

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

NT 238 – ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE PLANTAS

MONOGRAFIA

Valéria Forni Martins, RA 003422

**A Influência da Dispersão de Sementes na Estrutura Espacial de Populações
Vegetais**

Introdução

A reprodução de plantas por meio de sementes envolve processos separados temporal e espacialmente, dependentes de diferentes variáveis, como o desenvolvimento e a dispersão das sementes, e o estabelecimento das plântulas (Willson 1992, Wang & Smith 2002). A dispersão de sementes é a etapa do ciclo reprodutivo das plantas que representa o início da renovação das populações vegetais (Willson 1992, Herrera *et al.* 1994, Wenny 2000, Jordano & Godoy 2002, Wang & Smith 2002), sendo de extrema importância para a colonização e manutenção destas populações (Harper 1977, Howe & Smallwood 1982).

Desta forma, a dispersão de sementes é um processo que, em última análise, visa a deposição das sementes em sítios propícios à germinação, ao estabelecimento das plântulas, e a sobrevivência, crescimento e reprodução subsequentes das plantas (Howe & Smallwood 1982, Willson 1992, Houle 1992). A distribuição espacial de sementes dispersas tem sido analisada a partir da perspectiva da planta-parental ou da perspectiva populacional (Willson 1992), e estas abordagens contrastantes têm adotado dois termos diferentes para descrever a distribuição de sementes: a sombra e a chuva de sementes (Alcantara *et al.* 2000).

A sombra de sementes se refere à distribuição espacial gerada pela dispersão das sementes de uma única planta-parental em função da distância da fonte, sendo freqüentemente usada para acessar aspectos evolutivos da dispersão de sementes (Willson 1993). Já a chuva de sementes, que descreve a distribuição de sementes em um habitat ocupado pela população (geralmente negligenciando as fontes das sementes ou a distância potencial entre estas fontes), tem como foco uma visão mais demográfica da dispersão de sementes (Alcantara *et al.* 2000).

No entanto, a dispersão secundária e as características do ambiente podem alterar a distribuição de sementes que já sofreram algum evento de dispersão (Houle 1992, Schneider & Sharitz 1988). Além disto, muitos processos ocorrem entre a dispersão das sementes e o desenvolvimento das plantas adultas (Nathan & Muller-Landau 2000, Wang & Smith 2002), influenciados por interações entre espécies e fatores ambientais. Assim, a não ser que a disponibilidade de sementes seja o fator limitante para o desenvolvimento de uma população, a importância da chuva de sementes para a estruturação de uma população vegetal não pode ser assumida *a priori* (Levine & Murrell 2003).

Portanto, até que ponto a dispersão de sementes influencia a estrutura de populações vegetais? Este estudo apresenta os fatores que afetam e modificam a deposição de sementes no ambiente, e como e porque os padrões espaciais de distribuição de sementes se alteram até o recrutamento das plântulas em indivíduos jovens.

Dispersão de sementes

As taxas de mortalidade das plantas são maiores em sementes, plântulas e estádios iniciais do desenvolvimento (Janzen 1969, 1970, 1971, Harper 1977, Cavers 1983). A dispersão de sementes pode beneficiar o sucesso reprodutivo do indivíduo de três maneiras: (1) por diminuir a mortalidade por competição, predação e infestação por patógenos, comuns em áreas com grande densidade de sementes, como perto da planta-parental (Janzen 1969, 1970, 1971, Beattie & Lyons 1975, Handel 1976, Harper 1977, O'Dowd & Hay 1980, Bond & Slingsby 1984, Holldobler & Wilson 1990, Stiles 1992, Willson 1992, Herrera *et al.* 1994, Cain *et al.* 2000); (2) pela colonização de novos

habitats, geralmente raros, imprevisíveis, aleatórios ou efêmeros (Willson 1992, Wenny 2000, 2001, Wang & Smith 2002), e (3) pela deposição de sementes em micro-habitats propícios à sobrevivência de sementes e estabelecimento das plântulas (Howe & Smallwood 1982, Willson 1992). Estas três vantagens da dispersão são, respectivamente, as bases das teorias de escape, colonização e dispersão direcional (Howe & Smallwood 1982, Wenny 2001). Estas hipóteses não são necessariamente mutuamente exclusivas, e a importância relativa de cada uma das vantagens pode variar com o tempo e com a comunidade (Houle 1992). A dispersão de sementes também influencia no fluxo gênico e na estruturação genética temporal e espacial dentro e entre populações (Willson 1992, Hamrick *et al.* 1993, Ouborg *et al.* 1999, Jordano & Godoy 2002), além de propiciar a manutenção da diversidade, com implicações para a sucessão, regeneração e conservação da comunidade vegetal (Willson 1992, Wenny 2000, Wang & Smith 2002).

As sementes podem ser dispersas por um único agente, porém uma parte considerável das espécies de plantas é diplocórica, ou seja, dispersa por dois agentes, ou policórica, dispersa por agentes múltiplos (van der Pijl 1972, Buckley 1982, Bakker *et al.* 1996). Os agentes dispersores podem ser abióticos, como vento e água, ou bióticos, como animais vertebrados e invertebrados (van der Pijl 1972). Uma única semente pode sofrer mais que um evento de dispersão, o que pode afetar seu destino e, assim, o sucesso de estabelecimento da plântula (Roberts & Heithaus 1986, Vander Wall & Joyner 1998, Nathan & Muller-Landau 2000, Wang & Smith 2002).

Estrutura espacial

O recrutamento vegetal é um processo espacialmente estruturado e com muitos estágios que determina a distribuição, a dinâmica e a estrutura genética das populações e comunidades vegetais (Schupp 1995; Clark *et al.* 1999; Nathan & Müller-Landau 2000; Levine & Murrell 2003). Segundo Hill (1973), a estrutura espacial das espécies vegetais pode ser determinada por três grupos de fatores: (1) a forma de crescimento dos indivíduos e o padrão de dispersão de suas sementes; (2) a competição inter- e intra-específica durante o estabelecimento, e (3) as diferenças ambientais da comunidade, incluindo variações no estágio sucessional que condicionam disponibilidade de luz, umidade e temperatura. Além destes fatores, as interações com inimigos naturais

(predadores, patógenos e parasitas) também são importantes na determinação da estrutura espacial de espécies arbóreas tropicais (Janzen 1970, Connell 1971, Augspurger 1984).

A estrutura espacial dos indivíduos de uma população é, portanto, resultado do arranjo espacial de seus ancestrais e das oportunidades de crescimento vividas por cada membro desta população no decorrer de seu desenvolvimento, desde a fase de semente até o estágio adulto (Hutchings 1986). Em última análise, os padrões de distribuição e abundância dos indivíduos adultos estão diretamente relacionados com a eficiência da dispersão de sementes (quantidade e qualidade dos locais para onde as sementes são dispersas) (Schupp 1993, Venable & Brown 1993), e com as probabilidades de estabelecimento e sobrevivência dos indivíduos jovens até a maturidade reprodutiva (Cook 1980).

Assim, uma questão central em demografia de plantas é se o recrutamento pode ser previsto espacialmente a partir da chuva de sementes (concordância espacial) ou se os processos pós-dispersão se sobressaem aos padrões de deposição de sementes, levando à independência, ou mesmo à uma relação negativa, entre a chuva de sementes e o recrutamento vegetal (discordância espacial; Houle 1995, Jordano & Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp & Fuentes 1995). A relação entre a chuva de sementes e o recrutamento vegetal depende do grau de heterogeneidade espacial das perdas pós-dispersão em relação ao padrão espacial da deposição de sementes, e das probabilidades de sobrevivência ao longo do processo de recrutamento. Para demonstrar isto, são usados modelos que relacionam o recrutamento com a distância das fontes de sementes (como o de Janzen-Connell e de Hubbell) e que descrevem o recrutamento em relação à heterogeneidade ambiental (García *et al.* 2005).

O modelo de Janzen-Connell prediz que a maior proximidade de adultos co-específicos e a alta densidade de jovens co-específicos levariam a uma taxa de mortalidade desproporcionalmente maior de sementes e plântulas, ocasionada por patógenos, herbívoros e predadores. Assim, a probabilidade de recrutamento seria maior a uma determinada distância da planta parental, onde há diminuição da densidade de sementes e aumento da chance de sobrevivência. Isto permitiria, então, o estabelecimento de indivíduos de outras espécies entre a planta parental e sua progênie. Esta situação reduziria o grau de agregação dos indivíduos adultos de uma espécie em comparação a um modelo em que a mortalidade fosse independente de distância e/ou

densidade, e levaria à coexistência de um grande número de espécies arbóreas nas florestas tropicais (Janzen 1970, Connell 1971). Entretanto, a maioria dos estudos sobre estrutura espacial de espécies arbóreas, principalmente nos neotrópicos, tem demonstrado que o padrão mais freqüente é o agregado (manchas de indivíduos co-específicos), ocorrendo também, em menor freqüência, o padrão aleatório (indivíduos distribuídos ao acaso) e, raramente, o regular (indivíduos distribuídos regularmente; Forman and Hahn 1980, Hubbell 1979, 1980, Lang et al. 1971, Sterner *et al.* 1986, Strasberg 1996).

Já Hubbell (1979) discutiu que a alta densidade de sementes próxima às plantas parentais, resultado da sombra de sementes, produziria um padrão espacial agregado da progênie, mesmo com a alta taxa de mortalidade nas proximidades de adultos co-específicos, a não ser que houvesse uma distância mínima abaixo da qual não haveria chances de estabelecimento. Desta forma, para testar se ocorre mortalidade dependente de distância e/ou densidade, deve-se determinar se os indivíduos adultos estão mais ou menos agregados do que seria esperado caso a mortalidade dos indivíduos mais jovens ocorresse ao acaso. Se existir um componente espacial relacionado à dispersão, sobrevivência ou crescimento, as diferenças no padrão espacial de diferentes estádios ontogenéticos ou classes de tamanho devem ser evidentes (Sterner *et al.* 1986). Se os adultos estiverem menos agregados do que o esperado, processos como os propostos por Janzen e Connell podem ser inferidos (Clark & Clark 1984, Henriques & Sousa 1989). Por outro lado, se os adultos estiverem mais agregados do que o esperado, processos alternativos, como grande especialização em micro-habitats ou baixa freqüência de condições adequadas para regeneração, como ocorrência de clareiras, podem ser considerados mais importantes na determinação da estrutura espacial de uma população (Alves 1994).

Enquanto os modelos de Janzen-Connell e de Hubbell assumem que a sobrevivência de sementes é negativamente dependente de densidade (ou positivamente dependente de distância), a relação espacial entre sementes e plântulas é negativa, ou seja, discordante, no modelo de Janzen-Connell, mas positiva, ou seja, concordante, no modelo de Hubbell. Na verdade, existem muitas outras funções de sobrevivência possíveis (McCanny 1985, McCanny & Cavers 1987) que resultam em diferentes relações espaciais entre sementes e plântulas (concordância, discordância, ou

independência), e em diferentes padrões de distribuição de sementes e plântulas (Houle 1995).

Como explicitado anteriormente, há concordância espacial entre a distribuição de sementes e plântulas quando a chuva de sementes é muito mais heterogênea do que as perdas pós-dispersão, como, por exemplo, quando altas densidades de sementes sob plantas-parentais compensam a mortalidade de sementes e plântulas, mesmo havendo dependência de densidade (e.g. Houle 1995, 1998). Também ocorre concordância quando as taxas de sobrevivência são espacialmente acopladas ao longo dos estádios, como ocorre quando manchas de habitat que recebem mais sementes também são as mais propícias para evitar predadores e para a germinação das sementes (e.g. Schupp 1995, Wenny 2000, Wenny & Levey 1998). Por outro lado, a mortalidade pós-dispersão altamente heterogênea e desacoplada geralmente leva a padrões de estabelecimento de plântulas que são discordantes com aqueles da chuva de sementes (Herrera *et al.* 1994, Nathan *et al.* 2000, Rey & Alcántara 2000, García 2001).

No entanto, é importante ressaltar que as análises ecológicas necessitam a inclusão de um componente espacial que considere escalas espaciais grande (ou meso-escala, que inclui o habitat como um todo), intermediária (micro-habitat) e pequena (micro-sítio), as quais potencialmente acarretam em diferenças na dispersão e germinação das sementes, na sobrevivência das plântulas e, como um resultado final, no estabelecimento e recrutamento da espécie (Eriksson & Ehrlén 1992, Schupp 1995, Kollmann 2000). O micro-sítio representa a heterogeneidade em pequena escala, em até alguns poucos metros quadrados, e é determinado por características de pequena-escala (por exemplo, distância da planta-parental, densidade da copa, textura do solo, ou cobertura do solo por plantas herbáceas). O micro-habitat corresponde a manchas que são distintas fisionomicamente pela presença ou ausência de diferentes coberturas vegetacionais ou tipos de copa, ou por características como rochas. Estas manchas se estendem em áreas entre 10 e 100m². O habitat, também chamado de sítio em alguns estudos, representa a heterogeneidade em grande escala que ocorre na escala de uma região ou paisagem, cobrindo no mínimo alguns hectares e representando habitats locais separados por características topográficas, como topos de montanhas ou fundos de vales. Estas escalas espaciais são hierárquicas, com um sítio contendo uma combinação de micro-habitats como níveis de variação dentro do sítio, e cada micro-habitat contendo uma amplitude de micro-sítios (García *et al.* 2005).

A importância de se considerar diferentes escalas espaciais nas quais os processos atuam é avaliada em alguns trabalhos. Uma perspectiva de múltiplas escalas torna possível elucidar se os diferentes processos de recrutamento (dispersão, sobrevivência e germinação de sementes, e emergência de plântulas) são controlados por fatores que operam em diferentes escalas espaciais (Schupp 1992, Clark *et al.* 1998, Kollmann 2000). Por exemplo, a chuva de sementes pode apresentar variação marcada em escala local, mas os fatores pós-dispersão, como a predação e a germinação de sementes, podem se comportar mais homoganeamente no espaço, porque a variação é principalmente em menores escalas (Houle 1995, 1998, Wenny 2000, García & Houle 2005). O estudo de diferentes escalas é importante porque os processos pós-dispersão somente desacoplam a chuva de sementes do recrutamento se ambos atuarem na mesma escala espacial (Houle 1994, 1995, Jordano & Herrera 1995, Kollmann 2000). Além disto, a abordagem de escala é necessária para mostrar se a concordância espacial entre a chuva de sementes e o recrutamento ocorre em todas as escalas (Houle 1992, Schupp 1992, Clark *et al.* 1998).

Distribuição de sementes dispersas

A distribuição das sementes dispersas é determinada pelo padrão espacial dos adultos reprodutivos, pela produção de sementes destas plantas e pela dispersão das sementes no ambiente (Nathan & Muller-Landau 2000). Por exemplo, alguns estudos mostraram que as chuvas de sementes de espécies dispersas por vento refletem fortemente a distribuição das árvores adultas (Houle 1995, 1998, Nathan *et al.* 2000), enquanto que as espécies dispersas por aves apresentam sementes acumuladas desproporcionalmente sob os poleiros (Herrera *et al.* 1994, Rey & Alcántara 2000; Wenny 2000). Já Hubbell (1979) encontrou que sementes dispersas por mamíferos têm a chuva de sementes mais concentrada perto da planta parental do que sementes anemocóricas, e estas, mais próximas da fonte do que sementes ornitocóricas, que, por sua vez, se concentram mais do que sementes dispersas por morcegos na Costa Rica.

As diferenças encontradas entre a deposição de sementes prevista a partir dos atributos das plantas-parentais e dos comportamentos dos dispersores primários podem ser explicadas pela dispersão secundária e por características do ambiente que alteram a distribuição das sementes primariamente dispersas (Nathan & Muller-Landau 2000).

Porém, antes de abordar estes tópicos, será ressaltado o papel dos dispersores primários no padrão de deposição de sementes.

1. Dispersores primários e padrão de deposição de sementes.

Grande parte das espécies tropicais e temperadas tem suas sementes dispersas por animais (Frankie *et al.* 1974, Howe & Smallwood 1982). Embora existam muitos estudos sobre frugivoria e dispersão de sementes (Howe & Smallwood 1982, Willson 1992), o entendimento das conseqüências da dispersão por animais frugívoros para o estabelecimento e a distribuição espacial de plântulas e árvores é relativamente pequeno (Bleher & Böhning-Gaese 2001).

Os frugívoros determinam os locais onde as sementes são depositadas por meio da escolha do local de forrageamento, da seleção de frutos, dos padrões de forrageamento e das preferências gerais entre os diferentes microhabitats (Hoppes 1987, Kollmann 2000). Assim, a distribuição espacial das sementes de plantas dispersas por estes animais é o resultado de movimentos complexos de diferentes espécies de frugívoros dentro e entre habitats estruturalmente heterogêneos (Chavez-Ramirez & Slack 1994, Herrera & Jordano 1981, Hoppes 1987, Izhaki *et al.* 1991) e refletem as preferências de habitat e microhabitat dos dispersores (Kollmann & Pirl 1995, Levey 1988).

Alguns estudos têm mostrado como o comportamento de aves frugívoras que forrageiam em ambientes heterogêneos determina o padrão de deposição das sementes dispersas. Para espécies vegetais mediterrâneas, geralmente a distribuição das sementes é agregada embaixo de indivíduos co-específicos ou que também produzem frutos carnosos, em ambientes que apresentam baixa cobertura vegetal (Alcantara *et al.* 2000, Arrieta & Suárez 2005). Já ambientes com maior cobertura tendem a ter uma distribuição mais uniformemente distribuída das sementes (Alcantara *et al.* 2000). A alta densidade de sementes em áreas com vegetação mais fechada e sob a planta-parental já é bem documentada (Houle 1995, Jordano & Herrera 1995, Obeso & Fernández-Calvo 2003), e ocorre principalmente devido à alta taxa de visitação de aves por causa da grande concentração de frutos, e da busca por abrigos contra condições climáticas ou predadores. Além disto, para comunidades mediterrâneas, a barocoria é quase tão importante como a dispersão de sementes por aves (Arrieta & Suárez 2005).

No entanto, os adultos de muitas espécies de árvores têm mecanismos que não permitem o estabelecimento de co-específicos sob suas copas (Augspurger 1983, Howe *et al.* 1985, Herrera *et al.* 1994). Nestes casos, o recrutamento da espécie sob a planta-parental pode ser nulo ou muito baixo, e a população pode ser condenada à extinção a longo-prazo (Alcantara *et al.* 2000).

Diferenças na deposição de sementes em função do comportamento dos frugívoros também foram demonstradas em florestas tropicais. Bleher & Böhning-Gaese (2001) analisaram a distribuição espacial de duas espécies congênicas em dois diferentes locais: África do Sul, onde há um grande número de aves frugívoras, e Madagascar, onde a fauna de aves é depauperada. Partindo do pressuposto que as diferenças na dispersão de sementes e no estabelecimento das plântulas podem afetar a abundância e a distribuição das árvores adultas, as autoras mostraram que a alta dispersão na África do Sul é correlacionada com uma distribuição mais uniforme das árvores, enquanto que a baixa dispersão em Madagascar é correlacionada com uma população agregada. Como a distribuição de microhabitats propícios para o estabelecimento das plântulas não aparenta a ser a razão para os diferentes padrões espaciais das árvores entre as duas áreas de estudo, as dispersões de sementes distintas aparentam ser a explicação mais plausível para os padrões espaciais observados (Bleher & Böhning-Gaese 2001).

2. Dispersores secundários e desacoplamento dos padrões espaciais da chuva de sementes e do estabelecimento das plântulas.

A dispersão secundária pode reorganizar espacialmente a chuva de sementes, geralmente aumentando as distâncias de dispersão, mas também, algumas vezes, concentrando sementes em micro-habitats específicos (pequenas depressões, troncos caídos ou clareiras; Hoppes 1988, Matlack 1989, Schupp *et al.* 1989). O rearranjo da chuva de sementes através da dispersão secundária acarreta, em parte, a falta de concordância entre os padrões espaciais das sementes dispersas e das plântulas estabelecidas. Como apresentado no próximo tópico, pequenas variações no padrão espacial da viabilidade de sementes na superfície do solo também podem estar envolvidas nesta falta de concordância (Houle 1992).

Dispersores secundários freqüentemente relatados são as formigas. Além de alterar o espectro de deposição das sementes, a interação entre as formigas e as

sementes pode: (1) possivelmente alterar a dinâmica do banco de sementes (Levey & Byrne 1993, Pizo & Oliveira 1998, 1999); (2) facilitar a germinação de sementes (Culver & Beattie 1978, Oliveira *et al.* 1995, Leal & Oliveira 1998); (3) promover o estabelecimento de plântulas (Culver & Beattie 1978, Levey & Byrne 1993), e (4) afetar o padrão espacial de indivíduos de espécies primariamente dispersas por vertebrados (Böhning-Gaese *et al.* 1999), por autocoria ou barocoria, ou por agentes abióticos (van der Pijl 1982) e, assim, afetar a comunidade vegetal como um todo (Willson 1992, Levey & Byrne 1993, Wang & Smith 2002).

3. Heterogeneidade espacial e desacoplamento dos padrões espaciais da chuva de sementes e do estabelecimento das plântulas.

Muitas vezes, a deposição de sementes não é facilmente explicada pela chuva de sementes, mas sim, pelas características da paisagem, como relevo e curvas do terreno, e pelas características morfológicas das sementes que determinam a maneira com que elas se relacionam com o terreno. A distribuição real das sementes pode, portanto, ser bem diferente daquela prevista pela chuva de sementes (Levine & Murrell 2003). A heterogeneidade aumenta significativamente a variação da relação entre os padrões espaciais da abundância de sementes, plântulas e adultos de uma espécie vegetal em diferentes escalas (Houle 1992).

Muitos estudos demonstram a relação entre a deposição de sementes e as características da paisagem, sem, no entanto, determinarem como esta deposição influencia na estrutura espacial das populações vegetais (Levine & Murrell 2003). Exemplos são sementes hidrocóricas que se estabelecem em áreas mais elevadas de pântanos (Schneider & Sharitz 1988), e em curvas e obstáculos de rios (Johansson & Nilsson 1993, Nilson *et al.* 1991); e sementes que, em ambientes áridos, se depositam em rachaduras no solo, causadas pelo seu umedecimento e ressecamento consecutivo, originando populações com distribuição reticulada (Friedman & Stein 1980).

Distribuição de plântulas

O recrutamento de plântulas é determinado por dois fatores: o número de sementes que chegam a um sítio propício para a germinação e estabelecimento das plântulas (limitação da dispersão), e o número de sítios propícios (limitação de micro-

sítio; De Steven & Wright 2002, García-Fayos & Verdú 1998, Jordano & Herrera 1995, Rey & Alcantara 2000, Schupp & Fuentes 1995, Turnbull *et al.* 2000). Os fatores que atuam sobre a chegada da semente em um determinado sítio foram explicados anteriormente. Neste tópico, serão abordados os fatores que determinam o sucesso da semente dispersa gerar uma plântula estabelecida.

As condições ambientais são as mais críticas nos primeiros estádios do ciclo de vida, quando a mortalidade é alta (Harper 1977). O padrão espacial do recrutamento de plântulas em indivíduos jovens integra os processos críticos pós-dispersão de sobrevivência e germinação das sementes, e sobrevivência das plântulas (Calviño-Cancela 2002).

As três hipóteses de como a dispersão de sementes é vantajosa para as plantas implica que o recrutamento ocorra a uma certa distância, não específica, da planta-parental, e que a distribuição de plântulas seja discordante da distribuição das sementes dispersas. Em última análise, os padrões de recrutamento das plântulas, influenciados pela dispersão de sementes, também afetam a distribuição dos adultos (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell 1979, 1980).

Alguns processos pós-dispersão indicam a importância do micro-sítio onde a semente é depositada: germinação, por exemplo, pode ser afetada por variação de temperatura, luz, umidade e composição química das imediações da semente, sendo esta variação causada por compactação do solo, presença de serapilheira ou plantas herbáceas, e cobertura vegetal (Arrieta & Suárez 2004, Molofsky & Augspurger 1992, Verdú & García-Fayos 1996). Além da germinação, outros processos pós-dispersão são a predação e o ataque de patógenos de sementes, a incorporação de sementes em bancos de sementes, e a herbivoria, o ataque de patógenos e a mortalidade por competição das plântulas (Wang & Smith 2002). Assim, diferenças nos filtros pós-dispersão aumentam a importância de escalas grandes (sítio) e pequenas (micro-sítio) na distribuição espacial do recrutamento (García *et al.* 2005). O aumento da variação a partir da chuva de sementes até o estágio de plântula sugere que uma heterogeneidade maior se desenvolve ao longo do tempo, talvez em relação ao requerimento da qualidade do micro-sítio específico de cada estágio (Lamont *et al.* 1993, McKee 1995).

Esta discordância pode ser observada em alguns estudos. Por exemplo, Calviño-Cancela (2002) mostrou que, apesar da maior deposição de sementes dispersa por aves sob as plantas mediterrâneas, o pequeno número de sementes em áreas abertas foi

vantajoso para *Ilex aquifolium*, devido a um aumento do recrutamento das plântulas. Houle (1992) mostrou que a abundância de plântulas não foi significativamente associada com a abundância de sementes para nenhuma das cinco espécies estudadas de árvores dispersas por vento em uma floresta semidecídua da América do Norte. Os padrões espaciais de distribuição de sementes e plântulas não foram concordantes nas parcelas de estudo para nenhuma das espécies. O autor atribuiu isto às possíveis dispersão secundária; presença de obstáculos (como galhos ou vegetação herbácea) durante a dispersão primária; variação em pequena escala da estrutura das copas, o que afeta o padrão espacial das sementes dispersas por vento; variação em pequena escala da topografia do solo (Beatty 1984, Beatty & Stone 1986), o que afeta a dispersão secundária; e atividade animal, que também contribui com a heterogeneidade em pequena escala da abundância de sementes na superfície do solo (Houle 1992). A ausência de uma relação significativa entre os padrões espaciais e abundância de sementes e plântulas é um fator complicador que se soma à complexidade existente dos processos de regeneração em pequena escala (Houle 1998).

Já Herrera *et al.* (1994) encontraram padrões concordantes de deposição de sementes e de emergência de plântulas para *Phillyrea latifolia* em uma comunidade savânica no sudeste da Espanha, mas não em um local próximo constituído de floresta. García *et al.* (2005) também encontraram concordância entre a chuva de sementes e o recrutamento de plântulas para espécies dispersas por aves no Mediterrâneo. Os autores encontraram que os padrões espaciais das plântulas estabelecidas refletiram a distribuição de sementes, independentemente dos diferentes processos que operam entre estes dois estádios (Houle 1995, Jordano & Herrera 1995, Schupp & Fuentes 1995). No entanto, a concordância espacial foi dependente da espécie e da escala de estudo. As três espécies estudadas pelos autores mostraram concordância entre a chuva de sementes e o estabelecimento na escala de micro-habitat (chuva de sementes altamente heterogênea comparada a fatores pós-dispersão relativamente homogêneos). Em todas as espécies, micro-habitats que receberam mais sementes também mostraram atividade mais concentrada de predadores de sementes, mas isto não foi suficiente para causar desacoplamento no estágio entre a dispersão e a predação, porque mais sementes foram recrutadas embaixo das copas de árvores, onde elas são depositadas em maiores densidades. Os padrões concordantes encontrados por Herrera *et al.* (1994) e García *et al.* (2005) contrastam com a discordância comum encontrada para plantas com frutos

carneiros dispersos por aves no Mediterrâneo, onde as fortes restrições abióticas no estabelecimento das plântulas e na sobrevivência desacoplam o recrutamento de plântulas da chuva de sementes (e.g. Jordano & Herrera 1995; Rey & Alcántara 2000).

No entanto, García *et al.* (2005) ressaltaram que a concordância entre a dispersão e o recrutamento não foi consistente em todas as escalas. Uma questão não resolvida é se os padrões de concordância que emergem em uma dada escala são o resultado de mecanismos específicos da escala, ou se são conseqüências do acúmulo de padrões similares em escalas imediatamente menores (García & Ortiz-Pulido 2004, Wiens 1989).

A infestação de patógenos também pode contribuir para desacoplar a distribuição das sementes das plântulas. Augspurger (1984) estudou os fatores de mortalidade ao longo do tempo das plântulas de nove espécies anemocóricas em função das suas distâncias das plantas-parentais na floresta semidecídua da Ilha de Barro Colorado, no Panamá. A autora encontrou que a maior causa de mortalidade para seis espécies foi o ataque de patógenos em um período de dois meses após a germinação das sementes. A mortalidade por patógenos foi pronunciada próximo às plantas-parentais, devido à alta densidade de plântulas, de forma que a mortalidade diminuiu com a distância da planta-parental. Todas as espécies estudadas tiveram maior sobrevivência em clareiras, mesmo com a alta densidade de indivíduos, provavelmente devido a um menor ataque de patógenos (Augspurger 1984).

Assim, o número absoluto de plântulas que sobrevivem ao longo do tempo a várias distâncias das plantas-parentais depende da distribuição original das sementes dispersas e germinadas, e das probabilidades de sobrevivência de sementes e plântulas em cada um dos intervalos de distância. A distribuição de plântulas pode se tornar muito discordante da distribuição de sementes ao longo do tempo se as probabilidades de sobrevivência variarem em função da distância, devido à mortalidade dependente de distância ou densidade. As nove espécies estudadas por Augspurger (1984) apresentaram grande variação espacial das plântulas com um ano, devido justamente aos fatores de mortalidade que operam para cada uma das espécies em função da distância das plantas-parentais. Além disto, algumas espécies sobreviveram mais nas clareiras, o que não permite prever suas distribuições espaciais, devido à coincidência da formação aleatória e imprevisível das clareiras em florestas. Já as espécies que sobrevivem bem

em locais mais sombreados podem ter sua distribuição prevista com maior precisão em função da distância da planta-parental (Augspurger 1984).

Evidentemente, nem toda semente vai produzir uma plântula: a semente tem que ser depositada em um sítio que forneça todas as necessidades para a germinação e estabelecimento de plântulas com sucesso, e que também constitua um refúgio contra predadores e patógenos (Harper 1977). Se a predação for dependente de densidade, as abundâncias de sementes e plântulas devem ser negativamente relacionadas. Além disto, se a competição entre plântulas, ou predação ou ataque de patógenos em plântulas forem maior em áreas com alta densidade, então deve haver como resultado uma relação complexa entre os padrões de abundância de sementes e plântulas. Variações espaciais e temporais na importância relativa da competição, predação, ataque de patógenos e alelopatia podem complicar a busca por uma associação forte e consistente entre os padrões de abundância de sementes e plântulas (Houle 1982).

Considerações finais

Somente poucos estudos demonstraram, de fato, a relação entre o padrão de deposição das sementes e a distribuição das populações vegetais (Bleher & Böhning-Gaese 2001). Como visto anteriormente, os padrões de deposição das sementes são determinados pelo padrão espacial dos adultos reprodutivos, a produção de sementes destas plantas e a dispersão das sementes no ambiente, enquanto que o recrutamento das plântulas depende em sua maioria da probabilidade da chegada da semente e da disponibilidade de um micro-sítio propício à germinação e ao estabelecimento da plântula (Nathan & Muller-Landau 2000).

Assim, o que os estudos têm mostrado é que a ocorrência de diversos processos entre a dispersão de sementes e o estabelecimento de plantas adultas torna improvável, e até mesmo impossível, a previsão dos efeitos da deposição de sementes sobre a estrutura de populações vegetais (Levine & Murrell 2003, Wang & Smith 2002). A partir do momento que uma semente inicia seu trajeto a partir da planta-parental e é depositada em um micro-sítio, ela está sujeita a diversos fatores até que possa se estabelecer como um indivíduo adulto: é necessário passar despercebida por predadores, não sofrer ataque de patógenos, encontrar condições propícias à germinação e ao desenvolvimento da plântula, não sofrer herbivoria... Além disto, eventos estocásticos como fogo e enchentes também podem resultar na inviabilidade das sementes já

dispersas (Wang & Smith 2002). Desta forma, somente uma pequena porcentagem das sementes produzidas originam indivíduos adultos, tornando imprevisível a real influência da dispersão na estrutura de populações vegetais (Levine & Murrell 2003).

Porém, as dificuldades em se estabelecer as conseqüências da dispersão para a estruturação de uma população não significam que elas não existam. Provavelmente, não há uma relação causal determinística entre dispersão de sementes e estrutura populacional, como mostram muitos estudos (e.g. Augspurger 1983a, b, Ellner 2001, Law *et al.* 2003, Levine & Murrell 2003), mas provavelmente, as características da chuva de sementes contribuem em algum grau para a estruturação das populações vegetais. Esta influência pode ser verificada em casos nos quais a disponibilidade de sementes é o único fator limitante nas populações, que se estruturam de acordo com as características da chuva de sementes (Dalling *et al.* 2002, Svenning 2001, Svenning & Skov 2002). Além disto, a influência da dispersão no valor adaptativo, na colonização e na persistência de populações vegetais já é bem documentada (Harper 1977, Howe & Smallwood 1982), sugerindo que mais estudos fazem-se necessários para o melhor entendimento da relação entre dispersão de sementes e estrutura de populações vegetais (Levine & Murrell 2003).

Literatura consultada

- ALCANTARA, J.M.; REY, P.J.; VALERA, F. & SANCHEZ-LAFUENTE, A.M. 2000. Factors Shaping the Seedfall Pattern of a Bird-Dispersed Plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- ALVES, L.F. 1994. Competição Intraespecífica e Padrão Espacial em uma População de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos quesitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).
- ARRIETA, S. & SUÁREZ, F. 2004. Germination and seed bank depletion of holly (*Ilex aquifolium* L.) in four microhabitat types. *Seed Science Research* 14: 305–313.
- ARRIETA, S. & SUÁREZ, F. 2005. Spatial dynamics of *Ilex aquifolium* populations seed dispersal and seed bank: understanding the first steps of regeneration. *Plant Ecology* 177: 237–248.
- AUGSPURGER, C.K. 1983a Offspring Recruitment around Tropical Trees: Changes in Cohort Distance with Time. *Oikos* 40: 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1983b Seed Dispersal of the Tropical Tree, *Platypodium elegans*, and the Scape of its Seedlings from Fungal Pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759:772.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Light Requirements of Neotropical Tree Seedlings: a Comparative Study of Growth and Survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- BAKKER, J.P.; POSCHLOD, P.; STRYKSTRA, R.J.; BEKKER, R.M. & THOMPSON, K. 1996 Seed Banks and Seed Dispersal: Important Topics in Restoration Ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 461-490.

- BEATTIE, A.J. & LYONS, N. 1975 Seed Dispersal in *Viola* (Violaceae): Adaptations and Strategies. *American Journal of Botany* 62: 714-722.
- BEATTY, S.W. 1981. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1106-1119.
- BEATTY, S.W. & STONE, E.L. 1986. The variety of soil microsites created by tree falls. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 539-518.
- BLEHER, B. & BÖHNING-GAESE, K. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- BÖHNING-GAESE, K.; GAESE B.H. & RABEMANANTSOA, S.B. 1999. Importance of Primary and Secondary Dispersal in the Malagasy Tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology* 80: 821-832.
- BOND, W. & SLINGSBY, P. 1984 Collapse of an Ant-Plant Mutualism: the Argentine Ant (*Iridomyrmex humilis*) and Myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* 65: 1031-1037.
- BUCKLEY, R.C. 1982 Ant-Plant Interactions: a World Review. In BUCKLEY, R.C. Ant-Plant Interactions in Australia. 162pp., Dr W. Junk Publishers, Holanda.
- CAIN, M.L.; MILLIGAN, B.G. & STRAND, A.E. 2000 Long-Distance Seed Dispersal in Plant Populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- CALVIÑO-CANCELA, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90: 775-784.
- CAVERS, P.B. 1983 Seed Demography. *Canadian Journal of Botany* 61: 3578-3590.
- CHAVEZ-RAMIREZ, F. & SLACK, R.D. 1994. Effects of avian foraging and post-foraging behavior on seed dispersal patterns of *Ashe juniper*. *Oikos* 71:40-46.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain Forest Tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- CLARK, J.S.; MACKLIN, E. & WOOD, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- CLARK, J.S.; BECKAGE, B.; CAMILL, P.; CLEVELAND, B.; HILLERIS-LAMBERS, J.; LICHTER, J.; McLACHLAN, J.; MOHAN, J. & WYCKOFF, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, 86, 1-16.
- CONNELL, J.H. 1971. On the Role of Natural Enemies in Prevent Competitive Exclusion in some Marine Animal and Rainforest Tree. In Dynamics of Population. Proceedings of Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- COOK, R. 1980. The Biology of Seeds in the Soil. Pp. 107-130. In SOLBRIG, O.T. (Ed.) Demography and Evolution on Plant Populations. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CULVER, D.C. & BEATTIE, A.J. 1978. Myrmecochory in *Viola*: Dynamics of Seed-Ant Interactions in some West Virginia Species. *The Journal of Ecology* 66: 53-72.
- DALLING, J.; MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, J. & HUBBELL, S.P. 2002 Role of Dispersal in the Recruitment Limitation of Neotropical Pioneer Species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- DE STEVEN, D. & WRIGHT, S.J. 2002. Consequences of variable reproduction for seedling recruitment in three neotropical tree species. *Ecology* 83: 2315-2327.
- ELLNER, S.P. 2001 Pair Approximation for Lattice Models with Multiple Interaction Scales. *Journal of Theoretical Biology* 210: 435-447.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- FORMAN, R.T.T. & HAHN, D.C. 1980. Spatial patterns of trees in a Caribbean semievergreen forest. *Ecology* 61: 1267-1274.
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H. & OPLER, P.A. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Lowland Wet and Dry Forest Sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.

- FRIEDMAN, J. & STEIN, Z. 1980 The Influence of Seed-Dispersal Mechanisms on the Dispersion of *Anastatica hierochuntica* (Cruciferae) in the Negev Desert, Israel. *Journal of Ecology* 68:43-50.
- GARCÍA, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839–848.
- GARCÍA, D. & HOULE, G. 2005. Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus Rubra*) – What matters most: abiotic or biotic factors? *Écoscience* 12: 000–000.
- GARCÍA, D.; OBESO, J.R. & MARTÍNEZ, I. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- GARCÍA, D. & ORTIZ-PULIDO, R. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187–196.
- GARCÍA-FAYOS, P. & VERDÚ, M. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19: 357–366.
- HAMRICK, J.L.; MURAWSKI, D.A. & NASON, J.D. 1993 The Influence of Seed Dispersal Mechanisms on the Genetic Structure of Tropical Tree Populations. In FLEMING, T.H. & ESTRADA, A. *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. 392pp. Kluwer Academic Publishers, Holanda.
- HANDEL, S.N. 1976 Dispersal Ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae): A New North American Myrmecochore. *American Journal of Botany* 63: 1071-1079.
- HARPER, J.L. 1977 *Population Biology of Plants*. 829pp., Academic Press, New York.
- HENRIQUES, R.P.B. & SOUSA, E.C.E.G. 1989. Population Structure, Dispersion and Microhabitat Regeneration of *Carapa guianensis* in Northeastern Brazil. *Biotropica* 21: 204-209.
- HERRERA, C.M., & JORDANO, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51:203-218.
- HERRERA, C.M.; JORDANO, P.; LÓPEZ-SORIA, L. & AMAT, J.A. 1994 Recruitment of a Mast-fruiting, Bird Dispersed Tree: Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- HILL, M.O. 1973. The Intensity of Spatial Pattern in Plant Communities. *Journal of Ecology* 61: 225-236.
- HOLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990 *Symbioses between Ants and Plants*. In *The Ants*. 732pp., The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- HOPPE, W.G. 1987. Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49:281-290.
- HOPPE, W.G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.
- HOULE, G. 1992. Spatial Relationship Between Seed and Seedling Abundance and Mortality in a Deciduous Forest of North-Eastern North America. *Journal of Ecology*, 80: 99-108.
- HOULE, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *Journal of Ecology* 82: 39–53.
- HOULE, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link (s). *Écoscience*, 2, 238–244.
- HOULE, G. 1998. Seed Dispersal and Seedling Recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial Inconsistency in Time. *Ecology* 79: 807-818.
- 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 (*Viola surinamensis*). *Ecology* 66:78 1-791.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUBBELL, S.P. 1980. Seed Predation and Coexistence of Tree Species in Tropical Forests. *Oikos* 35: 214-229.

- HUTCHINGS, M.J. 1986 The Structure of Plant Populations. *In* CRAWLEY, M.J. (Ed.) Plant Ecology. 496pp. Redwood Burn Limited, Trowbridge, Wiltshire.
- IZHAKI, I.; WALTON, P.B. & SAFRIEL, U.N. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology* 79:575-590.
- JANZEN, D.H. 1969 Seed-Eaters versus Size, Number, Toxicity and Dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- 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.
- JOHANSSON, M.E. & NILSSON, C. 1993 Hydrochory, Population Dynamics and Distribution of the Clonal Aquatic Plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology* 81: 81-91.
- JORDANO, P. & GODOY, J.A. 2002 Frugivore-generated Seed Shadows: a Landscape View of Demographic and Genetic Effects. *In* LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. & GALETTI, M. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. 511pp. CABI Publishing, UK.
- JORDANO, P. & HERRERA, C.M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience*, 2, 230-237.
- KOLLMANN, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 29-51.
- KOLLMANN, J. & PIRL, L. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica* 16: 313-329.
- LAMONT, B.B.; WITKOWSKI, E.T.F. & ENRIGHT, N.J. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology* 74:501-512.
- LANG, G.E.; KNIGHT, D.H. & ANDERSON, D.A. 1971. Sampling the density of tree species with quadrats in a species-rich tropical forest. *Forestry Science* 17: 395-400.
- LAW, R. MURRELL, D.J. & DIECKMANN, U. 2003 On Population Growth in Space and Time: Spatial Logistic Equations. *Ecology* 84: 252-262.
- LEAL, I.R. & OLIVEIRA, P.S. 1998. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- LEVEY, D.J. & BYRNE, M.M. 1993. Complex Ant-Plant Interactions: Rain Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-dispersal Seed Predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- LEVINE, J.M. & MURRELL, D.J. 2003 The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 549-574.
- MATLACK, G.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. *Journal of Ecology* 77: 853-869.
- McCANNY, S.J. 1985. Alternatives in parent-offspring relationships in plants. *Oikos* 45: 148-149.
- McCANNY, S.J. & CAVERS, P.B. 1987. The escape hypothesis: a test involving a temperate, annual grass. *Oikos* 49:67-76.
- McKEE, K.L. 1995. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia* 101:448-460.
- MOLOFSKY, J. & AUGSPURGER, C.K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. 2000 Spatial Patterns of Seed Dispersal, their Determinants and Consequences for Recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- NATHAN, R.; SAFRIEL, U.N.; NOY-MEIR, I. & SSHILLER, G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 81, 2156-2169.
- NILSON, C.; GARDFJELL, M. & GRELSSON, G. 1991 Importance of Hydrochory in Structuring Plant Communities along Rivers. *Canadian Journal of Botany* 69: 2631-2633.
- OBESO, J.R. & FERNANDÉZ-CALVO, I.C. 2003. Fruit removal, pyrene dispersal, post-dispersal predation and seedling establishment of a bird-dispersed tree. *Plant Ecology* 165: 223-233.

- O'DOWD, D.J. & HAY, M.E. 1980 Mutualism between Harvester Ants and a Desert Ephemeral: Seed Escape from Rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- OLIVEIRA, P.S.; GALETTI, M.; PEDRONI, F. & MORELLATO, L.P.C. 1995. Seed Cleaning by *Mycocepurus goeldii* Ants (Attini) Facilitates Germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 27: 518-522.
- OUBORG, N.J.; PIQUOT, Y. & VAN GROENENDAEL, J.M. 1999 Population Genetics, Molecular Markers and the Study of Dispersal in Plants. *Journal of Ecology* 87: 551-568.
- PIZO, M.A. & OLIVEIRA, P.S. 1998. Interactions between Ants and Seeds of a Nonmyrmecochorous Neotropical Tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674.
- PIZO, M.A. & OLIVEIRA, P.S. 1999 Removal of Seeds from Vertebrate Feaces by Ant: Effects of Seed Species and Deposition in Site. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1595-1602.
- REY, P.J. & ALACÁNTARA, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88, 622-633.
- ROBERTS, J.T. & HEITHAUS, E.R. 1986 Ants Rearrange the Vertebrate-Generated Seed Shadow of a Neotropical Fig Tree. *Ecology* 67:1046-1051.
- SCHNEIDER, R.L. & SHARITZ R.R. 1988 Hydrochory and Regeneration in a Bald Cypress-Water Tupelo Swamp Forest. *Ecology* 69: 1055-1063.
- SCHUPP, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist* 140: 526-530.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, Quality and Effectiveness of Seed Dispersal by Animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82, 399-409.
- SCHUPP, E.W. & FUENTES, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience*, 2, 267-275.
- SCHUPP, E.W.; HOWE, H.F.; AUGSPUERGER, C.K. & LEVEY, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- STERNER, R.W.; RIBIC, C.A. & SCHATZ, G.E. 1986. Testing for Life Historical Changes in Spatial Patterns of Four Tropical Tree Species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- STILES, E.W. 1992 Animal as Seed Dispersers. *In* FENNER, M. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 373pp., Editora CAB International, Wallingford.
- STRASBERG, D. 1996. Diversity, size composition and spatial aggregation among trees on a 1-ha rain forest plot at La Réunion. *Biodiversity Conservation* 5: 825-840.
- SVENNING, J.C. 2001 Environmental Heterogeneity, Recruitment Limitation and the Mesoscale Distribution of Palms in a Tropical Montane Rain Forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17: 97-113.
- TURNBULL, L.A.; CRAWLEY, M.J. & REES, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- VAN DER PIJL, L. 1972 Ecological Dispersal Classes, Established on the Basis of the Dispersing Agents. *In* Principles of Dispersal In Higher Plants. 161pp., 2^a edição, Springer-Verlag Berlin · Heidelberg · New York.
- VANDER WALL, S. & JOYNER, J.W. 1998 Secondary Dispersal by the Wind of Winged Pine Seeds across the Ground Surface. *American Midland Naturalist* 139: 365-373.
- VENABLE, D.L. & BROWN, J.S. 1993. The Population-Dynamic Functions of Seed Dispersal. *Vegetatio* 107/108: 31-55.

- VERDÚ, M. & GARCÍA-FAYÓS, P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275–280.
- WANG, B.C. & SMITH, T.B. 2002 Closing the Seed Dispersal Loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- WENNY, D.C. 2000 Seed Dispersal, Seed Predation and Seedling Recruitment of a Neotropical Montane Tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- WENNY, D. 2001 Advantages of Seed Dispersal: A Re-Evaluation of Direct Dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- WENNY, D.G. & LEVEY, D.J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 6204–6207.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385–397.
- WILLSON, M.F. 1992 *The Ecology of Seed Dispersal*. In FENNER, M. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 373pp., Editora CAB International, Wallingford.