

NATÁLIA DE OLIVEIRA LEINER

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
IB, UNICAMP

DISCIPLINA: NT238: Ecologia de Populações de
Plantas

2º Semestre de 2002

CONSEQÜÊNCIAS ECOLÓGICAS DA DISPERSÃO DE SEMENTES POR VERTEBRADOS NA ESTRUTURA DE POPULAÇÕES DE PLANTAS NEOTROPICAIS

INTRODUÇÃO

Aproximadamente 90% da flora neotropical produz frutos carnosos, com características atrativas para os vertebrados que os consomem (Howe & Smallwood, 1982; Peres & van Roosmalen, 2002). Além disso, é sabido que estes vertebrados, em especial aves e alguns mamíferos, são capazes de consumir os frutos sem que haja destruição das sementes durante a passagem pelo trato digestivo, ou seja, as sementes ainda podem ser depositadas em condições viáveis para germinação (Grelle & Garcia, 1999). Estes últimos são denominados dispersores de sementes, e possuem um papel fundamental na dinâmica e estrutura das populações de plantas neotropicais (Wenny, 2000).

Existem diversas formas de dispersão de sementes, mesmo dentro do grupo dos vertebrados. Há espécies de vertebrados que dispersam as sementes passivamente, ao ingerir incidentalmente os frutos durante o forrageamento na planta. Isto é bastante comum entre animais folívoros e/ou grandes herbívoros, como demonstrado por Janzen (1982). Outro exemplo de dispersão passiva é o caso dos animais que transportam as sementes externamente, grudadas nos pêlos e penas dos mesmos. Este tipo de dispersão é conhecido como ectozoocoria, enquanto a dispersão de sementes através da ingestão dos frutos, seja acidental ou não, é denominada endozoocoria. Por último, na endozoocoria, há também o caso dos animais granívoros que selecionam as sementes, as transportam e as armazenam em algum local, normalmente

enterradas, para posterior consumo. Estas espécies de animais são separadas dicotomicamente em “scatterhoarders” e “larderhoarders”. Os “scatterhoarders” armazenam muitas pilhas pequenas de sementes, enquanto os “larderhoarders” armazenam poucas pilhas, cada uma com muitas sementes (Price & Jenkins, 1986).

Para localizar os frutos e sementes, os animais utilizam diferentes sentidos. Aves e primatas, por possuírem uma visão colorida e desenvolvida, utilizam a cor dos frutos como característica principal para encontrá-los; por outro lado, animais noturnos como morcegos e outros mamíferos de atividade noturna, se baseiam nos odores dos frutos para encontrá-los (Stiles, 1992). Assim, de acordo com van der Pijl (1982), determinadas características dos frutos, usadas a princípio para atração de certos agentes dispersores, podem ser agrupadas em “síndromes de dispersão” de cada agente. Desta maneira, podemos observar a síndrome de dispersão das aves, dos mamíferos noturnos, dos mamíferos arborícolas, e dos morcegos (tabela 1). Podemos observar que o ponto comum entre as síndromes, é a presença de sementes ariladas. O arilo é uma protuberância comestível do tegumento da semente, e geralmente é rico nutritivamente (Howe, 1986). Além disso, é importante notar, que além das características estruturais dos frutos, o conteúdo nutricional dos frutos e sementes, a dureza das sementes, as toxinas presentes e o gosto dos frutos também influenciam que animais irão visitar a planta, e o comportamento de forrageamento dos mesmos na planta (Howe, 1986).

Tabela 1: Síndromes de dispersão de sementes

Categoria	Características dos frutos e sementes
Aves oportunistas	Sementes com arilos pequenos, ricas em lipídeos, proteínas e açúcar, de cor preta, azul, vermelha ou branca
Aves especialistas	Sementes grandes, com arilos grandes, ricas em proteínas e lipídeos, de cor verde, roxa, preta, azul ou vermelha
Mamíferos terrestres e arborícolas	Sementes com arilos grandes, aromáticas, ricas em proteína e açúcar, de cor verde, amarela e branca
Mamíferos aéreos	Sementes com arilos grandes ou pequenos, com odor forte, geralmente pendentes, de cor branca, ricas em amido e lipídeos

Claramente, ao observar que as plantas gastam parte de sua energia; que poderia ser utilizada para crescimento, reprodução futura ou até mesmo maior investimento na reprodução corrente (maior produção de sementes), na produção de características atrativas para os vertebrados, como o arilo, odor, gosto, e conteúdo nutricional dos frutos, podemos imaginar que a dispersão de sementes pelos mesmos traz alguns benefícios aos indivíduos de plantas. Estes benefícios são responsáveis pela explicação das forças seletivas que moldaram a dispersão de sementes por vertebrados. Observaremos na seção 1, as hipóteses que explicam a evolução da dispersão de sementes.

1. Evolução da dispersão de sementes

Uma vez que as plantas são organismos sésseis, elas estão mais sujeitas às variações ambientais e à períodos desfavoráveis, já que não possuem a capacidade de migração de muitos animais que evitam situações desfavoráveis, migrando para outros locais. Sendo

assim, as plantas são organismos mais plásticos e possuem maior tolerância às variações ambientais (Silvertown, 1987). Porém, caso não houvesse migração em nenhum dos estágios das plantas, a competição entre os indivíduos de uma população e de populações adjacentes seria extremamente forte, e possivelmente poderia levar espécies à extinção via exclusão competitiva, assim como as taxas de endocruzamento muito altas (Willson, 1992). Assim, a polinização e a dispersão de sementes garantem o movimento das plantas no espaço, e o fluxo gênico entre populações (Silvertown, 1987).

Existem 3 hipóteses principais que explicam a evolução da dispersão de sementes, demonstrando as vantagens do evento para as populações de plantas. As hipóteses se baseiam em vantagens como: (a) evitar a mortalidade desproporcional das sementes e plântulas próximas à planta –mãe, (b) aumentar as chances da prole encontrar um ambiente livre de competição, como clareiras, uma vez que os ambientes estão constantemente mudando, (c) assegurar que a prole encontre um local favorável para estabelecimento. Estas 3 hipóteses não são exclusivas, mas podem diferir em importância de um habitat para outro, e de uma espécie para outra (Howe, 1986).

Além destas 3 hipóteses, denominadas “hipótese do escape”, hipótese da colonização” e “hipótese da dispersão direta” por Howe & Smallwood (1982), há outros benefícios da dispersão de sementes. Entre eles, podemos salientar a importância da dispersão em eventos biogeográficos, como a colonização de outros continentes por algumas espécies de plantas, ou a colonização de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967); e o fato de que em alguns animais, a passagem pelo trato digestivo é responsável pela quebra da dormência das sementes (Rick & Bowman, 1961), aumentando assim as chances de germinação.

1.1 Hipótese do Escape

De acordo com Janzen (1970), a diversidade e a baixa densidade de cada espécie nas florestas tropicais, parecem ser resultado de dois processos comuns à maioria das florestas. Os processos usados para explicação de tais padrões são: 1) a distribuição leptocúrtica das sementes com relação à planta-mãe, ou seja, à medida que a distância da planta-mãe aumenta, o número de sementes que atinge tal ponto na floresta é menor, 2) a grande pressão de predação que parasitas e predadores especializados exercem sobre adultos, sementes e plântulas, especialmente quando os últimos estão sob o dossel dos adultos da mesma espécie.

A hipótese do escape se baseia na mortalidade dependente de densidade nas proximidades dos adultos da mesma espécie, seja por causa de predação de insetos e/ou roedores que respondem à densidade das sementes, concentrando suas atividades onde seus recursos são comuns e abundantes (Janzen, 1970; Connell, 1971). Além disso, Janzen (1970) afirmou que a predação também é maior próxima aos adultos da mesma espécie devido à predadores que respondem à distância das sementes e plântulas, ou seja, procuram por sementes e plântulas apenas na vizinhança dos adultos, ignorando aquelas que estão mais distantes. Alguns fatores alternativos que podem levar à mortalidade dependente de densidade também fazem parte da hipótese do escape. Entre eles, podemos citar a interferência das plantas adultas na prole via alelopatia, diminuição de nutrientes fundamentais no solo, seja por outras plântulas ou principalmente pelo adulto, e maior sombreamento das plântulas pela planta-mãe e por outras plântulas crescendo na área (Clark & Clark, 1984).

De acordo com a hipótese do escape, a dispersão de sementes é benéfica e aumenta aptidão dos indivíduos que são dispersos, uma vez que estes escapam da predação e têm maiores chances de sobrevivência, e provavelmente maior recrutamento também.

1.2 Hipótese da Colonização

A hipótese da colonização assume que os ambientes se alteram com o tempo, e que o objetivo principal de um indivíduo é disseminar suas sementes, de forma que algumas irão encontrar habitats com condições favoráveis para seu estabelecimento, como clareiras (Howe & Smallwood, 1982). Nesta hipótese, o sombreamento dos adultos sobre as plântulas e o sombreamento de espécies competitivas são os principais fatores que delimitam o estabelecimento de muitos indivíduos sob o dossel dos adultos, ao invés da pressão de predação. (Howe, 1986).

Esta hipótese se aplica à comunidades em processo de sucessão, de forma que as vantagens da dispersão estão ligadas à chance de encontrar ambientes desocupados, onde não haja competição por luz ou outros nutrientes fundamentais (Howe & Smallwood, 1982)

A hipótese da colonização foi muito explorada em plantas herbáceas (Hartshorn, 1978 *apud* Howe, 1986), sendo poucos os testes desta hipótese em plantas dispersas por vertebrados.

1.3 Hipótese da dispersão direta

Tal hipótese assume que determinados animais levam às sementes à habitats não-aleatórios, onde as condições para o estabelecimento e crescimento são melhores. Estes locais específicos possuem certas características edáficas que garantem o bom desenvolvimento das sementes e plântulas (Howe & Smallwood, 1982; Howe, 1986).

A dispersão direta já foi sugerida para algumas espécies de aves (Howe & Estabrook, 1977) porém parece que o evento é bastante raro entre plantas que são dispersas por vertebrados. Por outro lado, o evento é bem documentado para formigas (Thompson, 1980), que carregam as sementes para seus ninhos, onde as condições do solo são quase ideais para o estabelecimento das plantas.

2. Dispersão de Sementes por Vertebrados X Demografia das Plantas Neotropicais

A dispersão de sementes é reconhecida como um dos principais fatores afetando o recrutamento das plantas, seja ao reduzir os níveis de predação nas proximidades dos adultos da mesma espécie (Clark & Clark, 1984), ao aumentar as chances de germinação das sementes após a passagem pelo trato digestivo (Grelle & Garcia, 1999), ou através da colonização de novos habitats favoráveis para o estabelecimento (Sanchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998). Além disso, a dispersão de sementes também determina a distribuição espacial dos indivíduos adultos da população (Wenny, 2000). Por fim, de acordo com Silvertown (1987), o movimento das sementes é um tópico de interesse dos ecólogos que estudam populações de plantas porque as sementes são responsáveis pelo aumento ou diminuição do número de indivíduos de cada população, e também porque as sementes podem agir como fundadoras de novas populações.

Diversos estudos demonstram os efeitos da dispersão de sementes sobre a demografia das plantas neotropicais. A maioria dos estudos se propõe a testar a influência dos dispersores sobre o recrutamento e a mortalidade, e comprovar quais das vantagens da dispersão de sementes, discutidas por Howe & Smallwood (1982), é responsável pelo aumento das taxas de recrutamento e sobrevivência (e conseqüentemente da aptidão) dos indivíduos de plantas neotropicais que são dispersos por vertebrados.

Muitos trabalhos com plantas neotropicais comprovam que há mortalidade desproporcional de sementes e plântulas nas proximidades da planta-mãe (Howe & Primack, 1975; Sanchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998). Além destes trabalhos citados acima, podemos observar outros exemplos que comprovam a importância da dispersão de sementes no recrutamento e sobrevivência das sementes e plântulas via fuga da predação (Janzen *et al.*, 1976;

Clark & Clark, 1981; Howe *et al.*, 1985). Na Costa Rica, na estação biológica de La Selva, os padrões observados por Clark & Clark (1984) no seu estudo com indivíduos de *Dipteryx panamensis* apoiam a hipótese proposta por Janzen-Connell (*sensu* Clark & Clark, 1984). As sementes de *Dipteryx panamensis* podem ser dispersas por morcegos, cotias, esquilos e possivelmente primatas (Bonaccorso *et al.*, 1980). Os resultados do estudo mostram que nenhuma plântula que esteja entre 0-8 metros dos adultos sobrevive à idade de 21 meses, e a longevidade das plântulas é positivamente correlacionada com a distância dos adultos. Mesmo com a maior parte das sementes sendo depositadas próximo aos adultos, mais de 80% das plântulas com 2 anos de idade são encontradas à mais de 14 metros dos adultos. Tais resultados sugerem que há mortalidade dependente de densidade e de distância dos adultos, e outros estudos acerca desta espécie de planta suportam a idéia de que tal mortalidade é causada por herbívoros e patógenos, uma vez que os indivíduos mais jovens raramente ocorrem em distâncias que permitam a competição por luz ou nutrientes entre eles (Clark & Clark, 1984). Outro estudo com *Dipteryx panamensis*, no Panamá, encontrou um padrão semelhante ao do trabalho de Clark & Clark (1984). Os resultados de De Steven & Putz (1984) também suportam a hipótese do escape da predação, demonstrando que o recrutamento é delimitado nos estádios de semente e plântula pela predação por mamíferos, e que a sobrevivência das plântulas é menor embaixo dos adultos e mais alta em pequenas clareiras. Peres *et al.* (1997) também mostraram evidências que suportam a hipótese de Janzen-Connell. Em seu estudo na Amazônia, com sementes de *Bertolletia excelsa* dispersas por cotias, foi demonstrado que a remoção de sementes é desproporcionalmente mais alta em agrupamentos de adultos de *Bertolletia* comparado à remoção de sementes à distâncias de até 300m dos agrupamentos de adultos desta espécie.

Alguns estudos sugerem evidências que suportam a idéia de que as sementes e plântulas obtém maior chances de recrutamento e sobrevivência quando ocorrem distantes dos adultos,

porém a teoria do escape da predação por insetos e vertebrados não parece se aplicar (Silva Matos & Watkinson, 1998; Forget *et al.*, 2000, Silva & Tabarelli, 2001). Silva Matos & Watkinson (1998), por exemplo, não encontraram correlação entre as taxas de sobrevivência das plântulas e sua densidade ou sua distância da planta adulta mais próxima, por outro lado, a sobrevivência e crescimento das plântulas foi muito baixa nas proximidades dos adultos de *Euterpe edulis*, e o recrutamento dos juvenis declinou em distâncias entre 4-6 metros dos adultos. O que parece explicar tais resultados é um declínio na qualidade dos habitats, em especial da umidade do solo, nas proximidades dos adultos.

Os trabalhos de Schupp (1988 a,b) e Fialho (1990) demonstram que a dispersão de sementes pode ser vantajosa quando as sementes são depositadas em locais favoráveis. Schupp (1988 a,b) mostrou que as sementes que são depositadas em clareiras sofrem maior mortalidade, devido à atividade mais intensa dos roedores neste locais. Sendo assim, a sobrevivência e o estabelecimento de sementes e plântulas de *Faramea occidentalis* é favorecido quando as sementes são dispersas para áreas onde há cobertura vegetal. Fialho (1990) demonstrou que as sementes de *Erythroxylum ovalifolium* possuem maiores chances de germinação e estabelecimento quando dispersas para áreas mais úmidas, com cobertura vegetal.

Schupp (1988b) demonstrou, inclusive, que não há mortalidade dependente da distância e da densidade dos adultos em *Faramea occidentalis*, e que em densidades altas a sobrevivência é maior embaixo dos adultos da mesma espécie. Tal resultado contraria a hipótese de Janzen-Connell, porém pode ser explicada pelo fenômeno de saciação dos predadores (Schupp, 1988b). O mesmo resultado é encontrado em sementes de *Gustavia superba* dispersas por cotias, onde a vantagem da dispersão de sementes é máxima quando as sementes são depositadas em habitats onde haja tanta disponibilidade de sementes, que o predador se torna saciado (Forget, 1992).

Desta forma, a alta densidade de sementes promove maior sobrevivência das sementes embaixo dos adultos.

Outros estudos demonstram a importância da dispersão na germinação das sementes. Forget (1990), em seu estudo com *Voucapoua americana*, demonstrou que o ato de enterrar as sementes pelas cotias, acelera a germinação das sementes, porque há determinadas condições microclimáticas que impedem a germinação das mesmas quando elas não são enterradas. Smythe (1989), em Barro Colorado, observou um padrão semelhante em *Astrocaryum standleyanum*. As sementes de *Astrocaryum* também atingem maior sobrevivência quando dispersas e enterradas por cotias, mostrando que a probabilidade de germinação é maior nestas sementes que foram escarificadas e enterradas pelos animais. Porém, os resultados indicam que a maior probabilidade de germinação nestas sementes ocorre porque a escarificação remove larvas de invertebrados antes que eles tenham tempo de penetrar no endocarpo das sementes. Além disso o ato de enterrar as sementes protege as mesmas de serem encontradas por outros predadores. Silva & Tabarelli (2001), no Brasil, também observaram que o “scatterhoarding” das sementes de *Bactris acanthocarpa* por cotias reduz a infestação das mesmas por insetos e a predação por vertebrados, aumentando assim as chances de sobrevivência e germinação dos indivíduos.

Condit *et al.* (1992), avaliaram a hipótese de Janzen-Connell com relação ao recrutamento de espécies de plantas em Barro Colorado, e demonstraram que embora algumas espécies de plantas possuam uma redução no recrutamento nas proximidades dos adultos, muitas espécies neotropicais possuem picos de recrutamento nas proximidades dos adultos, especialmente entre arbustos e plantas herbáceas, ou não possuem nenhum padrão claro. Tal estudo, e os exemplos que observamos nos parágrafos acima, sugerem que, em geral, há maior mortalidade de sementes e plântulas próximas aos adultos, porém este não é o padrão para todas as espécies de plantas neotropicais. Sendo assim, os exemplos nos permitem observar que a

dispersão de sementes por vertebrados influencia positivamente a sobrevivência e o recrutamento das plantas neotropicais, mas não há um único fator capaz de explicar esta influência, ou seja, os fatores variam em diferentes situações; podendo estar ligados ao escape da predação, à colonização de habitats favoráveis, à aceleração da germinação e muitos outros fatores.

3. Comportamento dos vertebrados X Distribuição espacial das plantas

O movimento das sementes dentro da população de plantas é consequência do movimento dos vertebrados que dispersam tais sementes (Jordano, 1992). Assim, determinadas características morfológicas e comportamentais dos animais frugívoros, além do tempo de retenção das sementes no trato digestivo dos mesmos, são responsáveis pelo padrão de deposição das sementes (Stiles, 1992). Sendo assim, do ponto de vista da planta, a importância evolutiva e demográfica da interação com os dispersores depende do número de sementes que eles removem, e do local onde elas são depositadas (Jordano, 1992). Em outras palavras, uma vez que o crescimento e a sobrevivência das plantas dependem de certa forma da distância dos adultos da mesma espécie (Clark & Clark, 1984), e da densidade de sementes e plântulas da mesma espécie (Howe, 1980), o movimento e os padrões de deposição têm grande importância na determinação da qualidade da deposição das sementes e da eficiência e qualidade dos agentes dispersores (Schupp, 1993).

Diversas características dos vertebrados afetam os padrões de dispersão, como por exemplo o tratamento dos frutos e sementes pelos animais. Muitos animais, especialmente no grupo das aves, podem ser classificados de acordo com a maneira com que tratam as sementes. Sendo assim, podemos observar animais que engolem os frutos e /ou sementes e depois defecam, e podemos observar animais que retiram a polpa dos frutos, e depois descartam os mesmos,

regurgitando as sementes (Jordano, 1992). Em geral, esta divisão pode ser vista como um contínuo, e fatores como o tamanho do animal em relação ao tamanho da semente que ele ingere, e a própria identidade da espécie, são determinantes da forma de tratamento dos frutos e sementes (Stiles, 1992). Em geral, animais que regurgitam as sementes, as depositam nas proximidades dos adultos da mesma espécie, gerando um padrão agregado e diminuindo as chances de sobrevivência e estabelecimento das mesmas, através da pressão de predação dependente de densidade e de distância, e da competição entre as plântulas (Howe, 1980). Por outro lado, animais que processam os frutos e sementes no trato digestivo, possuem um tempo de retenção mais longo, e isto aumenta a probabilidade de que estas sementes sejam depositadas longe dos adultos da mesma espécie (Howe, 1980; Jordano, 1992), porém as distâncias são influenciadas pelo tamanho da área de vida dos animais, e por outras características comportamentais (Stiles, 1992).

Alguns vertebrados que possuem pontos de atividade intensa dentro de sua área vida, como poleiros ou ninhos, podem depositar todas as sementes nestes locais, gerando forte agregação de sementes, e prejudicando as taxas de sobrevivência e recrutamento das mesmas (Stiles, 1992). Janzen *et al.* (1976), por exemplo, observaram que indivíduos de *Artibeus jamaicensis* depositam a maior parte das sementes embaixo dos adultos de *Andira inermis* que são usados como poleiros para alimentação, e que a predação por gorgulhos do gênero *Cleogonus* é mais alta nas proximidades dos adultos. Fleming & Heithaus (1981) também observaram que morcegos frugívoros na Costa Rica depositam grande parte das sementes em poleiros, provavelmente por causa do risco de predação nestes animais durante o forrageamento, gerando assim distribuições agregadas.

Como pudemos observar no exemplo anterior, os padrões de deposição agregado e espalhado espacialmente não são determinados apenas pela forma de tratamento dos frutos e

sementes (defecar ou regurgitar). Porém, podemos notar que os padrões afetam de forma bastante diferente as chances de recrutamento das plantas. Sendo assim, em geral animais que dispersam as sementes para longe dos adultos, e geram padrões de deposição espalhados são dispersores mais eficientes, pois aumentam as chances de sobrevivência e recrutamento; por outro lado, animais que geram padrões de deposição agregados parecem reduzir as taxas de sobrevivência e recrutamento das plantas, uma vez que a competição entre os indivíduos deve ser maior e os indivíduos podem estar sujeitos aos efeitos dependentes de densidade e de distância que os predadores exercem (Jordano, 1992; Stiles, 1992). Obviamente, condições ambientais específicas em cada um dos sítios de deposição (umidade, luz), independente do padrão de deposição, podem alterar as taxas de sobrevivência esperadas em cada um dos padrões (Howe, 1989).

Existem alguns estudos comparando os destinos das sementes dispersas nos dois diferentes padrões de deposição. Pizo & Simão (2001) investigaram os efeitos de cada um dos padrões de deposição de sementes de *Euterpe edulis* na sobrevivência de suas sementes. Os resultados sugerem que sementes depositadas em fezes agrupadas, como é o caso das sementes dispersas por antas e aves da família Cracidae, possuem menor chance de sobreviver devido à predação e competição dependente de densidade de sementes e plântulas. Enquanto isso, sementes que são regurgitadas individualmente em pequenos intervalos de tempo por aves da família Trogonidae e Ramphastidae, possuem maior chance de sobrevivência. Howe (1980) demonstrou que apesar do grande número de sementes de *Tetragastris panamensis* removidas por *Alouatta palliata*, *Cebus capucinus* e *Nasua narica* (97% das sementes), estes dispersores são pouco eficientes, uma vez que depositam as sementes embaixo dos adultos ou em fezes agrupadas, produzindo indiretamente altas taxas de mortalidade.

Howe (1989) sugeriu que plantas que geralmente são dispersas por animais que produzem padrões de deposição espalhada devem possuir sementes e plântulas desprotegidas, ao contrário das plantas que são normalmente dispersas por animais que produzem padrões de deposição agregados, que devem produzir sementes e plântulas protegidas com defesas químicas, mecânicas e lignificação, de forma a evitar a predação pelos agentes dependentes de densidade e distância. Seguindo esta mesma idéia, as plântulas que ocorrem agregadas devem possuir forte habilidade competitiva e devem possuir maneiras de evitar competição, como a capacidade de enxerto de raízes (Howe, 1989).

Entre os dispersores secundários, a dicotomia “scatterhoarding” e “larderhoarding” também parece gerar padrões de deposição distintos. “Scatter hoarders”, como os esquilos, enterram as sementes individualmente ou em grupos pequenos, enquanto “larder hoarders” enterram grande parte das sementes juntas, diminuindo as chances de que estas sementes germinem e se estabeleçam, seja pela forte predação e ataque de fungos ou pela competição entre plântulas.

A dieta dos vertebrados também parece influenciar as chances de sobrevivência das plantas. Em caso de animais com dietas mistas, a identidade das sementes que serão depositadas juntas pode ser determinante na sobrevivência das espécies. Se alguma espécie é competitivamente superior, as outras plântulas presentes na área não conseguirão se desenvolver e se estabelecer (Loiselle, 1990).

Por fim, a dispersão de sementes por vertebrados afeta diretamente a distribuição espacial dos indivíduos da população de plantas que são dispersos (Wenny, 2000). O padrão de deposição das sementes irá determinar a distribuição espacial dos indivíduos daquela população, ao menos que haja mortalidade dependente de densidade nas proximidades dos adultos da mesma espécie, desta forma transformando uma distribuição agregada em uma distribuição futura uniforme ou

aleatória (Howe, 1980). Fleming & Heithaus (1981) demonstraram que morcegos frugívoros depositam as sementes de espécies como *Cecropia peltata*, *Muntingia calabura* e *Chlorophora tinctoria* em poleiros noturnos e desta forma, tornam a distribuição destas populações agregadas. *Bactris acanthocarpa* é outra espécie que possui distribuição agregada na natureza, e este padrão parece ser fruto das baixas taxas de remoção de sementes e da curta distância que as cotias dispersam tais sementes (Silva & Tabarelli, 2001).

Apesar das previsões de que a agregação dos indivíduos de uma espécie de planta seria prejudicial para o estabelecimento e desenvolvimento das sementes e plântulas em questão, devido á maior predação dependente de densidade e de distância (Janzen, 1970), podemos observar várias populações na natureza que possuem distribuição agregada (Silva & Tabarelli, 2001). Isto ocorre porque, há persistência de juvenis sob o dossel dos adultos da mesma espécie devido á baixa, mas não inexistente, sobrevivência do grande número de sementes que é depositado embaixo dos adultos (Hubbell, 1980), uma vez que a distribuição das sementes, em geral, é leptocúrtica (Janzen, 1970).

4. Estudo de Caso - *Virola nobilis* (Howe *et al.*, 1985; Howe, 1993)

Virola nobilis é uma espécie dióica, de abundância e fecundidade moderadas em Barro Colorado, no Panamá. A espécie produz frutos conspícuos, de coloração vermelho brilhante, que são atrativos para os animais. Além disso, o arilo é extremamente nutritivo, com 63% de seu conteúdo em lipídeos, 9% em carboidratos e 3% em proteínas (Howe & Vande Kerckhove, 1981). Estudos de 5 anos com a espécie em questão (anteriormente conhecida como *Virola surinamensis*), mostram que 5 espécies de aves; *Ramphastos swainsonii*, *Penelope purpurascens*, *Ramphastos sulfuratus*, *Trogon massena*, e *Baryphthengus martii*; são responsáveis pela

dispersão de aproximadamente 47 % das sementes produzidas pela planta, sendo assim os principais visitantes da *Virola*.

O estudo buscou reavaliar causas e conseqüências da mortalidade de sementes e plântulas, e conseqüências da dispersão de sementes pelos animais no recrutamento. Um dos objetivos secundários do trabalho é testar a hipótese do escape da predação (Howe & Smallwood, 1982).

Para testar a hipótese do escape da predação, foram plantadas sementes frescas, sementes germinando e plântulas já estabelecidas em anéis concêntricos á distâncias de 5 (embaixo do adulto), 15 (próximo da cobertura do adulto), 25, 35 e 45 metros dos adultos. Foram plantadas 40 sementes frescas, nos 5 anéis, em torno de 17 indivíduos de *Virola* e foram plantadas 25 sementes germinando (com protrusão da radícula) e 25 plântulas estabelecidas (2-4 folhas, sem endosperma), nos 5 anéis, em torno de 13 e 7 plantas de *Virola* respectivamente. O monitoramento foi realizado entre 0 e 6 semanas, e depois de 12, 24 e 52 semanas.

Os resultados demonstram que entre as sementes frescas e germinando, aquelas que foram dispersas à alguns metros de distância dos adultos obtiveram vantagem, expressa em maior sobrevivência. As evidências para *Virola* sugerem que sementes disseminadas à 45 metros dos adultos possuem 44 vezes mais chances de sobreviver do que aquelas sementes que permanecem embaixo dos adultos. Porém, entre as plântulas já estabelecidas, a mortalidade foi de 96% e foi independente da distância dos adultos.

As principais causas de mortalidade parecem estar ligadas à predação de sementes e plântulas. Nas primeiras semanas (0-12 semanas), quase 100% da mortalidade pode ser atribuída à gorgulhos (*Conotrachelus sp*), besouros (Nitidulidae) e alguns mamíferos. Após 12 semanas, quando as plântulas não dependem mais do endosperma e por isso estão livre da infestação por insetos; roedores e outros mamíferos, como antas, são responsáveis pela mortalidade das

plântulas já estabelecidas, independente da distância destas plântulas com relação aos adultos. Como os efeitos da distância dos adultos na mortalidade são perceptíveis apenas nas sementes mais jovens e/ou nas plântulas se desenvolvendo, a influência dos insetos na predação de sementes e plântulas parece ser a principal responsável por conferir a vantagem da dispersão de sementes, já que o efeito da predação por mamíferos independe da distância.

De acordo com Howe (1993) a distância dos adultos é importante para a sobrevivência e recrutamento durante a fase de estabelecimento das plântulas, uma vez que há a vantagem de escapar da forte pressão de predação exercida pelos insetos, especialmente *Conotrachelus*, que parece ser um predador específico do gênero *Viola* (Howe *et al.*, 1985), porém, após o estabelecimento o que importa para o recrutamento são as condições microclimáticas do local.

Estudos anteriores com espécies do gênero *Viola*, demonstram que habitats como clareiras não são críticos para a sobrevivência das plântulas, e que as sementes são capazes de germinar e se estabelecer mesmo em áreas sombreadas (Howe *et al.*, 1985). Sendo assim, a natureza do sítio de deposição da semente com relação à incidência de luz, não parece ser responsável por variações na sobrevivência e recrutamento. Por outro lado, é bastante clara a influência positiva da dispersão de sementes como forma de evitar a predação dependente de distância, em especial durante as fases iniciais das sementes e plântulas. Efeitos da densidade das sementes e plântulas não foram medidos, porém podem estar presentes e podem ser confundidos com os efeitos da distância, ou seja, a forte predação embaixo dos adultos pode ser resultado da grande densidade neste local.

É importante notar que há diferenças nas habilidades dispersoras dos diferentes agentes dispersores desta espécie. Tais diferenças são responsáveis por alterar as distribuições espaciais, e possivelmente o recrutamento, das sementes e plântulas (Howe, 1993). Desta maneira, os resultados confirmam a hipótese de que frugívoros especializados são mais eficientes na

dispersão das sementes e no estabelecimento das plântulas (Howe *et al.*, 1985). Entre os animais que visitam *V. nobilis*, aves maiores como *Ramphastos swainsonii*, *R. sulfururatus* e *Penelope purpurascens* removem entre 65-100% das sementes para longe dos adultos, enquanto aves menores como *Baryphthengus martii*, *Tytira semifasciata*, *Trogon massena* e primatas (*Ateles geoffroy*) depositam, respectivamente, 46 e 83% das sementes embaixo dos adultos da mesma espécie (Howe *et al.*, 1985). Sendo assim, aves maiores são dispersores mais eficientes, uma vez que carregam muitas sementes e as depositam em locais favoráveis, sendo responsáveis pelo aumento da sobrevivência das sementes e plântulas, uma vez que através da sua dispersão, há escape da predação. Por outro lado, neste estudo aves menores e primatas geram distribuições agregadas de sementes e plântulas e desta forma, do ponto de vista da planta, estão depositando as sementes em um local desfavorável para o estabelecimento, já que nas proximidades dos adultos, onde eles depositam as sementes, há mortalidade desproporcional (99.94%) das sementes e plântulas dependente de densidade e de distância.

5. Perspectivas Futuras

Apesar dos diversos estudos considerando a dispersão de sementes por vertebrados nos Neotrópicos, a maior parte do conhecimento integrando frugivoria e demografia das populações de plantas está relacionado à aves (ex. Howe, 1993), morcegos (e. g. Fleming & Heithaus, 1981) e roedores (e.g Smythe, 1989), enquanto que estudos neste aspecto com primatas, grandes herbívoros terrestres e carnívoros arborícolas são muito poucos, sendo a grande maioria dos estudos com estes grupos apenas descritivos (e.g Olmos *et al.*, 1999). Outro ponto importante que deve ser estudado é a comparação dos padrões de deposição gerados por diferentes

dispersores, e as conseqüências do padrão de dispersão no recrutamento das plantas (Wenny, 2000). A ligação entre a dispersão de sementes por vertebrados e o recrutamento das plântulas ainda é muito pouco conhecido. Como a dispersão é apenas o primeiro de uma série de eventos que afetam o recrutamento, sendo estes eventos a remoção dos frutos, disseminação das sementes, predação pós-dispersão, dispersão secundária, germinação e estabelecimento das plântulas (Wenny, 2000), todos estes eventos são influenciados pelo comportamento do agente dispersor, e assim para entender completamente a ligação entre dispersão de sementes e recrutamento é necessário estudar cada estágio do recrutamento (idealmente, deve-se observar a planta desde o momento da dispersão das sementes até a idade reprodutiva).

Outro problema dos estudos das conseqüências da dispersão de sementes na demografia das plantas, em especial no recrutamento, é a dificuldade de encontrar as sementes dispersas. A grande maioria dos estudos não considera o destino das sementes após a dispersão, e se preocupa apenas em observar a quantidade de frutos na dieta e o tratamento das sementes no trato digestivo, como forma de avaliar a importância dos dispersores na aptidão das plantas (e.g Howe, 1986). Entre os estudos que consideram o destino das sementes após a dispersão, os resultados são gerados através de sementes experimentalmente dispersas (e.g Silva & Tabarelli, 2001), e praticamente não há dados acerca da dispersão real de sementes.

A maior parte dos estudos integrando a dispersão de sementes com a dinâmica das populações de plantas, considera a hipótese de evitar a predação dependente de densidade e de distância como fator responsável pela vantagem da dispersão (e.g Clark & Clark, 1984; Peres *et al.*, 1997). Poucos estudos se preocupam em observar características dos habitats onde as sementes são depositadas. Nestes poucos estudos, em geral, tais características são observadas isoladamente, como se fossem independentes umas das outras na natureza (Schupp, 1988a). É importante que novos estudos, além dos de Schupp (1988a,b), considerem a importância destas

características conjuntamente, de forma a analisar qual delas é a mais importante e a existência de interações entre elas que possam alterar a demografia das plantas.

Além disso, poucos estudos avaliam a consistência dos efeitos dependentes de densidade anualmente, ou se preocupam em observar as interações entre os efeitos dependentes da densidade e os efeitos das características do local de deposição nas taxas de sobrevivência, e nas chances de germinação e estabelecimento (Schupp, 1988a). Sendo assim, novos estudos deveriam seguir as coortes de plantas dispersas anualmente, e avaliar todos os fatores que podem influenciar a demografia destas plantas, de forma a separar os efeitos de cada fator (separar por exemplo efeitos dependentes de densidade, de efeitos dependentes de distância; ou efeitos do local de deposição dos efeitos da predação desproporcional), sugerir quais os fatores mais importantes em cada população, e discutir qual o efeito final de todos os fatores na demografia das plantas.

Por fim, os trabalhos que geram evidências pró e/ou contra a hipótese de Janzen-Connell, em geral, geram evidências pouco claras, uma vez que os testes das hipóteses não são bem aplicados. Clark & Clark (1984) discutiram diversos métodos que poderiam ser usados para testar a hipótese de Janzen-Connell, inclusive, indicando qual o método mais eficiente, que poderia gerar evidências mais claras acerca do assunto, e que deveria ser usado nos próximos trabalhos, de forma a uniformizar os resultados.

6. Conclusão

Parece bastante clara a importância da dispersão de sementes por vertebrados na demografia das plantas neotropicais. As evidências, baseadas nos resultados dos estudos observados acima, sugerem que a dispersão das sementes de um indivíduo da população confere

vantagem adaptativa a este mesmo indivíduo, uma vez que em geral há maior mortalidade de sementes e plântulas próximas aos adultos da população em questão, porém este não é o padrão para todas as espécies de plantas neotropicais. Sendo assim, os exemplos nos permitem observar que a dispersão de sementes por vertebrados, na maioria das vezes, influencia positivamente a sobrevivência e o recrutamento das plantas neotropicais, mas não há um único fator capaz de explicar esta influência, ou seja, os fatores variam em diferentes situações; podendo estar ligados ao escape da predação, à colonização de habitats favoráveis, à aceleração da germinação e muitos outros fatores.

É importante lembrar que os padrões de deposição das sementes que os vertebrados produzem podem prejudicar as taxas de sobrevivência, ao invés de gerar benefícios, como é esperado usualmente. Além disso, é fundamental ter em mente que apesar da mortalidade ser geralmente maior nas proximidades dos adultos, a mesma não é zero, e que por isso muitas vezes encontramos populações de plantas com distribuição agregada na natureza. Por fim, muitas vezes a agregação dos indivíduos pode ser vantajoso para a sobrevivência, seja por causa da saciação dos predadores, ou por causa das condições nas proximidades dos adultos, que podem ser mais favoráveis ao estabelecimento.

Sendo assim, podemos dizer que parece existir um padrão de aumento da aptidão dos indivíduos que são dispersos para longe dos indivíduos da mesma espécie, tornando assim vantajosa a evolução das síndromes de dispersão de sementes; porém, como todo padrão, há exceções.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BONACCORSO, F.J., GLANZ, W.E. & SANFORD, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dypterix panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Rev. Biol. Trop.* 28:61-72.
- CLARK, D.A & CLARK, D.B. 1981. Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia* 49:73-75.
- CLARK, D. A & CLARK, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140:261-286.
- CONNELL, 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 (P.J. den Boer & Gradwell, G.R., eds). Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p.298-310.
- DE STEVEN, D. & PUTZ, F.E. 1984. Impacts of mammals on early seed recruitment of a tropical canopy tree, *Dypterix panamensis*, in Panama. *Oikos* 43:207-216.
- FIALHO, R.F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a treefrog – effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* 22:423-424.
- FLEMING, T.H & HEITHAUS, E.R. 1981. Frugivorous bats , seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13 (Suppl.): 45-53.
- FORGET, P.-M. 1990. Seed dispersal of *Voucapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6:459-468.

- FORGET, P.-M. 1992. Seed removal and seed fate of *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 24:408-414.
- FORGET, P.-M., MILLERON, T., FEER, F., HENRY, O & DUBOST, G. 2000. Effects of dispersal pattern and mammalian herbivores on seedling recruitment for *Virola michelii* (Myristicaceae) in French Guiana. *Biotropica* 32:452-462.
- GRELLE, C.E.V & GARCIA, Q.S. 1999. Potential dispersal of *Cecropia hololeuca* by the common opossum (*Didelphis aurita*) in Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Revue Ecologie (Terre et Vie)*, 54:327-332.
- HOWE, H.F. & PRIMACK, R.B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7:278-283.
- HOWE, H.F. & ESTABROOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111:817-832.
- HOWE, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61:944-959.
- HOWE, H.F. & VANDE KERCKHOVE, G.A. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62:1093-1106.
- HOWE, H.F & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- HOWE, H.F., SCHUPP, E.W. & WESTLEY, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791.
- HOWE, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *In* Seed dispersal (Murray, D.R ed). Academic Press, Sydney, Australia, p.123-189.
- HOWE, H.F. 1989. Scatter- and clump- dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.

- HOWE, H.F. 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *In*: Frugivory and seed dispersal: Ecological and Evolutionary aspects. (Fleming, T.H. & Estrada, A., eds). Kluwer Academic Publishers, Belgium, p. 149-162.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed predation and the 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.
- JANZEN, D.H, MILLER, G.A., HACKFORTH-JONES, C.M., POND, K.H. & JANOS, D.P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068-1075.
- JANZEN, D.H. 1982. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38:150-156.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. *In* *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Fenner, M., ed). CAB International, Wallingford, UK., p. 105-156.
- LOISELLE, B.A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82:494-500.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, Princeton University Press, .xi + 203 pp.
- OLMOS, F., PARDINI, R., BOULHOSA, R.L, BURGI, R. & MORSELLO, C. 1999. Do tapirs steal food from palm seed predators or give them a lift? *Biotropica* 31:375-379.
- PERES, C.A, SCHIESARI, L.C. & DIAS-LEME, C.L. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nut, an agouti-dispersed Amazonian seed crop (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae): a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 13:69-79.

- PERES, C.A & VAN ROOSMALEN, M.G.M. 2002. Patterns of primate frugivory in Amazonia and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests. *In* Frugivory and Seed Dispersal: Ecological, Evolutionary and Conservation issues. (Levey, D., Galetti, M. & Silva, W.R., eds). CABI Publishing, Oxford.
- PIZO, M.A & SIMÃO, I. 2001. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. *Acta Oecologica* 22:229-233.
- PRICE, M.V. & JENKINS, S.H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. *In* Seed Dispersal (Murray, D.R., ed). Academic Press, Sydney, Australia, p. 191-236
- RICK, C.M. & BOWMAN, R.I. 1961. Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution* 15:407-417.
- SANCHEZ-CORDERO, V. & MARTINEZ-GALLARDO, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151.
- SCHUPP, E.W. 1988a. Factors affecting seed post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76:525-530
- SCHUPP, E.W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51:71-78.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *In* Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary aspects (Fleming, T.H. & Estrada, A, eds). Kluwer Academic Publishers, Belgium, p. 15-29.
- SILVA MATOS, D.M. & WATKINSON, A R. 1998. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 30:595-603.
- SILVA, M.G. & TABARELLI, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22:259-268.

- SILVERTOWN, J.W. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman Scientific & Technical, England, U.K.
- SMYTHE, N. 1989. Seed survival in the Palm *Astrocaryum standleyanum*: Evidence for dependence upon its seeds dispersers. *Biotropica* 21:50-56.
- STILES, E.W. 1992. Animals as seed dispersers. *In* *Seeds: The Ecology of Regeneration of Plant Communities* (Fenner, M., ed). CAB International, Wallingford, U.K., p. 87-104.
- THOMPSON, J.N. 1980. Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *American Midland Naturalist* 104:176-184.
- VAN DER PILJ, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70:331-351.
- WILLSON, M.F. 1992. The Ecology of seed dispersal. *In* *Seeds: The Ecology of Regeneration of Plant Communities* (Fenner, M., ed). CAB International, Wallingford, U.K., p. 61-86.