

Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia
Disciplina: Ecologia de Populações de Plantas – NT238
Professor: Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos
Aluno: Marco Aurelio Ribeiro de Mello – RA: 019860
Data: 05/12/2002

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE PLANTAS EM FLORESTAS NEOTROPICAIS

MONOGRAFIA

INTRODUÇÃO

Na presente monografia, serão abordados os padrões conhecidos de distribuição espacial de plantas neotropicais, assim como as hipóteses que já foram levantadas sobre seus processos geradores. Decidi restringir este trabalho apenas à Região Neotropical por duas razões básicas. Primeiro, pela grande diversidade de padrões já descritos em escala global, o que dificulta um aprofundamento. Segundo, por ser uma região de grande diversidade biológica, onde há também grande riqueza de interações ecológicas, fenômenos tidos como muito importantes na determinação dos padrões acima referidos. Dentro da região em questão, resolvi abordar apenas os ambientes florestais, por haverem diferenças entre os processos ocorridos em diferentes habitats.

Quando se aborda o tema distribuição espacial, pode-se fazê-lo em diferentes escalas (Hay *et al.*, 2000). Segundo Dale (1999), a escala de um padrão espacial pode ser definida como a distância média entre os centros de fases dissimilares adjacentes, no caso de mosaicos espaciais de duas fases. Hay *et al.* (2000) consideraram três escalas principais: macro (biogeográfica), meso (comunidades) e micro (indivíduos dentro de uma comunidade).

A escala populacional, em especial, tem despertado o interesse dos ecólogos modernos. Isto porque, a princípio, começou-se a estudar a distribuição de indivíduos coespecíficos de uma mesma população, a fim de se tentar entender melhor os processos geradores da grande diversidade de plantas observada na Região Tropical (Cintra, 1997). Hoje em dia, os padrões de diversidade têm também sido explicados por processos no nível de comunidades.

FORMAS DE DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL EM ESCALA POPULACIONAL

De um modo geral, os indivíduos de uma população podem estar localizados no espaço de três formas básicas: aleatória – quando distribuídos ao acaso, regular – quando em intervalos similares, e agregada – no caso da formação de “manchas” (Meirelles & Luiz, 1995).

Seguindo a lógica de Dale (1999), pode-se considerar que o modelo nulo de uma distribuição espacial assuma que os pontos (indivíduos) ocorrem independentemente uns dos outros, de forma que regiões do mesmo tamanho têm a mesma probabilidade de conter um dado número de pontos – este seria o padrão aleatório, referido acima. Há duas principais alternativas a este modelo nulo. A primeira seria uma distribuição, onde a presença de um ponto qualquer aumenta a probabilidade de se encontrar outro ponto em sua vizinhança, definindo um padrão agregado. A outra alternativa seria uma distribuição regular, em que a presença de um ponto diminui a probabilidade de se encontrar outro ponto ao redor. Todos os três padrões já foram observados em exemplos reais, segundo este mesmo autor.

Apesar de esta classificação ser amplamente aceita, Legendre & Fortin (1989) consideraram que, na Natureza, os seres vivos não se distribuem de forma aleatória, nem uniforme. Pelo contrário, segundo estes autores, eles se agregam em manchas ou outros tipos de estrutura espacial.

Por outro lado, na visão de Augspurger (1983), o padrão de distribuição espacial de uma dada espécie de planta é dependente da interação de duas funções: a densidade de sementes dispersadas e sua

probabilidade de sobrevivência ao longo do tempo (relativa à distância da planta-mãe). Quando estas duas funções são concordantes, prevê-se uma distribuição agregada; contrariamente, quando elas são discordantes, a tendência é para uma distribuição não-agregada. Esta idéia está relacionada ao modelo Janzen-Connell, explicado mais à frente.

Legendre & Fortin (1989) afirmaram que os padrões espaciais são um ponto crucial em várias teorias ecológicas, pois muitas idéias partem do princípio de que indivíduos próximos no espaço e no tempo estão mais sujeitos a serem influenciados pelos mesmos processos locais.

Um fator muito importante de ser considerado, quando se analisam fenômenos desta natureza, é a autocorrelação espacial, segundo a qual amostras localizadas próximas umas das outras têm uma maior tendência a serem similares (Dale, 1999). Não considerar a autocorrelação espacial pode ser perigoso, porque o número real de observações independentes tende a ser menor que o computado, levando a uma significância irreal do resultado do teste.

A ORIGEM DA DISTRIBUIÇÃO

Em geral, os trabalhos presentes na literatura tendem a abordar apenas um determinado estágio de desenvolvimento da espécie de planta estudada, enquanto, na verdade, o padrão espacial pode mudar ao longo do desenvolvimento, considerando-se uma mesma coorte (Augspurger, 1983). Sendo assim, é importante avaliar os padrões em todos os estágios de desenvolvimento, a fim de chegar a uma compreensão mais ampla dos processos que influenciam uma determinada espécie de planta.

Por um lado, a distribuição de indivíduos adultos depende de como ocorreu a dispersão de sementes, no tempo quando foi iniciada a coorte em questão. Por outro, o grau de influência da própria dispersão das sementes depende da maneira como estão distribuídas as plantas-mãe (Augspurger, 1983; Crawley, 1986).

Levando-se em conta que a dispersão de sementes é o processo inicial, dentre todos os que geram a distribuição espacial de uma dada espécie de planta, convém discorrer sobre as maneiras como ele costuma ocorrer.

Várias formas de dispersão de sementes já foram catalogadas na natureza. Em geral, costuma-se classificar a dispersão de acordo com o agente. Assim sendo, pode-se listar algumas classes básicas de dispersão: anemocoria, quando o agente é o vento; hidrocoria, quando é a água; barocoria, quando é a ação da gravidade; e zoocoria, quando são animais (Pianka, 1994).

A dispersão por animais, denominada zoocoria, pode-se ser subdividida, se acordo com o táxon agente, em mamalocoria (mamíferos), ornitocoria (aves) e mirmecocoria (formigas), por exemplo. Alguns grupos animais são responsáveis pela dispersão primária, onde as sementes são retiradas diretamente da planta-mãe e levadas a outros locais. Outros animais encarregam-se da dispersão secundária, realizando o transporte de sementes que já foram retiradas da planta-mãe (Pianka, 1994).

Os animais dispersores primários têm grande influência sobre os padrões espaciais de sementes e, conseqüentemente, de plântulas (Crawley, 1986). Pode-se dizer que há um gradiente, no que diz respeito à forma de dispersão de sementes por animais, indo desde as espécies que coletam sementes e as espalham ao acaso pela floresta, até as espécies que têm o comportamento de depositar as sementes em locais específicos (Guevara & Laborde, 1993).

Este é o caso de alguns morcegos frugívoros, por exemplo, que têm um comportamento alimentar ligado ao uso de poleiros de alimentação (Kunz, 1982). Estes morcegos pegam os frutos nas plantas e, ao invés de consumi-los no mesmo local, levam-nos a abrigos de alimentação (geralmente em árvores ou cavernas). Devido a este comportamento, as sementes contidas nos frutos são, em sua maioria, descartadas ou defecadas em tais locais, gerando um padrão de agregação secundária nas plântulas. Este comportamento também pode levar à morte das sementes, quando estas caem em locais inadequados. De acordo com Fleming (1988), outra característica importante da dispersão por morcegos, compartilhada com a dispersão por aves (Guevara & Laborde, 1993), é que os morcegos

costumam voar através de trilhas naturais, como riachos e aberturas no dossel da floresta. Isto faz com que as sementes que não são deixadas em abrigos de alimentação, sejam derrubadas ao longo destes caminhos, o que também leva a uma distribuição não-aleatória das plântulas (Fleming, 1988). Convém ressaltar que estes padrões valem principalmente para plantas que apresentam forte interação com morcegos, caracterizadas como “quiropterocóricas”.

Segundo Roberts & Heithaus (1986), as formigas enquadram-se na categoria de dispersores secundários, pois costumam coletar sementes caídas na superfície do solo das florestas, transportando-as para dentro dos ninhos, ou deixando-as em pilhas de descarte. Quando as sementes são levadas aos ninhos, a maioria acaba consumida pelas formigas, ou usada como substrato para a criação de fungos, dos quais elas se alimentam. Além disso, tais sementes ficam em uma profundidade que inviabiliza sua germinação, devido à escassez de luz e água. Por outro lado, as pilhas de descarte podem representar locais seguros com acúmulo de nutrientes e proteção da serrapilheira, ou seja, verdadeiras manchas de condições favoráveis em meio ao mosaico de condições da superfície do solo. Deve-se levar em conta também, que as sementes que não são re-dispersadas por formigas acabam quase todas sendo predadas por outros animais, como roedores e besouros.

OS MODELOS DE FUGA E DE COLONIZAÇÃO

Foi dada origem a toda uma linha de pesquisa, a partir do modelo proposto pelos trabalhos de Janzen (1970) e Connell (1971), que veio a se tornar um paradigma em Ecologia: o “Modelo de Janzen-Connell”. Estes dois autores, de maneira independente, criaram um mesmo modelo para explicar padrões de diversidade de plantas nos trópicos, assim como vantagens da dispersão em relação à planta-mãe. O modelo propõe que a mortalidade de sementes e plântulas é fortemente dependente de densidade e, portanto, deve ser bem mais alta perto da planta-mãe, do que mais afastado dela. O processo proposto por estes autores considera a pressão exercida por patógenos (especialmente fungos)

e predadores. Este modelo foi amplamente aceito, apesar de, na época, não se ter muitas evidências empíricas para suportá-lo, e ficou conhecido como “Hipótese da Fuga”.

Daí por diante, muita controvérsia foi gerada, porém várias espécies se enquadram neste modelo, de acordo com os estudos disponíveis (Santos, 1991). Augspurger (1983) considerou mais uma hipótese, juntamente com a da fuga, para explicar as vantagens da dispersão em relação à planta-mãe: a “Hipótese da Colonização”. Esta segunda hipótese sugere que a dispersão aumenta a probabilidade de alguma parte da progênie ir parar em locais de perturbações no ambiente, como clareiras, que aumentam a chance de estabelecimento e sobrevivência das plântulas. A probabilidade de uma clareira ocorrer dentro da área de dispersão de uma planta-mãe aumenta com o aumento da distância de dispersão (Augspurger, 1983).

Cintra (1997) afirmou que a maioria dos estudos que se propuseram a testar o modelo de Janzen-Connell se limitaram a um mapeamento estático da população, focalizando apenas um estágio de desenvolvimento.

Ao contrário desta tendência de se estudar apenas um estágio, sugerida na literatura, no estudo de Augspurger (1984), vários estágios foram estudados, acompanhando-se coortes. Os dados das nove espécies de árvores estudadas suportaram a Hipótese da Colonização, enquanto que a Hipótese da Fuga foi suportada por oito delas. Já que em oito espécies não foi possível distinguir entre as hipóteses, é possível que ambos os processos sugeridos nos modelos sejam importantes para as populações estudadas.

Neste mesmo estudo, os patógenos foram responsáveis pela maior parte da mortalidade de plântulas, quando próximo a planta-mãe. No entanto, as nove espécies estudadas diferiram com relação a quatro fatores: em que estágio a vantagem da dispersão se tornou aparente, se a vantagem persistiu ao longo de todos os estágios, a que distância a sobrevivência foi mais favorecida, e a força relativa da vantagem.

Hubbell (1980) não concordou que o recrutamento de plântulas tenderia a ser maior a uma certa distância da planta-mãe. Segundo este autor, a chuva de sementes é tão mais intensa perto da planta-mãe, que esta diferença compensaria os fatores de mortalidade dependentes de densidade, promovendo um recrutamento maior ao redor da mãe, a menos que a mortalidade de sementes e plântulas perto da mesma seja total.

A INFLUÊNCIA DE CLAREIRAS E ÁRVORES-CHAVE

Begon *et al.* (1996) listaram a heterogeneidade ambiental como um dos principais fatores responsáveis pela mega-diversidade dos trópicos. Ela também pode ser incluída dentre os fatores que podem gerar a distribuição espacial de plantas, sendo importante analisar sua influência sobre a determinação de padrões. Pode-se definir heterogeneidade de diversas formas, por exemplo através da distribuição espacial de espécies-chave ou de descontinuidades na paisagem vegetacional.

Algumas espécies de plantas podem funcionar como mutualistas-chave no ecossistema, interagindo com diversas outras espécies de táxons filogeneticamente muito distantes (Pianka, 1994). Isto pode se dar através da atração causada por frutos e flores, ou pela possibilidade de uso da própria planta como refúgio. Este parece ser o caso de diversas espécies de figueiras (gênero *Ficus*, família Moraceae), como relatado por Guevara & Laborde (1993). Estes autores monitoraram a dispersão de sementes em árvores isoladas em pastos. Segundo eles, a composição florística debaixo do dossel destas árvores é bem diferente da do resto da paisagem, tanto pela criação de um ambiente favorável para a germinação de espécies arbóreas, quanto pelo uso de tais árvores por animais dispersores. Levando-se em conta a grande diversidade de espécies de animais dispersores registrada usando estas árvores como poleiros de alimentação, e o fato que estes dispersores carregam uma grande variedade de sementes até elas, é plausível supor que a distribuição espacial de árvores do gênero *Ficus* é um fator

determinante da distribuição espacial de outras espécies de plantas. Principalmente as que apresentam interação estreita com os dispersores em questão.

Outro bom exemplo de heterogeneidade do ambiente é o mosaico formado por clareiras em florestas, definidas como aberturas no dossel causadas pela queda natural de árvores ou derrubada feita pelo homem. Clareiras podem representar locais-seguros, na concepção de Harper (1977), pois várias espécies de plantas neotropicais são intolerantes à sombra, e portanto têm a sobrevivência de suas plântulas aumentada, quando uma clareira é aberta na floresta. Há espécies de plantas, como as embaúbas (gênero *Cecropia*, família Cecropiaceae), que têm sementes altamente sensíveis à luz, portanto germinando só acima de uma certa quantidade de luz, e morrendo quando na sombra (Valio & Joly, 1979). No estudo de Augspurger (1984), seis espécies de árvores com alta vulnerabilidade a doenças por fungos em condições de sombra, tiveram a mortalidade significativamente reduzida em clareiras.

PADRÕES ESPACIAIS EM SEMENTES E PLÂNTULAS

Conforme proposto por Crawley (1986), a distribuição espacial de sementes e plântulas de uma determinada espécie depende da interação entre quatro fatores. Primeiro, a forma como as plantas-mãe produtoras de sementes estão localizadas no espaço. Segundo, o padrão da chuva de sementes ao redor de cada planta-mãe, que pode ser afetado por movimentos de água e vento, além da atividade de agentes dispersores. Terceiro, o comportamento de forrageio de herbívoros comedores de sementes e de plântulas. Quarto, a distribuição espacial de locais adequados à germinação, chamados de “locais-seguros”, de acordo com Harper (1977).

Crawley (1986), afirmou que a chuva de sementes total chega à superfície do solo em um padrão espacialmente agregado. Ainda segundo este autor, na maioria das espécies, as sementes têm diferentes probabilidades de germinar, dependendo do local onde forem depositadas e de interações

posteriores com animais. Por isso, o padrão espacial das plântulas pode ser diferente do original. Usando este argumento como base, pode-se interpretar que o modelo de Janzen-Connell preveria não um maior recrutamento a uma certa distância da planta-mãe, mas sim uma diminuição do grau de agregação ao redor desta.

Por sua vez, Roberts & Heithaus (1986) afirmaram que a dispersão de sementes por vertebrados tende a espalhar grupos de sementes amplamente, o que leva a uma grande variação na qualidade dos micro-locais de depósito. O micro-local pode ser um fator crítico no estabelecimento de uma nova planta, e sua qualidade varia em uma escala muito mais fina do que a da dispersão. Portanto, movimentos de dispersão secundária podem ser muito importantes na determinação do padrão espacial de uma população.

Esta questão da qualidade dos micro-locais de deposição de sementes é um ponto-chave na determinação da distribuição das plântulas. Quando os micro-locais limitam o recrutamento, o padrão espacial de plântulas pode simplesmente refletir a distribuição de micro-locais (Crawley, 1986). Por outro lado, ainda segundo este autor, a germinação de algumas sementes tem a capacidade de alterar a própria qualidade do micro-local, gerando facilitação da germinação de novas sementes ou mesmo inibindo-a. Crawley (1986) afirmou ainda que, no caso de mecanismos de inibição, a maior vantagem de plântulas atrapalharem o estabelecimento de outras da mesma espécie seria evitar uma competição por luz ou nutrientes no futuro imediato.

Os meios de inibição intra-específica da germinação de sementes podem ser muitos (Crawley, 1986): produção de sombra, forte competição por água e nutrientes nas camadas superiores do solo, produção de substâncias inibitórias (alelopatia), e suporte a uma grande fauna de herbívoros, capazes de eliminar novas plântulas assim que estas aparecem.

PADRÕES ESPACIAIS EM PLANTAS ADULTAS

A distribuição espacial de indivíduos maduros reflete o padrão espacial de recrutamento e a influência de fatores de mortalidade, que podem diferir em intensidade entre locais distintos (Crawley, 1986). Este mesmo autor sugeriu que em espécies com alta taxa de mortalidade dependente de densidade, o padrão espacial de adultos tende a ser menos agregado do que o de plântulas. Por outro lado, quando a mortalidade é dependente de fatores abióticos, a tendência é que a população esteja mais concentrada em machas de habitat favorável e a maioria das mortes ocorrerá nas bordas da distribuição espacial.

Na literatura, a maior parte dos autores concorda que a distribuição espacial aleatória é rara em populações de planta, assim como a distribuição uniforme, e que a maioria das populações tem algum grau de agregação dos indivíduos no espaço (Horvitz & Le Corff, 1993; Legendre & Fortin, 1989).

Na visão de Crawley (1986), dentre os fatores responsáveis pela agregação espacial, pode-se citar os seguintes: (1) o padrão proposto no modelo de Janzen-Connell, que propõe sobrevivência máxima a uma certa distância da planta-mãe e o contra-modelo de Hubbell, que sugere que a mortalidade denso-dependente é compensada pela chuva de sementes perto da planta-mãe. Estes modelos sugerem agregação espacial de plântulas em diferentes graus; (2) a germinação pode ser positivamente dependente de densidade, já que a distribuição de micro-locais favoráveis tende a ser agregada; (3) no caso de plantas com crescimento clonal, a construção modular de unidades é geralmente agregada, dentro de habitat, já que a produção é vegetativa.

Em qualquer situação em que as plantas estejam irregularmente espaçadas, diferentes demandas espaciais são feitas sobre os recursos que o habitat pode prover (Crawley, 1986). Quando há densas agregações locais, e a demanda por recursos aumenta consideravelmente, ocorre competição intraespecífica. Esta competição induz uma mortalidade dependente de densidade, que tende a diminuir diferenças locais de densidade, fazendo com que distribuições agregadas ou aleatórias tornem-se mais regulares (Crawley, 1986).

É comum também ocorrerem diferenças na distribuição espacial dentro de uma mesma população, relacionadas a classes de tamanho ou estádios de desenvolvimento. Ford (1975, citado em Crawley, 1986) observou em seu estudo que plantas emergentes tenderam a ter uma distribuição regular quando analisadas separadamente, mesmo que o padrão geral de todos os indivíduos da população fosse diferente. Este mesmo autor sugeriu que indivíduos muito grandes sofrem apenas de competição com outros indivíduos de mesmo porte, enquanto que plantas pequenas experimentam a densidade como sendo muito maior do que realmente é, e sofrem desproporcionalmente de competição, em relação aos grandes.

Estes padrões espaciais regulares, encontrados em plantas emergentes de florestas, também costuma ocorrer em comunidades perenes de desertos, e foi proposto que este padrão é resultante de uma competição intensa por água (Woodell *et al.*, 1969, citado em Crawley, 1986).

Outra heterogeneidade encontrada entre os adultos em populações de plantas está relacionada ao sexo (Crawley, 1986). Em algumas espécies, um dado indivíduo tem maior probabilidade de ter em sua vizinhança um outro indivíduo do mesmo sexo, do que de sexo oposto. Também já foram reportadas diferenças na razão sexual ao longo de gradientes altitudinais, ou mesmo gradientes de umidade.

ASSOCIAÇÕES INTERESPECÍFICAS

É importante considerar que o padrão espacial de uma determinada população de plantas não é gerado apenas pelas interações entre os indivíduos desta população, nem só pelas interações com animais, mas também pelas interações com plantas de outras espécies.

Tendo em vista a forte influência deste fator, podemos definir o termo associações interespecíficas como sendo a tendência de plantas de diferentes espécies serem encontradas mais próximas umas das outras, do que esperado - associação positiva - ou menos freqüentemente do que esperado - associação negativa (Dale, 1999).

O fato de algumas espécies de plantas crescerem juntas ou separadas refere-se a requerimentos ecológicos similares ou divergentes, respectivamente (Dale, 1999). Por exemplo, na escala de vizinhança de plantas, aquelas de locais em estágios sucessionais iniciais estarão positivamente associadas umas com as outras, porque são intolerantes à sombra. Contudo, tais plantas estarão negativamente associadas com espécies de estágios sucessionais mais avançados, que são tolerantes à sombra na fase de regeneração (Dale, 1999). Outro caso é o das epífitas, que só ocorrem em locais onde há plantas hospedeiras, apresentando assim uma forte associação positiva com estas (Dale, 1999).

CONCLUSÃO

A partir da leitura dos trabalhos aqui mencionados, pode-se fazer um apanhado geral dos padrões espaciais de plantas em florestas neotropicais.

Até o presente estágio de investigação, sabe-se que o padrão de distribuição agregado é o mais comum entre plantas, sendo que esta agregação pode se dar em diferentes escalas, partindo de manchas de indivíduos dentro de uma mesma população, até grandes concentrações de uma espécie na paisagem.

De todos os fatores geradores dos padrões encontrados na natureza, a heterogeneidade do ambiente parecer ser o que mais influencia a maneira como as plantas espalham-se em uma determinada área. Os recursos do habitat – como luz, nutrientes, água e tipos de solo - raramente estão dispostos de maneira regular em uma floresta, por isso, as plantas tendem a seguir seus padrões de agregação. Perturbações no ambiente, como clareiras, também têm grande importância nesta questão.

Deve-se considerar também que os animais têm grande influência sobre a distribuição espacial de plantas, especialmente quando em casos onde a força de interação é muito grande. A maneira como os agentes dispersam as sementes acaba sendo o primeiro determinante do padrão espacial de uma dada espécie de planta.

Após esta fase inicial, conforme as sementes germinam, tornam-se plântulas e vão passando pelos estádios de desenvolvimento, elas vão sofrendo diferentes taxas de mortalidade. E o padrão espacial dos indivíduos adultos, originado com a dispersão de sementes, acaba sendo moldado de diferentes formas pelas taxas de mortalidade em cada estágio.

Por fim, muitos trabalhos já foram feitos sobre a distribuição espacial de plantas, e vários padrões já foram descritos. Ainda resta juntar mais evidências para testar as hipóteses existentes acerca dos processos geradores, responsáveis pelos padrões observados nas florestas. Uma perspectiva futura, comentada em Dale (1999) seria a utilização de novas técnicas de análise, alternativas ao pensamento euclidiano, o paradigma que domina a maioria das análises. Este autor sugere uma abordagem da distribuição espacial através da geometria de fractais, que trabalha com fenômenos em dimensões fracionais, ao invés de dimensões inteiras. Ele propõe que esta abordagem seria adequada, já que muitas das distribuições espaciais de plantas conhecidas apresentam estruturas espaciais em todas as escalas.

REFERÊNCIAS

- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40(2): 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- BEGON, M., J.L. HARPER, C.R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science, Oxford.
- CINTRA, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 641-658.

- CONNEL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain Forest trees. *In Dynamics of Populations* (den Böer, P.J. & Gradwell, G.R., eds.). Center for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen.
- CRAWLEY, M.J. 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DALE, M.R.T. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FLEMING, T.H. 1988. *The Short-Tailed Fruit Bat: a Study in Plant-Animal Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- GUEVARA, S. & LABORDE, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio 107*: 319-338.
- HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- HAY, J.D.; BIZERRIL, M.X. 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica 23*(3): 341-347.
- HORVITZ, C.C. & LE CORFF, J. 1993. Spatial scale and dispersion pattern of ant and bird-dispersed herbs in two tropical lowland rain forests. *Vegetatio 107*: 351-362.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos 35*: 214-229.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist 104*: 501-528.
- KUNZ, T.H. 1982. *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio 80*: 107-138.
- MEIRELLES, M.L. & LUIZ, A.J.B. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasília. *Revista Brasileira de Botânica 18*(2): 185-189.
- PIANKA, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers, New York.

- ROBERTS, J.T. & HEITHAUS, E.R. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a Neotropical fig tree. *Ecology* 67(4): 1046-1051.
- SANTOS, F.A.M. 1991. *Padrão especial de jovens em relação a dultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no estado de São Paulo*. Tese de Doutorado (Ecologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- VALIO, I.F.M. & JOLY, C.A.. 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Snethlage (Moraceae). *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 91(4): 371-376.