
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

**VARIAÇÃO ESPACIAL NAS INTERAÇÕES ENTRE O
PALMITO *Euterpe edulis* E AS AVES FRUGÍVORAS:
IMPLICAÇÕES PARA A DISPERSÃO DE SEMENTES**

MARINA CORRÊA CÔRTEZ

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área: Biologia Vegetal).

Junho - 2006

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**VARIAÇÃO ESPACIAL NAS INTERAÇÕES ENTRE O
PALMITO *Euterpe edulis* E AS AVES FRUGÍVORAS:
IMPLICAÇÕES PARA A DISPERSÃO DE SEMENTES**

MARINA CORRÊA CÔRTEZ

Orientador: Prof. Dr. MAURO GALETTI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área: Biologia Vegetal).

Junho - 2006

Agradecimentos

Agradeço a todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente ao desenvolvimento do meu trabalho durante estes anos de mestrado.

Primeiramente agradeço ao Mauro Galetti, pela orientação, confiança, entusiasmo e por nos incentivar a buscar o melhor. Ao Pedro Jordano, cuja participação foi fundamental para a idealização do projeto, agradeço pelas idéias fantásticas e inspiração.

Ao CNPq pela concessão da bolsa, à FAPESP (01/10300-4) pelo apoio financeiro e à Idea Wild pelos materiais de campo cedidos.

Ao Instituto Florestal por autorizar o desenvolvimento do meu projeto na Ilha do Cardoso e ao diretor do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Marcos Campollim.

Aos funcionários do Parque pelo apoio concedido: Carlinhos, Lair, Romeu, Nanque, Roberto, Lobo, Ari, Renato, Valdemar, Evaristo, Ilzo, Dona Maria, Leda, Cida, Véslia, Adélia. Aos monitores e moradores da Ilha pela convivência: Adriano, Ari, Cláudio, Juliana, Juninho, Leandro, Nanuca, Noeli, Selmo, Suélen, Serginho e Tiago.

Ao Sérgio do departamento de Ecologia, pela disposição e alto-astrol durante as viagens e no dia-a-dia.

Aos amigos que me ajudaram em campo, Cláudio, Eliana, Mafalda, Marcelo, Rodrigs, minha mãe querida e principalmente aos que penaram na Encosta, Paul por desbravar a floresta e Sardinha pela aventura no frio inverno da trilha do Manquetola.

Aos do Grupo de fenologia e dispersão de sementes e LaBiC: Alexandra, Ariane, Camila, Carol, Chris, Flávia, Goiano, Omelete, Marina Fleury, Paulo Miúdo, Rafael, Rodrigo, Saldanha, Vanessa e principalmente à Eliana, Fads, Julieta e Rodrigs, amigos pra toda hora!

Agradeço os amigos que me ajudaram diretamente na elaboração da minha dissertação, Paulo Miúdo pela estatística, Paul pelo mapa e sugestões, Rodrigs pela revisão e críticas e Juli pelas dicas e apoio nos instantes finais!

Às Mafaldetes! Gel, Fer Garota Verão, Dé, Bixetão e Babi, por todos momentos, aprendizado e amizade! Também agradeço à nova moradora Carol, aos eternos agregados Nats e Ots e aos de estimação Nina, Milu, Tin-Tin, Rosinha, Guga, Loira e Meg pelas horas de descontração!

Às minhas queridas tias Kátia e Sandra, pelo carinho mesmo à distancia.

Ao Paul, por amenizar os momentos de dificuldade, enriquecer os meus dias e pela força de vontade contagiante!

E finalmente agradeço à minha família a quem tanto admiro. Minha loka irmã Julia e os meus pais, Márcia e Mário, pela dedicação, ensinamentos, e por serem tão maravilhosos! Valeu pelos genes!

ÍNDICE

	Página
Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução geral.....	3
Referências bibliográficas.....	8
CAPÍTULO 1: VARIAÇÃO ESPACIAL DA EFETIVIDADE DE DISPERSÃO DE SEMENTES EM <i>Euterpe edulis</i> NA MATA ATLÂNTICA.....	14
1- Introdução.....	15
2- Objetivos.....	17
3- Material e métodos.....	17
3.1- Área de estudo.....	17
3.2- Frugivoria.....	21
3.3- Análise dos dados.....	22
4- Resultados.....	24
4.1- Variação espacial da frugivoria.....	24
4.2- Frugívoros nos tipos florestais.....	27
4.3- Componente quantitativo da dispersão de sementes.....	34
5- Discussão.....	37
5.1- Variação espacial da frugivoria.....	37
5.2- Frugívoros nos tipos florestais.....	41
5.3- Componente quantitativo da dispersão de sementes.....	44
5.4- Conclusões.....	48
6- Referências bibliográficas.....	49
CAPÍTULO 2: FATORES QUE AFETAM A FRUGIVORIA PELAS AVES EM <i>Euterpe edulis</i> NA MATA ATLÂNTICA	60

	Página
1- Introdução.....	61
2- Objetivos.....	62
3- Material e métodos.....	63
3.1- Área de estudo.....	63
3.2- Frugivoria.....	63
3.3- Características de <i>Euterpe edulis</i> e do micro-ambiente.....	64
3.4- Análise dos dados.....	65
4- Resultados.....	66
4.1- Características de <i>Euterpe edulis</i> e do micro-ambiente.....	66
4.2- Interação frugívoros-palmito e variáveis.....	70
4.2.1- Frugivoria total.....	70
4.2.2- Frugivoria dentro de grupos de aves.....	71
5- Discussão.....	74
5.1- Características de <i>Euterpe edulis</i> e do micro-ambiente.....	74
5.2- Interação frugívoros-palmito e variáveis.....	76
5.3- Conclusões.....	82
6- Referências bibliográficas.....	83
Considerações finais.....	91
Referências bibliográficas.....	93

RESUMO - Variação espacial nas interações entre o palmito *Euterpe edulis* e aves frugívoras: implicações para a dispersão de sementes.

A investigação da identidade dos frugívoros e da remoção de sementes pelos dispersores é o primeiro passo para se compreender os processos envolvidos na estrutura populacional de uma planta. Porém, a assembléia de aves assim como os padrões de interação planta-dispersores podem variar em múltiplas escalas. Assim, objetivou-se responder às seguintes questões gerais: (i) Como varia a frugivoria ao longo de um gradiente espacial? e (ii) Como os fatores estruturais do micro-ambiente e intrínsecos da planta influenciam a frugivoria em diferentes ambientes? Para isso o estudo foi desenvolvido em três tipos florestais localizados ao longo de um gradiente altitudinal de Mata Atlântica, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. A planta estudada foi a abundante palmeira *Euterpe edulis*, cujos frutos são intensivamente consumidos por uma grande gama de vertebrados, principalmente aves. Foram realizadas observações árvore-focal em 102 palmitos distribuídos na vegetação de Restinga, floresta de Planície e floresta de Encosta. Além disso, foram mensurados 9 fatores, incluindo características individuais das árvores observadas e aspectos estruturais do micro-ambiente. A frugivoria variou significativamente entre os tipos florestais de modo que ambientes contíguos apresentaram-se mais similares, principalmente quando localizados no mesmo nível altitudinal. Somando todas as observações, foram vistas 22 aves consumindo frutos de palmito, sendo que apenas 13 foram registradas nos focais. As aves da família Muscicapidae, Cotingidae e Ramphastidae foram os dispersores mais importantes, sendo que os componentes quantitativos variaram entre espécies e entre ambientes. Poucos fatores influenciaram a atividade dos dispersores. Quando separados em dois grupos, Muscicapidae e grandes frugívoros, alguns fatores foram especialmente importantes para os últimos de acordo com a área. A variação espacial nas respostas dos agentes dispersores aos fatores pode resultar em uma inconsistência na seleção de características reprodutivas das plantas. Além disso, a grande variação sob escala populacional ou individual deve possuir fortes efeitos sobre a abundância, distribuição espacial e estrutura genética das distintas populações de *Euterpe edulis*.

ABSTRACT - Spatial variation in the interactions between the palm *Euterpe edulis* and frugivorous birds: implications for seed dispersal.

The investigation of the seed dispersers identity and their relative importance on fruit removal is the first step to understand the processes involved in the structure of a species population. However, avian assemblage as well as plant-disperser interactions patterns might show high variability in multiples scales. The general goals of this study are to answer to the following questions: (i) To what extent does frugivory vary along a spatial gradient? and (ii) How structural factors of microhabitat and intrinsic plant attributes affect frugivory in different sites? To answer these questions, the investigation was developed in three Atlantic Forest types located along an elevational gradient in Cardoso Island, Cananéia, SP. The plant chosen was the abundant palm *Euterpe edulis*, which fruits are intensively consumed by several vertebrates, mainly birds. Focal-tree observations were carried out in 102 palm-hearts distributed in Restinga vegetation, Lowland forest and Sub-montane forest. Moreover, 9 factors were measured, including individual attributes of the observed palms and structural traits of the microhabitat. Among 22 species observed consuming *E. edulis* fruits for all sites pooled, only 13 birds were recorded in the focal observations. Frugivory by avian dispersers varied greatly between sites. Continuous areas showed more similarities when located in the same elevational level. The birds belonging to Muscicapidae, Cotingidae and Ramphastidae families were the most important seed disperses and the values of their quantitative component varied between species and sites. Few factors affected the avian disperser activities. When separated in two groups, Muscicapidae and large-bodied frugivores, some factors were especially important to large frugivores group but relationships were inconsistent among sites. The significant variation in the way disperser agents respond to the factors might result in inconsistency on the selection of plant reproductive traits. In addition, the variation in disperser assemblages and their responses to tree and structural traits might have strong implications for processes involved in the abundance, spatial distribution and genetic structure of distinct *Euterpe edulis* populations.

Introdução geral

Uma grande proporção de plantas na maioria das comunidades naturais é dispersa por animais, sendo que em florestas tropicais 75% ou mais das espécies de árvores produzem frutos carnosos adaptados para dispersão zoocórica (Howe e Smallwood 1982, Campassi 2002). Dentre os frugívoros as aves constituem o grupo mais importante de agentes dispersores de sementes (Primack e Corlett 2005).

A polpa dos frutos carnosos recobrimdo as sementes é nutritiva e constitui um recurso alimentar especialmente importante para os animais frugívoros (Snow 1981, Jordano 1992). Sob o ponto de vista das plantas, estes animais podem regurgitar, defecar ou derrubar sementes intactas longe da planta-mãe e por isso são capazes de estabelecer uma relação entre a planta frutificando e as novas gerações (Jordano 1992, Wang e Smith 2002, Godínez-Alvarez e Jordano no prelo).

A dispersão de sementes, processo em que os diásporos são removidos dos parentais, é uma das fases do complexo ciclo de dispersão de sementes, que envolve múltiplas etapas ligando o final da reprodução da planta e o estabelecimento da prole (Wang e Smith 2002). Nem todas as sementes são dispersas e muitas daquelas disseminadas não completam o ciclo inteiro de dispersão. Mas as plantas que produzirem sementes que conseguirem recrutar novos adultos terão sucesso ao contribuir com os genes para a nova geração e ao influenciar na distribuição espacial e dinâmica da população (Nathan e Muller-Landau 2000, Jordano e Godoy 2002, Wang e Smith 2002, Godínez-Alvarez e Jordano 2006 no prelo).

O fracasso da dispersão, seja porque a semente não foi dispersa ou seja porque a semente não completou o ciclo inteiro, pode ser atribuído a uma série de fatores que, juntamente, limitam a disseminação ou o estabelecimento das plantas nos micro-sítios disponíveis (Muller-Landau *et al.* 2002, Schupp *et al.* 2002).

Provavelmente, o maior efeito demográfico que a atividade dos frugívoros pode desencadear é a limitação da dispersão. Isso ocorre quando,

independente da produção de sementes, a deposição dos propágulos pelos frugívoros é pouco eficiente para saturar todos os micro-sítios disponíveis para o estabelecimento da planta. Neste caso, a limitação pode ser relacionada a três processos: 1) dispersão de sementes quantitativamente limitada (baixa visitação e remoção de frutos por dispersores); 2) distância da dispersão de sementes é limitada (muitas sementes são depositadas a curtas distâncias); e 3) dispersão de sementes espacialmente contagiosa (sementes depositadas de forma heterogênea e agregada) (sensu Schupp *et al.* 2002).

Já a limitação do estabelecimento ocorre quando os fatores bióticos e abióticos do micro-sítio podem restringir a germinação e desenvolvimento da planta, como por exemplo; condições desfavoráveis do solo, luz e umidade, alta intensidade de predação por patógenos ou vertebrados e alta competição por recursos limitados (mortalidade densidade-dependente) (Janzen 1971, Nakazono *et al.* 2001, Illenseer e Paulilo 2002, Lambers e Clark 2003, Pizo 2003, Schupp no prelo). No entanto, a qualidade de um micro-sítio é altamente dependente do contexto, podendo apresentar suas propriedades variando de acordo com os requerimentos de cada estágio da planta, de acordo com o tempo ou com o local (Schupp no prelo).

No entanto, a atividade dos frugívoros também pode influenciar decisivamente na limitação do estabelecimento. Isso ocorre, pois são os dispersores que definem a distribuição das manchas de sementes (“seed shadow”) através da deposição dos diásporos em micro-sítios distintos (Schupp *et al.* 2002).

A limitação da disseminação de sementes será minimizada quanto maior for a efetividade de dispersão de sementes desencadeada pelos dispersores. Neste sentido, a quantidade de frutos removidos assim como a qualidade do tratamento e deposição de sementes dispersas são componentes que promovem o sucesso da planta ao longo do ciclo de dispersão (Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). Desta maneira, a investigação da identidade dos dispersores assim como da participação dos mesmos na remoção de sementes de uma determinada planta é o primeiro passo para se compreender os processos envolvidos na dinâmica populacional de uma espécie.

A composição da assembléia de frugívoros e a quantidade de frutos dispersos pelos animais podem ser afetados por uma série de fatores. Em uma escala mais ampla, como dentro de uma região ou área, as condições abióticas e bióticas do local podem influenciar na abundância dos frugívoros e na capacidade de rastrear recursos alimentares. Estes estão intimamente relacionados à intensidade de visitaç o e remoç o de frutos de uma determinada esp cie de fruto (Herrera 1995, Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). Mas em uma escala mais restrita, como dentro de um habitat ou entre plantas, a identidade dos frug voros e remoç o de frutos podem estar relacionados a propriedades da planta e caracter sticas ambientais do s tio (Moore e Willson 1980, Manasse e Howe 1983, Foster 1990, Jordano 1992, Izhaki 2002, Fuentes *et al.* 2001, Saracco *et al.* 2005).

No contexto em que os indiv duos de planta s o da mesma esp cie   esperado que ocorra uma competiç o pelos dispersores leg timos (McKey 1975, Howe e Estabrook 1977, Foster 1990). A alta capacidade de prediç o de visitaç o e remoç o de frutos consistente no espaço e no tempo indicaria que os dispersores estariam exercendo uma forte press o seletiva sobre as caracter sticas intr secas das plantas (Jordano 1995, Garcia *et al.* 2001) ou modelando o habitat atrav s de processos ecol gicos baseados nas prefer ncias dos dispersores (Herrera 1995, Burns 2003).

No entanto, a assembl ia de aves assim como os padr es de intera o planta-dispersores podem variar em m ltiplas escalas (Schupp 1993, Burns 2004), o que pode resultar em uma inconst ncia na seleç o de caracteres reprodutivos da planta (Herrera 1995). Essas variaç es podem ocorrer abrangendo diferenç as entre indiv duos da mesma esp cie (Foster 1990, Jordano e Schupp 2000, Fuentes *et al.* 2001) at  diferenç as entre regi es geogr ficas (Jordano 1993).

Visto que a dispers o de sementes possui importantes implicaç es para a distribuiç o, abund ncia, evoluç o e gen tica das esp cies de plantas (Jordano 1995, Jordano e Schupp 2000, Calvi o-Cancela 2002, Jordano e Godoy 2002), as variaç es nas intera es mutual sticas podem acarretar em processos que se estendem desde a colonizaç o de novas  reas, manutenç o

da diversidade, sucessão até a regeneração em diferentes escalas espaciais, apresentando expressiva importância para a conservação dos ecossistemas (Wang e Smith 2002, Jordano *et al.* no prelo para 2006).

Euterpe edulis na Mata Atlântica

As florestas tropicais abrigam uma das maiores diversidades de palmeiras (família Arecaceae) do mundo, riqueza estimada em 66 gêneros e 550 espécies; sendo que 40 dessas ocorrem na Mata Atlântica, dentre elas várias endêmicas (Handerson *et al.* 1995). O palmito-juçara *Euterpe edulis* Martius é nativo deste domínio estando presente em altos índices de densidade e frequência no estrato médio arbóreo da mata (Reis *et al.* 2000a). Atualmente, no entanto, poucas áreas ainda apresentam a espécie em abundância.

A dizimação de muitas populações vem ocorrendo desde o início da colonização do país com a intensa devastação da Mata Atlântica, cuja área hoje abrange apenas 5% do domínio original (Brown e Brown 1992). Além disso, *Euterpe edulis* apresenta um meristema apical comestível muito visado pelo seu valor comercial, fazendo com que até hoje ocorra a extração ilegal desenfreada da palmeira para o aproveitamento do palmito, de modo a estar localmente extinta em várias áreas (Galetti e Fernandez 1998).

A família Arecaceae está entre uma das mais importantes para as aves frugívoras especialistas (Snow 1981). *Euterpe edulis* pode ser identificado como uma espécie-chave a partir de quatro parâmetros definidos por Peres (2000): baixa redundância temporal (pico de produção de frutos maduros durante períodos de escassez de recursos alimentares), relativamente alta especificidade de consumidores, alta confiabilidade na produção de frutos ao longo dos anos e abundância dos mesmos durante o período de frutificação. Desta forma, a espécie constitui uma importante fonte alimentar para os vertebrados das florestas tropicais (Galetti *et al.* 1999).

A estratégia reprodutiva de *E. edulis* pode ser caracterizada como produção de frutos de pericarpo fino, investindo pouco em polpa, e estes sendo agrupados em grandes infrutescências (para atração). Os frutos, dispostos em posições de diversas acessibilidades, apresentam coloração púrpura, que é

atrativa para aves (Laps 1996). Na Ilha do Cardoso, o palmito está distribuído amplamente, ocorrendo desde a vegetação de Restinga até a floresta de Encosta. A fenofase de frutificação é sazonal e anual e se estende por um período longo de até sete meses, sendo que os períodos de frutificação não se apresentam coincidentes entre florestas não contínuas, localizadas em diferentes níveis altitudinais (Castro 2003, Castro *et al.* Em prep.).

Dados presentes no estudo de Reis e Kageyama (2000) demonstram que os níveis de interação de *E. edulis* com a fauna acarretam em processos essenciais para a sobrevivência e manutenção das populações da espécie, possibilitando a mudança dos rumos da dinâmica sucessional. Os animais envolvidos na dispersão e predação possuem territorialidade e comportamentos típicos próprios, sendo capazes de influenciar nos padrões de manchas de sementes ("seed shadow") da espécie dentro da comunidade florestal (Izhaki *et al.* 1991, Holbrook e Loiselle no prelo). Assim a manutenção da palmeira depende intimamente da chegada de novas sementes na área impactada e o papel dos animais dispersores e predadores passa a ser fundamental para o estabelecimento de um banco de plântulas (Nodari *et al.* 2000; Reis *et al.* 2000b).

Uma melhor compreensão sobre as interações planta-frugívoros em ambientes distintos é de grande importância para conservação de parques e reservas, principalmente em áreas como a do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), em que ainda é presente a caça e a extração do palmito, tanto por comunidades indígenas (Galetti *et al.* 1997) quanto, clandestinamente, por palmiteiros e caçadores.

Desta maneira, a hipótese de que a resposta dos agentes dispersores varia de acordo com fatores agindo em múltiplas escalas levou à formulação de duas predições que foram exploradas no presente estudo. Primeiro, as interações planta-frugívoros devem variar de acordo com as diferenças entre distintas fisionomias vegetais apresentando implicações para os processos de dispersão de sementes. Segundo, deve existir uma forte relação entre as características estruturais do ambiente e dos indivíduos da planta sobre a dispersão de sementes. Neste contexto, foi utilizado o sistema de dispersão de

sementes do palmito-juçara *Euterpe edulis* na Ilha do Cardoso para responder às seguintes questões gerais: i) Como varia a frugivoria de *Euterpe edulis* ao longo do gradiente espacial na Ilha do Cardoso? (Capítulo 1) e ii) Como os fatores estruturais do micro-ambiente e intrínsecos do palmito influenciam a frugivoria em diferentes ambientes? (Capítulo 2).

Referências bibliográficas

- BROWN JR., K.S. e BROWN, G.G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forest. In: WHITMORE, T.C. & SAYER, J.A (eds). **Tropical deforestation and species extinction**. Chapman & Hall, London, England. p. 119-142.
- BURNS, K.C. 2003. Broad-scale reciprocity in an avian seed dispersal mutualism. **Global Ecology and Biogeography**. 12: 421-426.
- BURNS, K.C. 2004. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. **Global Ecology and Biogeography**. 13: 289-293.
- 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.
- CAMPASSI, F. 2002. **Síndromes de dispersão das espécies arbóreas da Mata Atlântica**. Trabalho de Conclusão de Curso. Instituto de Biociências – UNESP/Rio Claro-SP.
- CASTRO, E.R. 2003. **Variação espaço-temporal na fenologia e frugivoria do palmito-juçara *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em três tipos de Floresta Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências – UNESP/Rio Claro-SP.
- FOSTER, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. **The Condor**. 92: 844-854.
- FUENTES, M., GUITIÁN, J., GUITIÁN, P., BARMEJO, T., LARRINAGA, A., AMÉZQUITA, P., BONGIOMO, S. 2001. Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruti-eating birds. **Plant Ecology**. 157: 69-75.

- GALETTI, M.; MARTUSCELLI, P.; OLMOS, F. e ALEIXO, A. 1997. Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic Forest of Brazil. **Biological Conservation** 82: 31-39.
- GALETTI, M. e FERNANDEZ, J.C. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology** 35: 294-301.
- GALETTI, M.; ZIPARRO, V.B. e MORELLATO, P. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic Forest of Brazil. **Ecotropica** 5: 115-122.
- GARCIA, D., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., HÓDAR J.A. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. **Journal of Ecology**. 89: 639-647.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H.; JORDANO, P. no prelo. Seed dispersal by frugivores: an empirical approach to analyze their demographic consequences. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CABI Publishing, Oxon, England.
- HANDERSON, A.; GALEANO, G. e BERNAL, R. 1995. **Field guide of the palms of the Americas**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HERRERA, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. **Annual Review in Ecology and Systematics**. 26: 705-727.
- HOLBROOK, K.; LOISELLE, B. no prelo. Using toucan generated-seed shadow to estimate seed dispersal in Amazonia Ecuador. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CABI Publishing. Oxon, England.
- HOWE, H.F. e ESTABROOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **American Naturalist**. 111:817-832.
- HOWE, H.F.; SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 13: 201-228.
- ILLENSEER, R.; PAULILO, M.T.S. 2002. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. Sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. **Acta Bot. Bras.** 16(4): 385-394.

- IZHAKI, I., WALTON, P.B. e SAFRIEL, U.N. 1991. Seed shadow generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. **Journal of Ecology**. 79: 575-590.
- IZHAKI, I. 2002. The role of fruit traits in determining fruit removal in East Mediterranean Ecosystems. In: D.J. Levey, W.R. Silva e M. Galetti. **Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation**. CABI Publishing, Oxon, England.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 2, 465-492.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (ed). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. CABI Publishing, Oxon, England. p.105-156.
- JORDANO, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104. In: FLEMING, T.H.; ESTRADA, A. (eds). **Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects**. Kluwer academic publishers, Bélgica.
- JORDANO, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. **OIKOS**. 71: 479-491.
- JORDANO, P. e SCHUPP, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**. 70(4):591-615.
- JORDANO, P.; GODOY, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In: LEVEY, D.L.; GALETTI, M.; SILVA, W.R. (eds). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, conservation**. CAB International, Oxon, England. p.305-321.
- JORDANO, P.; GALETTI, M.; PIZO, M.A.; SILVA, W.R. No prelo para 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; ALVES, M.A.S.; Van SLUYS, M. (org.). **Biologia da Conservação: essências**. Ed. Rima. Instituto Biomas, Rio de Janeiro.

- LAPS, R.R. 1996. **Frugivoria e dispersão de sementes de palmitreiro (*E. edulis*, Martius, Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do Estado de São Paulo.** Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas-SP.
- LAMBERS, J.H.R.; CLARK, J.S. 2003. Effects of dispersal, shrubs, and density-dependent mortality on seed and seedling distributions in temperate forests. **Can. J. For. Res.** **33**: 783–795.
- MANASSE, R.S. e HOWE, H.F. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. **Oecologia** **59**: 185-190.
- McKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: **Coevolution of plants and animals**. GILBERT, L.E.; RAVEN, P.H. (eds). p.159-191. University of Texas Press, Austin, TX.
- MOORE, L.A. e WILLSON, M.F. 1982. The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. **Canadian Journal of Botany**. **60**: 557-6-560.
- MULLER-LANDAU, H.C.; WRIGHT, S.J.; CALDERÓN, O.; HUBBEL, S.P.; FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R.; GALETTI, M. (eds). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. CABI Publishing, Oxon, England. p. 35-53.
- NAKAZONO, E.M; COSTA, M.C; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M.T.S. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista brasileira de botânica**. **24**(2): 173-179.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H.C.2000. Spattial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences. **Trends in Ecology and Evolution**. **15**(7):278-285.
- NODARI, R.O.; FANTINI, A.C.; REIS, A. e REIS, M.S. 2000. Restauração de populações de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) na Mata Atlântica. In: REIS, M.S. & REIS, A. (eds). ***Euterpe edulis* (Martius) (Palmitreiro) : biologia, conservação e manejo**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 189-201.
- PERES, C.A. 2000. Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. **Journal of Tropical Ecology**. **16**: 287-317.

- PIZO, M.A. 2003. Padrão de deposição de sementes e sobrevivência de sementes e plântulas de duas espécies de Myrtaceae na Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Botânica**. 26(3): 371-377.
- PRIMACK, R.; CORLETT, R. 2005. Birds: linkages in the rain forest community. **Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison**. Blackwell publishing. Malden, MA, USA. p.133-177.
- REIS, M.S.; GUERRA, M.P.; NODARI, R.O.; REIS, A. e RIBEIRO, R.J. 2000a. Distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *Euterpe edulis* Martius. In: REIS, M.S. e REIS, A. (eds). ***Euterpe edulis* (Martius) (Palmitreiro) : biologia, conservação e manejo**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 324-335.
- REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P. e MANTOVANI, A. 2000b. Management and conservation of natural populations in Atlantic rain forest: the case of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica** 32(4): 894-902.
- REIS, A. e KAGEYAMA, P.Y. 2000. Dispersão de sementes do palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius - Palmae). In: REIS, M.S. & REIS, A. (eds). ***Euterpe edulis* (Martius) (Palmitreiro) : biologia, conservação e manejo**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 60-92.
- SARACCO, J., COLLAZZO, J.A., GROOM, M.J., CARLO, A.T. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. **Biotropica** 37(1): 81-87.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: FLEMING, T.H. e ESTRADA, A (eds.) **Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 15-29.
- SCHUPP, E.W.; MILLERON, T. e RUSSO S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. e GALETTI, M. (eds). **Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation**. CABI Publishing, Oxon, England. p. 19-33.

SCHUPP, E.W. no prelo. Suitable sites or seed dispersal are context dependent. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CAB Publishing. Oxon, England.

SNOW, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. **Biotropica**. 13(1): 1-14.

WANG, B.C.; SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution**. 17(8): 379-385.

CAPÍTULO 1

VARIAÇÃO ESPACIAL DA EFETIVIDADE DE DISPERSÃO DE SEMENTES EM *Euterpe edulis* NA MATA ATLÂNTICA

1- Introdução

Os animais dispersores, agindo como vetores que disseminam as sementes, podem desempenhar um importante papel na manutenção das populações de plantas (Harper 1977, Wang e Smith 2002). Neste contexto, a contribuição do dispersor ao sucesso da planta depende da quantidade de sementes dispersas e da qualidade do tratamento e do destino dado a cada semente (Schupp 1993, Godínez-Alvarez e Jordano no prelo).

A efetividade da dispersão de sementes depende de dois componentes principais: quantidade e qualidade (*sensu* Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). A quantidade refere-se ao número de visitas de frugívoros a um indivíduo ou espécie de planta e ao número de sementes removidas por visita. O número de visitas pode ser influenciado por três fatores: abundância do frugívoro naquele habitat particular; tipo de dieta do frugívoro, que remete à importância daquele fruto na composição alimentar do animal em específico; e confiabilidade do dispersor em escalas temporal e espacial, ou seja, a potencialidade do dispersor visitar todos os indivíduos ou populações de plantas durante todas as estações do ano, períodos ou dias. A quantidade de sementes removida por visita depende da categoria comportamental em que os frugívoros estão incluídos: engolidores (potenciais dispersores), mastigadores (baixa probabilidade de dispersar sementes grandes) ou predadores de polpa (Moermond e Denslow 1985, Levey 1987, Jordano e Schupp 2000). No caso dos animais engolidores, o tamanho corpóreo e abertura do bico tende a ser correlacionado com o número de sementes removidas (Jordano 1992, Jordano e Schupp 2000).

O segundo componente, qualidade, ocorre em função de dois fatores: o tratamento dado às sementes pelos frugívoros (dispersão, predação, viabilidade das sementes pós-ingestão, velocidade de germinação) (Izhaki e Safriel 1990, Godínez-Alvarez *et al.* 2002, Traveset *et al.* no prelo) e aos padrões de deposição que definem as manchas de sementes (“seed shadow”, Izhaki *et al.* 1991; Pizo e Simão 2001, Loiselle e Blake 1999, Jordano e Schupp 2000, Calviño-Cancela 2002, Holbrook e Loiselle no prelo). As manchas de

sementes serão definidas a partir da seleção dos micro-sítios visitados pelos frugívoros levando-se em conta a direção e os padrões de movimento da ave além da planta-mãe. Neste sentido, a dispersão pode ser restringida pela curta distância, de modo que alguns sítios mais próximos sejam saturados por sementes enquanto outros nem sejam alcançados (Janzen 1971), ou a dispersão pode ser espacialmente contagiosa, ocorrendo agregação de sementes em poucos sítios disponíveis (sob poleiros, latrinas) (Schupp *et al.* 2002, Jordano e Godoy 2002).

Sob uma escala mais restrita, como em um habitat, as interações podem ser afetadas por um conjunto de atributos das plantas, tais como tamanho e cor do fruto, tamanho da safra, propriedades químicas dos frutos e de fatores ambientais, como presença de conspecíficos ou outras espécies frutificando, estrutura do habitat, presença de predadores (Moore e Willson 1990, Sargent 1990, Manasse e Howe 1983, Herrera 1981, Sallabanks 1993, Hasui 2003, Garcia *et al.* 2001, Russo 2003, Saracco *et al.* 2005). Mas em uma escala mais ampla, levando-se em conta a variação entre habitats e populações, outros fatores se destacam, como o tamanho e a composição das assembléias de frugívoros em cada área (Jordano 1995, Jordano e Schupp 2000) e o processo de seleção de habitat pelas aves (Izhaki *et al.* 1991, Pearman 2002, Hasui 2003, Burns 2003, Pizo 2004).

Com base nisso, vários autores têm conduzido estudos sobre a variação das interações de frugivoria no espaço e no tempo nos últimos quinze anos, levando-se em conta diversas escalas (Fuentes 1995, Fuentes *et al.* 2001, Garcia *et al.* 2001, Githiru *et al.* 2002, Guitián *et al.* 1992, Jordano 1995, Pizo 1997, Jordano e Schupp 2000). Estas variações podem exercer grande influência sobre a estrutura e dinâmica populacional das espécies de plantas. Assim, o estudo dos mecanismos que afetam os mutualismos e dos cenários de dispersão de sementes torna-se fundamental para a compreensão dos processos que regem as populações sob condições distintas (Bleher e Böhning-Gaese 2001, Calviño-Cancela 2002).

A Ilha do Cardoso é uma área favorável ao estudo das variações espaciais por ser formada por vários ecossistemas de Mata Atlântica

distribuídos ao longo de um gradiente altitudinal (Barros *et al.* 1991). Além disso, a planta estudada *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae), popularmente chamada de palmito-juçara, é uma palmeira cujos frutos carnosos são consumidos por uma ampla gama de animais e suas sementes são dispersas, principalmente, por aves (Laps 1996, Galetti e Aleixo 1998, Reis e Kageyama 2000). Esta palmeira, ameaçada pela extração descontrolada do palmito para comércio ilegal (Galetti e Fernandez 1998), é ainda abundante na Ilha do Cardoso e permite a investigação da variabilidade da frugivoria e suas implicações para a dispersão de sementes e para a dinâmica populacional da espécie.

2- Objetivos

Com o intuito de testar a hipótese de que as interações planta-frugívoros variam de acordo com o contexto espacial, o presente estudo teve como objetivos responder às seguintes questões específicas:

- Como varia a frugivoria do palmito *Euterpe edulis* de acordo com os tipos florestais?
- Como se diferenciam as aves frugívoras do palmito em relação aos padrões de visitaç o e remoç o de frutos?
- Como varia o componente quantitativo da dispers o de sementes dos frugívoros de *Euterpe edulis* em cada tipo florestal?

3- Material e métodos

3.1- Área de estudo

O estudo foi realizado na Ilha do Cardoso situado em Cananéia no litoral sul do Estado de São Paulo (48°05'42"W, 25°03'05"S). A Ilha abrange uma área aproximada de 151 km² (Bernardi 2001). É integrante do complexo estuarino-lagunar de Iguape, Cananéia e Paranaguá, que se estende por 200 km ao longo do litoral (Planos de manejo das Unidades de Conservação 1998) (Figura 1).

O relevo da Ilha é montanhoso na porção central, com altitudes variando de 0 a 814 m (Planos de manejo das Unidades de Conservação 1998). Segundo Funari *et al.* (1987) o clima da Ilha é megatérmico superúmido, sem estação seca definida e com nível de precipitação anual de 3.000 mm.

Na Ilha são encontrados todos os tipos de vegetação da Mata Atlântica costeira: Vegetação Pioneira de Dunas, Manguezal, Restinga, Floresta Pluvial Tropical de Planície Litorânea e Floresta Pluvial Tropical de Encosta da Serra do Mar, além de uma vegetação arbustiva localizada nos topos de morros e vegetação secundária (Barros *et al.* 1991).

Para o presente estudo foram selecionados três tipos florestais distribuídos ao longo de um gradiente altitudinal e que apresentam características bióticas e abióticas (topografia, solo, ciclagem de nutrientes) distintas. Sendo eles: Restinga (nível do mar), Floresta de Planície (30-50 m de altitude) e Floresta de Encosta (acima de 200 m).

A denominação de Restinga, utilizada neste estudo, diz respeito ao tipo de formação geológica resultante da deposição de sedimentos de rios e mares (designação adotada por Souza e Capellari 2004). Desta maneira, a vegetação de Restinga passa a ser a floresta sobre esta formação. Este tipo florestal é considerado um mosaico fisionômico de distintas comunidades vegetais que são mais dependentes das características edáficas do que das condições climáticas do ambiente (Sugyama 1998). A vegetação abrange desde formações arbóreas de baixo porte (4 a 5 metros) bastante abertas e com estrato predominantemente formado por bromélias, até formações com árvores de 15 metros de altura, sombreadas e apresentando espessa camada de serapilheira (Sugyama 1998). Na Restinga encontram-se muitos indivíduos arbóreos de poucas espécies (64 espécies), com dominância das famílias Myrtaceae, Arecaceae e Melastomataceae (Sugyama 1998). Neste tipo florestal o estudo foi realizado em trilhas que totalizam 1518,5 m (Figura 1.2.A).

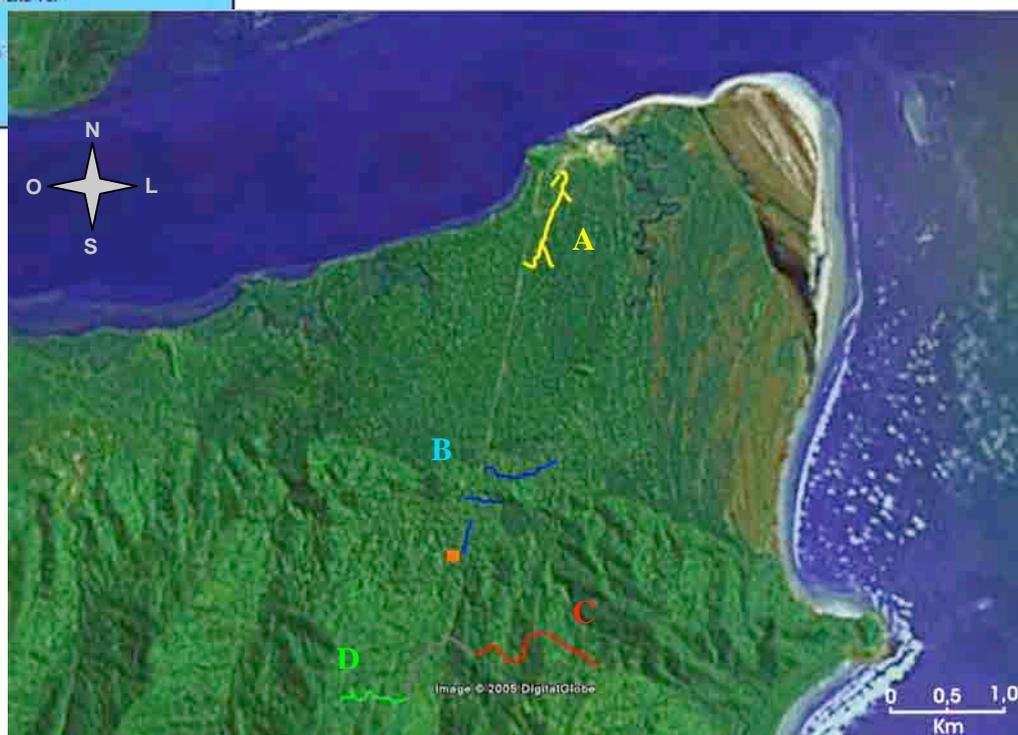
Já a Planície é composta de um estrato arbóreo com dossel mais fechado, árvores de maior porte (de 8 a 20 metros) e grande quantidade de lianas e epífitas. Além disso, apresenta um denso estrato arbustivo-herbáceo, dominado, principalmente, por espécies de Heliconiaceae, Maranthaceae e

Rubiaceae (Barros *et al.* 1991). A comunidade arbórea da Planície apresenta um grande número de espécies (104) e as famílias mais abundantes são Myrtaceae, Euphorbiaceae e Fabaceae (Pinto 1998). Neste ambiente o estudo foi realizado em 4 trilhas que totalizam 1421,2 m (Figura 1.2.B).

A Floresta de Encosta é a formação que ocupa a maior extensão da Ilha do Cardoso, aproximadamente 74%. A vegetação de Encosta, característica de 200 metros de altitude, apresenta um estrato arbóreo inferior (5 a 10 metros de altura), um estrato médio (15 a 20 metros) e o superior (21 a 28 metros). A comunidade apresenta em torno de 174 espécies, sendo Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Euphorbiaceae as famílias mais representativas (Mello e Mantovani 1994). Estudos fitossociológicos apontam que o palmito *Euterpe edulis* representou 20% dos indivíduos deste tipo florestal (Mello e Mantovani 1994). Nesta altitude foi utilizada uma trilha de 1500 m para realizar o presente estudo (Figura 1.2.C). Uma trilha de acesso de 829 m a partir da barragem leva à segunda trilha, com 691,9 m de extensão, na cota altitudinal de 400 m (Figura 1.2.D). Neste ambiente não foram realizados estudos florísticos ou fitossociológicos, no entanto, pode-se notar uma floresta mais instável, de menor porte e com maior presença de bambus, quando comparada com a Floresta de Encosta a 200 m.



1.



2.

Figura 1- 1. Mapa com localização geográfica da Ilha do Cardoso; 2. Imagem de satélite com detalhe da área de estudo e trilhas utilizadas: A- Trilhas da Restinga, B- Trilhas da Planície, C- Trilha da Encosta à 200m e D- Trilha da Encosta à 400m. (Quadrado laranja é a cabana de pesquisa localizada na Planície).

3.2- Frugivoria

Para estudar a frugivoria de *Euterpe edulis* foram feitas observações árvore-focal (Galetti *et al.* 2003) em 102 indivíduos de palmito durante os períodos de frutificação de *E. edulis* (frutos maduros) em cada tipo florestal, nos anos de 2003 e 2004. Foram observados 32 palmitos na Restinga durante os meses de abril a maio, 33 na Planície de março a maio e 37 na Encosta de maio a julho. Os períodos de observação do palmito foram distintos entre os ambientes devido às diferenças existentes na fenologia reprodutiva da espécie entre os tipos florestais na Ilha do Cardoso (Castro 2003).

Os palmitos foram escolhidos e marcados previamente às atividades de observação. O principal critério utilizado para a seleção dos palmitos foi a boa visibilidade dos cachos a uma distância mínima de 15 metros do observador. As observações foram realizadas utilizando binóculo 8x35 e duravam cinco horas transcorridas após o amanhecer do dia, totalizando 510 horas árvore-focal. As observações foram padronizadas em 5 horas e limitadas ao período da manhã (período de maior atividade das aves) (Blake 1992) para que os palmitos pudessem constituir unidades de respostas comparáveis entre si.

Durante os períodos de observações foram registradas as seguintes informações: a espécie de ave visitante, o horário transcorrido a partir do início da observação, o tempo de duração da visita a partir do momento da chegada e o número de frutos manipulados distinguindo entre: frutos engolidos, carregados no bico, derrubados, regurgitados ou com polpa consumida. Além disso, o comportamento de captura do fruto (através de manobras no vôo ou consumo sobre poleiro) assim como quaisquer outros comportamentos da ave, como interações agonísticas inter ou intra-específicas, foram registrados (Laps 1996, Galetti *et al.* 2003).

A interação da ave com um fruto de palmito caracterizou um evento de manipulação dos frutos, mas apenas os frutos engolidos ou carregados no bico para fora da planta-mãe foram considerados dispersos, com a ressalva de que nem todas as sementes dispersas são depositadas em micro-sítios favoráveis ao estabelecimento e desenvolvimento de plântulas e jovens. Frutos derrubados, regurgitados ou que tiveram apenas a polpa consumida

representaram eventos prejudiciais para a dispersão de sementes do palmito e assim foram considerados desperdiçados (Gutián *et al.* 1992). Isso porque o ato de depositar a semente sob o parental, onde a densidade de sementes da mesma espécie provavelmente é maior, aumenta a competição por recursos (nutrientes, água, luz) e também a predação e/ou parasitismo por vertebrados, invertebrados e patógenos (Janzen 1971). Desta maneira, a manipulação dos frutos pelas aves passa a ser um componente importante para se avaliar os efeitos da frugivoria sobre os processos de dispersão de sementes (Moermond e Denslow 1985, Levey 1987, Traveset *et al.* 2006 no prelo).

Para o cálculo do componente quantitativo da dispersão de sementes de *Euterpe edulis* foram utilizados os dados de frequência de visitas, taxa de manipulação de frutos e probabilidade de dispersão (proporção de frutos dispersos em relação aos manipulados). Além disso, avaliou-se a influência indireta da abundância dos frugívoros sobre o componente. A abundância dos frugívoros foi avaliada por meio da média dos Índices pontuais de abundância (IPA) para cada espécie em cada tipo florestal, apenas para os meses de observação no respectivo ambiente. O IPA é o número médio de contatos dividido pelo número total de pontos amostrados em área por mês (Vielliard e Silva 1990). Os dados brutos foram cedidos por E.R. Castro (ver Castro 2003).

3.3- Análise dos dados

Para analisar a variação da frugivoria ao longo do gradiente espacial foram utilizados três parâmetros: presença e ausência de visitas aos palmitos, número de visitas por palmito (frequência de visitas) e número de frutos dispersos por palmito (taxa de dispersão). Para análise de presença e ausência foram utilizados os dados dos 102 palmitos, mas para os padrões de visita e remoção de frutos foram utilizados apenas os 62 palmitos que obtiveram visitas (17 na Restinga, 15 na Planície e 30 na Encosta). Os dados de 2003 e 2004 foram analisados conjuntamente, pois os anos não apresentaram diferenças significativas entre si quanto à presença ou ausência de visitas ($\chi^2 = 0,636$; $p=0,425$), número de visitas por palmito ($t=-0,155$; $gl=60$; $p=0,8771$) ou número de frutos dispersos por palmito ($t=0,364$; $gl=60$; $p=0,7175$).

Foi utilizada a análise de sobrevivência para testar as diferenças na visitação entre os ambientes (Pyke e Thompson 1986). Esta metodologia é vantajosa porque permite comparar o formato da distribuição dos registros dos tempos de visitas das aves (tempo transcorrido até que uma árvore seja visitada) (ver Jordano e Schupp 2000). A heterogeneidade entre os grupos foi testada a partir do teste de Wilcoxon através do programa estatístico SAS JMP (SAS Institute 2002). O teste de Wilcoxon considera mais peso sobre os eventos iniciais do que os finais (Pyke e Thompson 1986), o que pode ser apropriado caso a visitação seja mais intensa nas primeiras horas do dia. Para testar se havia diferença entre a frequência de visitas, taxa de dispersão absoluta de frutos, número de frutos maduros nos palmitos e dispersão relativa de frutos por palmitos (proporção de frutos removidos em relação ao número de frutos maduros no palmito) entre os tipos florestais foi feita uma Análise de Variância (ANOVA) com os dados contínuos transformados em log ou arcoseno da raiz quadrada para porcentagens, sendo aplicado o teste de Tukey *a posteriori* para avaliar a diferença entre grupos. Para testar o número de frutos maduros produzidos e a dispersão relativa foram utilizados os dados de estimativas de frutos maduros feita para os palmitos observados (ver Capítulo 2).

Para analisar a duração de visitas foram utilizados procedimentos de randomização, com 5000 replicações, para comparação de médias entre os tipos florestais e correlação com taxa de dispersão de frutos (Manly 1997). Este procedimento foi utilizado já que os dados não cumpriam os requisitos necessários aos testes paramétricos. Para estes testes foi utilizado o programa Resampling Procedures Version 1.3 (Howell, 2001).

Foi feita uma Análise de Correspondência (AC) para visualizar a distribuição dos palmitos em relação à remoção de frutos pelos dispersores. A AC projeta a agregação multidimensional de pontos em um espaço bidimensional maximizando a correspondência entre os palmitos e as aves (Kent e Coker 1992). A matriz de dados consistiu do número de frutos dispersos por cada frugívoro (com mais de uma visita) para cada palmito, e portanto, representa tanto a presença/ausência da ave na palmeira quanto a

representatividade de um determinado dispersor em relação à remoção de frutos em cada tipo florestal. A figura representa espécies similares mais próximas umas das outras. A análise foi realizada através do programa SAS JMP (SAS Institute 2002).

Para avaliar os componentes quantitativos das aves em cada área foram construídas curvas de dominância-componente quantitativo, sendo que os valores foram transformados em log e dispostos em ordem decrescente para cada tipo florestal. Para avaliar as influências relativas da abundância, frequência de visitas, taxa de remoção e probabilidade de dispersão sobre o componente quantitativo foi realizada uma regressão múltipla das variáveis transformadas em raiz quadrada (abundância e CQ) e log (frequência de visitas, taxa de remoção e probabilidade de dispersão).

4- Resultados

4.1- Variação espacial da frugivoria

Os tipos florestais apresentaram diferença entre si em relação à presença de visitas nos palmitos pelas aves frugívoras ($\chi^2 = 11,015$; $p=0,041$). Sendo que a Restinga apresentou 53,13% dos palmitos com pelo menos uma visita, a Planície apresentou apenas 45,45%, já a Encosta apresentou 81,08% dos palmitos visitados.

As curvas representando as distribuições das visitas das aves frugívoras ao longo das 5 horas de observação em cada tipo florestal (Figura 2) foram significativamente diferentes entre si ($\chi^2 = 8,84$; $p=0,012$). A curva da Restinga indica uma maior inconstância da visitação ao longo da observação, de forma que, em muitos períodos, a probabilidade de algum palmito receber visitas permanece constante (trechos planos na curva). A visitação na Restinga, com um total de 77 registros, parece aumentar na metade do período de observação de 5 horas, coincidindo com o meio da manhã (9-10h). A Encosta, que apresenta o maior número de visitas total entre os ambientes (242 visitas), apresentou uma curva mais uniforme, indicando alta probabilidade de visitação durante todo o período. Embora a Planície apresente um menor número total de visitas do que a Encosta (113 visitas) e sua curva possuir mais trechos

planos (ausência de visitas), a sua curva mostrou-se a mais descendente de todas. Isso provavelmente é efeito da grande visitação que apresentou nos primeiros intervalos do dia.

A frequência de visitas (nº de visitas por palmito) variou bastante entre palmitos da mesma área, sendo que a Restinga apresentou uma taxa média de 4,53 (quartil de 25%= 2 e quartil de 75%= 5,5) e CV (coeficiente de variação) =84,83%, a Planície apresentou uma taxa média de 7,55 (quartil de 25%= 3 e quartil de 75%= 15) e CV=89,87 e a Encosta apresentou média de 8,06 (quartil de 25%= 2 e quartil de 75%= 11,5) e CV=88,07. No entanto, as médias não diferiram significativamente entre os ambientes ($F=1,25$; $gl=2,59$; $p=0,292$).

As áreas apresentaram alta variação da remoção de frutos por palmito, sendo que a Planície apresentou a maior variação com um CV de 100,74%, Encosta de 91,64% e a Restinga apresentou um CV menor, de 75,36%. A Restinga apresentou uma taxa média de dispersão de frutos por palmito de 6,25 (quartil de 25%= 4 e quartil de 75%= 8,25), a Planície apresentou uma taxa de 21,00 (quartil de 25%= 5 e quartil de 75%= 8,25) e a Encosta uma taxa de 20,57 (quartil de 25%= 5,75 e quartil de 75%= 32,75). Para a ANOVA foi retirado um palmito da Restinga por ser um dado discrepante na análise ("outlier" com 31 frutos dispersos), assim os tipos florestais apresentaram diferença significativa entre si ($F=3,2334$; $gl=2,58$; $p=0,046$) (Figura 3). O teste *a posteriori* de Tukey indicou diferença entre a Encosta e Restinga, sendo que a Planície não se diferenciou dos outros dois tipos florestais (Figura 3).

O número de frutos maduros por palmito visitado foi comparado entre tipos florestais através da ANOVA. Dois palmitos foram descartados da análise por serem dados discrepantes, sendo um palmito da Restinga com mais de 1000 frutos e um palmito da Planície com 41 frutos apenas. Os ambientes variaram significativamente quanto à média de frutos maduros por palmito ($F=9,124$; $gl=2,57$; $p=0,0004$). O teste *a posteriori* de Tukey indicou diferença entre todos as áreas, sendo que a Restinga apresentou uma média de 173,6 (quartil de 25%= 86,25 e quartil de 75%= 215); a Planície apresentou média de 982,5 (quartil de 25%= 405 e quartil de 75%= 1255) e a Encosta de 698,4 (quartil de 25%= 110 e quartil de 75%= 1117,5) frutos maduros.

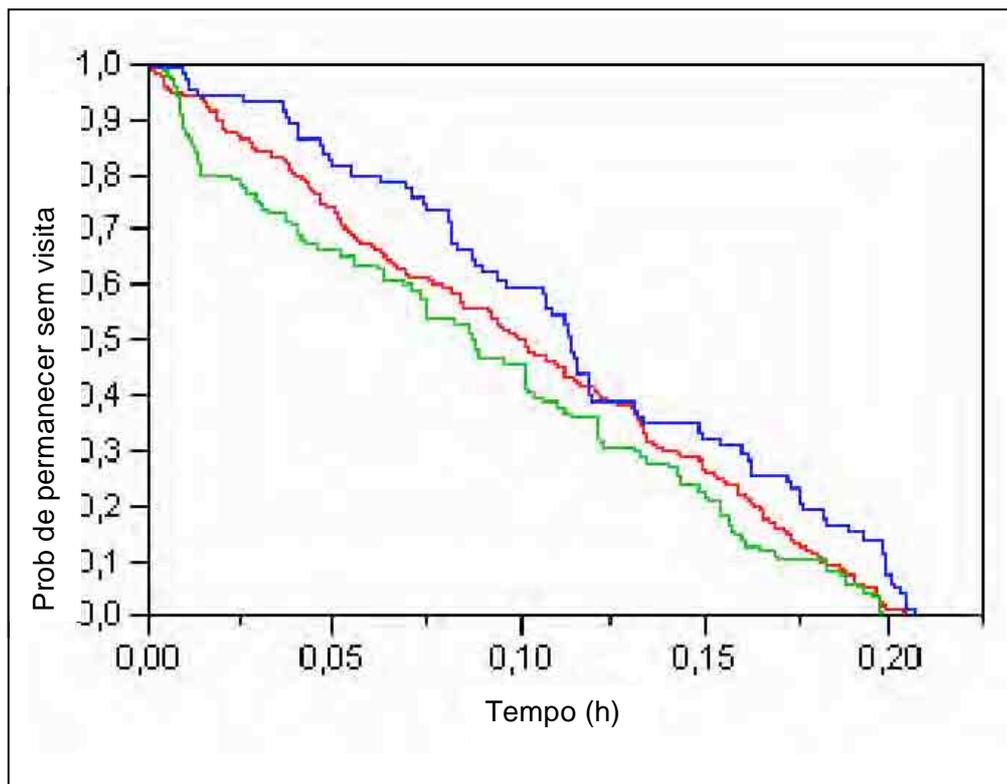


Figura 2- Curva de sobrevivência representando a probabilidade dos palmitos permanecerem sem visitas de aves frugívoras em cada tipo florestal Restinga (—), Planície (—) e Encosta (—) na Ilha do Cardoso. Curvas mais descendentes indicam ambientes com maior visitação. Na abscissa está o tempo transcorrido desde o início do período de observação.

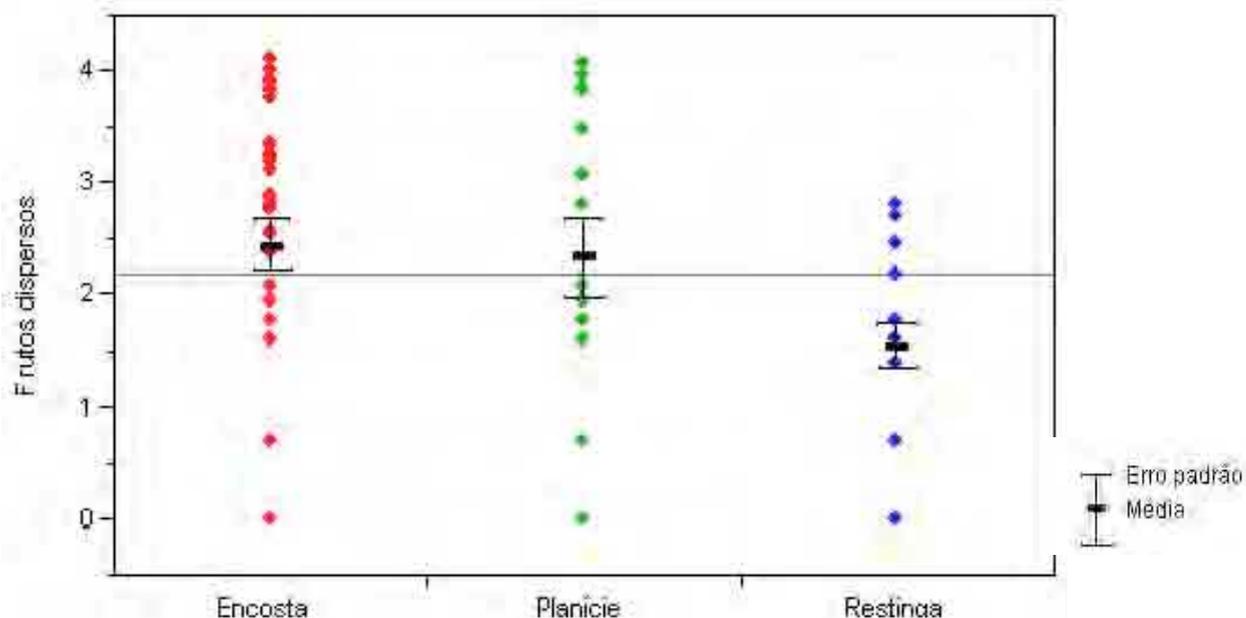


Figura 3- Número de frutos dispersos por palmito (taxa de dispersão) em cada tipo florestal na Ilha do Cardoso.

Visto que a quantidade de frutos maduros em palmitos visitados e a dispersão absoluta de frutos variam de acordo com o tipo florestal, foi testada se a dispersão relativa de frutos também varia de acordo com o ambiente. De acordo com o teste de ANOVA não foi encontrada diferença significativa entre os ambientes ($F=1,352$; $gl=2,59$; $p=0,267$), sendo que as médias de dispersão relativa encontradas foram 5,86; 4,38 e 10,64% para Restinga, Planície e Encosta, respectivamente.

A duração das visitas também foi significativamente diferente entre os ambientes ($F=8,388$; $p=0,001$; randomização com 5000 replicações). De forma que a Restinga apresentou uma duração média de 36 segundos (quartil de 25%=2 e 75%=42); a Planície apresentou média de 73 segundos (quartil de 25%=3 e 75%=62,5) e a Encosta apresentou média de 80,82 segundos (quartil de 25%=1 e 75%=55). Além disso, foi encontrada uma correlação forte e significativa entre duração da visita e número de frutos dispersos por visita ($r=0,58$; $p<0,0001$; randomização com 5000 replicações).

4.2- Frugívoros nos tipos florestais

Nas áreas estudadas foram registradas 22 espécies de aves (9 famílias) consumindo frutos de *Euterpe edulis* nas estações reprodutivas nos anos de 2001 e 2002 (dados de Castro 2003) e 2003 e 2004 (Tabela 1). As espécies com maior representatividade com respeito ao número de visitas foram o Sabiá-de-coleira *Turdus albicollis* na Restinga e Planície e Sabiá-una *Platycichla flavipes* na Encosta. Segundo o índice de similaridade de Sorensen, os ambientes mais similares quanto à composição da avifauna frugívora do palmito foram a Restinga e Planície (75,86%). A Planície e Encosta apresentaram 66,67% de similaridade, já os tipos florestais com o menor índice foram a Restinga e Encosta, com apenas 51,85%.

Tabela 1- Total de espécies registradas consumindo frutos de *Euterpe edulis* nos tipos florestais na Ilha do Cardoso de 2001 a 2002 (188h de observação-focal e 136h de transectos, Castro 2003) e de 2003 a 2004 (510h de observação-focal e registros ao acaso). Classificação taxonômica segundo CBRO.

Espécie	Família	RESTINGA		PLANÍCIE		ENCOSTA	
		N	% visitas	N	% visitas	N	% visitas
<i>Cyanocorax caeruleus</i> +	Corvidae	7	7.00	3	1.36	*	*
<i>Carpornis cucullata</i>	Cotingidae	*	*	*	*	11	3.49
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	10	10.00	15	6.82	28	8.89
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	1	1.00	8	3.64	2	0.63
<i>Aburria jacutinga</i>	Cracidae	*	*	*	*	1	0.32
<i>Penelope obscura</i>	Cracidae	*	*	1	0.45	1	0.32
<i>Penelope superciliaris</i>	Cracidae	2	2.00	*	*	*	*
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	13	13.00	36	16.36	187	59.37
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	34	34.00	90	40.91	33	10.48
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Muscicapidae	6	6.00	4	1.82	*	*
<i>Turdus rufiventris</i>	Muscicapidae	7	7.00	2	0.91	*	*
<i>Amazona brasiliensis</i>	Psittacidae	*	*	*	*	1	0.32
<i>Pyrrhura frontalis</i> +	Psittacidae	*	*	*	*	9	2.86
<i>Ramphastos dicolorus</i> +	Ramphastidae	2	2.00	7	3.18	1	0.32
<i>Ramphastos vitellinus</i> +	Ramphastidae	4	4.00	33	15.00	11	3.49
<i>Selenidera maculirostris</i>	Ramphastidae	*	*	4	1.82	27	8.57
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	12	12.00	7	3.18	1	0.32
<i>Tachyphonus coronatus</i>	Thraupidae	1	1.00	1	0.45	*	*
<i>Tangara cyanocephala</i> ‡	Thraupidae	*	*	2	0.91	*	*
<i>Tangara seledon</i> +	Thraupidae	*	*	5	2.27	2	0.63
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Tyrannidae	1	1.00	*	*	*	*
<i>Tityra cayana</i> ‡	Tyrannidae	*	*	2	0.91	*	*
	Total	100		220		315	

* Espécies não avistadas.

‡ Espécies apenas registradas por Castro (2003).

+ Espécies avistadas em bando.

Apesar do alto registro de aves frugívoras do palmito, foram observadas apenas 13 espécies visitando o palmito durante as observações-focais realizadas em 2003 e 2004 na Ilha do Cardoso (Tabela 2). Novamente as aves da família Muscicapidae apresentaram as maiores frequências de visitas em todos tipos florestais, sendo também os responsáveis pelo maior número de

palmitos visitados. *Turdus albicollis* (Figura 4.B) teve maior importância na Restinga e Planície, responsável por 41,56 e 52,21% das visitas nos ambientes, respectivamente (Tabela 2). Já *Platycichla flavipes* (Figura 4.A) apresentou a maior visitação da Encosta, com 64,46% de todas as visitas deste tipo florestal (Tabela 2).

No entanto, em relação ao número de frutos dispersos, outras aves apresentaram maior expressividade. As aves com maior tamanho corpóreo apresentaram maiores taxas de remoção, sendo que a Araponga *Procnias nudicollis* (Figura 4.G) foi o frugívoro mais importante para a Restinga e Encosta. Além de *P. nudicollis*, o Araçari-poca *Selenidera maculirostris* (Figura 4.E) também apresentou uma alta remoção de frutos de palmito na Encosta. Já na Planície, o Tucano-de-bico-preto *Ramphastos vitellinus* (Figura 4.D) foi quem apresentou a maior taxa de dispersão de frutos (Tabela 2).

Todas as espécies registradas alimentando-se dos frutos do palmito podem ser consideradas potenciais dispersoras de sementes, pois não destroem os propágulos durante o consumo. No entanto, foram registrados comportamentos de derrubar, regurgitar ou consumir polpa por alguns frugívoros (Tabela 3). Foram desperdiçados 9,66%, 17,32% e 8,47% dos frutos manipulados na Restinga, Planície e Encosta, respectivamente. Embora a porcentagem de frutos desperdiçados ter sido baixa, ao se comparar os tipos florestais, a Planície apresentou uma proporção significativamente maior de desperdício do que os outros ambientes ($\chi^2 = 18,315$; $p = 0,0001$). De todos os frugívoros da Restinga, *Turdus albicollis* (68%) foi o maior responsável pelo desperdício dos frutos; na Planície *Turdus albicollis* (38%) e *Ramphastos vitellinus* (37%) apresentaram-se como os maiores desperdiçadores de frutos e na Encosta *Selenidera maculirostris* (58%) e *Procnias nudicollis* (32%) foram as aves que mais desperdiçaram os frutos de *E. edulis*, regurgitando uma grande quantidade de sementes sob a planta-mãe.

Tabela 2- Registros de número de palmitos visitados, número de visitas total e %, frequência de visitas (número de visitas a cada 10 horas), duração da visita e taxa de dispersão de frutos (número de frutos dispersos por visita) para cada espécie de ave frugívora de *E. edulis* em cada tipo florestal na Ilha do Cardoso. A duração e taxa de dispersão foram representadas pela média e desvio padrão. Classificação taxonômica segundo CBRO.

Espécie	Família	Nº palm	NºVis (%)	Freq vis (10h)	Duração vis (s)	Nº frutos dispersos/vis
RESTINGA						
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	Corvidae	2	4 (5,19)	0.250	4.75 ± 2.22	2.5 ± 1 (10)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	4	10 (12,98)	0.625	84.7 ± 78.20	4.3 ± 2.83 (43)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	1	1 (1,29)	0.063	15	3
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	7	13 (16,88)	0.813	28.2 ± 30.37	1.31 ± 0.85 (17)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	8	32 (41,56)	2.000	28 ± 34.94	1.22 ± 0.91 (39)
<i>Turdus rufiventris</i>	Muscicapidae	2	5 (6,49)	0.313	15.4 ± 22.06	1.4 ± 0.55 (7)
<i>Tachyphonus coronatus</i>	Thraupinae	1	1 (1,30)	0.063	9	0
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	4	10 (12,98)	0.625	1 ± 0	1 ± 0 (10)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Tyrannidae	1	1 (1,30)	0.063	15	1
PLANÍCIE						
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	Corvidae	1	3 (2,65)	0.182	14.3 ± 17.09	1.66 ± 1.15 (5)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	4	6 (5,31)	0.364	105.5 ± 123.34	2.16 ± 1.60 (13)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	1	1 (0,88)	0.060	67	6
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	3	14 (12,39)	0.848	222.64 ± 565.17	2.14 ± 2.41 (30)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	10	59 (52,21)	3.575	44.6 ± 65.99	1.69 ± 1.02 (100)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Ramphastidae	6	23 (20,35)	1.393	47 ± 46.05	6.86 ± 5.25 (158)
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	1	1 (0,88)	0.061	1	1
<i>Tangara seledon</i>	Thraupinae	1	3 (2,65)	0.182	6.3 ± 5.86	0
ENCOSTA						
<i>Carpornis cucullata</i>	Cotingidae	2	9 (3,72)	0.486	1 ± 0	1 ± 0 (9)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	7	22 (9,09)	1.189	235.5 ± 333.59	8 ± 4.57 (176)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	2	2 (0,83)	0.108	92.5 ± 60.10	2 ± 2.83 (4)
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	24	156 (64,46)	8.432	30.1 ± 110,57	1.33 ± 0.83 (208)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	9	26 (10,74)	1.405	25.6 ± 34.36	1,85 ± 1.32 (48)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Ramphastidae	3	4 (1,65)	0.216	29.7 ± 29.85	4 ± 6.05 (16)
<i>Selenidera maculirostris</i>	Ramphastidae	7	22 (9,09)	1.189	359.04 ± 625.05	7 ± 5.29 (154)
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	1	1 (0,41)	0.054	1	1



Figura 4 – Aves registradas consumindo frutos de *Euterpe edulis* durante observações-focal na Ilha do Cardoso. 4A. *Platycichla flavipes*; 4B. *Turdus albicollis*; 4C. *Turdus rufiventris*; 4D. *Ramphastos vitellinus*; 4E. *Selenidera maculirostris*; 4F. *Trogon viridis*; 4G. *Procnias nudicollis*; 4H. *Tangara seledon*; 4I. *Cyanocorax caeruleus*. Fotos: M.C. Côrtes

Tabela 3- Registro total das aves ingerindo os frutos (Ing), carregando no bico (Car), regurgitando (Reg), derrubando (Der) e consumindo a polpa em cada tipo florestal na Ilha do Cardoso. Eventos de dispersão (Disp=Ing+Car) e desperdício (Desp=Reg+Der+Pol) com valores absolutos e porcentagem.

Espécie	N	Ing	Car	Reg	Der	Pol	Disp	Desp
RESTINGA								
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	4	3	7	0	0	0	10 (100)	0
<i>Procnias nudicollis</i>	10	43	0	0	1	0	43 (97,7)	1 (2,3)
<i>Pyroderus scutatus</i>	1	3	0	0	0	0	3 (100)	0
<i>Platycichla flavipes</i>	13	13	4	0	2	0	17 (89,5)	2 (10,5)
<i>Turdus albicollis</i>	32	23	16	0	11	0	39 (78,0)	11 (22)
<i>Turdus rufiventris</i>	5	4	3	0	0	0	7 (100,0)	0
<i>Tachyphonus coronatus</i>	1	0	1	0	0	0	1 (100,0)	0
<i>Trogon viridis</i>	10	0	10	0	0	0	10 (100,0)	0
<i>Pitangus sulphuratus</i>	1	1	0	0	0	0	1 (100)	0
PLANÍCIE								
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	3	3	2	0	1	0	5 (83,3)	1 (16,6)
<i>Procnias nudicollis</i>	6	12	1	0	0	0	13 (100)	0
<i>Pyroderus scutatus</i>	1	6	0	0	0	0	6 (100)	0
<i>Platycichla flavipes</i>	14	23	7	10	2	0	30 (71,4)	12 (28,6)
<i>Turdus albicollis</i>	59	81	19	1	24	0	100 (80,0)	25 (20)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	23	158	0	4	20	0	158 (86,8)	24 (13,2)
<i>Trogon viridis</i>	1	0	1	0	0	0	1 (100,0)	0
<i>Tangara seledon</i>	3	0	0	0	0	3	0	3 (100)
ENCOSTA								
<i>Carpornis cuculatus</i>	9	0	9	0	0	0	9 (100)	0
<i>Procnias nudicollis</i>	22	176	0	17	1	0	176 (90,7)	18 (9,3)
<i>Pyroderus scutatus</i>	2	4	0	0	0	0	4 (100)	0
<i>Platycichla flavipes</i>	156	123	85	4	0	0	208 (98,1)	4 (1,9)
<i>Turdus albicollis</i>	26	37	12	0	1	0	49 (98)	1 (2)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	4	15	1	0	1	0	16 (94,1)	1 (5,9)
<i>Selenidera maculirostris</i>	22	152	2	29	4	0	154 (82,3)	33 (17,6)
<i>Trogon viridis</i>	1	0	1	0	0	0	1 (100)	0

A Análise de Correspondência envolvendo os 10 frugívoros, com mais de duas visitas, e 61 palmitos indicou a distinção de três grupos. A separação dos grupos coincidiu com a distribuição dos palmitos nos tipos florestais, de forma que as aves mais representativas em relação à remoção de frutos em um ambiente determinado permaneceram mais próximas umas das outras no gráfico de ordenação (Figura 5). Uma das assembléias foi formada pelo Corocochó *Carpornis cuculatus*, *Selenidera maculirostris*, o Pavó *Pyroderus scutatus* e Sabiá-una *Platycichla flavipes* que representam aves exclusivas da Encosta ou com grande expressividade quanto ao consumo de frutos do palmito nesta área. O segundo grupo, formado pelo Tucano-de-bico-preto *Ramphastos vitellinus* e Sabiá-de-coleira *Turdus albicollis*, se sobrepôs aos palmitos da Planície, já a Gralha-azul *Cyanocorax caeruleus*, o Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* e a Araponga *Procnias nudicollis* constituíram o terceiro grupo, relacionado à Restinga.

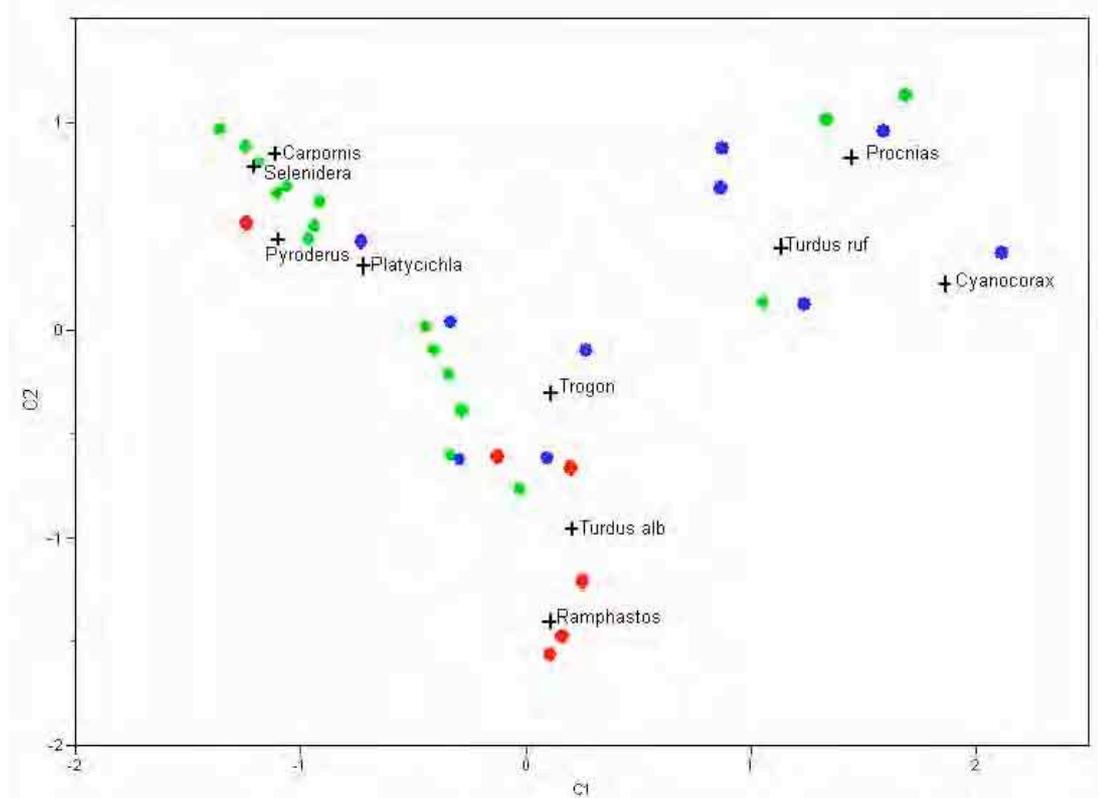


Figura 5- Análise de correspondência entre palmitos e as espécies frugívoras de *Euterpe edulis* na Restinga (●), Planície (●) e Encosta (●) da Ilha do Cardoso.

4.3- Componente quantitativo da dispersão de sementes

Foi encontrada variação no componente quantitativo (CQ) dentro de espécies e entre ambientes, sendo que ambientes distintos apresentaram aves com importância quantitativa diferenciada (Tabela 4). Neste sentido, os ambientes não se apresentaram consistentes quanto à ordenação das aves segundo CQ (Figura 6). De maneira geral, as aves da família Muscicapidae se destacaram com os altos valores de CQ. *Turdus albicollis* se ressaltou na Restinga e Planície, já *Platycichla flavipes* apresentou-se como a espécie mais importante na Encosta. No entanto, na Restinga e Planície, os grandes frugívoros foram as aves com os maiores valores do CQ, sendo *Procnias nudicollis* e *Ramphastos vitellinus* os principais dispersores na Restinga e Planície, respectivamente (Tabela 4, Figura 6).

A curva de dominância-componente quantitativo da Restinga apresenta uma maior amplitude no eixo das abscissas e menor no eixo das ordenadas em relação à Planície e Encosta. Este padrão indica uma maior igualdade dos CQs entre as espécies na Restinga de forma que os valores apresentados são mais baixos quando comparados com a Planície e Encosta. Estes últimos dois tipos florestais apresentaram curvas semelhantes, indicando um padrão de dominância de poucas espécies com altos valores de CQ. No entanto, a Encosta foi o ambiente que apresentou mais espécies com valores altos de CQ, ou seja, três espécies (*Platycichla flavipes*, *Procnias nudicollis* e *Selenidera maculirostris*) apresentaram CQ superiores a 7 na Encosta, enquanto que na Planície apenas *Ramphastos vitellinus* apresentou valor maior do que 7 (Tabela 4). De todas as espécies consideradas conjuntamente, *Platycichla flavipes*, na Encosta, foi a ave com maior CQ da dispersão de sementes de *Euterpe edulis* na Ilha do Cardoso.

O modelo da regressão múltipla em função das variáveis abundância do frugívoro, frequência de visitas, taxa de remoção e probabilidade de dispersão sobre o componente quantitativo respondeu por 88,22% da variação no CQ entre as espécies ($F= 39,32$; $gl=4,21$; $p<0,0001$). Entretanto, apenas a frequência de visitas ($t=6,13$; $p<0,0001$) e taxa de remoção ($t=4,78$; $p=0,0001$) apresentaram efeitos significativos. Sendo que o coeficiente β da frequência de

visitas ($\beta=0,686$) foi maior do que o da taxa de remoção ($\beta=0,396$), indicando maior importância relativa da visitação como preditora do componente quantitativo. Já a importância da abundância se manifesta de maneira indireta sobre o componente quantitativo, pois apresenta uma correlação altamente significativa e positiva com a frequência de visitas ($r= 0,478$; $p<0,0001$) e não apresenta correlação com a taxa de dispersão ($r=0,0067$; $p=0,974$).

Tabela 4- Componente quantitativo da efetividade da dispersão de sementes para as aves frugívoras de *Euterpe edulis* nos três tipos florestais na Ilha do Cardoso. Componente quantitativo = N°frutos manipulados/vis x N°visitas/10h x Probabilidade de dispersão.

Espécie	N	Nº frutos manipulados/vis	Nº visitas/ 10h	Probabilidade dispersão	Componente Quantitativo	Abundância (IPA)
RESTINGA						
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	4	2.50	0.25	1.00	0.625	0.130
<i>Platycichla flavipes</i>	13	1.46	0.81	0.89	1.061	0.400
<i>Turdus albicollis</i>	32	1.56	2.00	0.78	2.434	1.038
<i>Turdus rufiventris</i>	5	1.40	0.31	1.00	0.438	0.175
<i>Procnias nudicollis</i>	10	4.40	0.63	0.98	2.688	0.001
<i>Trogon viridis</i>	10	1.00	0.63	1.00	0.625	0.150
<i>Pyroderus scutatus</i>	1	3.00	0.06	1.00	0.188	0.013
<i>Tachyphonus coronatus</i>	1	1.00	0.06	1.00	0.063	0.001
<i>Pitangus sulphuratus</i>	1	1.00	0.06	1.00	0.063	0.044
PLANÍCIE						
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	3	2.00	0.18	0.83	0.303	0.032
<i>Platycichla flavipes</i>	14	2.29	0.85	0.71	1.388	0.257
<i>Turdus albicollis</i>	59	2.10	3.58	0.80	6.013	1.182
<i>Procnias nudicollis</i>	6	2.17	0.36	1.00	0.788	0.007
<i>Ramphastos vitellinus</i>	23	7.74	1.39	0.87	9.366	0.225
<i>Tangara seledon</i>	3	1.00	0.18	0.00	0.000	0.001
<i>Pyroderus scutatus</i>	1	6.00	0.06	1.00	0.364	0.007
<i>Thraupinae</i>	1	1.00	0.06	0.00	0.000	0.001
<i>Trogon viridis</i>	1	1.00	0.06	1.00	0.061	0.207
ENCOSTA						
<i>Carpornis cucullata</i>	9	1.00	0.49	1.00	0.486	0.001
<i>Platycichla flavipes</i>	156	1.33	8.43	0.98	11.031	1.018
<i>Turdus albicollis</i>	26	1.85	1.41	0.98	2.542	1.032
<i>Procnias nudicollis</i>	22	8.05	1.19	0.91	8.679	0.209
<i>Ramphastos vitellinus</i>	4	4.25	0.22	0.94	0.865	0.332
<i>Selenidera maculirostris</i>	22	7.18	1.19	0.82	7.032	0.159
<i>Pyroderus scutatus</i>	2	2.00	0.11	1.00	0.216	0.001
<i>Trogon viridis</i>	1	1.00	0.05	1.00	0.054	0.345

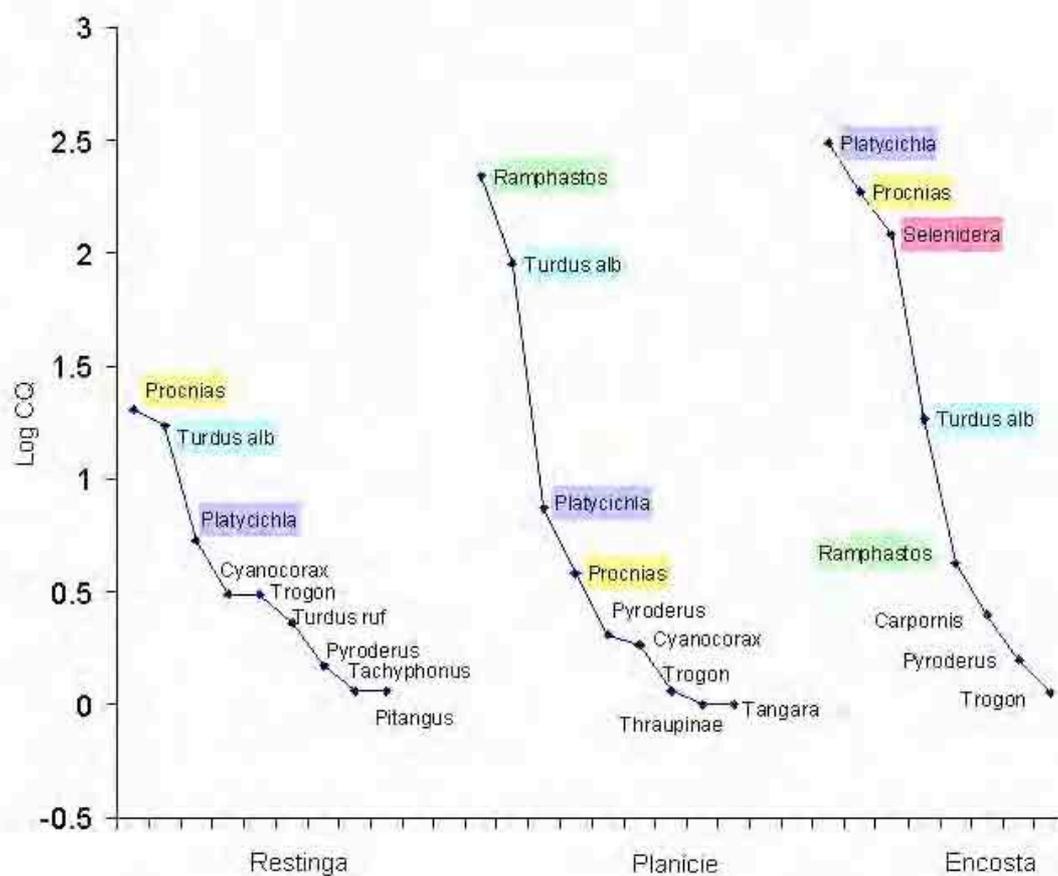


Figura 6 – Componente quantitativo (CQ) das aves frugívoras de *E. edulis* em cada tipo florestal da Ilha do Cardoso. As espécies estão distribuídas em ordem decrescente dos valores dos componentes.

Embora haja uma relação indireta da abundância sobre o CQ nem sempre as aves com maiores valores de IPA apresentam maior CQ. Por exemplo *Procnias nudicollis* foi a espécie com maior CQ na Restinga, no entanto sua abundância foi próxima a zero. Já *Turdus albicollis* e *Platycichla flavipes* obtiveram praticamente o mesmo valor médio de IPA na Encosta, mas o CQ do último foi 5 vezes maior do que o primeiro.

5- Discussão

5.1- *Variação espacial da frugivoria*

Na Ilha do Cardoso foi encontrada variação espacial nos padrões de interação aves frugívoras-palmito. De maneira geral, a composição da avifauna e a frugivoria se apresentaram mais similares entre ambientes contíguos e particularmente mais similares entre tipos florestais localizados no mesmo nível altitudinal, como a Restinga e Planície. Os ambientes que mais diferiram entre si foram a Encosta e Restinga, sendo que a Planície apresentou componentes similares com ambos os tipos florestais.

A variação nas interações planta-frugívoros, especialmente determinadas pela frequência de visitas e taxa de remoção de frutos, tem sido apontada como um padrão típico dentro do sistema de dispersão de sementes (Schupp 1993 para revisão, Burns 2004). Vários estudos têm investigado a variação na composição das assembléias de frugívoros entre populações da mesma espécie, sendo documentada a variação na identidade dos frugívoros (Malmborg e Willson 1988, Sargent 1990, Jordano e Schupp 2000, Bleher e Böhning-Gaese 2001) assim como na frugivoria entre indivíduos de plantas (Foster 1990, Jordano e Schupp 2000, Fuentes *et al.* 2001), variação da frugivoria entre habitats dentro de áreas (Gutián *et al.* 1992, Jordano 1995) e entre áreas (Jordano 1993, Jordano 1995, Pizo 1997, Bleher e Böhning-Gaese 2001, Garcia *et al.* 2001, Githiru *et al.* 2002). Jordano (1995), estudando populações de *Prunus mahaleb* na Espanha, coloca que é provável que exista um padrão hierárquico de similaridade crescente entre assembléias de frugívoros à medida que se diminui a escala. Desta maneira, enfocando diferentes escalas espaciais, de regiões para áreas dentro de uma região, habitats dentro de áreas e micro-habitats dentro de habitats, esperaria-se um padrão de aumento da similaridade.

A abundância da avifauna frugívora tem sido o principal fator afetando a composição e padrões de visitação das aves às plantas em diferentes sistemas (Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). E a correlação significativa entre número de visitas e abundância dos frugívoros na Ilha do Cardoso corrobora

esta predição. Portanto, as variações na frugivoria de *Euterpe edulis* podem ser decorrentes primariamente da variação nas abundâncias das aves registradas alimentando-se dos frutos do palmito. Ainda existem controvérsias sobre quais processos são determinantes da estrutura da comunidade e seleção de habitats por aves em uma floresta, sendo a abundância de recursos alimentares e reprodutivos (poleiros para vocalização e corte, locais e material para nidificação), intensidade da competição e predação, estrutura do habitat, micro-clima ou simples variação estocástica alguns dos fatores levantados (Wiens 1989). Além disso, flutuações na abundância podem ser causadas por movimentos locais dentro e entre habitats na mesma elevação ou altitudes diferentes (Karr e Freemark 1983, Wheelwright 1983, Levey 1988, Loiselle e Blake 1991, Hasui 2003).

Desta maneira, é provável que a distância geográfica não seja o único fator influenciando na diferenciação das assembléias na Ilha do Cardoso, além disso, existe o efeito da variação na estrutura funcional da comunidade florestal ao longo da elevação altitudinal (Jordano e Godoy 2000). Ou seja, populações ou sub-populações localizadas em diferentes gradientes altitudinais podem apresentar processos ecológicos distintos, que não se sobrepõe, como por exemplo, períodos de floração e frutificação de plantas que passam a afetar a dinâmica das populações de polinizadores e frugívoros (Levey 1988, Loiselle e Blake 1991, Kimura *et al.* 1993, Burns 2002). Castro (2003) investigando a fenologia de *Euterpe edulis* durante três anos nos mesmos tipos florestais da Ilha do Cardoso encontrou picos de frutificação coincidentes entre a Restinga e Planície que estão no mesmo gradiente altitudinal, mas que não se sobrepuseram ao pico de atividade na Encosta.

Outras características ambientais como a florística, estrutura da vegetação (capítulo 2) e micro-clima estão intimamente relacionadas com a topografia do ambiente (Webb *et al.* 1999), de forma que a Ilha do Cardoso apresenta uma variabilidade de habitats ao longo do gradiente altitudinal que possivelmente influencia a estrutura e dinâmica da comunidade de aves (Pearman 2002). Além da variação topográfica, a Restinga recebe influências marinhas mais acentuadas do que as florestas ombrófilas pluviais da Planície e Encosta e,

conseqüentemente, apresenta uma dinâmica florestal diferenciada (solo mais arenoso, ciclagem de nutrientes e decomposição de serapilheira mais lenta, menor diversidade do hábito arbóreo) (Moraes 1993, Rebelo 1994, Varjabedian 1994, Sugyama 1998).

Além da abundância das aves frugívoras ser peculiar a um determinado ambiente e momento, as características relacionadas ao micro-ambiente e as intrínsecas ao palmito são aspectos relevantes no momento de seleção da planta pelos dispersores (ver capítulo 2). Desta maneira, a variação da visitação (número de palmitos visitados e freqüência de visitas) e dispersão de frutos pode ser afetada por outros fatores que atuam em menor escala (Burns 2004), definindo diferenças entre indivíduos e gerando conseqüências mais abrangentes, com implicações para o processo de dispersão de sementes em cada área.

Sob a perspectiva da planta, a maior probabilidade de visitação encontrada para a Encosta pode indicar um maior sucesso da espécie neste ambiente, já que ocorrendo eventos de frugivoria em um maior número de indivíduos otimiza-se a variabilidade genética via dispersão de sementes. Um estudo monitorando a genética da primeira geração da palmeira *Iriartea deltoidea* abundante em uma floresta secundária da Costa Rica indicou altos níveis de dominância reprodutiva entre os parentais da população-fonte, proveniente de uma floresta madura adjacente. Sendo que apenas dois indivíduos contribuíram para 56% dos genes da população da nova geração (Uzay *et al.* 2005). Desta maneira, a menor probabilidade ou confiabilidade espacial de visitação dos frugívoros na Restinga e Planície pode resultar em uma dominância reprodutiva de poucos parentais, o que em longo prazo pode implicar em um menor sucesso de dispersão de alguns indivíduos de plantas (Jordano e Schupp 2000) além de afetar a estrutura e a variabilidade genética das populações destes ambientes (Jordano e Godoy 2000, 2002).

No entanto, a partir do momento em que um palmito é visitado, o número médio de visitas por indivíduo de *E. edulis* não difere entre ambientes, embora a variação na freqüência de visitas seja grande entre indivíduos dentro de cada área. Além da variação dentro dos tipos florestais a menor constância de

visitação na Restinga e Planície, representada pela curva de sobrevivência, indica uma menor confiabilidade temporal de visitação nestes ambientes. A confiabilidade da visitação é um dos fatores determinantes do componente quantitativo, indicando que frugívoros confiáveis visitam as plantas em várias escalas, espaciais ou temporais, durante o dia, estação ou anos (Schupp 1993). Desta maneira, a curva de sobrevivência mais uniforme da Encosta indica uma maior confiabilidade temporal da visitação dos frugívoros neste ambiente.

Em relação à dispersão absoluta de frutos, a Encosta e a Planície apresentaram as maiores taxas. A maior dispersão de frutos implica em menor limitação quantitativa da disseminação de sementes (Schupp *et al.* 2002, Jordano e Godoy 2002, Muller-Landau *et al.* 2002), o que otimiza a probabilidade de uma semente ser depositada aleatoriamente em um micro-sítio de condições favoráveis à sobrevivência, estabelecimento da plântula e desenvolvimento do indivíduo nestes dois tipos florestais. No entanto, a dispersão relativa encontrada para os indivíduos no período de observação foi baixa, sendo que a Encosta apresentou maior porcentagem, não alcançando 11% de remoção da safra total do ambiente. Diferentemente da remoção absoluta, a remoção relativa não diferiu entre tipos florestais, indicando que os custos de produção de frutos nas áreas foram equivalentes, já que as proporções de sementes potencialmente dispersas em cada ambiente foram semelhantes.

Tanto as medidas de dispersão absoluta quanto dispersão relativa ao tamanho da safra de frutos produzidos são relevantes para a compreensão dos padrões de interação planta-frugívoros (Davidar e Morton 1986, Ortiz-Pulido e Rico-Gray 2000, Jordano e Schupp 2000). Sob a perspectiva da planta a efetividade máxima de dispersão seria alcançada se todas as sementes produzidas fossem disseminadas em micro-sítios favoráveis (Schupp *et al.* 2002). No entanto, muitas vezes a máxima efetividade pode se dar a partir de uma menor dispersão de sementes, por exemplo, em casos de saturação de micro-sítios seguros (Jordano e Schupp 2000). Neste caso, se os micro-sítios seguros fossem igualmente disponíveis nos três ambientes e o padrão de

deposição de sementes gerado pelos dispersores fosse homogêneo e ao acaso, as sementes de palmito da Encosta e da Planície apresentariam maior potencialidade de alcançar todos os locais favoráveis para o desenvolvimento da planta (mas veja Schupp no prelo).

A forte correlação entre duração das visitas e número de frutos dispersos indica que a alta remoção de frutos está relacionada com uma maior permanência dos visitantes sobre as infrutescências de *Euterpe edulis*, o que pode aumentar as chances de desperdício das sementes (regurgitando ou defecando sementes sob a planta-mãe onde sementes e plântulas sofrem maior mortalidade) (Howe e Estabrook 1977, Wenny 2000) ou impedir a chegada de outras aves mais eficientes para a dispersão de sementes da palmeira. No entanto, a menor duração de visita na Restinga não implicou em menor intensidade de frutos derrubados ou regurgitados sobre a planta-mãe, já que apresentou uma proporção similar de desperdício à Encosta, cuja duração média da visita foi praticamente o dobro da duração média na Restinga. A menor duração das visitas na Restinga pode ser devido a uma série de fatores relacionados tanto às características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dos frugívoros (Howe 1979, Pratt e Stiles 1983, Wheelwright 1991) quanto aos fatores estruturais do micro-ambiente (capítulo 2).

5.2- Frugívoros nos tipos florestais

O número de espécies de aves frugívoras registradas durante as observações-focais em *Euterpe edulis* nos três tipos florestais foi relativamente baixa (treze espécies) comparando com o registro total da Ilha do Cardoso (22 espécies) e com outros trabalhos. Isto se deve, primeiramente, ao uso de diferentes metodologias. Laps (1996), Zimmermann (1999) e Castro (2003) utilizaram também o método de transecção no estudo de frugivoria de *E. edulis* que é mais eficaz para amostrar a riqueza de visitantes do que o método árvore-focal, principalmente em períodos de pico de frutificação (Galetti *et al.* 2003). *E. edulis* é uma espécie abundante em matas preservadas fazendo com que a probabilidade de que um frugívoro visite especialmente a árvore observada seja muito baixa (Laps 1996). No entanto, as observações-focais

possibilitam uma melhor caracterização do comportamento alimentar dos animais, além de aumentar a possibilidade do registro de visitantes pouco comuns (Galetti *et al.* 2003).

Outros trabalhos também indicaram as aves da família Muscicapidae como os principais visitantes do palmito *Euterpe edulis* (Zimmermann 1999, Reis e Kageyama 2000, Castro 2003, Fadini 2005), pelo menos durante parte do período de frutificação desta palmeira (Galetti *et al.* 1999).

As espécies responsáveis pela maior taxa de remoção e total de sementes dispersadas foram *Procnias nudicollis* na Restinga, *Ramphastos vitellinus* na Planície e *Procnias nudicollis* e *Selenidera maculirostris* na Encosta. Este padrão de consumo foi similar apenas para *Ramphastos vitellinus* na Planície de acordo com Castro (2003), no entanto Galetti *et al.* (1999, 2000) também assinalaram a grande importância da família Ramphastidae no consumo dos frutos de *Euterpe edulis*. Esta alta remoção de diásporos pode ser explicada pelo comportamento e morfologia das espécies. A dieta dos tucanos e araçarís (*Ramphastos vitellinus*, *Ramphastos dicolorus* e *Selenidera maculirostris*) é composta de 93 a 96% de frutos, sendo altamente especializados em consumir estes itens alimentares (Remsen *et al.* 1993, Galetti *et al.* 2000).

Segundo Bühler (1993), essas aves possuem características físicas que facilitam a frugivoria e os aspectos coevolutivos dispersor-planta. O pesquisador relacionou as características dos ramphastídeos com as da palmeira *Oenocarpus bacaba*, cuja disposição dos frutos e infrutescências se assemelha a de *Euterpe edulis*. O bico como uma estrutura leve e de grande comprimento, assim como o grande tamanho corpóreo correlacionado com a abertura da garganta permitem a ingestão de uma grande quantidade de frutos de modo que estes podem ser capturados em posições pouco acessíveis no cacho (Bühler 1993, Primack e Corlett 2005) .

Todas as espécies agiram como dispersoras de sementes e embora tenha havido eventos de desperdício a probabilidade de dispersar uma semente foi relativamente alta para a maioria das espécies nos três tipos florestais. Embora *Turdus albicollis* ter sido o principal visitante na Restinga e

Planície ele também foi um dos maiores desperdiçadores de sementes destes dois ambientes. O desperdício foi predominantemente constituída por eventos de derrubar frutos sob a planta-mãe, que provavelmente são resultantes da menor abertura do bico e da dificuldade de manipular os frutos maiores encontrados na população de *Euterpe edulis* (Moermond e Denslow 1985, Levey 1987, Wheelwright 1985, 1993). Já *Platycichla flavipes* foi responsável por um grande número de sementes regurgitadas na Planície, o que se deve a algumas poucas visitas em que permanecia um longo tempo sobre o palmito, provavelmente defendendo território. *P. flavipes* tem sido apontada como uma espécie territorialista e protagonista de interações agonísticas em alguns estudos (Fadini 2005), e embora o presente estudo não tenha encontrado muitos registros de comportamentos agonísticos, *P. flavipes* foi, dentre as espécies observadas, a mais agressiva na Ilha do Cardoso, principalmente na Encosta. O baixo número de eventos de interações agonísticas pode ser devido à alta disponibilidade de recursos, já que o palmito é uma espécie muito abundante e que produz um grande número de frutos, neste sentido a competição por recursos seria mais baixa (Howe e De Steven 1979, Wiens 1989).

Na Encosta *S. maculirostris* e *P. nudicollis* regurgitaram um grande número de sementes de palmito sob a planta-mãe. Estas espécies de grande tamanho corpóreo permanecem mais tempo sobre a planta ingerindo mais frutos por visita (ver capítulo 2), este comportamento acarreta na maior probabilidade de que as espécies regurgitem sementes no intervalo entre um consumo e outro. Além disso, foi comum observar estas duas aves voando para um mesmo poleiro próximo onde regurgitavam as sementes retornando em seguida para o mesmo ou para um palmito próximo. Wenny (2000) estudando *Ocotea endresiana* (Lauraceae) na Costa Rica verificou que a maioria das sementes manipuladas pelas aves foi depositada sob os parentais, e sendo uma espécie abundante na floresta, a dispersão além de 80m de um conspecifico era impossibilitada.

5.3- Componente quantitativo da dispersão de sementes

As análises relacionadas ao componente quantitativo da efetividade de dispersão de sementes de *Euterpe edulis* mostram a complexidade dentro de um sistema de interações planta-animal. Esta complexidade aborda tanto a variação no nível de importância de cada espécie quanto a variação relacionada ao espaço nos padrões de dispersão de sementes da palmeira. Neste sentido, uma ave pode dispersar efetivamente uma semente em certas condições, mas não em outras (Howe 1977).

Sob o ponto de vista dos frugívoros foi encontrada ampla variação nos valores do componente quantitativo entre espécies e dentro de espécies entre ambientes. Neste sentido, não foi encontrada uma única espécie que fosse dominante quanto ao componente quantitativo em todos os tipos florestais, o que é favorável para *E. edulis*, pois aumentando-se a gama de dispersores aumenta-se a heterogeneidade nos processos de seleção, tratamento e deposição das sementes, o que pode levar à otimização da dispersão de sementes (Pizo 1997, 2004) além de minimizar o efeito da extinção de um frugívoro sobre a dinâmica populacional do palmito (Herrera 1985). Howe (1977) encontrou que *Tityra semifasciata* foi a única espécie acarretando em uma dispersão eficiente das sementes de *Casearia corymbosa* (Flacourtiaceae) na Costa Rica. Ele sugeriu uma alta especialização da ave relacionada à planta e hipotetizou que a extinção da planta na área levaria ao desaparecimento deste dispersor, afetando o recrutamento de outras espécies dispersadas por *T. semifasciata* em outros períodos do ano.

Nenhum fator por si só pode estimar adequadamente o componente quantitativo (Schupp 1993), mas existem algumas variáveis que podem apresentar um efeito relativo maior de predição do produto final. Como já pontuado em alguns estudos (Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000) o número de visitas foi o fator com maior poder de predição sobre o componente quantitativo na Ilha do Cardoso.

Embora não haja uma única espécie que seja identificada como chave para a dispersão de sementes de *Euterpe edulis* em todos os ambientes, a família Muscicapidae se apresentou como um grupo muito importante para a

dispersão de sementes do palmito. Geralmente, as aves *Turdus albicollis* e *Platycichla flavipes* mantiveram-se entre as três espécies mais importantes em cada ambiente, sendo que *P. flavipes* apresentou o maior valor do componente entre todas as espécies na Ilha do Cardoso. A relevância deste grupo de aves está intimamente relacionada a sua alta frequência de visitas ao palmito, que possivelmente foi influenciada pela alta abundância das espécies nos tipos florestais assim como na alta confiabilidade espacial, já que foram as aves que visitaram o maior número de palmitos dentre todas as espécies.

Platycichla flavipes é uma espécie de regiões montanhosas (Willis e Oniki 2002) que provavelmente realiza migrações altitudinais (Sick 1997, Castro *et al. In prep.*) apresentando variações em sua abundância ao longo do ano (Castro 2003). *P. flavipes* parece apresentar preferência pelos frutos de *Euterpe edulis* já que foi encontrada correlação entre a abundância da ave e a frutificação do palmito na Planície e Encosta da Ilha do Cardoso (Castro *et al. Em prep.*). Além da correlação indicar uma alta confiabilidade temporal-anual do Sabiá-una, a preferência por frutos de palmito aponta para uma dieta mais especialista, reforçando a interação ave-planta. Fadini (2005) estudando a frugivoria de *Euterpe edulis* em duas áreas no litoral norte de São Paulo também encontrou um maior componente quantitativo no *Platycichla flavipes*.

Já *Turdus albicollis* é uma espécie residente, cuja dieta parece ser mais generalista envolvendo uma gama maior de espécies de frutos (Fadini 2005, Castro *et al. Em prep.*). De certa forma percebe-se uma separação de nichos entre os dois muscicapídeos, já que ocorre uma compensação no componente quantitativo dos sabiás entre os tipos florestais. Assim, na Restinga e Planície *Turdus albicollis* apresenta-se com um componente 2 e 5 vezes maior do que *Platycichla flavipes*, respectivamente. Já na Encosta a relação é invertida, *P. flavipes* apresenta-se com um componente 5 vezes maior do *T. albicollis*, embora a abundância das duas espécies seja equivalente. Provavelmente a dieta generalista de *T. albicollis* seja uma estratégia para evitar competição com *P. flavipes* quando este apresenta uma maior abundância (Fadini 2005).

Já os grandes frugívoros como ramphastídeos e cotingídeos também apresentaram uma alta contribuição para a dispersão de sementes de *E.*

edulis, *Procnias nudicollis*, *Ramphastos vitellinus* e *Selenidera maculirostris* foram relevantes dentro de alguns ambientes. Ao contrário dos muscicapídeos, a taxa de remoção foi o fator que mais influenciou o componente quantitativo. É importante ressaltar a importância deste grupo por conter aves de maior porte que apresentam uma maior vulnerabilidade à fragmentação e empobrecimento de habitats (Silva 1992, Galetti 1995, Pizo 2004, Jordano *et al.* 2006 no prelo). Algumas destas aves estão em baixa densidade ou até mesmo ausentes em alguns remanescentes e fragmentos de Mata Atlântica. Pouco se conhece sobre os efeitos diretos da frugivoria ao recrutamento de plantas como o palmito, no entanto, o grupo provavelmente possui um importante papel na dinâmica populacional da espécie. Assim, áreas com escassa avifauna frugívora de grande porte devem perder um importante grupo funcional agindo sobre a manutenção e integridade da comunidade florestal.

Sob o ponto de vista das populações ou sub-populações de palmito em cada tipo florestal, espera-se que quantitativamente a efetividade de dispersão de sementes seja maior na Encosta. De maneira geral, foi o ambiente com maior assembléia de aves frugívoras consumindo frutos de palmito, maior taxa de dispersão absoluta de frutos, maior confiabilidade espacial de visitação e, por fim, apresentou as aves com maiores valores do componente quantitativo.

No entanto, não se pode subestimar a importância do componente qualitativo pra a dispersão de sementes. Muitas vezes pequenas diferenças na qualidade da deposição de sementes podem compensar uma diferença inicial no componente quantitativo entre espécies e, assim, nem sempre a quantidade é um bom preditor da efetividade (Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). Os fatores que influenciam a qualidade da dispersão envolvem o tratamento dado às sementes assim como os padrões de deposição das mesmas. A viabilidade da semente e a velocidade de germinação podem ser alteradas positiva ou negativamente dependendo do consumidor e da espécie ingerida (Izhaki e Safriel 1990, Godínez-Alvarez *et al.* 2002). Embora todos os frugívoros registrados na Ilha do Cardoso tenham dispersado as sementes sem destruir o embrião (dispersores legítimos) não se conhece o efeito da passagem dos propágulos pelo trato digestório de cada ave (Traveset *et al.* no prelo).

Em relação aos padrões de deposição deve se considerar tanto o deslocamento e direção dos movimentos quanto ao comportamento de deposição das sementes nos micro-sítios pelas aves. O padrão de movimentação e preferência de habitat e micro-sítios dos frugívoros na Ilha do Cardoso não foram estudados, no entanto, foram observadas características comportamentais de algumas aves. Tanto *Selenidera maculirostris* quanto *Procnias nudicollis* permaneciam muito tempo sobre o palmito ou nos arredores, ingerindo frutos e regurgitando sementes em uma área restrita (Galetti *et al.* 2000, Pizo e Simão 2001), o que caracteriza uma disseminação restrita pela distância e espacialmente contagiosa (Schupp *et al.* 2002, Jordano e Godoy 2002). No entanto, Wenny (2000) verificou um pico de recrutamento da espécie *Ocotea endresiana* sob poleiros de vocalização de machos de *Procnias tricarunculata* que geralmente eram em clareiras distantes (mais de 40m) de um indivíduo da planta. Este caso constitui uma dispersão direcionada a sítios favoráveis, onde a mortalidade de plântulas causada por fungos patogênicos era menor, favorecendo o recrutamento e colonização de clareiras (Wenny e Levey 1998, Wenny 2000).

Já *Ramphastos vitellinus* geralmente se deslocava a uma distância maior e indeterminada, muitas vezes aparentando seguir um trajeto pré-determinado. Isso porque muitas vezes bandos de tucanos foram visualizados nos mesmos pontos durante dias. Aves possuem memória espacial e, por isso, podem executar movimentações regulares (Wescott e Graham 2000). Neste sentido, Galetti *et al.* (2000) colocam que provavelmente *R. vitellinus* conhece espacial e temporalmente a disponibilidade de frutos dentro da sua área de uso, de modo que os indivíduos acompanham a frutificação de espécies de plantas em extensas áreas. Este comportamento pode favorecer a deposição de sementes em micro-sítios de condições diferenciadas (Izhaki *et al.* 1991, Pizo 1997), o que pode minimizar a restrição da dispersão pela distância e aumentar a probabilidade de alcançar um local seguro para o recrutamento. Holbrook e Loiselle (no prelo) monitorando *Ramphastos* spp. através de radiotelemetria no Equador verificaram que 72% das sementes de *Virola flexuosa* (Myristicaceae) consumidas pelas aves eram depositadas a distâncias maiores

do que 100m da árvore parental. Além disso, os modelos de deslocamento construídos para os tucanos indicaram eventos de dispersão a longas distâncias, o que constitui um importante mecanismo para aumentar o fluxo gênico da planta e permitir a colonização de novas áreas. Já em um estudo com a estrutura genética do palmito na região central do Brasil foram encontrados juvenis a uma distância de 22 Km dos parentais, o que indica um fluxo gênico a longas distâncias, que pode ter sido desencadeado pela dispersão de pólen ou sementes (Gaiotto *et al.* 2003). O que sugere a existência de dispersores carregando sementes de *E. edulis* a longas distâncias.

Mas também se deve considerar o comportamento de deposição das sementes pelas espécies de aves. Tanto os tucanos, araçaris e as arapongas foram observados regurgitando as sementes de forma mais agregada sobre os poleiros, já os muscicapídeos, por ingerirem poucas sementes por visita, foram vistos regurgitando sementes isoladamente. Pizo e Simão (2001) experimentalmente criaram condições de deposição agregada e isolada de sementes de palmito. Após um ano perceberam que as plântulas de sementes isoladas possuíam raízes mais desenvolvidas, reforçando a idéia de que a competição entre plântulas pode comprometer a efetividade de dispersão de sementes (Howe 1989, Loiselle 1990, Pizo 2003).

5.4- Conclusões

Os tipos florestais apresentaram variação com respeito à assembléia de frugívoros, aos padrões de visitação e ao número de frutos dispersos por palmito, de forma que a frugivoria foi mais distinta entre ambientes não contínuos, localizados em níveis altitudinais diferentes. As aves comportaram-se distintamente de acordo com o tipo florestal, de modo que não foram encontradas espécies consistentes em relação à quantidade de sementes dispersas entre os ambientes.

O estudo do componente quantitativo da efetividade é considerado um primeiro passo na investigação do sistema complexo de interação planta-animal (Jordano e Schupp 2000). Neste sentido, o presente trabalho evidencia

uma grande variação na importância relativa dos dispersores, o que potencialmente acarreta em processos diferenciados de seleção natural agindo sobre as características das árvores assim como na estrutura demográfica da planta em diferentes ambientes. Desta maneira, para estudos futuros seria interessante avaliar como a variabilidade nas interações podem influenciar nos mecanismos envolvidos na manutenção populacional das plantas, especialmente sobre a distribuição espacial das populações ou sub-populações de *E. edulis* em cada área.

6- Referências bibliográficas

BARROS, F., MELO, M.M.R. F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G.L.; JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso. **Boletim do Instituto de Botânica**. 1: 1-184.

BERNARDI, J.V.E. 2001. **Estudo quantitativo da estrutura da vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso**. Tese de Doutorado em Geociências e Meio Ambiente. Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Unesp, Rio Claro/SP.

BLAKE, J.G. 1992. Temporal variation in point counts of birds in a lowland wet Forest in Costa Rica. **The Condor**. 94: 265-275.

BLEHER, B. e 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.

BÜHLER, P. 1993. Interaktionen zwischen tukanen (Ramphastidae) und fruchtenden palmen (*Oenocarpus bacaba*, Arecoideae). BARTHLOTT, W.; NAUMANN, C.M.; SCHMIDT-LOSKE, K.; SCLUCHMANN, K.L. (Eds.). **Animal-plant interactions in tropical environments**. Eds. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, p. 89-102.

BURNS, K.C. 2002. Seed dispersal facilitation and geographic consistency in bird-fruit abundance patterns. **Global Ecology and Biogeography**. 11: 253-259.

- BURNS, K.C. 2003. Broad-scale reciprocity in an avian seed dispersal mutualism. **Global Ecology and Biogeography**. 12: 421-426.
- BURNS, K.C. 2004. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. **Global Ecology and Biogeography**. 13: 289-293.
- 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.
- CASTRO, E.R. 2003. **Variação espaço-temporal na fenologia e frugivoria do palmito-juçara *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em três tipos de Floresta Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências – UNESP/Rio Claro-SP.
- CBRO: Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. 2006. www.cbro.org.br
- DAVIDAR, P.; MORTON, D.S. 1986. The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. **Ecology**. 67(1): 262-265.
- FADINI, R.F. 2005. **Limitações bióticas afetando o recrutamento da palmeira *Euterpe edulis* em uma ilha continental da Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia - Unesp, Rio Claro/SP.
- FOSTER, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. **The Condor**. 92: 844-854.
- FUENTES, M. 1995. How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between plant species. **OIKOS** 74: 324-330.
- FUENTES, M., GUITIÁN, J., GUITIÁN, P., BARMEJO, T., LARRINAGA, A., AMÉZQUITA, P., BONGIOMO, S. 2001. Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruti-eating birds. **Plant Ecology**. 157: 69-75.
- FUNARI, F.L.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y.; SALUM, S.T. 1987. Balanço hídrico de duas áreas de mata atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (São Paulo). In: **Congresso da Sociedade Brasileira de São Paulo**. São Paulo: SBSP. V. 4,p. 95-101.
- GAIOTTO, F.A.; GRATTAPAGLIA, D.; VENCOVSKY, R. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). **Journal of Heredity**. 94 (5): 399-406.

- GALETTI, M. 1995. Os frugívoros de Santa Genebra. In: MORELLATO, P.C; FILHO, H.L (eds). **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Editora da Unicamp, Campinas, SP. p 66-69.
- GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology** 35: 294-301.
- GALETTI, M.; ALEIXO, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**. 35:286-293.
- GALETTI, M.; ZIPARRO, V.B.; MORELLATO, P. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic Forest of Brazil. **Ecotropica** 5: 115-122.
- GALETTI, M.; LAPS, R.; PIZO, M.A. 2000. Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic Forest of Brazil. **Biotropica** 32(4b) : 842-850.
- GALETTI, M; PIZO, M.A.; MORELLATO, P. 2003. Métodos para o estudo da fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CULLEN, Jr.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PADUA (Orgs.). **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Ed. da UFPR, Curitiba, PR. p.395-422.
- GARCIA, D.; ZAMORA R.; GÓMEZ J.M.; HÓDAR J.A. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. **Journal of Ecology**. 89: 639-647.
- GITHIRU, M.; LENS, L.; BENNUR L.A.; OGOL, C.P.K.O. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. **OIKOS**. 96: 320-330.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H.; VALIENTE-BANUET, A.; ROJAS-MARTINEZ, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. **Ecology** 83(9):2617-2629.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H.; JORDANO, P. no prelo. Seed dispersal by frugivores: an empirical approach to analyze their demographic consequences. In:

- DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CABI Publishing. Oxon, England.
- GUITIÁN, J.; FUENTES, M.; BARMEJO, T.; LÓPEZ, B. 1992. Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. **OIKOS**. 63:125-130.
- HARPER, J.L. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press, London, England.
- HASUI, E. 2003. **Influência da variação fisionômica da vegetação sobre a composição de aves frugívoras na Mata Atlântica**. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP-Campinas/SP.
- HERRERA, C.M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. **OIKOS** 36: 51-58.
- HERRERA, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. **OIKOS**. 44:132-141.
- HOLBROOK, K.; LOISELLE, B. no prelo. Using toucan generated-seed shadow to estimate seed dispersal in Amazonia Ecuador. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CAB Publishing. Oxon, England.
- HOWE, H.F.; ESTABROOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **American Naturalist**. 111:817-832.
- HOWE, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. **Ecology**. 58:539-550.
- HOWE, H.F. 1979. Fear and frugivory. **American Naturalist** 114: 925-931.
- HOWE, H.F.; DE STEVEN, D. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. **Oecologia**. 39: 185-196.
- HOWE, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. **Oecologia** 79: 417-426.
- HOWELL, D.C. 2001. Program: Resampling procedures. Version 1.3.
- IZHAKI, I.; SAFRIEL, U.N. 1990. The effect of some mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. **Journal of Ecology**. 78: 56-65.

- IZHAKI, I.; WALTON, P.B.; SAFRIEL, U.N. 1991. Seed shadow generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. **Journal of Ecology**. 79: 575-590.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 2, 465-492.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (ed). **Seeds: The ecology of regeneration in plant communities**. CAB International, London, UK. p. 105-156.
- JORDANO, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104. In: FLEMING, T.H.; ESTRADA, A. (eds). **Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects**. Kluwer academic publishers, Bélgica.
- JORDANO, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. **OIKOS**. 71: 479-491.
- JORDANO, P.; SCHUPP, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**. 70(4):591-615.
- JORDANO, P.; GODOY, J.A. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. **Molecular ecology**. 9: 1293-1305.
- JORDANO, P.; GODOY, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In: In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. e GALETTI, M. (eds). **Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation**. CABI Publishing, Oxon, England. p. 305-321.
- JORDANO, P.; GALETTI, M.; PIZO, M.A.; SILVA, W.R. No prelo para 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; ALVES, M.A.S.; Van SLUYS, M. (org.). **Biologia da Conservação: essências**. Ed. Rima. Instituto Biomas, Rio de Janeiro.

- KARR, J.R.; FREEMARK, K.E. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the “stable” tropics. **Ecology**. 64(6): 1481-1494.
- KENT, M; COKER, P. 1992. **Vegetation description and analysis: a practical approach**. CRC Press. Boca Raton, USA. 363p.
- KIMURA, K.; YUMOTO, T. e KIKUZAWA, K. 2001. Fruiting phenology of fleshy-fruited plants and seasonal dynamics of frugivorous birds in four vegetation zones on Mt. Kinabalu, Borneo. **Journal of Tropical Ecology**. 17: 833-858.
- LAPS, R.R. 1996. **Frugivoria e dispersão de sementes de palmitheiro (*E. edulis*, Martius, Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas-SP.
- LEVEY, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. **American Naturalist**. 129: 471-485.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs**. 58(4): 251-269.
- LOISELLE, B.A. 1990. Seeds in droppings of tropical forest fruit-eating birds: importance of considering seed composition. **Oecologia** 82: 494-500.
- LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevation gradient in Costa Rica. **Ecology** 72(1): 180-193.
- LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. **Ecology**: 80(1): 330-336.
- MALMBORG, P.K.; WILLSON, M. 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois Woodlot. **The Condor**. 90: 173-186.
- MANASSE, R.S.; HOWE, H.F. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. **Oecologia** 59: 185-190.
- MANLY, B. 1997. **Randomization, Bootstrap, and Monte Carlo Methods in Biology** (2nd edition). Chapman & Hall, London, England. 281p.
- MELLO, M.M.R.F; MANTOVANI, W. 1994. Composição florística e estrutura do trecho de Mata Atlântica de Encosta, na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica**, p.107-157, 1994.

- MOERMOND, T.C.; DENSLOW, J.S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. **Ornithological monographs** 36: 865-897.
- MOORE, L.A.; WILLSON, M.F. 1982. The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. **Canadian Journal of Botany**. 60: 557-6-560.
- MORAES, R.M. 1993. **Ciclagem de nutrientes minerais em Mata Atlântica de Encosta e Mata sobre Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. 151f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MULLER-LANDAU, H.C.; WRIGHT, S.J.; CALDERÓN, O.; HUBBEL, S.P.; FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. e GALETTI, M. (eds). **Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation**. CABI Publishing, Oxon, England, p. 35-53.
- ORTIZ-PULIDO, R.; RICO-GRAY, V. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop hypothesis. **OIKOS** 91: 523-527.
- PEARMAN, P. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. **Ecological Monographs**. 72 (1): 19-39.
- PINTO, M.M. 1998. **Fitossociologia e influência de fatores edáficos na estrutura da vegetação em áreas de Mata Atlântica na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. Tese de Doutorado - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal. 113f.
- PIZO, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. 13:559-578.
- 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.
- PIZO, M.A. 2003. Padrão de deposição de sementes e sobrevivência de sementes e plântulas de duas espécies de Myrtaceae na Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Botânica**. 26 (3): 371-377.

PIZO, M.A. 2004. Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of southeast Brazil. **Ornitologia Neotropical**. 15: 117-126.

Planos de Manejo das Unidades de Conservação - Parque Estadual da Ilha do Cardoso -Plano de Gestão Ambiental. 1998. MENDONÇA, A.L.F.; CAMPANHÃ, R.A.; CAMPOLIM, M.; MARETTI, C.C.; RAIMUNDO, S. (orgs). Secretaria do Meio Ambiente.

PRATT, T.K.; STILES, E.W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. **American Naturalist**. 122: 797-805.

PRIMACK, R.; CORLETT, R. 2005. **Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison**. Blackwell publishing. Malden, MA, USA. 319 p.

PYKE, D.A.; THOMPSON, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. **Ecology** 69: 240-245.

REBELO, C.F. 1994. **Ciclagem de nutrientes minerais em floresta pluvial tropical de encosta e em floresta sobre restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP: decomposição da serapilheira**. 1994. 133f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

REIS, A.; KAGEYAMA, P.Y. 2000. Dispersão de sementes do palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius - Palmae). In: REIS, M.S. & REIS, A. (eds). **Euterpe edulis (Martius) (Palmitreiro): biologia, conservação e manejo**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 60-92.

REMSEN Jr., J.V.; HYDE, M.A.; CHAPMAN, A. 1993. The diets of neotropical trogons, motmots, barbets and toucans. **Condor**. 95: 178-192.

RUSSO, S.E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. **Oecologia** 136: 80-87.

SALLABANKS, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. **Ecology** 74(5): 1326-1336.

SARACCO, J., COLLAZZO, J.A., GROOM, M.J., CARLO, A.T. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. **Biotropica** 37(1): 81-87.

- SARGENT, S. 1990. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). **Ecology** 71: 1289-1298.
- SAS Institute.** 2002. JMP user's guide Version 5.0. SAS/STAT Institute, Cary, North Carolina, USA.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: FLEMING, T.H. e ESTRADA, A (eds.) **Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects.** Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 15-29.
- SCHUPP, E.W.; MILLERON, T.; RUSSO S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. e GALETTI, M. (eds). **Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation.** CABI Publishing, Oxon, England. p. 19-33.
- SCHUPP, E.W. no prelo. Suitable sites or seed dispersal are context dependent. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world.** CABI Publishing, Oxon, England.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia Brasileira.** 2^o Edição, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro-RJ. 863f.
- SILVA, W.R. 1992. As aves da Serra do Japi. In: MORELLATO, P.C. (ed). **História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil.** Campinas, SP. Editora da Unicamp/Fapesp. p 238-263.
- SOUZA, V.C.; CAPELLARI JR., L. 2004. A vegetação das dunas e restingas da Estação ecológica Juréia-Itatins. In: MARQUES, O. e DULEBA, W (eds). **Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, Flora e Fauna.** Editora Holos, p. 103-114.
- SUGYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, 11: 119-159.
- TRAVESET, A.; ROBERTSON, A.W.; RODRÍGUEZ-PEREZ, J. no prelo. A review on the role of endozoochory on seed germination. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world.** CABI Publishing. Oxon, England.

- UZAY, U.S.; CHAZDON, R.L.; HOLSINGER, K.E. 2005. Genetic consequences of tropical second-growth forest regeneration. **Science**. 307- 891.
- VARJABEDIAN, R. 1994. **Aspectos comparativos da ciclagem de nutrientes minerais em mata atlântica de encosta e em mata sobre restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP**. 177f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo/SP.
- VIELLIARD, J.M.; SILVA,W.R. 1990. Nova metodologia de levantamento quantitativo da avifauna e primeiros resultados no interior do estado de São Paulo, Brasil. In: ENAV, 4º, Recife. **Anais...** Recife; UFPE, p.117-151.
- WEBB, E.L., STANFIELD, B.J.; JENSEN, M.L. 1999. Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. **Journal of Biogeography** 26: 887-897.
- WENNY, D.G.; LEVEY, D.J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. **Proc. Natl. Acad. Sci.** 95: 6204-6207.
- WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. **Ecological monographs**. 70(2): 331-351.
- WESCOTT, D.A.; GRAHAM, D.L. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. **Oecologia**. 122: 249-257.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1983. Fruits and the ecology of the resplendent quetzals. **Auk** 100, 286-301.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology** 66(3): 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? **Biotropica** 23: 29-40.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. **Vegetatio** v. 107/108, p. 163-174.
- WIENS, J.A. 1989. **The ecology of bird communities: foundations and patterns**. V.1. Cambridge University Press, Cambridge. 539 p.
- WILLIS, E.O.; ONIKI, Y. 2002. Birds of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil: Do humans add or subtract species? **Papéis avulsos de zoologia**. 42(9): 193-264

WANG, B.C.; SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution**. 17(8): 379-385.

ZIMMERMANN, C.E. 1999. A possível dispersão das sementes de *Euterpe edulis* (Arecaceae) por aves em ambientes degradados. **Revista de estudos ambientais**, Blumenau.1(2): 12-17.

CAPÍTULO 2

FATORES QUE AFETAM A FRUGIVORIA PELAS AVES EM *Euterpe edulis* NA MATA ATLÂNTICA

1- Introdução

A força da interação planta-animal está intimamente relacionada à intensidade de remoção de frutos pelos dispersores de sementes (Izhaki 2002, Vasquez *et al.* 2005). E variações inter e intra-específicas na remoção de frutos e na frequência de visitas têm sido encontradas sob diversas escalas espaciais e temporais (Foster 1990, Fuentes 2001, Guitián 1992, Jordano 1995, Pizo 1997, Jordano e Schupp 2000, Githiru *et al.* 2002).

Sob uma escala menor, essas variações nas interações podem ser atribuídas a diversos fatores que variam em níveis intrínsecos e extrínsecos à planta (Jordano 1992, Jordano e Schupp 2000). Identificar esses fatores que influenciam a escolha da planta pelo frugívoro constitui um importante passo para compreender como os animais podem afetar a distribuição, abundância, evolução e genética das espécies de plantas (Schupp 1993, Wenny 2000, Jordano e Schupp 2000, Jordano e Godoy 2002, Wang e Smith 2002).

Os frutos são itens alimentares disponíveis em uma ampla gama de configurações temporais e espaciais e devem ser atrativos de modo que os frugívoros possam os encontrar, manipular e engolir (Jordano 1992). Portanto, segundo a perspectiva das aves frugívoras, existem caracteres relevantes que influenciam na seleção do fruto. Estas características constituiriam os fatores intrínsecos à planta, sendo eles: tamanho e cor do fruto (incluindo número de sementes e massa da polpa em relação a do fruto), conteúdo energético (lipídeos, proteína, carboidratos e minerais), compostos secundários (Jordano 1992; Sallabanks 1993; Rio e Restrepo 1993; Wheelwright 1985; Janson 1983; Hasui 2003; Russo 2003), posicionamento do fruto na copa ou infrutescência (acessibilidade) (Moermond e Denslow 1983, 1985; Levey *et al.* 1984) e fenologia reprodutiva de produção de frutos (Wheelwright 1983, Levey 1988, Loiselle e Blake 1991; Kimura *et al.* 1993);

Já os fatores extrínsecos à planta envolvem a dinâmica da disponibilidade temporal e espacial de frutos assim como as condições e estrutura do ambiente. Neste sentido, algumas variáveis têm sido levantadas, como a presença de conspecíficos (Manasse e Howe 1983, Denslow 1987),

abundância de poleiros para aves (Garcia *et al.* 2001), disponibilidade de outras espécies frutificando (Saracco *et al.* 2005, Carlo 2005) e características estruturais do ambiente (Moore e Willson 1982, Levey 1988).

Além disso, a seleção e o tratamento dos frutos pelas aves frugívoras irão depender de que maneira as características dos frutos estão relacionadas com os aspectos morfológicos (tamanho corpóreo, largura do bico, tamanho da asa), fisiológicos (requerimentos nutricionais, tipo de sistema digestório) e comportamentais do animal (territorialidade, sistema reprodutivo) (Jordano 1992). Neste contexto em que vários fatores operam em diferentes níveis, os padrões de interação frugívoros-planta passam a constituir um sistema mutualístico extremamente complexo, em que a definição de um padrão generalizado se torna difícil (Izhaki 2002).

Embora existam alguns estudos que apontem certas características como potenciais influências sobre a remoção de sementes, não se conhecem estudos, em ambientes distintos de florestas tropicais, abordando a variação espacial dos fatores intrínsecos e extrínsecos que afetam diretamente os eventos de frugivoria. Neste sentido, a Ilha do Cardoso torna-se uma área favorável ao estudo das variações espaciais por ser formada por vários ecossistemas de Mata Atlântica (Barros *et al.* 1991). Além disso, a planta estudada *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) é uma palmeira cujos frutos carnosos são consumidos por uma ampla gama de animais e suas sementes são dispersas, principalmente, por aves (Laps 1996, Galetti e Aleixo 1998, Reis e Kageyama 2000). Essa palmeira, ameaçada pela extração descontrolada do palmito para comércio ilegal (Galetti e Fernandez 1998), é ainda abundante na Ilha do Cardoso e permite a investigação da variabilidade da frugivoria e suas implicações para a dispersão de sementes e para a dinâmica populacional da espécie.

2- Objetivos

Com o intuito de testar a hipótese de que as interações planta-frugívoros são altamente relacionadas às características micro-ambientais e às

propriedades das plantas, objetivou-se responder às seguintes questões específicas:

- Como variam as características intrínsecas ao palmito e as estruturais do micro ambiente de acordo com os tipos florestais?
- Como as interações aves frugívoras-palmito estão relacionadas às características intrínsecas e estruturais do micro ambiente em cada tipo florestal?
- Como a frugivoria por grupos específicos de aves se relaciona com as características intrínsecas e estruturais do micro-ambiente em cada tipo florestal?

3- Material e métodos

3.1- Área de estudo

O estudo foi realizado na Ilha do Cardoso situado em Cananéia no litoral sul do Estado de São Paulo. Para uma descrição detalhada da área de estudo, ver o primeiro capítulo da dissertação.

3.2- Frugivoria

A frugivoria por aves do palmito foi expressa por três parâmetros: presença ou ausência de visita, número de visitas por palmito e número de frutos dispersos por palmito (frutos que foram ingeridos ou carregados para fora da planta-mãe). Para isso foram feitas observações árvore-focal (Galetti *et al.* 2003) em 102 indivíduos de palmito durante os períodos de frutificação de *E. edulis* (frutos maduros) em cada tipo florestal, nos anos de 2003 e 2004. Foram observados 32 palmitos na Restinga durante os meses de abril a maio, 33 na Planície de março a maio e 37 na Encosta de maio a julho. Os períodos de observação do palmito foram distintos entre os ambientes devido às diferenças existentes na fenologia reprodutiva da espécie entre os tipos florestais na Ilha do Cardoso (Castro 2003).

Os palmitos foram escolhidos e marcados previamente às atividades de observação. O principal critério utilizado para a seleção dos palmitos foi a boa visibilidade dos cachos a uma distância mínima de 15 metros do observador.

As observações foram realizadas utilizando binóculo 8x35 e duravam cinco horas transcorridas após o amanhecer do dia, totalizando 510 horas árvore-focal. As observações foram padronizadas em 5 horas e limitadas ao período da manhã (período de maior atividade das aves) (Blake 1992) para que os palmitos pudessem constituir unidades de respostas comparáveis entre si.

Para verificar se grupos específicos de aves frugívoras respondem diferentemente às características do palmito e do micro-ambiente foram estabelecidos dois grupos distintos de dispersores. O primeiro grupo analisado é composto por aves da família Muscicapidae (Sabiá-de-coleira *Turdus albicollis*, Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* e Sabiá-una *Platycichla flavipes*), família responsável pela maior visitação do palmito na Ilha do Cardoso (Capítulo 1). O segundo grupo é composto pelos grandes frugívoros do palmito (grande tamanho corpóreo e abertura do bico), responsáveis pela maior taxa de remoção de frutos na Ilha do Cardoso. Sendo eles: Tucano-de-bico-preto *Ramphastos vitellinus* e Araçari-poca *Selenidera maculirostris* (Ramphastidae), Araçari-verde *Procnias nudicollis* e Pavó *Pyroderus scutatus* (Cotingidae) (Capítulo 1).

3.3- Características de *Euterpe edulis* e do micro-ambiente

Nove características foram selecionadas para representar as características do palmito e as micro-ambientais nos tipos florestais. As variáveis foram extraídas nos palmitos observados e no ambiente circundante, totalizando 102 conjuntos de dados.

As variáveis estimadas do palmito foram:

- Altura do estipe (solo até inserção das folhas do palmito);
- Número de infrutescências com frutos maduros e verdes (cachos vazios e secos foram excluídos);
- Número de frutos maduros total;
- Número de frutos total (somatória dos frutos maduros e verdes).

As variáveis estimadas do micro ambiente circundante foram:

- Altura média do dossel nas proximidades do palmito observado;
- Distância ao conspecífico frutificando mais próximo (até 20m);

- Número de conspécíficos frutificando em um raio de 10m;
- Abertura do dossel sobre o palmito observado (porcentagem estimada);
- Distância à clareira mais próxima (até 20m).

3.4- *Análise dos dados*

Uma análise dos componentes principais (PCA) foi realizada para reduzir o número de variáveis independentes e, desta maneira, explicar melhor a variação entre os palmitos (Chatfield e Collins 1980, Afifi e Clark 1996). Foi utilizado o programa estatístico SAS JMP (SAS Institute 2002). Previamente, as variáveis foram log transformadas, com exceção da abertura do dossel que foi transformada em arcoseno da raiz quadrada.

Em vista que os dados não cumpriam os requisitos para uma análise paramétrica, as correlações entre as variáveis independentes e os parâmetros de frugivoria (visitação e dispersão de sementes) foram feitas através de procedimentos de randomização com 5000 aleatorizações (Manly, 1997) para cada tipo florestal envolvendo todas as aves registradas (frugivoria total). Para analisar a ausência e presença de visitas nos palmitos foram feitas 5000 aleatorizações utilizando comparações de médias, sendo que as médias dentro de cada variável foram comparadas entre palmitos com visitas e sem visitas. Para isso foi utilizado o programa Resampling Procedures Version 1.3 (Howell, 2001). Para os parâmetros de visitação e dispersão de sementes as correlações foram realizadas apenas para palmitos que tiveram pelo menos uma visita, fato que reduziu o tamanho da amostra dentro de cada área (N=17 na Restinga; N=15 na Planície e N=30 na Encosta). Mas para presença e ausência de visitas todos os palmitos observados entraram na análise (N=32 na Restinga; N=33 na Planície e N=37 na Encosta).

Para verificar a relação entre grupos específicos de aves frugívoras e as características do palmito e do micro-ambiente foram repetidos os procedimentos desenvolvidos para a frugivoria total para cada grupo de aves dentro de cada tipo florestal. Neste caso, para a análise dos três parâmetros de

frugivoria (presença de visitas, número de visitas e dispersão de sementes) foram desconsiderados os palmitos sem nenhuma visita.

4- Resultados

4.1- Características de Euterpe edulis e do micro ambiente

Os três fatores ajustados da análise de componentes principais foram responsáveis por 71,94% da variação total nas características intrínsecas ao palmito e do micro-ambiente (Tabela 1). O primeiro fator incluiu variáveis relacionadas à produtividade e altura de *E. edulis* e do dossel, associando-se positivamente com número de infrutescências e frutos (maduros e total), a altura do palmito e altura do dossel. Este componente explicou 31,94% da variância. O segundo fator associou-se com a estrutura demográfica do palmito, apresentando-se correlacionado com o número de palmitos próximos e menor distância ao conspecífico. Este componente explicou 20,42% da variância. Por fim, o terceiro fator explicou 19,58% da variação e foi relacionado com a menor exposição dos frutos no palmito, estando associado com menor abertura do dossel e maior distância à clareira (Tabela 1). A menor exposição dos frutos foi interpretada como sendo uma medida de maior obstrução física (galhos ou lianas cobrindo os cachos) ou de luz chegando nas infrutescências de *Euterpe edulis*, acarretando em menor conspicuidade dos itens alimentares para os frugívoros.

As características apresentaram uma grande variabilidade dentro de cada tipo florestal. Algumas características chegaram a apresentar coeficientes de variação (CV) maiores do que 100%, como o nº de frutos total na Planície e Encosta e distância ao conspecífico mais próximo nos três ambientes. A Encosta apresentou um CV de 215,84% para distância à clareira mais próxima (Tabela 2).

Para visualizar a distribuição das variáveis dentro dos tipos florestais, os fatores foram inseridos em gráficos de ordenação (Figura 1). A ordenação demonstra que os palmitos observados na Restinga apresentam a menor produtividade de frutos e menor porte dos palmitos e dossel em relação aos outros dois tipos florestais. Em contrapartida, as variáveis estruturais dos

pontos onde foram realizadas as observações focais indicaram menor exposição das infrutescências na mata de Restinga, com menor abertura de dossel sobre a infrutescência do palmito e maiores distâncias de clareiras. Já a Planície apresentou maiores valores de produtividade. Os tipos florestais tiveram uma grande variabilidade quanto à agregação dos palmitos. Embora a Restinga tenha apresentado menor número médio de conspecíficos próximos e maior distância média de conspecíficos (Tabela 2), os ambientes não se apresentaram muito distintos em relação ao fator 2.

Tabela 1- Análise dos componentes principais das variáveis intrínsecas ao palmito e do micro-ambiente de 102 palmitos da Ilha do Cardoso. Cada fator representa um eixo de ordenação. (Coeficientes maiores do que 0,40 estão destacados em negrito).

	Fator 1	Fator 2	Fator 3
Eigenvector	2.87	1.84	1.76
%	31.94	20.42	19.58
% cumulativa	31.94	52.36	71.94
Altura palmito	0,77	-0,11	-0,34
Altura dossel	0,70	0,07	-0,09
Nº cachos	0,46	-0,05	-0,36
Nº fr maduros	0,85	0,24	0,04
Nº fr total	0,88	0,16	-0,11
Dist. palmito	-0,03	-0,93	0,11
Nº palmitos	0,15	0,89	-0,14
Abt dossel	0,16	0,06	-0,91
Dist. clareira	-0,12	-0,26	0,80

Tabela 2- Média, quartil (25 – 75%) e coeficiente de variação (CV) para cada variável na Restinga, Planície e Encosta da Ilha do Cardoso.

	Restinga (n=32)			Planície (n=33)			Encosta (n=37)		
	Média	Quartil	CV	Média	Quartil	CV	Média	Quartil	CV
Altura	6,91	3-8	23,07	10,59	9-12,5	20,56	10,32	8-12	32,21
Alt dossel	10,06	8-11	21,26	13,12	12-13,5	18,93	13,62	10-17,5	29,13
Nº cachos	1,31	1-1,75	49,10	2,70	2- 3	38,76	1,59	1-2	31,21
Nº fr mad	167,03	62,5-195	112,85	829,39	205-1015	91,89	602,70	110-800	129,27
Nº fr total	186,09	85-200	99,60	1555,30	325-1910	105,54	910,54	335-1100	117,06
Dist palmito	13,62	4-12,75	120,16	10,45	2-8	146,09	12,24	2,5-12,5	130,62
Nº palmito	1,59	0-3	95,44	2,97	1-5	78,29	1,54	0-2,5	86,00
Abt doss (%)	0,33	11-50	83,37	0,76	60-100	36,29	0,66	37-100	50,29
Dist clareira	16,09	7,2-15,7	96,37	8,21	0,5-12,5	149,32	5,2	0-5	215,84

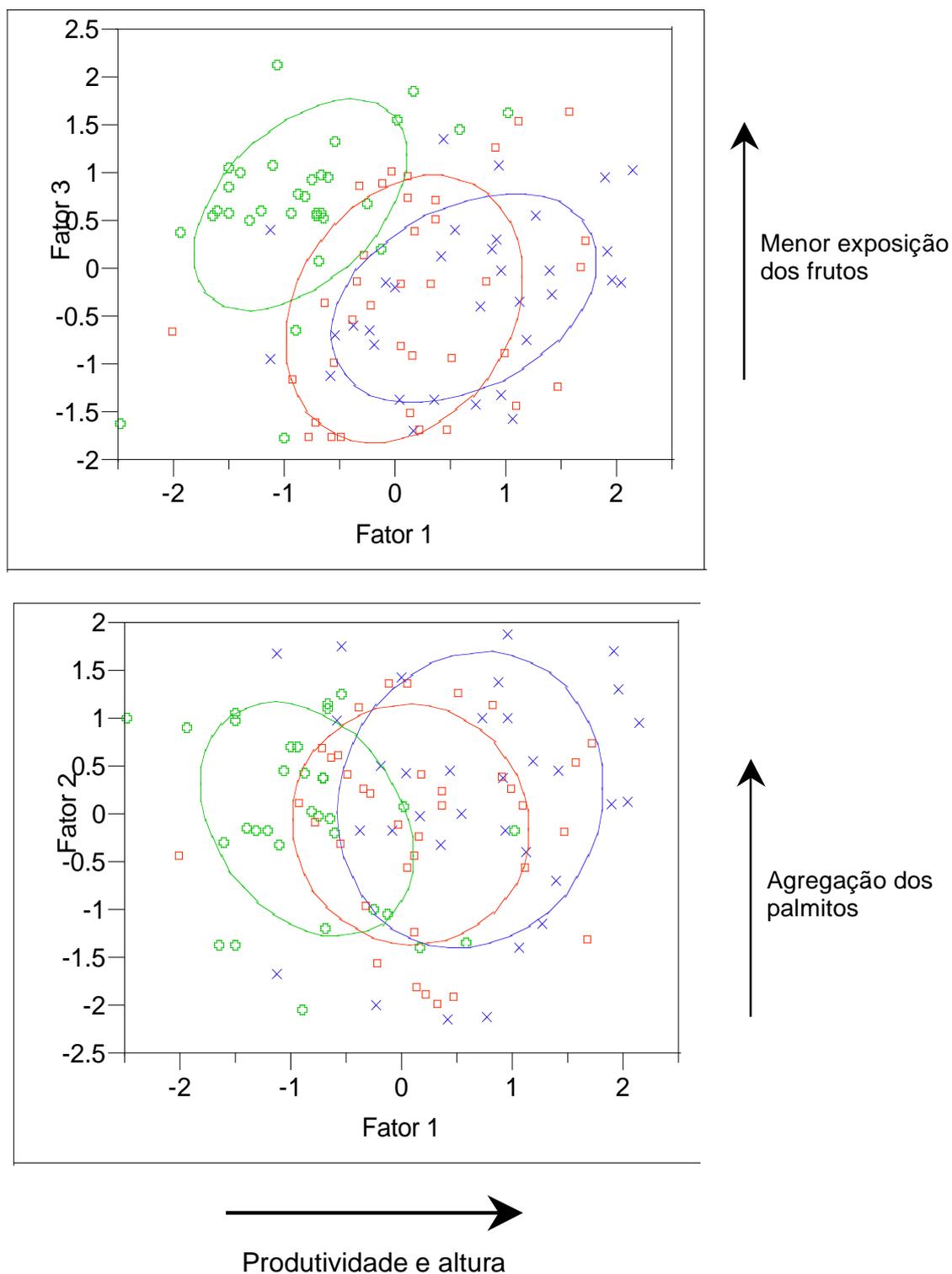


Figura 1– Ordenação de 102 palmitos de acordo com os três fatores ajustados. Elipses de densidade (probabilidade 0,60) para a Restinga (○), Planície (×) e Encosta (◻) da Ilha do Cardoso.

4.2- Interação frugívoro-palmito e variáveis

4.2.1- Frugivoria total

Para explorar as relações existentes entre as variáveis micro-ambientais e intrínsecas ao palmito com os eventos de frugivoria por aves foram feitas correlações e comparações de médias através de randomizações.

Das relações envolvendo todas as espécies de frugívoros observados consumindo frutos nos palmitos (Tabela 3) foi encontrada significância estatística para os parâmetros de presença de visitas e número de frutos dispersos, mas não para o número de visitas. A Encosta não apresentou correlações para presença de visitas e a Restinga não apresentou nenhuma correlação para número de frutos dispersos.

A altura dos palmitos visitados (média 7,5m) na Restinga se diferenciou significativamente da altura dos palmitos não visitados (média 6,2m) ($t=-2,557$; $N=32$; $p=0,0176$; teste de randomização com 5000 replicações). Já na Planície, foi encontrada diferença marginalmente significativa entre as médias das distâncias dos palmitos às clareiras entre palmitos visitados (média 12,5m) e os não visitados (média 4,6m) ($t=-1,925$; $N=33$; $p=0,0542$; teste de randomização com 5000 replicações).

O nº de frutos dispersos foi correlacionado significativamente com a altura do dossel na Planície ($r=0,56$; $N=15$; $p=0,03$; teste de randomização com 5000 replicações) e com a altura do palmito na Encosta ($r=0,44$; $N=30$; $p=0,012$; teste de randomização com 5000 replicações).

Tabela 3- Aves frugívoras registradas nas observações-focais do palmito *Euterpe edulis* e os parâmetros de frugivoria relacionados (nº visitas, taxa de visitas por 10h e nº de frutos dispersos por visita com o nº absoluto entre parênteses) para a Restinga, Planície e Encosta da Ilha do Cardoso. Desvio padrão em parênteses. Nomenclatura segundo CBRO.

Espécie	Família	Visita	Taxa vis (10h)	Nº fr dispersos/ visita
RESTINGA				
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	Corvidae	4	0.25	2.5 ± 1 (10)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	10	0.625	4.3 ± 2.83 (43)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	1	0.0625	3
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	13	0.8125	1.31 ± 0.85 (17)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	32	2	1.22 ± 0.91 (39)
<i>Turdus rufiventris</i>	Muscicapidae	5	0.3125	1.4 ± 0.55 (7)
<i>Tachyphonus coronatus</i>	Thraupinae	1	0.0625	0
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	10	0.625	1 ± 0 (10)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Tyrannidae	1	0.0625	1
PLANÍCIE				
<i>Cyanocorax caeruleus</i>	Corvidae	3	0.1818	1.66 ± 1.15 (5)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	6	0.3636	2.16 ± 1.60 (13)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	1	0.06	6
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	14	0.8484	2.14 ± 2.41 (30)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	59	3.575	1.69 ± 1.02 (100)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Ramphastidae	23	1.393	6.86 ± 5.25 (158)
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	1	0.0606	1
<i>Tangara seledon</i>	Thraupinae	3	0.1818	0
ENCOSTA				
<i>Carpornis cucullata</i>	Cotingidae	9	0.486	1±0 (9)
<i>Procnias nudicollis</i>	Cotingidae	22	1.189	8 ± 4.57 (176)
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae	2	0.1081	2 ± 2.83 (4)
<i>Platycichla flavipes</i>	Muscicapidae	156	8.432	1.33 ± 0.83 (208)
<i>Turdus albicollis</i>	Muscicapidae	26	1.4054	1,85 ± 1.32 (48)
<i>Ramphastos vitellinus</i>	Ramphastidae	4	0.216	4 ± 6.05 (16)
<i>Selenidera maculirostris</i>	Ramphastidae	22	1.189	7 ± 5.29 (154)
<i>Trogon viridis</i>	Trogonidae	1	0.054	1

4.2.2- Frugivoria dentro de grupos de aves

Para avaliar se espécies de aves se relacionam diferentemente com as variáveis micro-ambientais e intrínsecas ao palmito foram definidos dois grupos específicos de avifauna frugívora do palmito. As espécies foram selecionadas pela importância que possuem para a dispersão de sementes de *Euterpe edulis* na Ilha do Cardoso e os grupos foram diferenciados pelas suas características morfológicas e comportamentais alimentares. O primeiro grupo, formado por aves da família Muscicapidae, possui indivíduos de menor tamanho corpóreo e abertura do bico, neste sentido apresenta taxas de dispersão de sementes

(frutos ingeridos e carregados) mais baixas quando comparadas com as de espécies do grupo de grandes frugívoros, composto por ramphastídeos e cotingídeos. No entanto, a frequência de visitas dos muscicapídeos é maior do que a visitação dos grandes frugívoros. Os grupos apresentaram diferenças significativas entre si quanto ao número de palmitos visitados ($\chi^2 = 26,535$; $p < 0,0001$), ao número de visitas por palmito ($t = -2,217$; $p = 0,0282$; teste de randomização com 5000 replicações), ao número de frutos dispersos por visita ($t = 5,427$; $N = 396$; $p < 0,0001$; teste de randomização com 5000 replicações) e à duração (s) da visita ($t = 3,357$; $N = 396$; $p = 0,0012$; teste de randomização com 5000 replicações). As principais características dos grupos estão descritas na tabela 4.

Tabela 4- Características morfológicas (tamanho corpóreo e abertura do bico) e parâmetros da frugivoria de *Euterpe edulis* das espécies e grupos de aves na Ilha do Cardoso.

	T Corp ¹	Abt bico ²	Npalm ³	Fr vis ⁴	Tx disp ⁵	Dur vis ⁶
Muscicapidae						
<i>Platycichla flavipes</i>	20,5	12,12	34	3,59	1,39	44,72
<i>Turdus albicollis</i>	22	13,08	27	2,29	1,60	36,82
<i>Turdus rufiventris</i>	25	12,14	2	0,10	1,40	15,40
Total			55	5,98	1,47	40,82
Grandes frugívoros						
<i>Ramphastos vitellinus</i>	46	30,70	9	0,53	6,44	44,44
<i>Selenidera maculirostris</i>	33	25,25	7	0,43	7,00	359,05
<i>Procnias nudicollis</i>	27	24,53	15	0,75	6,11	175,32
<i>Pyroderus scutatus</i>	46	26,70	4	0,08	3,25	66,75
Total			29	1,78	6,30	176,13

1. Tamanho corpóreo (cm), informações extraídas de Sick (1997).

2. Abertura do bico (mm), informações obtidas de Fidelis (2002).

3. N° palmitos visitados.

4. Frequência de visitas: N° visitas/10horas.

5. Taxa de dispersão de frutos: N° frutos dispersos/visita.

6. Média da duração da visita (s).

Nos três tipos florestais as aves da família Muscicapidae foram responsáveis pela maior parte dos palmitos visitados. Dentre os 17 palmitos que obtiveram visitas por aves frugívoras na Restinga, 15 (88%) apresentaram visitas de alguma espécie de Muscicapidae. Na Planície, 12 palmitos (80%)

foram visitados por aves do grupo. E, por fim, 93,33% (N=28) dos palmitos visitados na Encosta foram visitados por algum muscicapídeo. Por apresentarem uma alta probabilidade de visitar um palmito (dentre os visitados por alguma espécie), o parâmetro de frugivoria de presença de visitas não foi analisado para o grupo Muscicapidae.

Já o grupo dos grandes frugívoros apresentou uma menor proporção de palmitos visitados: 29,4% na Restinga (N=5), 60% na Planície (N=9) e 50% na Encosta (N=15). Para este grupo a presença de visitas apresentou resultados significativos para algumas variáveis na Restinga e Encosta, mas não na Planície. Na Restinga a variável altura do dossel apresentou uma diferença significativa entre as médias para os palmitos visitados (média 12,2m) e não visitados (média 10m) ($t=-2,34$; N= 17; $p=0,0352$; teste de randomização com 5000 replicações). Já a Encosta apresentou diferença para o número de conspecíficos presentes em um raio de 10 metros entre os palmitos visitados (média 2,5 e mediana 3) e não visitados (média de 0,93 e mediana 1) ($t=-4,187$; N=30; $p=0,0006$; teste de randomização com 5000 replicações) e também apresentou diferença para a distância ao conspecífico mais próximo com média de 3,9m para os palmitos visitados e 16,7 para palmitos não visitados ($t=2,714$; N=30; $p=0,0014$; teste de randomização com 5000 replicações).

Em relação ao número de visitas e número de frutos dispersos por palmito, os grupos de aves, Muscicapidae e grandes frugívoros, apresentaram, no total, 10 correlações significativas com as variáveis do palmito e micro-ambientais. Para o grupo de grandes frugívoros a altura do dossel foi a variável que apresentou o maior número de correlações e os maiores valores dos coeficientes. Para os muscicapídeos, no entanto, os tipos florestais Restinga e Encosta não apresentaram nenhuma correlação entre os parâmetros e as variáveis dependentes. Além disso, dentro do grupo dos Muscicapidae apenas a variável abertura do dossel apresentou correlações com os parâmetros na Planície (Tabela 5).

Tabela 5- Coeficientes de correlação (r) para os testes de randomização (5000 replicações) entre os parâmetros de frugivoria (nº visitas e nº de frutos dispersos) dos Muscicapidae e Grande frugívoro e as variáveis micro-ambientais e intrínsecas ao palmito na Restinga (N=17 palmitos), Planície (N=15) e Encosta (N=30) na Ilha do Cardoso. (Apenas foram mostrados os resultados significativos ou marginalmente significativos).

	Nº visitas			Nº frutos dispersos		
	Restinga	Planície	Encosta	Restinga	Planície	Encosta
Grande frugívoro						
Nº frutos maduros	0,57	p=0,05				
Altura dossel	0,54	p=0,029		0,47	p=0,046	0,50 p=0,056
Nº palmitos			0,42	p=0,019		0,40 p=0,025
Altura palmito						0,36 p=0,04
Dist. palmito			-0,33	p=0,054		
Muscicapidae						
Abertura dossel		-0,48	p=0,052		-0,51	p=0,037

5- Discussão

5.1- Características de *Euterpe edulis* de do micro ambiente

Estruturalmente, os três tipos florestais não apresentaram diferenças expressivas quanto à agregação de palmitos em torno do palmito observado. Em relação à demografia de *Euterpe edulis* Kojima (2004) encontrou que a Planície apresentou uma densidade de palmitos adultos maior do que a Encosta, com densidades de 2,97 e 1,82 indivíduos por hectare, respectivamente. Tanto a Planície (Kojima 2004) quanto a Encosta (Mello 2000, Kojima 2004) apresentaram uma distribuição agregada dos palmitos. No entanto, Mello (2000) observou que na Encosta o palmito possui uma distribuição mais ampla, abrangendo vários micro-ambientes. Matos *et al.* (1999) atribuíram a agregação dos indivíduos imaturos e adultos às condições hídricas do solo, com maior abundância em áreas mais úmidas.

Já em relação à produtividade dos palmitos observados, a Planície é o ambiente com maiores valores para o fator 1 (produção de frutos maduros, frutos totais, números de cachos, altura do palmito e dossel). Estes dados confirmam os resultados encontrados por Castro (2003) na Ilha do Cardoso.

Em seu estudo, tanto o número de cachos quanto a biomassa de frutos de palmito foram maiores na Planície, seguido pela Encosta e por último a Restinga. Vários fatores inter-relacionados, como tipo e profundidade do solo, luz e condições climáticas, podem afetar a estrutura da vegetação e as características das plantas em cada ambiente (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Webb *et al.* 1999; Oliveira-filho e Fontes 2000). Embora estes tipos de dados não terem sido mensurados no presente estudo, outros autores investigaram diferenças de certas condições abióticas nos diferentes ecossistemas na Ilha do Cardoso. Dados de fertilidade do solo da Floresta de Encosta e da Planície (Pinto 1998) apontam melhores condições químicas e físicas do solo quando comparadas com o ambiente de Restinga, principalmente na camada de 0-20 cm. Pelo fato da Encosta apresentar solo raso (tipo Latossolo) a maior parte dos nutrientes assimilados pela vegetação está concentrada na parte superficial do solo (Mello 2000).

Além de estudos enfocando a qualidade do solo outras pesquisas foram realizadas na Encosta envolvendo: produção e decomposição de serapilheira (Moraes 1993, Rebelo 1994) e importação de nutrientes minerais pela precipitação (Varjabedian 1994). Tanto a produção de serapilheira, o retorno de nutrientes minerais (Moraes 1993) quanto a velocidade da decomposição da matéria orgânica (Rebelo 1994) foram maiores na floresta de Encosta do que na Restinga.

O terceiro fator, relacionado à menor exposição dos frutos do palmito observado, apresentou-se com maiores valores para o tipo florestal da Restinga. Este resultado é uma provável consequência da menor altura do palmito relacionado ao dossel na Restinga, quando comparado com a Planície e Encosta. Ou seja, os palmitos na Restinga dificilmente ultrapassavam o estrato arbóreo superior, por isso, as infrutescências de *Euterpe edulis* apresentavam-se, em grande parte, encobertas pelas copas das árvores circundantes. Além disso, as clareiras na Restinga não se apresentaram tão abundantes ou extensas quanto nos dois outros ambientes (observação pessoal). Isso pode ser devido ao fato da Restinga estar localizada em uma área plana, o que minimizaria distúrbios naturais causadores de clareira

(declividade, exposição ao vento) e pelas árvores possuem porte menor (diâmetro e altura), ou seja, a queda de uma árvore formaria uma clareira pequena. Martins e Rodrigues (2002) estudando um fragmento urbano de floresta semidecídua encontraram que clareiras maiores eram formadas em áreas com dossel mais alto (com média de 20m) e clareiras menores formadas em áreas com dossel mais baixo (até 15m), sendo resultantes de queda de indivíduos de árvores pequenas.

Já a Planície e Encosta apresentam áreas de floresta com menor densidade de árvores, sendo que estas apresentam maior porte, tornando a mata mais fechada e sombreada. Nestes locais os palmitos crescem mais em diâmetro e, principalmente, em altura em busca de maior luminosidade (Melo 2000, Alves *et al.* 2004), muitas vezes ultrapassando o dossel ou desviando para áreas de clareiras. Além disso, a presença de distúrbios na Encosta, tais como chuvas torrenciais e ventos fortes, são muito comuns e levam ao deslizamento de terra e queda de árvores grandes, aumentando o número de clareiras (Mello 2000, Mantovani 2001, Kojima 2004). Conseqüentemente, a probabilidade de um palmito estar próximo a uma clareira, principalmente na Encosta (Kojima 2004), é maior, o que leva a um aumento na intensidade de exposição das infrutescências do palmito.

Webb *et al.* (1999) investigando a variação espacial de comunidades de árvores tropicais encontraram que a estrutura da floresta variou significativamente de acordo com a topografia das áreas. Áreas de topo de morro apresentaram florestas mais baixas e com maior densidade de caules, já áreas de vales apresentaram floresta mais alta com menor densidade de árvores por unidade de área. De modo que, diferenças na hidrologia, composição e exposição do solo produzem uma alta variabilidade de micro-ambientes que podem vir a afetar a sobrevivência de plântulas e adultos.

5.2- Interação frugívoros-palmitos e variáveis

Os resultados, envolvendo múltiplas variáveis, elevam a discussão sobre a competição intraespecífica de plantas por dispersores ao longo do tempo evolutivo ou ecológico. Contexto em que, indivíduos de uma mesma espécie

em busca de maior atração de similares guildas de frugívoros, intensificam mais fortemente o processo de competição quando comparado com uma relação interespecífica entre plantas (Howe e Estabrook 1977). Neste caso, espera-se uma evolução das características herdáveis das plantas quando ocorre uma consistência nas relações planta-dispersores em diferentes localidades.

Na Ilha do Cardoso, o número de correlações significativas (4) encontradas entre as variáveis independentes e os parâmetros de frugivoria para o total de aves frugívoras foi bem menor do que as encontradas quando as aves foram separadas nos grupos de Muscicapidae e grandes frugívoros (13 correlações). Este resultado indica que ao se analisar os eventos de frugivoria de forma global, informações relacionadas ao comportamento de seleção de indivíduos de plantas pelas aves frugívoras podem ser perdidas ou mascaradas. Em outras palavras, diferentes fatores podem estar relacionados de forma distinta de acordo com a espécie ou o grupo de espécies de aves em questão.

Para as análises de frugivoria total, duas das quatro relações também foram encontradas para os grandes frugívoros (altura do palmito e frutos dispersos na Encosta e altura do dossel e frutos dispersos na Planície). Isso deve indicar que essas correlações se deram devido à atividade de frugivoria do grupo dos grandes frugívoros. No entanto, as outras duas relações não foram encontradas dentro dos grandes frugívoros e Muscicapidae (altura do palmito e presença de visitas na Restinga e distância à clareira e presença de visitas na Planície). Primeiramente, é provável que as outras aves analisadas na frugivoria total, como a Gralha-azul *Cyanocorax caeruleus* (Corvidae) e o Surucuá-grande-de-barriga-dourada *Trogon viridis* (Trogonidae), tenham tido influência sobre o resultado desta análise. Uma segunda explicação é que as atividades somadas dos dois grupos tenham levado a uma significância das correlações com as variáveis mencionadas.

Para o grupo Muscicapidae apenas a variável micro-ambiental de abertura de dossel afetou (negativamente) a visitação e dispersão de frutos por estas aves. Além disso, apenas no ambiente de Planície esta variável foi importante.

As espécies de muscicapídeos apresentam hábitos mais flexíveis: podem se movimentar no estrato superior (*Platycichla flavipes*) e médio da mata e até mesmo forragear no solo (*Turdus albicollis* e *Turdus rufiventris*) (Stotz *et al.* 1996); possuem grande agilidade no voo (Sick 1997) e apresentam variadas técnicas de capturas de frutos (durante o voo ou pousados no cacho) (observações pessoais, Fadini 2005). Devido a esta plasticidade comportamental, a atividade alimentar das aves da família Muscicapidae possivelmente não é restringida pelas variáveis mensuradas neste estudo.

A Planície foi o ambiente que apresentou a maior média (76%) de abertura de dossel entre os três tipos florestais. Neste contexto, a relação negativa entre a abertura do dossel e a visitação e dispersão de frutos na Planície indica que as aves da família Muscicapidae visitavam menos ou evitavam remover muitos frutos de palmitos que apresentassem uma alta exposição das suas infrutescências. Embora não se conheçam estudos que investiguem a relação da abertura de dossel com a frugivoria existem hipóteses levantadas sobre a exposição dos itens alimentares ou presas. Ao mesmo tempo em que a exposição dos cachos aumenta a conspicuidade dos frutos, o que poderia levar a um aumento da frugivoria, esta exposição também torna os frugívoros mais vulneráveis a possíveis predadores (Pratt e Stiles 1983). Esta vulnerabilidade pode ter acarretado em um declínio do número de visitas e frutos dispersos na Planície para o grupo dos muscicapídeos.

Neste contexto, a ausência de relações entre as aves da família Muscicapidae e as características intrínsecas ao palmito corrobora a hipótese de que as interações planta-dispersores são muito difusas para resultar em uma forte seleção sobre as propriedades da planta afetando a dispersão de sementes (Carlo *et al.* 2003; Russo 2003). No entanto, deve-se atentar ao fato de que estes resultados são provenientes de uma investigação de curta duração em relação ao tempo evolutivo da planta e das interações de frugivoria. Apenas com a consistência a longo prazo das relações encontradas poderiam ser seguras para concluir que as aves não discriminam determinadas características da planta (Fleming 1991).

Já a atividade dos grandes frugívoros foi relacionada a seis das nove variáveis. A variável mais importante, com o maior número de correlações (4), foi altura do dossel. Esta variável afetou apenas os frugívoros no ambiente da Restinga e Planície. Na Restinga, todos os parâmetros apresentaram correlações significativas, isto indica que os grandes frugívoros visitam um maior número de palmitos, mais vezes e removem uma maior quantidade de frutos de indivíduos que estão localizados em áreas com dossel mais alto. Esta relação está associada ao hábitat ocupado por aves de grande porte, ou seja, espécies como *Ramphastos vitellinus* ou *Procnias nudicollis*, costumam se localizar nos estratos arbóreos superiores (Stotz *et al.* 1996), sendo denominadas de aves frugívoras de grande porte do dossel (Galetti *et al.* 2000). Em um estudo na floresta tropical da Costa Rica, foi registrada predominância de aves frugívoras no dossel, sendo que estas apresentavam massa corpórea acima de 100g (Loiselle 1988). Da mesma maneira, a altura do dossel na Planície foi correlacionada com o número de frutos dispersos. Este resultado sugere que os grandes frugívoros removem mais frutos de palmitos localizados em áreas cujo estrato arbóreo superior é mais alto. Como o número de visitas não apresentou relação com esta variável, é provável que as aves deste grupo permanecem mais tempo sobre os cachos consumindo uma grande quantidade de frutos sem sair do palmito.

Já no tipo florestal da Encosta não foi a altura do dossel, mas sim a altura do palmito, que se mostrou uma variável importante. Neste ambiente, o número de frutos dispersos foi afetado positivamente pela a variável independente. Isto indica que quanto maior o palmito mais frutos são consumidos pelos grandes frugívoros. Como na Planície, a relação deve ter ocorrido devido à maior duração da visita em palmitos mais altos, levando à maior remoção de frutos.

Na Restinga também foram encontradas relações envolvendo a produção de frutos. O número de visitas foi positivamente correlacionado com o número de frutos maduros. Sugere-se que os grandes frugívoros podem ser atraídos pela maior disponibilidade de frutos nas plantas.

Neste caso a hipótese do tamanho da safra de frutos (“crop size hypothesis”) é corroborada. Nesta hipótese, a frequência de visitas e a

remoção de frutos por frugívoros são positivamente correlacionadas com a quantidade de frutos disponíveis. Isto provavelmente ocorre porque os frutos se tornam mais conspícuos quando estão em maiores densidades e ao se alimentarem apenas em árvores com grande safra as aves diminuem o custo de forragear em outras plantas, especialmente quando o recurso é escasso ou quando se está ao final do período de frutificação (Foster 1990). A Restinga foi o ambiente que apresentou a menor produção de frutos maduros (média de 167 frutos por palmito), portanto, pode-se esperar que neste tipo florestal o forrageamento por frutos em infrutescências com poucos frutos não seja compensatório para grandes aves como os Ramphastidae ou Cotingidae, cuja taxa de remoção, assim como a duração da visita, são altas quando comparadas com os Muscicapidae.

O tamanho da safra tem sido uma das características das plantas mais investigadas em estudos de seleção de frutos por frugívoros, além disso, vários estudos têm demonstrado uma relação positiva da safra com remoção dos itens alimentares (Davidar e Morton 1986, Foster 1990, Izhaki 2002, Saracco *et al.* 2005).

Embora a produção de frutos maduros tenha sido importante no ambiente de Restinga, os outros tipos florestais, assim como os Muscicapidae, não apresentaram relações com tal variável. A ausência de correlações entre a frugivoria e a safra de frutos tem sido justificada pela atração de predadores dos frugívoros ou de parasitas de frutos. Sugere-se uma hipótese alternativa em que o risco da predação também se dá em função do tamanho da safra, ou seja, predadores podem utilizar a alta e conspícua produção de frutos para localizar concentrações de presas, os frugívoros. Assim, aves pequenas ou aves com longos eventos de consumo deveriam evitar plantas com alta produção ou diminuir a duração da visita (Howe 1979, Foster 1990). Uma outra hipótese é que as características das plantas também podem atrair uma variedade de animais (principalmente insetos) e patógenos que destroem ou modificam as estruturas reprodutivas da planta (polpa do fruto e/ou endosperma), influenciando o comportamento mutualístico dos dispersores de sementes (Jordano 1987, Foster 1990). No entanto, não foi observado um

número expressivo de predadores pré-dispersão dos frutos do palmito na Ilha do Cardoso (observações pessoais), de forma que esta hipótese pode ser descartada para o sistema estudado.

Na Encosta a hipótese de facilitação da vizinhança também foi corroborada, de forma que a presença de visitas, número de visitas e dispersão de frutos foram afetados positivamente pelo número de palmitos em um raio de 10 m, além disso, a presença de visitas e o número de visitas foram influenciados negativamente pela distância ao palmito mais próximo. Ou seja, a capacidade do palmito de atrair frugívoros aumenta com a presença ou abundância de conspecíficos frutificando ao redor (facilitadores da frugivoria) e, por conseguinte, a probabilidade de visitação e frequência de visitas são menores quanto mais distante estivesse o conspecífico frutificando.

Poucos estudos encontraram correlação positiva entre visitação e presença de indivíduos frutificando. Sugere-se que a agregação de indivíduos heterospecíficos ou conspecíficos frutificando atrai a atenção dos frugívoros para áreas onde, caso o contrário, não seriam visitadas (Sargent 1990, Garcia *et al.* 2001, Carlo 2005). No entanto, a maioria dos estudos que investigam a hipótese de vizinhança encontraram resultados opostos, em que a taxa de remoção de frutos é negativamente relacionada à presença ou abundância de conspecíficos (Moore e Willson 1982, Manasse e Howe 1983, Denslow 1987, Saracco *et al.* 2005).

Morales e Carlo (no prelo) usaram um modelo de simulação espacial para explorar os mecanismos que geram a dispersão de sementes por frugívoros. Para isso levaram em conta regras de movimento e forrageamento, tempo de passagem de sementes pelo trato digestório, distribuição das plantas e produção de frutos. Sugeriram que a distribuição espacial das plantas está intimamente relacionada com a atividade dos frugívoros, de modo que, uma distribuição agregada das plantas acarretaria em uma dispersão mais curta, promovendo mais agregação e competição entre as plantas. No entanto, também encontraram que sob condições de alta agregação de plantas e alta densidade de frugívoros aumenta-se a chance dos dispersores carregarem as sementes além daquele ponto de agregação, criando novos focos de plantas.

Embora os grandes frugívoros tenham sido afetados por certos fatores estruturais, a variação espacial considerável entre as respostas dos agentes dispersores aos fatores intrínsecos das plantas pode resultar em uma inconsistência na seleção de características reprodutivas influenciando na quantidade das sementes dispersadas (Herrera 1985; Carlo *et al.* 2003). Além disso, as forças causando as pressões seletivas sobre os caracteres das plantas também podem resultar de uma variação causada por processos não relacionados diretamente à seleção de frutos por dispersores, mas àqueles gerados pelo genótipo da semente e pela limitação imposta pela qualidade da dispersão que leva em conta as condições ambientais dos micro-sítios de deposição, que são altamente imprevisíveis no espaço e no tempo (Schupp 1993, Russo 2003, Schupp no prelo).

5.3- Conclusões

A predição dos fatores capazes de afetar a frugivoria variam imensamente entre áreas distintas e entre grupos de aves frugívoras. As relações estabelecidas apresentam alta variação devido, primeiramente, à grande diferença entre as variáveis dos palmitos e micro-ambientais de *Euterpe edulis* entre os tipos florestais. Na maioria dos casos, as variáveis tornaram-se importantes ao se apresentarem mais limitantes em algum ambiente, como por exemplo, a menor altura do dossel e baixa quantidade de frutos maduros na Restinga ou a alta abertura do dossel na Planície. A segunda razão é devido às diferenças comportamentais e morfológicas entre os grupos de aves definidos, grandes frugívoros e Muscipidae. Neste caso, é mais fácil prever a atividade de frugivoria pelos grandes frugívoros, já que se apresentaram mais influenciáveis pelas variáveis analisadas. No entanto, é improvável que ocorra uma pressão seletiva agindo sobre a estrutura espacial do palmito ou suas propriedades já que a resposta dos dispersores varia amplamente de acordo com a área, diluindo prováveis especializações do mutualismo. Seria interessante também realizar um estudo a longo prazo para verificar a consistência das relações ao longo do tempo dentro de cada área.

Além disso, algumas variáveis importantes como, presença de heterospecíficos ou tamanho dos frutos de cada palmito, não foram mensuradas e poderiam levar a uma melhor compreensão dos fatores relacionados à frugivoria e à evolução das interações planta-dispersores.

6- Referências bibliográficas

AFIFI, A.A.; CLARK, V. 1996. **Computer-aided Multivariate Analysis**. 3th edition, Chapman & Hall, London, England. 449p.

ALVES, L.F.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. **Acta botânica brasílica**. 18(2): 369-374.

BARROS, F., MELO, M.M.R.F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G.L.; JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso. **Boletim Instituto de Botânica**. 1: 1-184.

BLAKE, J.G. 1992. Temporal variation in point counts of birds in a lowland wet Forest in Costa Rica. **The Condor**. 94: 265-275.

CARLO, T.A.; COLLAZO, J.A.; GROOM, M.J. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. **Oecologia** 134:119-131.

CARLO, T.A. 2005. Interspecific neighbors change seed dispersal pattern of an avian-dispersed plant. **Ecology**. 86(9): 2440-2449.

CASTRO, E.R. 2003. **Variação espaço-temporal na fenologia e frugivoria do palmito-juçara *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em três tipos de Floresta Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências – UNESP/Rio Claro-SP.

CBRO: Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. 2006. www.cbro.org.br

CHATFIELD, C.; COLLINS, A.J. 1980. **Introduction to Multivariate Analysis**. Cambridge: Cambridge University Press, 243 p.

DAVIDAR, P.; MORTON, E.S. 1986. The relationship between fruit crop size and fruit removal rates by birds. **Ecology**. 67:262-265.

- DENSLOW, J.S. 1987. Fruit removal from aggregated and isolated bushes of the red elderberry *Sambucus pubens*. **Canadian Journal of Botany**. 65:1229-1235.
- FADINI, R.F. 2005. **Limitações bióticas afetando o recrutamento da palmeira *Euterpe edulis* em uma ilha continental da Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia - Unesp, Rio Claro/SP.
- FIDELIS, T. 2002. **Efeito da fragmentação nas síndromes de dispersão de sementes em Matas Semidecíduas**. Trabalho de Conclusão de Curso, Graduação em Ecologia. IB-UNESP/Rio Claro, SP.
- FLEMING, T. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In: PRICE, P.W; LEWINSOHN, T.M; FERNANDES, G.W; BENSON, W.W (eds). **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. John Wiley & Sons, Inc.
- FOSTER, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. **The Condor**. 92: 844-854.
- FUENTES, M., GUITIÁN, J., GUITIÁN, P., BARMEJO, T., LARRINAGA, A., AMÉZQUITA, P., BONGIOMO, S. 2001. Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruti-eating birds. **Plant Ecology**. 157: 69-75.
- GALETTI, M. e FERNANDEZ, J.C. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology** 35: 294-301.
- GALETTI, M.; ALEIXO, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**. 35:286-293.
- GALETTI, M.; LAPS, R.; PIZO, M.A. 2000. Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic Forest of Brazil. **Biotropica** 32(4b): 842-850.
- GALETTI, M; PIZO, M.A.; MORELLATO, P. 2003. Métodos para o estudo da fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CULLEN, Jr.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PADUA (Orgs.). **Métodos de estudos em biologia da**

conservação e manejo da vida silvestre. Ed. da UFPR, Curitiba, PR. p.395-422.

GARCIA, D., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., HÓDAR J.A. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. **Journal of Ecology.** 89: 639-647.

GITHIRU, M.; LENS, L.; BENNUR, L.A.; OGOL, C.P.K.O. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. **OIKOS.** 96: 320-330.

GUITIÁN, J., FUENTES, M., BARMEJO, T., LÓPEZ, B. 1992. Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. **OIKOS.** 63:125-130.

HASUI, E. 2003. **Influência da variação fisionômica da vegetação sobre a composição de aves frugívoras na Mata Atlântica.** Tese de doutorado. Instituto de Biologia. UNICAMP-Campinas/SP.

HERRERA, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. **OIKOS.** 44: 132-141;

HOWE, H.F.; ESTABROOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. **American Naturalist.** 111:817-832.

HOWE, H.F. 1979. Fear and frugivory. **American naturalist.** 114: 925-931.

HOWELL, D.C. 2001. Program: Resampling procedures. Version 1.3.

IZHAKI, I. 2002. The role of fruit traits in determining fruit removal in East Mediterranean Ecosystems. In: D.J. Levey, W.R. Silva e M. Galetti. **Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation.** CABI Publishing, Oxon, England.

JANSON, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. **Science.** 219:187-188.

JORDANO, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size and insect damage. **Ecology.** 68(6): 1711-1723.

JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. In: Fenner, M. ed. **Seeds: The ecology of regeneration in plant communities.** CABI Publishing, London, England. p. 105-156.

- JORDANO, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. **OIKOS**. 71: 479-491.
- JORDANO, P.; SCHUPP, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**. 70(4):591-615.
- 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. and M. GALETTI (eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. CABI Publishing, Oxon, England. p. 305-321
- KOJIMA, J.M. 2004. **Estrutura populacional da palmeira *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma área de floresta Atlântica do parque estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo**. Dissertação de mestrado. Instituto de Biociências- Unesp, Rio Claro/SP.
- KIMURA, K.; YUMOTO, T. e KIKUZAWA, K. 2001. Fruiting phenology of fleshy-fruited plants and seasonal dynamics of frugivorous birds in four vegetation zones on Mt. Kinabalu, Borneo. **Journal of Tropical Ecology**. 17: 833-858.
- LAPS, R.R. 1996. **Frugivoria e dispersão de sementes de palmitreiro (*E. edulis*, Martius, Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas-SP.
- LEVEY, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. **Ecological Monographs**. 58(4): 251-269.
- LEVEY, D.J., MOERMOND, T.C.; DENSLOW, J.S. 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. **Ecology**. 65(3): 844-850.
- LOISELLE, B.A. 1988. Bird abundance and seasonality in a Costa Rican lowland forest canopy. **The Condor**. 90:761-772.
- LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevation gradient in Costa Rica. **Ecology** 72(1): 180-193.
- MANASSE, R.S.; HOWE, H.F. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. **Oecologia** 59: 185-190.

- MANLY, B. F. J. 1997. **Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology**. 2nd edition. Chapman & Hall, London, London, England. 281p.
- MANTOVANI, W. 2001. A paisagem dinâmica. In: SMA. Intervalos. São Paulo: Secretaria do Estado do Meio Ambiente. p.81-89.
- MARTINS, V.S.; RODRIGUES, R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, South-eastern Brazil. **Plant Ecology** 00: 1-12. Printed in Netherlands.
- MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**. 80(8): 2635-2650.
- MELLO, M.M.R.F. **Demografia de árvores em Floresta Pluvial Tropical Atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil**. 2000. Tese de Doutorado. IB-USP, São Paulo.
- MOERMOND, T.C. e DENSLOW, J.S. 1983. Fruit choice in neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. **Journal of Animal Ecology**. 52: 407-420.
- MOERMOND, T.C. e DENSLOW, J.S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. **Ornithological monographs** 36: 865-897.
- MOORE, L.A.; WILLSON, M.F. 1982. The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. **Canadian Journal of Botany**. 60: 557-6-560.
- MORAES, R.M. 1993. **Ciclagem de nutrientes minerais em Mata Atlântica de Encosta e Mata sobre Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. 151f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MORALES, J.M.; CARLO, T.A. no prelo. The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. **Ecology**.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; CARVALHO, E.A.; GAVILANES, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in South-Eastern Brazil. **Journal of tropical ecology**. 10(4): 483-508.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**. 32(4b): 793-810.
- PINTO, M.M. 1998. **Fitossociologia e influência de fatores edáficos na estrutura da vegetação em áreas de Mata Atlântica na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. 113f. Tese de Doutorado- Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.
- PIZO, M.A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. 13: 559-578.
- PRATT, T.K.; STILES, E.W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. **American Naturalist**. 122: 797-805.
- REBELO, C.F. 1994. **Ciclagem de nutrientes minerais em floresta pluvial tropical de encosta e em floresta sobre restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP: decomposição da serapilheira**. 133f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- REIS, A. e KAGEYAMA, P.Y. 2000. Dispersão de sementes do palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius - Palmae). In: REIS, M.S. & REIS, A. (eds). **Euterpe edulis (Martius) (Palmitreiro): biologia, conservação e manejo**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 60-92.
- RIO, C.M. e RESTREPO, C. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivores animals. In: FLEMING, T.H.; ESTRADA, A (eds). **Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 205-216.
- RUSSO, S.E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. **Oecologia** 136: 80-87.
- SALLABANKS, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. **Ecology** 74(5): 1326-1336.

- SARACCO, J., COLLAZZO, J.A., GROOM, M.J., CARLO, A.T. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. **Biotropica** 37(1): 81-87.
- SARGENT, S. 1990. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). **Ecology** 71: 1289-1298.
- SAS Institute**. 2002. JMP user's guide Version 5.0. SAS/STAT Institute, Cary, North Carolina, USA.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: FLEMING, T.H.; ESTRADA, A (eds). **Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 15-29.
- SCHUPP, E.W. no prelo. Suitable sites or seed dispersal are context dependent. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world**. CABI Publishing. Oxfor, England.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. 2^o Edição, Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro-RJ. 863f.
- STOTZ, D.F.; FITZPATRICK, J.W; PARKER III, T.A.; MOSKOVITS, D.K. 1996. **Neotropical birds: ecology and conservation**. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- VARJABEDIAN, R. 1994. **Aspectos comparativos da ciclagem de nutrientes minerais em mata atlântica de encosta e em mata sobre restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP**. 177f. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- VÁSQUEZ, D.P; MORRIS, W.F.; JORDANO, P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. **Ecology letters** 8: 1088-1094.
- WANG, B.C.; SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution**. 17(8): 379-385.
- WEBB, E. L., STANFIELD, B.J. e JENSEN, M.L. 1999. Effects of topography on rainforest tree community structure and diversity in American Samoa, and implications for frugivore and nectarivore populations. **Journal of Biogeography** 26: 887-897.

WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. **Ecological monographs**. 70(2): 331-351.

WHEELWRIGHT, N.T. 1983. Fruits and the ecology of the resplendent quetzals. **Auk** 100, 286-301.

WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. **Ecology** 66(3): 808-818.

Considerações finais

Na Ilha do Cardoso foi encontrada variação espacial nos padrões de interação entre as aves frugívoras e o palmito, tanto em escala populacional quanto individual. Sob o ponto de vista populacional, a composição da avifauna e a frugivoria se apresentam mais similares entre ambientes contíguos e particularmente mais similares entre tipos florestais localizados no mesmo nível altitudinal, como a Restinga e Planície. Os ambientes que mais diferirem entre si são a Encosta e Restinga, sendo que a Planície apresenta componentes similares com ambos os tipos florestais.

Em escala individual, a influência das características intrínsecas ao palmito e as estruturais do micro-ambiente sobre a avifauna é dependente da área assim como do grupo de aves enfocados. Neste sentido, a frugivoria mostra-se altamente contexto-dependente (Burns 2004).

A família Muscicapidae apresenta-se como um dos grupos mais importantes para a dispersão de sementes de *Euterpe edulis*. A alta frequência de visitas, abundância, confiabilidade espacial e temporal e dieta especializada, principalmente de *Platycichla flavipes*, são os aspectos que fundamentalmente definem um alto valor do componente quantitativo da efetividade de dispersão de sementes (Schupp 1993, Jordano e Schupp 2000). É provável que a alta plasticidade comportamental alimentar dos sabiás possibilite a baixa restrição dos fatores individuais e estruturais sobre a probabilidade de visitar um palmito, frequência de visita e taxa de remoção de frutos.

As aves de grande tamanho corpóreo como os cotingídeos e ramphastídeos também apresentam alta importância para a dispersão de sementes, principalmente devido às elevadas taxas de remoção de frutos. Os grandes frugívoros, apesar de apresentarem os frutos do palmito como um recurso importante na dieta (Galetti *et al.* 2000), apresentam uma menor frequência de visitas e confiabilidade espacial. Provavelmente, a baixa confiabilidade espacial ocorra devido a maior restrição ocasionada pelas características dos palmitos e fatores do micro-ambiente. Neste caso, a influência de fatores afetando a frugivoria pelos grandes frugívoros permite a

predição dos eventos de visitaç o e remoç o de frutos por estas aves em cada  rea.

Espera-se que ocorra uma evoluç o das caracter sticas herd veis das plantas quando ocorre uma consist ncia nas relaç es planta-dispersores, de forma que animais selecionam determinadas caracter sticas das plantas (Herrera 1985, Russo 2003). No entanto, as relaç es devem se apresentar consistentes no tempo e em diferentes localidades. Neste caso, a heterogeneidade das respostas entre os grupos de frug voros, Muscicapidae e grandes frug voros, assim como a variaç o entre os tipos florestais dilui as forç as seletivas agindo sobre os caracteres das plantas.

A ampla assembl ia de aves consumindo frutos de *E. edulis* diversifica os padr es de seleç o, tratamento e deposiç o das sementes dentro dos ambientes naturais, de modo que, a formaç o de um variado espectro de manchas de sementes aumenta a probabilidade de ocupaç o de habitats ou micro-ambientes favor veis para a sobreviv ncia de sementes e estabelecimento de pl ntulas. Desta maneira,   prov vel que a magnitude da limitaç o da dispers o de sementes seja minimizada.

Al m disso, o efeito da extinç o de um dispersor para a din mica populacional de uma planta como o palmito   minimizada em ambientes cujos frug voros possuem altos valores do componente quantitativo, de forma que a ave pode ser redundante e, por isso, pode ter seu papel ocupado por outra esp cie do mesmo grupo funcional. No entanto, n o se deve subestimar a import ncia individual de cada esp cie para a manutenç o da integridade florestal, j  que cada ave possui comportamentos inerentes   esp cie e, por isso, a extinç o pode acarretar em conseq ncias imprevis veis para toda a comunidade florestal (Fonseca e Ganade 2001).

Sob o ponto de vista das aves, a extinç o do palmito, como j  ocorre localmente em v rios pontos do Brasil, pode acarretar em um desequil brio para a din mica populacional das aves (Galetti e Aleixo 1998). Principalmente para esp cies que possuem a dieta amplamente constitu da por frutos do palmito. Como exemplo *Platycichla flavipes*, cuja abund ncia est  fortemente

correlacionada com a produção de frutos da palmeira na Ilha do Cardoso, apresentando uma alta confiabilidade temporal-anual (Castro *et al. In prep.*).

Considerando o estudo do componente quantitativo da dispersão de sementes o primeiro passo para a compreensão dos mutualismos e efeitos sobre as comunidades naturais (Schupp 1993), pode-se considerar o tipo florestal da Encosta como o ambiente apresentando o maior sucesso de dispersão de sementes de *E. edulis* entre os ambientes estudados. A Encosta apresentou a maior confiabilidade espacial e temporal de visitação e o maior número absoluto de sementes dispersadas. Um próximo passo seria investigar a estrutura demográfica e espacial do palmito para verificar se a maior dispersão de sementes também acarreta em maior abundância e ocupação de habitats. Caso contrário, descobrir que outros mecanismos devem limitar o recrutamento da espécie dentro do ciclo de dispersão de sementes (Muller-Landau *et al.* 2002, Münzbergová e Herben 2005, Fadini 2005).

A grande variação entre áreas nas interações entre plantas e dispersores possui fortes implicações para a conservação de ambientes naturais. Cada ambiente apresenta fatores limitantes com magnitudes distintas, de maneira que os processos desencadeados nos ciclos de dispersão de sementes resultam em dinâmicas naturais próprias de cada área, influenciando a abundância, distribuição espacial e estrutura genética das populações de plantas (Wang e Smith 2000, Godínez-Alvarez e Jordano no prelo).

Desta maneira, a preservação da manutenção de cada área significa conservar a diversidade das interações e permitir a integridade do sistema como um todo, mantendo as prováveis atividades de migração dos frugívoros (Holbrook *et al.* 2002, Powel e Bjork 2004) assim como o fluxo gênico das espécies de plantas (Jordano e Godoy 2000, Godoy e Jordano 2001).

Referências bibliográficas

BURNS, K.C. 2004. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. **Global Ecology and Biogeography**. 13: 289-293.

- FADINI, R.F. 2005. **Limitações bióticas afetando o recrutamento da palmeira *Euterpe edulis* em uma ilha continental da Mata Atlântica.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia - Unesp, Rio Claro/SP.
- FONSECA, C.R.; GANADE, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. **Journal of Ecology**. 89: 118-125.
- GALETTI, M.; LAPS, R.; PIZO, M.A. 2000. Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic Forest of Brazil. **Biotropica** 32(4b): 842-850.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H.; JORDANO, P. No prelo. Seed dispersal by frugivores: an empirical approach to analyze their demographic consequences. In: DENNIS, A.; WESTCOTT, D. (eds). **Seed Dispersal: theory and its application in a changing world.** CABI Publishing. Oxon, England.
- GODOY, J.A.; JORDANO, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. **Molecular ecology**. 10: 2275-2283.
- HERRERA, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. **OIKOS**. 44:132-141.
- HOLBROOK, K.M.; SMITH, T.B.; HARDESTY, B.D. 2002. Implications of long-distance movements of frugivorous rain forest hornbills. **Ecography**. 25: 745-749.
- JORDANO, P.; GODOY, J.A. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. **Molecular ecology**. 9: 1293-1305.
- JORDANO, P.; SCHUPP, E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**. 70(4):591-615.
- MULLER-LANDAU, H.C.; WRIGHT, S.J.; CALDERÓN, O.; HUBBEL, S.P.; FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.R. e GALETTI, M. (eds). **Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation.** CABI Publishing, England, p. 35-53.

MÜNZBERGOVÁ, Z.; HERBEN, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. **Oecologia**. 145: 1-8.

RUSSO, S.E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. **Oecologia**. 136: 80-87.

POWELL, G.V.N; BJORK, R.D. 2004. Habitat linkages and the conservation of tropical biodiversity as indicated by seasonal migrations of three-wattled bellbirds. **Conservation biology**. 18(2): 500-509.

SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: FLEMING, T.H. e ESTRADA, A (eds.) **Frugivory and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 15-29.

WANG, B.C.; SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution**. 17(8): 379-385.