



**FRUGIVORIA E DISPERSÃO DE  
SEMENTES DE PALMITEIRO (*Euterpe  
edulis*, Martius, ARECACEAE) NA MATA  
ATLÂNTICA,  
SUL DO ESTADO DE SÃO PAULO**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese (dissertação) candidato a)  
*Rudi Ricardo Laps*  
e aprovada pela Comissão Julgadora.  
*27/11/96 Wesley R. Silva*

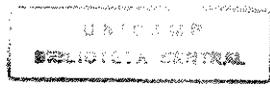
**RUDI RICARDO LAPS**

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

**Orientador: Wesley Rodrigues Silva**

Campinas  
Estado de São Paulo  
1996

**UNICAMP**



970 4335

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	U/unicamp
L319f	
V.	E.
TOMBO BC	29897
PROC.	284197
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	29/04/97
N.º CPD	

CM-00057692-8

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

L319f

Laps, Rudi Ricardo

Frugivoria e dispersão de sementes de palmitreiro  
(*Euterpe edulis*, Martins, Arecaceae) na Mata Atlântica,  
sul do Estado de São Paulo / Rudi Ricardo Laps.  
-- Campinas, SP : [s.n.], 1996.

Orientador: Wesley Rodrigues Silva.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de  
Campinas. Instituto de Biologia.

1. Palmeira. 2. Palmito. 3. Sementes-Disseminação.
4. Ecologia vegetal. 5. Mata Atlântica. 6. Ave.
7. Fenologia vegetal. I. Silva, Wesley Rodrigues.
- II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de  
Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 26 de novembro de 1996

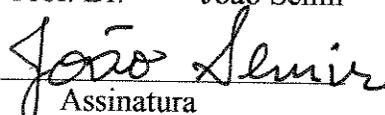
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

  
Assinatura

Prof. Dr. João Semir

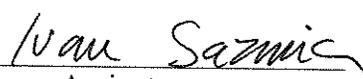
  
Assinatura

Prof. Dr. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

\_\_\_\_\_  
Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. Ivan Sazima

  
Assinatura

Ao meu avô João Baptista da Silva,  
que me ensinou a amar a Natureza

*To the lover of nature, palms offer a constant source of interest, reminding him that he is amidst the luxuriant vegetation of the tropics, and offering to him the realisation of whatever wild and beautiful ideas he has from childhood associated with their name.*

**Alfred Russell Wallace**  
***“Palm Trees of the Amazon and Their Uses”***  
**1853 p. 11**

## AGRADECIMENTOS

Durante esses anos em que desenvolvi e escrevi esta tese, várias pessoas colaboraram de diversas formas para sua realização. Entre elas desejo agradecer:

Aos meus pais, avós e irmãos pelo apoio dado em todos os momentos.

Ao meu orientador Wesley pela sua paciência e amizade e ao meu co-orientador João Semir.

Aos Doutores Ivan Sazima, Patrícia Morellato e João Semir por participarem da pré-banca e banca de defesa da tese.

Ao Doutor Ademir Reis, pela pré-banca informal e por dividir seus enormes conhecimentos da biologia do palmitreiro

Aos professores Jacques Vielliard, Fosca Pedini, Cecília Amaral, Ivan Sazima, Heloísa Morgado, Paulinho de Oliveira, Ângelo Prado pela ajuda em diversas fases da tese, com comentários e sugestões.

Ao meu grande amigo Marquinhos, companheiro de república, discussões científicas & também nem um pouco, farras e grandes momentos memoráveis.

Ao meu grande camarada Fernando Pedroni, à Maryland e à Camilinha pela grande amizade, puxões de orelha e alegrias nas minhas idas e vindas.

À minha amiga Luciana, pela companhia no Carmo e grandes papos existenciais & nem tanto, e à Vera e Flávia, minha família na Vila São João.

Ao meu amigo economista Cabeça<sup>®</sup> pelos grandes papos literários & políticos.

À Suzaninha por nossas grandes conversas, principalmente quando era “assistente de campo” na Barra Grande.

Ao meu amigo Mauro Galetti, pelos grandes papos & discussões pela vida afora.

Aos companheiros de *dispersologia* Mauro, Marco(s) Aurélio, Isaac e Maristela.

Ao pessoal da Intervales Rita, Luci, Lourdes, os mateiros (Luís, Zé Floido, Dito, “Seu” Eliseu, Toninho, Jair e Elias), Bento, Tônico, “Seu” Oliveiro e “Seu” Lima.

Aos meus companheiros de Intervales (além dos já citados) Caio, Fábio Olmos, Jaime, Xico USP, Fábio Vitta e Alexandre Aleixo.

Aos meus amigos de Palmito: Ademir Reis, Mauro, Roberta e Lu Sertão.

Ao meu grande amigo Adriano pelos nossos papos regados a cerveja, em Campinas, em Santa Teresa e nas reservas capixabas da vida.

À Nena (que foi a primeira a sugeriu que eu estudasse palmito) e ao Fred por me levarem à Juréia, onde começou toda a idéia do estudo.

À turma do RA 85: Nadja, Kelly, Tomás, Caio, Pira, Gordo, Marianne, Marinês, Dadá, Dê, Gis, Beto, Zezinho.

À turma do curso de campo, especialmente Teresa, Patti, Neguinho, Monique, André (Bacu), Zé Eugênio, Roberta, Douglas, Bruce, Lu Sertão, Inara.

Ao povo da PG-Eco: Deborah, Silvia, Martinho, Lu Sertão, Marinez, Alex Tchezão, Glória, Pira, Andy, Neguinho, Marco Aurélio, Serginho, Teresa e tantos outros (é difícil não esquecer alguém, gente !)

Aos amigos de bar Marquinhos, Mauro, Isaac, Adriano & pingüças de Santa Teresa.

Aos **melhores** companheiros da República: Silvia, Bia, Luciano, Flávia, Ed Souza e Andrézinho (Bacu).

Ao povo de Santa Teresa e do IPEMA: Sérgio, Marlon & Queidima, Tabacow & Cíntia, Penha, 'fessor Paulo De Marco, Bia, Milton, Fernanda Neri, Passamani (cabeça fraca) & Fabiana, Jacques, Sérgio "Caos" Floeter, Hélio & Márcia, Fernandinha e pessoal do MBML.

Ao Dr. Douglas Stotz que permitiu o acesso à coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Ao povo da Botânica, principalmente Hermógenes, Tamashiro e J. Semir, por identificar os *pepinos* e plantas a partir de exsiccatas e frutos em estado precário.

Ao CEPAGRI e DAEE pelas informações meteorológicas sobre o local de estudo.

À Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo pelo excelente apoio logístico, principalmente Cristiane, Adriana e Kátia, que sempre auxiliaram e tornaram possível o trabalho na Fazenda Intervales.

Ao CNPq e Fundação MB

*It's only rock n' roll, but I like it !*

# ÍNDICE

	Página
1. RESUMO .....	1
2. ABSTRACT .....	3
3. INTRODUÇÃO .....	5
3.1. Frugivoria e dispersão em comunidades tropicais .....	7
3.2. O palmitreiro <i>Euterpe edulis</i> Mart. (Arecaceae, Arecoidea) .....	8
3.3. Exploração do palmito .....	10
4. OBJETIVOS .....	12
5. ÁREA DE ESTUDO .....	13
5.1 Relevo e clima .....	13
5.2 Vegetação .....	17
5.3 Fauna .....	18
6. MATERIAL E MÉTODOS .....	19
6.1. Fenologia .....	19
6.2. Medidas e produção de frutos .....	19
6.3. Frugivoria .....	20
6.4. Experimentos de germinação .....	22
7. RESULTADOS .....	23
7.1 Fenologia .....	23
7.2 Medidas dos frutos .....	24
7.3 Produção de frutos .....	25
7.4 Observação das aves .....	27
7.4.1. Árvore-focal .....	27
7.4.2. Transecções .....	29
7.4.3. Outros frutos utilizados pelos frugívoros .....	33
7.5 Experimentos de germinação .....	35
8. DISCUSSÃO .....	36
8.1. Fenologia e produção de frutos .....	36
8.2. Frugivoria em <i>Euterpe edulis</i> .....	41
8.2.1. Número de espécies que utilizaram frutos .....	41
8.2.2. O papel dos visitantes .....	43
8.2.3. Tempo gasto nas visitas .....	48
8.2.4. Interações agonísticas .....	49
8.2.5. Características morfológicas e a dispersão de sementes .....	49
8.2.6. A interrelação entre <i>E. edulis</i> e frugívoros migratórios .....	50
8.2.7. <i>Euterpe edulis</i> e os modelos de dispersão de sementes .....	51
8.2.8. Outros frugívoros que se alimentam de <i>E. edulis</i> .....	52
8.3. Germinação de sementes .....	54
8.4. Predação de sementes de <i>Euterpe edulis</i> .....	56
8.5. <i>Euterpe edulis</i> como recurso-chave na Mata Atlântica .....	58
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	62
10. APÊNDICE .....	76

## RESUMO

A frugivoria e a dispersão de sementes de plantas tropicais por aves têm despertado grande interesse para estudos de interação frugívoro-planta, sendo usadas como base para numerosas hipóteses sobre este mutualismo. *Euterpe edulis* é a palmeira mais abundante da Mata Atlântica e uma de suas espécies mais características. Este estudo investiga a ecologia da dispersão de *E. edulis* no Parque Estadual Intervales, uma reserva com 50.000 ha de Mata Atlântica relativamente bem preservada, localizada no sul do estado de São Paulo.

A fenologia de 50 indivíduos mostrou que a frutificação é um evento longo, ocorrendo no inverno, entre maio e outubro, com pico em agosto e setembro. Não houve variação na frutificação entre os anos amostrados. A população frutifica assincronicamente, apesar da maturação dos frutos ser sincrônica dentro do indivíduo. A produção de frutos por indivíduo foi grande, sendo que cada infrutescência apresentou 3.300 frutos em média. Normalmente, cada indivíduo produziu duas infrutescências por estação reprodutiva.

Foram utilizados dois métodos para observar as aves visitantes: árvore-focal e transecções. Durante 33 horas de árvore-focal foram observadas seis espécies de aves, sendo as mais importantes *Lipaugus lanioides* e *Platycichla flavipes*. Após o mês de agosto, este método se revelou improdutivo, com poucas aves sendo registradas. Nas transecções foram observadas 21 espécies de aves e um mamífero visitando infrutescências de *E. edulis*. As aves *Lipaugus lanioides*, *P. flavipes* e *Pyrrhura frontalis* foram as espécies com maior número de visitas. *Lipaugus lanioides* parece ser o melhor dispersor de *E. edulis*, já que permanece pouco tempo na infrutescência. *Platycichla flavipes* permaneceu muito tempo na infrutescência, o que talvez esteja relacionado à sua coloração críptica em meio aos frutos. *Pyrrhura frontalis* agiu como “ladrão de frutos”, comendo a polpa e deixando cair a semente intacta embaixo da copa, exercendo um comportamento negativo para a dispersão das sementes, principalmente levando em conta a grande quantidade de frutos consumidos. Outras aves importantes foram *Selenidera maculirostris*, *Bailloni bailloni*, *Trogon viridis*, *Penelope obscura* e *Pipile jacutinga*. *Brotogeris tirica* agiu como predador de sementes imaturas, assim como *P. frontalis*. O mamífero *Sciurus ingrami* predou sementes imaturas e maduras.

A estratégia reprodutiva de *Euterpe edulis* pode ser caracterizada como produção de frutos de pericarpo fino, com pouco investimento em polpa, agrupados em grandes infrutescências que exercem a função de atrair frugívoros. Os frutos são oferecidos durante o inverno, época com menor disponibilidade de recursos, sendo que o tamanho relativamente grande do fruto limita o conjunto de frugívoros visitantes. Indivíduos que frutificam mais cedo na população (no final do verão) tem taxa de remoção de frutos mais lenta, provavelmente devido à competição com outros recursos.

A frutificação longa durante um período de baixa disponibilidade de alimento para frugívoros caracterizaria um recurso-chave, embora não tenha sido monitorada a disponibilidade de outros recursos, sendo necessário estudos adicionais. Há evidências de que *E. edulis* representa um papel importante na manutenção da comunidade de frugívoros no Parque Estadual Intervales durante períodos de menor disponibilidade de recursos. A exploração predatória dos palmitais pode ter consequências drásticas para a comunidade de frugívoros da Mata Atlântica, eliminando um recurso essencial para a manutenção da integridade biótica deste ecossistema.

## ABSTRACT

Frugivory and seed dispersal of tropical plants have had increasing interest for studies in animal-plant relationships, with large implications in autecology and community ecology. *Euterpe edulis* is the most abundant palm in the Brazilian Atlantic Forest and one of the most representative species of this ecosystem. This study investigates the ecology of seed dispersal of *E. edulis* in the Parque Estadual Intervales, a 50.000 ha reserve composed mostly by pristine Atlantic Forest, located in south of São Paulo State, Brazil.

The phenology of 50 individuals showed that frutification is extended, occurring in the dry season, between May and October, with a peak in August-September. The fruit season did not vary in the years sampled. The fruiting season is asynchronous at the population level, despite of the fruit ripeness was synchronous within the individuals. The fruit production was large, with a mean of 3,300 fruits per infructescence. Each individual produced two infructescences annually.

Two methods were applied for bird observations: focal-tree and transects. Six bird species was observed in 33 focal-tree hours, the most important were the Cinnamon-vented Piha (*Lipaugus lanioides*) and the Yellow-legged Thrush (*Platycichla flavipes*). After August, this method accounted for a small number of records, and it was abandoned. Twenty-one bird species and one mammal visited *E. edulis* infructescences in the transects trials. The species with larger number of visits were the Cinnamon-vented Piha, the Yellow-legged Thrush and the Reddish-bellied Parakeet (*Pyrrhura frontalis*). The Cinnamon-vented Piha was the primary seed disperser, remaining short periods in the infructescence. The Yellow-legged Thrush performed long time visits, (maybe for its cryptic coloration), dropping the seeds under the parent crown. The Reddish-bellied Parakeet acted as a fruit thief, eating the pulp and dropping the seed beneath the parent plant, playing a negative role for the seed dispersal, mainly account for the great amount of fruit wasting. Other bird species that visited *E. edulis* fruits were the Spot-billed Toucanet (*Selenidera maculirostris*), the Saffron Toucanet (*Bailloni bailloni*), the Yellow-bellied Trogon (*Trogon viridis*), the Dusky-legged Guan (*Penelope obscura*) and the Black-fronted Piping-Guan (*Pipile jacutinga*). The Plain Parakeet (*Brotogeris tirica*) was a seed predator of unripe fruits, like the Reddish-bellied Parakeet. The squirrel *Sciurus ingrami* ate immature and ripe fruits.

The reproductive strategy of *Euterpe edulis* can be summarized in the production of thin pericarp fruit, with a low investment in pulp, displayed in great infructescences that attract birds, and the frugivore assemblage are gape-limited by the fruit size. The fruits were offered during the dry season, when the community suffers a low resource availability. Individual trees that ripe their fruits early in the population (late wet season) had a slow removal rate, probably by competition with other tree species.

The extended fruiting season in a period of low resource availability identifies a keystone resource. There are some evidences that *E. edulis* plays an important role in maintaining the frugivore community on the PEI at the time of scarcity, but additional data are necessary to make certain the keystone-resource condition. The predatory exploitation of *E. edulis* for extracting its palm-heart might have dramatic consequences to the frugivore community of Atlantic Forest, eliminating an essential food resource for maintaining the biotic integrity of this ecosystem.

## INTRODUÇÃO

Até os anos 60, os estudos sobre frugivoria e dispersão de sementes limitavam-se à listagem de frutos utilizados por uma espécie (Ihering 1914, Skutch 1946) ou de aves visitando determinada planta (Sutton 1951, Eisenmann 1961). Com exceção dos trabalhos clássicos de Ridley (1930) e van der Pijl (1969) sobre síndromes de dispersão, nenhum destes estudos apresenta abordagens evolutivas e ecológicas do mutualismo entre plantas e frugívoros.

Somente em 1965, David W. Snow publicou um trabalho pioneiro sobre ecologia evolutiva da dispersão de sementes e frugivoria, lançando a hipótese de que a frutificação sequencial em espécies simpátricas do gênero *Miconia* (Melastomataceae) seria uma forma de evitar a competição por dispersores e manter as populações de aves frugívoras (e possíveis dispersoras) (Snow 1965). Mais tarde, Snow (1971) propôs a divisão entre frugívoros especialistas e generalistas e suas consequências no investimento da planta nas suas estruturas de dispersão.

Apesar dos trabalhos de Snow terem repercutido entre naturalistas e ecólogos interessados nas interações animal-planta, somente através do trabalho de McKey (1975) houve um reforço nas hipóteses de coadaptação mutualística, com a formulação de uma base teórica acerca da frugivoria. McKey (1975) estabeleceu uma dicotomia clara entre frugívoros especialistas e frugívoros oportunistas. Segundo este autor, os frugívoros especialistas oferecem dispersão de alta qualidade em termos de tratamento das sementes no tubo digestivo, deposição em locais apropriados e confiabilidade de visitação. Isto exige, no entanto, um investimento maior da planta em frutos com polpa de alto conteúdo nutritivo (lipídios e proteínas) como “recompensa” aos dispersores. Por outro lado, frugívoros oportunistas fornecem dispersão de baixa qualidade, mas utilizam frutos de baixo custo para a planta, contendo apenas carboidratos e água. Howe e Estabrook (1977) discutem a evolução do padrão fenológico e do investimento em frutos pela planta como sendo consequência do comportamento de seus dispersores, sendo que este trabalho estimulou uma série de pesquisas em frugivoria e dispersão de sementes.

Paralelamente, a importância dos frugívoros para a dispersão das sementes e o consequente aumento da aptidão darwiniana das plantas também representa um campo que vem crescendo cada vez mais, como pode ser exemplificado com as dezenas de trabalhos testando a Hipótese do Escape de Janzen (1970) - Connell (1971) (Howe e Smallwood 1982). Para escapar da alta taxa de predação próximo à árvore-mãe, as

sementes devem ser colocadas o mais longe possível das copas de indivíduos co-específicos.

O papel de um animal como dispersor de uma planta reside na sua eficiência para carregar as sementes, no tratamento dado à estas e na sua deposição num local adequado (McKey 1975, Schupp 1993). Vários estudos abordam a predação de sementes (p. ex. Janzen 1972b, Schupp 1988), a influência de frugívoros e agentes abióticos na dispersão das sementes para longe da planta-mãe (Smythe 1989, Augspurger e Kitajima 1992) e o papel da predação e dispersão de sementes no padrão de distribuição espacial de populações e da comunidade vegetal (Connell *et al.* 1984; Hubbell 1979, 1980; Schupp 1992). Estudos mais recentes tratam também das consequências da dispersão na estrutura genética das populações (Hamrick e Loveless 1986, Hamrick *et al.* 1993).

O conceito de coevolução norteia os primeiros trabalhos teóricos da interação frugívoro/planta. O trabalho de McKey (1975), por exemplo, baseia-se na existência de frugívoros especialistas que coevoluíram com certas espécies de plantas. Vários autores traçam paralelos entre os sistemas de polinização e dispersão (van der Pijl 1969, Howe 1977). Porém, a coevolução intrínseca entre planta e agente dispersor raramente chegou ao grau de especialização envolvido na polinização, devido à imprevisibilidade temporal e espacial dos locais de deposição de sementes, à pequena vantagem na especificidade do dispersor e à incapacidade da planta em manipular o comportamento do dispersor (Wheelwright e Orians 1982). Janzen (1980) sugere que em muitos casos de mutualismo ocorre uma coevolução difusa, isto é, um grupo de espécies próximas induzindo mudanças recíprocas em outra(s) espécie(s). Assim, grupos de frugívoros (gêneros, famílias) pressionam algumas espécies de plantas a fornecerem uma recompensa em troca de sua dispersão (Wheelwright e Orians 1982, Howe 1984, Herrera 1985). A maioria dos sistemas frugívoro-planta estudados até o presente representa associações não-coevoluídas, principalmente devido às diferentes taxas de evolução de plantas e dispersores (Herrera 1985), apesar de haver evidências de interações que tenham coevoluído difusamente (Wheelwright 1991a).

Alguns caracteres das plantas parecem produtos da coevolução entre elas e seus dispersores, tais como sincronia de amadurecimento de frutos dentro da infrutescência (Thompson e Willson 1979), pico de frutificação na época de maior abundância de frugívoros (Thompson e Willson 1979, Herrera 1984), morfologia da infrutescência (Denslow *et al.* 1986, Levey 1987), cor do fruto (Turcek 1963), tamanho e número de sementes (Herrera 1984, Levey 1987). Outros caracteres parecem não-coevoluídos, tais

como duração da estação de frutificação (Herrera 1984), amplitude da sazonalidade (Gautier-Hion *et al.* 1985) e composição química do fruto (Herrera 1987, Johnson *et al.* 1985). Há uma certa inércia filogenética dos caracteres das plantas, em parte pela discrepância na velocidade da taxa de evolução entre frugívoro e dispersor (Herrera 1985, Fleming 1991).

### **Frugivoria e dispersão em comunidades tropicais**

Cerca de 50-90% das Angiospermas de comunidades tropicais produzem frutos carnosos, dispersos por animais (Fleming 1979, Jackson 1981, Howe e Smallwood 1982, Morellato e Leitão-Filho 1992). No entanto, frutos são recursos apenas ocasionalmente superabundantes (Fleming 1979), sendo que toda a floresta tropical apresenta picos na disponibilidade de frutos, variando entre altamente sazonais em florestas tropicais secas a apenas fracamente sazonal em florestas úmidas (Smythe 1986). Esta variação na disponibilidade é resultado de uma gama de fatores seletivos, entre eles a variação na densidade, diversidade e qualidade (*sensu* McKey 1975) dos dispersores (Fleming 1979) e predadores de sementes (Janzen 1971). A interação destes fatores, além de restrições fisiológicas e necessidades edáficas das plantas, podem ser responsáveis pela alta diversidade de espécies vegetais nos trópicos (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell 1979).

A guilda de vertebrados frugívoros das florestas tropicais é complexa (Smythe 1986), sendo que sua estrutura, bem como o tamanho, a sobreposição alimentar, a preferência de habitat e o método de forrageamento, indica que membros taxonomicamente próximos desta guilda competiram no passado (e provavelmente continuam competindo) por alimento (Fleming 1979). Entretanto, aves e mamíferos parecem competir apenas casualmente, devido às características morfológicas dos frutos tropicais, que evoluíram para atrair somente um subconjunto dos possíveis dispersores (Fleming 1979, Palmeirim *et al.* 1989). Dentro destes subconjuntos pode ocorrer tanto competição como partilha de recursos (Smythe 1986).

Habitats sazonais podem deixar os frugívoros em uma situação crítica devido à baixa disponibilidade de alimento (Foster 1982, Terborgh 1983). Algumas espécies de plantas que frutificam durante estes períodos de escassez tornam-se importantes fontes de alimento para frugívoros. Plantas que produzem frutos indispensáveis para manutenção da comunidade de frugívoros durante períodos críticos foram denominadas mutualistas-chave (Gilbert 1980), espécies pivotais (Howe 1977, 1984) ou ainda espécie-chave ou recurso-chave (Terborgh 1986a, 1986b). Certos grupos de plantas

seriam candidatos naturais ao proeminente papel de espécie-chave, tais como frutos de palmeiras e espécies do gênero *Ficus* (Terborgh 1986a). A hipótese da espécie-chave ganhou notoriedade em trabalhos posteriores que a testaram em florestas tropicais. Gautier-Hion e Michaloud (1989) sugerem que *Ficus* spp. podem ser importantes apenas para frugívoros com grande área de vida, sendo baixa sua importância como espécie-chave nas florestas úmidas do Gabão. Lambert e Marshall (1991) concluem que *Ficus* spp. são espécies-chave nas florestas tropicais da Malásia, apesar de não terem monitorado outros recursos. Galetti (1992) não encontrou espécies-chave para a comunidade de frugívoros da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. Mills *et al.* (1993) criticaram o conceito e emprego indiscriminado do termo espécie-chave.

### **O palmitero *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae, Arecoideae)**

A Mata Atlântica é um dos ecossistemas mais ameaçados do planeta (Brown e Brown 1992, Terborgh 1992) e a palmeira mais abundante deste ecossistema (Siqueira 1994) e uma de suas espécies vegetais dominantes, o palmitero *Euterpe edulis*, tem sido muito procurado por seu meristema comestível (o palmito), o que tem levado à extinção desta palmeira em diversos locais.

O palmitero, palmito-doce, içara ou juçara, *Euterpe edulis* Mart. é uma palmeira esbelta, com altura entre 10-15 metros (raramente mais), de estípite reto e cilíndrico, encimada por um tufo denso de folhas grandes. As folhas são alternas, compostas, pinadas, providas de enormes bainhas verdes, desenvolvidas e imbricadas que protegem o palmito (ou meristema apical), formando um coroamento verde muito característico no ápice do caule. As inflorescências constituídas por panículas são protegidas por uma espata (70 cm de comprimento) e são compostas de várias espigas dispostas em ráquias (75 a 120 e uma média de 90, Reitz *et al.* 1983). As flores estão inseridas em grupos de três (duas masculinas com pistilódio e uma flor feminina constituída por perianto e ovário) ao longo das espigas. Em cada espiga existe em média 200 flores, das quais 40-50 são femininas (Reitz *et al.* 1983). Reis *et al.* (1993) constataram outro tipo de inflorescência em 12% da população de *E. edulis*, onde existem apenas flores masculinas.

O fruto é uma drupa esférica composta por epicarpo pouco espesso e liso. Durante o desenvolvimento do fruto (6 meses) a casca é verde, passando gradativamente de verde a roxa, preta ou atropurpúrea quando madura. O mesocarpo carnoso se encontra entre a casca (epicarpo) e o endocarpo (coquinho). O endocarpo é lenhoso, envolvendo completamente a semente; quando imaturo é facilmente rompido,

adquirindo consistência dura quando o fruto apresenta cor roxa exteriormente. No fruto escarificado o endocarpo solta fibras, parecendo uma semente “descabelada”. A semente é uma amêndoa constituída por um endosperma não-ruminado de parte carnosas e branca, onde se encontram as reservas nutritivas e que envolve o embrião (Reitz *et al.* 1983, Lorenzi 1992).

*Euterpe edulis* ocorre na Mata Atlântica do sul da Bahia e Espírito Santo até o Rio Grande do Sul, entrando via canais de drenagem na Floresta Latifoliada Semidecídua de Minas Gerais, Goiás e na bacia do Rio Paraná em Mato Grosso do Sul, oeste de São Paulo e Paraná (Mantovani 1993), ocorrendo também no Paraguai e Argentina (Reitz *et al.* 1983). Sua presença na bacia do Paraná é menor, porém ainda expressiva, ainda que a exploração predatória a tornou quase extinta (Inoue *et al.* 1984, Lorenzi 1992). Carvalho (1994) amplia sua distribuição até Pernambuco, colocando sua distribuição entre as latitudes 15°S e 29°45’S. O gênero é composto de 45 espécies, com maior expressão na Colômbia e Venezuela (Dransfield *et al.* 1988). Na Amazônia brasileira ocorrem oito espécies, sendo o açaí (*Euterpe oleracea*) uma espécie de grande importância econômica na região, principalmente pela bebida altamente nutritiva extraída de seus frutos, mas também como fonte de palmito (Balick 1985).

O palmiteiro é uma planta perenifólia, esciófita, mesófila ou levemente higrófila, muitas vezes dominante no segundo estrato arbóreo da floresta, com distribuição regular tanto nas planícies aluviais como nos vales e encostas (Reitz *et al.* 1983). Nas planícies quaternárias chega a ocorrer como pioneira, onde representa uma das primeiras espécies mesófilas a se instalar (Reitz *et al.* 1983). Sanchez (1994) encontrou que 78,5% dos indivíduos de *E. edulis* possuem entre 5 e 10 m, compondo o 3º estrato da mata.

As folhas de *Euterpe edulis* são atacadas por lagartas de *Brassolis astyra*, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Nymphalidae, Brassolinae) (Bovi *et al.* 1987) e *Antirrhaea archaea* (Morphinae), principalmente as plântulas (A. V. L. Freitas, comunicação pessoal). O herbívoro com maior impacto sobre o palmiteiro é o coleóptero *Rhyncophorus* sp. (Curculionidae), que come o meristema apical de indivíduos jovens, levando-os à morte (Bovi *et al.* 1987). Os insetos que predam as sementes de *Euterpe edulis* são os coleópteros *Coccotrypes griseopuberulus*, *C. palmarum* (Scolytidae), *Macraspis cincta* (Scarabeidae) e *Pachymerus diospirosi* (Bovi *et al.* 1987).

A polinização desta espécie foi estudada por Reis *et al.* 1993, que encontraram dípteros e himenópteros como principais visitantes, sendo que as abelhas do gênero

*Trigona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) são as principais polinizadoras. Henderson (1986) observou himenópteros dos gêneros *Trigona*, *Melipona* e *Apis* visitando flores de *Euterpe oleracea* na Amazônia, sendo que estas abelhas coletam néctar de flores estaminadas e uma substância semelhante à néctar nas flores pistiladas. Além de pequenas abelhas, a borboleta *Heliconius sara* (Nymphalidae, Heliconiinae) foi vista visitando flores de *E. edulis* no Parque Estadual Intervales (observação pessoal).

Veloso e Klein (1957) encontraram em média 500 indivíduos maiores que 1,3 m de altura do estipe por hectare em seus levantamentos em matas da região de Brusque, Santa Catarina, representando cerca de 1/3 da área basal da mata. Dados de Negreiros (1982) mostram que *Euterpe edulis* representa 19,01 % do Índice de Valor de Importância (IVI) da Mata Atlântica de Sete Barras, São Paulo. Sanchez (1994) encontrou *Euterpe edulis* como a segunda espécie mais abundante em número de indivíduos (11,8% do total; 79 indivíduos em 4000 m<sup>2</sup>) e IVI (20.17%) nas margens do Rio da Fazenda em Ubatuba, São Paulo. *Euterpe edulis* foi encontrada em 46% dos 63 levantamentos do componente arbóreo da Mata Atlântica analisados por Siqueira (1994). Entretanto, devido à exploração predatória muito grande, esta palmeira tem sido eliminada de boa parte da Mata Atlântica sendo geralmente a primeira espécie extraída devido ao seu valor econômico e facilidade de comércio.

### **Exploração do palmito**

O palmito corresponde ao meristema apical da palmeira, sendo que várias espécies produzem palmito comestível, tais como o açaí (*Euterpe oleracea*), espécies dos gêneros *Astrocaryum*, *Bactris*, *Orbygnya* e outras espécies do gênero *Euterpe* (Johnson 1987). O palmito extraído de *Euterpe edulis* é o menos fibroso e o mais apreciado. Entretanto, para extração do palmito desta espécie é necessário matar o indivíduo, já que não foi observado perfilhamento, como em *E. oleracea*. Assim, a devastação dos palmiteiros é muito grande, sendo que um indivíduo leva cerca de 8 anos para chegar à idade de corte (Reitz *et al.* 1983, Lorenzi 1992).

A exploração comercial do palmiteiro em larga escala começou em 1940 (Guerra 1957). Na região de Iguape (São Paulo) foram extraídos 1.460 toneladas de palmito em 1956, e vendidos sob a alcunha de “aspargo brasileiro”, devido à semelhança do gosto. Na época, a exploração do produto era incentivada em artigos para agrônomos (Guerra 1957). Segundo o IBGE (1982), cerca de 114.508 toneladas de palmito foram processadas pela indústria em 1980. Esse total não inclui a produção caseira e clandestina. A partir da década de 70, o palmito de *Euterpe oleracea* passou a

ser mais utilizado, como consequência do esgotamento do palmito no sudeste (Calzavara 1987).

Pedrosa Macedo (1970, 1971, 1973), Pedrosa Macedo *et al.* (sem data) e Mattos e Mattos (1976) foram os primeiros a propor uma exploração mais racional do palmito como modo de impedir a sua extinção local. Willis (1989a) alertou sobre o impacto da exploração do palmito e a falta de estudos da importância de seus frutos na dieta das aves. Zimmermann (1990, 1993) desenvolveu trabalhos sobre dispersão de sementes em áreas degradadas no Estado de Santa Catarina. Reis e colaboradores (ver referências em Reis 1995) desenvolveram vários estudos sobre a ecologia do palmito, mas sem observações sistemáticas sobre os animais que utilizam os frutos como alimento. No entanto, nenhum estudo foi efetuado numa floresta não alterada, onde a pressão de caça não tenha afetado as populações de grandes frugívoros (especialmente cracídeos e tinamídeos).

## OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é estudar a ecologia da dispersão de sementes do palmitreiro, *Euterpe edulis* (Arecaceae). Este estudo foi conduzido no Parque Estadual Intervales (São Paulo) em uma área de Mata Atlântica pouco perturbada, onde a avifauna está bem representada, especialmente os grandes e médios frugívoros. Os objetivos principais foram:

- Estudar a fenologia e a produção de frutos em *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales;
- Investigar a comunidade de aves que utilizam os frutos de *Euterpe edulis* como alimento, determinando a taxa de consumo, comportamento de apanhar frutos e o papel como predador ou dispersor de sementes para as diferentes espécies;
- Avaliar a importância dos frutos de *Euterpe edulis* para a comunidade de aves frugívoras do Parque Estadual Intervales.

## ÁREA DE ESTUDO

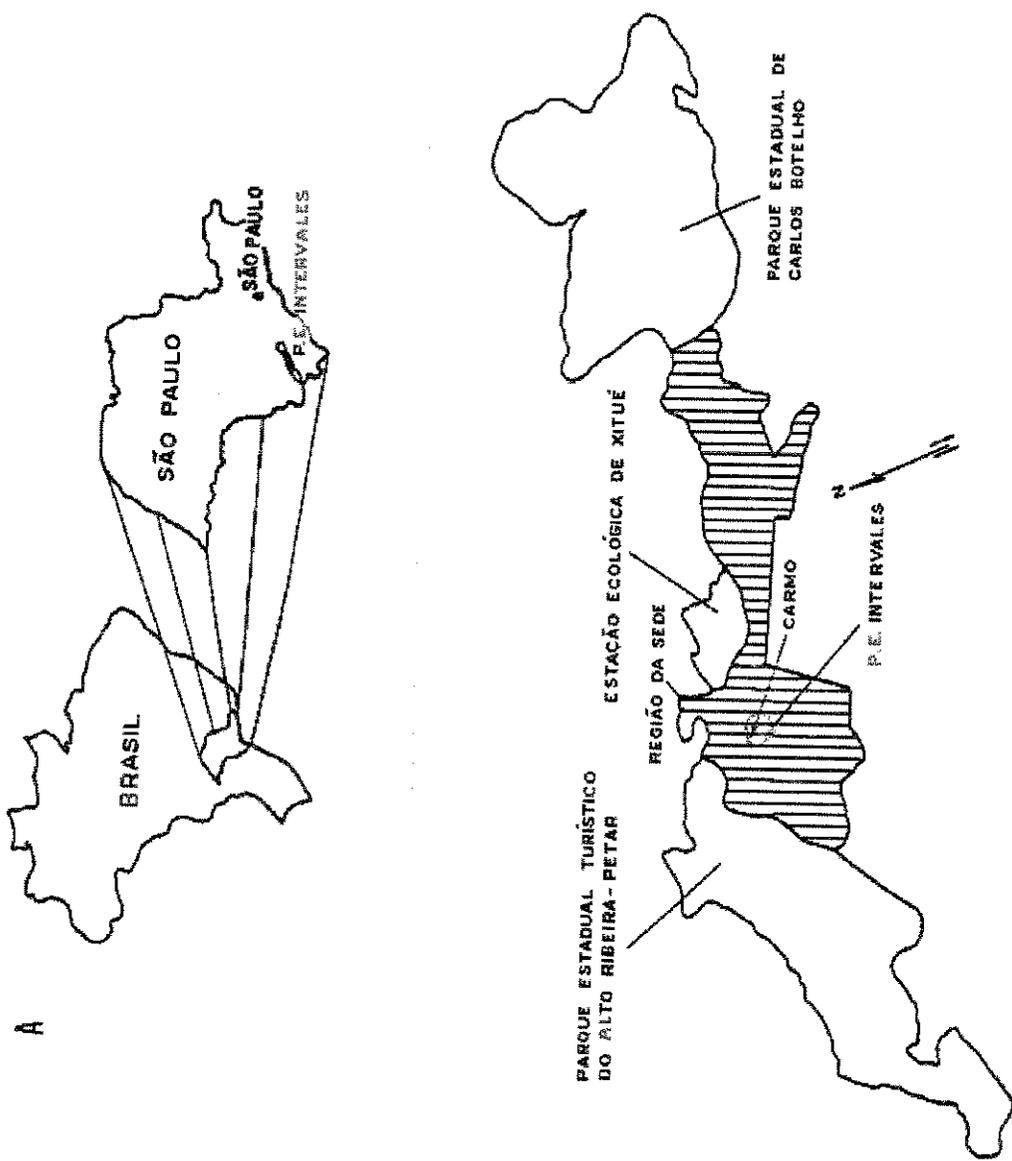
O Parque Estadual Intervales (PEI) está localizado na Serra do Paranapiacaba, sul do Estado de São Paulo, entre as coordenadas 24°12'S a 24°25'S e 48°03'W a 48°30'W (Figura 1). A sede administrativa está situada no Município de Ribeirão Grande (24°16'S, 48°25'W), distante 182 km em linha reta de São Paulo e administrada pela Fundação para a Conservação e Produção Florestal do Estado de São Paulo. O PEI pertence à Área de Proteção Ambiental (A.P.A.) da Serra do Mar e possui uma área de aproximadamente 49.000 ha, limitando-se a SW com o Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira (PETAR), a NE com o Parque Estadual Carlos Botelho e a NW com a Estação Ecológica de Xitué. A área conjunta destas unidades de conservação totaliza cerca de 120.000 ha contínuos.

Devido à sua extensão, o PEI é dividido em várias regiões. O presente estudo foi desenvolvido na área ao redor da Base do Carmo (24°17'S, 48°25'W de acordo com Willis 1988), situada às margens do Rio Carmo. Foram utilizadas a Estrada do Leite e as trilhas do Rancho Queimado e Figueira (Capuava), além da estrada que leva à Sede. Observações adicionais realizadas em outras áreas do Parque, como Base da Barra Grande (BG) e Saibadela (Sa) serão devidamente indicadas.

### Relevo e clima

No PEI predomina o relevo do tipo "montanha com vales profundos", sustentada por rochas graníticas e calcárias (IPT 1981). A altitude do PEI varia entre 60 m (Base do Saibadela, Sete Barras) e 1.100 m (Mirante, próximo à Sede), sendo que a Base do Carmo situa-se entre 800 e 900 m.

O paredão serrano funciona como barreira para massas de ar úmido vindas do oceano e sul do continente, provocando nevoeiros e chuvas orográficas durante todo ano (IPT 1981). Willis (1989b) chamou as florestas nubladas e de cerração das montanhas do sudeste brasileiro (incluindo PEI e o Carmo) de Mata Nebular (*montane cloud forests*).

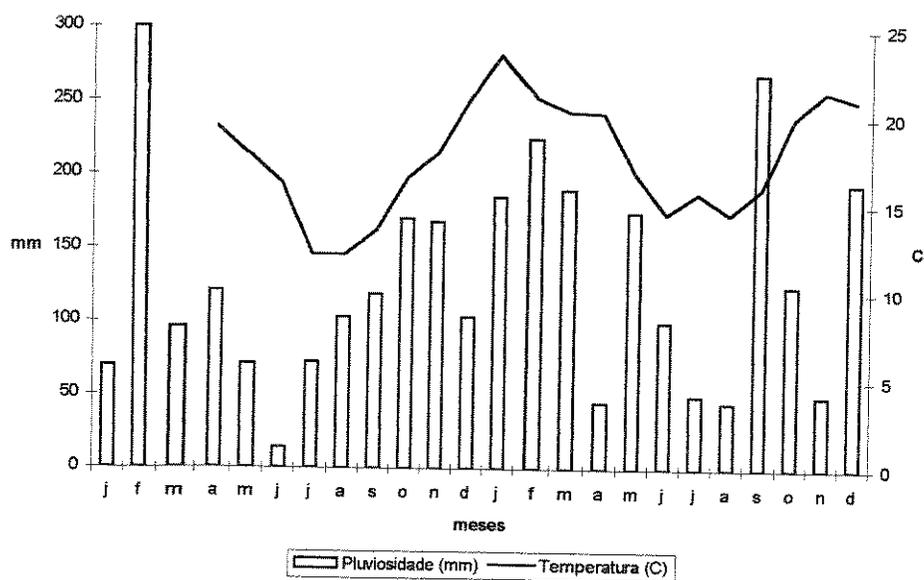


**Figura 1** - Mapa e localização do Parque Estadual Intervales e reservas adjacentes.

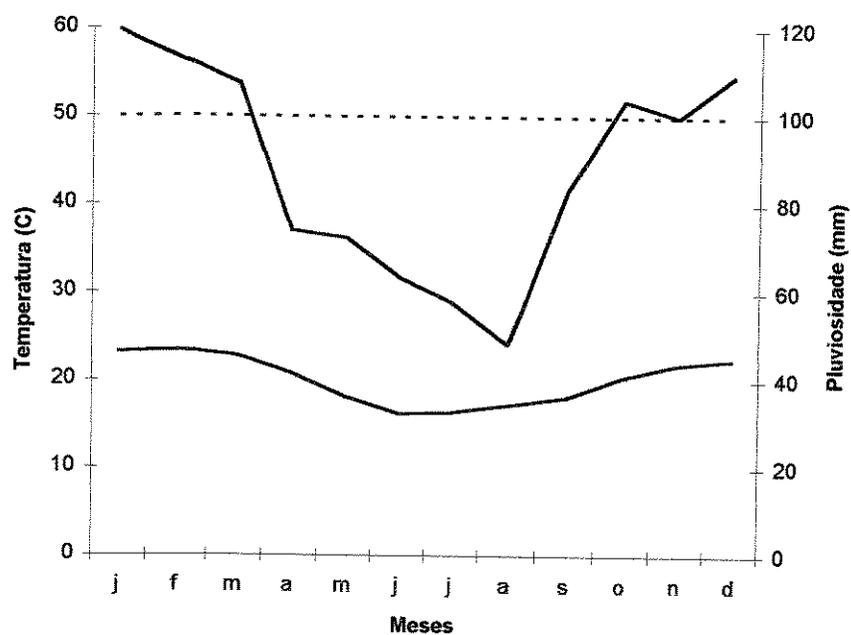
De acordo com Monteiro (1964), a área do Carmo situa-se na célula climática I (Litoral e Planalto Atlântico), entre os setores IIa (Sul) e IIc (Bacia do Paranapanema). Estes setores estão sujeitos à influência de invasões polares e perturbações frontais frequentes e moderadas, com ocorrência frequente de chuvas frontais (mesmo no inverno) e sem um período seco distinto. Seguindo a classificação de Köppen, o clima é Cfa, i. é, subtropical úmido sem estação seca, com verão quente.

Pode-se detectar duas estações: “inverno” frio e menos chuvoso (abril a setembro) e “verão” quente e mais chuvoso (outubro a março). Dados meteorológicos de 1992 e 1993 foram obtidos do Posto Parque Estadual Intervales (F5-046) do Departamento de Águas e Energia Elétrica (DAEE) do Estado de São Paulo, localizado em Iporanga (24°16'S, 48°25'W) a 790 m de altitude e distante cerca de 20 km da Base do Carmo. A precipitação em 1992 foi de 1.391 mm (221 dias com chuva) e 1.652 mm em 1993 (291 dias com chuva). Deste modo, apesar da precipitação anual ser baixa em relação à outras áreas de Mata Atlântica do Estado (p. ex. Saibadela, área de baixada do PEI, com 4.244 mm), a boa distribuição das chuvas ao longo do ano proporcionam uma umidade relativa do ar alta, frequentemente acima de 90%. (Figura 2). Existe um padrão sazonal em relação à temperatura, sendo a média anual de 17,6°C (1992), com máxima registrada em janeiro (31°C) e mínima em julho (1°C).

Registros mais antigos e de longa duração foram obtidos da Estação Experimental do Instituto Agrônomo, em Capão Bonito (24°02'S, 48°22'W). A temperatura média anual foi de 20,1°C (1978-1990), com pluviosidade de 1216,9 mm anuais (1961-1990) (Figura 3). A temperatura mínima absoluta (1978-1993) foi -1,5°C em junho de 1978 e a temperatura máxima absoluta foi 38,1°C em novembro de 1990. A frequência de chuva (1961-1990) foi de 107 dias por ano. Apesar da Estação Experimental ser mais quente e seca que o PEI, é o posto meteorológico com dados mais fidedignos e de longa duração próximo à área de estudo e com altitude semelhante (702 m).



**Figura 2** - Climatograma do Parque Estadual Intervales (Sede) entre 1992-1993.



**Figura 3** - Diagrama climático (segundo Walter e Lieth 1960) da Estação Experimental de Capão Bonito (1978-1993).

## Vegetação

A vegetação do PEI pertence ao domínio da Floresta Pluvial Tropical Atlântica de Encosta (Joly *et al.* 1991), com a presença de várias árvores de grande porte [*Ficus* spp. (Moraceae), diversas Lauraceae, *Virola oleifera* (Schott) A. C. Smith (Myristicaceae), *Copaifera trapezifolia* Hayne (Caesalpinaceae), etc.]. No estrato intermediário predominam Myrtaceae e Rubiaceae, além do palmito *Euterpe edulis*. No sub-bosque encontram-se Rubiaceae (*Psychotria* spp.), Melastomataceae (principalmente nas bordas ou em pequenas clareiras) e grande quantidade de bambus (*Guadua angustifolia* Nees, *Chusquea meyeriana* Ruprecht ex-Doell e *Merostachys* sp.). Há um grande número de epífitas, devido principalmente à alta umidade.

Na área do Carmo, aparentemente existe um mosaico de estádios sucessionais: áreas florestais com árvores de grande porte circundadas por vegetação secundária, onde predominam as espécies *Cecropia glazioui* Sneathl. (Cecropiaceae), *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Caesalpinaceae), várias espécies de *Leandra* e *Miconia* (Melastomataceae), *Tibouchina mutabilis* (Vell.) Cogn. (Melastomataceae), *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae), *Rapanea ferruginea* (Ruiz & Pav.) Mez (Myrsinaceae) e várias espécies de *Piper* spp. (Piperaceae). Parece haver grande diferença na composição florística das trilhas percorridas, provavelmente atribuída a diferentes estádios sucessionais e/ou graus de perturbação. Há muitas clareiras por onde passam as estradas e trilhas. Além disso, há notável variação na composição florística, sendo que espécies que ocorrem normalmente na área conhecida como Barra Grande (distante cerca de 10 km) não ocorrem no Carmo.

A presença de diferentes estádios sucessionais pode ocorrer devido a eventos climáticos recentes, além de outros fatores. De acordo com a população local, depois de uma geada intensa em 1974 a maioria das árvores perdeu suas folhas. Devido a isso, muitas árvores deixaram de florescer e frutificar. Segundo moradores, era comum encontrar bugios, jacus e jacutingas andando pelo chão, aparentemente em estado de inanição. A estiagem foi mais intensa naquele ano (apenas 3,7 mm de chuva em julho, contra uma média de 57,6 mm - dados do Instituto Agrônomo para Estação Experimental de Capão Bonito; não há dados de temperatura deste ano) e um incêndio queimou boa parte da mata, devido parcialmente ao tapete espesso de folhiço formado pela grande quantidade de folhas caídas.

No PEI houve exploração de madeira e palmito na região do Carmo até 1987, quando a reserva foi criada. Desde então vem sendo desenvolvido um plano de manejo para o palmito no Parque, principalmente na Base do Saibadela (Ribeiro *et al.* 1994).

## Fauna

A fauna do PEI foi pouco estudada, mas há alguns levantamentos preliminares de vertebrados, além de resultados de estudos de comunidades (Bertolucci 1991; Olmos 1991a, 1991b; Rodrigues 1991; Machado 1991; Silva 1991).

A avifauna da região foi estudada por J. M. E. Vielliard e W. R. Silva, que encontraram 338 espécies na área do PEI, sendo 324 observadas na região do Carmo (comunicação pessoal). A riqueza de espécies de aves é bem grande nesta mata se comparada com outras áreas do Estado de São Paulo (exceto Boracéia, Stotz 1993). Entre as aves frugívoras de grande e médio porte, destacam-se o macuco *Tinamus solitarius* (Tinamidae), o jacuguaçu *Penelope obscura* (Cracidae), a jacutinga *Pipile jacutinga* (Cracidae), o cuiú-cuiú *Pionopsitta pileata* (Psittacidae), a maitaca *Pionus maximiliani* (Psittacidae), o sabiá-cica *Triclaria malachitacea* (Psittacidae), o surucuá-de-barriga-amarela *Trogon viridis* (Trogonidae), o surucuá-amarelo *Trogon rufus* (Trogonidae), o surucuá-de-barriga-vermelha *Trogon surrucura* (Trogonidae), o araçaripoca *Selenidera maculirostris* (Ramphastidae), o araçari-banana *Bailloni bailloni* (Ramphastidae), o tucano-de-peito-amarelo *Ramphastos dicolorus* (Ramphastidae), o corocoxó *Carpornis cucullatus* (Cotingidae), o pavó *Pyroderus scutatus* (Cotingidae) e a araponga *Procnias nudicollis* (Cotingidae), entre outros.

Entre os mamíferos frugívoros, destacam-se o miqui *Brachyteles arachnoides* (Cebidae), o macaco-prego *Cebus apella* (Cebidae), o bugio *Alouatta fusca* (Cebidae), o cachorro-do-mato *Dusicyon thous* (Canidae), o quati *Nasua nasua* (Procyonidae), a irara *Eira barbara* (Mustelidae), a anta *Tapirus terrestris* (Tapiridae), o caititu *Tayassu tajacu* (Tayassuidae) e o veado-mateiro *Mazama* sp. (Cervidae).

## MATERIAL E MÉTODOS

### Fenologia

Em abril de 1990 foram marcados 20 indivíduos de *Euterpe edulis* e seguida sua fenologia. Em janeiro de 1991 foram acrescentados mais 30 indivíduos na amostragem. As fenofases foram: (1) *Flor*: quando as inflorescências apresentavam flores de coloração branca; (2) *Fruto imaturo I*: desde que a flor era fecundada até apresentar um pequeno fruto verde-amarelado, macio, facilmente aberto com a unha; (3) *Fruto imaturo II*: quando o fruto imaturo era próximo do tamanho do fruto maduro, mas com coloração verde; estes frutos são mais duros, mas ainda podem ser abertos com maior pressão da unha do polegar, possuindo endosperma pastoso; (4) *Fruto maduro*: quando os frutos apresentavam cor roxa a atropurpúrea, sendo o endocarpo e endosperma extremamente duros.

Foram comparadas as distribuições da floração e frutificação de 20 indivíduos em 1990 e 1991, usando o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984). A variação anual no número de indivíduos, inflorescências e infrutescências foi comparada através da análise de variância (ANOVA).

Para medir o grau de sincronia de floração e frutificação dentro da população foi seguido o método de De Steven *et al.* (1987). Para isto é utilizado o mês do ano em que cada indivíduo inicia sua atividade reprodutiva (floração e frutificação), não importando a duração deste evento. Usando os valores individuais dentro de cada ano, o desvio padrão em torno da média do mês de iniciação foi computado. Estes desvios foram comparados através de ANOVA. Quanto menor o desvio padrão, maior a sincronia do evento.

### Medidas e produção dos frutos

Para verificar a variação no tamanho dos frutos de *Euterpe edulis* foram coletados 155 frutos em 1990, sendo comparados frutos provenientes de infrutescências da mesma planta ( $n = 75$ ) e infrutescências de plantas diferentes ( $n = 155$ ). Estes grupos foram comparados através do teste *t* pareado (Zar 1984).

Em 1990 foram coletados oito infrutescências recém-caídas, já sem frutos no chão da mata. Para uma estimativa do número de frutos, era contado o número de espigas por infrutescência e das cicatrizes dos frutos em 10 espigas. Apesar de flores abortadas também deixarem cicatrizes, estas são muito menos nítidas que as cicatrizes de frutos.

Durante as observações fenológicas, foi contado o número de cachos na planta em cada fenofase. As curvas de quantidade de cachos em cada fase foram comparadas em dois estádios fenológicos (flor e fruto maduro) de 20 indivíduos em 1990 e 1991, usando o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984), para verificar se a produtividade de cachos variou entre os anos amostrados.

## Frugivoria

As aves foram observadas alimentando-se dos frutos de *Euterpe edulis* entre maio e outubro, através de dois métodos: “árvore-focal” (Altmann 1974) e transecção. Durante o método de árvore-focal o observador ficava observando um ou mais palmeiros com frutos maduros a uma distância que aparentemente pouco interferia no comportamento das aves nem prejudicava sua observação. As aves que visitaram *E. edulis* foram observadas com auxílio de um binóculo 7 X 35, sendo anotados os seguintes parâmetros: espécie, número de indivíduos, horário de chegada e saída, número de frutos ingeridos e comportamento da ave ao pegar o fruto (segundo Moermond e Denslow 1985, ver abaixo). Quando o comportamento de uma ave estava sendo observado e outra ave pousasse em outra árvore próxima de *E. edulis*, era anotada a espécie, hora de chegada e partida deste outro indivíduo. Caso fosse uma espécie ainda não observada utilizando os frutos, o palmeiro na qual esta ave se alimentava passava então a ser a árvore-focal. Estes períodos de observação duraram entre 2 e 12 horas, concentrando-se principalmente nas primeiras horas da manhã (06:00 - 10:00), incluindo dias com chuva fina, já que a maioria das aves não muda seu comportamento nestes períodos (Leck 1972).

Defino aqui *visita* como um período contínuo em que uma determinada ave alimenta-se dos frutos de um palmeiro. Quando mais de uma ave está se alimentando no mesmo palmeiro, apenas um indivíduo foi considerado. Se a ave voava de um palmeiro para outro contíguo, era registrada outra visita.

As transecções foram percorridas vagarosamente e com cuidado, e anotados todos os dados acima possíveis (com exceção do horário de chegada da ave).

No início da frutificação de *E. edulis*, quando apenas alguns indivíduos apresentavam frutos maduros, o método da árvore-focal foi mais eficiente. Na medida em que mais indivíduos apresentavam frutos maduros, esta eficiência caiu ao ponto de ser muito mais vantajoso fazer apenas transecções.

A nomenclatura e a seqüência das famílias e espécies de aves seguiram Sick (1986) e a de mamíferos seguiu Nowak e Paradiso (1983). Quanto ao comportamento alimentar das aves, foi seguida a categorização proposta por Moermond e Denslow (1985)<sup>1</sup>. As aves podem apanhar o fruto de duas formas básicas: empoleirada ou em vôo. O comportamento de apanhar frutos a partir de um poleiro pode ser dividido em três formas: a) *picking* - a ave apanha frutos próximos ao poleiro sem estender o corpo ou assumir posições especiais; b) *reaching* - a ave apanha frutos estendendo seu corpo para cima, para baixo ou para frente do poleiro; e c) *hanging* - a ave apanha frutos estendendo o corpo todo abaixo do poleiro, pendurando-se com o ventre para cima.

O comportamento de apanhar frutos em vôo pode ser dividido em quatro tipos: a) *hovering* - a ave adeja em frente ao fruto; b) *stalling* - a ave bate as asas até chegar ao fruto, diminuindo a velocidade e parando em frente ao fruto<sup>2</sup>; c) *swooping* - é um movimento contínuo passando pelo fruto para pegá-lo, com as asas estendidas, planando sobre o fruto; e d) *snatching* - é semelhante ao anterior, mas as asas continuam batendo.

Quanto à mandibulação de frutos foram utilizadas as categorias *engolir inteiro* (quando a ave engole o fruto sem qualquer tratamento prévio) e *tirar pedaços* (quando a ave tira apenas porções da polpa).

Sempre que as aves frugívoras<sup>3</sup> eram observadas alimentando-se de outros recursos além de *E. edulis*, a espécie consumida era registrada, com todos os dados possíveis. Isso permitiu uma estimativa da importância relativa de *E. edulis* na dieta de cada frugívoro. Para esta avaliação, foram considerados apenas os dados colhidos em transecções<sup>4</sup> para evitar a tendenciosidade para *E. edulis*. Apesar disto, os dados obtidos não podem ser considerados como a dieta exclusiva da ave, já que há uma tendência em favorecer comportamentos de forrageio conspícuos e itens grandes e identificáveis (Remsen *et al.* 1993), além de subestimar a quantidade de insetos na dieta.

---

<sup>1</sup> Os termos foram mantidos em inglês devido a falta de padronização destes termos em português e procurando evitar a proliferação de diversos termos para o mesmo comportamento.

<sup>2</sup> No caso de aves que utilizam a técnica de *stalling* para captura de frutos, cada visita consistia da utilização de um indivíduo de *E. edulis*.

<sup>3</sup> O termo frugívoro é utilizado aqui para aves cuja dieta inclui uma parte substancial de frutos durante pelo menos alguma época do ano, ao invés de limitar-se a aves que se alimentam somente de frutos.

<sup>4</sup> Foram incluídos tanto os transectos efetuados durante a frutificação do palmitero como transectos relaizados em épocas onde os frutos de *Euterpe edulis* estavam ausentes.

Para uma comparação morfológica das aves, foi medida a largura do bico na base (*gape*) de dez indivíduos de cada espécie observada alimentando-se de frutos de *E. edulis*. Sempre que possível foram medidos espécimes provenientes de regiões próximas à área de estudo. Os exemplares foram obtidos do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

### **Experimentos de germinação**

Para avaliar o efeito da escarificação mecânica e da retirada na polpa na germinação de *Euterpe edulis* foram efetuados experimentos comparando as taxas de germinação entre frutos despolidos manualmente ( $n = 40$ ) e frutos com polpa ( $n = 50$ ) em caixas “Gerbox” com papel de filtro, mantidas úmidas em temperatura e luminosidade naturais. As sementes foram acompanhadas até 60 dias após o início do experimento. Também foram coletadas sementes de *E. edulis* em regurgitos e fezes de diversas espécies de aves. Estas sementes foram colocadas para germinar, mas devido ao pequeno número de sementes coletada para cada espécie, foram agrupadas para comparação com os dois grupos experimentais (despolidos manualmente e com polpa). Apenas sementes regurgitadas por *Bailloni* *bailloni* ( $n = 28$ ) foram comparadas separadamente.

## RESULTADOS

### Fenologia

Devido a possibilidade de *Euterpe edulis* emitir mais de uma inflorescência por período reprodutivo, pode ser constatada mais de uma fenofase ao mesmo tempo. Foi comum a presença de inflorescências simultaneamente com infrutescências maduras. Poucos indivíduos adultos na população não apresentaram flores e/ou frutos durante o ano todo. Geralmente os indivíduos que frutificaram mais cedo permaneceram de um a dois meses sem cachos. Apenas um indivíduo amostrado não floresceu em todo período de estudo. No final de 1991 alguns indivíduos não floresceram ou demoraram a apresentar os espádices. Provavelmente, algumas destas inflorescências eram compostas de flores exclusivamente masculinas (ver Reis *et al.* 1993).

A floração de *Euterpe edulis* ocorreu no verão (outubro-janeiro). Em 1990, os primeiros indivíduos floresceram de novembro a fevereiro (Figura 4a). Em 1991 houve presença de flores muito cedo em relação a 1990, iniciando em setembro (Figuras 4a e 4b) e terminando em dezembro. Quatro indivíduos que floresceram no final de 1991 tiveram suas inflorescências perdidas. A floração individual apresentou um padrão assíncrono, isto é, as inflorescências geralmente foram apresentadas em meses diferentes dentro de um mesmo indivíduo. Houve maior sincronia dentro da população em 1991 ( $d. p. = 0,772$ ,  $n = 19$ ) que em 1990 ( $d. p. = 1,218$ ,  $n = 20$ ). O número de indivíduos florescendo em cada mês não variou significativamente entre os anos de 1990 e 1991 (Kolmogorov-Smirnov:  $D = 0.091$   $p = 1,000$ ).

O pico de floração ocorreu em épocas diferentes nos dois anos de estudo. A maior quantidade de inflorescências ocorreu em janeiro para os frutos de 1991 e em novembro para os frutos de 1992 (Figuras 5a e 5b). O pico de inflorescências coincidiu com o de indivíduos florescendo nos dois anos de estudo. O número de inflorescências em cada mês não variou significativamente entre os anos de 1990 e 1991 (Kolmogorov-Smirnov:  $D = 0.167$ ,  $p = 0,985$ ).

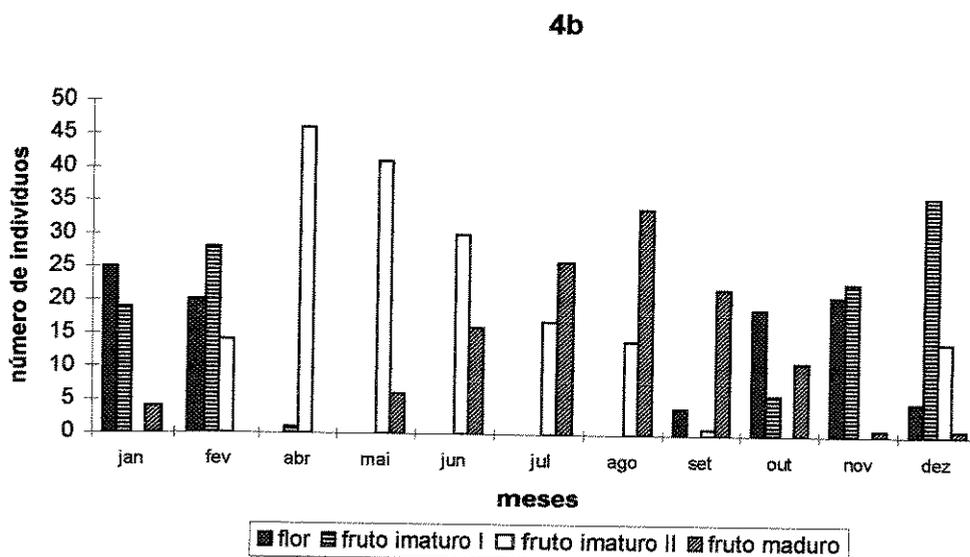
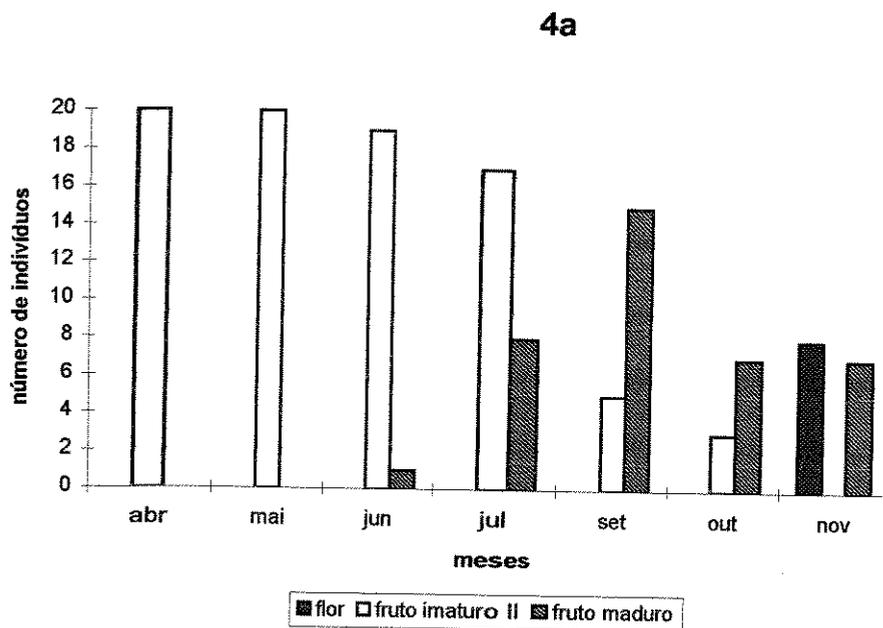
Os frutos imaturos permaneceram na palmeira em média 5,5 meses até amadurecer ( $d. p. = 1,620$   $n = 44$ ), mas algumas infrutescências levaram até nove meses para maturação. Alguns frutos foram consumidos enquanto imaturos. Geralmente as infrutescências amadureciam sincronicamente dentro de um indivíduo.

A frutificação ocorreu principalmente no inverno (maio-setembro), com pico em agosto-setembro (Figuras 4a e 4b). Em 1990 a frutificação iniciou em junho, com pico em setembro. Os primeiros indivíduos a apresentarem infrutescências maduras foram os situados na baixada, próximo a um riacho (indivíduos n<sup>os</sup> 43-50, ver apêndice). A taxa de permanência dos frutos variou bastante, sendo que alguns indivíduos apresentaram infrutescências sem frutos um mês após o amadurecimento, ao passo que outros permaneceram com frutos maduros durante quatro meses. As infrutescências que amadureceram nos dois primeiros meses (maio-junho) demoraram em média  $2,95 \pm 0,73$  meses para serem consumidas, ao passo que as que amadureceram em julho-agosto e setembro-outubro demoraram em média  $1,86 \pm 0,48$  e  $1,89 \pm 0,33$  meses, respectivamente. Entretanto, há uma variação espacial na taxa de remoção, sendo que indivíduos vizinhos tiveram taxas de remoção diferentes. Os primeiros indivíduos que foram considerados como árvore-focal em junho (mas não entraram na amostragem fenológica) apresentaram infrutescências sem frutos menos de um mês após seu amadurecimento. Em média a permanência de infrutescências maduras foi de  $2,31 \pm 0,87$  meses ( $n = 71$  - dados agrupados de 1990 e 1991). Em 1991, apenas entre fevereiro e maio não houve indivíduos com frutos maduros.

O número de indivíduos frutificando em cada mês não variou significativamente entre os anos de 1990 e 1991 (Kolmogorov-Smirnov:  $D = 0,100$ ,  $p = 1,000$ ), sendo a frutificação bastante assíncrona nos dois anos amostrados ( $d. p. = 1,25$   $n = 19$  para 1990 e  $d. p. = 1,361$   $n = 20$  para 1991).

## Medidas dos frutos

Os frutos de *Euterpe edulis* mediram  $12,5$  mm ( $\pm 0,962$ ,  $n = 155$ ) no seu diâmetro menor (máximo de  $14,1$  mm e mínimo de  $10,3$  mm) por  $13,2$  mm ( $\pm 1,013$ ,  $n = 155$ ) no seu diâmetro maior (máximo de  $14,9$  mm e mínimo de  $10,9$  mm). Houve diferença significativa entre as medidas entre frutos provenientes de um indivíduo pequeno (provavelmente a primeira frutificação) e os frutos das demais infrutescências em relação aos diâmetros menor e maior ( $p < 0,005$ ), e diferença entre duas infrutescências de diferentes indivíduos no diâmetro menor ( $p = 0,029$ ). Não houve diferença significativa entre frutos provenientes de infrutescências do mesmo indivíduo ( $p > 0,05$ ) e entre as demais.



**Figura 4** - Fenologia de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales, São Paulo. **a** - 1990 (n = 20 indivíduos); **b** - 1991 (n = 50 indivíduos).

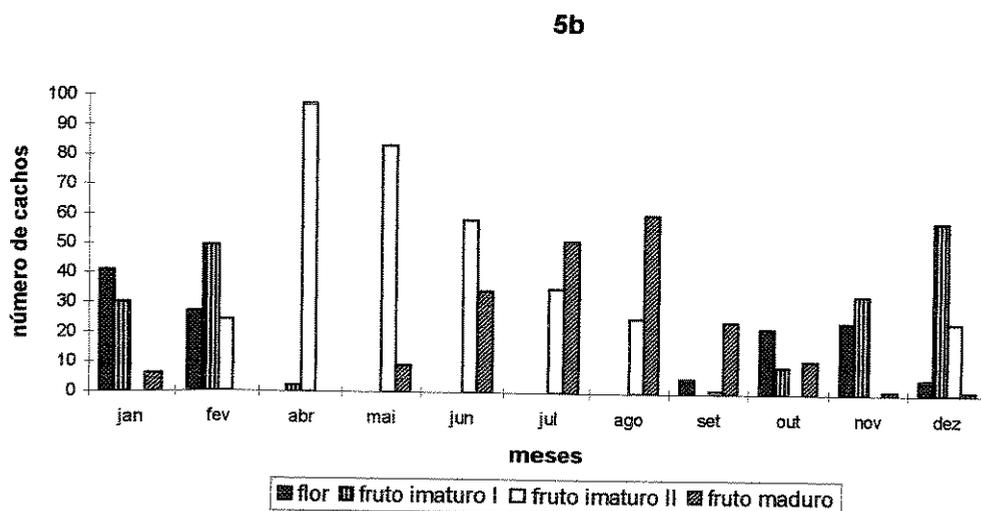
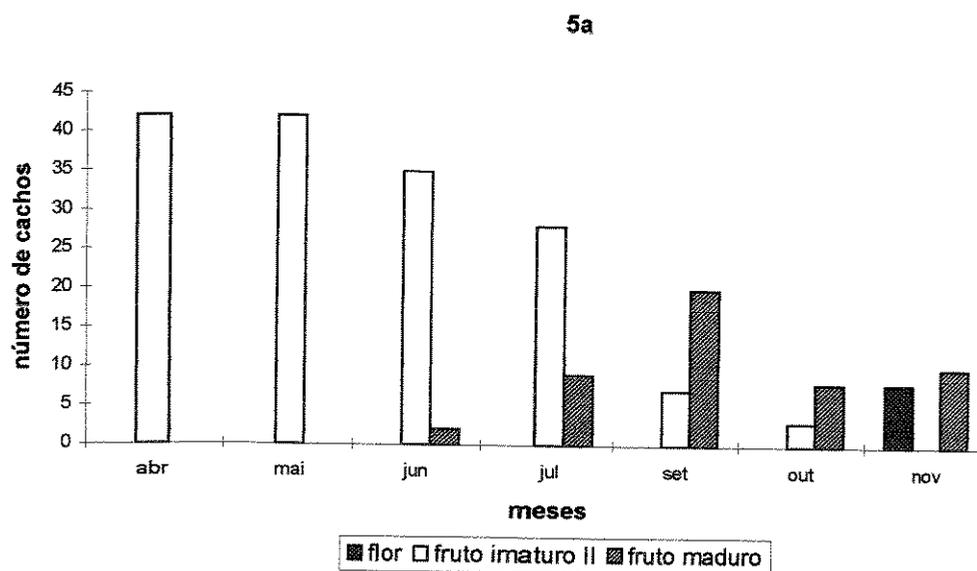
### Produção de frutos

As infrutescências produziram em média 88 espigas ( $\pm 20,18$ , n = 8), contendo em média 37,85 frutos cada ( $\pm 3,87$ , n = 80). Assim, o número médio de frutos por infrutescência foi de 3.330 ( $\pm 804,83$ , n = 8). Houve muita variação no número de frutos entre as infrutescências (tabela 1), principalmente devido à diferença na quantidade de espigas entre elas.

**Tabela 1 - Número de frutos por infrutescência de *Euterpe edulis*.**

Infrutescência	Espigas	Nº de frutos por espiga <sup>1</sup>	Total de frutos
1	117	32,2	3767,4
2	85	43,9	3731,5
3	91	37,9	3448,9
4	82	40,9	3353,8
5	112	40,9	4580,8
6	79	34,5	2725,5
7	86	37,1	3190,6
8	52	35,4	1840,8
<b>Média</b>	<b>88 (± 20,18)</b>	<b>37,85 (± 3,87)</b>	<b>3329,91 (± 804,83)</b>

<sup>1</sup>Número médio em 10 espigas



**Figura 5 - Produtividade de cachos de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales, São Paulo. a- 1990 (n = 20 indivíduos); b - 1991 (n = 50 indivíduos).**

O pico de produção de frutos coincidiu com o pico no número de indivíduos frutificando (setembro de 90 e agosto de 91 - Figuras 5a e 5b). O número de infrutescências maduras em cada mês não variou significativamente entre os anos de 1990 e 1991 (Kolmogorov-Smirnov:  $D = 0.200$ ,  $p = 0,962$ ).

## Observações das aves

### a) Árvore-focal

Foram registradas seis espécies de aves utilizando os frutos de *Euterpe edulis* durante 33 horas de árvore-focal nos meses de julho e agosto (Tabela 2). Todas essas espécies também foram registradas nas transecções. Foram realizadas mais cinco horas de árvore-focal no mês de setembro mas não foram computadas, pois nenhuma ave foi registrada. Não foram feitas amostras usando árvore-focal nos meses seguintes, já que tal método se mostrou ineficiente quando muitos indivíduos estavam frutificando simultaneamente.

*Lipaugus lanioides* e *Platycichla flavipes* foram responsáveis por 62,01% de todas as visitas à *Euterpe edulis* durante as observações focais. Geralmente as aves forragearam individualmente, sendo que seis das 29 visitas registradas foram realizadas por grupos de dois indivíduos: um casal de *Selenidera maculirostris* (três vezes), um casal de *P. flavipes* (duas vezes) e dois indivíduos de *Ramphastos dicolorus*. O número médio de frutos consumidos por visita foi 5,69. A espécie que mais consumiu frutos em uma única visita foi *Trogon viridis* (48 frutos), seguido de *S. maculirostris* (15 frutos) e *R. dicolorus* (12 frutos). As demais espécies consumiram entre um e três frutos por visita (Tabela 2).

O tempo médio de visita foi de 195,09 segundos ( $\pm 468,05$ ;  $n = 28$ ). A espécie que permaneceu mais tempo na infrutescência foi *Trogon viridis*, sendo que um indivíduo ficou durante 12 minutos comendo frutos a partir de um galho, consumindo 48 frutos no total, sempre forrageando em *stalling*. *Selenidera maculirostris*, apesar de forragear em duplas, revezava-se na infrutescência, enquanto outro indivíduo ficava observando. A visita de *Ramphastos dicolorus* foi curta, tendo havido influência do observador. *Platycichla flavipes* e *S. maculirostris* foram observadas regurgitando sementes durante as visitas. *Trogon viridis* também regurgitou durante as visitas, mas no poleiro do qual ele fazia seus *stallings*.

**Tabela 2** - Aves observadas utilizando frutos maduros de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales, 1989-1992 (Em 33 horas de árvore-focal)

ESPÉCIES	N	ni	ntf	nfv	duração	comportamento	largura do bico
<i>Lipaugus lanioides</i> (Cotingidae)	9	1	20	2,2 ± 2,5	48,17 ± 47,52	p, sw, s, r, h	18,59 ± 1,28
<i>Platycichla flavipes</i> (Turdidae)	9	1-2	18	2,0 ± 2,68	65,2 ± 33,67	p, s, h, sw, r	11,80 ± 0,72
<i>Turdus rufiventris</i> (Turdidae)	5	1	8	1,6 ± 0,89	30,0 ± 21,24	p, s, h	13,14 ± 0,97
<i>Selenidera maculirostris</i> (Ramphastidae)	3	2	30	10,0 ± 4,58	122,67 ± 34,44	p, r	24,57 ± 1,16
<i>Trogon viridis</i> (Trogonidae)	2	1	77	38,5 ± 51,6	450,5 ± 381,8	st, s	20,94 ± 1,43
<i>Ramphastos dicolorus</i> (Ramphastidae)	1	2	12	12	30,0	r	29,97 ± 1,06

N - número de visitas; ni - número de indivíduos por visita; ntf - número total de frutos consumidos; nfv- número médio de frutos consumidos por visita ± desvio padrão; duração - duração média da visita, em segundos ± desvio padrão; comportamento - comportamento segundo Moermond e Denslow (1985): s- *snatching*; st - *stalling*; r - *reaching*; hg - *hanging*; sw - *swooping*; h - *hovering*; p - *picking*; largura do bico: média em milímetros ± desvio padrão (n = 10).

Todas as aves observadas durante os focais engoliram os frutos. *Trogon viridis* foi a espécie que mais usou métodos de apanhar frutos em vôo (66,7% *stalling* e 33,3% de *snatching*), possuindo largura média do bico grande em relação ao tamanho do corpo (Moermond e Denslow 1985). *Lipaugus lanioides* também utilizou métodos de captura em vôo (34,8% do total), *S. maculirostris* e *R. dicolorus* apanharam todos os frutos enquanto pousados. Entre as aves observadas, apenas *Platycichla flavipes* possui largura média do bico menor que o tamanho médio do fruto de *Euterpe edulis* (12,5 X 13,2 mm). Aparentemente, isto não foi uma característica limitante para a utilização de frutos, pois foi uma das espécies com maior número de visitas, mesmo considerando que a espécie é migratória, sendo registrada na região do Carmo entre julho e fevereiro.

#### **b) Transecções**

Foram observadas 21 espécies de aves utilizando os frutos de *Euterpe edulis*, totalizando 86 visitas (Tabela 3) durante 330 horas de transecções. As espécies com maior número de visitas foram *Lipaugus lanioides* e *Platycichla flavipes*. Oito espécies (30,8% do total) tiveram apenas uma visita registrada. A maioria das aves utilizou frutos maduros que eram engolidos inteiros. *Pyrrhura frontalis* utilizou a polpa (mesocarpo) do fruto maduro, pegando o fruto com o bico e mandibulando com o auxílio de um dos pés, descartando o endocarpo e a semente sob a planta. Este psitacídeo desperdiçou muitos frutos, apanhando-os com o bico e tirando apenas um pequeno pedaço da polpa, deixando cair o restante sob a planta. *Pyrrhura frontalis* e *Brotogeris tirica* utilizaram frutos imaturos, consumindo apenas a semente com endocarpo pastoso, desprezando a polpa. *Orthogonys chloricterus* utilizou apenas a polpa do fruto maduro, bicando e tirando pedaços. A polpa de frutos imaturos (com endocarpo endurecido) foram utilizados por *Selenidera maculirostris*. Esta ave engolia e regurgitava o fruto repetidas vezes, até que a semente era eliminada limpa por regurgitação.

*Lipaugus lanioides* foi a espécie que visitou *Euterpe edulis* de maneira mais regular, utilizando frutos durante toda a estação de frutificação, com exceção de novembro. *Platycichla flavipes* também consumiu frutos de maneira regular a partir de julho, quando os primeiros indivíduos chegam à região do Carmo.

**Tabela 3** - Aves que utilizaram frutos de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales, 1989-1992. (Em 330 horas de transecções)

ESPÉCIES	N	pc	ni	ntf	nfv	compartamento	largura do bico	massa	status
<i>Lipaugus lanioides</i>	21	m	1	43	2,05 ± 1,59	r, sw, s, p, h, st	18,59 ± 1,28	75 g	R
<i>Platycichla flavipes</i>	11	m	1-2	26	2,3 ± 2,19	p, s, r, sw, hg	11,80 ± 0,72	65 g <sup>2</sup>	M
<i>Pyrrhura frontalis</i>	8	p, s	2 a 8	508	63,5 ± 65,75	r, hg, p	†	90 g <sup>2</sup>	D
<i>Selenidera maculirostris</i>	6	m, i	1-2	59	9,8 ± 9,36	p, r, s	24,57 ± 1,16	140 g	R
<i>Bailloniina bailloni</i>	6	m	2-6	54	9,0 ± 7,67	p, r	23,84 ± 0,82	340 g	R
<i>Trogon viridis</i>	6	m	1-2	22	3,6 ± 2,3	st	20,94 ± 1,43	90 g <sup>3</sup>	R
<i>Turdus albicollis</i>	4	m	1	6	1,5 ± 0,57	p, s, h	10,96 ± 0,88	70 g <sup>2</sup>	R
<i>Pipile jacutinga</i>	3	m	1-2	255	85,0 ± 77,8	p, r	19,30 ± 1,34	1,3 kg <sup>1</sup>	M
<i>Penelope obscura</i>	3	m	1-3	24	8,0	p, r	21,25 ± 1,41	1,2 kg <sup>1</sup>	R
<i>Procnias nudicollis</i>	3	m	1	6	2,0	p, h, st	22,86 ± 3,42	190 g <sup>2</sup>	M
<i>Turdus rufiventris</i>	3	m	1	6	2,0 ± 1,0	p	13,14 ± 0,97	80 g <sup>2</sup>	R
<i>Ramphastos dicolorus</i>	2	m	2-4	9	4,5 ± 2,12	r, p	29,97 ± 1,06	400 g <sup>2</sup>	R
<i>Myiodynamastes maculatus</i>	2	m	1	4	2,0	h	15,74 ± 0,90	45 g <sup>2</sup>	M
<i>Brotogeris tirica</i>	1	s	2	12	12,0	p, r	†	65 g <sup>3</sup>	D
<i>Ramphastos vitellinus</i>	1	m	2	5	5,0	p	31,08 ± 1,59	370 g <sup>3</sup>	M
<i>Pyroderus scutatus</i>	1	m	1	4	4,0	p	28,99 ± 3,19	390 g <sup>2</sup>	D
<i>Carpornis cucullatus</i>	1	m	1	3	3,0	sw	15,52 ± 0,9	75 g <sup>2</sup>	M?
<i>Tityra cayana</i>	1	m	1	2	2,0	r, hg	17,82 ± 1,61	85 g <sup>2</sup>	M
<i>Celeus flavescens</i>	1	m	1	2	2,0	hg	13,50 ± 0,85	160 g <sup>2</sup>	R
<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	1	m	1	1	1,0	p	20,54 ± 3,73	140 g <sup>2</sup>	R
<i>Orthogonyx chloricterus</i>	1	p	1	1	1,0	p	7,36 ± 0,35 <sup>a</sup>	40 g <sup>a</sup>	R

N - número de visitas; pc - parte comida; m - fruto maduro, i - fruto imaturo, p - polpa, s - semente imatura; ni - número de indivíduos por visita; ntf - número total de frutos consumidos; nfv - número médio de frutos comidos por visita ± desvio padrão; comportamento - comportamento segundo Moermond e Denslow (1985): s - *snatching*; st - *stalling*; r - *reaching*; hg - *hanging*; r - *reaching*; hg - *hanging*; h - *hovering*; p - *picking*; largura do bico: média em milímetros ± desvio padrão (n = 10, exceto<sup>a</sup> n = 8 - inclui dados de Rodrigues 1991). † - devido a seu comportamento como predadora de sementes, não foram tomadas medidas; massa - dados de <sup>1</sup>Sick 1986, <sup>2</sup>Belton 1994 e <sup>3</sup>Terborgh *et al.* 1990; status - R - residente; M - migratório; D - desconhecido.

O número de indivíduos utilizando os frutos por visita geralmente foi de um a dois, sendo que *Pyrrhura frontalis*, *Brotogeris tirica*, *Bailloni bailloni* e *Ramphastos dicolorus* forragearam em bandos. *Pipile jacutinga* foi a espécie que mais consumiu frutos numa única visita (140 frutos). A espécie que mais utilizou frutos foi *Pyrrhura frontalis* (508 frutos), sendo que juntamente com *Pipile jacutinga* foram responsáveis por 73,6% dos frutos consumidos.

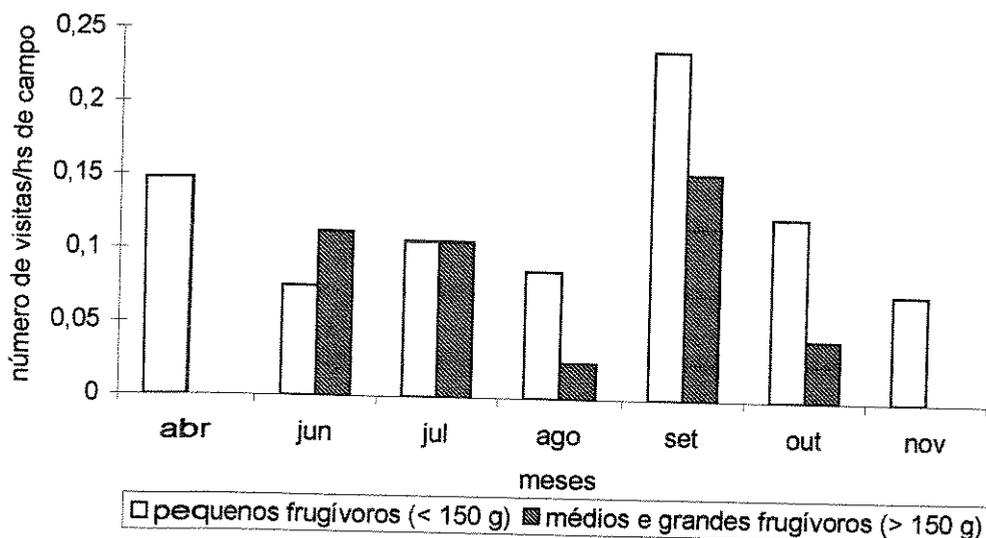
Somente três espécies usaram exclusivamente métodos de apanhar frutos em vôo. *Trogon viridis* utilizou apenas *stalling* para captura de frutos, ao passo que *Carpornis cucullatus* usou apenas *swooping*. *Myiodynastes maculatus* utilizou apenas *hovering* para apanhar frutos de *E. edulis*. Todas estas espécies possuem a largura do bico maior que a média do tamanho do fruto de *Euterpe edulis*, isto é, 12,5 X 13,2 mm (Tabela 3).

A grande maioria dos frutos foi apanhada em poleiros, sendo que a grande quantidade de frutos consumida por *P. frontalis* e *P. jacutinga* foi responsável por este padrão. Apenas *P. frontalis*, *Tityra cayana* e *Celeus flavescens* apanharam frutos através de *hanging*.

As espécies com largura do bico menor que a média do tamanho do fruto de *E. edulis* consumiram frutos engolindo-os inteiros (*Platycichla flavipes* e *Turdus albicollis*), com exceção dos psitacídeos e de *Orthogonys chloricterus*. Apesar desta limitação morfológica, tanto *P. flavipes* quanto *T. albicollis* capturaram frutos em vôo.

Entre as espécies observadas, sete eram migratórias (um terço do total) sendo responsáveis por 24,4% das visitas (Tabela 3). *Platycichla flavipes* foi registrada no Carmo entre julho e fevereiro, *Procnias nudicollis* entre agosto e fevereiro, *Myiodynastes maculatus* entre setembro e janeiro e *Tityra cayana* entre setembro e abril. *Ramphastos vitellinus* foi registrado apenas em julho de 1990. *Pipile jacutinga*, apesar de ser considerada migrante altitudinal, foi registrada esporadicamente, sem um padrão sazonal aparente.

O pico de visitação foi registrado em setembro, tanto para frugívoros pequenos quanto para médios e grandes. O número de visitas de frugívoros pequenos foi mais constante que o de frugívoros maiores que 150 g, que apresentaram uma queda na procura de frutos após setembro (Figura 8). No início e no fim da frutificação apenas frugívoros pequenos foram observados visitando infrutescências.



**Figura 8** - Distribuição dos registros de utilização de frutos de *Euterpe edulis* por aves (dados de transecções). A divisão em pequenos e médios/grandes frugívoros baseou-se nos pesos citados em Sick (1986), Terborgh *et al.* (1990) e Belton (1994).

Foram observadas apenas dez interações agonísticas entre frugívoros que visitaram *Euterpe edulis* (tabela 5), sendo sete agressões entre indivíduos da mesma espécie. Com exceção de *Lipaugus lanioides*, todas as demais espécies envolvidas em encontros agonísticos não apresentam comportamento territorial.

Além das aves, foi observada a predação de sementes de *E. edulis* por *Sciurus ingrami* (Rodentia, Sciuridae) em cinco ocasiões. Além do endosperma, este esquilo consumiu também a polpa, forrageando solitário (4 visitas) ou em pares (1 visita). O número de frutos consumido foi de 23 frutos em uma visita de 3½ minutos e cinco frutos em 40 segundos. Em uma ocasião, apanhou frutos no chão. Não foi observado comportamento de armazenamento de frutos.

**Tabela 5** - Encontros agonísticos entre aves visitando *Euterpe edulis*.

Espécie agressora	Espécie agredida <sup>1</sup>			
	<i>Tv</i>	<i>Ll</i>	<i>Pf</i>	<i>Sm</i>
<i>Trogon viridis</i>	1			
<i>Selenidera maculirostris</i>	1			1
<i>Lipaugus lanioides</i>		3		
<i>Platycichla flavipes</i>		1	2	
<i>Turdus rufiventris</i>			1	

<sup>1</sup>Tv - *Trogon viridis*, Ll - *Lipaugus lanioides*; Pf - *Platycichla flavipes*; Sm - *Selenidera maculirostris*

### c) Outros frutos utilizados pelos frugívoros

Para as mesmas espécies de aves que visitaram os frutos de *Euterpe edulis* (com exceção de *Baryphthengus ruficapillus*, *Celeus flavescens* e *Orthogonys chloricterus*) foram também registradas, durante 750 horas de transecções, 281 visitas a frutos de outras espécies de plantas, totalizando 359 observações de frugivoria. Frutos de *E. edulis* corresponderam a 21,7% do total. Outras espécies também presentes na dieta de aves frugívoras foram *Virola oleifera* (Myristicaceae) com 12,3% das observações, diversas Lauráceas (9,75%) e *Cecropia glazioui* (Cecropiaceae) com 7,8% (Tabela 6). Algumas espécies utilizaram um grande número de espécies de frutos (p. ex. *Lipaugus lanioides* com 22 espécies e *Trogon viridis* com 21 espécies), enquanto que outras incluíram poucas espécies (p. ex. *Platycichla flavipes* e *Procnias nudicollis* com 4 espécies cada) (Tabela 6). A proporção de *E. edulis* na dieta variou de 69% (*Platycichla flavipes*) a 3,7% (*Brotogeris tirica*). Entretanto, estas proporções não podem ser consideradas como representando de fato a dieta, já que há tendência em superestimar a proporção de *E. edulis* na sua composição, assim como plantas com maior visibilidade da copa, como *Virola oleifera* e *Cecropia glazioui*.

**Tabela 6** - Número de visitas de espécies de aves, que utilizaram os frutos de *Euterpe edulis*, a outras espécies de árvores (total de 750 h de transectos).

ESPÉCIES	<i>Euterpe edulis</i>	<i>Virola oleifera</i>	Lauraceae	<i>Cecropia glaziovii</i>	<i>Ficus</i> spp.	Myrtaceae	Melastomataceae	Outras (n = 42 spp.)
<i>Penelope obscura</i>	3		1		1	3		
<i>Pipile jacutinga</i>	3			2				5
<i>Pyrrhura frontalis</i>	8		1	2	10	1	1	16
<i>Brotogeris tirica</i>	1	1	3	11	3	2	1	7
<i>Trogon viridis</i>	6	8	5	3	4	9	4	11
<i>Selenidera maculirostris</i>	6	3	1	5				1
<i>Baillonius bailloni</i>	6	5	5		1	3	3	16
<i>Ramphastos dicolorus</i>	2	11		1		1		10
<i>Lipaugus lanioides</i>	20	8	3	2	4	2	3	16
<i>Tityra cayana</i>	1	4	5	1				8
<i>Carpornis cucullatus</i>	1		1				4	1
<i>Procnias nudicollis</i>	3	4	1					1
<i>Pyroderus scutatus</i>	1					1		1
<i>Myiodynastes maculatus</i>	1		7	1		1		8
<i>Platycichla flavipes</i>	11		2			1		
<i>Turdus albicollis</i>	4				1			4
<i>Turdus rufiventris</i>	2							7

## Experimentos de germinação

A germinação<sup>5</sup> de sementes com polpa não foi menor que o de sementes despolpadas manualmente ( $\chi^2 = 0,809$ , g. l. = 1,  $p > 0,25$ ,  $n = 90$ ). Entre as sementes com polpa, 30 germinaram em 45 dias e 42 em 60 dias, sendo que as oito sementes restantes foram atacadas por fungos. Quarenta sementes despolpadas manualmente apresentaram 92,5% de germinação em sessenta dias. (Tabela 7)

Sementes com polpa tiveram taxa de germinação semelhantes às sementes regurgitadas por aves ( $\chi^2 = 0,9$ , g. l. = 1,  $p > 0,25$ ). Sementes provenientes de regurgitos de cracídeos ( $n = 13$ ) tiveram 61,5% de germinação em 30 dias e 100% em 60 dias, mas não foram comparadas devido ao pequeno tamanho da amostra. Sementes em regurgitos de *Bailloni* *bailloni* também apresentaram altas taxas de germinação: 85,7% das 28 sementes encontradas germinaram em 45 dias, e 96,4% das sementes germinaram em 60 dias, sendo significativamente diferentes de sementes com polpa ( $\chi^2 = 4,147$ , g. l. = 1,  $p < 0,05$ ). Sementes encontradas em regurgitos de *Selenidera maculirostris* fungaram e não germinaram ( $n = 4$ ). (Tabela 7).

**Tabela 7** - Taxa de germinação de sementes de *Euterpe edulis*. Os dados são cumulativos (porcentagem entre parênteses).

Fonte	n	30 dias	45 dias	60 dias	não germinaram
Fezes de Cracídeo	13	8 (61,5)	13 (100)	13 (100)	0
Regurgito de <i>B. bailloni</i>	28	3 (10,7)	24 (85,7)	27 (96,4)	1 (3,6)
Regurgito de <i>S. maculirostris</i>	4	0	1 (25)	1 (25)	3 (75)
Sementes com polpa	50	2 (4)	30 (60)	42 (84)	8 (16)
Sementes despolpadas	40	4 (10)	27 (67,5)	37 (92,5)	3 (7,5%)

<sup>5</sup>Foi considerada a protusão do botão germinativo como o início da germinação.

## DISCUSSÃO

### Fenologia e produção de frutos

Os padrões de fenologia reprodutiva das plantas podem ser influenciados por fatores abióticos e bióticos. Os fatores abióticos estão geralmente relacionados com o clima e incluem épocas favoráveis à dispersão de frutos anemocóricos (Morellato e Leitão-Filho 1992), condições edáficas adequadas ao estabelecimento da semente (Smythe 1970), além de outras restrições fisiológicas que podem moldar os padrões sazonais de reprodução (Frankie *et al.* 1974). Entre os fatores bióticos estão a disponibilidade de polinizadores e dispersores (incluindo a competição intra- e interespecífica por estes mutualistas) (Smythe 1970, Fleming 1979, Thompson e Willson 1979), a pressão seletiva de predadores de sementes (Janzen 1971) e de patógenos (Herrera 1986). Estes fatores podem exercer pressões seletivas nos padrões de floração e frutificação das plantas. Diversos autores salientam a influência de dispersores potenciais na sazonalidade de frutificação de comunidades tropicais (Smythe 1970, Levey 1988, Morellato e Leitão-Filho 1992), apesar de outros autores não encontrarem evidências disto (Gautier-Hion *et al.* 1985).

A fenologia reprodutiva da população de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales mostrou certa variação nos padrões reprodutivos. A floração foi sincrônica dentro da população, sendo que em 1991 foi mais restrita, quando comparada com as espécies de palmeiras estudadas por De Steven *et al.* (1987). Entretanto, a época de floração variou bastante entre os dois anos amostrados. Os estímulos que desencadeiam a floração das plantas devem ser sutis nas florestas úmidas tropicais (Terborgh 1986a, Tutin e Fernandez 1993), como por exemplo queda na temperatura média noturna, noites menos úmidas ou seca abrupta no meio da estação chuvosa (Frankie *et al.* 1974). O ano de 1991 foi o mais úmido no período 1947-1993 (1.557 mm - dados da Estação do Instituto Agrônomo de Capão Bonito), apesar da estiagem acentuada em julho (15,5 mm contra média de 57,6 mm para o mês). Esta seca atípica pode ter desencadeado a floração precoce neste ano, porém o período amostrado é curto para que seja possível identificar os fatores que estimulam a floração de *E. edulis*.

A floração dentro de um mesmo indivíduo de *E. edulis* foi assincrônica. A quantidade de energia alocada para a reprodução é limitada por fatores como luminosidade, disponibilidade de água, nutrientes e herbivoria, podendo influir no número de inflorescências produzidas pelo indivíduo (Primack 1985, Watkinson 1986). Também é possível que a estratégia de não exibir inflorescências sincrônicas dentro do mesmo indivíduo seja uma maneira de evitar competição por polinizadores (Primack 1985).

A frutificação dos palmiteiros apresentou um padrão assincrônico dentro da população, tendo índices altos de desvio padrão quando comparados com a amostragem de De Steven *et al.* (1987). Deste modo, a disponibilidade de frutos de palmiteiro dentro da população foi longa. *Euterpe edulis* frutificou no Carmo durante o inverno, quando a disponibilidade de frutos ornitocóricos na área é menor (Pizo 1994<sup>6</sup>). A chegada de migrantes durante os meses de agosto e setembro aumenta a quantidade de dispersores potenciais desta palmeira, coincidindo com o pico de frutificação e a maior disponibilidade de frutos. A dispersão e estabelecimento das sementes ocorrem durante o período mais seco do ano, mas isso não deve exercer grande influência na sua fenologia, já que as sementes desta palmeira apresentam dormência de até 15 meses, com grande variação no período germinativo dentro da população (Reis *et al.* 1992, Reis 1995). A pressão exercida pela maior disponibilidade de frugívoros pode moldar o padrão de frutificação de algumas populações de plantas (Thompson e Willson 1979). Entretanto, esta força seletiva em *E. edulis* provavelmente sofre grande diluição devido às variações anual e a geográfica (altitudinal e latitudinal) na fenologia. A comunidade de plantas ornitocóricas do PEI também deve responder à variação na abundância de dispersores potenciais (bem como em outros fatores), tornando a seleção de caracteres fenológicos diluída e complexa.

*Euterpe edulis* pode ser considerada, na área de estudo, uma espécie com padrão populacional assincrônico de frutificação, sendo a floração variável anualmente, provavelmente devido à influência da pluviosidade e/ou temperatura. A diferença nos padrões fenológicos de floração e frutificação também foi observada em um conjunto de 16 espécies de palmeiras no Panamá (De Steven *et al.* 1987), onde a frutificação é mais restrita, ocorrendo em períodos mais curtos e com alta constância sazonal, tendendo a frutificar no início da estação seca. O ritmo irregular da fenologia reprodutiva de certas

---

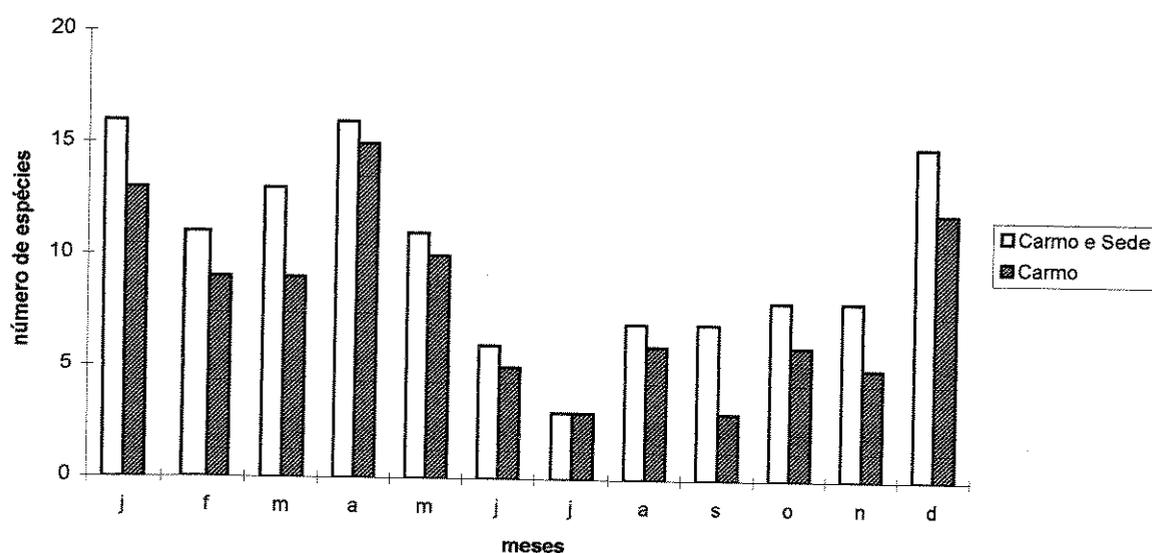
<sup>6</sup> Pizo (1994) baseia-se em observações de 41 espécies ornitocóricas das regiões do Carmo e Sede. No Carmo devem existir mais de 100 espécies de plantas com frutos ornitocóricos, de modo que a amostragem é pequena e ignora muitas espécies com populações pequenas e/ou com períodos de frutificação rápidos. Portanto, as generalizações devem ser tomadas com restrição.

palmeiras pode ser devido à fatores exógenos e endógenos de difícil mensuração (Sist 1989). Reitz *et al.* (1983) assinalam que indivíduos de *E. edulis* mais isolados e desprotegidos da mata possuem um período de frutificação mais curto (cerca de quatro meses), ao passo que nas consorciações há um retardamento na frutificação e aumento no tempo de disponibilidade de frutos. Reis (1995) observou grande variação individual no ritmo de floração e frutificação.

A maturação dos frutos ocorre sincronicamente dentro do indivíduo em *Euterpe edulis*, mesmo quando originados de inflorescências com diferentes idades. A grande disponibilidade de frutos simultaneamente pode gerar saciação de dispersores (ver Gorchov 1988). Entretanto, a taxa de remoção deve aumentar consideravelmente quando a abundância de dispersores é grande e os frutos possuem a capacidade de persistirem por mais tempo disponíveis. Além disso, a grande quantidade de frutos dispostos em infrutescências serve como chamariz para frugívoros, principalmente considerando que a maioria destes pode ser nômade (Gorchov 1988).

Os indivíduos de *Euterpe edulis* que frutificam durante o inverno provavelmente são submetidos a maior competição intra-específica (e possivelmente maior taxa de predação de sementes) que os primeiros a frutificar, já que a maioria da população frutifica durante esta época. Entretanto a maior competição intra-específica é compensada pela grande quantidade de frugívoros que se alimentam de seus frutos e pela baixa competição interespecífica. Os indivíduos que frutificam mais cedo na população (fim do verão) têm maior possibilidade de enfrentar competição interespecífica por dispersores que os indivíduos que frutificam no inverno, já que há maior disponibilidade de frutos de outras espécies (Figura 9). Esses indivíduos precoces podem ter taxas de remoção menores, mas possuem maior chance de serem dispersos longe de um indivíduo da mesma espécie [como hipotetizado por Gorchov (1988) para *Amelanchier arborea*]. A disponibilidade de frutos ornitocóricos em abril e maio (meses em que os primeiros indivíduos de *E. edulis* frutificaram) é alta (Figura 9). Deste modo, a competição por dispersores não está restrita às interações intraguilda, mas também à comunidade inteira. O “ambiente de dispersão” é a possível causa de diferenças nas taxas de remoção entre plantas coespecíficas vizinhas (Howe e Estabrook 1977, Manasse e Howe 1983), sendo que Thébaud e Debussche (1992) sugerem que a estrutura da vegetação determinam as rotas de locomoção preferidas pelas aves frugívoras, influenciando a taxa de remoção individual das plantas. (Gorchov 1988).

De acordo com Wheelwright (1985a), os primeiros indivíduos de uma espécie a produzirem frutos maduros frequentemente atraem maior número de frugívoros, sendo que esta frequência diminui assim que os demais indivíduos da população frutificam. Deve ser vantajoso para um indivíduo frutificar antes da maioria da população, pois suas sementes tem maior probabilidade de serem depositadas sob árvores de outras espécies, aumentando a chance de sobrevivência (Manasse e Howe 1983, Wheelwright 1985a). Entretanto, para *Euterpe edulis* há variação nos diferentes fatores que influem na taxa de dispersão durante a longa estação de frutificação.



**Figura 9** - Disponibilidade de 41 espécies de frutos ornitocóricos ao longo do ano no Parque Estadual Intervales, São Paulo, (regiões do Carmo e Sede), excluídas as espécies de *Ficus* spp. e Melastomataceae de sub-bosque. Baseado em Pizo (1994).

A produção de frutos por *Euterpe edulis* é abundante, sendo que algumas infrutescências podem ter cerca de 4.500 frutos. Considerando que a maioria dos indivíduos apresenta duas infrutescências por ano, uma planta produz em média cerca de 6.600 frutos por ano. Reitz *et al.* (1983) já haviam assinalado a alta produtividade de frutos do palmitreiro, sendo que um indivíduo em condições favoráveis pode produzir até 10.000 frutos, o equivalente a 6-8 kg/ano. Plantas que produzem grande quantidade de frutos podem ter maiores taxas de remoção de sementes por aves às custas de gasto com mamíferos predadores (Howe e De Steven 1979) e frugívoros “desperdiçadores” (Howe

1980). Infrutescências com grande quantidade de frutos brilhantes podem exercer efeito atrativo sobre aves frugívoras, mas também diminuem a proporção de frutos consumidos por dia (Murray 1987). Entretanto, os frutos que permanecem na planta por um tempo maior (como em *E. edulis*) podem ser removidos subsequenteemente, atenuando o efeito negativo da diminuição da taxa de remoção diária. *Euterpe edulis* pode ser favorecida nesta estratégia de alta produção de frutos por frutificar em uma época de relativa escassez de frutos no PEI (Figura 9 - Pizo 1994). Assim, o efeito de atração de dispersores efetivos durante a época de baixa disponibilidade de alimento pode compensar a predação de frutos de *E. edulis* por *Sciurus ingrami* e o desperdício por parte dos psitacídeos e outras aves visitantes, permitindo que vários indivíduos frutifiquem simultaneamente.

Indivíduos que produzem grandes quantidades de frutos provavelmente são evitados por dispersores, já que a grande quantidade de frugívoros alimentando-se em um determinado local tem maior probabilidade de atrair predadores de aves (Foster 1990). Entretanto, frugívoros que utilizam indivíduos mais férteis reduzem a probabilidade de encontrar poucos frutos disponíveis (e diminuem a chance de encontros agonísticos) (Howe e Vande Kerckhove 1979). A grande quantidade de frugívoros utilizando simultaneamente um mesmo recurso pode diminuir a probabilidade de um indivíduo ser predado (Foster 1990), criando os efeitos de confusão do predador e da “manada egoísta” (Hamilton 1971). Deste modo, a produção de frutos em plantas tropicais sofre pressões antagônicas, que mascaram influências de dispersores e predadores no seu sucesso reprodutivo.

O tamanho do fruto de *Euterpe edulis* foi bastante variável, tanto entre infrutescências como entre indivíduos. Herrera (1981a) observou variação no tamanho e quantidade de sementes de *Smilax aspera* (Liliaceae) provavelmente gerada por competição por dispersores. Indivíduos que frutificam durante épocas de abundância de alimento tendem a produzir frutos com maior quantidade de polpa em relação a semente, sendo que ocorre o oposto durante períodos de falta de frutos e chegada de frugívoros migrantes. É preciso verificar se há variação no tamanho do fruto e na proporção polpa:semente em *E. edulis* conforme a disponibilidade de frugívoros e/ou a abundância de frutos na comunidade, e se essa variação ocorre em populações de diferentes altitudes.



## Frugivoria em *Euterpe edulis*

A família Arecaceae está entre as três mais importantes para frugívoros especialistas (Snow 1981). Entretanto, estudos sobre frugivoria e dispersão de sementes de palmeiras são escassos, sendo a maioria compostos por dados coletados oportunisticamente (Zona e Henderson 1989). Dransfield (1981, *apud* Zona e Henderson 1989) concluiu que palmeiras, em sua maioria, tem pouca capacidade de dispersão, ao passo que Janzen e Martin (1982) consideraram certas palmeiras (especialmente aquelas cujas sementes são grandes) como espécies anacrônicas do ponto de vista da dispersão, sendo dispersas pelos grandes mamíferos do Pleistoceno. Pijl (1969) considera *Euterpe* representante da transição entre sinzoocoria e endozoocoria.

### Número de espécies que utilizaram os frutos de *Euterpe edulis*

O número de espécies que se alimentaram dos frutos de *Euterpe edulis* foi grande (considerando o tamanho do fruto e a pequena relação polpa:semente), principalmente quando comparado aos resultados de Wheelwright (1985b) para árvores da Costa Rica (principalmente Lauraceae). Num levantamento sobre o número de dispersores de sementes ariladas, Pizo (1994) encontrou apenas duas espécies de frutos com diâmetro maior que 10 mm, cujo número de visitantes ultrapassa 20 espécies. No seu estudo com *Cabralea canjerana* (Meliaceae) no PEI, Pizo (1994) observou 35 espécies de aves (excluindo psitacídeos predadores de sementes) utilizando os diásporos desta planta como alimento.

O número de visitantes a *Euterpe edulis* relatado em outros estudos é bem menor que o presente estudo (Tabela 8). Matos e Aleixo (1993) registraram sete espécies de aves utilizando os frutos de *E. edulis* na Mata de Santa Genebra, Campinas (São Paulo), sendo *Turdus nigriceps* a espécie mais frequente. É preciso considerar, entretanto, que a presença de *E. edulis* na Mata de Santa Genebra é agrupada e restrita à região mais úmida, e que a avifauna da área está empobrecida (Aleixo e Vielliard, no prelo). Zimmermann (1993) estudou a dispersão de sementes de *E. edulis* em matas secundárias da região de Blumenau, Santa Catarina, entre 1990 e 1993, e registrou 17 espécies de aves utilizando seus frutos, sendo que apenas oito destas espécies engolem os frutos inteiros, sendo notável a presença de espécies onívoras e generalistas (*sensu* McKey 1975), como *Pitangus sulphuratus* e

*Tyrannus melancholicus*. Em Blumenau, *Myiodynastes maculatus* apenas retirou pedaços do fruto, não ingerindo o fruto inteiro como observado no PEL. É muito provável que em áreas alteradas, particularmente reservas de pequeno tamanho, o conjunto de frugívoros visitantes seja menor que em áreas intactas, mesmo que onívoros (ou frugívoros oportunistas) de áreas abertas estejam presentes (Pizo 1994).

**Tabela 8** - Espécies de aves que foram observadas visitando *Euterpe edulis* em outros estudos.

Zimmermann (1993)	Matos e Aleixo (1993)
<i>Ortalis squamata</i> (Cracidae)	<i>Penelope superciliaris</i> (Cracidae)
<i>Pyrrhura frontalis</i> (Psittacidae)*	<i>Turdus rufiventris</i> (Turdidae)*
<i>Brotogeris tirica</i> (Psittacidae)*	<i>Turdus amaurochalinus</i> (Turdidae)
<i>Pitangus sulfuratus</i> (Tyrannidae)	<i>Turdus albicollis</i> (Turdidae)*
<i>Myiodynastes maculatus</i> (Tyrannidae)*	<i>Turdus leucomelas</i> (Turdidae)
<i>Tyrannus melancholicus</i> (Tyrannidae)	<i>Turdus nigriceps</i> (Turdidae)
<i>Elaenia flavogaster</i> (Tyrannidae)	<i>Saltator similis</i> (Fringillidae)
<i>Turdus rufiventris</i> (Turdidae)*	
<i>Turdus amaurochalinus</i> (Turdidae)	
<i>Turdus albicollis</i> (Turdidae)*	
<i>Platycichla flavipes</i> (Turdidae)*	
<i>Thraupis sayaca</i> (Thraupidae)	
<i>Thraupis palmarum</i> (Thraupidae)	
<i>Tangara seledon</i> (Thraupidae)	
<i>Tangara cyanocephala</i> (Thraupidae)	
<i>Euphonia pectoralis</i> (Thraupidae)	
<i>Tachyphonus coronatus</i> (Thraupidae)	

\* - espécies em comum com o presente estudo

O grande número de espécies utilizando os frutos de *E. edulis* pode ser devido a vários fatores, entre eles a “estratégia fenológica” de produzir frutos durante o período de menor disponibilidade de alimento, além da abundância de indivíduos e a grande produção de frutos atropurpúreos agregados em infrutescências de *E. edulis*, que também devem ser consideradas como promotoras da grande assembléia de visitantes.

## O papel dos visitantes

Vários estudos mostram que apenas algumas espécies de aves frugívoras de um conjunto visitante são realmente importantes para uma dada espécie de planta (p. ex. Howe 1977, McDiarmid *et al.* 1977, Howe e De Steven 1979, Howe 1980, Foster 1987), sendo que grande parte das espécies de aves é responsável por poucas visitas. Quanto maior o número de visitas, maiores as chances de sucesso reprodutivo da planta (Schupp 1993). Entretanto, a efetividade da dispersão está vinculada a uma série de características envolvidas na interação frugívoro-planta, tais como o modo de apanhar os frutos (Foster 1987, Levey 1987, Moermond e Denslow 1985), o tratamento dado às sementes no tubo digestivo (Courtney e Sallabanks 1992, Levey 1987) e também quanto ao espectro de deposição de sementes (*seed shadow*) (Fleming e Heithaus 1981, Izhaki *et al.* 1991), além da previsibilidade no tempo e espaço de microhabitats favoráveis à germinação de sementes (alelopatia, ocorrência de clareiras futuras, competição entre raízes, densidade de predadores de sementes) (Wheelwright 1989).

*Lipaugus lanioides* parece ser a espécie mais importante para a dispersão de *Euterpe edulis* no PEI, devido às suas características de bom dispersor, tais como o curto tempo de permanência na infrutescência, seu comportamento “medroso” (*sensu* Howe 1979) e sua preferência pelo sub-bosque da mata mais densa. Durante a época reprodutiva, machos de *L. lanioides* formam *leks* para a atração de fêmeas. Aves que formam *leks* tendem a permanecer nas infrutescências por períodos mais curtos que espécies monogâmicas, já que estão envolvidos na defesa de suas arenas de apresentação e na atração e corte das fêmeas (Pratt e Stiles 1983). Entretanto, o comportamento de defesa de recurso pode ser negativo para a planta, já que impede a chegada de outros dispersores potenciais (Pratt 1984, Snow e Snow 1984).

*Euterpe edulis* foi a espécie mais consumida por *Lipaugus lanioides*, representando 32,7% do total de visitas a árvores com frutos (22 espécies registradas). A relação de *L. lanioides* com *E. edulis* já havia sido assinalada por Collar *et al.* (1992) e Tobias *et al.* (1993), que sugeriram que a preservação dos palmitais seria fundamental para a sobrevivência desta ave, além de outras espécies ameaçadas. Porém *Lipaugus lanioides* não parece ser um frugívoro especialista no sentido de McKey (1975) (e também de Snow 1981; Howe e Estabrook 1977), pois utiliza boa quantidade de insetos (observação pessoal).

*Platycichla flavipes* possui algumas características negativas para a efetividade da dispersão, associadas principalmente ao seu tempo de permanência na planta, sendo que um indivíduo ficou 35 minutos e meio sobre a infrutescência durante uma observação nas transecções. Foi observada muitas vezes a regurgitação de sementes de *E. edulis* enquanto a ave ainda estava na infrutescência. Pratt e Stiles (1983) sugerem que certas aves podem permanecer mais tempo na infrutescência [modificando o Modelo III proposto por Howe (1979)] por apresentarem características crípticas que diminuem sua chance de predação. Os machos de *P. flavipes* são escuros, podendo se confundir com a infrutescência madura de *E. edulis*. Além disso, *P. flavipes* defende o recurso, impedindo a chegada de outros dispersores potenciais, sendo que este comportamento já foi observado em outras espécies de turdídeos (Pratt 1984, Snow e Snow 1984). Este comportamento agressivo (que não parece estar associado à defesa de território de alimentação, mas sim ao acesso a frutos de uma dada planta) já foi observado anteriormente em outras espécies (Pratt 1984). No caso de *E. edulis*, outras características individuais da planta provavelmente estão associadas ao comportamento agressivo (como melhor local para vigilância, rotas de bandos) já que seus frutos são recurso abundante.

O fato do tamanho médio dos frutos de *Euterpe edulis* ser levemente maior que a largura do bico de *Platycichla flavipes* indica que esta espécie deve selecionar frutos de menor tamanho, o que poderia explicar o maior tempo de permanência na infrutescência. Courtney e Sallabanks (1992) observam que *Turdus migratorius* seleciona frutos com maior proporção polpa:semente. Howe e Vande Kerckhove (1979) observaram que aves selecionam indivíduos de *Virola surinamensis* (Myristicaceae) com frutos menores, cuja proporção de arilo em relação à semente é maior. Não há dados que possam mostrar se a variação do tamanho das sementes de *E. edulis* relaciona-se com a razão polpa:semente. A seleção de frutos menores foi observada por Wheelwright (1985b), mesmo em espécies de maior tamanho, talvez porque frutos maiores levam mais tempo para serem digeridos. Entretanto, para *Bailloniopsis bailloni* foi observado o oposto (ver abaixo). É preciso notar, entretanto, que as medidas foram tomadas de exemplares taxidermizados, sendo que, nas aves vivas a largura do bico pode ser ajustada para permitir a ingestão de sementes ligeiramente maiores.

*Pyrrhura frontalis* também foi observada por Brooks *et al.* (1993) comendo *E. edulis* no Paraguai. Esta espécie apresenta uma efetividade de dispersão muito baixa, uma vez que deixa todas as sementes caírem sob a planta-mãe, aumentando a possibilidade de predação de sementes e plântulas (Janzen 1970), além de ocorrer desperdício de muitos frutos. O tempo de permanência na infrutescência também é longo, o que seria esperado para frugívoros que forrageiam em grupo (Courtney e Sallabanks 1992), já que há uma redução no tempo individual gasto em vigilância. A importância de *P. frontalis* na ecologia reprodutiva de *E. edulis* reside no seu comportamento deletério, predando sementes imaturas e agindo como desperdiçador (*sensu* Howe 1980) de grande quantidade de frutos maduros.

*Selenidera maculirostris* é uma espécie predominantemente frugívora, sendo que o conteúdo estomacal de espécimes de museus foi exclusivamente frutos (Remsen *et al.* 1993). A ingestão de frutos imaturos por *S. maculirostris*, regurgitando-os parcialmente digeridos e engolindo-os novamente, já foi observada para outros Ramphastidae (Moermond e Denslow 1985, Wheelwright 1991b). Frutos imaturos geralmente tem a digestibilidade reduzida, principalmente devido a taninos (Moermond e Denslow 1985). A ingestão destes frutos talvez reflita uma escassez de frutos na comunidade. *Selenidera maculirostris* pode agir como desperdiçador de frutos, já que registrei regurgitação de sementes ainda na infrutescência (além de ingerir frutos imaturos). O longo tempo de permanência na infrutescência também esteve associado ao comportamento de vigilância, onde um indivíduo do par ficava observando a partir de um ramo próximo, enquanto o outro forrageava.

*Bailloni* *bailloni* é predominantemente frugívora e voa em bandos de até nove indivíduos, também apresentando comportamento de vigilância. Esta espécie provavelmente seleciona frutos maiores de *Euterpe edulis*, pois as sementes coletadas após regurgitação tiveram tamanho maior que a média (menor diâmetro:  $13,21 \pm 0,58$  mm,  $t = -6,274$ , g. l. = 14,  $p = 0,000$ ; maior diâmetro:  $14,12 \pm 0,54$  mm,  $t = -5,733$ , g. l. = 14,  $p = 0,000$  - observação pessoal). Wheelwright (1985b) observou que as sementes de *Ocotea insularis* (Lauraceae), com tamanho de fruto semelhante a *E. edulis*, regurgitadas por quetzais (Trogonidae) e arapongas (Cotingidae) foram maiores que o tamanho médio dos frutos encontrados na árvore. Provavelmente, a relação entre o tamanho do fruto e/ou semente com o tamanho do frugívoro (ou a largura do bico) deve ser importante para a

seleção do tamanho de frutos e sua importância como dispersor. Santana e Milligan (1984) observaram *Aulacorynchus prasinus* (Ramphastidae) apanhando uma grande quantidade de frutos de diferentes espécies e qualidades nutricionais, principalmente devido ao baixo custo de apanhar frutos em poleiros (Moermond e Denslow 1985).

A alta taxa de germinação das sementes de *E. edulis* regurgitadas por *Bailloni* *bailloni* (96,4%), a seleção de frutos maiores e o menor tempo de permanência na infrutescência (associado ao comportamento de vigilância e forrageamento em grupo) fazem desta espécie um ótimo dispersor de *E. edulis*. Por outro lado, *Selenidera maculirostris* permanece um longo tempo na infrutescência, utiliza frutos imaturos e as sementes regurgitadas apresentaram baixa taxa de germinação (apesar da amostra pequena), indicando que esta espécie pode não ser boa dispersora de *Euterpe edulis*. Deste modo, espécies próximas e de hábitos semelhantes podem agir antagonicamente quanto ao destino final das sementes dispersas.

*Trogon viridis* é uma das espécies mais frugívoras do gênero (Remsen *et al.* 1993). Seu comportamento de apanhar frutos com *stallings* a partir de um poleiro fez com que seu tempo de visita a uma mesma infrutescência fosse longo. Foram observadas regurgitações nos poleiros usados como base dos vôos. Apesar disto causar uma maior deposição de sementes em um local (o que diminuiria a sua efetividade como dispersor) aparentemente o mesmo poleiro não era utilizado frequentemente. Espécies de Trogonidae parecem selecionar os frutos, apanhando aqueles localizados na parte inferior externa das copas, devido a necessidade de vias abertas para o seu vôo (Santana e Milligan 1984). O alto custo de apanhar frutos em vôo parece estar associado a esta seleção (Moermond e Denslow 1983, Santana e Milligan 1984).

Outras espécies observadas, tais como *Turdus rufiventris*, *T. albicollis*, *Pipile jacutinga*, *Penelope obscura* e *Procnias nudicollis* também podem ser boas dispersoras. As duas espécies de *Turdus* permaneceram pouco tempo na infrutescência e são frugívoros tímidos (Howe 1979). Apesar de freqüentarem áreas abertas que são desfavoráveis para o estabelecimento de sementes de *E. edulis*, os turdídeos são importantes na colonização de novas áreas, particularmente áreas perturbadas (observação pessoal). Outras espécies deste gênero são importantes para a dispersão de plantas, particularmente no Mediterrâneo (p. ex. Herrera 1984, 1987).

As duas espécies de cracídeos consomem grandes quantidades de frutos, são espécies ariscas e são consideradas na literatura como boas dispersoras (McKey 1975, Howe e De Steven 1979). *Euterpe oleracea* responde por 31% da dieta de *Penelope marail*, sendo este cracídeo seu principal dispersor na Guiana Francesa (Théry *et al.* 1992). Os gêneros *Penelope*, *Ortalis* e *Pipile* possuem moela com parede fina e o papo é pouco desenvolvido, sendo que as sementes provavelmente passam intactas (Moermond e Denslow 1985). Indivíduos de *Penelope obscura* em cativeiro ingeriram vários frutos de *E. edulis* por vez, expelindo as sementes em grupos de 3 a 4 sementes (Reis 1995), fato este confirmado através de observações no campo (A. Reis, comunicação pessoal). Sementes grandes geralmente são dispersas sozinhas ou aos pares, diminuindo a competição e a chance de serem encontradas por predadores e/ou herbívoros (Howe 1989). Deste modo, *Pipile jacutinga* e *Penelope obscura* devem ser considerados ótimos dispersores de *Euterpe edulis*, já que ingerem uma grande quantidade de frutos (até 140 frutos em uma visita para *Pipile*) e expelem-nos em pequenos grupos e em condições viáveis (100% das sementes defecadas por cracídeos germinaram).

A relação mutualística entre *Pipile jacutinga* e o palmitreiro tem sido enfatizada por vários autores, sendo a migração altitudinal das jacutingas ligada à frutificação sequencial de *E. edulis* com o gradiente de altitude (Sick 1986). Porém, *P. jacutinga* foi observada apenas ocasionalmente no Carmo, sem um padrão definido, provavelmente efetuando migração altitudinal parcial. Brooks *et al.* (1993) relacionam o alto número de registros de *P. jacutinga* na Estância Itambó, Paraguai, com a presença abundante de *E. edulis* no local. Entretanto, estes autores não observaram visitas de *P. jacutinga* a *E. edulis*. Whitney (1992 *In* Brooks *et al.* 1993) menciona que provavelmente o fator individual mais importante para a distribuição de *P. jacutinga* é a presença de *Euterpe edulis*. Entretanto, Olmos (1994) observou *P. jacutinga* no Parque Estadual de Ilhabela, São Paulo, local onde não há registro recente de *E. edulis* (F. Olmos, observação pessoal). Portanto, a interdependência entre *E. edulis* e *P. jacutinga* é questionável.

*Procnias nudicollis* pode ser considerado um ótimo dispersor se forem consideradas as características de um bom dispersor de McKey (1975), pois fazem visitas curtas, são frugívoros especialistas e regurgitam a semente em condições viáveis. Entretanto, Wheelwright (1989) observa que a remoção de sementes (e presumível predação) foi quase total nos poleiros de machos de *Procnias tricarunculata*, onde se acumula grande

quantidade de sementes. As fêmeas do gênero *Procnias*, entretanto, não apresentam este comportamento de vocalizar de um poleiro, sendo mais móveis e, portanto, ótimas dispersoras (*sensu* McKey 1975). *Procnias* parece ser mais plástico em relação aos métodos de captura, utilizando tanto métodos de apanha de frutos em vôo quanto pousados, dependendo da acessibilidade (Santana e Milligan 1984).

As demais espécies de aves tiveram importância pequena para o palmiteiro. *Ramphastos dicolorus* alimentou-se dos frutos de *E. edulis* apenas enquanto os frutos de *Virola oleifera* (Myristicaceae) não estavam disponíveis. Devido ao seu arilo rico em lipídios, *V. oleifera* atraiu uma grande quantidade de frugívoros grandes e, provavelmente, exerce influência no conjunto de frugívoros que consome *E. edulis* (principalmente em Ramphastidae e *Trogon viridis*). Porém, *V. oleifera* produz grande quantidade de frutos em um ano, sendo que a produção de frutos no ano seguinte é baixa ou nula (observação pessoal), diminuindo o efeito competitivo entre as duas espécies. Outros autores constataram interferência na taxa de remoção de frutos de espécies que frutificam simultaneamente. Foster (1977) observou diminuição no número de sementes de *Ardisia revoluta* (Myrsinaceae) dispersas quando *Stemmadenia donnel-smithi* (Apocynaceae) frutificava. Indivíduos de *Ramphastos swainsonii* deixam de consumir os frutos de *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae) quando *Virola koschnyi* está disponível (Howe 1977). Assim, não apenas indivíduos coespecíficos influenciam o sucesso reprodutivo das plantas (Howe e Estabrook 1977, Manasse e Howe 1983), mas também outras espécies que frutificam simultaneamente, podendo gerar competição (ver Fleming 1979, para uma discussão detalhada), tanto através da diminuição nas taxas de remoção de frutos como na forma da mancha de sementes (*seed shadow*). Esta relação espaço-temporal com indivíduos heteroespecíficos pode ter várias implicações na genética e demografia da população (Herrera 1986).

### **Tempo gasto nas visitas**

O tempo médio gasto nas visitas de aves a *Euterpe edulis* (entre 0,5 e 7,5 minutos)<sup>7</sup> foi menor que o encontrado para frugívoros por Pratt e Stiles (1983) para diversas espécies de aves na Nova Guiné (4,5 a 11 minutos), Bronstein e Hoffman (1987) para *Ficus* spp. (1,9 a 19,7 minutos) e Wheelwright (1991b) para nove espécies de lauráceas (2,0 a 5,7

---

<sup>7</sup> Apenas dados de árvore-focal, como nos demais estudos citados.

minutos). Os frutos de *E. edulis* podem ser comparados apenas aos frutos de lauráceas (geralmente uma semente grande com epicarpo fino), já que o trabalho na Nova Guiné não descreve os frutos. Deste modo, as aves que visitaram *E. edulis* permaneceram pouco tempo na planta, principalmente *L. lanioides*, a espécie com maior número de visitas.

Como em Wheelwright (1991b), aves crípticas não fizeram visitas mais longas que aves com coloração mais vistosa (como sugerido por Pratt e Stiles, 1983), apesar de *Platycichla flavipes* ser a espécie que mais permaneceu na planta e possuir a coloração críptica com a infrutescência. Porém, o papel da predação não pode ser descartado, pois as aves que tiveram maior tempo médio de visita apresentaram comportamentos que minimizam a probabilidade de predação (p. ex. comportamento de vigilância).

### **Interações agonísticas**

A quantidade de interações agonísticas no palmitreiro foi relativamente baixa, principalmente quando considerada a pequena abundância de recursos. Nas poucas agressões observadas, a preponderância de ataques intraespecíficos indica que o comportamento de defesa territorial pode estar envolvido em algumas das agressões, particularmente aqueles envolvendo *Lipaugus lanioides*.

### **Características morfológicas e a dispersão de sementes**

Algumas características morfológicas das plantas podem facilitar a atração de frugívoros dispersores, assim como influenciar no comportamento de apanhar frutos (Moermond e Denslow 1985). A cor do fruto possui grande importância na atração das aves, sendo que o púrpura está entre as cores preferidas pelas aves, além de demonstrar claramente o amadurecimento do fruto (Turcek 1963). A infrutescência de *Euterpe edulis* apresenta características que permitem a exibição de frutos em posições de diferente acessibilidade. Os frutos estão localizados em infrutescências axilares, onde as ráquias pendentes deixam a ráquis exposta perpendicularmente ao tronco, propiciando um poleiro para as aves. Os frutos proximais da infrutescência são mais acessíveis que os frutos distais (pelo menos para aves que apanham frutos pousadas), sendo os primeiros a serem consumidos (como observado para outras espécies de plantas por Denslow *et al.*, 1986). Os frutos terminais ficam mais acessíveis a frugívoros engolidores (*gulpers*) que a amassadores (*mashers*) porque os primeiros geralmente apanham frutos em vôo, enquanto

que amassadores apanham a partir do poleiro (Moermond e Denslow 1985). Classes de dispersores podem ser favorecidas por alteração do tamanho do fruto, local da apresentação, firmeza da união polpa/semente, cor, conteúdo nutritivo, entre outras características (Wheelwright e Orians 1982). Porém estas características reduzem a diversidade de visitantes (possivelmente excluindo alguns bons dispersores) (Wheelwright e Orians 1982).

*Euterpe edulis* possui um pericarpo fino e uma semente grande, sendo que a relação polpa:semente é baixa. A composição química da polpa é variável, contendo entre 16,8 e 21,5% de carboidratos, 5,3 e 9,0% de proteína, 6, 0 e 7,4% de lipídios e 31,0 e 59,5% de água, sendo que 100g de polpa contém 150 Kcal (M. Galetti, dados não publicados; Reis 1995). A relação polpa:semente não foi medida para *E. edulis*, mas para *Euterpe oleracea* (que possui morfologia semelhante) apenas 6,7% do peso seco do fruto corresponde à polpa (Aguiar *et al.* 1980) e 100 g de frutos contém 262,0 Kcal (87,6% provinda de carboidratos). A baixa relação polpa:semente encontrada em *Euterpe edulis* parece seguir uma tendência de plantas com sementes grandes possuírem um pericarpo fino, de maneira a diminuir o tamanho do fruto ao mínimo, como observado por Herrera (1981a, 1981b) em frutos ornitocóricos do Mediterrâneo. Consequentemente pouca polpa é adicionada às sementes, pois caso contrário o fruto atrairia poucos dispersores de tamanho adequado ou poderia facilitar o trabalho de “ladrões” ou “desperdiçadores” de frutos, que depositam a semente *in situ*. Entretanto, pode ser mais vantajoso para o frugívoro ingerir o fruto e regurgitá-lo do que gastar tempo (e energia) despolpando o fruto antes de descartar a semente (Courtney e Sallabanks 1992), apesar de Levey (1987) observar o contrário em sete espécies de plantas manipuladas por aves em cativeiro. É provável que a textura da polpa (principalmente o conteúdo de fibras) influencie o tempo de manipulação.

Mesmo com um baixo investimento em polpa por fruto, a produção de grandes infrutescências como forma de atrair frugívoros, aliada à frutificação em época de menor disponibilidade de frutos, fazem com que *Euterpe edulis* seja visitada por um conjunto grande de frugívoros.

### **A interrelação entre *Euterpe edulis* e os frugívoros migratórios**

No conjunto de visitantes de *Euterpe edulis* observado no PEI encontram-se vários migrantes, tanto latitudinais como altitudinais. O pico de visitas a *E. edulis* coincidiu com o

pico de frutificação (setembro). Neste mês, todos os migrantes que visitaram *E. edulis* estiveram presentes no Carmo. Leck (1972) observa que a importância de espécies migratórias na dispersão de plantas tropicais parece ser pequena, apesar de Howe e De Steven (1979) observarem grande variedade de frugívoros migrantes visitando *Guarea glabra* (Meliaceae) na Costa Rica. As comunidades de aves frugívoras tropicais não são numericamente estáveis, principalmente porque podem haver populações residentes e não-residentes que se encontram quando estas últimas migram (Levey 1988). A migração altitudinal pode resultar de aves rasteando recursos variáveis em um gradiente altitudinal, como observado em La Selva, Costa Rica (Levey 1988, Loiselle e Blake 1991). Thompson e Willson (1979) postularam que a maior disponibilidade de frutos durante a chegada de frugívoros migrantes nas regiões temperadas da América do Norte deve ser resultado da pressão seletiva para dispersão dos frutos.

#### ***Euterpe edulis* e os modelos de dispersão de sementes**

Howe e Estabrook (1977) propuseram modelos de dispersão baseados na mortalidade de sementes densidade-dependente, qualidade de dispersão variável com a espécie de dispersor e competição intra-específica por dispersores maior que a interespecífica. No Modelo I, as plantas requerem sítios de deposição de sementes com distribuição previsível, possuindo sementes grandes e polpa (ou arilo) nutritivo. São dispersas por frugívoros especialistas, com populações pequenas e há tendência de longos períodos de frutificação. No Modelo II, plantas colonizadoras cujos sítios de deposição de sementes são imprevisíveis no tempo e espaço (geralmente clareiras), possuindo sementes pequenas e pouco nutritivas, são dispersas por frugívoros oportunistas e abundantes. A frutificação tende a ser mais curta, mas abundante. Um terceiro modelo surgiu posteriormente (Howe 1979), onde o tempo de permanência da ave forrageando frutos seria influenciado pela sua vulnerabilidade a predadores. Pequenos frugívoros medrosos tendem a comportarem-se como visitantes rápidos, aumentando a possibilidade de dispersão. Frugívoros grandes e com poucos predadores ajustar-se-iam ao Modelo I, ao passo que o Modelo II aplicar-se-ia a frugívoros intermediários, caçados por algumas espécies de predadores apenas.

*Euterpe edulis* não se enquadra nos modelos propostos acima, pois apresenta características que pertencem aos dois modelos. Por um lado, devido às suas

características umbrófilas, semente grande que impede a ingestão por frugívoros pequenos (teoricamente mais generalistas, segundo McKey 1975) e longo período de frutificação, o palmitreiro ajustar-se-ia ao Modelo I de Howe e Estabrook (1977). Entretanto, outras características (alta produção de frutos e frutificação longa) combinariam com o Modelo II. A vulnerabilidade a predadores, principalmente por sua disposição em infrutescências bastante visíveis, pode fazer com que alguns frugívoros comportem-se como no Modelo III (Howe 1979), apesar da pressão seletiva relativamente fraca.

Provavelmente, a frutificação durante um período com menor disponibilidade de alimento faz com que *E. edulis* exiba características dos diferentes modelos de dispersão. Outras características e limitações impostas por diversas forças seletivas na biologia das plantas tropicais fazem com que estes modelos tornem-se simplistas para abranger as diversas estratégias de vida. Estes modelos têm sofrido críticas devido à imposição de estereótipos nas interações animal-planta, principalmente sobre a validade dos conceitos de coevolução e da dicotomia especialista/generalista (Wheelwright e Orians 1982, Moermond e Denslow 1985, Izhaki *et al.* 1991).

### **Outros frugívoros que se alimentam de frutos de *Euterpe edulis***

Algumas espécies de aves e mamíferos são conhecidos como consumidores dos frutos de *Euterpe edulis* e outras espécies do gênero, mas não foram registradas neste estudo.

Entre as aves, os tinamídeos são tidos como frugívoros de solo, ingerindo “coquinhos de palmito” caídos no chão (Sick 1986). *Tinamus solitarius* é uma espécie frugívoro-granívora (Schubart *et al.* 1965) que ocorre na região do presente estudo e provavelmente alimenta-se de frutos de *E. edulis* caídos ao solo. Vários psitacídeos provavelmente comem a polpa e/ou predam sementes de *Euterpe*. Sick (1986) assinala *E. oleracea* como alimento preferido de *Aratinga guarouba*. Brooks *et al.* (1993) assinalam a importância de *E. edulis* para *Pionopsitta pileata*, *Pionus maximiliani*, *Aratinga leucophthalmus* e *Amazona vinacea*. As duas primeiras espécies ocorrem também no PEI, mas não foram observadas utilizando frutos do palmitreiro. Reis (1995) considera *Pionus maximiliani* e *Forpus* sp. como predadores de sementes imaturas de *E. edulis* no Vale do Itajaí. *Triclaria malachitacea*, outra espécie presente no PEI, foi observada utilizando intensamente frutos de *E. edulis* (Tobias *et al.* 1993). Brooks *et al.* (1993) observaram

*Trogon surucura* visitando *E. edulis* no Paraguai. Apesar desta espécie ocorrer no PEI, foi observada apenas ocasionalmente no Carmo, onde *T. viridis* e *T. rufus* parecem ser mais comuns.

Outros cotingídeos (p. ex. *Tityra inquisitor*) e turdídeos (*Turdus amaurochalinus* e *T. nigriceps*) podem eventualmente visitar infrutescências de *E. edulis* no PEI, assim como outros tiranídeos generalistas observados nos estudos de Zimmermann (1990, 1993).

Já foram observadas sementes de *Euterpe edulis* em poleiros de alimentação do morcego *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae — Faria 1996) e em outros morcegos não identificados (Reis 1995). Morcegos frugívoros parecem ser bons dispersores de *Euterpe edulis* na Ilha de Santa Catarina (Reis 1995), onde foram encontradas até 50 sementes por poleiro. Além disso, os morcegos são os primeiros animais a procurar frutos, apanhando inclusive os imaturos.

Quanto aos primatas que ocorrem no PEI, *Cebus apella* (Cebidae) utilizou o meristema apical (palmito) de um indivíduo jovem de *E. edulis*, destruindo a planta (observação pessoal). *Cebus capuchinus* é responsável por boa parte dos danos às palmeiras no Panamá, ingerindo o meristema apical durante fases de escassez de alimento (De Steven e Putz 1985). Há registros de *C. apella* ingerindo frutos de *E. edulis* (Brooks *et al.* 1993, Galetti e Pedroni 1994) e de outras palmeiras do gênero, o animal muitas vezes quebrando o endocarpo para consumir a semente (Izawa 1979). Não há registro de frutos de *E. edulis* na dieta de *Alouatta fusca* e *Brachyteles arachnoides* (Strier 1991), os dois outros primatas que ocorrem na região, apesar de Ruschi (1964) relatar frutos e palmito de *E. edulis* sendo comidos por muriquis.

Entre os roedores, outras espécies além de *Sciurus ingrami*, *Proechimys iheringi* e *Oryzomys* spp. devem predar as sementes de *E. edulis*. Com exceção de *Sciurus*, não há registro de armazenamento de sementes em outras espécies de roedores que ocorrem no Carmo. Carnívoros como os quatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) foram observados comendo frutos de *E. edulis* na infrutescência, sendo as sementes defecadas intactas (S. Mikich, comunicação pessoal). Há vários registros de sementes de palmeiras em fezes de *Cerdocyon thous* (Carnivora, Canidae) (p. ex. Motta Júnior *et al.* 1994) mas não há dados sobre *E. edulis*.

Rodrigues *et al.* (1993) observaram grande quantidade de sementes de *Euterpe edulis* nas fezes de anta (*Tapirus terrestris* - Perissodactyla, Tapiridae) coletadas no PEI,

sendo que o índice de germinação foi baixo (45% versus 85% do controle). A utilização de frutos por *T. terrestris* foi discutida por Bodmer (1991). *Mazama americana* (Artiodactyla, Cervidae) também é um consumidor de frutos de *Euterpe* (Bodmer 1991), destruindo-as no tubo digestivo, mas há relatos que veados cospem sementes grandes. *Tayassu tajacu* (Artiodactyla, Tayassuidae) é um grande apreciador de sementes de *Euterpe* (ver abaixo).

Alguns répteis, particularmente o teiú *Tupinambis* sp., tem sido registrados como consumidores ocasionais de frutos de *Euterpe edulis* (Reis 1995).

Zona e Henderson (1989) observam que, apesar das aves serem indubitavelmente importantes dispersores de *Euterpe*, os frutos também são ingeridos por peixes (p. ex. o poraquê, *Electrophorus electricus*), sendo usados como iscas pela população ribeirinha na Amazônia.

## Germinação de sementes

As taxas de germinação, semelhantes para sementes com polpa e despulpadas, mostram que não é necessária a escarificação mecânica e/ou química da semente para germinação. Apenas sementes regurgitadas por *Bailloni* *bailloni* mostraram diferença significativa em relação a sementes com polpa, porém a amostragem pequena de sementes regurgitadas por outras espécies não permite comparações. A escarificação da semente (ou seja, a retirada da polpa) parece ser de menor importância para a germinação de *E. edulis*.

Queiroz e Cavalcanti (1986) e Bovi *et al.* (1987) constataram que a umidade é o principal fator ambiental para a emergência da plântula de *Euterpe edulis*, sendo que os frutos e sementes são altamente susceptíveis ao dessecamento. Entre a formação do botão germinativo e a germinação total (desaparecimento do cotilédone) podem se passar até seis meses (Reis *et al.* 1992). A polpa afeta a germinação da semente por ser um substrato para o desenvolvimento de microorganismos, principalmente fungos, que danificam a semente (Bovi *et al.* 1987). Estudos de germinação conduzidos por Dias *et al.* (1987) e Nodari *et al.* (1987) mostraram que a velocidade de germinação do palmitreiro varia bastante, sendo que sementes de frutos com polpa germinam mais lentamente que aquelas provenientes de frutos despulpados. Entretanto, como no presente estudo, Dias *et al.* (1987) não observaram diferença na taxa de sobrevivência das sementes entre os dois tratamentos.

Estudos de germinação geralmente são realizados em condições de laboratório ou em condições naturais em áreas alteradas, sendo raros estudos com espécies em seu habitat natural (Garwood 1986). Vários fatores podem afetar a taxa de germinação, tanto em relação ao microclima local onde a semente está depositada como quanto a possíveis predadores e patógenos (Augspurger e Kitajima 1992). A germinação mais lenta de sementes com polpa expõe-nas durante mais tempo a possíveis predadores e fungos. Deste modo, a escarificação das sementes pelas aves pode aumentar a possibilidade de sobrevivência destas em relação às sementes com polpa, mesmo que as sementes escarificadas caiam próximas a indivíduos co-específicos. Estudos preliminares realizados por Nodari *et al.* (1987) mostram que sementes de *E. edulis* despulpadas enterradas possuem maior porcentagem de sobrevivência que sementes despulpadas colocadas na superfície da mata e sementes com polpa na superfície e enterradas. Entretanto este estudo foi realizado em uma área com fauna empobrecida. Apenas estudos realizados *in situ* em áreas não perturbadas poderão determinar qual o verdadeiro efeito da remoção da polpa na sobrevivência da semente no chão da mata.

Também não foi considerado aqui o efeito das diferentes espécies de frugívoros na taxa de germinação de sementes. Estudos deste tipo são raros, principalmente pela dificuldade de obtenção de um grande número de sementes de uma planta processadas por uma mesma espécie de frugívoro (Garwood 1986). Diferenças na qualidade do tratamento dado a semente dentro do sistema digestivo do dispersor podem alterar o padrão de germinação (Schupp 1993). Entretanto, é preciso ter cuidado para evitar a contaminação das amostras. As sementes regurgitadas por *Selenidera* foram coletadas no meio da mata, e talvez podem ter sido contaminadas por fungos, ao passo que as sementes regurgitadas por *Baillonius* foram coletadas na estrada, sobre pedras. Experimentos com aves em cativeiro são mais aconselháveis para o estudo das diferenças no tratamento das sementes efetuadas pelos frugívoros.

## Predação de sementes de *Euterpe edulis*

A grande produção de frutos, aliada à presença de uma semente grande e com grande quantidade de material nutritivo, atraem várias espécies de predadores de sementes. *Euterpe edulis* frutifica no PEI durante o inverno e provavelmente sofre uma pressão de predação maior que outras espécies. Aparentemente, não possui proteção química, limitando-se à proteção mecânica através do endocarpo muito duro e da textura do endosperma.

A predação pré-dispersão de *E. edulis* por parte de *Pyrrhura frontalis* e *Brotogeris tirica* ocorreu provavelmente durante a fase imatura quando o endocarpo não está totalmente endurecido, sendo facilmente quebrado. *Sciurus ingrami* também consumiu frutos durante esta fase.

A predação de sementes maduras de *E. edulis* por invertebrados não foi investigada neste estudo. Janzen (1972a) observou que a taxa de predação das sementes de *Prestoea montana*<sup>8</sup> por coleópteros variou muito entre diferentes anos, sugerindo que a competição intra-específica das plântulas pode agir como uma pressão seletiva mais forte para explicar a baixa sobrevivência de indivíduos que germinam sob a copa. A predação de sementes maduras de *E. edulis* por vertebrados no PEI foi efetuada por mamíferos. *Sciurus ingrami* foi observado predando frutos diretamente. As observações de predação por parte de *Proechimys iheringi* e *Oryzomys nitidus* na Estação Ecológica da Juréia mostram que estas espécies são predadoras de sementes no solo, sendo que *P. iheringi* consumiu 26 sementes de *Euterpe edulis* em 12 horas (observação pessoal). Emmons (1982) observa que espécies do gênero *Proechimys* estão entre os dez maiores contribuintes da biomassa de mamíferos não voadores em florestas tropicais, sendo que frutos de palmeiras (notadamente *Astrocaryum* e *Iriarteia*) são importantes na dieta de *P. brevicauda* e *P. hendeei* no Peru. Entretanto, Emmons (1982) não considera o gênero *Proechimys* especialista em palmeiras, comendo sementes apenas parcialmente, com eficiência baixa.

Alguns roedores, como espécies do gênero *Sciurus* (Sciuridae) e *Dasyprocta* (Dasyproctidae) apresentam o comportamento de armazenar sementes para consumi-las posteriormente, estando associado à nutrição da prole ou à própria alimentação, principalmente em períodos de escassez de alimento (Smith e Reichman 1984). Certas

---

<sup>8</sup> *Prestoea montana* (Graham) Nicholson era até pouco tempo chamada de *Euterpe globosa* (Dransfield et al. 1988)

espécies de palmeiras, como por exemplo *Astrocaryum sciophyllum* e *A. paramaca*, são dispersas por roedores que armazenam suas sementes, sendo que algumas podem escapar da predação posterior. Sist (1989) assinala que estas duas espécies frutificam em época de abundância de alimento, diminuindo assim a forte pressão predadora dos roedores e favorecendo o comportamento de armazenamento de frutos. *Euterpe edulis*, frutificando na época de escassez de alimento, provavelmente sofre pressão predatória por *Sciurus ingrami*. A taxa de predação de sementes de *E. edulis* colocadas no chão num experimento conduzido por Reis (1995) foi de 59,3% dos frutos não removidos após 11 semanas, o que demonstra a grande pressão predatória sobre frutos caídos.

Na área do Carmo ocorrem outras espécies que podem preda as sementes, tais como o porco-do-mato *Tayassu tajacu* (Bodmer 1990, 1991). Varas de *Tayassu* spp. costumam forragear sementes próximo aos troncos de palmeiras (Kiltie 1981), sendo este comportamento interpretado como uma maneira de localizar mais facilmente o alimento, descobrir sementes armazenadas por roedores e/ou consumir proteína animal vinda de insetos predadores de sementes. Bodmer (1990) observou que, durante a cheia na bacia Amazônica, 75% dos conteúdos estomacais de *Tayassu tajacu* apresentam sementes de *Euterpe* (prov. *E. oleracea*). Além disso, os porcos-do-mato também predam as plântulas de *E. edulis* (Brooks *et al.* 1993).

Os predadores mais efetivos de sementes de *E. edulis* entre os vertebrados consomem frutos e sementes caídos no chão, sob a copa. Isto faz com que a predação próximo à planta-mãe seja mais provável, já que o acúmulo de sementes atrai predadores que respondem à alta densidade (Janzen 1970). Como observado por Kiltie (1981), porcos-do-mato forrageiam mais frequentemente próximo a troncos de palmeiras. Sendo uma espécie abundante na área, *E. edulis* provavelmente sofre forte pressão para dispersão de sementes para longe da planta-mãe, mas também pode ser dispersa sob as copas de uma planta coespecífica, fazendo com que a dispersão seja ineficaz.

## ***Euterpe edulis* como recurso-chave na Mata Atlântica**

Recurso-chave é uma espécie cuja característica é desempenhar um papel proeminente no sustento da comunidade de frugívoros durante períodos de escassez de alimento (Terborgh 1986a), sendo equivalente à espécie pivotal de Howe (1977). A presença da espécie é essencial para manutenção da organização e da diversidade de uma comunidade, estando implícito que esta espécie possui importância excepcional em relação ao restante da comunidade (Mills *et al.* 1993). De acordo com Terborgh (1986a, 1986b), palmeiras são sérias candidatas ao papel de espécie-chave para frugívoros nos Neotrópicos. A longa duração da frutificação e a ocorrência de frutos maduros durante todo o inverno permitem que os frutos de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales sejam consumidos durante a época de menor oferta de alimentos. Estas características poderiam qualificar *Euterpe edulis* como um recurso-chave para os frugívoros na área. Este fato já havia despertado a atenção de outros pesquisadores (Willis 1989a, Brooks *et al.* 1993, Collar *et al.* 1992), mas não havia dados de fenologia que apoiassem esta suposição. Infelizmente, não foram monitorados outros recursos disponíveis para frugívoros na região do Carmo durante este estudo, sendo assim impossível determinar a importância do palmitreiro durante períodos de baixa disponibilidade de frutos. Pizo (1994) e Alvares (1992) apresentam apenas dados indicativos da fenologia de outras espécies no Carmo e na Barra Grande (área distante cerca de 20 km da área de estudo). Segundo Pizo (1994 - ver Figura 9), há uma diminuição no número de espécies com frutos ornitocóricos no Carmo entre junho e setembro. Já Alvares (1992) registrou menor abundância total de frutos ornitocóricos de sub-bosque entre maio e novembro, com uma depressão acentuada em setembro, o mesmo ocorrendo com o número de espécies frutificando e quantidade de frutos maduros. Deste modo, o pico de frutificação (e também de visitação) de *E. edulis* ocorre em um período de aparente baixa disponibilidade de frutos no PEI. Assim, *E. edulis* deve representar um papel importante na comunidade de frugívoros do PEI.

Brooks *et al.* (1993) observaram que frutos de *E. edulis* são consumidos por várias espécies de aves e mamíferos no Paraguai, entre eles *Pyrrhura frontalis*, *Selenidera maculirostris*, *Bailloni bailloni* e *Pyroderus scutatus*. Também discutem a possibilidade de que *E. edulis* seja responsável pela extraordinária concentração de psitacídeos em geral (*A. vinacea* em particular) em Itabó, Paraguai. Os frutos de *E. edulis* parecem ser muito

importantes na dieta de *Amazona vinacea* (Psittacidae), que se reproduz durante a frutificação desta palmeira no local (agosto a dezembro). Entretanto, não há estudos sobre a disponibilidade de frutos em Itabó para que seja possível determinar o *status* de *E. edulis* como recurso-chave na região.

O conceito de espécie-chave, usado amplamente sem um critério objetivo (Mills *et al.* 1993), enfrenta várias críticas devido à sua subjetividade. A comprovação experimental de que uma espécie seja um recurso-chave é dificultada pela necessidade de manipular grandes conjuntos de espécies. Além disso, o termo *espécie* é mal-empregado, já que não é a espécie, mas o papel dela na comunidade que é chave.

Este conceito de espécie-chave vem sendo empregado em diversas estratégias de conservação, com a implicação de que certas espécies são mais importantes na comunidade, devido ao grande número de interações em que elas estão envolvidas. Assim, as estratégias baseadas neste conceito implicam na proteção de certas espécies em detrimento de outras, podendo falhar na preservação de espécies de interesse biológico ou de apelo público (Mills *et al.* 1993).

A falta de critérios objetivos na determinação de espécies-chaves (ou sua própria existência) pode levar a grandes falhas das políticas preservacionistas. No caso da relação frugívoro-planta nos trópicos, é preciso levar em consideração a variação na fenologia das espécies, a composição e a dinâmica da comunidade de plantas ornitocóricas e dos frugívoros. Por exemplo, *Euterpe edulis* frutifica mais cedo na região de baixada, sendo que na Estação Ecológica da Juréia e no Vale do Ribeira, frutos maduros podem ser observados em fevereiro e março (observação pessoal). Talvez a frutificação de *E. edulis* na baixada não coincida com a época de baixa disponibilidade de alimento, fazendo com que seu papel como espécie-chave seja diminuído. Outro problema em considerar *E. edulis* como uma espécie-chave é o tamanho relativamente grande da semente, limitando o conjunto de frugívoros que dependem de seus frutos. Outro grupo candidato à espécie-chave, as espécies do gênero *Ficus*, possuem sementes pequenas e polpa macia, permitindo que um grande número de espécies de aves e outros vertebrados utilizem seus frutos. Entretanto, o papel de *Ficus* spp., como espécie-chave nas florestas tropicais é questionável, podendo ter importância variável conforme o estágio sucessional e condições edáficas (Gautier-Hion e Michaloud 1989).

A dependência de espécies de aves dos frutos de *E. edulis* também é questionável, já que todas as espécies observadas no Carmo também ocorrem na região da Sede, onde há poucos indivíduos de palmitero. Outra observação pertinente é a presença de *Selenidera maculirostris* (com 50% dos registros de visitas constituída de frutos de *E. edulis* no presente estudo) em Ilhabela, São Paulo, onde não ocorre *E. edulis* (F. Olmos, comunicação pessoal).

Para evitar implicações de dependência do recurso por parte da comunidade de frugívoros, Reis (1995) utilizou o termo *bageira*, originário do vocabulário de caçadores para designar plantas que atraem grande quantidade de animais consumidores quando possuem frutos maduros. Os caçadores utilizam estas espécies de plantas como isca para animais, que são espreitados em jiraus e outros tipos de armadilhas de espera. Várias espécies da Mata Atlântica são consideradas bageiras, entre elas o palmitero, diversas Sapotáceas e figueiras (A. Reis, comunicação pessoal).

O estudo da migração altitudinal de aves tropicais é de importância básica para conservação teórica e aplicada, porque (i) a migração abrange grande quantidade da avifauna em florestas de montanhas, influenciando substancialmente a estrutura de comunidades; (ii) a maioria dos migrantes altitudinais são frugívoros e nectarívoros e, como dispersores e polinizadores, são importantes para manter a integridade biótica da comunidade; e (iii) o conhecimento dos movimentos altitudinais das aves é necessário para assegurar que parques e reservas irão proteger todos habitats e elevações requeridas pelas espécies migratórias (Loiselle e Blake 1991). O Parque Estadual Intervales abrange altitudes entre 60 e 1.100 m, sendo que várias espécies de aves que efetuam migração altitudinal o fazem dentro de sua área, o que aumenta sua importância como unidade de conservação. Se algumas espécies realmente seguem a frutificação através da migração altitudinal, *Euterpe edulis* desempenha um papel importante na comunidade de frugívoros do PEI, tanto do ponto de vista global como para certas espécies em particular. *Pipile jacutinga*, *Lipaugus lanioides*, *Pyroderus scutatus* e *Procnias nudicollis* (e talvez *Pionopsitta pileata* e *Triclaria malachitacea*) são espécies ameaçadas (Bernardes *et al.* 1990) que parecem depender dos frutos de *E. edulis* durante períodos de escassez de frutos, sendo essencial o monitoramento das populações de palmitero para a conservação destas aves. Se confirmado o *status* de espécie-chave para *Euterpe edulis*, a extração clandestina de palmito pode ser mais danosa para a comunidade de frugívoros de certos locais que a

extração de madeira-de-lei. É necessário a fiscalização da indústria extrativista e o implemento de planos de manejo sustentado que permitam a exploração racional sem comprometer as populações do palmiteiro (Fantini *et al.* 1992, Floriano *et al.* 1987, Hering 1994, Pinard 1993, Ribeiro *et al.* 1994).

Independente de ser um recurso-chave ou não, os frutos de *Euterpe edulis* representam um papel importante na comunidade de frugívoros do Parque Estadual Intervales, principalmente devido a sua disponibilidade sazonal longa, durante um período de provável escassez de alimento e chegada de migrantes altitudinais. Desta forma, seus frutos são base da alimentação de muitas espécies de espécies frugívoras que, por outro lado, efetuam o papel de dispersores de sementes, sendo responsáveis pelo processo natural de colonização e manutenção das populações naturais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, J. P. L., H. A. Marinho, Y. S. Rebêlo e R. Shrimpton. 1980. Aspectos nutritivos de alguns frutos da Amazônia. **Acta Amazonica** 10: 755-758.
- Aleixo, A. e J. M. E. Vielliard. No Prelo. Composição e dinâmica da avifauna da Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. **Revista Brasileira de Zoologia**.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour** 49: 227-267.
- Alvares, S. M. R. 1992. **Composição florística, estrutura e fenologia de árvores e arbustos do sub-dossel de um trecho de Mata Atlântica no Estado de São Paulo**. Relatório não publicado - Fundação M. Brown. 54 pp.
- Augsburger, C. K. e K. Kitajima. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. **Ecology** 73: 1270-1284.
- Balick, M. J. 1985. Current status of Amazonian oil palms. In C. Pesce (editor) **Oil palms and other oilseeds of the Amazon**. Reference Publications, Algonac. pp. 172-191.
- Belton, W. 1994. **Aves do Rio Grande do Sul - Distribuição e biologia**. Editora UNISINOS, São Leopoldo, RS. 584 pp.
- Bernardes, A. T., A. B. M. Machado e A. B. Rylands. 1990. **Fauna brasileira ameaçada de extinção**. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 65 pp.
- Bertolucci, J. A. 1991. **Partilha de recursos associada a atividade reprodutiva em uma comunidade de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica**. Tese de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 118 pp.
- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. **Journal of Tropical Ecology** 6: 191-201.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. **Biotropica** 23: 255-261.
- Bovi, M. L. A., G. Godoy Jr. e L. A. Saes. 1987. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônomo de Campinas. **Anais do 1º Encontro Nacional de Pesquisadores de Palmito (Curitiba)**: 1-43.
- Bronstein, J. L. e K. Hoffmann. 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a Neotropical fig, *Ficus pertusa*. **Oikos** 49: 261-268.

- Brooks, T. M., R. Barnes, L. Bartrina, S. H. M. Butchart, R. P. Clay, E. Z. Esquivel, N. I. Etcheverry, J. C. Lowen e J. Vincent. 1993. **Bird surveys and conservation in the Paraguayan Atlantic Forest**. BirdLife International, Cambridge. 145 pp.
- Brown, K. S., Jr. e G. G. Brown. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. *In* T. C. Whitmore e J. A. Sayer (editores). **Tropical deforestation and species extinction**. Chapman & Hall, London. pp. 119-142
- Calzavara, B. B. G. 1987. Importância do açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) como produtor de frutos e palmito para o Estado do Pará. **Anais do 1º Encontro Nacional de Pesquisadores de Palmito (Curitiba)**: 249-259.
- Carvalho, P. E. R. 1994. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. EMBRAPA/CNPQ, Brasília. 640 pp.
- Collar, N. J., L. P. Gonzaga, N. Krabbe, A. Madroño-Nieto, L. G. Narango, T. A. Parker III e D. C. Wege. 1992. **Threatened birds of the Americas: the ICBP/IUCN Red Data Book**. International Committee for Bird Preservation, Cambridge. 1.150 pp.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* P. J. den Boer e G. R. Gradwell (editores) **Dynamics of populations**. Pudoc, Wageningen, Netherlands. pp. 298-312.
- Connell, J. H., J. G. Tracey e L. J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs** 54: 141-164.
- Courtney, S. P. e R. Sallabanks. 1992. It takes guts to handle fruits. **Oikos** 65: 163-166.
- De Steven, D. e F. E. Putz. 1985. Mortality rates of some rain forest palms in Panama. **Principes** 29: 162-165.
- De Steven, D., D. M. Windsor, F. E. Putz e B. de León. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. **Biotropica** 19: 342-356.
- Denslow, J. S., T. C. Moermond e D. J. Levey. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. *In* A. Estrada e T. H. Fleming (editores) **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 37-44.

- Dias, A. C., M. B. Figliolia, B. V. Moura Netto, J. C. B. Nogueira, A. da Silva, A. C. M. F. Siqueira e G. Yamazoe. 1987. Pesquisa sobre palmito no Instituto Florestal de São Paulo. **Anais do 1º Encontro Nacional de Pesquisadores de Palmito (Curitiba)**: 63-73.
- Dransfield, J., D. V. Johnson e H. Synge. 1988. **The palms of the New World. A conservation census**. IUCN, Cambridge. 30 pp.
- Eisenmann, E. 1961. Favorite foods of Neotropical birds: flying termites and *Cecropia* catkins. **The Auk** 78: 636-639.
- Emmons, L. H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. **Tropical Ecology** 23: 280-290.
- Fantini, A. C., A. Reis, M. S. dos Reis e M. P. Guerra. 1992. Sustained yield management in tropical forest: a proposal based on the autecology of the species. **Sellowia** 42/44: 25-33.
- Faria, D. M. 1996. **Uso de recursos alimentares por morcegos filostomídeos fitófagos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 86 pp.
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? **American Zoologist** 19: 1157-1172.
- Fleming, T. H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes e W. W. Benson (editores) **Plant-animals interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. John Wiley & Sons, New York. pp. 119-144.
- Fleming, T. H. e E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. **Biotropica** 13 (Reproductive Botany): 45-53.
- Florian, E. P., R. O. Nodari, A. Reis, M. S. dos Reis e M. P. Guerra. 1987. Manejo do palmito: uma proposta. **Anais do 1º Encontro Nacional de Pesquisadores de Palmito (Curitiba)**: 189-191.
- Foster, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. **Ecology** 58: 73-85.
- Foster, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. **The Condor** 89: 566-580.

- Foster, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. **The Condor** 92: 844-854.
- Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. In E. G. Leigh, A. S. Rand e D. M. Windsor (editores). **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. pp. 201-212.
- Frankie, G. W., H. G. Baker e P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** 62: 881-919.
- Galetti, M. 1992. **Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 103 pp.
- Galetti, M. e F. Pedroni. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 10: 27-39.
- Garwood, N. C. 1986. Constraints on the timing of seed germination in a tropical forest. In A. Estrada e T. H. Fleming (editores) **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 347-355
- Gautier-Hion, A. e G. Michaloud. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. **Ecology** 70: 1826-1833.
- Gautier-Hion, A., J.-M. Duplantier, L. H. Emmons, F. Feer, P. Hecketsweiler, A. Mougazi, R. Quris e C. Sourd. 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. **Revue de Ecologie (Terre et Vie)** 40: 405-434.
- Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of Neotropical diversity. In M. E. Soulé e B. A. Wilcox (editores). **Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective**. Sinauer, Sunderland, Mass.. pp. 11-34
- Gorchov, D. L. 1988. Does asynchronous fruit ripening avoid satiation of seed dispersers? A field test. **Ecology** 69: 1545-1551.
- Guerra, A. T. 1957. Notas sôbre o palmito em Iguape e Cananéia. **Revista Brasileira de Geografia** 19: 93-103.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. **Journal of Theoretical Biology** 31: 295-311.

- Hamrick, J. L. e M. D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. *In* A. Estrada and T. H. Fleming (editores) **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 211-223.
- Hamrick, J. L., D. A. Murawski e J. D. Nason. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. **Vegetatio** 107/108: 281-297.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. **The Botanical Review** 52: 221-259.
- Hering, K. G. 1994. Natural forest management in the Atlantic coastal rain forest of Brazil. **Plant Research and Development** 40: 7-23.
- Herrera, C. M. 1981a. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. **Oikos** 36: 51-58.
- Herrera, C. M. 1981b. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? **The American Naturalist** 118: 896-907.
- Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. **Ecological Monographs** 54: 1-23.
- 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* A. Estrada e T. H. Fleming (editores) **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 5-18.
- Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. **Ecological Monographs** 57: 305-331.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. **Ecology** 58: 539-550.
- Howe, H. F. 1979. Fear and frugivory. **The American Naturalist** 114: 925-931.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. **Ecology** 61: 944-959.
- Howe, H. F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. **The American Naturalist** 123: 764-777.
- Howe, H. F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. **Oecologia** 79: 417-426.

- Howe, H. F. e D. De Steven. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. **Oecologia** 39: 185-196.
- Howe, H. F. e G. A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. **Ecology** 60: 180-189.
- Howe, H. F. e G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **The American Naturalist** 111: 817-832.
- Howe, H. F. e J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-228.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science** 203: 1299-1309.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos** 35: 214-229.
- IBGE. 1982. **Produção extrativista vegetal**. Fundação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, RJ. 240 pp.
- Ihering, H. von. 1914. Novas contribuições para a ornithologia do Brazil. **Revista do Museu Paulista** 9: 411-488.
- Inoue, M. T., C. V. Roderjan e Y. S. Kuniyoshi. 1984. **Projeto Madeira do Paraná**. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Curitiba, PR. 260 pp.
- IPT. 1981. **Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo**. (Editado por W. L. Ponçano). Divisão de Mapas e Geologia Aplicada - IPT. Volume 1. Escala 1:500.000.
- Izawa, K. 1979. Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). **Primates** 20: 57-76.
- Izhaki, I., P. B. Walton e U. N. Safriel. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. **Journal of Ecology** 79: 575-590.
- Jackson, J. F. 1981. Seed size as correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a Neotropical forest. **Biotropica** 13: 121-130.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist** 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1972a. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. **Ecology** 53: 258-261.

- Janzen, D. H. 1972b. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus faciatus* in a Costa Rican deciduous forest. **Ecology** 53: 350-361.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? **Evolution** 34: 611-612.
- Janzen, D. H. e P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. **Science** 215: 19-27.
- Johnson, D. V. 1987. Native palms for Brazilian development: three major utilization regions as examples. **Vida Silvestre Neotropical** 1: 43-49.
- Johnson, R. A., M. F. Willson, J. N. Thompson e R. I. Bertin. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. **Ecology** 66: 819-827.
- Joly, C. A., H. de F. Leitão-Filho e S. M. Silva. 1991. O Patrimônio Florístico. In I. G. Câmara (editor) **Mata Atlântica**. Editora Index/Fundação S.O.S. Mata Atlântica, São Paulo, SP. pp. 94-125.
- Kiltie, R. A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white-lipped peccaries forage near objects. **Biotropica** 13: 141-145.
- Lambert, F. R. e A. G. Marshall. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. **Journal of Ecology** 79: 793-809.
- Leck, C. F. 1972. The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. **The Auk** 89: 842-850.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. **The American Naturalist** 129: 471-485.
- Levey, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs** 58: 251-269.
- Loiselle, B. A. e J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. **Ecology** 72: 180-193.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Editora Plantarum Ltda., Nova Odessa, SP. 368 pp.
- Machado, C. G. 1991. **Estrutura, composição e dinâmica de bandos mistos de aves na Mata Atlântica do Alto da Serra do Paranapiacaba, SP**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 68 pp.
- Manasse, R. S. e H. F. Howe. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. **Oecologia** 59: 185-190.

- Mantovani, W. 1993. **Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape - SP.** Tese de Livre Docência, Universidade de São Paulo, São Paulo. 126 pp.
- Matos, D. M. S. e A. Aleixo. 1993. Dispersão de sementes de palmito, *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) em um fragmento florestal no sudeste brasileiro. **Resumos do III Congresso Brasileiro de Ornitologia (Pelotas, RS)**: R.6.
- Mattos, M. D. L. de e C. C. L. V. de Mattos. 1976. Palmito juçara - *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) - uma espécie a plantar, manejar e proteger. **Brasil Florestal** 7: 9-20.
- McDiarmid, R. W., R. E. Ricklefs e M. S. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. **Biotropica** 9: 9-25.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In L. D. Gilbert e P. Raven (editores) **Coevolution of animals and plants**. University of Texas Press, Austin. pp. 159-191.
- Mills, L. S., M. E. Soul, and D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. **BioScience** 43: 219-224.
- Moermond, T. C. e J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. **Ornithological Monographs** 36: 865-897.
- Monteiro, C. A. F. 1964. **A dinâmica climática e as chuvas no Estado de São Paulo.** FAPESP/FFCL Rio Claro, Rio Claro, SP.
- Morellato, L. P. C. e H. de F. Leitão-Filho. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In L. P. C. Morellato (editora) **História natural da Serra do Japi**. Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas SP. pp. 112-141.
- Motta Júnior, J. C., J. A. Lombardi e S. A. Talamoni. 1994. Notes on crab-eating fox (*Dusicyon thous*). Seed dispersal and food habits in southeastern Brazil. **Mammalia** 58: 156-159.
- Murray, K. G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. **The American Naturalist** 129: 18-31.
- Negreiros, O. C. 1982. **Características fitossociológicas de uma comunidade de floresta latifoliada pluviosa tropical visando o manejo do palmito, *Euterpe edulis* Mart.** Tese de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luís de Queiroz" (ESALQ), Piracicaba, SP. 104 pp.

- Nodari, R. O., M. P. Guerra, A. Reis, M. S. dos Reis e D. Merizio. 1987. Eficiência de sistemas de implantação do palmito em mata secundária. **Anais do 1º Encontro Nacional de Pesquisadores de Palmito**: 165-171.
- Nowak, R. M. e J. L. Paradiso. 1983. **Walker's mammals of the world**. 4ª edição. The John Hopkins University Press, Baltimore. 1362 pp.
- Olmos, F. 1991a. **Frutificação de *Chusquea meyeriana* (Graminae, Bambusaceae) e dinâmica populacional de aves granívoras e roedores em área de Mata Atlântica**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Olmos, F. 1991b. Observations on the behavior and population dynamics of some Brazilian Atlantic Forest rodents. **Mammalia** 55: 555-565.
- Olmos, F. 1994. Ilhabela State Park: a poorly known reserve in southeast Brazil. **Neotropical Primates** 2: 10-11.
- Palmeirim, J. M., D. L. Gorchoff e S. Stoleson. 1989. Trophic structure of a Neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? **Oecologia** 79: 403-411.
- Pedrosa Macedo, J. H. 1970. Palmito - uma grande fonte de divisas. **Floresta** 2: 19-20.
- Pedrosa Macedo, J. H. 1971. Palmito - uma grande fonte de divisas II. **Floresta** 3: 29-34.
- Pedrosa Macedo, J. H. 1973. Palmito - uma grande fonte de divisas III. **Floresta** 4: 57-59.
- Pedrosa Macedo, J. H., F. O. Rittershofer e A. Dessenffy. (sem data). **A silvicultura e a indústria do palmito**. Editora Magraf, São Paulo. 61 pp.
- Pijl, L. van der. 1969. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer-Verlag, New York. 162 pp.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. **Biotropica** 25: 2-14.
- Pizo, M. A. 1994. **Estudo comparado da dispersão e predação de sementes de *Cabralea canjerana* (Meliaceae) em duas áreas de mata do Estado de São Paulo**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 125 pp.
- Pratt, T. K. 1984. Examples of tropical frugivores defending fruit-bearing plants. **The Condor** 86: 123-129.
- Pratt, T. K. e E. W. Stiles. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. **The American Naturalist** 122: 797-805.

- Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In J. White (editor) **The population structure of vegetation**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 571-593
- Queiroz, M. H. de e M. D. de H. Cavalcanti. 1986. Efeito do dessecação das sementes do palmitheiro na germinação e no armazenamento. **Revista Brasileira de Sementes** 8: 121-125.
- Reis, A. 1995. **Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius - (Palmae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 154 pp.
- Reis, M. S. dos, E. Guimarães e G. P. de Oliveira. 1993. Estudos preliminares da biologia reprodutiva do palmitheiro *Euterpe edulis* em mata residual do Estado de São Paulo. **Anais do 7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba (PR)**: 358-360.
- Reis, M. S. dos, R. G. Franchini, A. Reis e A. C. Fantini. 1992. Variação no período germinativo em sementes de *Euterpe edulis* procedentes da região de Morretes/PR. **Anais do 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas, São Paulo (SP)**: 1252-1256.
- Reitz, R., R. M. Klein e A. Reis. 1983. Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. **Sellowia** 34-35: 1-525.
- Remsen, J. V., Jr., M. A. Hyde e A. Chapman. 1993. The diets of neotropical trogons, motmots, barbets, and toucans. **The Condor** 95: 178-192.
- Ribeiro, R. J., W. G. Portilho, A. Reis, A. C. Fantini e M. S. dos Reis. 1994. O manejo sustentado do palmitheiro no Vale do Ribeira. **Florestar Estatístico** 1(3): 15-16
- Ridley, H. N. 1930. **The dispersal of plants throughout the world**. L. Reeve & Co. Ltd., Ashford, Kent. 744 pp.
- Rodrigues, M. 1991. **Ecologia alimentar de Traupídeos (Aves: Thraupinae) em uma área de Mata Atlântica do Estado de São Paulo**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 84 pp.
- Rodrigues, M., F. Olmos e M. Galetti. 1993. Seed dispersal by tapir in southeastern Brazil. **Mammalia** 57: 460-461.
- Ruschi, A. 1964. Macacos do Estado do Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Série Zoologia)** 23-A: 1-23.

- Sanchez, M. 1994. **Florística e fitossociologia da vegetação arbórea nas margens do Rio da Fazenda (Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo de Picinguaba - Ubatuba - SP)**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 75 pp.
- Santana C., E. e B. G. Milligan. 1984. Behavior of toucanets, bellbirds, and quetzals feeding on Lauraceous fruits. **Biotropica** 16: 152-154.
- Schubart, O., Á. C. Aguirre e H. Sick. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. **Arquivos de Zoologia** 12: 95-249.
- Schupp, E. W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. **Oecologia** 76: 525-530.
- Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. **The American Naturalist** 140: 526-530.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio** 107/108: 15-29.
- Sick, H. 1986. **Ornitologia Brasileira**. 2ª edição. Editora Universidade de Brasília, Brasília, DF. 828 pp.
- Silva, W. R. 1991. **Padrões ecológicos, bioacústicos, biogeográficos e filogenéticos do complexo *Basileuterus culicivorus* (Aves, Parulidae) e demais espécies brasileiras do gênero**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Siqueira, M. F. de 1994. **Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários**. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 143 pp.
- Sist, P. 1989. Peuplement et phénologie des palmiers en forêt Guyanaise (Piste de Saint Élie). **Revue de Ecologie (Terre Vie)** 44: 113-151.
- Skutch, A. F. 1946. Life history of the Costa Rican tityra. **The Auk** 63: 327-362.
- Smith, C. C. e O. J. Reichman. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 15: 329-351.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. **The American Naturalist** 104: 25-35.

- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivorous mammals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 17: 169-188.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. **Biotropica** 21: 50-56.
- Snow, B. K. e D. W. Snow. 1984. Long-term defense of fruit by mistle thrushes *Turdus viscivorus*. **Ibis** 126: 39-49.
- Snow, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos** 15: 274-281.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruiting-eating by birds. **Ibis** 113: 194-202.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. **Biotropica** 13: 1-14.
- Stotz, D. F. 1993. Guaratuba, Sao Paulo, Brazil. **American Birds** 46: 1020-1021.
- Strier, K. B. 1991. Diet in one group of woolly spider monkeys or miquis (*Brachyteles arachnoides*). **American Journal of Primatology** 23: 113-126.
- Sutton, G. M. 1951. Dispersal of mistletoe by birds. **Wilson Bulletin** 63: 235-237.
- Terborgh, J. 1983. **Five New World Primates: a study in comparative ecology**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 260 pp.
- Terborgh, J. 1986a. Keystone plant resources in the tropical forest. In M. E. Soulé (editor) **Conservation Biology**. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pp. 330-344.
- Terborgh, J. 1986b. Community aspects of frugivory in tropical forests. In A. Estrada e T. H. Fleming (editores) **Frugivores and seed dispersal**. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 371-384.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. **Biotropica** 24: 283-292.
- Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn e N. Pierpoint. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. **Ecological Monographs** 60: 213- 238.
- Thébaud, C. e M. Debussche. 1992. A field test of the effects of infructescence size on fruit removal by birds in *Viburnum tinus*. **Oikos** 65: 391-394.
- Théry, M., C. Énard e D. Sabatier. 1992. Les fruits dans le régime alimentaire de *Penelope marail* (Aves, Cracidae) en forêt guyanaise: frugivorie stricte et sélective? **Revue de Ecologie (Terre et Vie)** 47: 383-401.

- Thompson, J. N. e M. F. Willson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. **Evolution** 33: 973-982.
- Tobias, J. A., M. C. Catsis e R. S. R. Williams. 1993. Notes on scarce birds observed in southern and eastern Brazil: 24 July to 7 September 1993. Relatório não publicado.
- Turcek, F. J. 1963. Color preferences in fruit- and seed-eating birds. **Proceedings of the XIII International Ornithological Congress** 1: 285-292.
- Tutin, C. E. e M. Fernandez. 1993. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. **Journal of Tropical Ecology** 9: 241-248.
- Veloso, H. P. e R. M. Klein. 1957. As comunidades vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. I. As comunidades do município de Brusque, Est. Santa Catarina. **Sellowia** 8: 81-235.
- Walter, H. e H. Lieth. 1960. **Klimadiagramm Weltatlas**. Fisher, Jena.
- Watkinson, A. R. 1986. Plant population dynamics. In M. J. Crawley (editor) **Plant ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 137-184
- Wheelwright, N. T. 1985a. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. **Oikos** 44: 465-477.
- Wheelwright, N. T. 1985b. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology** 66: 808-818.
- Wheelwright, N. T. 1989. Four constraints on coevolution between fruit-eating birds and fruiting plants: a tropical case history. In H. Ouellet (editor) **Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici**. University of Ottawa Press, Ottawa. pp. 827-845.
- Wheelwright, N. T. 1991a. Frugivory and seed dispersal: '¡La coevolución ha muerto - Viva la coevolución!'. **Trends in Ecology and Evolution** 6: 312-313.
- Wheelwright, N. T. 1991b. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? **Biotropica** 23: 29-40.
- Wheelwright, N. T. e G. H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. **The American Naturalist** 119: 402-413.
- Willis, E. O. 1988. *Drymophila rubricolis* (Bertoni, 1901) is a valid species (Aves, Formicariidae). **Revista Brasileira de Biologia** 48: 431-438.

- Willis, E. O. 1989a. Aves dispersoras do palmito (*Euterpe edulis*): a possibilidade de extinção em matas pequenas. **Resumos do XVI Congresso Brasileiro de Zoologia (João Pessoa, PB)**: 144.
- Willis, E. O. 1989b. Mimicry in bird flocks of cloud forests in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 49: 615-619.
- Zar, J. H. 1984. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.
- Zimmermann, C. E. 1990. Nota preliminar sobre a dispersão do palmito: *Euterpe edulis* por Passeriformes. **Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Zoologia (Londrina, PR)**: 185.
- Zimmermann, C. E. 1993. Sobre a dispersão do palmito: *Euterpe edulis* Martius (Palmae), por aves em formações vegetais secundárias. **Resumos do III Congresso Brasileiro de Ornitologia (Pelotas, RS)**: P.31.
- Zona, S. e A. Henderson. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. **Selbyana** 11: 6-21.

APÊNDICE - Fenologia de *Euterpe edulis* no Parque Estadual Intervales, São Paulo.

1990

1991

1992

	abr	mai	jun	jul	set	out	nov	jan	fev	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	jan	mar
1.	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
2.								*											
3.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
4.								*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5.	0	0	0	0	0	0	0	*	**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
6.	000	000	00	00	00	00	00	*	**	00	00	00	00	00	00	00	00	000	000
7.								**	*00	000	000	000	000	000	00	00	00	000	000
8.	0	0	0	0	0	0	0	**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
9.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	*00	000
10.	00	00	00	00	00	00	00	-	*	0	0	0	0	0	00	00	00	00	00
11.								0	0	000	000	000	000	000	00	00	00	00	00
12.								-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13.								**	00	0	0	0	0	0	0	0	0	00	00
14.	00	00	0	0	0	0	0	*	*0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
15.								*0	*00	000	000	000	000	000	00	00	00	00	00
16.								**	000	000	000	00	00	00	00	00	00	00	00
17.	000	000	000	000	000	00	00	00	**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
18.	00	00	00	00	00	00	00	*	0	0	0	0	0	0	00	00	**	00	00
19.								*	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
20.	0	0	-	-	-	-	-	**	*00	000	000	000	000	000	00	00	00	00	00
21.	000	000	000	000	000	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	*0	00	00
22.								-	***	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
23.	00	00	00	00	00	00	00	000	000	00	00	00	00	00	00	00	00	00	000
24.								-	**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
25.								**	*00	000	000	000	000	000	00	00	*0	00	00
26.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	*0	00
27.	000	000	00	00	00	00	00	0	*0	00	00	00	00	00	00	00	00	*0	00
28.								*	**0	000	000	000	000	000	00	00	00	000	00
29.								-	**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
30.	000	000	000	000	00	00	00	0	*0	00	00	00	00	00	00	*00	000	000	000
31.								*0	00	00	00	00	00	00	00	00	**	00	00
32.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
33.	0	0	0	0	00	00	00	**	000	000	000	000	000	000	00	00	00	00	00
34.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	*00	000
35.	000	000	000	000	00	00	00	00	*00	000	000	000	000	000	00	00	00	000	000
36.								00	00	0	0	0	0	0	00	00	00	000	000
37.								0	*0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
38.								***	000	0	0	0	0	0	00	00	00	00	00
39.	0	0	0	0	00	00	00	00	*00	000	000	000	000	000	00	00	00	000	000
40.								0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	000	000
41.								*0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
42.								**	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
43.	00	00	00	00	00	00	00	*0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
44.								0	0	0	0	0	0	0	00	00	*0	00	00
45.	00	00	0	0	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	000	000
46.								-	-	-	-	-	-	-	00	00	00	00	00
47.	000	000	000	000	00	00	00	*00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	000	000
48.								00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
49.								-	-	-	-	-	-	-	00	00	00	000	000
50.	00	00	00	00	00	00	00	000	000	000	00	00	00	00	00	00	*00	000	000

\* - flor; 0 - fruto imaturo; • - fruto maduro