antilhas a

Venezuela, Colômbia, Suriname e no Brasil já foi registrada no Ceará, Bahia, Distrito Federal e Mato Grosso. Apesar desta ampla distribuição, este autor considera seu status de conservação como vulnerável, pois esta espécie se encontra em formações ameaçadas pela ação do homem e faltam estudos a respeito de sua biologia (Carauta 1989, p.54).

*Ficus pertusa* L.f.

É uma árvore hemiepífita que atinge cerca de 15 m de altura, formando copa densa que tem diâmetro geralmente muito maior que sua altura. O tronco é tortuoso, com muitas raízes adventícias. Apresenta estipulas glabras, de até 1 cm de comprimento. As folhas têm pecíolo curto de não mais do que 1,5 cm de comprimento e a lâmina foliar pode ser ovada, oblonga, lanceolada ou elíptica, glabra, de base obtusa e ápice acuminado ou agudo. São em geral pequenas com 5 a 12 cm de comprimento e 2 a 5 cm de largura. Os frutos são arredondados e, quando maduros, adquirem coloração avermelhada. Têm 8 a 14 mm de diâmetro ( $x = 8,44$ ;  $s = 0,98$ ;  $n = 13$ ), contendo de 42 a 85 sementes ( $x = 65,54$ ;  $s = 13,40$ ;  $n = 13$ ). Segundo Carauta (1989), também é espécie de ampla distribuição, ocorrendo desde a América Central, até o sul do Brasil. Aspectos de sua ecologia relacionados a esforço reprodutivo e eficiência de polinização, bem como mutualismo com seus polinizadores, frugivoria e dispersão de sementes foram estudados na Costa Rica (e.g Bronstein e Hoffmann

1987; Bronstein 1988).

*Ficus obtusifolia* HBK = *Ficus gardneriana* (Miq.) Miq.

Hemiepífita que pode chegar até cerca de 20 m de altura formando copa ampla. Estípulas verde-amareladas, pecíolo de até 3 cm de comprimento. Folha obovada, glabra na página superior e levemente pilosa na inferior, de ápice obtuso e base atenuada, com 12 a 18 cm de comprimento e 6 a 10 cm de largura. Os frutos maduros variam de 19 a 23 mm de comprimento máximo ( $x = 20,70$ ;  $s = 1,36$ ;  $n = 10$ ) e contém grande número de sementes ( $x = 422$ ;  $s = 42,08$ ;  $n = 10$ ) envoltas por uma mucilagem espessa e viscosa. São verdes com pintas esbranquiçadas. Também tem ampla distribuição e, segundo Carauta (1989), ocorre desde o México por toda a América Central, Colômbia, Venezuela e no Brasil é registrada em estados da Amazônia, Centro-oeste e Sudeste (Carauta 1989). Para este autor, *Ficus obtusifolia* é um complexo de espécies que estudos posteriores podem vir a separar em três taxa: *F. obtusifolia*, *F. mattogrossensis* e *F. gardneriana*, que corresponde a forma que observei, descrita acima.

Duas outras espécies de *Ficus* foram observadas como hemiepífitas de palmeiras. Entretanto não consegui coletar material fértil que tornasse a identificação possível pelo

especialista, razão pela qual uso os nomes de *Ficus* sp1 e *Ficus* sp2.

*Ficus* sp1.

Trata-se de uma figueira hemiepífita, da qual foram observados indivíduos de até cerca de 10 m de altura. Estípulas de 5 a 7 mm. Pecíolo curto, de não mais do que 1 cm, e lâmina foliar elíptica, de 2 a 4 cm de comprimento e 1 a 2 cm de largura, glabra, de ápice acuminado e base aguda.

*Ficus* sp2

Figueira hemiepífita que pode atingir até cerca de até 15 m. Folha obovada, coriácea de ápice obtuso e base cuneada, pilosa nas páginas superior e inferior. As nervuras são pouco visíveis. Mais frequentemente encontrada sobre indivíduos altos de babaçu, o que dificultou a coleta de material botânico para identificação.

Finalmente, houve situações em que não era possível reconhecer no campo a que espécie uma certa figueira pertencia, no caso de plantas totalmente sem folhas ou que, por serem pequenas e localizadas em palmeiras muito altas ou por estarem escondidas atrás de folhas e de outras epifitas, tinham seu reconhecimento dificultado mesmo com o uso de binóculos. Estes casos foram incluídos na categoria *Ficus* indeterminado (*F. indet.*).

## Família Cecropiaceae

*Cecropia pachystachya*

O gênero *Cecropia* abriga cerca de 70-80 espécies e tem distribuição exclusivamente neotropical (Berg 1978a). Apesar da sua abundância, é muito mal representado em herbários e o grau de variação morfológica entre espécies e dentro de diversas espécies é mal conhecido, tornando sua taxonomia confusa (Berg 1978b). *Cecropia pachystachya* possivelmente corresponde a um complexo de espécies ao longo de uma ampla distribuição que se estende desde as formações litorâneas até a região dos cerrados (P. Carauta e C. Berg, não publicado). É uma planta característica de estágios iniciais de sucessão, que pode atingir até mais de 15m (obs. pessoais). Seus frutos podem ser comidos por diversas espécies de aves e mamíferos, que dispersam suas sementes (Sazima et al. 1981, 1982). Estudos sobre outras espécies do gênero (e.g. Válio e Joly 1979; Holthuijzen e Boerboom 1982) revelam que as sementes se mantêm viáveis por longo tempo no solo de florestas tropicais dependendo de estímulos luminosos para sua germinação. É importante ressaltar que todas as embaúbas encontradas sobre palmeiras neste estudo eram indivíduos jovens, de não mais que 2,5m de altura.

## Família Araceae

*Philodendron imbe* Schott

Arácea que pode crescer como epífita ou hemiepífita, uma vez que suas raízes frequentemente alcançam o solo. As folhas têm o limbo cordiforme, de tamanho variável desde 10-15 cm de comprimento, quando apresentam coloração verde-clara, até 50-60 cm quando têm cor mais escura. Segundo Correa (1932), as inflorescências são espádices longas de até 35 cm, com flores amareladas pequenas, formando frutos do tipo baga, também amarelados ou brancos.

## Família Orchidaceae

*Catasetum fimbriatum* (Morren) Lindl.

Orquídea de pseudobulbos fusiformes grandes e largos (12-35 cm de altura e 3-8 cm de diâmetro), de base atenuada e ápice acuminado, roliços durante a época de chuvas, mas enrugados e sulcados na seca. As folhas são membranáceas com nervuras espessas. Os sexos geralmente são separados e há dimorfismo sexual. As flores masculinas são amarelo-esverdeadas com pequenas pintas vermelho-acastanhadas nas sépalas e pétalas. As flores femininas podem ser verde-claras até verde-escuras, raramente com pintas vermelhas nas sépalas e pétalas. Alguns indivíduos coletados no campo e mantidos em cultivo em Campinas floresceram em março e abril. Ocorre pelo Brasil Central, alcançando o norte da

Argentina e do Paraguai, atingindo a Bolívia e até a Venezuela (Hoehne 1942).

*Vanilla palmarum* Lindl

É uma orquídea trepadeira, de caule cilíndrico e carnoso que pode atingir vários metros de extensão, com muitas raízes adventícias que auxiliam na sua fixação ao substrato, quase sempre palmeiras, como sugere seu nome específico. Tem folhas alternas, ovado-cordiformes, carnosas com flores amarelas. O fruto é uma cápsula carnosa de até 16 cm de comprimento e 2 cm de diâmetro que, quando maduro torna-se macio, muito aromático e é comido por saguis e morcegos (Correa 1932). Segundo este mesmo autor, ocorre desde a Bahia até São Paulo, Minas Gerais e Mato Grosso.

Algumas espécies além das mencionadas acima foram eventualmente encontradas como epífitas das palmeiras estudadas. Entretanto, pela dificuldade de identificação no campo e, quase sempre por não apresentarem estruturas férteis que permitissem sua identificação posterior, foram incluídas na categoria "outras".

## Padrões de abundância

Amostrei um total de 1044 indivíduos de palmeiras, sendo 651 de *Scheelea phalerata*, dos quais 158 na região da Chapada dos Guimarães e 493 no Pantanal. Os 186 indivíduos de *Atallea speciosa* e 207 indivíduos de *Acrocomia aculeata* foram amostrados na região do Pantanal.

Não houve correlação entre o tamanho da coroa de bainhas e a riqueza de espécies de epífitas para *S. phalerata* ( $r = 0,09$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 541$ ) nem para *A. speciosa* ( $r = 0,12$ ;  $P > 0,05$ ;  $n=186$ ).

As frequências de ocorrência de epífitas em cada uma das espécies de palmeira estudadas estão na Tabela 4. No caso particular de *Scheelea phalerata*, em que foram amostradas populações no Pantanal e região da Chapada dos Guimarães, é possível detectar diferenças significativas entre os padrões de ocorrência de epífitas nestas duas populações (Kolmogorov-Smirnof,  $D_{max} = 0,1663$ ;  $p < 0,001$ ). No Pantanal, figueiras correspondem a quase metade do total de epífitas observadas. *Philodendron*, as orquídeas e *Polypodium* apresentam frequências de ocorrência semelhantes e, somadas, contribuem com aproximadamente 40% do total de epífitas. *Cecropia* é relativamente rara. Na região da Chapada, *Polypodium decumanum* é a espécie mais abundante, seguida pelo somatório de espécies de *Ficus* e por *Philodendron*. As orquídeas são relativamente raras, ocorrendo em frequência mais baixa do que *Cecropia*.

Comparando-se o padrão de ocorrência de epífitas nas três espécies de palmeiras (Tabela 4), observa-se primeiramente que as diferenças entre *Scheelea phalerata* e *Acrocomia aculeata* e entre esta e *Attalea speciosa* são tão expressivas que dispensam testes estatísticos. Também a comparação entre *S. phalerata* e *A. speciosa* revela diferenças significativas (Kolmogorov-Smirnof,  $D_{max} = 0,2091$ ;  $p < 0,001$ ).

Para as três espécies de palmeiras, as figueiras foram o grupo de epífitas mais importante. Todas as outras categorias estiveram representadas tanto em acuri, quanto sobre babaçu. A bocaiúva teve a menor frequência de ocorrência e a menor riqueza de espécies de epífitas: apenas duas espécies de figueiras, além de *Cecropia pachystachya* e *Catasetum fimbriatum* foram identificadas como suas epífitas. Mesmo os indivíduos não identificados e incluídos na categoria "outras" aparentemente pertenciam a uma mesma espécie.

A diferença entre *A. speciosa* e as outras duas palmeiras fica ainda mais evidente quando se observa a frequência relativa de indivíduos de cada espécie de palmeira que portavam epífitas (Figura 7). Apenas 9% dos indivíduos de bocaiúva contra 73% dos indivíduos de acuri e 86% dos de babaçu apresentaram epífitas. Aproximadamente metade dos indivíduos de *S. phalerata* (49%) portavam pelo menos uma figueira (considerando-se indivíduos desde plântulas até adultos). Em babaçu isto ocorreu com 63% dos

indivíduos.

Houve diferença significativa na proporção de indivíduos de *S. phalerata* e *A. speciosa* portadores de cada categoria de epífitas (Kolmogorov-Smirnof,  $D_{max} = 0,2950$ ;  $p < 0,001$ ).

Os índices de diversidade de Shannon-Weaver (1949) para as epífitas de acuri ( $H' = 1,53$ ) e de babaçu ( $H' = 1,29$ ) revelam um valor um pouco maior para o acuri.

Considerando-se apenas as populações de *S. phalerata* (Figura 8), verifica-se que não há diferença significativa na frequência relativa de palmeiras portadoras de cada classe de epífitas no Pantanal e Chapada (Kolmogorov-Smirnof,  $D_{max} = 0,1355$ ;  $p > 0,05$ ).

Houve grande variação no número de epífitas por indivíduo de palmeira, conforme evidenciado pelos altos valores dos desvios-padrões das médias (Tabela 5). A maior média foi observada para o acuri, uma taxa intermediária para o babaçu e a menor média para a bocaiúva. O mesmo padrão se observa em relação às figueiras. Apesar de uma menor proporção de indivíduos portando figueiras (ver Figura 7), cada indivíduo de acuri, em média suporta um número maior de figueiras do que cada indivíduo de babaçu.

Tabela 4. Frequência absoluta (n) e relativa (%) de diferentes categorias de epífitas vasculares sobre palmeiras no Pantanal de Poconé e região de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso.

Epífitas	Scheelea phalerata		total		Ataltea speciosa		Acroconia aculeata	
	Pantanal n %	Chapada n %	n %	n %	n %	n %	n %	
<i>Polypodium decumanum</i>	139 11,7	55 28,3	194 14,1	66 25,0	- --	- --	- --	
<i>Ficus spp</i>	544 45,9	45 23,0	589 42,7	139 52,6	6 25,0	6 25,0	6 25,0	
<i>Cecropia pachystachya</i>	15 1,3	11 5,7	26 1,9	3 1,1	1 4,2	1 4,2	1 4,2	
<i>Philodendron imbe</i>	154 13,0	33 17,0	187 13,6	17 6,4	- --	- --	- --	
<i>Vanilla palmarum</i>	146 12,3	5 2,6	151 10,9	21 8,0	3 12,5	3 12,5	3 12,5	
<i>Catasetum fimbriatum</i>	5 0,4	0 0	5 0,4	6 2,3	3 12,5	3 12,5	3 12,5	
outras	183 15,4	45 23,2	228 16,5	12 4,5	11 45,8	11 45,8	11 45,8	
total	1186 100,0	194 100,0	1380 100,0	264 100,0	24 100,0	24 100,0	24 100,0	

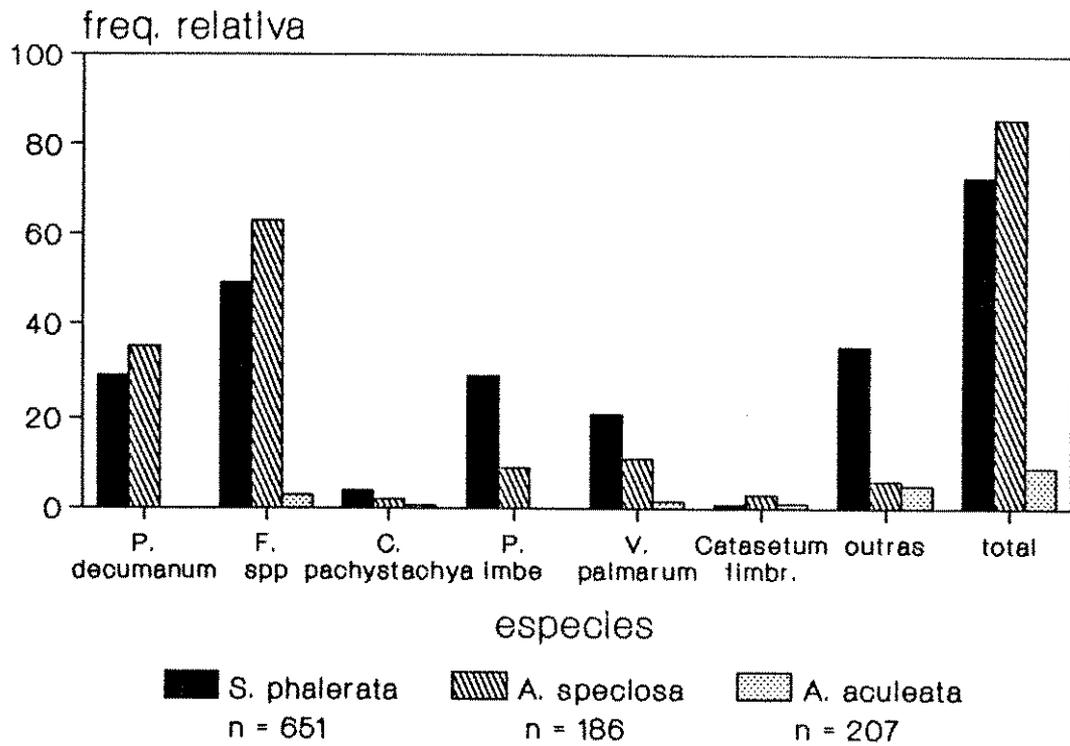


Figura 7. Frequência relativa (%) de indivíduos de cada espécie de palmeira que portavam epífitas.

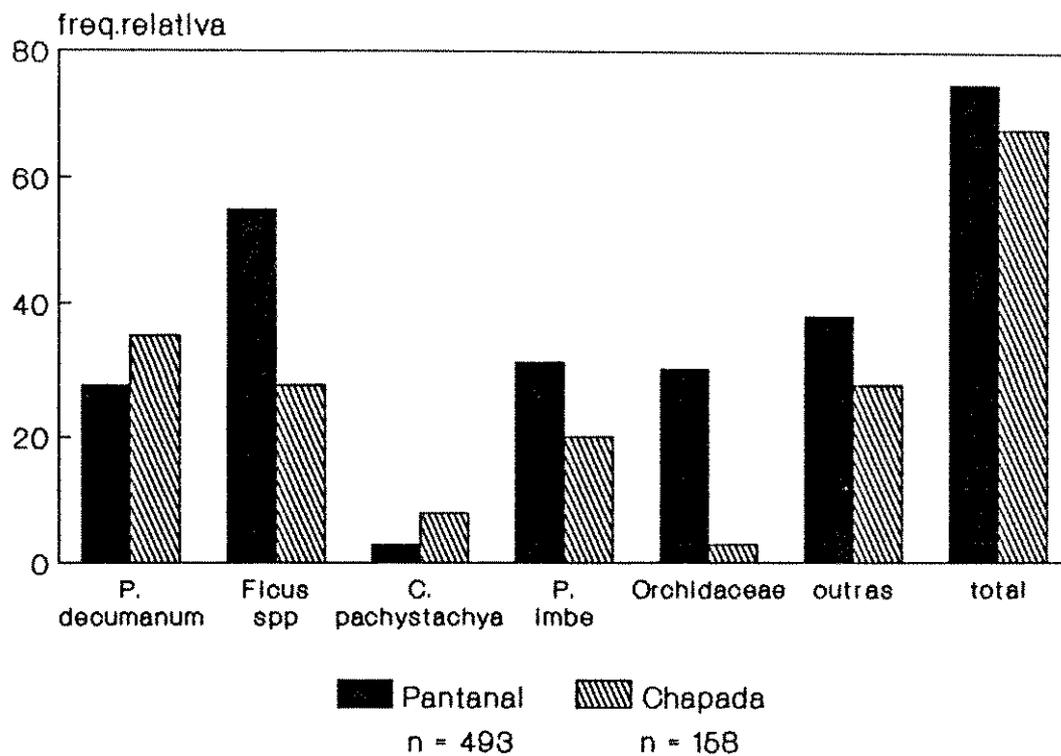


Figura 8. Frequência relativa (%) de indivíduos de *Scheelea phalerata* que apresentavam epifitas no Pantanal e na região da Chapada dos Guimarães.

Tabela 5. Média de epífitas ( $\pm$  desvio padrão) por indivíduo de cada espécie de palmeira. PD = *Polypodium decumanum*, F = *Ficus* spp, CP = *Cecropia pachystachya*, PI = *Philodendron imbe*, VP = *Vanilla palmarum*.

Epífitas	Palmeiras		
	<i>Scheelea phalerata</i>	<i>Atallea speciosa</i>	<i>Acrocomia aculeata</i>
PD	0,29 $\pm$ 0,46	0,35 $\pm$ 0,48	-- --
F	0,90 $\pm$ 1,48	0,75 $\pm$ 0,71	0,03 $\pm$ 0,17
CP	0,04 $\pm$ 0,20	0,02 $\pm$ 0,13	0,004 $\pm$ 0,007
PI	0,29 $\pm$ 0,46	0,09 $\pm$ 0,29	-- --
VP	0,24 $\pm$ 0,43	0,15 $\pm$ 0,35	0,03 $\pm$ 0,26
outras	0,35 $\pm$ 0,48	0,06 $\pm$ 0,25	0,05 $\pm$ 0,22
Total	2,12 $\pm$ 2,03	1,42 $\pm$ 1,05	0,12 $\pm$ 0,40

A maioria das epífitas foi encontrada sobre a porção do estipe em que se inserem as bainhas das folhas (chamada daqui em diante apenas de região de bainhas) sejam estas folhas novas, como no caso do babaçu, ou mesmo os restos das bainhas de folhas velhas e que até já caíram, como no acuri e em bocaiúva. As únicas exceções a este padrão geral foram alguns indivíduos de *Catasetum fimbriatum*, instalados diretamente sobre a porção nua do estipe.

Há uma grande variação no número de epífitas em relação ao tamanho da região de bainhas tanto para *Scheelea phalerata* (Figura 9) quanto para *Attalea speciosa* (Figura 10). Há uma tendência inicial e não linear ao aumento do número de epífitas com o aumento do tamanho da região de bainhas mas, a partir de um certo ponto diminui o número de epífitas, diminuindo também a variação deste número. A baixa frequência de epífitas em *Acrocomia aculeata* não permite o mesmo tipo de análise.

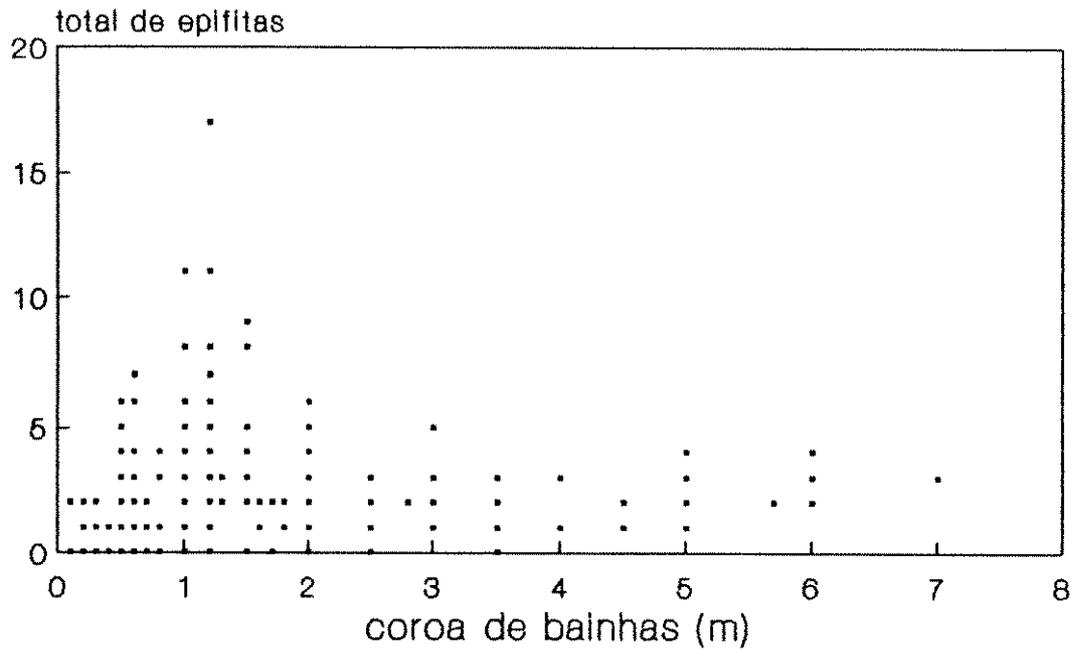


Figura 9. Diagrama de dispersão dos pontos que representam a relação entre o tamanho da coroa de bainhas e o número de epifitas encontrado em *Scheelea phalerata*. (N = 428)

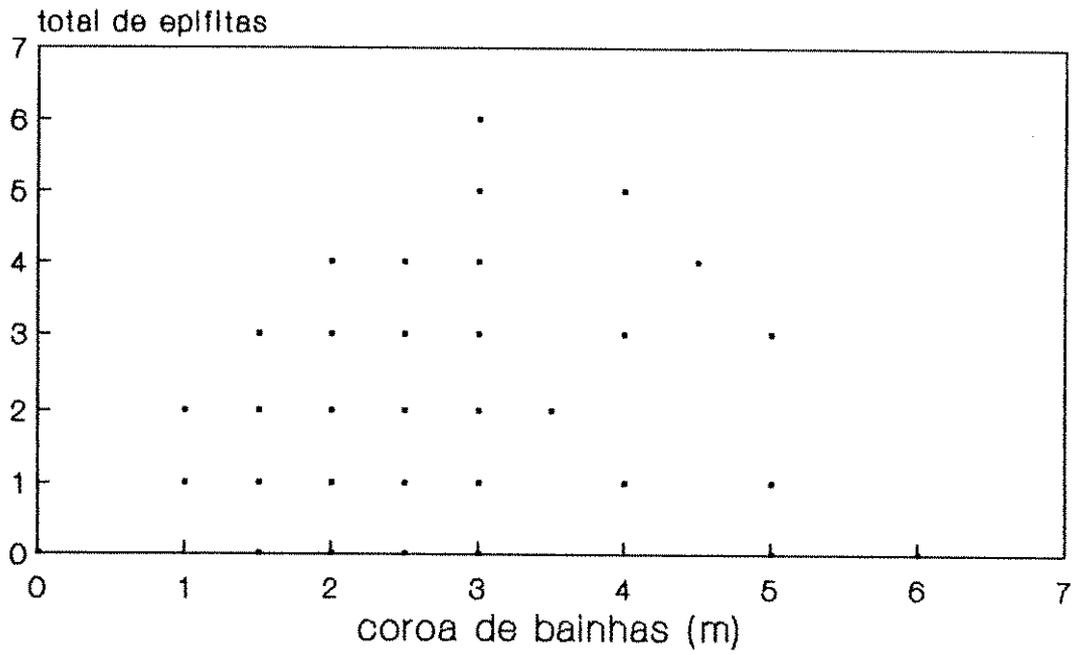


Figura 10. Relação entre o tamanho da coroa de bainhas e o número de epifitas encontrado em *Attalea speciosa*. (N = 179)

## A colonização

A verificação da frequência de ocorrência de cada uma das espécies sozinhas ou em associação com mais uma, duas ou mais espécies (Figura 11 ) permite algumas inferências sobre a sucessão das epífitas sobre as palmeiras.

É importante notar que, apesar de ter verificado um total de dez espécies de epífitas, o número máximo de espécies ocorrendo numa mesma árvore é de cinco, no caso do acuri, e quatro, para o babaçu.

As figueiras são as espécies mais comumente encontradas sozinhas, tanto sobre o acuri, *S. phalerata* (52,6%; n=152), quanto sobre o babaçu, *Attalea speciosa* (67%; n=98).

A maior parte das associações de duas espécies de epífitas sobre acuris, correspondem a uma figueira e mais uma espécie: *Vanilla palmarum* (20,4%; n=132) ou *Philodendron imbe* (19%; n=132). As associações mais comuns com três espécies correspondem as estas associações de duas espécies acrescidas da presença de *Polypodium decumanum* (26,7% e 31,4% respectivamente; n=132). As associações mais frequentes de maior número de espécies envolvem mais de uma espécie de figueira, *Vanilla*, *Philodendron* e *Polypodium*.

*Polypodium decumanum* e *Philodendron imbe* aparentemente tem uma redução na sua frequência de ocorrência em associações de mais de quatro espécies. *Vanilla palmarum* e figueiras ocorrem em todas as associações de mais de quatro espécies.

No babaçu, a maioria das associações de duas espécies envolve uma figueira e *Polypodium decumanum* (38,3%; n=47) ou *Vanilla palmarum* (25,5%; n=47). A associação mais comum com três espécies é de uma figueira, *Vanilla* e *Polypodium* (45,5%).

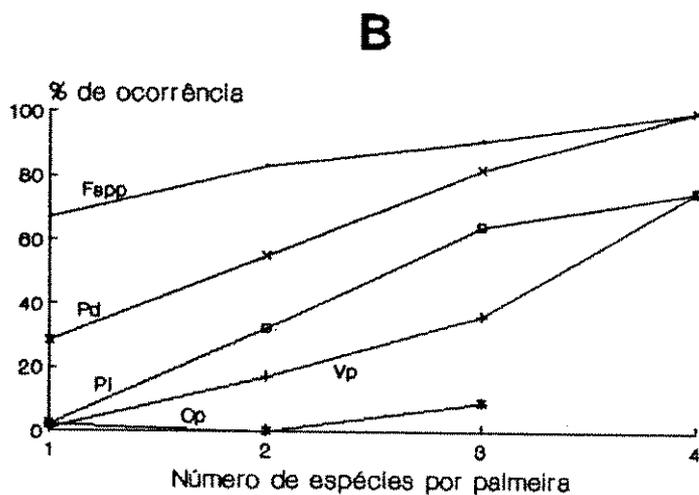
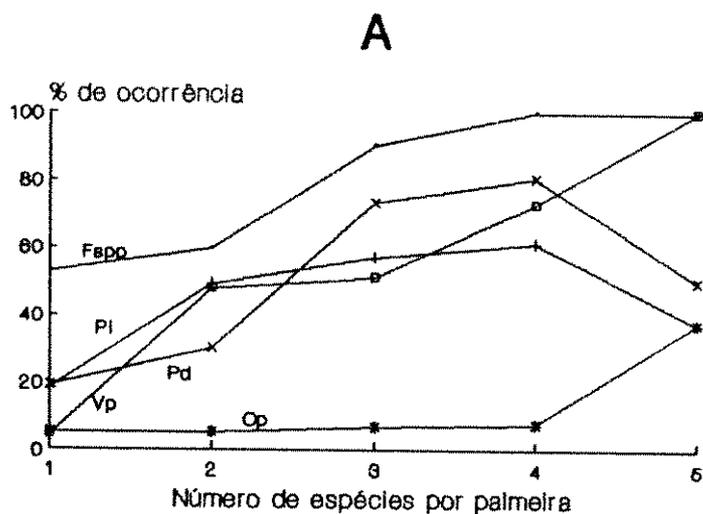


Figura 11. Frequência relativa de ocorrência de cada espécie de epífita em associações de duas, três, quatro ou mais espécies sobre *Scheelea phalerata* (A) e *Attalea speciosa* (B). Fsp = espécies de *Ficus* consideradas em conjunto; Pd = *Polypodium decumanum*; Pi = *Philodendron imbe*; Cp = *Cecropia pachystachya*; Vp = *Vanilla palmarum*.

## As figueiras

### Padrões de abundância

A frequência relativa de ocorrência de cada espécie de figueira no total de figueiras encontradas sobre acuris na região da Chapada dos Guimarães e Pantanal é apresentada na Figura 12. Na primeira área houve uma forte dominância de *Ficus brodwayi* e as outras quatro espécies de figueiras somadas correspondem apenas a cerca de 20% do total de indivíduos. No Pantanal também houve a dominância de *F. brodwayi*, seguida de *F. pertusa* e *F. obtusifolia*. Estas três espécies correspondem a quase 100% do total de figueiras epífitas de acuri observadas no Pantanal.

A Figura 13 apresenta a frequência de ocorrência de cada espécie de figueira sobre cada espécie de palmeira no Pantanal e na Chapada dos Guimarães. *Ficus brodwayi*, a espécie mais abundante em acuris, foi a espécie menos frequente em babaçus e teve uma frequência intermediária em bocaiúvas. *Ficus obtusifolia* foi a espécie mais abundante em babaçus e bocaiúvas, com uma frequência intermediária sobre acuris. As duas espécies não identificadas de *Ficus* tiveram uma participação marginal, considerando-se a sua frequência de ocorrência. A maior riqueza de espécies de figueiras foi observada em acuris e a menor em bocaiúva. A diversidade de

figueiras foi baixa e semelhante para as três espécies de palmeiras:  $H'_{acuri} = 1,19$ ;  $H'_{babaçu} = 1,14$ ;  $H'_{bocaiuva} = 1,01$ .

Não houve correlação entre o número de espécies de *Ficus* e o tamanho das coroas de bainhas de *S. phalerata* ( $r = 0,003$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 541$ ) e de *A. speciosa* ( $r = 0,17$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 186$ ).

Também não houve uma relação linear entre o tamanho da região de bainhas do estipe das palmeiras e o total de indivíduos de figueiras sobre *Scheelea phalerata* (Figura 14) ou *Atallea speciosa* (Figura 15).

A comparação da distribuição de frequência do total de indivíduos de duas espécies de palmeira por classe de tamanho com a distribuição de frequência de indivíduos portadores de figueira por classe de tamanho (Figura 16) revela que, para o acuri, a partir da classe de 4 m, uma proporção considerável (> 30%) dos indivíduos já foi colonizada por pelo menos uma figueira. Esta proporção aumenta nas classes subsequentes até atingir 100% dos indivíduos com mais de 10 m de altura. No caso do babaçu as classes de até 6 m apresentam reduzida frequência de indivíduos com figueiras. As plantas entre 6 e 12 m têm as mais altas taxas de ocorrência de figueiras. Estas taxas decrescem nas classes de tamanho subsequentes. Para *Acrocomia aculeata* o tamanho da amostra não permitiu qualquer interpretação.

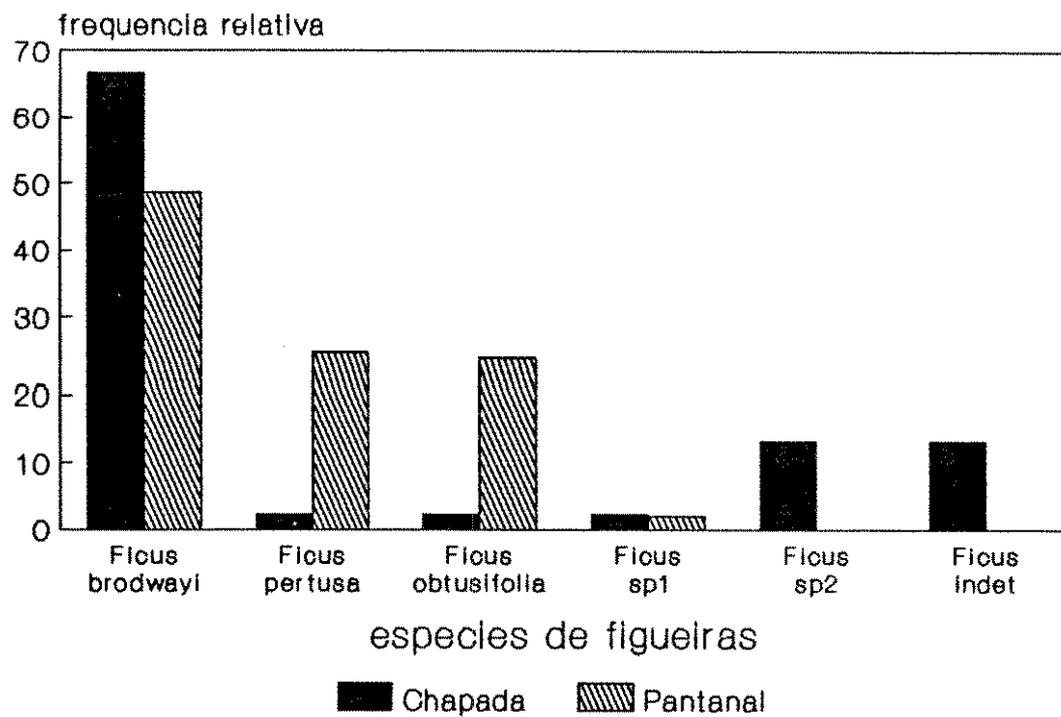


Figura 12. Participação relativa (%) de cada espécie de figueira no total de figueiras encontradas sobre *Sheelea phalerata* na região do Pantanal (n = 493) e Chapada dos Guimarães (n = 158).

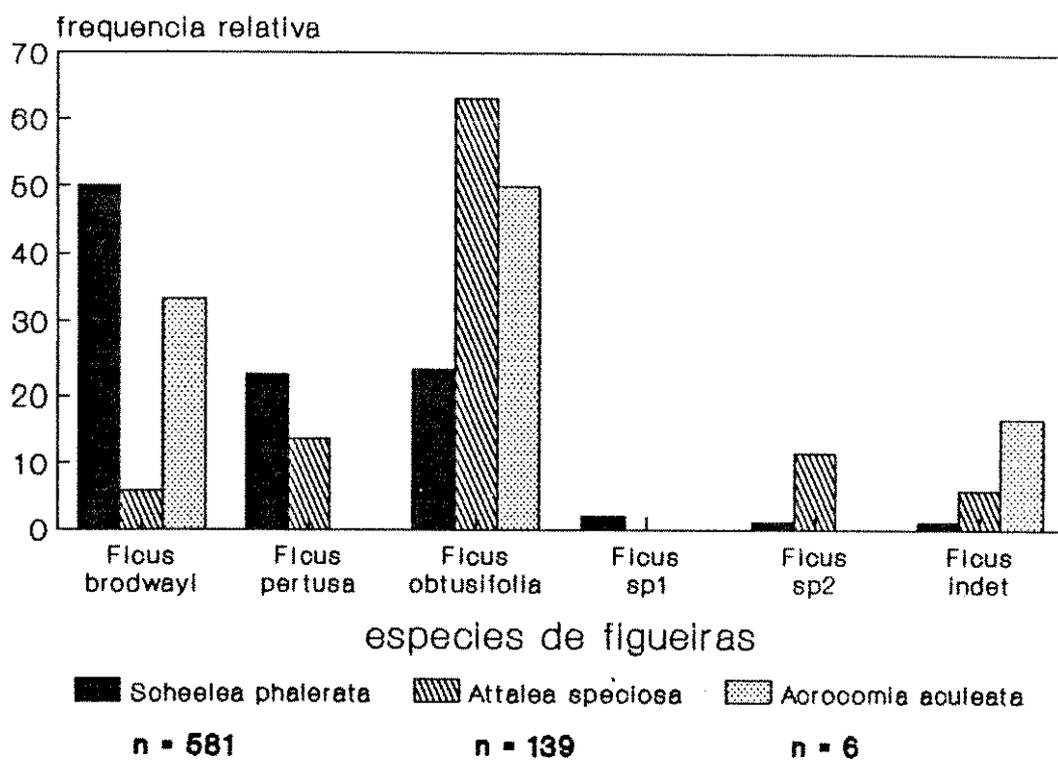


Figura 13. Frequência relativa de ocorrência (%) das espécies de figueira sobre cada uma das espécies de palmeira.

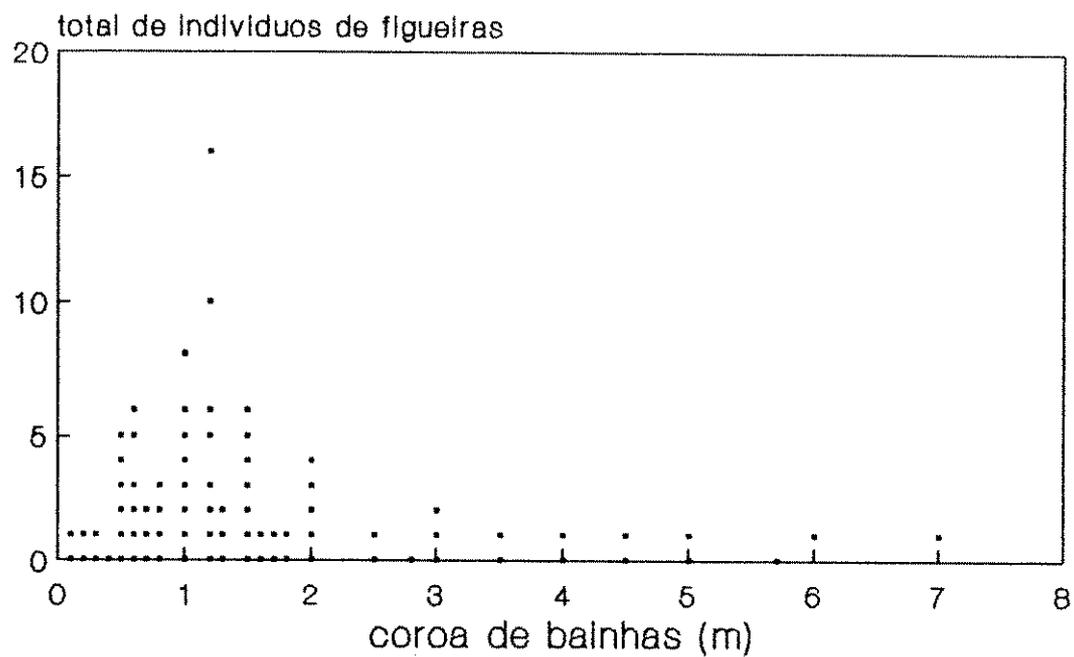


Figura 14. Relação entre o tamanho da coroa de bainhas e o total de indivíduos de figueiras sobre *Scheelea phalerata* (n = 428).

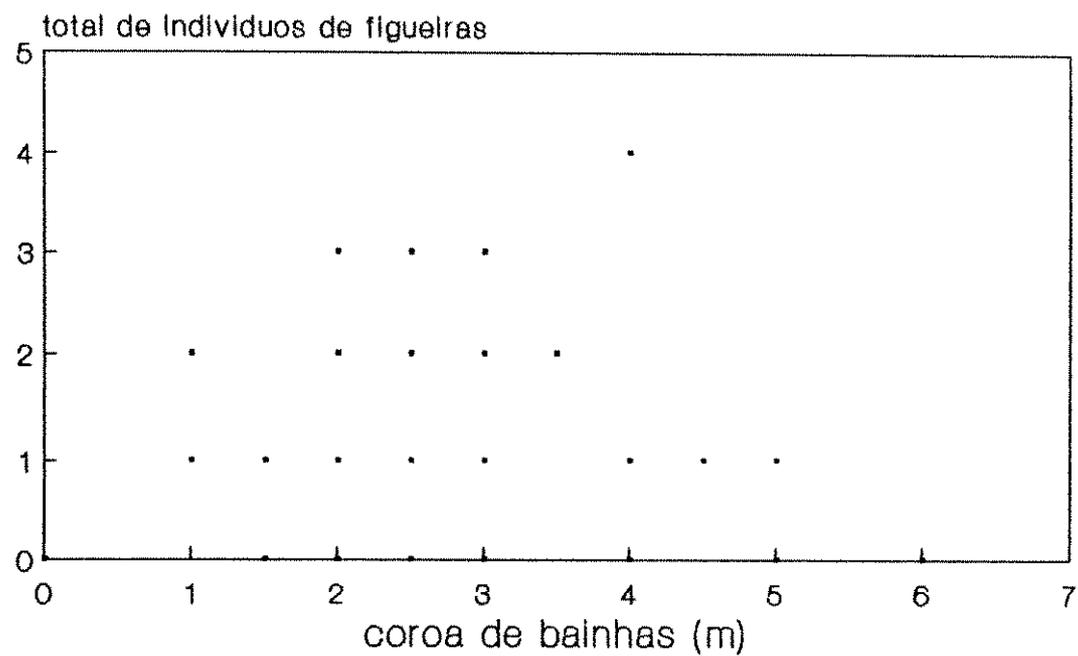
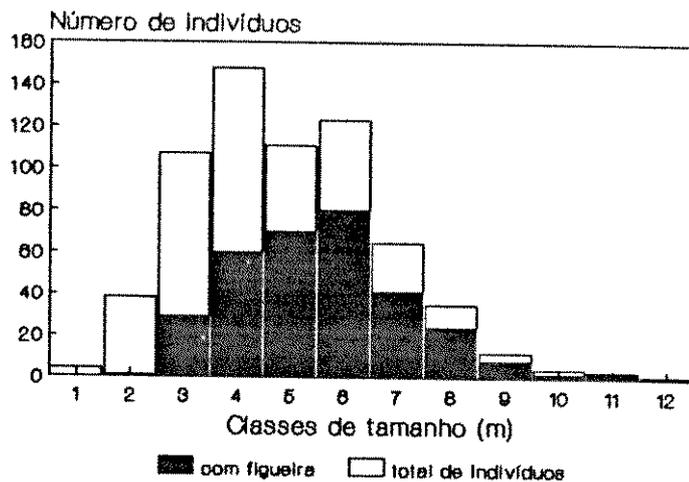


Figura 15. Relação entre o tamanho da coroa de bainhas e o total de indivíduos de figueiras sobre *Attalea speciosa* (n = 137).

*Scheelea phalerata* (acuri)



*Attalea speciosa* (babaçu)

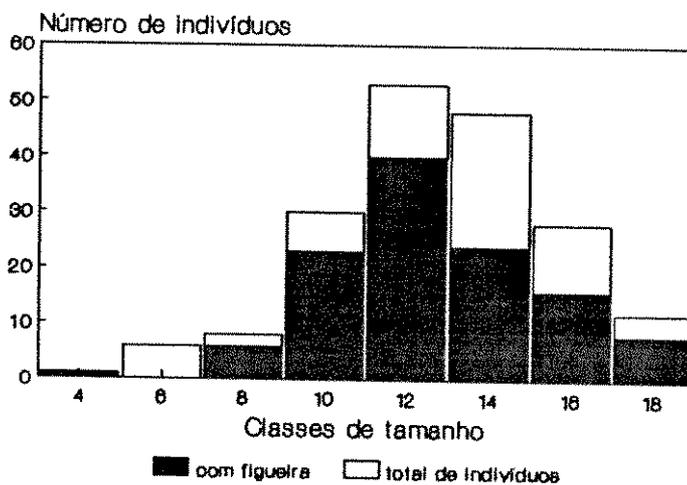


Figura 16. Distribuições de frequência de indivíduos por classe de tamanho e de indivíduos portadores de pelo menos uma figueira, por classe de tamanho, para cada uma das espécies de palmeira.

## Padrões populacionais

Os tamanhos médios dos indivíduos de três dos quatro estágios de desenvolvimento das figueiras epífitas de *S. phalerata* e *A. speciosa* são apresentados na Tabela 6. A diferença entre as médias de cada estágio de desenvolvimento é evidente e dispensa testes estatísticos para sua demonstração. Entretanto, há uma grande variação no tamanho dos indivíduos dentro do mesmo estágio de desenvolvimento que fica evidenciada pelos desvios-padrões elevados.

As distribuições de frequência de indivíduos por estágio de desenvolvimento para cada espécie de figueira epífita de *S. phalerata* no Pantanal de Poconé são apresentadas na Figura 17. O teste G aplicado ao conjunto das distribuições rejeitou a hipótese nula de que há independência entre as distribuições e portanto há diferença significativa entre elas ( $G = 36,63$ ;  $p < 0,005$ ;  $GL = 9$ ).

Há poucos indivíduos jovens no caso de *F. brodwayi* e apenas indivíduos estabelecidos ou já estrangulando suas árvores suporte foram observados para *Ficus* sp2 e *Ficus* indet. (Figura 18).

Houve diferença significativa entre a proporção de indivíduos de *Scheelea phalerata* sendo estrangulados por figueiras de qualquer espécie no Pantanal (16,23%) e na Chapada dos Guimarães (13,92%) ( $G = 8,95$ ;  $P < 0,005$ ;  $GL = 1$ ).

Não há indivíduos no primeiro estágio de

desenvolvimento de qualquer das espécies de figueira em *Attalea speciosa* (Figura 19) e, apesar das proporções consideráveis de indivíduos estabelecidos em todas as espécies, apenas uma planta de *F. obtusifolia* e outra de *Ficus* sp2 chegaram a estrangular suas palmeiras suporte. Em nenhum caso observei babaçus morrendo devido a ação de figueiras estrangulantes.

Os seis indivíduos de *Ficus* observados sobre *Acrocomia aculeata* se enquadram na categoria "juvenis".

Tabela 6. Tamanho médio (x), desvio padrão (s) e número de indivíduos considerados (n) em cada classe de desenvolvimento das diferentes espécies de figueira hemiepífitas de *Scheelea phalerata* e *Attalea speciosa* na região do Pantanal de Poconé. (juv = juvenil; est = estabelecida; estr = estrangulando)

## ACURI

	<i>F. brodwayi</i>			<i>F. pertusa</i>			<i>F. obtusifolia</i>			<i>Ficus sp2</i>			<i>F. indet.</i>		
	x	s	n	x	s	n	x	s	n	x	s	n	x	s	n
juv	0,42	0,34	41	0,31	0,25	11	0,53	0,67	16						
est	1,72	0,96	20	3,50	1,87	5	4,57	6,49	23						
estr	6,74	2,44	24	6,68	2,68	22	8,38	3,19	21						

## BABAÇU

	<i>F. brodwayi</i>			<i>F. pertusa</i>			<i>F. obtusifolia</i>			<i>Ficus sp2</i>			<i>F. indet.</i>		
	x	s	n	x	s	n	x	s	n	x	s	n	x	s	n
juv	--	--	-	0,83	0,32	17	0,83	0,33	36	0,93	0,24	11	0,68	0,16	4
est	1,92	0,88	6	4,00	--	2	2,11	1,39	51	2,20	1,06	4	1,33	0,29	3
estr	--	--	-	--	--	-	5,00	--	1	5,00	--	1	--	--	-

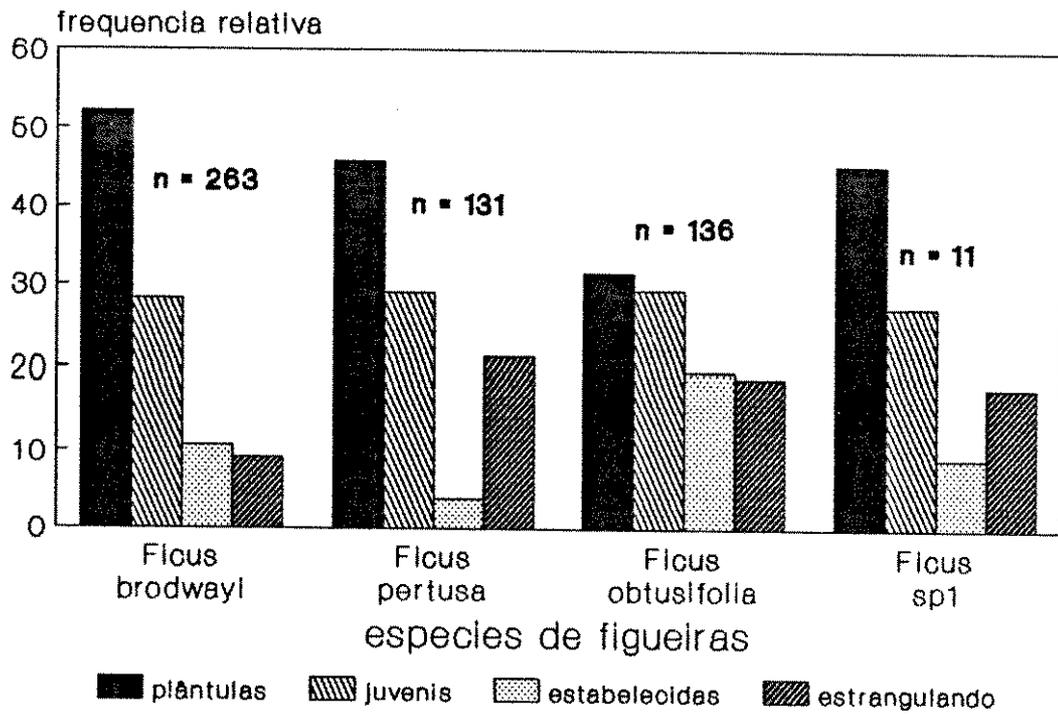


Figura 17. Distribuições de frequência (%) de indivíduos por estágio de desenvolvimento das espécies de figueiras sobre *Scheelea phalerata* no Pantanal.

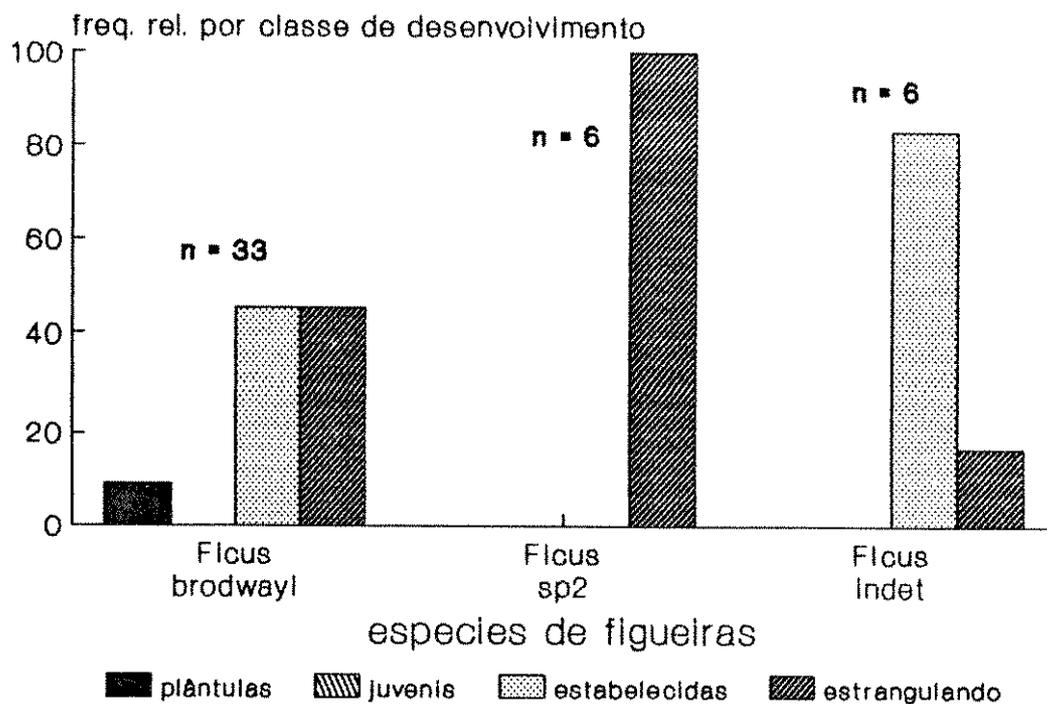


Figura 18. Distribuições de frequência de indivíduos (%) por estágio de desenvolvimento das espécies de figueiras sobre *Scheelea phalerata* na região da Chapada dos Guimarães.

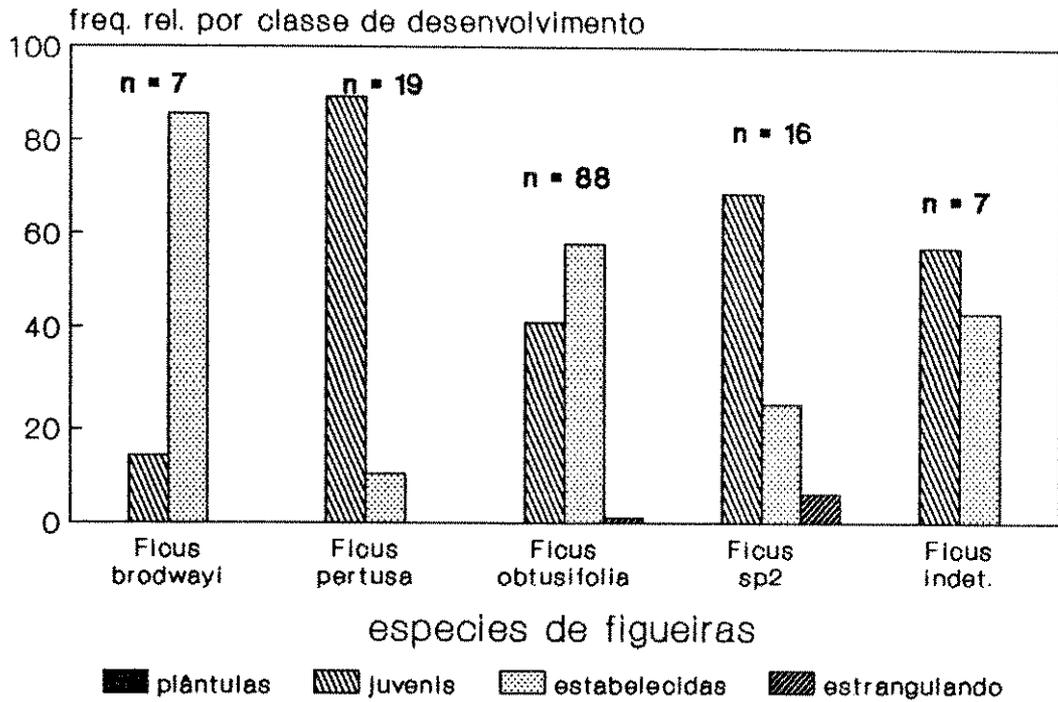


Figura 19. Distribuições de frequência de indivíduos (%) por estágio de desenvolvimento das espécies de figueiras sobre *Attalea speciosa*.

## OS FRUGIVOROS VISITANTES DE *FICUS*.

Um amplo conjunto de animais utiliza os frutos de figueiras como alimento, podendo realizar a dispersão de suas sementes. No presente estudo, um total de 26 espécies de aves e mamíferos foi observado comendo figos.

### As aves

As aves são o principal grupo de animais atividade diurna que visitam figueiras para se alimentar. Observei onze espécies de oito famílias de aves se alimentando dos frutos de *Ficus brodwayi* e *Ficus pertusa* no Pantanal e na região do Rio Casca (Tabela 7). Em outubro de 1986, Walfrido M. Tomás e Evandro G. de Oliveira (dados não publicados) também realizaram observações sobre frugívoros nos capões de mata no início da rodovia Transpantaneira. Eles registraram oito espécies de aves comendo figos de três indivíduos de duas espécies de figueiras estrangulantes não identificadas, que incluem três espécies de aves não observadas por mim. Isto eleva para 14 o número total de espécies utilizando *Ficus* como alimento na região (Tabela 7).

As duas espécies de cracídeos, *Ortalis canicollis*, a aracuã, e *Penelope superciliaris*, o jacu, assim como o japu, *Psarocolius decumanus* e o maracanã-de-colar, *Ara auricollis*, foram observados apenas no Pantanal, ao passo que o araçari, *Pteroglossus castanotis*, somente foi encontrado na mata de

galeria do Rio Casca.

A aracuã e o jacu foram as espécies que realizaram as visitas mais demoradas, comendo também o maior número de frutos por visita. Não abandonaram a árvore logo após se alimentarem, passando algum tempo empoleirados na própria figueira. Um dos indivíduos observados de jacú pousou primeiramente no chão, onde comeu dois ou três frutos e depois voou para a figueira, onde continuou a se alimentar. Os dois jacus observados defecaram durante a visita e suas fezes continham sementes de *Ficus*. Três aracuãs também defecaram durante visitas a figueira, mas somente nas fezes de uma delas encontrei sementes de *Ficus*.

As visitas mais breves foram feitas por um periquito, *Brotogeris versicolorus* e por uma juriti, *Leptotila* sp (há na região duas espécies muito parecidas, *L. verreauxi* e *L. rufaxila*, que podem ser facilmente confundidas entre si), que foram observadas apenas uma vez cada uma. Todas as outras espécies realizaram visitas com duração intermediária, entre três e sete minutos em média e também para nenhuma delas foi observado o hábito sistemático de voar para longe da fonte de alimento logo após terminar de se alimentar (Tabela 7). Indivíduos de japu, gralha, sanhaço, sabiá e araçari defecaram durante ou logo após comerem figos, empoleirados na própria figueira, mas nem sempre pude localizar suas fezes e verificar a presença de sementes de *Ficus*, exceto para um japu e uma gralha.

Houve uma tendência a uma maior duração das visitas e

um maior consumo médio de frutos de *F. pertusa* por aves maiores (Figura 20)

Tabela 7. Características dos visitantes e de suas visitas a duas espécies de figueiras estrangulantes na região do Pantanal e Chapada dos Guimarães. Os pesos dos animais foram obtidos a partir de exemplares capturados na região e depositados na coleção do Departamento de Ecologia da UnB. Exceções: (1) capturada no DF, (2) capturada em MG, (3) dados de E.G. Oliveira e W.M. Tomás. Hábito alimentar (de acordo com Sick, 1984): F = frugívoro; G/F = granívoro frugívoro; I/F = insetívoro frugívoro; O = onívoro.

FA	Peso (g)	Habito alimentar	Ficus pertusa	Ficus brodwayi	Ficus spp (3)	Duracao da visita (min)	consumo p/ visita (X s)	voaram logo apos comer	N
<b>ACIDAE</b>									
<i>stalis canicollis</i> (aracua)	>1500	I/F	x			16,4 8,6	> 20	0	5
<i>melope superciliaris</i> (jacu)	>1300	I/F	x			9,0	> 20	0	2
<b>LUMBIDAE</b>									
<i>ptotila</i> sp (juriti)	150 (1)	G/F	x			1,3	?	1	1
<b>ITTACIDAE</b>									
<i>ptogogis versicoloris</i> (periquito-de-asa-branca)	59	F	x		x	1,0	2	1	1
<i>a auricollis</i> (maracana-de-colar)	--	F	x			5,0	5	0	1
<b>MPHASTIDAE</b>									
<i>eroglossus castanotis</i> (aracari)	229	O	x			7,3 4,2	4,0 2,6	0	3
<b>RVIDAE</b>									
<i>anocorax cyanomelas</i> (gralha)	192	O	x	x	x	3,7 1,1	10,0 4,9	2	4
<b>RDIDAE</b>									
<i>rdus rufiventris</i> (sabia-laranjeira)	--	O	x	x	x	3,8 1,7	4,3 2,7	1	6
<b>TERIDAE</b>									
<i>ricus solitarius</i> (irauna-de-bico-branco)	--	I/F			x				
<i>terus icterus</i> (sofre, corruiao)	45	I/F			x				
<i>arocolius decumanus</i> (japu)	278 (2)	I/F	x		x	5,1 1,0	7,2 3,4	2	5
<i>rimopsar chopi</i> (passaro-preto)	73	I/F	x			3,6 1,6	2,7 2,4	2	8
<b>RAUPIDAE</b>									
<i>aphocelus carbo</i> (pipira-vermelha)	30	O			x				
<i>raupis sayaca</i> (sanhaco)	30	F	x	x	x	3,2 1,9	2,7 1,5	2	4

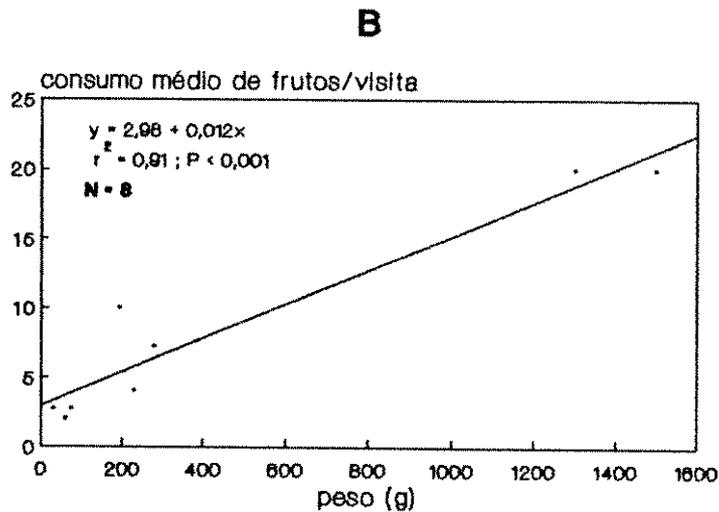
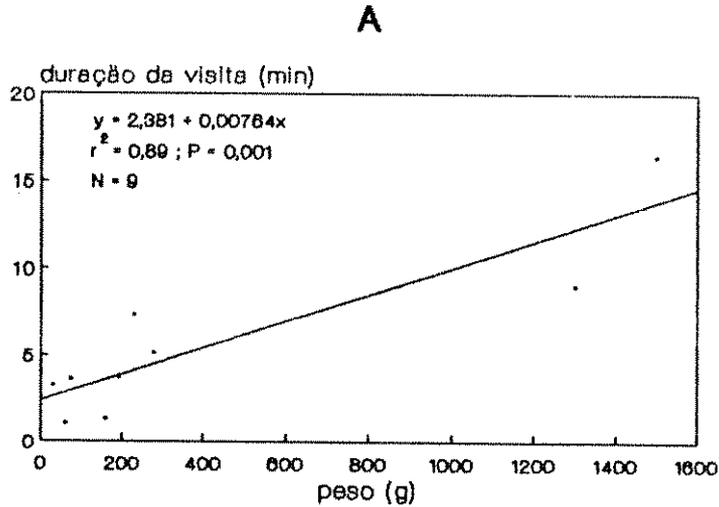


Figura 20. Regressões lineares da duração média da visita em relação ao peso dos visitantes (A), e do consumo médio de frutos por visita em relação ao peso dos visitantes (B) de *F. pertusa* na região do Pantanal e Chapada dos Guimarães, Mato Grosso.

## Mamíferos

Os mamíferos observados a se alimentar de *Ficus* são representantes de seis famílias em quatro ordens, incluindo mamíferos não voadores e morcegos.

### Mamíferos não voadores

Este grupo inclui alguns animais de hábitos diurnos e outros de hábitos noturnos. A relação das espécies de mamíferos não voadores observados se alimentando de figos, bem como algumas observações sobre seu comportamento alimentar estão na Tabela 8. Quatro espécies podem ser consideradas como de porte pequeno (até cerca de 2,5 kg). As outras são maiores e duas delas o bugio (*Alouatta caraya*) e o quati (*Nasua nasua*) podem pesar até mais do que 5 kg quando adultos (Schaller 1983). Apenas *Didelphis albiventris* e *Coendou prehensilis* foram observados a se alimentar solitariamente. Todas as outras espécies formavam grupos cujo tamanho variou de dois (*Callithrix argentata*) até sete indivíduos (*N. nasua* e *A. caraya*). Todas as espécies ingeriram os frutos no local, trepados sobre a própria árvore, com exceção dos quatis, que vinham fuçando a serapilheira quando encontraram grande quantidade de frutos caídos no chão, que passaram a comer. Os primatas, particularmente *Alouatta caraya*, a maior e mais facilmente encontrada das três espécies, consomem grandes quantidades

de frutos durante visitas de longa duração. O tempo reduzido da visita e, por consequência, o pequeno número de frutos ingeridos por *Callithrix argentata* provavelmente se deve ao fato de que o animal que estava se alimentando se assustou com a minha presença, alarmando também seu companheiro, ambos fugindo. Numa outra ocasião, observei um indivíduo de *C. argentata* aparentemente procurando insetos, que não pude identificar, no tronco de uma figueira.

Parece haver alguma correlação entre o tamanho do visitante (biomassa em Kg) e o consumo de figos por visita (Tabela 8).

Tabela 8. Mamíferos não voadores visitantes de *Ficus broadwayi* (1) e *F. pertusa* (2) na região do Pantanal de Poconé e Chapada dos Guimarães, MT. (\*) Informações sobre o peso médio das espécies na região retiradas de Schaller (1983). O = onívoro, I/F = insetívoro/frugívoro, F/F = frugívoro/folívoro (Emmons 1998).

TAXA	Peso(*) (kg)	Hábito alimentar	Duração da visita (min)	Nº de frutos comidos	Hora da obs.	Nº de obs.
DIDELPHIDAE						
<i>Didelphis albiventris</i> (1)	1,25	O	±2	16	2140	1
CALLITHRICHIDAE						
<i>Callithrix argentata</i> (2)	0,32	I/F	1	9	0820	1
CEBIDAE						
<i>Cebus apella</i> (1 e 2)	2,0-3,6	I/F	6-8	>100	0900	5
<i>Alouatta caraya</i> (2)	3,1-9,8	I/F	15-25	>>100	0700-1030	10
SCIURIDAE						
<i>Sciurus spadiceus</i> (1)	0,30	F	3,8	15	1037	1
ERETHIZONTIDAE						
<i>Coendou prehensilis</i> (2)	2,60	O	>5	?	0200	1
PROCYONIDAE						
<i>Nasua nasua</i> (1)	3,00	O	3-4,5	?	0940	7

## Morcegos

### Abundância e riqueza de espécies

Um total de 250 indivíduos de 19 espécies de morcegos pertencentes a três famílias, foi capturado durante os estudos. Deste total, 61 indivíduos foram capturados em capões de mata no Pantanal e 189 na floresta de galeria do Rio Casca e outras formações florestais da região do Rio Manso (Tabela 9). No Pantanal, aproximadamente metade das capturas correspondem a espécies do gênero *Artibeus* (44,26%), sendo *A. planirostris* a espécie dominante na amostra (29,51%). Somadas a *Vampyrops lineatus* (24,59%), perfazem quase três quartos do total de indivíduos capturados.

Na região do Rio Manso, o número de capturas foi três vezes maior e um total de 16 espécies foi encontrado (Tabela 9). O gênero *Artibeus* também teve uma representação considerável (29,63%) na amostra, assim como *Vampyrops lineatus* (16,93%) e *Carollia perspicillata* (15,9%), mas a espécie dominante foi *Glossophaga soricina*. No cômputo geral das duas áreas, é ainda o gênero *Artibeus* que corresponde ao maior número de capturas.

Tabela 9. Hábito alimentar e frequência relativa de captura em redes de espera, de espécies de morcegos nas regiões do Pantanal de Poconé (n=61) e Rio Casca, Chapada dos Guimarães (n=189), Mato Grosso. I = insetívoro; O = onívoro; N = nectarívoro; F = frugívoro; H = hematófago (Gardner 1977)

TAXA	Hábito alimentar	Freq. captura (%)		
		Pantanal	Chapada	Total
NOCTILIONIDAE				
<i>Noctilio albiventris</i>	I	9,8		2,4
PHYLLOSTOMIDAE				
Desmodontinae				
<i>Desmodus rotundus</i>	S	3,3		0,8
Phyllostominae				
Phyllostomini				
<i>Phyllostomus discolor</i>	O		0,5	0,4
<i>Phyllostomus hastatus</i>	O	6,6	1,1	2,4
<i>Phyllostomus sp</i>	O(?)	3,3	0,5	1,2
<i>Lonchorhina aurita</i>	I	1,6		0,4
Glossophagini				
<i>Glossophaga soricina</i>	N		20,6	15,6
Stenodermatini				
<i>Carollia perspicillata</i>	F	1,6	15,9	12,4
<i>Rhinophylla pumilio</i>	F		2,1	1,6
<i>Sturnira lilium</i>	F		6,3	4,8
<i>Uroderma magnirostrum</i>	F		2,1	1,6
<i>Vampyrops helleri</i>	F		0,5	0,4
<i>Vampyrops lineatus</i>	F	24,6	16,9	18,8
<i>Chiroderma trinitatum</i>	F		1,1	0,8
<i>Artibeus cinereus</i>	F	1,6	3,2	2,8
<i>Artibeus planirostris</i>	F	29,5	14,3	18,0
<i>Artibeus lituratus</i>	F	13,1	12,2	12,4
Vespertilionidae				
Vespertilioninae				
<i>Myotis nigricans</i>	I	1,6	2,1	2,0
<i>Eptesicus furinalis</i>	I	3,3	0,5	1,2

## Uso de alimento

Das espécies capturadas, quatro têm hábito alimentar insetívoro, três são onívoras, uma é basicamente nectarívora, outra é hematófaga e dez são predominantemente frugívoras (Tabela 9), ainda que sua dieta possa eventualmente incluir itens como insetos, néctar e partes florais, de acordo com Gardner (1977). Das dez espécies frugívoras, apenas seis produziram fezes em que foi possível identificar itens alimentares (Tabela 10). *Carollia perspicillata* utilizou espécies de três gêneros de plantas, *Cecropia*, *Piper* e *Ficus*, com clara tendência a se concentrar em *Piper*. *Sturnira lilium* aparentemente é uma espécie mais generalista, utilizando *Solanum* além das mesmas espécies registradas para *Carollia*. Para *Vampyrops lineatus* registrei apenas a utilização de *Ficus* e *Cecropia*.

As três espécies de *Artibeus* têm nos frutos de *Ficus* a base de sua alimentação. Todas as amostras de fezes de *A. planirostris* analisadas continham sementes de *Ficus*. Das onze amostras para *A. lituratus*, dez tinham *Ficus*. A outra espécie de fruto assinalada para este morcego é *Dipteryx alata*, o cumbarú, um fruto grande, com cerca de 50 g de peso, muito utilizado por *A. lituratus*, que parece ser o seu mais importante dispersor (obs. pessoais). O cumbaru foi encontrado com marcas de dentes e junto com o morcego na rede, que também defecou restos da polpa de um outro fruto da mesma espécie. Finalmente, das três amostras obtidas para

*A. cinereus*, duas continham *Ficus*. Além disso, é importante notar que quase 80% das amostras de fezes contendo *Ficus* foram produzidas pelas três espécies de *Artibeus*.

Tabela 10. Frequência de ocorrência de gêneros de frutos nas fezes de seis espécies de morcegos na região do Pantanal de Poconé e Rio Casca, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso.

Espécies de morcegos	Ficus		Cecropia	Piper	Outras	Total
	n	%	n	n	n	n
<i>C. perspicillata</i>	1	2,6	2	7		10
<i>S. lilium</i>	1	2,6	1	1	1	4
<i>V. lineatus</i>	6	15,4	4			10
<i>A. cinereus</i>	2	5,1			1	3
<i>A. planirostris</i>	19	48,7				19
<i>A. lituratus</i>	10	25,6			1	11
Total	39	100,0	7	8	3	57

## Comportamento alimentar

A observação direta do comportamento de alimentação dos morcegos em *Ficus* revelou um padrão bastante consistente, que registrei para diversos indivíduos de porte maior ( $n > 20$ ), provavelmente *Artibeus lituratus* e/ou *A. planirostris* (ou ainda *Phyllostomus hastatus*) e também uma espécie menor ( $n = 8$ ), que poderia ser qualquer uma das outras quatro espécies que sabidamente consumiram figos, ou ainda outra(s) nessa faixa de tamanho.

Uma vez chegando a uma árvore com frutos maduros, o morcego voa em torno dela, realizando rápidas incursões à copa, aproximando-se dos frutos, por vezes tocando nos ramos com as asas ou com o corpo. Aparentemente, escolhe uma parte da árvore onde concentra estas incursões e retira um fruto. O voo de acesso a frutos nos ramos inferiores é feito por baixo. O morcego, voando paralelamente ao solo, se aproxima da árvore e, ao localizar um fruto em condições adequadas, realiza uma rápida ascensão. Pode se agarrar com as patas traseiras ao ramo e arrancar o fruto com a boca ou, numa visita muito suave, praticamente sem tocar no ramo, abocanha o fruto, arrancando-o. Nesse momento fecha as asas (talvez também agarre o fruto com os polegares), e se deixa cair com ele por uma fração de segundo, retomando o voo em seguida. No caso dos frutos localizados nos ramos medianos e superiores, geralmente o acesso é realizado em vôos frontais, com o morcego realizando uma trajetória reta e

paralela ao ramo, chegando diretamente ao fruto, que abocanha. A partir daí o comportamento é semelhante ao descrito anteriormente.

Com o fruto na boca, o morcego dirige-se a um pouso de alimentação. Os pousos em uso que consegui localizar estavam sendo frequentados por *A. planirostris* (n = 5) ou *A. lituratus* (n = 1) e situavam-se num raio de 20 a 40m de distância da figueira em frutificação, em folhas de acuri. Enquanto realizava os censos de epífitas das palmeiras, algumas vezes observei no solo, abaixo de folhas de acuri, restos de frutos, sementes e bagaço de figos, caracterizando pousos de alimentação. Nestes, assim como nos pousos que observei em uso, as folhas de acuri estavam em bom estado, mais ou menos paralelas ao solo, a uma altura aproximada de quatro metros ( $\bar{x} = 4,15m$ ;  $s = 0,53$ ;  $n = 10$ ) e em nenhum caso observei quebras no seu limbo sugerindo a formação de "tendas" de repouso diurno. Em seis destes pousos, o local exato em que o animal se empoleirava correspondia ao ponto em que folhas de duas palmeiras próximas se superpunham, formando uma cobertura mais densa.

Não realizei coletas visando estudar os padrões de atividade. Entretanto as primeiras capturas de morcegos visitantes de figueiras somente ocorreram a partir de uma hora após o por do sol. A própria frequência de uso dos cinco pousos de alimentação, que acompanhei durante a noite, pode fornecer informações a este respeito. O número de vezes que os pousos foram utilizados por intervalo de tempo, em

cada uma das três noites de observação, ao final da lua nova e na noite do quarto crescente é apresentado na Tabela 11. Portanto, quando o sol se punha, a lua estava alta no céu e as primeiras horas da noite eram relativamente claras. Na primeira noite de observação a lua ficou oculta atrás da vegetação, pouco acima da linha do horizonte, por volta das 2130 h. Na segunda noite, o mesmo aconteceu aproximadamente às 2310 h e na última noite, às 2400 h. Em todas as noites o céu estava limpo e não havia vento. Na primeira noite, mesmo considerando que as observações foram encerradas uma hora antes do que nas outras duas, a atividade alimentar dos morcegos, expressa pelo número de vezes que os pousos foram utilizados por noite, foi mais alta e decresceu a cada noite. É importante notar que, na primeira noite, 85% do uso dos pousos ocorreu depois que a lua desceu. Na segunda noite 67% e na terceira 100% do uso dos pousos se deu após a lua ficar oculta.

A chegada aos pousos de alimentação também envolvia uma série de vôos de reconhecimento e aproximação do local do pouso. Nessa ocasião, qualquer movimentação do(s) observador(es) era suficiente para que o animal se afastasse, retornando em seguida e reiniciando os vôos de reconhecimento. Os morcegos pousavam na ráquis da folha, pendurando-se com as patas traseiras e segurando o fruto com a boca. Logo após pousar ainda estavam muito ariscos e ruídos e movimentação na área próxima podiam afugenta-los.

A duração média de permanência dos morcegos no pouso de

alimentação foi de 2,21 min ( $s = 0,56$ ;  $n = 6$ ). A maior parte desse tempo é gasta manipulando e ingerindo o alimento. O intervalo de uso de um mesmo pouso numa mesma noite variou entre 5 e 165 min ( $x = 34,8$ ;  $s = 41$ ;  $n = 16$ ). Aparentemente um mesmo pouso é utilizado por um mesmo indivíduo durante a noite. Entretanto um dos pousos que tinha sido utilizado por duas noites consecutivas provavelmente pelo mesmo indivíduo de *A. lituratus*, numa terceira noite estava ocupado por *A. jamaicensis*. Algumas vezes pude observar morcegos que supuz em vôo de reconhecimento e aproximação a pousos de alimentação se afastarem após verificarem que um certo pouso estava sendo ocupado.

Após começar a comer o fruto tornam-se aparentemente mais calmos. A manipulação do fruto é feita com auxílio dos polegares. O morcego arranca bocados que mastiga e cospe porções de bagaço. Pequenos pedaços e às vezes o fruto inteiro caem no chão abaixo do pouso. Durante os vôos de aproximação, ao final da alimentação e nos vôos de saída dos pousos, os morcegos frequentemente defecam. Parte destas fezes cai diretamente ao solo ou sobre os troncos e folhas de palmeiras e da vegetação em torno. A quase totalidade das sementes nas fezes estava inteira, sem danos aparentes.

A coleta de material caído abaixo de cinco pousos de alimentação por quatro noites consecutivas apresenta resultados que também sugerem a progressiva diminuição da utilização dos pousos de alimentação, e por consequência, da atividade alimentar ao longo destas quatro noites (Figura

21). Ainda que as observações diretas tenham sido feitas somente até no máximo 0100 h, as coletas do material caído abaixo dos pousos correspondem ao material produzido durante a noite inteira, e eliminam dúvidas quanto a possibilidade de um aumento da atividade na segunda metade da noite, sem lua e sem a presença de observadores.

É importante mencionar que a oferta de frutos maduros caiu drasticamente ao longo das quatro noites de observação. Ainda existiam muitos frutos na árvore, mas praticamente todos os que restavam, após estas quatro noites, estavam verdes.

Tabela 11. Frequência de utilização de cinco pousos de alimentação por morcegos na região do Pantanal de Poconé. As observações foram iniciadas ao por do sol ( $\pm$  1900 hs).

\* Nesta noite as observações foram encerradas às 2400 hs.

Horário (hs)	1a noite 3/11/88	2a noite 4/11/88	3a noite 6/11/88
1900-2000	1	3	
2000-2100	1		
2100-2200	4		
2200-2300	4	4	
2300-2400	3	1	
2400-0100	*	1	4

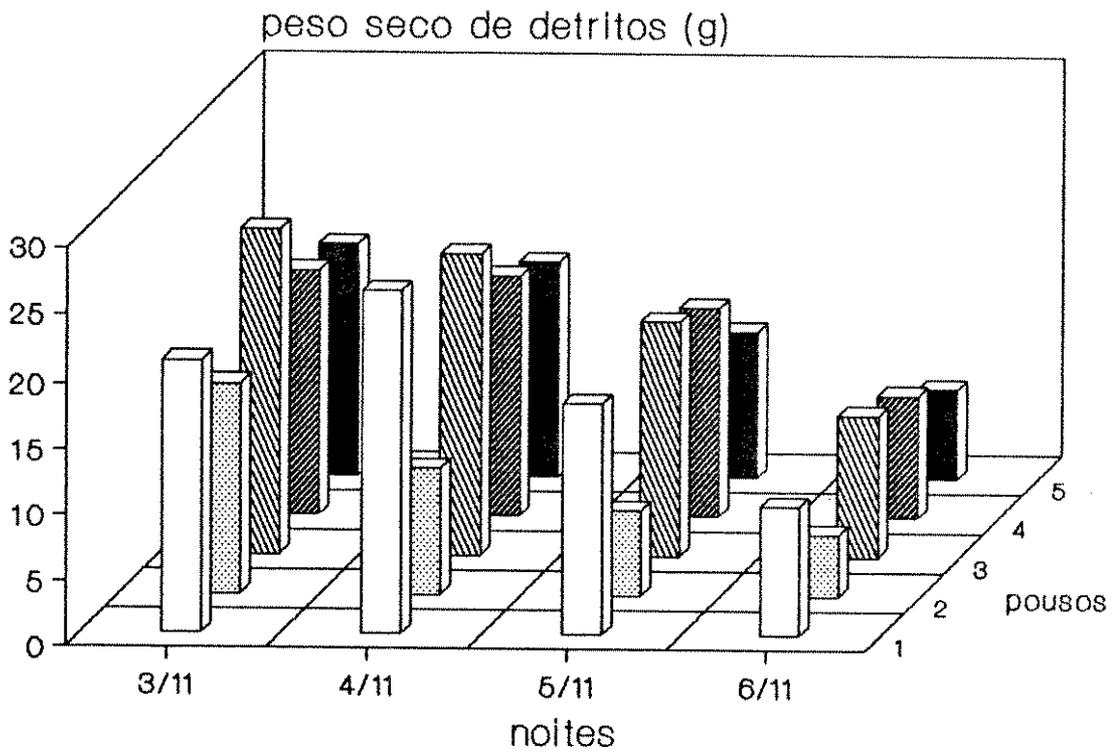


Figura 21. Peso seco de detritos (restos de frutos e fezes) produzidos por morcegos em pousos de alimentação ao longo de quatro noites consecutivas.

## DISCUSSÃO

### AS PALMEIRAS

A Tribo Cocoeae, que inclui 22 gêneros arranjados em cinco subtribos (Figura 3), apresenta um conjunto de características tão marcadas e consistentes que há muito vem sendo diferenciada dos outros grupos, praticamente como se fosse uma subfamília ou família a parte (Uhl e Dransfield 1987). As semelhanças dentro da subtribo Attaleinae, por exemplo, são tão importantes que Wessels Boer (1965) propôs a reorganização dos cinco gêneros tradicionalmente reconhecidos no grupo, em apenas um: *Attalea*. Ainda que esta posição não tenha sido apoiada pela maioria dos especialistas, ela atesta a dificuldade em delimitar claramente os gêneros do grupo, como pode também ser visto pelas constantes mudanças de gênero que diversas espécies têm sofrido através dos tempos e dos estudos de especialistas. Assim, *Attalea speciosa* = *Orbignya speciosa*; *Scheelea phalerata* = *Attalea phalerata* (Glassmann 1972), para mencionar apenas os exemplos das espécies aqui estudadas. *Acrocornia aculeata* pertence a uma outra subtribo da tribo Attaleinae e este grau de parentesco resulta numa série de atributos comuns às outras duas espécies.

Hallé *et al.* (1978) definem quatro tipos de arquitetura em palmeiras: 1. plantas monocárpicas não ramificadas; 2.

policárpicas não ramificadas; 3. plantas de caule solitário e 4. plantas de ramificação dicotômica. Dransfield (1978) também identifica quatro formas de crescimento em palmeiras: arbóreo, arbustivo, acaule e trepador. Apesar das diferenças no porte, as três espécies estudadas podem ser consideradas como pertencendo às mesmas categorias de arquitetura e crescimento: policárpica não ramificada e arbórea. Todas têm estipe com folhas terminais pinadas e reduplicadas, o que lhes confere um padrão morfológico geral muito semelhante.

As distinções entre as três espécies correspondem principalmente a morfologia das estruturas reprodutivas, base da classificação das palmeiras (Bondar 1964) e a algumas características como a manutenção das bainhas das folhas mortas aderidas ao caule, ou a presença de espinhos.

As folhas de palmeiras sempre apresentam uma bainha de origem peciolar sólida e espessa. A bainha, em folhas velhas, geralmente sofre a decomposição de sua base causando sua queda e deixando um tecido fibroso que pode permanecer como uma casca por muito tempo, ou desaparecer quase completamente, sobrando apenas uma cicatriz. Em diversos gêneros, a bainha apresenta um prolongamento liguliforme na sua porção superior de tal modo que, quando a folha cai, um pedaço do pecíolo permanece aderido ao estipe (Alves e Demattê 1987; Uhl e Dransfield 1987). A coroa de bainhas de folhas velhas assim formada favorece o acúmulo de poeira, detritos, matéria orgânica e a manutenção de umidade (Davis 1970). Diversas palmeiras acumulam serapilheira em suas

copas e coroas de bainhas (Holbrook *et al.* 1985) e algumas espécies como *Asterogyne martiana* (Raich 1983) apresentam tal formato que os detritos e água da chuva caindo do dossel da floresta são captados e drenados em direção ao centro da planta. A existência de raízes adventícias por baixo da coroa de bainhas de *S. phalerata* sugere que essas bainhas possam desempenhar um papel relevante na captação adicional de nutrientes. Isto seria uma adaptação particularmente importante no caso de espécies pioneiras, como no caso do acuri.

Características morfológicas da planta hospedeira como o sombreamento das folhas, altura da planta, tipo e rugosidade da casca podem facilitar ou dificultar a instalação de epífitas (Benzing 1981; Putz e Holbrook 1986; Todzia 1986). A coroa de bainhas das folhas velhas representa uma situação muito favorável para a queda e germinação de sementes, para o estabelecimento de plântulas e mesmo à manutenção de epífitas adultas e de hemiepífitas até que as suas raízes atinjam o solo e estas plantas possam se manter por si mesmas.

Segundo Putz (1984a, 1984b), a taxa de crescimento do diâmetro do caule de árvores com lianas é menor do que a de árvores sem lianas. De acordo com o mesmo autor, a abrasão mecânica, uma maior suscetibilidade a ventos e maior probabilidade de queda da árvore hospedeira são outras maneiras pelas quais lianas podem prejudicar suas plantas hospedeiras. Epífitas e hemiepífitas, por sua vez, também

podem causar danos e eventualmente a morte de suas árvores suporte, através de sombreamento, peso excessivo ou estrangulamento (Strong 1977; Hartshorn 1980; Mesquita 1989; presente estudo). Troncos lisos, com uma coroa de bainhas reduzida como em *Attalea speciosa*, podem representar uma adaptação contra a instalação de epífitas.

Page e Brownsey (1986) observaram que diversas espécies de fetos arborescentes na Nova Zelândia apresentam uma coroa formada pelos pecíolos de folhas mortas e que já caíram. Esta coroa é recoberta pelas folhas velhas que, ao invés de cair imediatamente, permanecem pendentes sobre o caule. Os mesmos autores sugerem que esta característica representa adaptação no sentido de dificultar a instalação de trepadeiras, evitando também a queda de sementes de epífitas sobre um sítio favorável à sua germinação e estabelecimento. A coroa de bainhas recoberta pelas folhas velhas pendentes sobre o estipe em *Acrocomia aculeata*, no presente estudo, corresponde a uma situação análoga.

Por outro lado, a presença de espinhos em palmeiras tem sido associada a proteção de frutos dispersos por aves, contra predadores de sementes tais como roedores, capazes de trepar para alcançá-los (Janzen 1969), ou ainda à proteção do meristema apical que, uma vez destruído, representa a morte do indivíduo (Tomlinson 1962). Este último autor sugere ainda, na falta de animais atuais capazes de causar tal tipo de dano, que estas defesas teriam evoluído como resposta a pressão de predação realizada por grandes

herbívoros, hoje extintos. No caso do trabalho de Janzen (1969) há referência explícita aos espinhos no tronco das palmeiras. Tomlinson (1962) não menciona a que tipo de espinhos se refere nem sua localização mas provavelmente trata-se também de espinhos no estipe, uma vez que as folhas de palmeiras não poderiam suportar o peso de animais muito grandes. Entretanto, com certeza as folhas podem suportar o peso de aves, morcegos e outros pequenos animais capazes de dispersar sementes de diversas espécies de plantas, inclusive epífitas. Espinhos nas ráquis das folhas de palmeiras podem dificultar seu uso como poleiros por estes animais, reduzindo a probabilidade de queda de sementes sobre a planta e, por consequência, reduzindo a taxa de colonização por epífitas, em palmeiras portadoras desta adaptação.

De fato, durante os censos de epífitas e em observações eventuais das palmeiras ao final da tarde, vi jandaias e passaros-pretos abrigando-se debaixo da cobertura formada pelas folhas velhas pendentes sobre o estipe. Entretanto, poucas vezes observei aves pousando sobre as folhas de bocaiúva. Neste caso as aves sempre pousavam na porção apical da folha, livre de espinhos.

A hipótese que espinhos na ráquis de folhas de palmeiras possam constituir uma defesa contra seu uso como poleiros por animais voadores e frugívoros, dispersores potenciais de figueiras estrangulantes e outras epífitas, pode ser verificada experimentalmente. O experimento

consistiria basicamente na substituição de folhas de acuri (sem espinhos) que estejam sendo utilizadas como pouso de alimentação de morcegos, por folhas de bocaiúva (com espinhos). O controle pode ser a substituição de algumas folhas de acuri por folhas de bocaiúva das quais tenham sido retirados os espinhos. A observação do comportamento dos morcegos antes e depois da substituição da folhas poderá fornecer indicação da importância ou não dos espinhos como o principal critério de escolha de poleiros de alimentação.

A correlação positiva e significativa entre a altura total e o comprimento da região da coroa de bainhas das palmeiras indica que é possível fazer estimativas da idade das palmeiras a partir do tamanho da coroa de bainhas ou da contagem destas bainhas (ou das cicatrizes foliares no caule), desde que se tenha uma boa noção do tempo médio de sobrevivência das folhas (Kiew 1972; Sarukhán 1978; Uhl e Dransfield 1987). Representa também uma justificativa para ter utilizado o tamanho da coroa de bainhas como variável independente à qual estão associados o número total de epifitas, e de figueiras em particular, já que não somente corresponde a uma estimativa da altura total da planta (e por extensão da sua idade), como também é o sítio preferencial de germinação e instalação das epifitas.

*Attalea speciosa* se distribui pelos estados do Pará, Maranhão, Piauí, Ceará, Mato Grosso (inclui o atual Mato Grosso do Sul), Goiás e Minas Gerais (Bondar 1964). *Scheelea phalerata* tem distribuição limitada aos estados de Mato

Grosso (incluindo o atual Mato Grosso do Sul) e Goiás (Bondar 1964). *Acrocomia aculeata* é a espécie de mais ampla distribuição do seu gênero, ocorrendo desde o México e antilhas até o norte da Argentina e Paraguai. No Brasil ocorre em maiores concentrações nos estados de Minas Gerais, Mato Grosso, incluindo também o atual Mato Grosso do Sul, Goiás e Ceará crescendo em solos férteis, alcalinos e bem drenados (Bondar 1964; Scariot *et al.* 1991)

As três espécies de palmeiras aqui estudadas têm ampla distribuição que se superpõe nos Estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás. Entretanto há pouca superposição dos habitats em que cada uma das espécies é encontrada. *Scheelea phalerata* tende a ocupar prioritariamente as terras secas em que ocorrem florestas semidecíduas, no interior do Pantanal, sendo a árvore de maior densidade populacional destas formações: 50 ind/ha, de acordo com dados de Prance e Schaller (1982). Ocorre também em densidades menores nas chapadas do Brasil Central, geralmente associadas a corpos d'água. As outras duas espécies ocorrem principalmente nas chapadas e ficam restritas às partes mais altas na região do Pantanal.

As três espécies são capazes de ocupar áreas abertas e alteradas naturalmente ou pela ação antrópica, o que frequentemente resulta em formações homogêneas chamadas localmente de acurizais, bocaiuvais ou babaçuais, conforme as espécies que as constituem.

A maior parte da informação disponível sobre a

reprodução de palmeiras corresponde a trabalhos esparsos sobre a polinização de algumas espécies (e.g. Anderson *et al.* 1988; Scariot *et al.* 1991; veja Henderson 1986 para uma revisão do assunto) ou registros de observações casuais sobre a dispersão de suas sementes e/ou frutos (e.g. Cornett 1985). Taxas de crescimento, idade de reprodução, tempo e condições para a germinação de sementes e outros aspectos da história de vida de palmeiras são pouco estudados, exceto para espécies de interesse econômico (Sarukhán 1978), e têm sido apenas registrados, de modo não sistemático, principalmente por amantes das palmeiras, que as cultivam em seus jardins e arboretos (Smith 1963; Koebernick 1971), sendo tão pobremente conhecidos que a identificação de padrões é ainda impossível.

Apesar de não existirem informações que permitam relacionar com precisão a altura de palmeiras com a sua idade, é lícito supor que, em média, indivíduos maiores sejam mais velhos, ao menos comparando-se organismos de uma mesma espécie crescendo na mesma área (Sarukhán 1978; Uhl e Dransfield 1987).

Em *Attaleinae*, a partir da germinação da semente, há a formação de um sistema radicular e o desenvolvimento de um tronco subterrâneo a partir de um rizoma que vai engrossando com a formação de raízes laterais e o brotamento de folhas cada vez mais completas. A formação do caule aéreo se dá a partir de cerca de cinco anos de idade da planta (Bondar 1964). Os indivíduos de *S. phalerata* com 2-3 m de altura, em

sua quase totalidade, representam apenas algumas folhas saindo diretamente do solo, sem estipe formado (obs. pessoais). Considerando a informação de Bondar (1964) e os dados apresentados no presente estudo, é possível afirmar que a grande maioria dos indivíduos de *S. phalerata* já se reproduz por volta dos cinco anos de idade, ou até antes.

Para *Attalea speciosa* a reprodução é mais tardia. Ela somente começa a ocorrer em indivíduos com mais de 6-8 m de altura, o que pode significar bem mais que 10 anos de idade, considerando que o crescimento do babaçu é relativamente lento (Smith 1963).

Observações de indivíduos de *Acrocomia aculeata* cultivados na Flórida (Smith 1963) e em Cuiabá (J.R. Borges Monteiro, comunicação pessoal) indicam que esta espécie frutifica a partir de 7-8 anos de idade, quando alcança cerca de 4 m, altura mínima dos indivíduos que observei frutificando na natureza.

## AS EPIFITAS

Das dez espécies de plantas vasculares encontradas sobre as palmeiras estudadas, sete são hemiepífitas e três são epífitas. Dentre todas, as figueiras são o grupo mais importante, considerando-se tanto o número de espécies e/ou indivíduos, como as interações que mantém com seu substrato inicial (palmeiras no caso) e com a fauna frugívora.

De fato, as sementes de figueiras (aquênios) germinando sobre as palmeiras dão origem a plântulas que emitem raízes, fixando-se à planta suporte. Nos primeiros estágios de seu desenvolvimento utilizam os nutrientes disponíveis na superfície da casca da árvore suporte ou, no caso específico das palmeiras, dos detritos, matéria orgânica e húmus acumulados nas bainhas e restos de bainhas no seu tronco. As figueiras emitem raízes em direção ao solo e, para viabilizar sua sustentação, emitem e engrossam raízes em volta do caule da árvore hospedeira. Uma figueira assim estabelecida, agora retirando nutrientes do solo, se desenvolve cada vez mais, com suas raízes abraçando a planta hospedeira de maneira tal que termina por impedir o fluxo de seiva através de seus vasos condutores, estrangulando-a e podendo leva-la a morte (Dobzhansky e Murça-Pires 1954; Condit 1969 e referências aí citadas; Davis 1970).

No caso das figueiras do Novo Mundo, o subgênero *Urostigma*, ao qual pertencem todas as espécies de figueiras

aqui estudadas, caracteriza-se pelo hábito epifítico e/ou estrangulante. Pode ser reconhecido também pela camada gelatinosa transparente e viscosa que recobre os aquênios e que aparentemente os protege durante a passagem pelo tubo digestivo dos seus dispersores (Ramirez 1976). A digestão desta camada viscosa por bactérias do solo parece ser uma condição indispensável para a germinação, que ocorre portanto onde há condições favoráveis para o desenvolvimento destas bactérias: umidade e matéria orgânica, conforme demonstrado experimentalmente por Ramirez (1976) para uma espécie não identificada de *Ficus* do subgênero *Urostigma* na Venezuela. A grande maioria das epifitas e hemiepifitas no presente estudo é dispersa por animais e o fato de eu nunca ter encontrado indivíduos de qualquer das espécies de figueira, bem como de *Vanilla* ou *Philodendron* germinando diretamente sobre o solo, sugere um alto nível de especialização do sistema hospedeiro-epifitas-dispersores, em que mecanismos de inibição da germinação das sementes semelhantes ao descrito acima podem estar ocorrendo. A quebra destes mecanismos parece ocorrer nas condições encontradas na coroa de bainhas das palmeiras.

#### Padrões de abundância

Para *Scheelea phalerata* e *Attalea speciosa* e considerando, no caso da primeira, as populações estudadas

no Pantanal e Chapada dos Guimarães, foi encontrado o mesmo conjunto de espécies de epífitas. Com a mesma riqueza de espécies e índices de diversidade semelhantes, as diferenças observadas se devem principalmente a variações na abundância de cada categoria de epífitas em cada uma destas palmeiras. *Acrocomia aculeata* exibe um número muito menor de espécies de epífitas que ocorrem em baixa frequência, mas ainda assim trata-se de um subconjunto daquele encontrado nas outras duas palmeiras. Portanto, é possível identificar um conjunto de espécies de epífitas e hemiepífitas caracteristicamente associado a palmeiras, o que vem a reforçar a idéia de uma alta especificidade do sistema hospedeiro-epífitas-dispersores.

As populações de palmeiras estudadas correspondem a formações homogêneas e, em muitos casos, insulares (veja "As palmeiras" na seção de resultados do presente estudo). A teoria de biogeografia de ilhas prevê que o número de espécies encontrado numa certa comunidade é determinado por diversos fatores dentre os quais se destacam: o tempo de colonização, a distância que os colonizadores percorrem, o número de colonizadores potenciais, o tamanho da área a ser colonizada e as interações bióticas entre os colonizadores (MacArthur e Wilson 1967). Ainda que existam certas diferenças em relação aos habitats em que as três espécies de palmeiras ocorrem, muitas vezes as populações amostradas de cada espécie distavam não mais do que algumas centenas de metros e, em alguns casos, eram de fato contíguas. Isto

elimina um dos fatores mencionados acima: a distância percorrida pelos colonizadores, que, nesse caso, pode ser considerada semelhante.

O mesmo raciocínio pode ser aplicado a cada indivíduo de palmeira, que assim pode ser considerado como uma ilha a ser colonizada por epífitas. Um aumento do número de espécies de epífitas com o aumento da área da ilha já foi demonstrado em escala geográfica por alguns autores (e.g. Hunt 1969 *apud* Yeaton e Gladstone 1982). Porém, em escala de indivíduos hospedeiros esta relação nunca foi verificada (Sanford 1968; Yeaton e Gladstone 1982). O conceito de área (senso MacArthur e Wilson 1967) está relacionado a diversificação de habitats que possibilitaria uma maior gama de alternativas de nichos, a serem preenchidas por um número maior de espécies. Em palmeiras, o aumento da área disponível para o estabelecimento de epífitas não parece estar diretamente associado a uma ampla gama de nichos, uma vez que todas as epífitas e hemiepífitas concentram-se na região de bainhas do estipe. Além disso não houve correlação entre o número de espécies de epífitas e o tamanho da região de bainhas. Aliás, *A. aculeata*, a espécie que apresenta a maior região de bainhas dentre as três palmeiras, é a que apresenta menos epífitas.

Yeaton e Gladstone (1982) sugerem que, no caso de árvores colonizadas por epífitas, o tamanho da planta hospedeira ou das estruturas que suportam as epífitas representa mais o tempo para sua colonização do que uma

medida da diversidade de habitat. Uma vez que não encontrei correlação significativa entre o tamanho das palmeiras e o número de espécies de epífitas nelas encontradas, restam apenas dois fatores a serem investigados: o número de colonizadores potenciais e as relações bióticas entre os colonizadores.

A análise dos padrões de sucessão das espécies de epífitas do acuri e do babaçu reforça a idéia de que estes são os dois fatores determinantes da estrutura e organização da comunidade de epífitas das palmeiras. Há certas espécies que estão presentes desde os primeiros estágios da sucessão, ao passo que outras se estabelecem mais tarde. Figueiras estão entre as primeiras espécies a chegar. Isto pode refletir a eficiência do processo de dispersão de seus propágulos. Figueiras também estão presentes mesmo nas associações de maior número de espécies, que provavelmente correspondem a etapas posteriores da sucessão, o que pode ser interpretado como resultado de um ajuste a suas hospedeiras e de sua habilidade competitiva.

Espécies como *Philodendron imbe* e *Polypodium decumanum*, chegam um pouco mais tarde, se estabelecem, mas não são tão frequentes nos estágios mais avançados da sucessão.

*Vanilla palmarum* é raramente observada como pioneira destas palmeiras, mas está entre as espécies mais abundantes nas associações de maior número de espécies, tanto no acuri quanto em babaçu. Como sugerido para as figueiras, isto pode ser consequência de sua habilidade competitiva.

Comunidades de epífitas parecem um sistema ideal para a manipulação experimental e teste dos fatores indicados por MacArthur e Wilson (1967) como determinantes da estrutura e organização das comunidades em ilhas (Yeaton e Gladstone 1982).

Considerando o número de indivíduos de epífitas, encontrei diferenças significativas entre as três espécies de palmeiras no número de indivíduos de cada categoria de epífita por indivíduo de palmeira e na proporção de indivíduos de cada espécie de palmeira portando cada categoria de epífita. Entretanto, há semelhanças importantes: tanto para o acuri quanto para o babaçu não foi verificada uma relação linear entre o aumento da coroa de bainhas e o número de indivíduos de epífitas. Além de uma grande variação individual nesta relação, foi observada uma tendência inicial de aumento do número de epífitas com o aumento da coroa de bainhas, mas somente até um certo ponto, a partir do qual tende a haver tanto uma redução do número de epífitas quanto de sua variação.

O tamanho da coroa de bainhas está correlacionado a idade da palmeira (Uhl e Dransfield 1987). A tendência de aumento inicial no número de epífitas parece corresponder a um período de chegada de propágulos e colonização de uma nova árvore. A partir de um certo ponto, seja pelo efeito de competição interespecífica que eliminaria certas espécies inicialmente presentes, seja pelo impedimento físico de instalação de novos propágulos devido ao crescimento dos

indivíduos que chegaram no início do processo, ou ainda devido à soma destes fatores, há uma tendência de redução do número e da variação do número de epífitas em relação ao tamanho das bainhas e, por extensão em relação a idade das árvores hospedeiras. Isto é mais uma evidência da importância das interações bióticas entre as espécies colonizadoras na determinação da estrutura e organização da comunidade de epífitas e hemiepífitas das palmeiras.

A aparente limitação do número de espécies e indivíduos de epífitas resulta na restrição dos danos potenciais causados por uma grande carga de epífitas. Exceto pelas figueiras que, através de mecanismos particulares, podem levar à morte suas hospedeiras, não há sinais evidentes de maiores danos causados às palmeiras pelas epífitas.

#### As figueiras

Apesar das variações de abundância de cada espécie de *Ficus* em função da espécie de palmeira hospedeira e, no caso do acuri, também em função do tipo de habitat, é possível observar que o mesmo conjunto restrito de espécies de figueiras ocorre nas três palmeiras.

Como mencionado anteriormente para as epífitas como um todo, o fato de não ter havido correlação entre o número de espécies de *Ficus*, ou o número de indivíduos de figueiras nem o tamanho da região de bainhas das palmeiras indica que

o tempo de colonização não é a variável que poderia explicar a riqueza de espécies ou a densidade de figueiras.

Provavelmente, o número de propágulos que efetivamente alcança sítios favoráveis para a germinação e desenvolvimento e as interações bióticas das espécies de *Ficus* entre si e com as outras espécies de epífitas sejam os fatores determinantes dos padrões observados.

A semelhança entre os diagramas de dispersão dos pontos que descrevem a relação entre o número de indivíduos de epífitas e o tamanho da coroa de bainhas, e entre o número de figueiras e o tamanho da coroa de bainhas em acuri, revela apenas que este padrão observado para as epífitas como um todo é muito influenciado pelas figueiras. De fato, a densidade populacional de figueiras no Pantanal é impressionante. Levando em conta apenas a frequência de ocorrência das figueiras hemiepífitas de acuris (0,9 indivíduos de figueira para cada indivíduo de palmeira, em média) e, utilizando os dados de Prance e Schaller (1982), que indicam uma densidade de 50 ind/ha desta espécie na área que estudaram no Pantanal, chega-se a 45 figueiras/ha no Pantanal. Trata-se de uma estimativa conservadora, já que não considera figueiras antigas, que já não mais se apoiam sobre acuris, nem figueiras crescendo sobre outro tipo de substrato. Formações florestais amostradas para figueiras hemiepífitas em Barro Colorado, Panamá (Todzia 1986), e no alto Rio Negro, na Venezuela (Putz 1983), revelam densidades de até cerca de 10 indivíduos/ha. A densidade populacional

de figueiras no Pantanal é comparável àquela observada nos "llanos" da Venezuela, e que chega a 54 indivíduos /ha (Troth 1979). É importante notar que o Pantanal e os Llanos possuem diversas outras características em comum, seja em relação ao regime climático, que determina cheias periódicas, quanto a composição e comportamento das comunidades vegetais e animais (Sarmiento 1983; Winemiller 1989).

Três metodologias permitem o estudo da estrutura etária de plantas (Hutchings 1986): se indivíduos da população podem ser mortos, algum tipo de marcador anual, como anéis de crescimento pode ser utilizado. Em árvores grandes, isto pode ser feito sem causar maiores danos, retirando-se amostras transversais do tronco, com instrumentos adequados. Finalmente, indivíduos podem ser marcados e acompanhados desde a germinação até a sua morte (ou do pesquisador). Nem sempre estes métodos rigorosos podem ser aplicados e outros parâmetros têm sido utilizados para descrever populações de plantas. Uma das possibilidades é o uso de estágios de desenvolvimento ("age states"), em vez da idade real (Gatsuk *et al.* 1980), particularmente em populações nas quais estes estágios de desenvolvimento representam indicadores melhores ou mais importantes das suas condições do que a sua estrutura etária.

Para as quatro espécies de figueiras hemiepífitas de acuris no Pantanal, todas as classes de desenvolvimento estão representadas, ainda que existam diferenças

significativas entre os padrões de cada espécie. O maior número de indivíduos na primeira classe e a sua redução nas classes posteriores indica a capacidade de regeneração da população. Na Chapada, as espécies de *Ficus* exibem padrões populacionais anômalos, em que não ocorrem os indivíduos mais jovens, indicando a ausência de recrutamento de novos indivíduos e comprometendo o futuro destas populações. Esta ausência de recrutamento pode estar associada a fatores como o fogo, muito comum na área da Chapada dos Guimarães, onde a prática de queimadas durante a seca é responsável por grandes incêndios. Mesmo populações em florestas de galeria como a amostrada no Rio Casca, sofrem com estas queimadas não controladas. O efeito do fogo geralmente não é suficiente para causar sérios danos às palmeiras, mas certamente é capaz de matar plântulas e jovens epífitas instaladas sobre seus troncos. Mesmo assim, é possível que algumas destas epífitas, especialmente as mais desenvolvidas, possam escapar da ação mais direta do fogo pelo fato de estarem sobre outras árvores. August (1981), estudou *Ficus trigonata* ocorrendo sobre palmeiras no "llanos" da Venezuela, sugerindo que o epifitismo, neste caso, poderia representar um importante mecanismo de escape dos frequentes episódios de fogo na região.

Indivíduos muito jovens de acuri já são colonizados por figueiras e até 16% dos indivíduos de acuri estão sendo estrangulados por alguma figueira no Pantanal, e 14% na Chapada. Isto representa uma pressão considerável sobre as

populações do acuri. Por que adaptações no sentido de evitar a queda de sementes de figueiras sobre a planta, ou reduzir a probabilidade de sua germinação e/ou instalação não foram desenvolvidas pelo acuri?

É importante notar que os indivíduos jovens de acuri, que já estão sendo colonizados por figueiras, estão também desde cedo iniciando suas atividades reprodutivas. Além disso, para uma planta pioneira, como é o caso do acuri, a captação adicional de nutrientes através de estruturas como raízes adventícias, associadas à coroa de bainhas, pode representar uma vantagem capaz de compensar o risco de ter sobre si, mais cedo ou mais tarde, uma figueira que pode leva-la à morte. Isto configuraria uma estratégia do tipo "r", na qual em vez de investir em sua capacidade competitiva, a planta aposta na sua capacidade de escape de interações como esta, através da precocidade de sua reprodução aliada a uma alta capacidade de colonização de novos habitats.

No caso do babaçu, o fato de não terem sido observados figueiras da primeira classe de desenvolvimento pode ser apenas um problema de amostragem. A maior parte dos indivíduos de babaçu era bastante alta e os censos de epífitas eram feitos com auxílio de binóculos. Plantas com menos de 20 cm, crescendo entre as bainhas das folhas podem facilmente passar despercebidas. Apesar do número considerável de figueiras jovens e estabelecidas, numa proporção inclusive mais elevada do que a verificada para

acuris, nunca observei figueiras estrangulando babaçus. Considerando a altura média da porção lisa do estipe de um babaçú, o tamanho médio da coroa de bainhas (Tabela 1) e uma semente que germine e se instale na porção média desta coroa de bainhas, as raízes desta figueira devem crescer pelo menos 5 m para atingir o solo. Em palmeiras maiores, as raízes devem ser ainda maiores. Assim, é necessário um intervalo de tempo relativamente grande para que uma figueira possa se estabelecer sobre um indivíduo de babaçu. Durante todo esse tempo, a figueira é particularmente vulnerável, pois não pode contar com um suprimento seguro de água e nutrientes. Além disso, o estipe do babaçu é quase liso, dificultando a fixação das raízes das epífitas ao tronco. É comum observar raízes de figueiras instaladas sobre babaçus, pendendo livremente, praticamente sem contato com o estipe. Portanto, mesmo que consiga estabelecer raízes no solo, pela dificuldade destas se manterem aderidas ao tronco de sua árvore suporte, a figueira ainda está vulnerável a ação de fatores como o vento, por muito tempo. Certamente há indivíduos de babaçu que são seriamente afetados, podendo vir a morrer em consequência da ação do estrangulamento por figueiras (presente estudo), mas isto provavelmente ocorre em frequências muito baixas, que o tamanho da amostra não permitiu detectar.

As características morfológicas da bocaiúva, que dificultam o pouso dos dispersores de *Ficus*, bem como impedem a queda de sementes diretamente sobre os sítios mais

favoráveis para a germinação em seu tronco, parecem ser suficientemente eficientes para reduzir as taxas de colonização por figueiras a níveis desprezíveis. São também uma sugestão da importância do número de colonizadores potenciais na determinação da estrutura e organização da comunidade de epífitas de palmeiras na região.

Além das figueiras, outras três espécies de epífitas das palmeiras são também dispersas por animais: *Cecropia pachystachya*, *Philodendron imbe* e *Vanilla palmarum*. As características dos frutos, o fato de terem sido encontradas sementes de *Cecropia* nas fezes de pelo menos três espécies de morcegos na região (Tabela 10), bem como informações da literatura (Sazima *et al.* 1981, 1982; Uieda e Vasconcellos Neto 1981; Charles-Dominique 1986), indicam aves e morcegos como os dispersores mais importantes de espécies de *Cecropia*.

*Vanilla palmarum* também pode ser considerada quiropterocórica, pela análise das características de seus frutos. Correa (1932) afirma que seus frutos são comidos saguis (primatas) e morcegos, que provavelmente dispersam suas sementes.

Quanto a *Philodendron imbe*, não observei seus frutos nem encontrei na literatura informações sobre seus dispersores. Outras espécies do gênero parecem ter seus frutos comidos por morcegos e macacos (Correa 1932).

Assim, os mesmos mecanismos que reduzem a probabilidade de queda e instalação de sementes de figueiras sobre

palmeiras podem ter resultados semelhantes em relação a estas outras espécies de epífitas. Provavelmente também concorrem para a menor frequência de ocorrência destas epífitas sobre o babaçu e a bocaiúva, quando comparadas ao acuri (Figura 7).

## FRUGIVOROS E A DISPERSÃO DE SEMENTES DE FIGUEIRAS

Who eats figs? Everybody.

(Janzen 1979)

No primeiro artigo de síntese sobre a ecologia de sistemas coevoluidos de dispersão de sementes, McKey (1975) identifica duas categorias de aves frugívoras: especialistas e oportunistas. Na primeira categoria estão incluídas algumas espécies de Cotingidae, Trogonidae, Ramphastidae e Bucerotidae, que obtém toda ou quase toda a sua demanda de carboidratos, gorduras e proteínas a partir de frutos. Na segunda categoria está um conjunto muito mais amplo de espécies que obtém dos frutos principalmente carboidratos, água e possivelmente minerais. Estas espécies procuram lipídios e proteínas em outras fontes, principalmente insetos. O mesmo autor informa que não há uma clara divisão entre estes dois grupos e a maioria das espécies de aves terrestres neotropicais encontra-se em algum ponto do contínuo entre estas duas estratégias extremas, que por sua vez estão associadas a características de frutos também distintas (Snow 1971).

Frutos explorados por especialistas são caracterizados por arilos densos e carnosos, ricos em gorduras e proteínas e firmemente aderidos a sementes relativamente grandes e em número reduzido, geralmente uma por fruto. Já os frutos

ingeridos por espécies oportunistas oferecem como principais nutrientes os carboidratos, tendo polpa mole, suculenta, com muitas sementes de tamanho pequeno (McKey 1975).

As três espécies de figueiras das quais coletei material fértil apresentavam frutos pequenos, variando de 8 até 23 mm de diâmetro, com sementes pequenas e numerosas (as médias das três espécies variaram entre 65 e 422 sementes). Mesmo considerando que o tamanho de figos é uma característica particularmente difícil de interpretar, Janzen (1979) sugere que a tendência a tamanhos menores favorece sua utilização por uma gama maior de frugívoros. As sementes pequenas podem representar um mecanismo de escape da pressão de predação por animais que mastigam os frutos e podem esmagar as suas sementes. Além disso, permitem que animais com aparelho bucal pequeno, ao retirarem bocados de polpa, ingiram também uma certa quantidade de sementes, vindo a dispersá-las (Jordano 1983).

Informações relevantes sobre características nutricionais de frutos silvestres são geralmente escassas e figos não escapam a esta regra (Janzen 1979). Os dados disponíveis para figos indicam baixo teor de gorduras e proteínas, e níveis elevados de água, açúcares e fibras (Morrison 1978a; Milton 1980; Jordano 1983; Coates-Estrada e Estrada 1986). Todas as características dos figos mencionadas até aqui correspondem àquelas de frutos explorados por espécies oportunistas (McKey 1975).

Figueiras em frutificação atraem um amplo conjunto de

vertebrados frugívoros que podem dispersar suas sementes por grandes áreas (August 1981; Jordano 1983; Coates-Estrada e Estrada 1986; Lambert 1989). A ausência de compostos tóxicos na polpa e nas sementes de figos permite sua utilização de forma praticamente irrestrita e parece ser um dos fatores relacionados a grande diversidade de frugívoros observados em figueiras (Janzen 1979). Um outro fator é a própria estratégia reprodutiva das espécies de *Ficus*. De modo geral há uma grande produção de frutos concentrada num curto espaço de tempo. Dependendo do tamanho da planta, desde algumas centenas até várias centenas de milhares de frutos amadurecem e são oferecidos num período de poucos dias, atraindo numerosos frugívoros (Morrison 1978a; Milton *et al.* 1982). Esta sincronia na maturação dos frutos de um determinado indivíduo está associada a uma assincronia dos períodos de frutificação dos diversos indivíduos da população (Morrison 1978a; Janzen 1979; Milton 1980; Milton *et al.* 1982). O resultado da estratégia reprodutiva de figueiras é a oferta contínua de figos ao longo do ano numa determinada área, mas força os frugívoros a se deslocarem constantemente em busca das fontes de alimento. Além disso, também determina uma variação na composição da guilda dos frugívoros em cada figueira e também da eficiência da dispersão de sementes realizada por eles (Bronstein e Hoffman 1987).

Um total de 26 espécies de aves e mamíferos comprovadamente consomem frutos de pelo menos duas espécies

de figueiras estrangulantes na região da Chapada dos Guimarães e Pantanal. Nenhuma destas espécies pode ser considerada exclusivamente frugívora (sensu Snow 1971; Mckey 1975), ainda que algumas espécies se aproximem mais desta que da estratégia oposta. Dentre as aves, as famílias Cracidae, Psittacidae, Ramphastidae, Icteridae e Thraupidae caracterizam-se pela inclusão de uma alta proporção de frutos nas suas dietas (Sick 1984). Dos mamíferos não voadores, duas espécies de primatas, o bugio e o macaco-prego, e uma de roedor, o ouriço-cacheiro, podem ser considerados basicamente frugívoros (Milton 1980; Emmons 1990), assim como todas as espécies de morcegos que consumiram foram observadas comendo figos (Gardner 1977).

Entretanto, a simples remoção dos frutos não garante o sucesso da dispersão de suas sementes. O sucesso da dispersão depende de uma série de processos no interior do tubo digestivo do dispersor, e ainda de um conjunto de fatos e processos que determinam o destino da semente liberada no ambiente, todos sujeitos a uma grande variabilidade e que podem alterar consideravelmente a qualidade da dispersão da semente (Herrera 1985; Janzen 1983).

O conceito de "qualidade da dispersão de sementes" (QDS), também foi elaborado por Mckey (1975) sendo definido por quatro critérios básicos: 1. a certeza da visitaçã;o; 2. a probabilidade da semente germinar após a ingestão; 3. o tamanho das sementes que um dispersor pode ingerir ou carregar; 4. a probabilidade da semente ser depositada num

local favorável à sua germinação. Uma análise da qualidade da dispersão de sementes (QDS) realizada pelos frugívoros visitantes de figueiras estrangulantes na região da Chapada dos Guimarães e Pantanal, baseada nesses critérios, é apresentada a seguir:

ESPÉCIES	CRITÉRIOS DE QDS			
	1	2	3	4
<i>Ortalis canicollis</i>	+	+	+	±
<i>Penelope superciliaris</i>	+	+	+	±
<i>Leptotila sp</i>	±	+	+	±
<i>Brotogeris versicolorus</i>	+	-	+	±
<i>Ara auricollis</i>	+	-	+	±
<i>Pteroglossus castanotis</i>	+	+	+	±
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	±	+	+	±
<i>Turdus rufiventris</i>	+	+	+	±
<i>Cacicus solitarius</i>	+	+	+	±
<i>Icterus icterus</i>	+	+	+	±
<i>Psarocolius decumanus</i>	+	+	+	±
<i>Gnorimopsar chopi</i>	+	+	+	±
<i>Ramphocelus carbo</i>	+	+	+	±
<i>Thraupis sayaca</i>	+	+	+	±
<i>Didelphis albiventris</i>	±	+	+	±
<i>Callithrix penicillata</i>	±	+	+	±
<i>Cebus apella</i>	+	+	+	±
<i>Allouata caraya</i>	+	-	+	±
<i>Sciurus aff. langsdorfii</i>	±	+	+	±
<i>Coendou prehensilis</i>	+	+	+	±
<i>Nasua nasua</i>	+	+	+	±
<i>Carollia perspicillata</i>	+	+	+	±
<i>Sturnira lilium</i>	+	+	+	±
<i>Vampyrops lineatus</i>	+	+	+	±
<i>Artibeus cinereus</i>	+	+	+	+
<i>Artibeus planirostris</i>	+	+	+	+
<i>Artibeus lituratus</i>	+	+	+	+

Em relação ao primeiro critério, apenas duas espécies de aves, e quatro de mamíferos, não podem ser considerados

dispersores confiáveis. Trata-se de espécies onívoras como no caso da juriti (*Leptotila* sp) e a gralha (*Cyanocorax cyanomelas*) (Sick 1984), e do gambá (*Didelphis albiventris*), do caxinguelê (*Sciurus spadiceus*) e do quati (*Nasua nasua*) (Emmons 1990), ou do mico (*Callithrix argentata*) que se alimenta basicamente de exsudatos e goma de árvores (Coimbra-Filho e Mittermayer 1976) e que apenas eventualmente incluem figos em suas dietas.

O segundo critério diz respeito a probabilidade de germinação das sementes após a passagem pelo tubo digestivo dos animais. De maneira geral, praticamente todas as espécies que visitam figueiras permitem uma passagem, sem danos às sementes de *Ficus*, pelo seu trato digestivo (Janzen 1979; Jordano 1983). Dentre as espécies animais observadas, as exceções a este padrão geral são: papagaios e periquitos que, além de mastigarem as sementes, são capazes também de digeri-las (Olson e Blum 1968; Janzen 1979, 1981); bugios, que comem os frutos ainda verdes com sementes imaturas e, portanto, funcionam como predadores de sementes (Morrison 1978a; Milton 1980).

Pelo terceiro critério todas as espécies visitantes podem ser consideradas de boas a excelentes dispersoras. As sementes de *Ficus* são minúsculas e numerosas, e mesmo animais pequenos, capazes de ingerir um ou poucos frutos por vez, transportam cargas consideráveis de sementes. Sob este aspecto, animais maiores tendem a ser mais eficientes, pois ingerem mais frutos (e sementes) por visita.

Entretanto, é o quarto critério a medida mais importante da QDS, do ponto de vista das plantas. A deposição das sementes num sítio favorável à sua germinação (no caso, a coroa de bainhas de uma palmeira) é o resultado final dos padrões habituais de comportamento de cada espécie de animal que consome os frutos de determinada planta (Fleming 1988).

Um dos principais aspectos do comportamento de um frugívoro, relacionado a sua eficiência como dispersor de sementes, é o tempo que ele permanece na planta de alimentação durante cada visita (Wheelwright 1991). Em princípio, quanto mais tempo gasto na árvore em frutificação, maior o número de sementes depositado sob a sua copa, onde elas provavelmente virão a sofrer altas taxas de mortalidade (Clark e Clark 1984). Quanto mais curtas as visitas, maior a probabilidade do animal carregar as sementes para longe da planta mãe, o que resulta em distribuições menos contagiosas (Howe e Estabrook 1977). No caso específico de figueiras estrangulantes, aparentemente o pior lugar para uma semente cair é sobre o próprio caule, ou logo abaixo de sua copa. As taxas de germinação e/ou estabelecimento nestas condições são iguais a zero (Titus *et al.* 1990; observações pessoais). Assim, espécies capazes de ingerir grandes quantidades de sementes mas que, quase invariavelmente, permanecem longo tempo na própria árvore, defecando as sementes no solo ou diretamente sobre a própria figueira, não são boas dispersoras de *Ficus*. Entre as aves,

ainda que alguns indivíduos tenham voado para longe da planta de alimentação logo após comer, este comportamento não pode ser considerado como um comportamento sistemático de nenhuma das espécies observadas.

De modo geral, as aves que ingeriram maior quantidade de frutos (e que poderiam ser consideradas melhores dispersoras) foram também as que passaram maior tempo pousadas na própria figueira, característica que reduz a qualidade de seus serviços de dispersão.

Howe (1979) apresenta um modelo segundo o qual aves maiores, presumivelmente menos vulneráveis a predadores, permaneceriam por mais tempo em suas fontes de alimento do que indivíduos de espécies menores. Os resultados das observações do comportamento alimentar das aves aqui apresentados apoiam este modelo. Entretanto, o número de observações é pequeno. Além disso, há uma série de outras variáveis não controladas no presente estudo, que podem estar influenciando o tempo de permanência dos visitantes nas árvores em frutificação: padrões de cor das aves, sistemas de acasalamento, especialização alimentar, qualidade e quantidade dos frutos, entre outras (Pratt e Stiles 1983; Wheelwright 1991). Pela sua conspicuidade, abundância e pela diversidade da guilda de frugívoros que atrai, figueiras em frutificação parecem ser um bom material para testar os modelos propostos por Howe (1977) e Pratt e Stiles (1983)

Para os mamíferos não voadores, o pequeno número de

observações não permite uma idéia clara sobre a duração das visitas, com exceção do bugio, *Allouata caraya*. Estes primatas comem grandes quantidades de frutos em visitas de longa duração, e passam a maior parte do dia repousando sobre a própria figueira, ou em árvores próximas (obs. pess.). Entretanto, podem realizar deslocamentos em busca de outros itens que completam sua dieta e, devido a seu lento processo digestivo, podem depositar fezes com sementes viáveis a distâncias de até 200 m do sitio de ingestão do alimento (Estrada e Coates-Estrada 1986).

Os morcegos frugívoros são os únicos animais que, sistematicamente, realizam visitas curtas de não mais do que alguns segundos de duração e, imediatamente após arrancar um fruto, afastam-se em direção a um pouso de alimentação.

Figueiras estrangulantes aparentemente necessitam de microhabitats específicos para sua germinação e estabelecimento. Algumas evidências da ocorrência de patógenos em frutos acumulados próximo à planta mãe, bem como a possibilidade de interações alelopáticas foram investigadas por Titus *et al.* (1990) para *F. pertusa* na Costa Rica. Porém, não há informações conclusivas que possam apontar estes fatores como responsáveis pela ausência de germinação de sementes diretamente no solo ou sobre outras figueiras e outras árvores. Entretanto, o único local em que observei plântulas destas figueiras foi nas coroas de bainhas de palmeiras. August (1981) observou padrão semelhante para *F. trigonata* que, nos "llanos" da Venezuela,

ocorre apenas sobre *Copernicia tectorum* (Palmae).

Assim, do ponto de vista das figueiras estrangulantes, os dispersores mais efetivos são aqueles capazes de levar seus propágulos diretamente a estes sítios de germinação em palmeiras. Apenas aves e morcegos podem fazer isto de modo eficiente, mas para aves este tende a ser um evento fortuito, pois é comum que elas permaneçam empoleiradas, após se alimentar, nas próprias árvores onde obtêm alimento. Mesmo para morcegos como *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* ainda seria um comportamento casual, pois apenas eventualmente estas espécies utilizam palmeiras como pousos de alimentação. Entretanto, para as espécies do gênero *Artibeus*, que têm em figos a base de sua dieta (presente estudo; Gardner 1977; Morrison 1978a; Bonaccorso 1979; Fleming 1986), o uso de palmeiras como pouso de alimentação é habitual (Jimbo e Schwassmann 1967; Morrison 1978a; August 1981, presente estudo).

Os padrões de atividade noturna de *Artibeus* parecem estar relacionados a duas variáveis importantes: o luar e a oferta de alimento. Em noites claras, a atividade deste morcego diminui significativamente (Morrison 1978b, 1980). O padrão de frutificação das figueiras, explosivo e imprevisível quanto ao momento e localização espacial do indivíduo frutificando, resulta no uso de um certo pouso de alimentação durante um período muito restrito, e em constantes mudanças para novos pousos mais perto da árvore que esteja frutificando a seguir. Estas mudanças nos pousos

de alimentação resultam numa maior probabilidade de queda de sementes sobre um número maior de indivíduos de palmeiras.

Portanto, considerando em conjunto todos os critérios que definem a QDS, os dispersores mais eficientes de figueiras estrangulantes no Pantanal e Chapada dos Guimarães, são morcegos stenodermineos do gênero *Artibeus*.

## PALMEIRAS FIGUEIRAS, FRUGÍVOROS E COMUNIDADE : EPILOGO

No presente estudo analiso interações entre epifitas e suas hospedeiras e entre frugívoros dispersores de sementes e suas plantas de alimentação. As diferentes pressões a que estão sujeitos cada um dos conjuntos de espécies envolvidos nestas interações são apresentados e, de sua síntese, resulta num quadro finamente ajustado, que envolve todas estas espécies com suas características morfológicas, histórias de vida e comportamento.

O ajuste fino das interações de animais e plantas é uma condição necessária, mas não suficiente para inferir a ocorrência de coevolução entre estes organismos (Janzen 1980; Heithaus 1982; Herrera 1985). Estas interações, particularmente entre frugívoros e dispersores, estão sujeitas a interferência de diversos fatores externos que dificultam a interpretação das pressões que podem ter moldado sua evolução (Herrera 1986). Porém, independentemente das forças que moldaram estas interações no passado, atualmente estes organismos participam de processos importantes ao nível da comunidade de que fazem parte, os quais apresento a seguir.

Lianas, epifitas e hemiepifitas, pelo fato de poderem levar à morte suas hospedeiras, têm permeado a discussão sobre a formação de clareiras ("gaps") em florestas tropicais (Strong 1977; Hartshorn 1980; Putz 1984b). Nestas florestas, a copa densa e continua cria, nos estratos

inferiores, um ambiente em que a luz pode ser considerada um recurso escasso. A formação de clareiras traz oportunidades de germinação para sementes que fazem parte do chamado "banco de sementes" do solo (Brokaw 1986; Martinez-Ramos e Alvarez-Buylla 1986; referências nestes artigos). Estabelece-se assim uma dinâmica tal, que uma floresta tropical corresponde a um conjunto de clareiras em diferentes estágios de sucessão, cada um com associações de espécies características, participando de processos também característicos (Foster *et al.* 1986).

As três espécies de palmeiras aqui estudadas podem ser consideradas como pioneiras. Como diversas outras espécies de palmeiras, são heliófilas, capazes de colonizar áreas abertas e, com seu alto potencial reprodutivo, formam grandes manchas mono ou oligo-específicas que, no Brasil, se estendem principalmente pelo nordeste e centro-oeste (Bondar 1964). Isto configura uma situação praticamente oposta à descrita acima para florestas: em vez de serem as causadoras de clareiras, figueiras estrangulantes, através de uma estreita associação com *Scheelea phalerata*, parecem representar uma etapa importante no processo de colonização de áreas abertas na região do Pantanal e chapadas do Brasil Central. Assim, contribuem para o estabelecimento de algumas condições que possibilitam o desenvolvimento de manchas de florestas. Situação análoga foi referida por Eisenberg (comunicação pessoal a August (1981)) que sugere que a instalação de figueiras estrangulantes sobre palmeiras

pioneiras seja o segundo passo na sucessão florestal nos "llanos" da Venezuela.

No caso das figueiras, a morte de suas hospedeiras representa a substituição de plantas caracteristicamente pioneiras por espécies de copa mais densa, que podem alcançar até dezenas de metros de diâmetro, sombreando o solo e alterando consideravelmente as condições microclimáticas sob sua copa, favorecendo espécies umbrófilas, típicas de formações florestais. Seu padrão de frutificação explosiva atrai "multidões" de frugívoros generalistas que, além de figos, comem diversas outras espécies de frutos. Ao visitarem figueiras, estes animais trazem, para as proximidades de sua copa, uma grande variedade de sementes de outras árvores e arbustos, provavelmente acelerando o processo de transformação das áreas abertas em florestas.

É importante notar que a periferia de todas as manchas de floresta que registrei no Pantanal (ao menos nos pantanais de Poconé e Barão de Melgaço, que observei pessoalmente, e provavelmente em todo o Pantanal) eram verdadeiros acurizais. É possível que estes acurizais representem as "regiões de crescimento" destas florestas, com a substituição progressiva de certas palmeiras por figueiras, que ampliam a área sombreada, que por sua vez favorece o estabelecimento de espécies de floresta e assim por diante.

A dinâmica natural das florestas no Pantanal seria

fortemente influenciada pelas interações no sistema acuri-figueiras-morcegos/aves. Interferências sobre os elementos que participam deste sistema-chave ("keystone-species") podem alterar drasticamente a dinâmica florestal da região. Em áreas como o Pantanal e os Llanos, hemiepífitas estrangulantes então participariam nos processos de sucessão destas florestas tropicais de um modo diferente do habitualmente proposto para epífitas, hemiepífitas e lianas em florestas tropicais úmidas: em vez de causarem a formação de clareiras, seriam as principais responsáveis pelo sombreamento de áreas abertas.

## CONCLUSÕES

1. Apesar das três espécies de palmeiras estudadas exibirem um padrão morfológico geral muito semelhante, há certas características que parecem estar relacionadas à ocorrência de epífitas e hemiepífitas. Coroas de bainhas menores e folhas velhas pendentes sobre o estipe podem reduzir a probabilidade de queda de sementes de epífitas sobre os sítios mais favoráveis para a sua germinação e instalação. Troncos lisos dificultam o estabelecimento de epífitas e particularmente figueiras estrangulantes. Espinhos nas ráquis das folhas das palmeiras podem desestimular seu uso como poleiros por aves e morcegos, também contribuindo para a redução da probabilidade de queda de sementes sobre as palmeiras. Estas características, ainda que possam ter evoluído em resposta a outras pressões de seleção, representam atualmente adaptações contra epífitas e hemiepífitas estrangulantes.

2. Na ausência destes atributos, *Scheelea phalerata* está sujeita a altas taxas de ocorrência de epífitas em geral e, especialmente figueiras. A reprodução precoce de *S. phalerata* pode ser uma estratégia de escape desta interação, podendo ser interpretada como um compromisso entre a vantagem de ter um sistema adicional de captação de nutrientes através de raízes adventícias sob a coroa de

bainhas no estipe e o risco de instalação de figueiras estrangulantes.

3. Indivíduos de pelo menos dez espécies de hemiepífitas e epífitas vasculares são encontradas sobre as três palmeiras estudadas. Figueiras estrangulantes são o grupo mais importante quanto ao número de espécies (5) e quanto aos prejuízos que podem causar às suas hospedeiras. A ocorrência do mesmo conjunto de espécies de epífitas nas três espécies de palmeiras, e a não ocorrência da maioria destas epífitas em outros substratos, sugere uma grande especialização deste sistema.

4. Os principais fatores que determinam a riqueza de espécies e a abundância de epífitas sobre as palmeiras são: (1) o número de colonizadores potenciais (sementes de epífitas) que chegam à área (coroa de bainhas) a ser colonizada e (2) as relações bióticas entre os colonizadores.

5. Não há correlação entre a riqueza de espécies de epífitas e o tamanho da área a ser colonizada e nem entre esta e a abundância de epífitas. Há uma tendência inicial e não linear de aumento do número de epífitas com o tamanho da coroa de bainhas que se reduz em indivíduos maiores (mais velhos), possivelmente como resultados das interações entre as próprias epífitas.

6. O nível de dano potencial às palmeiras causado pelas epífitas parece limitado pelas razões expostas acima. O maior prejuízo individual e populacional às hospedeiras é causado por figueiras estrangulantes, sendo o acuri (*S. phalerata*) a espécie aparentemente mais prejudicada.

7. As diferenças nos padrões de ocorrência de epífitas entre as três espécies de palmeiras provavelmente estão relacionadas às suas características morfológicas, conforme apresentado no item 1.

8. A análise da estrutura populacional das espécies de figueiras revela a presença de todas as categorias de desenvolvimento, caracterizando a capacidade de regeneração destas populações. Numa das localidades (Chapada), entretanto, há indícios de perturbação (fogo?) que pode vir a comprometer estas espécies.

9. As figueiras exibem padrões explosivos de frutificação, com produção de grande número de frutos num período de poucos dias, atraindo muitos visitantes. Um total de 26 espécies de aves e mamíferos foram observados comendo frutos de duas espécies de figueiras estrangulantes. Nenhuma das espécies de animais observadas depende exclusivamente de frutos para sua alimentação, mas algumas delas tendem a se concentrar neste recurso. Dentre estas, aves e morcegos são

as mais importantes espécies dispersoras de propágulos sementes de figos.

10. Morcegos do gênero *Artibeus* são abundantes na região do Pantanal e Chapada dos Guimarães e a sua dieta é baseada em figos. Além disso, os morcegos utilizam folhas de palmeiras quase sistematicamente como poleiros de alimentação, o que aumenta muito a probabilidade de queda de fezes com propágulos de *Ficus* sobre o tronco e a coroa de bainhas destas palmeiras. Estes morcegos são os dispersores mais eficientes das sementes de figueiras estrangulantes no Pantanal e na Chapada dos Guimarães.

11. Figueiras estrangulantes são espécies chave (keystone-species) às quais estão associadas um amplo conjunto de outras espécies que inclui suas hospedeiras e os animais que consomem seus frutos. Em vez de serem formadoras de clareiras em florestas, como descrito para outras epífitas, hemiepífitas e lianas, figueiras estrangulantes parecem ser as principais responsáveis pelo sombreamento de áreas abertas e formação de florestas no Pantanal e nos Llanos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adámoli, J. 1982. O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados; discussão sobre o conceito de complexo do Pantanal. *Anais do XXXII Congresso Nacional de Botânica*, Teresina. Pp. 109-119.
- Adámoli, J. 1987. Fisiografia do Pantanal. In: Allem, A.C. e J.F.M. Valls (eds.) *Recursos forrageiros do Pantanal Matogrossense*. EMBRAPA-CENARGEN-CPAP, Brasília, DF. Pp 15-18.
- Allem, A.C. e J.F.M. Valls (eds.) 1987. *Recursos forrageiros do Pantanal Matogrossense*. EMBRAPA-CENARGEN-CPAP, Brasília, DF.
- Alves, M.R.P. e M.E.S.P. Demattê 1987. *Palmeiras, características botânicas e evolução*. Fundação Cargill, Campinas, SP.
- Anderson, A.B., W.L.Overall e A. Henderson 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica* 20: 192-205.
- Aragão, M.B. 1967. Condições de habitat e distribuição geográfica de algumas Bromeliaceae. *Sellowia* 19: 83-95.
- August, P. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the llanos of Venezuela. *Biotropica* 13 (suppl.):70-76.
- Benzing, D.H. 1981. Barksurfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a

- hypothesis. *Selbyana* 5: 3-4.
- Berg, C.C. 1978a. Cecropiaceae, a new family of the Urticales. *Taxon* 27: 39-44.
- Berg, C.C. 1978b. Espécies de *Cecropia* da Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 8: 149-182.
- Black, H.L. e K.T. Harper 1979. The adaptive value of buttresses to tropical trees: additional hypothesis. *Biotropica* 11: 240.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences* 24: 359-408.
- Bondar, G. 1964. Palmeiras do Brasil. *Boletim da Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo* 2: 1-159.
- Braga, P.I.S. 1977. Aspectos biológicos das Orchidaceae de uma campina da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 7: 1-89.
- Brokaw, N.V.L. 1986. Seed dispersal, gap colonization, and the case of *Cecropia insignis*. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 323-331.
- Bronstein J.L. 1988. Limits to fruit production in a monoecious fig: consequences of an obligate mutualism. *Ecology* 69: 207-214.
- Bronstein J.L. e K. Hoffmann 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, *Ficus pertusa*. *Oikos* 49: 261-268.
- Brown, K.S. 1970. Uma reserva biológica na Chapada de

- Guimaraes, Mato Grosso. *Brasil Florestal* 1: 17-29.
- Carauta, J.P.P. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. *Albertoia* 2: 1-365.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp.119-135.
- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gérard, A. Hladik, C.M. Hladik e M. Prévost 1981. Les mamifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: interrélations plants-animaux. *Revue Ecologie (Terre Vie)* 35: 341-435.
- Clark, D.A. e D.B. Clark 1984. Spacing dynamics of a neotropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Coates-Estrada, R. e A. Estrada 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2: 349-357.
- Coimbra-Filho, A. e R.A. Mittermeyer 1976. Exudate-eating and tree-gouging in marmosets. *Nature* 262: 630
- Condit, I.J. 1969. *Ficus: the exotic species*. California Division of Agricultural Sciences. Berkeley, California.
- Cornett, J.W. 1985. Germination of *Washingtonia filifera* seeds eaten by coyotes. *Principes* 29: 19.

- Correa, M.P. 1932. *Diccionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas e cultivadas*. Ministério da Agricultura, Indústria e Commercio. Imprensa Nacional, Rio de Janeiro.
- Davis, T.A. 1970. Epiphytes that strangulate palms. *Principes* 14: 10-25.
- Dobzhansky, T. e J. Murça-Pires 1954. Strangler trees. *Scientific American* 190: 78-80.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. In: Tomlinson, P.B. e M.H. Zimmerman (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York. Pp. 247-268.
- EDIBAP 1979. *Estudos integrados da Bacia do Alto Paraguai*. Empresa de Desenvolvimento Integrado da Bacia do Alto Paraguai - Ministério do Interior, Brasília, DF.
- Emmons, L. H. 1990. *Neotropical rain forest mammals; a field guide*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Estrada, A. e R. Coates-Estrada 1986. Frugivory in howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 93-104.
- Fleming, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 105-118.

- Fleming, T.H. 1988. The short tailed fruit bat; a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Foster, R.B., J. Arce B. e T.S. Wachter 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) Frugivores and seed dispersal. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 357-370.
- Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. In: Baker, R.J., J.K. Jones e D.C. Carter (eds) Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part I. Special Publications of the Museum Texas Tech University 10: 293-350.
- Gatsuk, E., O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zangolnova e L.A. Zhukova 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. Journal of Ecology 68: 675-696.
- Glassman, S.F. 1972. A revision of B.E. Dahlgreen's index of American Palms. Phanerogamarum Monographiae, Tomus IV. Cramer, Germany.
- Godoi-Filho, J.D. 1986. Aspectos geológicos do Pantanal Matogrossense e de sua área de influência. In: Anais do I Simpósio sobre Recursos Naturais e Socio-econômicos do Pantanal. Ministério da Agricultura-EMBRAPA-CPAP-UFMS. Corumbá, MS. Pp. 63-76.
- Gottsberger, G. e A. Amaral 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 97: 391-410.

- Hallé, F., R.A.A. Oldeman e P.B. Tomlinson 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suppl.): 23-30.
- Heithaus, E.R. 1982. Coevolution between bats and plants. In: Kunz, T.H. (ed.) *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York. Pp. 327-367.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the *Palmae*. *Botanical Review* 52: 221-259.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- Herrera, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 5-18.
- Hoehne, F.C. 1942. *Flora Brasílica XII, IV*. Departamento de Botânica do Estado, Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio de São Paulo, Brasil.
- Holbrook, N.M., F.E. Putz e P. Chai 1985. Above ground branching of the stilt-rooted palm *Eugeissona minor*. *Principes* 29: 142-146.
- Holdridge, L. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Holthnijen, A.M.A. e J.H.A. Boerboom 1982. The *Cecropia* seed-bank in Surinam lowland rain forest. *Biotropica*

- 14: 62-68.
- Howe, H.F. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist* 114: 925-931.
- Howe, H.F. e G.F. Estabrook 1977. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant populations. In: Crawley, M. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Pp. 97-136.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 13-51.
- Janzen, D.H. 1980a. *Ecologia vegetal nos trópicos*. EPU/Edusp. São Paulo.
- Janzen, D.H. 1980b. 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 vertebrate guts. In: Futuyma, D.J. e M. Slatkin (eds) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. Pp. 232-262.
- Jimbo, S. e H.O. Schwassmann 1967. Feeding behavior and daily emergence of "*Artibeus jamaicensis*" Leach (Chiroptera, Phyllostomidae). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*. 5: 239-253.

- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.
- Kahn, F. e A. de Castro 1985. The palm community in a forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17: 210-216.
- Kiew, R. 1972. The natural history of *Iguanura geonomaeformis* Martius: a malayan undergrowth palmlet. *Principes* 16: 3-10.
- Koebernick, J. 1971. Germination of palm seed. *Principes* 15: 134-137.
- Lambert, F. 1989. Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 401-412.
- MacArthur, R.H. e E.O. Wilson 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Martinez-Ramos, M. e E. Alvarez Buylia 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. In: Estrada, A. e T.H. Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 333-346.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: Gilbert, L.E. e P. Raven (eds). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, Texas. Pp. 159-191.
- Mesquita, R.C.G. 1989. A biologia reprodutiva de *Clusia grandiflora* Split.: variação individual e remoção de sementes. Dissertação de Mestrado. PPG INPA/FUA.

- Manaus.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. Columbia University Press, New York.
- Milton, K., Windsor, D.M., Morrison, D.W. e Estribi, M.A. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63: 752-762.
- Moore, Jr. H.E. 1972. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. In: Meggers, B.J., E.S. Ayensu e W.D. Duckworth (eds) *Tropical ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA.
- Moore, Jr. H.E. e N.W. Uhl 1982. Major trends of evolution in *Palmae*. *Botanical Review* 48: 1-69.
- Morrison, D.W. 1978a. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59: 716-723.
- Morrison, D.W. 1987b. Lunarphobia in a Neotropical fruit bat *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Animal Behavior* 26: 852-855.
- Morrison, D.W. 1980. Foraging and day roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy* 61: 20-29.
- Odum, E.P. 1985. *Ecologia*. Interamericana. Rio de Janeiro.
- Olson, S.L. e K.E. Blum 1968. Avian dispersal of plants in Panama. *Ecology* 49: 565-566.
- Oliveira-Filho, A.T. e F.R. Martins 1986. Distribuição,

- caracterização e composição florística das formações vegetais na região da Salgadeira, na Chapada dos Guimarães (MT). *Revista Brasileira de Botânica* 9: 207-223.
- Oliveira-Filho, A.T., G.J. Shepherd, F.R. Martins e W.H. Stubblebine 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 413-431.
- Page, C.N. e P.J. Brownsey 1986. Tree-fern skirts: a defence against climbers and large epiphytes. *Journal of Ecology* 74: 787-796.
- Porto, P.C. 1915. Contribuição para o conhecimento da flora orchidacea da Serra do Itatiaia. *Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 1: 106-26.
- Prance, G.T. e G.B. Schaller 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34: 228-251.
- Pratt, T.K. e E.W. Stiles 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122: 797-805.
- Putz, F.E. 1980. Lianas vs. trees. *Biotropica* 12: 224-225
- Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185-189.
- Putz, F.E. 1984a. How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16: 19-23.

- Putz, F.E. 1984b. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz, F.E. e N.M. Holbrook 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.
- Raich, J.W. 1983. Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. *Brenesia* 21: 119-129.
- Ramirez, W.B. 1976. Germination of seeds of New World *Urostigma* (*Ficus*) and of *Morus rubra* L. (Moraceae). *Revista de Biologia Tropical* 24: 1-6.
- Sanford, W.W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semideciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56: 697-705.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of Tropical America. In: Bourlière, F. (ed.) *Tropical savannas*. Elsevier Sci. Publ. Co., New York. Pp. 245-288.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P.B. e M.H. Zimmerman (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, New York. Pp. 163-184.
- Sazima, I., M. Sazima e J. Semir 1981. Dispersão de *Cecropia glazioui* (Moraceae) por aves e mamíferos. I Congresso Anual da Sociedade de Botânica de São Paulo (resumo), Campinas, SP.
- Sazima, I., M. Sazima e J. Semir 1982. Bird and bat dispersal of *Cecropia glazioui* (Moraceae). *Symposium The Tropical Rain Forest*, Leeds, UK.
- Scariot, A.O., E. Lleras e J.D. Hay 1991. Reproductive

- Biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica* 23: 12-22.
- Schaller, G.B. 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoologia* 31: 1-36.
- Sehnem, A. 1970. Polipodiáceas. *Flora Ilustrada Catarinense*. CNPq-IBDF-Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí, SC.
- Shannon, C.E. e W. Weaver 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Sick, H. 1984. *Ornitologia Brasileira*. Editora Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Siegel, S. 1979. *Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento*. McGraw Hill do Brasil, São Paulo.
- Silva, T.C. 1986. Contribuição da geomorfologia para o conhecimento e valorização do Pantanal. In: *Anais do I Simpósio sobre Recursos Naturais e Socio-econômicos do Pantanal*. Ministério da Agricultura-EMBRAPA-CPAP-UFMS. Corumbá, MS. Pp. 77-90.
- Smith, D. 1963. Growth rates of certain palms. *Principes* 7: 7-19.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202
- Sokal, R.R. e F.J. Rohlf 1981. *Biometry*. Freeman and Company, San Francisco.
- Strong, D.R. Jr. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining

- higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4: 215-218.
- Titus, J.H., N.M. Holbrook e F.E. Putz 1990. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*: are strangler figs autotoxic? *Biotropica* 22: 425-428.
- Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18: 22-27.
- Tomlinson, P.B. 1962. Essays on the morphology of palms; VII. A digression about spines. *Principes* 6: 45-52.
- Troth, R.G. 1979. Vegetational Types on a ranch in the central llanos of Venezuela. In: Eisenberg, J.F. (ed.) *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. Pp. 17-30.
- Uhl, N. W. e J. Dransfield 1987. *Genera Palmarum; a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Allen Press, Lawrence, Kansas.
- Uieda, V. e J. Vasconcellos-Neto 1981. Dispersão de *Cecropia concolor* (Moraceae) por morcegos na região de Manaus, AM. Resumos I Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. P. 15.
- Válio, I.F.M. e C.A. Joly 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Snethlage (Moraceae). *Z. Pflanzenphysiol.* 91: 371-376.
- Waechter, J.L. 1980. Estudo fitossociológico das orquídeas

- epifíticas da Mata Paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Wessels Boer, J.G. 1965. The indigenous palms of Suriname. E.J. Brill, Leiden.
- Wheelwright, N.T. 1991. How long do fruit eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23: 29-40.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilanos. *Environmental Biology of Fishes* 26:177-199
- Yeaton,, R.I. e D.E. Gladstone 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.