

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CECÍLIA PATRÍCIA ALVES COSTA

**Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na  
comunidade vegetal**

Orientador: Dr. Wesley Rodrigues Silva

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de Campinas, como parte  
das exigências para a obtenção do título de  
doutor em Ecologia.

Campinas

2004

Data da Defesa: 18 de maio de 2004

**Banca Examinadora**

Dra. Eleonore Zulnara Freire Setz

\_\_\_\_\_

Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

\_\_\_\_\_

Dra. Gislene Maria da Silva Ganade

\_\_\_\_\_

Dr. João Vasconcellos Neto

\_\_\_\_\_

Dr. José Roberto Trigo

\_\_\_\_\_

Dr. Marcelo Tabarelli

\_\_\_\_\_

Dr. Wesley Rodrigues Silva (orientador)

\_\_\_\_\_

Dedico ao meu pai, Eduardo (*in memoriam*),

Pela amizade e participação ativa em minha vida,

Por investir em meus estudos,

Pelo incentivo constante e

Por ensinar-me tanto ...

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b>	<b>VIII</b>
<b>RESUMO</b>	<b>XII</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>XIV</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>1</b>
Os possíveis efeitos da defaunação na comunidade vegetal	2
<b>OBJETIVOS E HIPÓTESES</b>	<b>6</b>
<b>ÁREAS DE ESTUDO</b>	<b>10</b>
a) Características gerais dos fragmentos	10
b) Defaunação de mamíferos em cada fragmento	11
c) O jerivá ( <i>Syagrus romanzoffiana</i> )	13
<b>CAPÍTULO 1</b>	
<b>EFEITOS DA DEFAUNAÇÃO DE MAMÍFEROS FRUGÍVOROS E DA DISTÂNCIA DE CO-ESPECÍFICOS ADULTOS NO DESTINO DE SEMENTES DE JERIVÁ (ARECACEAE: <i>SYAGRUS ROMANZOFFIANA</i>)</b>	
<b>1.1) Resumo</b>	<b>15</b>
<b>1.2) Introdução</b>	<b>16</b>
<b>1.3) Metodologia</b>	<b>19</b>
1.3.a) Os consumidores de frutos de jerivá e o destino das sementes	19
1.3.b) Efeitos da distância de co-específicos adultos, da defaunação de mamíferos e da presença de polpa na probabilidade de encontro ou predação de diásporos de Jerivá	19
1.3.c) Destino das sementes na ausência de dispersores	23

<b>1.3) Resultados</b>	<b>25</b>
1.3.a) Os consumidores de frutos de jerivá e o destino das sementes	25
1.4.b) Efeito da distância de co-específicos adultos, da defaunação de mamíferos frugívoros e da presença de polpa na mortalidade de sementes de jerivá	29
1.4.c) Destino das sementes de jerivá nas proximidades de co-específicos adultos	31
<b>1.4) Discussão</b>	<b>37</b>

## **CAPÍTULO 2:**

### **OS EFEITOS DA DEFAUNAÇÃO DE MAMÍFEROS HERBÍVOROS NA DISTÂNCIA DE ESTABELECIMENTO DE JERIVÁ (*ARECACEAE: SYAGRUS ROMANZOFFIANA*) E SUAS CONSEQÜÊNCIAS NO DESENVOLVIMENTO DESTAS PLANTAS.**

<b>2.1) Resumo</b>	<b>45</b>
<b>2.2) Introdução</b>	<b>46</b>
<b>2.3) Metodologia</b>	<b>48</b>
2.3.a) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros nas distâncias de estabelecimento de jerivás em relação aos adultos e suas implicações no desenvolvimento da planta	48
2.3.b) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nas taxas de crescimento de jerivás	51
2.3.c) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nos níveis de herbivoria em jerivás	52

<b>2.4) Resultados</b>	<b>53</b>
2.4.a) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros nas distâncias de estabelecimento de jerivás em relação aos adultos e suas implicações no desenvolvimento da planta	53
2.4.b) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nas taxas de crescimento de jerivás	56
2.4.c) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nos níveis de herbivoria de jerivás	58
<b>2.5) Discussão</b>	<b>60</b>
<b>CAPÍTULO 3:</b>	
<b>EFEITOS DA DEFAUNAÇÃO DE MAMÍFEROS HERBÍVOROS NA COMUNIDADE VEGETAL</b>	
<b>3.1) Resumo</b>	<b>66</b>
<b>3.2) Introdução</b>	<b>67</b>
<b>3.3) Metodologia</b>	<b>69</b>
3.3.a) Efeitos da defaunação na densidade de plantas e de espécies da comunidade vegetal	69
3.3.b) Efeitos da defaunação no crescimento das plantas	71
3.3.c) Efeito da defaunação nos níveis de herbivoria de plantas da comunidade vegetal	72
3.3.d) Efeitos da defaunação no recrutamento e mortalidade de plantas	73
<b>3.4) Resultados</b>	<b>74</b>
<b>3.5) Discussão</b>	<b>82</b>
<b>CONCLUSÃO GERAL</b>	<b>89</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>93</b>

## **AGRADECIMENTOS**

Quero registrar aqui meus agradecimentos a todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho. Foram muitos anos, muito trabalho e muitas pessoas..., desde já me desculpo por eventuais esquecimentos.

Em primeiro lugar gostaria de agradecer ao Wesley por ter aceitado me orientar mais uma vez, por estar sempre acessível, pela convivência descomplicada, pelo apoio, confiança e por acreditar sempre no meu trabalho e na minha capacidade de realizá-lo.

Ao assessor anônimo da FAPESP, pelas valiosas sugestões e cuidado na avaliação do projeto e dos relatórios.

À FAPESP (Proc. 99/02355-1) pela bolsa de estudo, pela reserva técnica, pela possibilidade de estagiar no México e pela eficiência. Com certeza este trabalho não teria sido possível sem este apoio.

À CAPES pelos primeiros três meses de bolsa.

Ao IPÊ, especialmente ao Laury e a Cristiane, pelo apoio sempre que precisei.

Ao Instituto Florestal pela autorização para trabalhar no P.E. do Morro do Diabo e na E.E. de Caetetus.

À Duratex S.A., King Ranch do Brasil e Grupo Brascan no Brasil por autorizarem a pesquisa nos fragmentos florestais de suas propriedades e pelo apoio logístico.

À IdeaWild pela doação de duas câmeras 'trap' e, especialmente, ao Guilherme por tê-las trazido dos EUA para mim, logo depois do atentado de 11 de setembro.

Aos membros da pré-banca e da banca, Profs. Eleonore Setz, Flavio Maës dos Santos, Gislene Ganade e Marcelo Tabarelli, pelo cuidado na avaliação e

pelas valiosas sugestões que melhoraram substancialmente a qualidade deste trabalho.

À Sandra, pela boa vontade, valiosa e cuidadosa ajuda com a triagem de milhares de sementes em laboratório.

Ao pessoal de Caetetus pelo apoio e alguns trabalhosos resgates de atoleiros. Especialmente à Célia pelo cuidado e organização do alojamento, pela amizade e pelos prazerosos bate-papos acompanhados de cafezinho e pão de queijo.

Aos ajudantes de campo, que foram muitos (pois poucos resistiam por muito tempo): Alexander, Arlaine, Bráulio, Célia, Cristiano, Christoph, Douglas, Fernando, Seu João, Marcelo, Miriam, Paulo, Sr. Teodoro, Toninho e Zezinho. E especialmente aos mateiros do IPÊ, pela disposição, eficiência, persistência e por me ensinarem que, independente do trabalho que dê, se tem que fazer então... tem que fazer: Alemão, Cissinho e Vanderlei.

Ao Prof. Rodolfo Dirzo por aceitar-me em seu laboratório, hospedar-me logo que cheguei, pela atenção, pelas aulas fantásticas, pelo curso de campo, por me introduzir ao mundo das Cecrópias e das formigas, pelo interesse em discutir meus dados, por sempre perguntar-me quando seria minha próxima apresentação e por estar sempre presente, mesmo com tantos compromissos.

Ao Prof. Néstor Mariano pela disponibilidade em ajudar-me nas análises, pela amizade e apoio no momento mais difícil. Aos Profs. Julieta Benitez, Alfredo Cuarón, Mauricio Quezada e David Valenzuela pela disponibilidade em escutar-me e interesse pelo meu trabalho e, especialmente, ao Prof. Miguel Martinez Ramos, pelas discussões, pela simplicidade e pelo carisma.

Aos amigos no México que tão bem me acolheram, discutiram meus dados, me ajudaram com as intermináveis planilhas de campo, me ensinaram a bailar

salsa e algumas peculiaridades do idioma: Laura, Jéssica, Betsabé, Raulito, Lalo, Luzero, Luís e especialmente ao Fernando por sempre ‘invitar-me para unas chelas’. Aos simpaticíssimos Argentinos que conheci aí e que se tornaram bons amigos: Paula, Eli e Juanito.

Ao Marcelo, Adalberto e Ângela pela alegre e produtiva convivência. Especialmente ao Marcelo pela dedicação e valiosa ajuda no campo. Aos nossos maravilhosos amigos: Paula Cristina, Guilherme Augusto, Mariléia Fernanda e Inessa Helena pelos divertidos e inesquecíveis encontros e por, de uma forma ou de outra, sempre estarem presentes.

À minha mãe, pelo exemplo e apoio incondicional a todas as minhas decisões. Aos meus irmãos Bruno e Bráulio pela grande amizade e carinho. Aos meus avós, tios e primos pela consideração e respeito ao meu trabalho, mesmo que algumas vezes ainda seja difícil entender ‘o que essa menina fica fazendo no meio do mato...’

Aos companheiros de república que se tornaram grandes amigos: Simone, Olavo e, especialmente, ao Barba pela presteza e didática com que respondia às minhas constantes dúvidas matemáticas.

Aos amigos do teatro, especialmente aos mais resistentes: Austre, Danilo e Sérgio e aos dedicados professores: Paula, Laura e Duda por me ajudarem a aprimorar também a alma. Especialmente ao ‘Miguilim’ por toda a sua poesia e encanto. Foram sem dúvida momentos inesquecíveis e de muito crescimento.

Por fim, meus agradecimentos especiais ao Christoph, pelo carinho e amor incondicionais, pelo entusiasmo e ajuda irrestrita em todas as fases deste trabalho, pela paciência e pela coragem em deixar os amigos, a família, o país... e por sempre acreditar que valeria a pena.

What escapes the eye...  
is a much more insidious kind of extinction:  
the extinction of ecological interactions.

Daniel Janzen

## RESUMO

Os mamíferos herbívoros de médio e grande porte estão entre as espécies mais ameaçadas por atividades antrópicas, como a caça e redução das florestas. Além dos impactos diretos destas atividades sobre suas populações, impactos indiretos sobre a vegetação podem também ocorrer, tendo em vista a grande biomassa representada por estes animais e a sua alimentação composta essencialmente de frutos, sementes e folhas. A defaunação destes animais pode afetar a comunidade vegetal por alterar diretamente o sucesso reprodutivo de plantas através de reduções na dispersão, predação de sementes e/ou nos níveis de herbivoria; ou indiretamente, alterando o sucesso reprodutivo de plantas de espécies que sofrem interações com as espécies diretamente afetadas por estes animais. Os objetivos deste estudo foram determinar os efeitos que a defaunação destes mamíferos têm sobre a comunidade vegetal, bem como sobre o sucesso reprodutivo do jerivá (Arecaceae: *Syagrus romanzoffiana*), uma planta zoocórica com semente grande e que, conseqüentemente, deve depender de animais de maior porte para sua dispersão. Com este intuito foram estudados cinco fragmentos de Mata Atlântica de Planalto com diferentes graus de defaunação de mamíferos herbívoros de médio e grande porte, onde experimentos de exclusão destes vertebrados foram implantados. A mortalidade próximo aos co-específicos adultos foi muito intensa, de modo que a defaunação pode afetar o sucesso reprodutivo de jerivá pois reduz as chances de dispersão de suas sementes. Apesar destas reduções, a fauna remanescente foi suficiente para assegurar a dispersão de sementes mesmo nas maiores distâncias amostradas (até 20 m). Os

níveis de herbivoria foram mais intensos em baixa defaunação e entre 5 e 10 m dos adultos. As taxas de crescimento de plantas de jerivá não foram afetadas por sua distância até os adultos ou pelo grau de defaunação. Ao nível da comunidade, fragmentos mais defaunados apresentaram uma densidade de plantas cerca de 90% maior, três vezes mais recrutamento e uma proporção do número de espécie/planta cerca de 53% menor do que fragmentos com baixa defaunação. A mortalidade de plantas foi reduzida em 25% com a exclusão experimental de vertebrados de médio e grande porte, o que deveria ter afetar pelo menos alguns dos demais parâmetros. Assim, a falta de efeitos da exclusão nestes parâmetros deve refletir um tempo de exclusão insuficiente. O acompanhamento dos experimentos de exclusão por longo tempo é necessário para confirmar se as diferenças verificadas entre fragmentos com diferentes graus de defaunação são de fato cabíveis a este fator. No entanto, a coerência com que os diversos parâmetros medidos diferiram entre fragmentos sugere que a defaunação de mamíferos de médio e grande porte afeta fortemente a comunidade de plantas em fragmentos de Mata Atlântica de Planalto.

## ABSTRACT

Medium and large sized herbivorous mammals are negatively affected by anthropic activities such as hunting and habitat reduction. This may have impacts on the vegetation considering the biomass of these animals and their food habits (fruits, seeds, leaves). The defaunation of these animals may directly affect the plant community through a reduction of seed dispersal, seed predation and/or degree of herbivory. The objectives of this study were to determine the effects of defaunation on the plant community, as well as on the reproductive success of the jerivá palm (Arecaceae: *Syagrus romanzoffiana*), a zoochoric plant with large seeds that depend on larger sized animals for seed dispersal. Five forest fragments of the Atlantic forest with different degrees of defaunation of medium and large sized herbivorous mammals were studied and exclusion experiments implemented. The study shows, that defaunation may affect the reproductive success of the jerivá due to a reduction of seed dispersal probability as the mortality close to conspecific adults is very intense. But, despite defaunation may reduce the dispersal chance, it was maintained by the presence of dispersal agents least susceptible to anthropic impacts. The level of herbivory was higher in fragments with a lower defaunation and within a distance between 5 and 10 m from the conspecific adult. The growth rate of jerivá plants were not affected by their distance to adults nor by the degree of defaunation. On the plant community level, more defaunated fragments had an density of plants 63-91,5% higher, three times more recruitment and a rate 'number of species/plant' 53% lower than fragments with a lower defaunation. Mammal exclusion resulted in a decrease of 25% in plant

mortality. The absence of differences in the other parameters measured may reflect the relatively short time period of the exclusion experiment performed. Monitoring the exclusion experiments for a longer time may be essential to reveal if the observed differences between fragments are actually due to the degrees of defaunation. Nevertheless the coherent synchronized behaviour in which several measured parameters differed between forest fragments suggests that defaunation of medium and large sized herbivorous mammals strongly affects the plant community in forest fragments of the Atlantic forest.

## INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica é hoje um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo, restando apenas fragmentos que, juntos, correspondem a 7,6 % de sua cobertura original de mais de 1 milhão de km<sup>2</sup> (Morellato & Haddad 2000). A contínua destruição dessa floresta é uma ameaça direta a todas as suas espécies endêmicas, as quais representam 53% de suas espécies arbóreas, 64% das de palmeiras, 74% das de bromélias, 73 espécies de mamíferos, 160 espécies de aves, além de outras ainda desconhecidas (Quintela 1990 *apud* Cullen Jr. 1997, Costa *et al.* 2000).

Além do efeito direto da perda do habitat (veja MacArthur & Wilson 1967, Diamond 1976, Terborgh & Winter 1980), a fragmentação florestal gera uma série de fatores que dificultam a manutenção de várias espécies animais e vegetais (Lovejoy *et al.* 1986). Alguns destes fatores são: 1) aumento da quantidade de áreas de borda de floresta, alterando a luminosidade, temperatura, umidade, velocidade dos ventos e, conseqüentemente, a composição de espécies (Murcia 1995, Jules 1998); 2) isolamento de populações (Diamond 1976, 1984), 3) invasão de espécies exóticas, levando à extinção de espécies nativas (Soulé *et al.* 1992, Phillips 1997); 4) facilidade de acesso humano às áreas florestadas, tendo como conseqüências o aumento da incidência de incêndios, exploração dos recursos vegetais (p.ex.: extração de madeira) e animais (caça), além de mortalidade destes últimos devido a atropelamentos, no caso de proximidade com estradas (Phillips 1997).

Todos estes fatores levam a reduções nas densidades de várias espécies nativas, cujas populações podem atingir tamanhos abaixo do viável para sua manutenção a médio e longo prazo. Algumas das espécies mais ameaçadas por esse processo são os predadores de topo, os quais necessitam de uma extensa área de forrageio (Crooks 2002), e mamíferos herbívoros de médio e grande porte, ameaçados principalmente pela caça (Bodmer 1995, Cullen Jr. 1997).

Na Mata Atlântica e em outras florestas neotropicais, tais espécies são representadas por queixadas, catetos, antas, veados, pacas e cutias, dentre outros. Essas espécies alimentam-se essencialmente de sementes, frutos e/ou folhas e representam a maior parte da biomassa de mamíferos terrestres em florestas neotropicais (veja Kiltie 1981a, 1981b, Smythe 1989, Bodmer 1989, 1990, 1995, Silva 1994, Emmons 1997, Fragoso 1997). Tendo em vista estes aspectos, é possível que alterações nas densidades destes mamíferos tenham reflexo na comunidade vegetal (Howe 1984, Janzen 1986, Sork 1987, Terborgh 1988, 1990, 1992, Dirzo & Miranda 1990, Wilson 1992, Leight *et al.* 1993, Wright *et al.* 1994, Cullen Jr. 1997, Phillips 1997).

### **Os possíveis efeitos da defaunação na comunidade vegetal**

Janzen (1970) e Connell (1971) propõe que inimigos naturais hospedeiro específicos devem ser importantes na manutenção da alta diversidade em florestas tropicais, já que a mortalidade causada por eles é dependente da distância e/ou da densidade do hospedeiro. Tais fatores impedem que novas plantas cresçam nas proximidades de co-específicos, diminuindo suas densidades

e aumentando o espaçamento entre co-específicos. Isso deixa espaços 'vazios' para que outras espécies venham a se estabelecer, possibilitando que espécies raras tenham um sucesso reprodutivo relativamente maior do que espécies mais abundantes, já que ao serem dispersas suas sementes têm mais chances de escapar das proximidades de um co-específico adulto e, portanto, têm maiores chances de sobreviver. Outro mecanismo que ajudaria a manter a diversidade vegetal é a herbivoria por grandes mamíferos que se alimentam das espécies mais abundantes, abrindo espaço para aquelas menos competitivas (Pacala & Crawley 1992).

Pelo exposto acima, a defaunação de mamíferos de médio e grande porte teria reflexos na comunidade vegetal quando o sucesso reprodutivo ou a distribuição espacial de plantas forem afetados por: 1) reduções nos níveis de dispersão de sementes; 2) reduções nos níveis de herbivoria e/ou predação de sementes e/ou 3) interações (p.ex.: competição) com as espécies de plantas diretamente afetadas por estes animais. No primeiro caso, os frugívoros poderiam aumentar o sucesso reprodutivo de plantas sujeitas a mortalidade por fatores dependentes de densidade ou da distância da planta-mãe (Janzen 1970, Smythe 1989, Fragoso 1997), já que removem as sementes de suas proximidades.

No entanto, a ausência de uma espécie de frugívoro e/ou folívoro não afeta, necessariamente, a espécie consumida (Bond 1998). Em geral, várias espécies animais, principalmente aves e mamíferos, podem consumir uma mesma espécie vegetal, de forma que a ausência de alguma delas pode ser compensada pela presença de outras (Howe 1984). Porém, espécies com grandes sementes, adaptadas a endozoocoria (quando um animal ingere as sementes eliminando-as

posteriormente nas fezes), apresentam uma menor variedade de frugívoros dispersores que aquelas com sementes pequenas, pois, quanto maior a semente a ser ingerida, maior deve ser seu dispersor (Wheelwright 1985, Howe & Westley 1988, Silva & Tabarelli 2000). Portanto, a dispersão de grandes sementes na Mata Atlântica depende de frugívoros de maior porte, como antas, cutias, pacas e grandes aves. Como estes animais são sensíveis à fragmentação e são os preferencialmente caçados por humanos (Bodmer 1995, Cullen Jr. 1997, Chiarello 1999, Silva & Tabarelli 2000), é provável que a dispersão de espécies com grandes sementes e, conseqüentemente, seu sucesso reprodutivo seja prejudicado (Asquith *et al.* 1997).

Por outro lado, estes vertebrados muitas vezes não são legítimos dispersores de sementes, podendo predação parte ou até mesmo todas as grandes sementes que ingerem (Janzen 1981, Kiltie 1981a, Bodmer 1989, 1991). No caso das cutias, por exemplo, as sementes que escapam da predação são apenas aquelas enterradas e não reencontradas posteriormente (Smythe 1989). Portanto, também seria possível que a ausência ou a redução da densidade destes mamíferos implicasse em um acréscimo no sucesso reprodutivo destas plantas (veja De Steven & Putz 1984, Sork 1987). Isto seria esperado se a predação por estes animais for uma importante causa de mortalidade próximo à planta-mãe, de modo que, quando ausentes, o recrutamento e a sobrevivência das plântulas nestes locais sejam possíveis.

Entretanto, ao contrário dos vertebrados, insetos e patógenos apresentam uma alta especificidade em relação ao hospedeiro, sendo, em muitos casos, a principal causa de mortalidade de sementes e plântulas das espécies que

consomem (Augspurger 1984, Fragoso 1997). Devido à heterogeneidade de espécies vegetais nas florestas tropicais, eles têm sua distribuição geralmente concentrada nas imediações de plantas da espécie consumida (Wright 1983, Terborgh & Wright 1994). Deste modo, a mortalidade por insetos e patógenos é geralmente concentrada nas imediações de co-específicos adultos, onde podem matar grande parte ou mesmo todas as suas sementes e/ou plântulas (Augspurger 1984, Howe *et al.* 1985, Smythe 1989, Fragoso 1997). Assim, espécies com grandes sementes podem depender de mamíferos de médio ou grande porte para serem dispersas, ainda que boa parte de suas sementes seja predada durante a ingestão por estes vertebrados (Smythe 1989, Leight *et al.* 1993). Portanto, a determinação dos efeitos da defaunação no sucesso reprodutivo das plantas também depende do entendimento da interação entre a ocorrência ou não de vertebrados frugívoros e os níveis de predação de sementes por insetos e patógenos.

## OBJETIVOS E HIPÓTESES

Este estudo teve como objetivos avaliar os efeitos da defaunação de mamíferos (definida como a extinção contemporânea ou o decréscimo das populações destes animais devido a impactos antrópicos) herbívoros de médio e grande porte sobre a comunidade vegetal.

Dada a grande complexidade deste sistema, este estudo primeiramente avaliou os efeitos da defaunação de mamíferos sobre uma única espécie de planta, investigando cada uma das possibilidades apontadas na Figura 1 (Capítulo 1 e 2). A espécie focada foi a palmeira Jerivá, *Syagrus romanzoffiana*, que por apresentar grandes sementes e depender de animais para sua dispersão foi considerada um bom exemplo de espécie que pode ser afetada pela defaunação de mamíferos herbívoros/frugívoros de médio e grande porte. No entanto, a ausência de dispersores não deve diminuir o sucesso reprodutivo de uma dada espécie, se o recrutamento até a fase adulta for possível nas imediações da planta-mãe (ou seja, os fatores de mortalidade são independentes da distância ou densidade de co-específicos), ou ainda, se tais mamíferos forem os principais responsáveis pela mortalidade nas imediações dos jerivás adultos. As populações de tais espécies de plantas poderiam se manter mesmo em condições de alta defaunação, havendo uma maior agregação de seus indivíduos. Cada uma das hipóteses acima descritas estão esquematizadas na Figura 1.

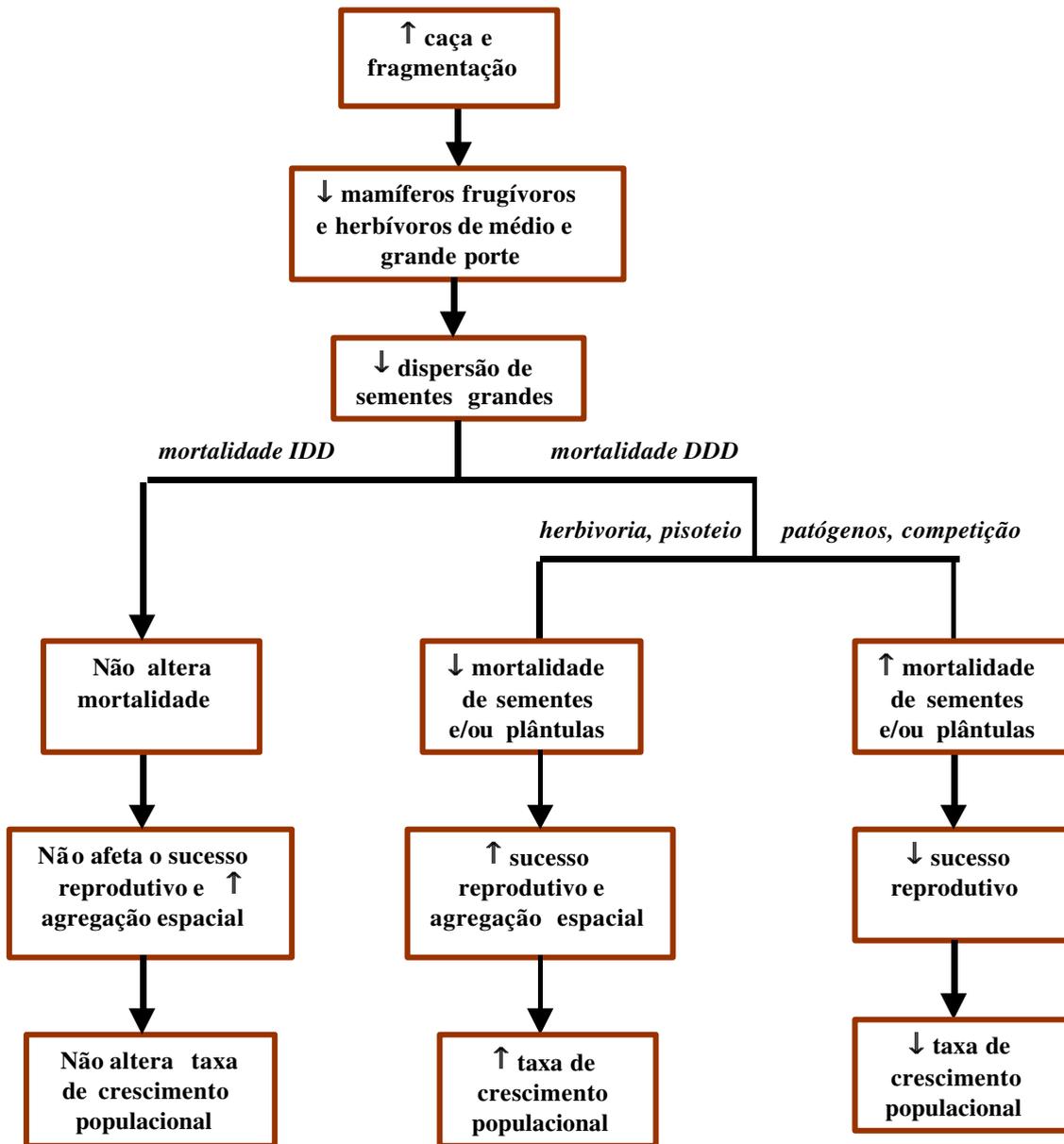


Figura 1 – Efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte em populações de espécies de plantas que dependem prioritariamente destes animais para a dispersão de suas sementes. IDD e DDD são, respectivamente, independente e dependente da densidade de co-específicos e/ou da distância da planta-mãe.

Para qualquer um dos três caminhos possíveis apresentados na Figura 1, haveriam mudanças na abundância e/ou na agregação espacial das espécies com sementes grandes, o que afetaria a distribuição de outras espécies e, finalmente, a diversidade de espécies vegetais da comunidade. Deste modo, o Capítulo 3 investigou os efeitos da defaunação em alguns parâmetros da comunidade vegetal: intensidade de herbivoria, estrutura de altura e crescimento das plantas, recrutamento, mortalidade, densidade de plantas e riqueza de espécies, sendo que as hipóteses testadas encontram-se esquematizadas na Figura 2.

Com o intuito de testar as hipóteses descritas foram estudados cinco fragmentos de Mata Atlântica de Planalto com diferentes graus de defaunação de mamíferos de médio e grande porte (>1 kg), onde experimentos de exclusão destes vertebrados foram implantados.

Dado o objetivo geral descrito acima, os seguintes objetivos específicos foram avaliados:

Capítulo 1 – Os efeitos da defaunação de mamíferos e da distância de co-específicos adultos no destino de sementes de jerivá.

Capítulo 2 – Os efeitos da defaunação de mamíferos na distância de estabelecimento de jerivá e suas conseqüências no desenvolvimento da planta.

Capítulo 3 – Os efeitos da defaunação de mamíferos na comunidade vegetal, mais especificamente, na intensidade de herbivoria, estrutura de altura, crescimento, recrutamento, mortalidade, densidade de plantas e riqueza de espécies.

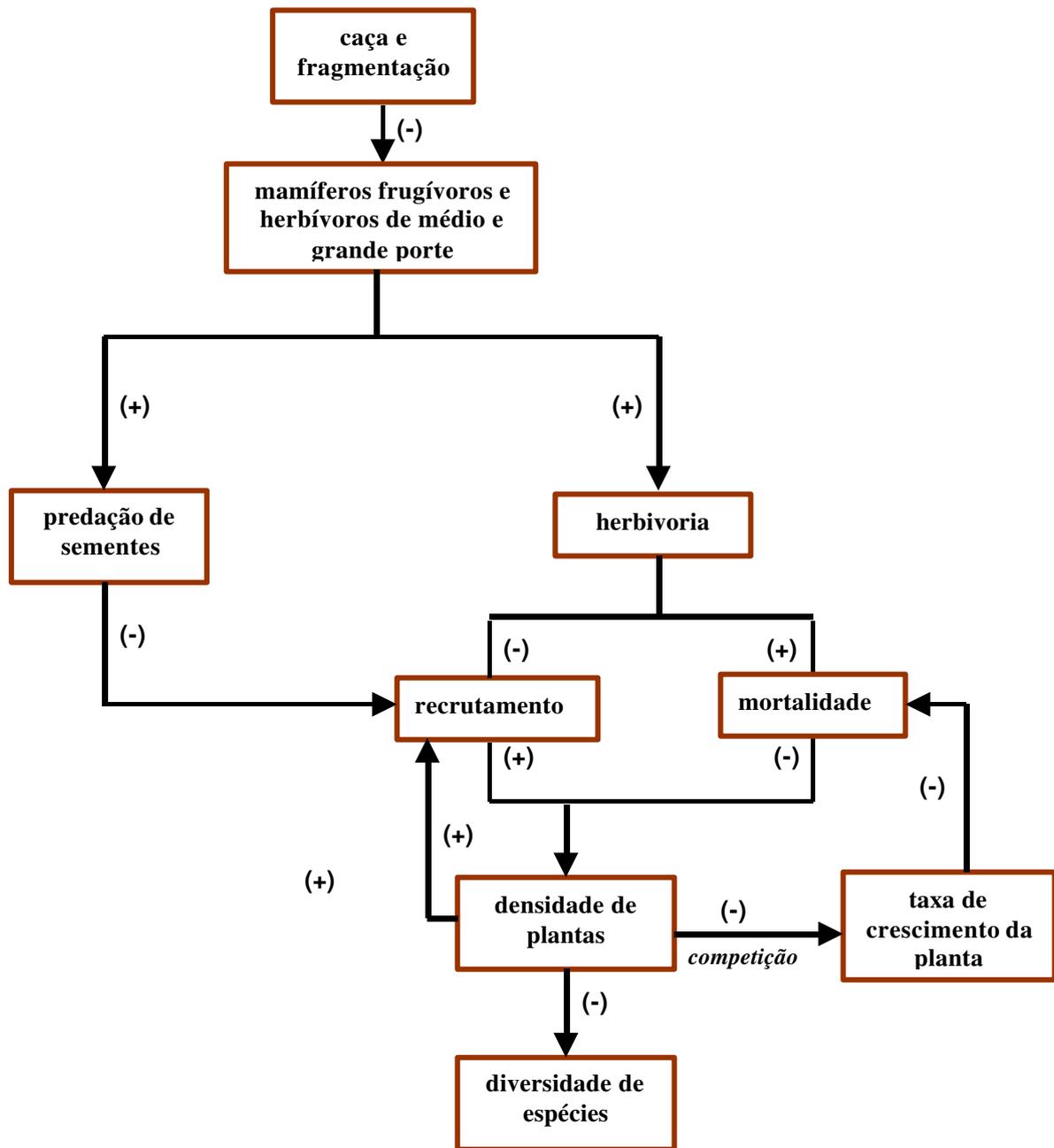


Figura 2 – Efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte sobre a comunidade de espécies de plantas. Estes efeitos podem ser diretos (para espécies cujas populações são controladas pela herbivoria ou predação de sementes efetuadas por estes animais) ou indireto (para espécies cujas populações são afetadas por interações com as espécies afetadas diretamente pela defaunação). Um fator pode afetar o outro na mesma direção em que foi afetado (+) ou em direção oposta (-).

## ÁREAS DE ESTUDO

### a) Características gerais dos fragmentos

Este estudo foi realizado em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua (Veloso *et al.* 1991), também denominados Mata Atlântica de Planalto ou de Interior, localizados no oeste e centro-oeste do estado de São Paulo (Figura 3 e Tabela 1).

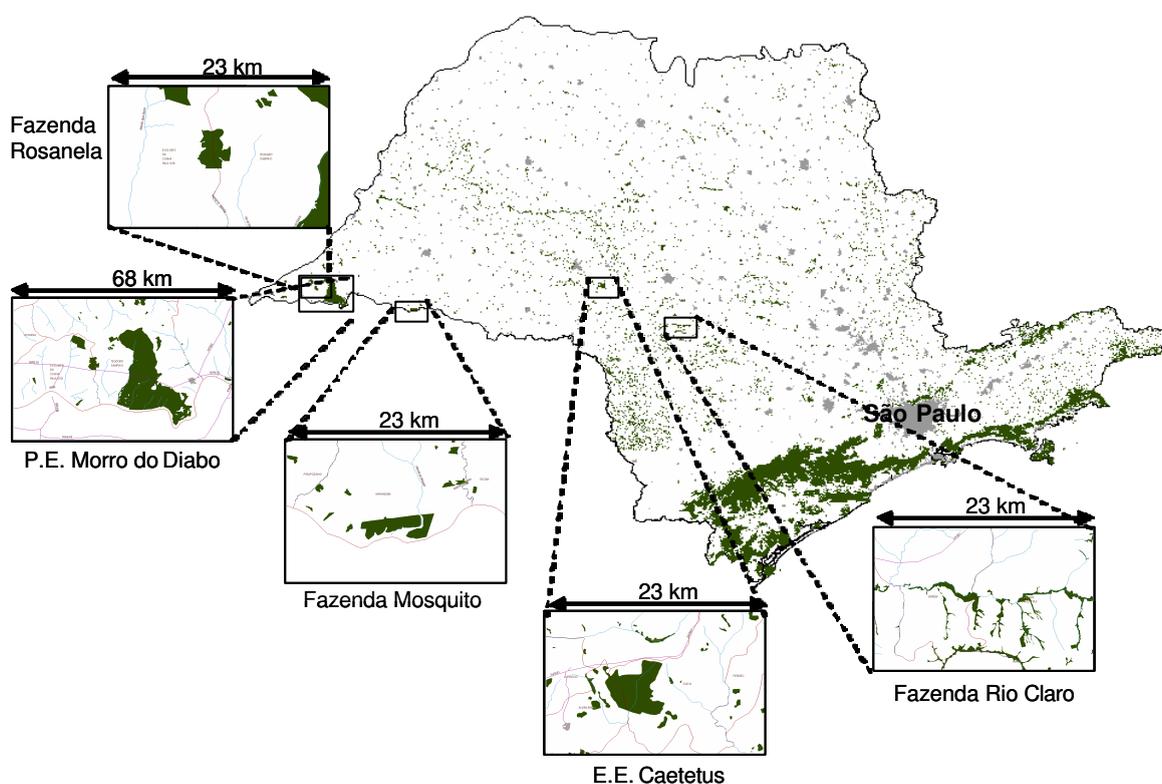


Figura 3 – Mapa dos remanescentes florestais (verde) e áreas urbanas (cinza) do estado de São Paulo com detalhe para os fragmentos florestais estudados (modificado por C. Knogge de Biota/FAPESP 2001, <http://sinbiota.cria.org.br/atlas>).

Tabela 1 – Algumas características dos fragmentos florestais estudados.

	P. E. Morro do Diabo	E.E Caetetus	Fazenda Mosquito	Fazenda Rosanela	Fazenda Rio Claro
Município (coordenadas)	Teodoro Sampaio (22°31`S; 52°10`O)	Gália (22°15`S; 49°30`O)	Narandiba (22°40`S; 51°31`O)	Euclides da Cunha (22°29`S; 52°28`O)	Lençóis Paulista (22°48`S; 48°55`O)
Precipitação anual (mm)	1.200	1.260	1.200	1.200	1.260
Tamanho (ha)	35.000	2.178	2.100	1.958	1.700
Matriz	Pasto	Pasto e café	Pasto	Pasto	<i>Pinus e Eucalyptus</i>
Índice de forma*	2,52	1,62	2,17	2,56	26,18
Intensidade de caça	Fraca	Fraca	Moderada	Forte	Forte

\*  $IF = P / (200 * ((\pi * A)^{0,5}))$ , onde P – perímetro e A – área do fragmento; retirado de Laurance 1991.

#### b) Defaunação de mamíferos em cada fragmento

Cullen Jr. *et al.* (1997) estimaram a densidade e biomassa de algumas espécies de mamíferos de médio e grande porte para os cinco fragmentos em questão. Algumas espécies - antas, veados, queixadas, tatus e quatis - foram mais afetadas pela caça, sendo que suas densidades foram significativa e negativamente correlacionadas com a pressão de caça nos fragmentos (Tabela 2).

Tabela 2 – Biomassa (kg/km<sup>2</sup>) por espécie e total e densidade total (ind./ km<sup>2</sup>) de vertebrados, cuja dieta pode incluir frutos e/ou folhas, em cada fragmento florestal (foram incluídas apenas as espécies amostradas por Cullen Jr. 1997).

Espécies	Fragmento	Morro do Diabo	Caetetus	Mosquito	Rosanela	Rio Claro
<i>Alouatta guariba</i> (bugio)		101,16	3,87	234,50	70,47	105,10
<i>Cebus apella</i> (macaco-prego)		34,26	60,68	28,58	29,48	35,01
<i>Dasyprocta azarae</i> (cutia)		76,11	P	1,10	11,64	2,58
<i>Dasypus novencinctus</i> (tatu)		2,83	83,65	60,07	33,98	P
<i>Leontopithecus chrysopygus</i> (mico-leão)		1,60	1,02	0,15	0,60	2,46
<i>Mazama</i> spp. (veado)		24,54	39,53	38,01	P	P
<i>Nasua nasua</i> (quati)		16,30	15,05	13,20	12,06	20,17
<i>Penelope superciliaris</i> (jacu)*		20,52	5,22	5,67	11,97	4,63
<i>Sciurus aestuans</i> (esquilo)		0,14	4,30	7,67	1,50	1,02
<i>Tapirus terrestris</i> (anta)		61,06	70,00	44,70	0	0
<i>Tayassu pecari</i> (queixada)		219,78	199,52	114,01	0	0
<i>Tayassu tajacu</i> (cateto)		108,30	122,43	15,47	42,21	107,53
Biomassa total		666,60	605,27	563,13	213,91	278,5
(Nº de espécies)		(12)	(12)	(12)	(10)	(10)
Densidade total		99,47	81,19	99,15	58,42	51,17

P – Espécie presente, mas não detectada durante o censo.

\* Biomassa calculada considerando-se um peso de 0,825 kg (para esta espécie Cullen Jr. 1997 apresentou apenas os dados da densidade).

c) *O jerivá* (*Syagrus romanzoffiana*)

Sinonímias botânicas: *Arecastrum romanzoffiana* (Cham.) Becc., *Cocos romanzoffiana* Cham., *Cocos romanzoffiana* var. *plumosa* Berg, *Arecastrum romanzoffianum* var. *genuinum* Becc., *Cocus plumosa* Hook.

O gênero *Syagrus* é endêmico da América do Sul, sendo constituído de 42 espécies e oito híbridos naturais (Noblick 1996). Ocorre desde o leste da Colômbia até a Guiana Francesa, sul do Uruguai e norte da Argentina, com centro de diversidade entre os estados da Bahia e Minas Gerais, Brasil (Noblick 1996). A maioria das espécies é típica de áreas secas, ocorrendo na Caatinga, Cerrado e freqüentemente em solos arenosos ou rochosos. Somente umas poucas espécies crescem em florestas tropicais, nos domínios da Amazônia e da Mata Atlântica (Henderson *et al.* 1995).

*Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, o jerivá, é a espécie com distribuição mais ampla, ocorrendo entre a Bolívia e Bahia até o Uruguai e Argentina (Glassman 1987). É a palmeira mais usada na arborização de cidades em todo o Brasil (Lorenzi 1992), sendo comum também em áreas de pastagem onde suas folhas e frutos servem de alimento para o gado (Bondar 1964). Atinge altura entre 10 e 20 m, com tronco de 30 a 40 cm de diâmetro e folhas de 2 a 3 m de comprimento. A reprodução é sexuada (não há relatos sobre a ocorrência de reprodução vegetativa), sendo que as infrutescências atingem entre 80 e 120 cm de comprimento (Lorenzi 1992) e têm, em média, cerca de 800 frutos (Galetti *et al.* 1992). O desenvolvimento dos frutos leva cerca de 6 meses (Alves-Costa &

Knogge, submetido), o amadurecimento ocorre predominantemente entre fevereiro e agosto e as sementes levam de 3 a 5 meses para germinarem (Lorenzi 1992). Os frutos maduros atingem entre 1,5 e 3,5 cm de comprimento e são alaranjados, com um fino exocarpo e um mesocarpo fibroso e succulento que envolve uma única semente. A semente tem entre 1 e 3 cm e é protegida por um duro endocarpo. O néctar, frutos e sementes de jerivá são explorados por uma larga variedade de animais, sendo uma potencial espécie chave em fragmentos de Mata Atlântica de Planalto (Siqueira 1989, Souza *et al.* 1994, Cullen Jr. 1997, Passos 1997, Olmos *et al.* 1999).

# CAPÍTULO 1

## **Efeitos da defaunação de mamíferos frugívoros e da distância de co-específicos adultos no destino de sementes de Jerivá (Arecaceae: *Syagrus romanzoffiana*)**

### **1.1) Resumo**

A fim de conhecer se a ausência de mamíferos de médio e grande porte afeta a dispersão e o sucesso reprodutivo de plantas com sementes grandes, a palmeira jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) foi estudada em cinco fragmentos com diferentes graus de defaunação destes mamíferos. Treze espécies de vertebrados visitaram palmeiras de jerivá em frutificação, sendo que pelo menos oito foram dispersores. Apenas uma destas espécies foi de pequeno porte, *Sciurus aestuans*, sendo principalmente predador. A probabilidade de encontro e de predação das sementes foi maior nos fragmentos com baixa defaunação, mas foi realizada principalmente por pequenos vertebrados (já que a exclusão experimental de médios e grandes vertebrados não afetou este parâmetro). Após seis meses de exposição, até 20% das sementes que permaneceram a 20 m de um jerivá adulto ainda conservavam o endosperma intacto ou haviam germinado, mas todas aquelas localizadas a 1 m foram atacadas por fungos ou predadas por insetos. A mortalidade de sementes nas imediações de co-específicos adultos foi alta, independentemente do grau de defaunação de mamíferos de médio e grande porte. Estes resultados evidenciam a importância da dispersão para a sobrevivência das sementes de jerivá e confirmam que mamíferos de médio e grande porte foram os principais dispersores, de modo que sua defaunação deve ter implicações na probabilidade de dispersão e, conseqüentemente, no sucesso reprodutivo desta espécie.

## 1.2) Introdução

As florestas tropicais sofrem forte interferência antrópica que resulta na fragmentação e redução deste ecossistema, introdução de espécies exóticas, extração de madeira, atividades de caça, dentre outras, as quais afetam as espécies nativas e, conseqüentemente, as interações entre elas (Janzen 1974, 1987). O mutualismo entre plantas e frugívoros destaca-se como uma das interações que podem ser afetadas (Howe 1984, Santos & Tellería 1994, Bond 1998, Chiarello 1999, Galetti *et al.* 2003), com conseqüências para a dispersão de sementes de algumas espécies adaptadas à zoocoria (Cordeiro & Howe 2001).

A dispersão de sementes pode ser um processo importante no sucesso reprodutivo de uma planta. Sementes e plântulas localizadas nas imediações de co-específicos adultos podem sofrer uma mortalidade desproporcionalmente alta, pela ação de predadores, parasitas e patógenos, cuja distribuição é dependente da densidade de co-específicos e/ou da distância (DDD) de co-específicos adultos (Janzen 1970, Connell 1971, Augspurger 1984). A alta mortalidade nesta região poderia ocorrer ainda devido a outros fatores DDD, como a competição intra-específica e interferência de co-específicos adultos (p.ex. devido à queda de folhas, sombreamento, alelopatia) (Hubbell 1979, Clark & Clark 1984). Além de possibilitar o escape das sementes à mortalidade por estes fatores, a dispersão das sementes possibilita o fluxo gênico, a ampliação da distribuição da planta, a colonização de novos microhabitats (Howe & Smallwood 1982), tendo ainda conseqüências para a manutenção da diversidade tropical (Janzen 1970, Connell 1971, Clark & Clark 1984, Chapman & Chapman 1995).

Espécies de plantas especializadas em poucos dispersores são potencialmente mais vulneráveis à perda destes frugívoros do que aquelas

servidas por uma ampla variedade deles (Howe *et al.* 1985, Bond 1998, Silva & Tabarelli 2000). Uma característica dos frutos que limita a gama de dispersores é o tamanho das sementes. Em geral, quanto maior a semente maior deve ser seu dispersor, de modo que espécies com sementes grandes contam com um menor número de espécies de frugívoros potencialmente capazes de dispersá-las (Wheelwright 1985, Howe & Westley 1988, Jordano 1992). Na Mata Atlântica e em outras florestas neotropicais, várias das espécies preferencialmente caçadas são frugívoros de médio e grande porte, como antas, quatis, veados, cutias e pacas (Cullen Jr. 1997). Portanto, em fragmentos onde suas populações estão reduzidas ou extintas, seja devido à caça, redução de habitat ou outros fatores, a dispersão de espécies com sementes grandes poderia ser prejudicada (Asquith *et al.* 1997, 1999, Cordeiro & Howe 2001).

Por outro lado, estes mamíferos muitas vezes não são legítimos dispersores, predando parte ou até mesmo todas as sementes ingeridas (Janzen 1981, Kiltie 1981a, Bodmer 1989, 1991). No caso das cutias, por exemplo, as sementes que escapam da predação são apenas aquelas enterradas e não reencontradas posteriormente (Smythe 1989). Portanto, também seria possível que a ausência ou a redução da densidade destes mamíferos implicasse em um acréscimo no sucesso reprodutivo de tais plantas (veja De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Dirzo & Miranda 1990). Isto seria esperado se a predação por estes animais for a principal causa de mortalidade nas imediações da planta-mãe, de modo que, quando ausentes, o recrutamento e a sobrevivência das plântulas nestes locais torne-se possível (De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Asquith *et al.* 1997). Mas, neste caso, pode ocorrer ainda, que a mortalidade de sementes e/ou plântulas por pequenos mamíferos, insetos ou patógenos seja intensificada,

compensando a ausência de predação por mamíferos de médio e grande porte (Augspurger 1984, Leigh *et al.* 1993). Como insetos e patógenos freqüentemente completam o seu ciclo de vida nas proximidades do hospedeiro, suas distribuições podem ser altamente concentradas nas imediações de co-específicos adultos, de modo que sejam a principal causa de mortalidade nesta região (Wright 1983, Howe *et al.* 1985, Smythe 1989, Terborgh & Wright 1994, Fragoso 1997). Neste cenário, espécies com grandes sementes podem depender de mamíferos de médio ou grande porte para serem dispersas, ainda que boa parte de suas sementes seja predada por eles (Smythe 1989, Peres *et al.* 1997, Asquith *et al.* 1999).

Este estudo teve por objetivos avaliar os efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte sobre a mortalidade e dispersão de sementes de uma espécie com semente grande. Com este intuito, a palmeira jerivá (*Arecaceae: Syagrus romanzoffiana*) foi estudada em cinco fragmentos com diferentes graus de defaunação destes mamíferos. Esta planta foi escolhida por ser zoocórica, ter grandes sementes (cerca de 2,5 cm de diâmetro) e ocorrer em todas as áreas de estudo. Para se verificar os objetivos propostos, os vertebrados consumidores de jerivá e seu potencial como dispersores e/ou predadores de sementes desta espécie foram determinados. Além disso, os efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte no acúmulo de sementes nas proximidades da planta-mãe e no destino destas sementes foram avaliados, bem como os efeitos da exclusão destes mamíferos, da distância de dispersão e da remoção da polpa do fruto na probabilidade de detecção e predação destas sementes.

### **1.3) Metodologia**

#### *1.3.a) Os consumidores de frutos de jerivá e o destino das sementes*

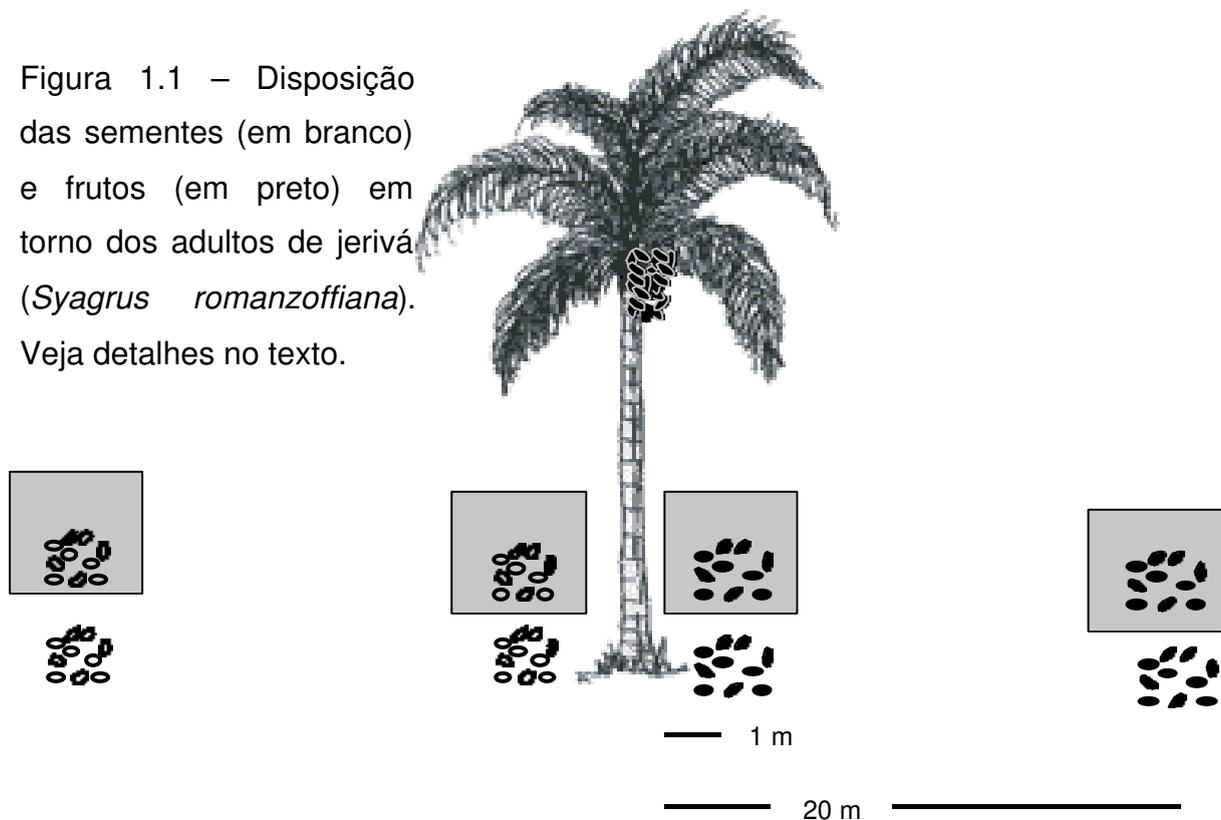
A determinação das espécies que se alimentam de frutos de jerivá foi feita, no campo, por observação direta do animal, de suas fezes e/ou por meio de câmeras fotográficas com infravermelho (sensíveis a alterações de temperatura) montadas perto de jerivás com frutos maduros. O provável destino que cada espécie de consumidor dá às sementes de jerivá foi avaliado através de observações do comportamento de consumo destes frutos em cativeiro e/ou no campo e/ou pelo registro do estado de sementes encontradas nas fezes. De acordo com estas observações, os consumidores de frutos de jerivá foram classificados em uma ou mais das seguintes categorias de tratamento dado às sementes: 'removedores de polpa', se liberavam sementes intactas e livres de polpa a no máximo 2 m da planta-mãe; 'dispersores', se liberavam sementes intactas a mais de 2 m da planta-mãe e 'predadores', se matavam as sementes.

#### *1.3.b) Efeitos da distância de co-específicos adultos, da defaunação de mamíferos e da presença de polpa na probabilidade de encontro ou predação de diásporos de Jerivá*

Em cada fragmento foram localizadas quatro a sete palmeiras com frutos maduros, situadas em locais de dossel contínuo, a pelo menos 40 m do adulto co-específico mais próximo e distanciadas pelo menos 1000 m entre si (esta distância foi estabelecida para minimizar as possibilidades de que um mesmo animal visitasse mais que uma das palmeiras em questão). Para cada uma destas palmeiras, dois agregados de 10 frutos (semente + polpa) e dois agregados de 10 sementes despulpadas foram dispostos a 1 e a 20 m da base do tronco. Um agregado de cada tipo foi protegido por gaiola de exclusão de mamíferos de médio

e grande porte (Fig. 1.1). As sementes e frutos foram marcados em uma das extremidades por um pequeno círculo feito com caneta permanente preta, a fim de que tais diásporos pudessem ser distinguidos daqueles naturalmente caídos. As gaiolas (25 x 25 x 25 cm) tinham quatro pés de 25 cm (usados para fixá-las ao solo) e arestas feitas de vergalhões de aço (7,5 mm de diâmetro). Suas laterais e teto foram cobertas por tela de alambrado com malha de 8 x 12 cm, a fim de permitir o acesso a animais de pequeno porte mas excluir àqueles maiores que 1 kg). A localização de um dos pares de tratamento (frutos com e sem exclusão ou sementes com e sem exclusão) em torno da palmeira em frutificação foi determinada sorteando-se um número entre 1 e 360 graus, sendo que o outro par de tratamentos foi colocado do lado oposto do primeiro (Fig. 1.1). A distância entre agregados dentro de cada par de tratamentos foi de 20 cm.

Figura 1.1 – Disposição das sementes (em branco) e frutos (em preto) em torno dos adultos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*). Veja detalhes no texto.



Devido a dificuldade de se encontrar sementes não predadas, as sementes utilizadas nos experimentos foram fornecidas e despulpadas mecanicamente pelo Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais – IPEF / ESALQ-USP e foram coletadas no município de Piracicaba, SP. Os frutos utilizados foram sempre recém-coletados, maduros e provenientes do próprio fragmento onde o experimento foi montado (sempre que possível) ou de jerivás situados no campus da UNICAMP, Campinas, SP. Frutos cuja polpa exibiu marcas que indicassem a infestação das sementes por insetos foram descartados.

O experimento foi revisitado periodicamente ao longo de 15 dias, sendo que, ao final, o número total de diásporos (sementes ou frutos) removidos ( 50 cm da origem), chupados, desaparecidos ou predados em cada agregado foi determinado. Os fragmentos foram classificados em ‘alta’ ou ‘baixa’ defaunação de acordo com a biomassa e número de espécies de mamíferos de médio e grande porte (> 1 kg) consumidores de jerivá. Estes mamíferos representaram a quase totalidade da biomassa de consumidores de jerivá (veja Tabela 1.3). Morro do Diabo, Caetetus e Mosquito foram agrupados na categoria ‘baixa defaunação’ (549,79 – 645,94 Kg/Km<sup>2</sup> e 10 espécies) e Rio Claro e Rosanela na categoria ‘alta defaunação’ (200,44 – 272,85 Kg/Km<sup>2</sup>, 8 espécies; veja Tabela 2 e 1.3).

Como não houve normalidade e nem homogeneidade de variâncias, os efeitos da exclusão de vertebrados, da presença da polpa do fruto, da distância dos diásporos até a palmeira em frutificação e da defaunação de mamíferos consumidores de médio e grande porte foram testados através de modelos log-lineares (Sokal & Rohlf 1995) utilizando-se o programa SYSTAT 9.0 (Wilkinson 1998). O modelo inicial foi dado por:  $F_d = BF*DD + P*DD + D*DD + E*DD +$

$BF \cdot E \cdot DD + P \cdot D \cdot DD$ , onde Fd – frequência dos diásporos, BF – biomassa de frugívoros (alta ou baixa), DD – destino do diásporo (intacto ou não intacto), P – presença de polpa (com ou sem), D – distância da palmeira em frutificação (1 m ou 20 m da base do tronco) e E – exclusão de mamíferos de médio e grande porte (controle ou exclusão). Este modelo foi testado tanto para a frequência de diásporos encontrados por consumidores (inclui aqueles removidos, desaparecidos, chupados e/ou com sementes predadas), quanto para a frequência de diásporos predados (inclui diásporos desaparecidos ou predados). Para se determinar quais interações afetaram o modelo significativamente, o modelo inicial foi comparado ao modelo sem a interação de interesse (Sokal & Rohlf 1995). Como foram realizadas seis comparações entre modelos aplicou-se correção de Bonferroni, de modo que as interações foram consideradas significativas para  $p < 0,008$  (Sokal & Rohlf 1995).

A fim de conhecer os efeitos de fatores de mortalidade de longo prazo, em Rio Claro e Morro do Diabo, as sementes que permaneceram nos agregados após seis meses do início do experimento foram abertas e a situação do endosperma e causa de mortalidade foram determinadas. Endospermas intactos ou sementes germinadas foram classificados como 'viáveis', aqueles em decomposição como atacados por 'patógenos', sendo que a predação por 'insetos' ou 'vertebrados' foi verificada em função das marcas deixadas no endocarpo. A comparação do efeito da distância da palmeira em frutificação (1 ou 20 m) na frequência de cada tipo de dano foi feita através de teste de qui-quadrado (Zar 1996).

### *1.3.c) Destino das sementes na ausência de dispersores*

Caso a defaunação de frugívoros de médio e grande porte signifique uma redução na probabilidade de dispersão de sementes de jerivá, espera-se que em fragmentos mais defaunados haja um maior acúmulo de sementes nas proximidades da planta-mãe (Wright & Duber 2001). A fim de verificar esta hipótese, em todos os fragmentos foram selecionados entre cinco e seis jerivás adultos, distanciados no mínimo 1.000 m entre si e pelo menos 10 m de outros co-específicos adultos. Para minimizar os efeitos da localização e do tamanho da palmeira na produção de sementes, foram utilizadas apenas palmeiras no interior da floresta, com DAP a partir de 19 cm e pelo menos seis eventos reprodutivos anteriores (inferidos pela presença de infrutescências secas). Abaixo da copa de cada uma destas palmeiras foi demarcada uma parcela de 1 x 0,5 m, localizada a 1m da base do tronco, sendo que sua direção em torno do tronco (0 – 360 graus) foi determinada por sorteio. Todas as sementes que se encontravam dentro dos limites da parcela foram coletadas, o que foi possível removendo-se o solo até uma profundidade entre 8 e 10 cm. O solo foi peneirado e o número total de sementes foi determinado, com exceção daquelas em avançado estágio de decomposição (facilmente quebradas com os dedos).

A fim de determinar se a defaunação de médios e grandes frugívoros afeta o destino das sementes que permanecem nas cercanias de co-específicos adultos, entre 50 e 100 sementes foram aleatoriamente separadas do total de sementes mencionadas no parágrafo anterior. Cada semente foi cuidadosamente vistoriada e categorizada segundo o seu estado: 'viáveis' (endosperma intacto), 'predadas' (endocarpo danificado e endosperma ausente) ou atacadas por

'patógenos' (endocarpo intacto mas endosperma em decomposição). A categoria 'predadas' foi subdividida de acordo com os agentes predadores observados. Para se identificar os insetos predadores, várias sementes foram levadas ao laboratório e observadas até a saída de larvas ou adultos. Outros predadores foram observados diretamente durante as visitas de campo, sendo que as sementes manipuladas por eles foram coletadas para sua caracterização. A proporção de sementes 'viáveis' pode estar subestimada em relação às demais categorias de destino das sementes, porque o tempo de permanência nesta categoria (até cinco meses, Lorenzi 1992) é inferior ao tempo de permanência nas demais (mais de três anos, obs. pessoal). No entanto, supondo-se que a velocidade de degradação é similar entre fragmentos, a comparação desta categoria entre fragmentos e graus de defaunação é válida.

Para verificar se a densidade de sementes e a freqüência relativa de sementes em cada categoria de destino foram afetadas pela defaunação de frugívoros, foi aplicada uma ANOVA hierárquica, onde fragmentos foram aninhados dentro do grau de defaunação. A fim de obedecer às premissas para testes paramétricos, as variáveis dependentes foram transformadas em logaritmo da densidade de sementes e arcoseno da raiz quadrada da proporção de sementes na categoria de destino em questão (Zar 1996). Teste de Tukey para amostras desiguais foi aplicado quando houve diferenças significativas entre fragmentos. Nos casos em que não foi possível a aplicação de teste paramétrico, a comparação do grau de defaunação foi feita através de Mann-Whitney. Quando o grau de defaunação não foi significativo aplicou-se Kruskal-Wallis para

comparação entre fragmentos. Neste caso, testes *a posteriori* não foram aplicados devido a grande quantidade de pares possíveis de combinações. Os dados foram graficados como frequências relativas médias  $\pm$  95% IC (nos casos em que houve transformação, estes parâmetros foram calculados aplicando-se o inverso da transformação em questão, Sokal & Rohlf 1995). As análises foram realizadas através do programa STATISTICA 5.5.

### **1.3) Resultados**

#### *1.3.a) Os consumidores de frutos de jerivá e o destino das sementes*

Após 480 horas de monitoramento de jerivás em frutificação com o uso de câmeras 'trap' foram registradas nove espécies de vertebrados terrestres visitando estas palmeiras (Tabela 1.1). Através de observação direta, do encontro de sementes nas fezes e/ou de marcas deixadas nas sementes, mais outras quatro espécies foram identificadas como consumidoras destes frutos (Tabela 1.1).

Para quase todas as espécies foi possível confirmar o consumo de frutos de jerivá e seu comportamento através de observações em campo e/ou em cativeiro (Tabela 1.2). Tais observações indicaram que das treze espécies de vertebrados que visitaram jerivás em frutificação, pelo menos oito foram potenciais dispersoras (capazes de defecar sementes intactas e/ou removê-las para mais de 2 m de distância de jerivás adultos). Apenas uma destas espécies foi de pequeno porte, *Sciurus aestuans*, que, juntamente com *Dasyprocta azarae* foram principalmente predadores, mas como estocaram as sementes foram também incluídas como potenciais dispersores. Os jacus foram a única espécie de ave registrada como

Tabela 1.1 –Espécies de vertebrados identificadas como consumidores de frutos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) nas áreas de estudo. O consumo de frutos de jerivá foi visto no campo (V) ou inferido por meio de fotografias (F), marcas deixadas nos diásporos (M) ou do encontro de sementes nas fezes (Fz).

Espécie	Morro	Caetetus	Mosquito	Rosanela	R. Claro
<i>Agouti paca</i> (paca)		F			
<i>Alouatta guariba</i> (bugio)					V / Fz
<i>Cebus apella</i> (macaco-prego)		V			
<i>Dasyprocta azarae</i> (cutia)			F		
<i>Dasyplus novencinctus</i> (tatu-galinha)				F	
<i>Leontopithecus chrysopygus</i> (mico-leão-preto)	V / M				V
<i>Nasua nasua</i> (quati)		F / V / Fz			F
<i>Penelope superciliares</i> (jacu)		F / Fz		F	Fz
<i>Sciurus aestuans</i> (esquilo)	M	V / M	M	M	M
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (tapiti)				F	
<i>Tapirus terrestris</i> (anta)	F / Fz	F / Fz	Fz		
<i>Tayassu pecari</i> (queixada)	F				
<i>Tayassu tajacu</i> (cateto)		F / V	Fz*		F

\* Amostra de fezes de uma das duas espécies de *Tayassu*.

Tabela 1.2 – Comportamento de alguns vertebrados consumidores de frutos de jerivá, observados em cativeiro (C) e/ou em liberdade (L), quanto ao consumo da polpa, ingestão das sementes (trituradas ou inteiras) e o destino que dão às sementes: predação (P), dispersão (D) ou remoção da polpa (R).

Espécie	Local de obs.	Polpa	Semente		Destino
			Triturada	Inteira	
<i>Agouti paca</i> (paca)	C	x	x		P / R*
<i>Alouatta guariba</i> (bugio)	L	x		x	D
<i>Cebus apella</i> (macaco-prego)	L	x			R
<i>Dasyprocta azarae</i> (cutia)	C	x	x		P / D**
<i>Dasypus novencinctus</i> (tatu-galinha)	-	?	?	?	?
<i>Leontopithecus chrysopygus</i> (mico-leão)	L	x			R
<i>Nasua nasua</i> (quati)	L	x		x	D
<i>Penelope superciliaris</i> (jacu)	C / L	x		x	R / D
<i>Sciurus aestuans</i> (esquilo)	L		x		P / D**
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (tapiti)	-	?	?	?	?
<i>Tapirus terrestris</i> (anta)	C	x	x	x	D / P
<i>Tayassu pecari</i> (queixada)	C	x	x		D***
<i>Tayassu tajacu</i> (cateto)	C	x			D***

? Espécies cujo comportamento de consumo não foi observado.

\* Em cativeiro as sementes sempre foram predadas. No campo, entretanto, sucessivas fotos de um mesmo animal evidenciaram frutos onde houve apenas remoção da polpa.

\*\* Estocadores de sementes e, portanto, possíveis dispersores caso pelo menos parte destas sementes não venham a ser resgatadas.

\*\*\* Podem dispersar as sementes a pequenas distâncias (cerca de 5 m) já que enquanto se deslocam mascam a polpa liberando as sementes.

consumidora de jerivás nas áreas de estudo. Em cativeiro não ingeriram as sementes, mas no campo foram encontradas fezes com sementes intactas, evidenciando seu papel como dispersores. O consumo de frutos de jerivá por duas das espécies registradas pelas câmeras ‘trap’, *Dasypus novencinctus* e *Sylvilagus brasiliensis*, não pôde ser confirmado já que não foram observadas no campo ou em cativeiro. Mas ambos podem, eventualmente, incluir frutos em sua dieta (Redford 1985, Silva Jr. & Dellias 1973, Mikita 1999) sendo que foram, mais provavelmente, apenas removedores de polpa. *Mazama* não foi registrada consumindo jerivá no campo, mas o fato de incluírem frutos na dieta e de terem consumido frutos de jerivá em cativeiro fundamentou sua inclusão na fauna de consumidores de jerivá. Assim, os fragmentos foram agrupados em alta ou baixa defaunação baseado na biomassa de consumidores de jerivá apresentada na Tabela 2 (pacas e tapitis não foram incluídos pois não há dados sobre suas biomassas nas áreas de estudo). A inclusão ou não dos não-dispersores, da única espécie de ave (*P. superciliaris*) ou da única espécie de pequeno vertebrado (*Sciurus aestuans*) não alterou essa classificação (Tabela 1.3).

Tabela 1.3 – Biomassa (kg/km<sup>2</sup>) de vertebrados consumidores de frutos de jerivá em cada fragmento florestal (dados retirados de Cullen Jr. 1997).

Espécies	Fragmento	Morro do Diabo	Caetetus	Mosquito	Rosanela	Rio Claro
Apenas dispersores		627,91	459,92	474,33	149,85	241,03
Apenas mamíferos		646,08	600,05	557,46	201,94	273,87
Apenas mamíferos de médio e grande porte		645,94	595,75	549,79	200,44	272,85
Total		666,60	605,27	563,13	213,91	278,50

*1.4.b) Efeito da distância de co-específicos adultos, da defaunação de mamíferos frugívoros e da presença de polpa na mortalidade de sementes de jerivá*

Após 15 dias de exposição, 80% dos diásporos puderam ser reencontrados, sendo que 55,3% permaneceram intocados. Insetos foram observados em 7,6% dos diásporos (uso da polpa: 0,4% + predação da semente: 7,2%) e vertebrados em, pelo menos, 28,4% (uso da polpa: 18,1% + predação de sementes: 10,3%). Tanto a probabilidade de encontro dos diásporos (isso inclui chupados, removidos, desaparecidos e/ou predados) quanto a probabilidade de predação (inclui diásporos predados + desaparecidos) foi maior para sementes envoltas em polpa (Fig. 1.2 a; DD x P - encontro:  $\chi^2 = 431,95$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ; predação:  $\chi^2 = 81,36$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ) e em fragmentos com maior biomassa de mamíferos frugívoros (Fig. 1.2 b; DD x BF - encontro:  $\chi^2 = 79,10$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ; predação:  $\chi^2 = 29,36$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ). A influência da distância de co-específicos adultos na probabilidade de encontro dos diásporos dependeu da presença ou não de polpa (DD x D x P:  $\chi^2 = 18,01$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ). Diásporos sem polpa foram mais freqüentemente encontrados a 1 m de jerivás adultos mas, na presença de polpa, a probabilidade de encontro foi maior para diásporos dispostos a 20 m dos adultos (Fig. 1.2 a). Por outro lado, a freqüência de predação das sementes foi mais alta a 1 m de co-específicos adultos, independentemente da presença ou não de polpa (DD x D:  $\chi^2 = 23,09$ ; g.l.= 1;  $p < 0,0001$ ; DD x D x P:  $\chi^2 = 0,27$ ; g.l.= 1;  $p = 0,60$ ). A exclusão de vertebrados de médio e grande porte não afetou a probabilidade de encontro dos diásporos ou de predação das sementes, nem mesmo nos fragmentos onde estes vertebrados foram mais abundantes (Fig. 1.2 b; DD x E - encontro:  $\chi^2 = 0,12$ ; g.l. = 1;  $p = 0,73$ ; predação:

$\chi^2 = 1,10$ ; g.l. = 1;  $p = 0,30$  e DD x E x BF - encontro:  $\chi^2 = 3,05$ ; g.l. = 1;  $p = 0,08$ ; predação:  $\chi^2 = 0,12$ ; g.l. = 1;  $p = 0,73$ ).

Em dois dos fragmentos, Morro do Diabo e Rio Claro, a situação das sementes não removidas foi determinada após seis meses da montagem do experimento. A maior parte destas sementes (entre 88 – 95%, respectivamente para Rio Claro e Morro do Diabo) sucumbiu devido à ação de patógenos ou insetos (Fig. 1.3). Em ambos os casos, sementes viáveis foram encontradas apenas nos agregados dispostos a 20 m de jerivás adultos (Fig. 1.3). Entretanto, a razão pela qual parte das sementes colocadas a 20 m escapou da mortalidade variou entre fragmentos. Na Rio Claro, o distanciamento das sementes em relação aos jerivás adultos permitiu o escape das sementes à mortalidade por patógenos ( $\chi^2_C = 5,20$ ; g.l.=1;  $p = 0,02$ ), sendo que a frequência de predação de sementes por insetos não foi afetada pela distância ( $\chi^2_C = 0$ ; g.l.=1;  $p = 0,97$ ; Fig. 1.3 b).

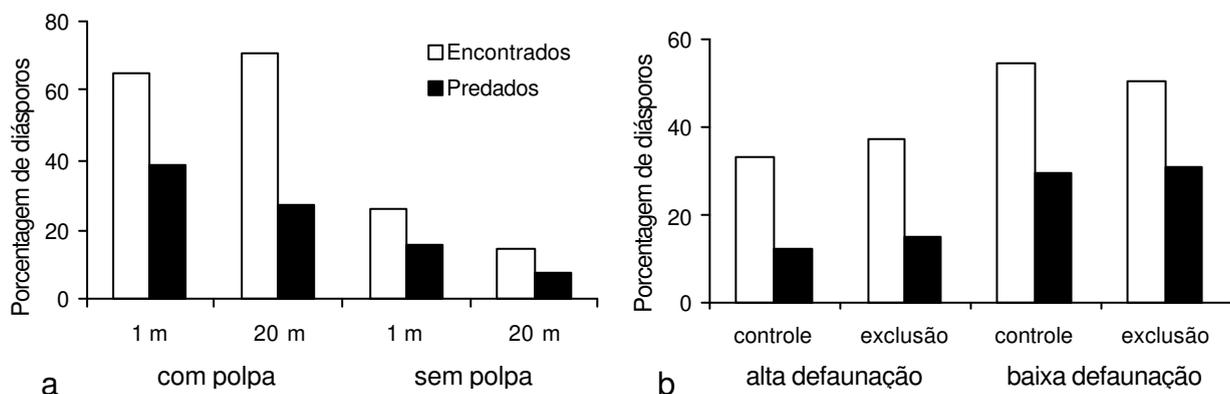


Figura 1.2 – Porcentagem de diásporos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) encontrados ou predados a) com ou sem polpa localizadas a 1 ou 20 m de co-específicos adultos e b) em parcelas controle ou de exclusão de vertebrados em alta e baixa defaunação de mamíferos frugívoros. Total de diásporos = 2.100.

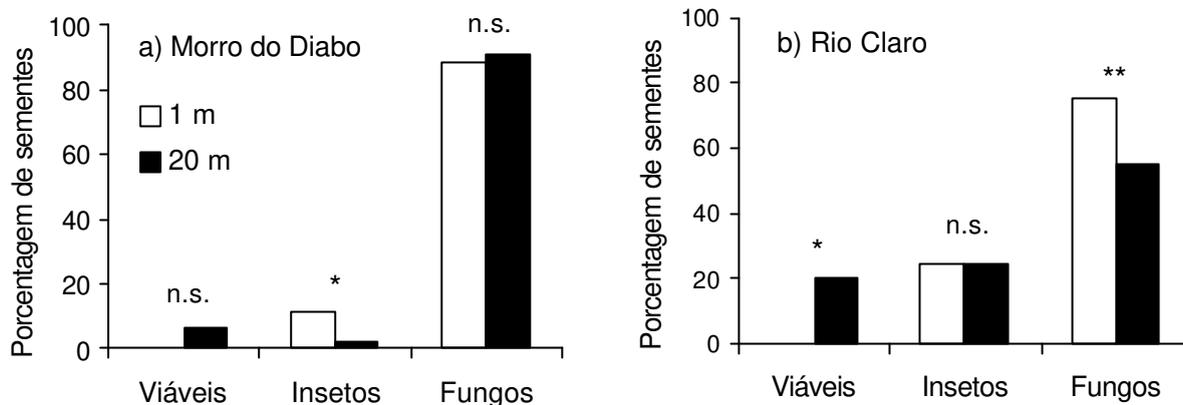
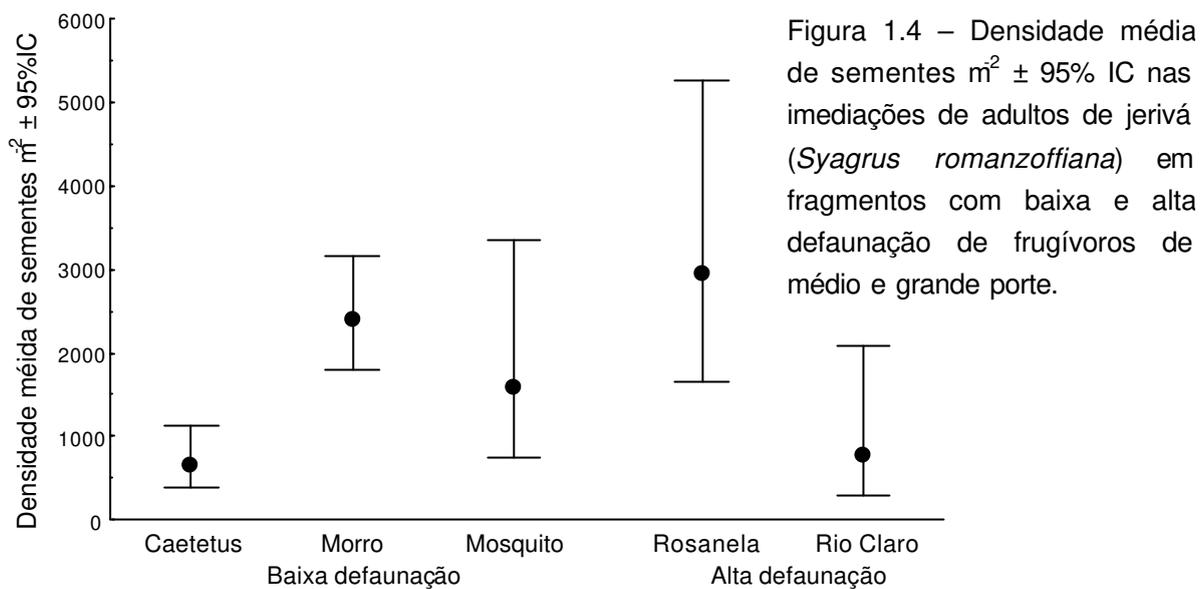


Figura 1.3 – Destino das sementes não-removidas após 6 meses do início do experimento, a 1 e a 20 m de adulto de *Syagrus romanzoffiana*, no a) Morro do Diabo:  $N_{1m}=36$ ;  $N_{20m}=92$  e b) Rio Claro:  $N_{1m}=57$ ;  $N_{20m}=69$  sementes. \*  $p < 0,05$  \*\*  $p < 0,001$  n.s.: não significativo.

Entretanto, no Morro do Diabo, os patógenos foram responsáveis pela mortalidade da quase totalidade das sementes (90%), independentemente da distância até palmeiras adultas ( $\chi^2_C = 0,18$ ; g.l.=1;  $p = 0,67$ ). Neste fragmento, o distanciamento das sementes em relação aos co-específicos adultos possibilitou o escape das sementes à predação por insetos ( $\chi^2_C = 4,63$ ; g.l.=1;  $p = 0,03$ ; Fig. 1.3 a).

#### 1.4.c) Destino das sementes de jerivá nas proximidades de co-específicos adultos

A densidade de sementes nas imediações de co-específicos adultos diferiu significativamente entre alguns fragmentos mas não esteve relacionada ao grau de defaunação destes (Tabela 1.3 a). Morro do Diabo e Rosanela tiveram densidades significativamente maiores que Caetetus e Rio Claro. Mosquito teve valores intermediários e não diferiu significativamente de nenhum dos demais locais (Fig. 1.4).

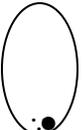


As sementes de jerivá que sucumbiram devido à predação por insetos e vertebrados foram categorizadas em seis diferentes grupos, de acordo com as marcas deixadas pelos predadores no endocarpo da semente (Tabela 1.4). Os coleópteros, *Revena rubiginosa* e *Pachymerus cardo*, deixaram marcas inequívocas, categorizadas como padrão ‘furo médio’ e ‘furo grande’, respectivamente (Tabela 1.4). Já o padrão ‘furo pequeno’ foi produzido por pequenas formigas e bruquídeos, sendo possível que estes e outros insetos também sejam responsáveis por parte da predação das sementes categorizadas como ‘furo no poro germinativo’. Esta categoria foi a menos informativa, pois pode ainda ser o resultado de germinação ou da degradação natural do poro germinativo (Tabela 1.4). O roedor *Sciurus aestuans* deixou dois diferentes tipos de marcas, intituladas como ‘triângulo’ e ‘fenda’, feitas para a remoção de sementes e larvas, respectivamente (Tabela 1.4). *Sciurus* foi observado predando tanto sementes de frutos retirados diretamente do cacho (predação pré-dispersão.

Tabela 1.3 – Resultados dos testes estatísticos contrastando a densidade de sementes e a proporção de sementes nas diferentes categorias de destino entre graus de defaunação e entre os cinco fragmentos estudados (veja texto para mais detalhes).

Resultados da ANOVA hierárquica				
Variáveis Dependentes -	Efeitos	F	G.L.	P
a) Densidade de sementes m <sup>-2</sup> (log)	Defaunação	0,23	1	0,636
	Fragmento (defaunação)	10,09	4	<0,001
b) Predadas por <i>Revena rubiginosa</i> (arcoseno da raiz)	Defaunação	0,078	1	0,783
	Fragmento (defaunação)	0,998	3	0,407
c) Predadas por <i>Pachymerus cardo</i> (arcoseno da raiz)	Defaunação	0,02	1	0,892
	Fragmento (defaunação)	11,32	3	<0,001
Resultados dos testes não paramétricos (Mann-Whitney: U, Kruskal-Wallis: H)				
Variáveis Dependentes -	Efeitos	U	G.L.	P
Proporção de sementes:		H		
d) Viáveis	Defaunação	126,0	1	0,43
	Fragmento	1,0	4	0,92
e) Patógenos (vazias)	Defaunação	128,5	1	0,56
	Fragmento	15,7	4	0,0035
f) Efetivamente predadas por <i>Sciurus</i>	Defaunação	112,0	1	0,27
	Fragmento	17,6	4	0,0015
g) Potencialmente predadas por <i>Sciurus</i>	Defaunação	98,0	1	0,12
	Fragmento	21,7	4	0,0002

Tabela 1.4 – Predadores de sementes de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) e as marcas deixadas no endocarpo da semente.

Tipo de marca no endocarpo / predador		Descrição das marcas	Fase da infestação e biologia do predador
Furo pequeno / Pequenos bruquídeos ou formigas		Adultos entram na semente deixando um ou mais pequenos orifícios (<1 mm de diâmetro) e resíduos da escavação no lado externo do endocarpo.	Pós-dispersão. As marcas foram feitas pelos adultos ao entrar nas sementes. Geralmente não foram eles os predadores das sementes, já que suas marcas quase sempre apareceram combinadas com marcas de saída de <i>Revena</i> .
Furo médio / <i>Revena rubiginosa</i> (Curculionidae)		Orifício único (≈ 2 mm de diâmetro) localizado no terço superior da semente, por onde a larva sai após o amadurecimento do fruto.	Pré-dispersão. A infestação ocorreu cerca de 60 dias após o fim da floração (Alves-Costa & Knogge, submetido). Parece ser um predador específico para sementes de <i>S. romanzoffiana</i> .
Furo grande / <i>Pachymerus cardo</i> (Bruchidae)		Orifício único (≈3 mm de diâmetro) localizado no terço superior do endocarpo, por onde o adulto sai.	Principalmente pós-dispersão. Preferem as sementes despulpadas e predam sementes de várias outras espécies (Fragoso 1997, Silvius & Fragoso 2002).
Fenda / <i>Sciurus aestuans</i> para sementes já infestadas por <i>Revena rubiginosa</i>		Fenda (≈ 1,1 x 0,3 cm). Padrão semelhante, porém mais curto e com maior abertura é feito por outros roedores (não observado neste estudo).	Pré-dispersão. Realizado por <i>Sciurus</i> para remover larva de <i>Revena</i> que já havia predado o endosperma.
Triângulo / <i>Sciurus aestuans</i>		Triângulo (≈ 0,9 x 1 x 1 cm) com um dos vértices coincidindo com o poro germinativo.	Pré ou pós-dispersão. Realizado por <i>Sciurus</i> para remoção do endosperma da semente.
Furo no poro germinativo / insetos?		Orifício (≈ 2 mm) no poro germinativo.	Pós-dispersão: provavelmente realizado por insetos, mas também pela germinação ou degradação natural do opérculo.

quanto sementes caídas no solo, envoltas ou não por polpa (predação pós-dispersão). Os esquilos nunca aproveitaram a polpa, descartando-a antes de predarem ou estocarem as sementes.

O potencial de predação de sementes por *Sciurus* (dado pelo somatório dos padrões 'Triângulo' e 'Fenda', Tabela 1.4) diferiu entre fragmentos, mas isso não esteve relacionado ao grau de defaunação de médios e grandes frugívoros (Tabela 1.3 g). Em Rio Claro, Caetetus e Mosquito, o potencial de predação por *Sciurus* variou entre 34,4 e 50,4% das sementes, mas, nos dois fragmentos restantes não chegou a 8% das sementes (Fig. 1.5). A predação efetivamente realizada por *Sciurus* (padrão 'Triângulo'; Tabela 1.4) seguiu a mesma tendência, mas foi bem mais reduzida, atingindo um máximo de 28,7% na Mosquito (Fig. 1.5).

A freqüência de sementes mortas em cada uma das demais categorias de destino também não foi associada ao grau de defaunação e, no caso da predação pelo Curculionídeo *Revena rubiginosa* (categorias 'Furo médio' e 'Fenda'; veja detalhes na Tabela 1.4), também não diferiu significativamente entre fragmentos (Tabela 1.3, Fig. 1.5). *Revena* foi o principal predador de sementes de jerivás em todos os fragmentos, atingindo, em média, entre 42,7 e 58,6% das sementes (Fig. 1.5). No caso do bruquídeo *Pachymerus cardo*, a maior freqüência de predação ocorreu no Morro do Diabo e Rosanela, 10,3% e 7% das sementes, sendo que nos demais fragmentos não chegou a 2% das sementes (Fig. 1.5).

A mortalidade por patógenos também diferiu entre fragmentos (Tabela 1.3e). Ela foi ausente na Mosquito e Rosanela, mas atingiu entre 19 e 7% das sementes nos demais fragmentos (Fig. 1.5). Apesar da freqüência das principais causas de mortalidade, com exceção de *Revena*, variarem significativamente

entre fragmentos, a proporção de sementes viáveis nas imediações de jerivás adultos foi estatisticamente similar, variando entre 0,5 e 3,5% (Tabela 1.3 d; Fig. 1.5).

Marcas associadas à pequenos bruquídeos e formigas também foram observados em parte das sementes (Tabela 1.4). No entanto, a maioria das sementes com este tipo de marca (74% de 61 sementes) tinha também marca feita por larvas de *Revena*. Como a infestação por *Revena* é anterior, é provável que o padrão 'Furo pequeno' tenha sido realizado principalmente por formigas predadoras das larvas e não das sementes. Como estamos interessados em fontes de mortalidade das sementes, a freqüência deste tipo de marca só foi computada quando ocorreu em sementes sem outras marcas. Isto foi bastante raro, ocorrendo em apenas cerca de 2% das sementes de Caetetus e Rio Claro (Fig. 1.5). O padrão 'Furo no poro germinativo' também pode estar associado a insetos, mas pode ainda ser o resultado da degradação natural do opérculo ou até mesmo de germinação (Tabela 1.4). Como 80% das sementes com outras marcas de predação também apresentaram furo no poro germinativo, este padrão deve ser mais provavelmente o resultado da degradação natural do opérculo.

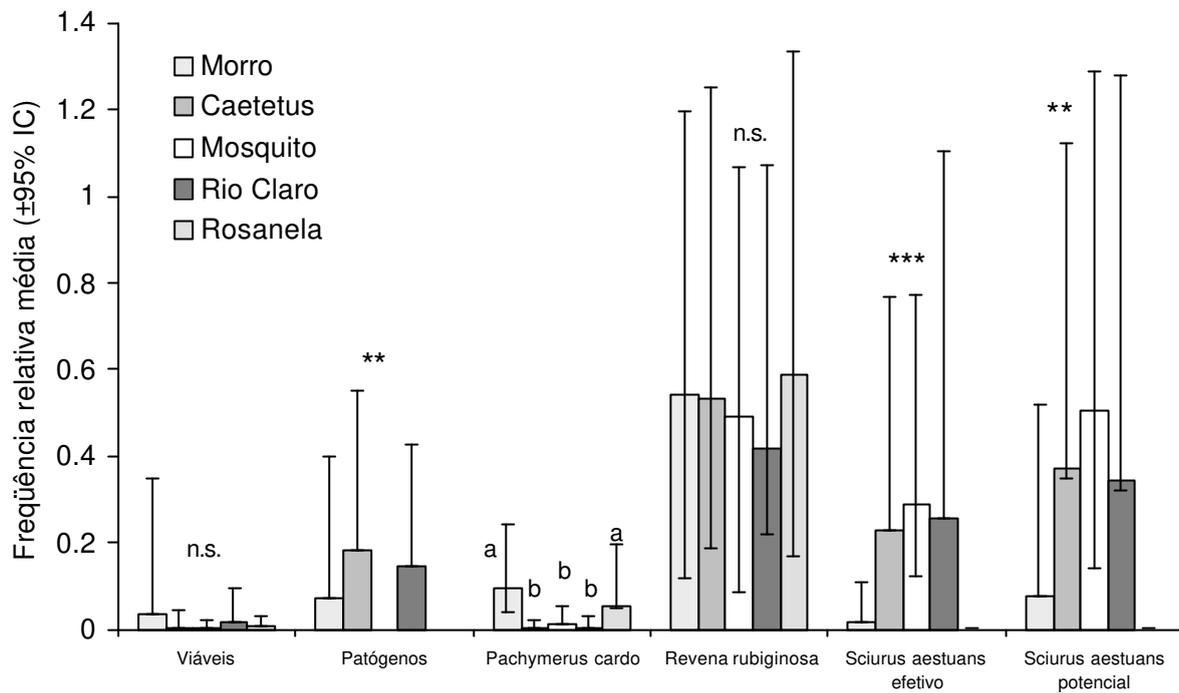


Figura 1.5 – Frequência média relativa ( $\pm$  95% IC) de categorias de destino das sementes coletadas abaixo de palmeiras adultas de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) em cada um dos fragmentos estudados. A categoria ‘*Sciurus aestuans* potencial’ inclui ‘*Sciurus aestuans* efetivo’. Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) são indicadas por diferentes letras dentro de cada categoria. Nos casos onde não foi possível aplicação de teste paramétrico não foram feitas análises *a posteriori* (veja detalhes no texto). \*\*  $p < 0,005$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; n.s.: não significativo.

#### 1.4) Discussão

A maior parte das espécies consumidoras de frutos de jerivá foi mamíferos de médio e grande porte. Apesar disso, a exclusão destes animais não afetou a probabilidade de encontro e predação de diásporos de jerivá. Além disso, a densidade de sementes acumuladas nas imediações de jerivás adultos e a proporção de sementes viáveis também não foram afetadas pelo grau de

defaunação do fragmento. Estes resultados sugerem que nem a mortalidade das sementes de jerivá e nem a sua remoção são afetadas pela presença de médios e grandes frugívoros. Apesar disso, a probabilidade de encontro e predação dos diásporos foi maior nos fragmentos com as maiores biomassas destes animais. Uma possível explicação é que em tais fragmentos, a biomassa de pequenos mamíferos também seja maior. Wright e Duber (2001), estudando a palmeira *Attalea butyraceae* no Panamá, verificaram que nos fragmentos onde a intensidade de caça foi menor a predação das sementes por roedores foi mais freqüente. No presente estudo, *Sciurus aestuans* foi o principal vertebrado responsável pela predação de sementes de jerivás coletadas nas imediações de jerivás adultos. A densidade destes animais variou muito entre fragmentos (Tabela 2), mas, alcançou os maiores valores em dois dos três fragmentos menos defaunados. No entanto, como a mortalidade de sementes nas imediações dos adultos foi extremamente alta, independentemente do grau de defaunação, e como *Sciurus* foram principalmente predadores destas sementes, a presença de médios e grandes vertebrados pode ser essencial para assegurar a dispersão e, conseqüentemente, aumentar a sobrevivência das sementes.

Diásporos com polpa foram três vezes mais encontrados pela fauna consumidora, o que poderia ocorrer apenas pelo fato de interessarem tanto às espécies consumidoras de polpa quanto às predadoras de sementes. Entretanto, a probabilidade de predação duplicou quando as sementes foram envoltas pela polpa do fruto, indicando que mesmo os predadores utilizam-se de características da polpa (odor e/ou cor) para localizarem as sementes. A importância da polpa na detecção dos diásporos fica ainda mais clara pelo fato de que mesmo os

diásporos mais distantes dos adultos foram encontrados quando envoltos por polpa, enquanto que diásporos sem polpa tiveram uma probabilidade de encontro 63% menor a 20 m do que a 1 m dos adultos. Cutias e esquilos sempre removeram a polpa de jervá antes de estocar as sementes (obs. pessoal), o que deve contribuir para que elas não sejam encontradas por outros predadores.

Entretanto, a probabilidade de predação das sementes foi maior nas cercanias de jervás adultos, independentemente de estarem ou não envoltas por polpa. Por que a probabilidade de encontro das sementes com polpa não dependeu da distância, mas a probabilidade de predação sim? Isto pode refletir um maior grau de especialização da dieta dos vertebrados predadores de sementes em relação aos consumidores de polpa. Os predadores devem ser principalmente roedores que, ainda que temporariamente, podem concentrar suas atividades nas imediações dos jervás em frutificação. Segundo Paschoal e Galetti (1995), quase 40% da dieta de *Sciurus aestuans* é compreendida por sementes de jervá, sendo que em certas épocas do ano tal recurso chega a atingir 90% da dieta.

O grau de especificidade alimentar é um dos fatores que interfere na resposta do consumidor à densidade ou distância de co-específicos, de modo que poderia ser um dos responsáveis pelas variações, entre fragmentos, da resposta de insetos e patógenos com relação à distância de jervás adultos. Em Rio Claro, por exemplo, a mortalidade por insetos não dependeu da distância, já no Morro do Diabo sim (Fig. 1.5). A distribuição espacial do hospedeiro e a mobilidade do consumidor também podem ser importantes. Quando os adultos de uma espécie ocorrem em agregados, a probabilidade de mortalidade de suas sementes e

plântulas pode não mais depender da distância dos co-específicos adultos (Peres *et al.* 1997, Bustamante & Simonetti 2000). Assim, as variações observadas devem ser cabíveis a combinações entre a distribuição espacial do hospedeiro e características inerentes à espécie consumidora, como sua capacidade de deslocamento, especificidade alimentar e duração do ciclo de vida.

Os dispersores diminuíram a probabilidade de mortalidade das sementes de jerivá tanto por efetuarem sua dispersão para longe de co-específicos adultos quanto por removerem a polpa. No entanto, a remoção da polpa isoladamente foi responsável por um decréscimo relativamente maior na probabilidade de predação das sementes (entre 2 e 3 vezes) do que sua remoção das proximidades dos adultos (entre 1,5 e 2 vezes). Isso sugere que apenas a presença de frugívoros removedores de polpa (deixam as sementes limpas logo abaixo da copa) já é suficiente para um significativo aumento na sobrevivência destas sementes. No entanto, isso pode não ser verdade, já que estes animais não removem a polpa por completo (neste estudo a remoção foi feita mecanicamente, de modo que a polpa foi completamente eliminada). Silvius & Fragoso (2002), observaram que a remoção parcial da polpa pode aumentar a probabilidade de infestação por *Pachymerus cardo*. Além disso, após seis meses nenhuma das sementes dispostas experimentalmente a 1 m de jerivás em frutificação sobreviveu. Isso ressalta a importância da presença de animais que removem as sementes para fora das imediações de co-específicos adultos.

Vários trabalhos têm demonstrado uma alta mortalidade de sementes nas proximidades de co-específicos adultos, de forma a haver pouco ou nenhum recrutamento de co-específicos nesta região (Augspurger 1984, Clark & Clark

1984, Howe *et al.* 1985, Schupp 1988). Entretanto, há também muitas espécies onde a mortalidade de sementes não é dependente da densidade ou distância de co-específicos adultos, colocando em dúvida a efetividade do modelo de Janzen-Connell em explicar a manutenção da diversidade de plantas em florestas tropicais (DeSteven & Putz 1984, Condit *et al.* 1992). No entanto, a ocorrência de espécies que respondem ao modelo, ainda que poucas, justifica uma atenção especial do ponto de vista conservacionista, já que tais espécies podem ser mais vulneráveis a colapsos no processo de dispersão. Este é o caso principalmente das espécies zoocóricas e com grandes sementes, uma vez que a dispersão de suas sementes pode estar associada à ocorrência de dispersores de maior porte (Silva & Tabarelli 2000).

*Sciurus aestuans* é uma espécie de pequeno porte, pouco sensível à caça e à fragmentação (Chiarello 2000, Cullen Jr. 1997), capaz de limpar a polpa e remover as sementes de jerivá das imediações dos adultos. Este roedor foi um dos principais dispersores de sementes das palmeiras *Bactris acanthocarpa* e *Attalea oleifera* em fragmentos de Mata Atlântica do nordeste, onde a maioria dos frugívoros de médio e grande porte foram extintos ou escassos (Silva & Tabarelli 2001, Sávio Pimentel & Tabarelli 2004). No caso de *A. oleifera*, a predação das sementes por *S. aestuans* só foi observada quando já não haviam mais frutos frescos (Sávio Pimentel & Tabarelli 2004). No atual estudo, entretanto, este roedor nunca foi observado consumindo a polpa de jerivá e, em alguns fragmentos, mesmo na época do pico de amadurecimento, nenhuma palmeira foi vista com frutos maduros já que os esquilos os predavam ainda verdes. Assim, a efetividade desta espécie como dispersora de sementes de jerivá e sua possível importância

na manutenção da dispersão em casos de extrema defaunação de médios e grandes vertebrados não é clara.

Apesar de todas as sementes colocadas a 1 m de jerivás adultos terem morrido após seis meses, uma pequena proporção das sementes naturalmente acumuladas abaixo de co-específicos adultos foi viável (0,4 – 5%). Esta proporção não diferiu significativamente entre os fragmentos, embora as causas de mortalidade e sua intensidade tenham diferido (Tabela 1.3). Isso ocorreu porque quando a mortalidade por um determinado fator foi rara, ela foi compensada por um outro ou mais fatores. O nível de mortalidade causado por cada agente dependeu da seqüência temporal com que acessaram as sementes. *Revena* foi a primeira espécie a acessar este recurso, geralmente seguida por *Sciurus*, depois *Pachymerus*, formigas e pequenos bruquídeos e, finalmente, patógenos. *Revena* predou cerca de 50% dos frutos. Depois foi a vez de *Sciurus* que potencialmente poderia preda até os outros 50%, mas como várias das sementes que consumiram já estavam infestadas por *Revena*, seu potencial efetivo caiu para um máximo de 29% (Fig. 1.3). Como os níveis de mortalidade causados pelos primeiros agentes podem ser muito altos, eles podem limitar a quantidade de sementes viáveis disponíveis e, conseqüentemente, os níveis de mortalidade causados pelos agentes posteriores. No Morro do Diabo e na Rosanela, por exemplo, a predação de sementes de jerivá por *Sciurus* foi quase ausente (0 – 2%) contrastando com os altos níveis observados nos demais fragmentos (17 – 29%). Exatamente naqueles dois locais, a predação de sementes por *Pachymerus cardo* foi muito maior que nos demais (7–10% x 0,7–1,9%). Wright e Duber (2001) também observaram que nos fragmentos onde a predação de sementes de

*Attalea butyraceae* por roedores foi menor, houve um aumento da predação por bruquídeos, sendo *P. cardo* um dos predadores. Leigh *et al.* (1993) encontraram uma situação semelhante para a mortalidade de sementes de *Scheelea zonensis* em Barro Colorado e ilhas do entorno. Em quatro, das cinco ilhas estudadas, a porcentagem de sementes viáveis foi baixa (1,5 – 4,4%) mesmo com fortes variações na porcentagem de sementes predadas por mamíferos (2,9 – 92,5%). Isto ocorreu porque em baixos níveis de predação por mamíferos a mortalidade foi compensada por bruquídeos e patógenos. Assim, mesmo que os mamíferos de médio e grande porte fossem importantes predadores de jerivá, sua ausência não significaria, necessariamente, uma redução na mortalidade de sementes desta palmeira, uma vez que pequenos roedores, insetos e patógenos podem compensá-la. Outros estudos de espécies com grandes sementes em florestas neotropicais também evidenciaram intensa mortalidade (até 99,96% das sementes) nas imediações de co-específicos adultos (De Steven & Putz 1984, Piñero *et al.* 1984, Howe *et al.* 1985, Sork 1987). Mas em alguns casos houve pouca ou nenhuma infestação por insetos, sendo que a probabilidade de predação por mamíferos foi a principal causa de mortalidade. Nestas circunstâncias, a defaunação destes mamíferos significou um aumento no sucesso reprodutivo de plantas da espécie em questão.

Desta forma, a defaunação de frugívoros de médio e grande porte pode ou não reduzir o sucesso reprodutivo de uma determinada espécie de planta. Uma redução pode ser esperada como conseqüência da defaunação destes frugívoros quando: a) estes animais não forem as principais causas de mortalidade de sementes e plântulas, b) a dispersão das sementes para longe de co-específicos

adultos reduzir a probabilidade de mortalidade e c) a probabilidade de dispersão das sementes estiver associada à densidade destes frugívoros. O atual estudo evidenciou uma intensa mortalidade de sementes de jervá nas cercanias de co-específicos adultos, independentemente da defaunação de mamíferos de médio e grande porte. Como vários destes animais foram dispersores de jervá e como a dispersão aumentou as chances de sobrevivência das sementes, é provável que a ausência ou a redução das populações destes frugívoros tenha implicações no sucesso reprodutivo desta espécie. Portanto, resta-nos saber se a probabilidade de dispersão das sementes de jervá está associada à defaunação de frugívoros de médio e grande porte e se a maior mortalidade associada a pequenas distâncias de co-específicos adultos também é verificada após a fase de semente. Tais questões serão abordadas no próximo capítulo.

## **CAPÍTULO 2:**

### **Os efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na distância de estabelecimento de jerivá (*Arecaceae: Syagrus romanzoffiana*) e suas conseqüências no desenvolvimento destas plantas.**

#### **2.1) Resumo**

Para determinar se a dispersão de sementes é importante para a sobrevivência de plantas de jerivá, verificou-se se a distância destas plantas em relação aos adultos afeta o seu desenvolvimento, suas taxas de crescimento ou seus níveis de herbivoria. Além disso, foram avaliados também os efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte nas chances de dispersão a diferentes distâncias dos adultos de jerivás em cinco fragmentos florestais com diferentes graus de defaunação. Nos fragmentos mais defaunados, as plântulas tiveram sua distribuição concentrada nas imediações dos adultos, mas a mortalidade nesta região foi tão alta que jerivás em estádios mais avançados nunca foram encontrados. As taxas de crescimento de jerivás não foram afetadas pela distância dos adultos ou pelo grau de defaunação. Em baixa defaunação níveis mais intensos de herbivoria foram mais freqüentes e concentraram-se entre 5 e 10 m dos adultos. Enquanto isso, pequenos níveis de herbivoria foram mais freqüentes em alta defaunação e concentraram-se nas proximidades dos adultos (até 5 m). A defaunação pode afetar o sucesso reprodutivo de jerivá devido a reduções nas chances de dispersão de suas sementes, uma vez que a mortalidade próximo aos co-específicos adultos foi muito intensa. Apesar da defaunação ter reduzido as chances de dispersão, a presença de dispersores menos suscetíveis a impactos antrópicos foi suficiente para garanti-la.

## 2.2) Introdução

Um dos problemas associados à conservação de habitats fragmentados é a manutenção das interações ecológicas (ex. polinização, dispersão de sementes, ciclagem de nutrientes), uma vez que a fragmentação leva à alterações na composição de espécies e, conseqüentemente, nas interações entre elas (Janzen 1974, 1987, Murcia 1995, Bond 1998). Um dos processos que podem ser ameaçados é a dispersão de sementes (Santos & Tellería 1994, Silva & Tabarelli 2000, Galetti *et al.* 2003). Através da dispersão uma espécie vegetal pode expandir sua área de ocorrência, colonizar bordas e clareiras dando continuidade ao processo sucessional e garantir o fluxo gênico entre fragmentos (Howe & Smallwood 1982). Em várias espécies de árvores tropicais, a mortalidade dependente de densidade e/ou distância (DDD) - causada pela competição intra-específica, infecção por patógenos, predação de sementes ou plântulas - atinge em maior intensidade a prole que permaneceu nas imediações da planta-mãe (Augspurger 1983, 1984, Clark & Clark 1984, Howe *et al.* 1985, Howe 1990, Schupp 1992). Quando essa mortalidade é muito intensa, a dispersão das sementes pode ser fundamental para assegurar a manutenção populacional da espécie em questão.

Entretanto, a ausência de uma espécie frugívora não implica, necessariamente, em variações significativas na dispersão de sementes da espécie consumida. Em geral, várias espécies animais podem efetuar a dispersão das sementes de uma determinada espécie de planta, de forma que a ausência de algumas delas pode ser compensada pela presença de outras (Bond 1998). Porém, a dispersão de espécies com sementes grandes está geralmente

associada com animais de maior porte, de modo que apresentam uma menor variedade de dispersores que aquelas com sementes pequenas (Wheelwright 1985, Janzen & Martin 1982, Janzen 1986, Jordano 1992).

Na Mata Atlântica e outras florestas neotropicais, alguns dos potenciais dispersores de espécies com grandes sementes são representados por espécies de mamíferos de médio e grande porte, como antas, veados, catetos, queixadas, cutias e pacas. Como estas espécies são sensíveis à redução de habitat e estão entre as preferencialmente caçadas (Cullen Jr. 1997, Bodmer 1995, Chiarello 1999), é provável que a dispersão de espécies com grandes sementes e, conseqüentemente, seu sucesso reprodutivo sejam prejudicados (Asquith et al. 1997, Silva & Tabarelli 2000). No entanto, parte da dieta destas espécies é também composta por folhas, de modo que podem ser uma das causas de redução nas taxas de crescimento das plantas e na sua probabilidade de atingir estádios mais avançados de desenvolvimento. Desta forma, para entender o efeito destes frugívoros/herbívoros no sucesso reprodutivo das plantas, é necessário avaliar tanto seus efeitos devido à dispersão das sementes quanto devido aos danos que podem causar às plantas.

Deste modo, os objetivos deste estudo foram responder às seguintes questões: 1) a defaunação de mamíferos herbívoros/frugívoros de médio e grande porte afeta a distância de plantas de jerivá em relação ao adulto mais próximo?, 2) o desenvolvimento de jerivá até estádios mais avançados varia em função de sua distância até co-específicos adultos e/ou devido ao grau de defaunação de mamíferos? e 3) As taxas de crescimento e/ou a herbivoria de jerivá são afetadas pelo grau de defaunação de mamíferos ou pela distância até co-específicos

adultos? Para responder a estas perguntas, a palmeira jerivá (Arecaceae: *Syagrus romanzoffiana*) foi usada como modelo. O jerivá é comum em várias formações vegetais, com ampla distribuição na região centro-oeste, sul e sudeste do Brasil (Bernacci 2001). Esta planta foi escolhida por ocorrer em todos os fragmentos estudados e possuir sementes relativamente grandes (cerca de 2,5 x 1,4 cm).

### **2.3) Metodologia**

*2.3.a) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros nas distâncias de estabelecimento de jerivás em relação aos adultos e suas implicações no desenvolvimento da planta*

Os procedimentos a seguir foram realizados para a verificação das seguintes hipóteses: a) a distância dos jerivás até o co-específico adulto mais próximo é maior em condições de baixa defaunação de mamíferos e b) o distanciamento de co-específicos adultos é necessário para que plantas de jerivás atinjam estádios ontogenéticos mais avançados. Para isso foram estudados jerivás em cinco fragmentos de Mata Atlântica de Planalto (Fig. 1). Os fragmentos estudados foram agrupados em duas categorias de graus de defaunação, de acordo com a biomassa e número de espécies de mamíferos herbívoros de médio e grande porte (Tabela 2). Segundo este critério, Morro do Diabo, Caetetus e Mosquito foram classificados como 'baixa defaunação' e Rio Claro e Rosanela como 'alta defaunação'.

Em cada fragmento foram selecionados entre três e seis adultos de jerivá com um DAP de no mínimo 19 cm, localizados no interior do fragmento (em áreas

de dossel contínuo) e distanciados pelo menos 40 m de outros adultos e 1.000 m entre si. Plantas de jerivá encontradas dentro de um raio de 20 m de cada um destes adultos foram marcadas com placas numeradas, sendo que as seguintes variáveis foram determinadas: número de folhas (distinguindo-se entre vivas e mortas, inteiras e pinatisssectas), comprimento da maior folha, diâmetro basal do caule e distância até o jerivá adulto mais próximo. Para se calcular essa distância, a partir de cada adulto foram estendidos 20 m de trena para o norte e outros 20 m para o sul. Para cada jerivá medido foi registrado o ângulo  $\alpha$  (medido por meio de uma bússola) e a coordenada X, conforme ilustrado na Figura 2.1. A distância (D) entre o jerivá e seu co-específico adulto mais próximo foi estimada segundo a fórmula:  $D = X / \cos \alpha$ .

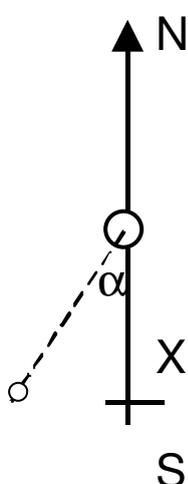


Figura 2.1 – Procedimento para estimar as distâncias de cada jerivá até o co-específico adulto mais próximo. Círculo maior: jerivá adulto; círculo menor: jerivá mapeado; X: medida (em metros) que corresponde à distância do jerivá adulto até o ponto de interseção entre a trena (reta N-S) e uma reta, com origem na planta mapeada, que faz ângulo de 90 graus com a trena;  $\alpha$  - ângulo entre a reta N-S e a reta que vai da planta adulta até a planta mapeada.

Com base nas medidas realizadas, os jerivás foram classificados em cinco estádios ontogenéticos (de acordo com Bernacci 2001): plântula (indivíduos com apenas 1 folha), juvenil 1 (mais de 1 folha, todas inteiras, e diâmetro até 7 cm), juvenil 2 (mais de 1 folha, pelo menos 1 pinatisssecta, e diâmetro até 7 cm), imaturo

(diâmetro entre 7 e 18 cm) e virgem (diâmetro > 18 cm, nunca reproduziu). Bernacci (2001) classificou as plântulas como aqueles indivíduos contendo apenas folhas inteiras e estreitas (< 2 cm de largura). No entanto, acompanhando plantas nascidas em casa de vegetação, ele observou que a estrutura de ligação entre elas e as sementes se deteriorava por ocasião da produção da segunda folha inteira (eófilo). Este critério foi utilizado para a classificação das plântulas no atual estudo, uma vez que a largura do eófilo não foi medida.

Além das categorias de estádios ontogenéticos, as plantas foram agrupadas em quatro classes de distância até o co-específico adulto mais próximo: 0 - 2 m, 2 - 5 m, 5 - 10 m e 10 - 20 m. A primeira classe vai até a distância máxima atingida pela maioria das sementes de jerivá na ausência de dispersores (obs. pessoal). A ocorrência de plantas nas classes seguintes depende de características do dispersor e do efeito de fatores de mortalidade DDD. Para cada classe de distância foi calculada a densidade de plantas em cada estágio ontogenético. Isso foi feito dividindo-se o número de plantas de um dado estágio ontogenético pela área amostrada na classe de distância em questão.

Para se testar as hipóteses propostas foi realizada uma ANOVA de três fatores: classe de distância, estágio ontogenético e grau de defaunação, onde a variável dependente foi a densidade de plantas. A fim de atender os requisitos para testes paramétricos, esta variável foi log-transformada (Zar 1996). Em caso de significância foi utilizado teste de Tukey *a posteriori* para amostras desiguais. As diferenças foram consideradas significativas para  $p < 0,05$  considerando-se hipóteses unicaudais. Os dados foram graficados como médias  $\pm$  95% IC,

aplicando-se o antilog para cada um destes parâmetros (Sokal & Rohlf 1995). Os testes foram feitos através do programa STATISTICA 5.5.

### *2.3.b) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nas taxas de crescimento de jerivás*

As hipóteses testadas foram que: a) as taxas de crescimento de jerivá são menores nas cercanias de co-específicos adultos, já que a intensidade de competição intra-específica, pisoteio por vertebrados, ataque de patógenos e herbivoria devem ser maiores nesta região; e b) se mamíferos de médio e grande porte afetam o crescimento desta palmeira, seja por herbivoria ou pisoteio, as taxas de crescimento devem ser menores em condições de baixa defaunação.

Após 12 meses, cada uma das plantas mapeadas no item anterior foi novamente medida. Para cada planta, calculou-se a taxa de crescimento do comprimento da maior folha. Este parâmetro foi escolhido, por ser o que mais variou no intervalo de tempo considerado, comparativamente ao diâmetro e altura do caule.

Como a variável 'taxa de crescimento' não pôde ser normalizada e nem homogeneizada, mesmo após transformações, optou-se por análises não paramétricas. O efeito das classes de distância nas taxas de crescimento foi avaliado por teste de Kruskal-Wallis (Zar 1996). O efeito do grau de defaunação nesta mesma variável foi avaliado por Mann-Whitney (Zar 1996). As classes de distância e os graus de defaunação foram categorizados como no item anterior. Para ambos os testes as diferenças foram consideradas significativas para  $p < 0,05$  para hipóteses unicaudais.

### *2.3.c) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nos níveis de herbivoria em jerivás*

Os níveis de herbivoria, definido como a porcentagem de área foliar perdida, foram estimados para cada um dos jerivás medidos no item anterior. Esta estimativa foi feita visualmente classificando-se cada folha em uma das cinco categorias: 1: 0-6%, 2: >6-12%, 3: >12-25%, 4: >25-50% e 5: >50-100% (100%: quando apenas o pecíolo ou a nervura foliar permaneceram) de área foliar perdida (Dirzo & Domingues 1995). Para cada indivíduo foi calculado o nível médio de herbivoria. Como as classes abrangidas por cada categoria têm tamanhos distintos, o valor médio de cada classe foi usado para o cálculo da porcentagem média de área foliar perdida por cada indivíduo. Isto foi feito para que as diferentes categorias não contribuíssem com o mesmo peso, o que ocorreria se a média fosse aplicada aos valores atribuídos a cada categoria. Após calculada a média, as porcentagens foram novamente classificadas segundo as cinco categorias de danos foliares.

As hipóteses testadas foram que: a) a porcentagem de área foliar perdida varia inversamente com a distância dos co-específicos em relação à jerivás adultos e que b) é maior em fragmentos com baixa defaunação de mamíferos herbívoros. Tais hipóteses foram testadas através de modelos log-lineares, onde o modelo inicial foi  $F_j = NH*CD + NH*GD + NH*CD*GD$ , sendo  $F_j$  – a frequência de jerivás,  $NH$  – níveis de herbivoria,  $CD$  – classes de distância e  $GD$  – o grau de defaunação de mamíferos. As classes de distância e graus de defaunação foram categorizados como no item 2.3.a. A significância de cada interação foi verificada pela diferença nos valores de LR (Likelihood-Ratio)  $\chi^2$  e dos graus de liberdade

entre o modelo sem a interação de interesse e o modelo inicial (Sokal & Rohlf 1995). O primeiro modelo a ser comparado com o inicial excluiu a interação de três fatores. Modelos com a exclusão das demais interações só foram comparados com o inicial no caso da remoção da interação de três fatores não afetar o modelo, ou seja, não ser significativa. Quando mais de uma comparação entre modelos foi necessária, usou-se correção de Bonferroni para ajustar o valor de p, de modo que a probabilidade de cometer um erro tipo I não excedesse 5% (Sokal & Rohlf 1995).

## **2.4) Resultados**

### *2.4.a) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros nas distâncias de estabelecimento de jervás em relação aos adultos e suas implicações no desenvolvimento da planta*

A densidade de jervás dependeu da interação entre a classe de distância e o grau de defaunação de mamíferos (Tabela 2.1). Nos locais com baixa defaunação, a densidade de indivíduos não diferiu entre as diferentes classes de distância (Fig. 2.1 a). Porém, em condições de alta defaunação, as plantas se acumularam nas imediações dos jervás adultos, atingindo densidades significativamente maiores que para distâncias acima de 5 m (Tukey *a posteriori* - alta defaunação: 0-2 > 5-10 m;  $p = 0,03$  e 0-2 > 10-20 m;  $p = 0,05$ ; Fig. 2.1 b). Estas análises foram feitas considerando-se apenas os estádios de 'plântula' e 'juvenil 1'. Os demais estádios foram bastante raros (Tabela 2.2), ainda que agrupados, e portanto, não puderam ser incluídos nas análises estatísticas.

Tabela 2.1 – Resultado de ANOVA fatorial testando os efeitos do grau de defaunação, distância de co-específicos adultos e estádios ontogenéticos na densidade de plantas de jerivá (log transformada). Devido à raridade de ocorrência, os estádios ‘juvenil 2’, ‘imaturo’ e ‘virgem’ não foram incluídos na análise.

Efeitos	M.Q.	G.L.	F	P (unicaudal)
Classe de distância (CD)	3,31	3	2,44	0,033
Estádio ontogenético (EO)	6,15	1	4,53	0,017
Grau de defaunação (GD)	1,13	1	0,83	0,18
CD x EO	0,69	3	0,51	0,34
CD x GD	3,38	3	2,48	0,03
EO x GD	0,02	1	0,01	0,45
CD x EO x GD	0,23	3	0,17	0,46
Erro	1,36	215		

A densidade de ‘juvenis 1’ foi estatisticamente maior do que a de ‘plântulas’ em ambos os tipos de fragmentos (Tabela 2.1 e Fig. 2.1). Apesar da maior densidade de ‘juvenis 1’ em relação à densidade de ‘plântulas’ ser mais acentuada para distâncias acima de 2 metros (Fig. 2.1), a interação entre classes de distância e estágio ontogenético não foi significativa (Tabela 2.1). Como os estádios ontogenéticos posteriores não puderam ser incluídos nas análises, estas conclusões são restritas à comparação entre plântulas e juvenis na fase 1. Os poucos indivíduos encontrados nos estádios posteriores de desenvolvimento

nunca foram encontrados nas imediações (0 – 2 m) de jerivás adultos (Tabela 2.2). A distância média e mínima associada a jerivás virgens foi bem maior que a dos demais estádios (Tabela 2.2), sugerindo que, nesta região, a probabilidade de se desenvolver até o estágio adulto seja, de fato, bem reduzida.

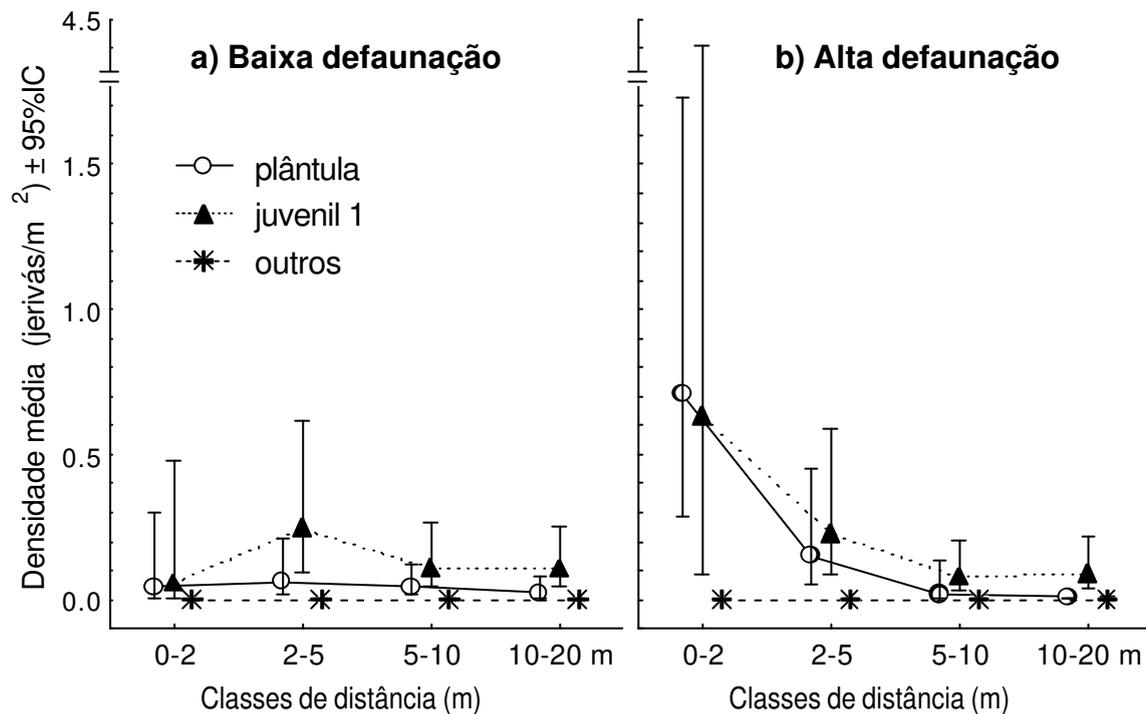


Figura 2.1 – Média da densidade de jerivás (*Syagrus romanzoffiana*)  $\pm$  95% IC em diferentes estádios ontogenéticos em função da distância de co-específicos adultos em fragmentos com a) baixa e b) alta defaunação de mamíferos herbívoros/frugívoros de médio e grande porte. A categoria ‘outros’ inclui jerivás nos estádios juvenis 2 e virgens (nenhum imaturo foi encontrado).

Tabela 2.2 – Distância média ( $\pm$  desvio padrão), mínima, máxima e número de indivíduos amostrados nos diferentes estádios ontogenéticos.

	Média ( $\pm$ DP)	Mín. – Máx.	N
Plântula	8,4 $\pm$ 4,7 m	0 – 19,8 m	129
Juvenil 1	6,1 $\pm$ 4,6 m	0,5 – 19,6 m	312
Juvenil 2	8,6 $\pm$ 5,7 m	2,5 – 17,4 m	6
Imaturo	----	----	0
Virgem	13,5 $\pm$ 5,9 m	7,6 – 19,7 m	4

*2.4.b) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nas taxas de crescimento de jerivás*

As taxas de crescimento foliar de jerivá não foram afetadas pelas classes de distância até os co-específicos adultos, independentemente do grau de defaunação de mamíferos (Kruskal-Wallis: baixa defaunação -  $H(g.l.=3, n=409)=5,21$ ;  $p=1,00$  e alta defaunação -  $H(g.l.=3, n=204)=4,35$ ;  $p=1,00$ ; Fig. 2.2). As taxas de crescimento também não foram afetadas pelo grau de defaunação de mamíferos herbívoros (Mann-Whitney:  $U=39334,5$ ;  $Z_{aj}=1,15$ ;  $p=0,87$ ;  $n_{baixa}=409$ ,  $n_{alta}=204$ ; Fig. 2.2).

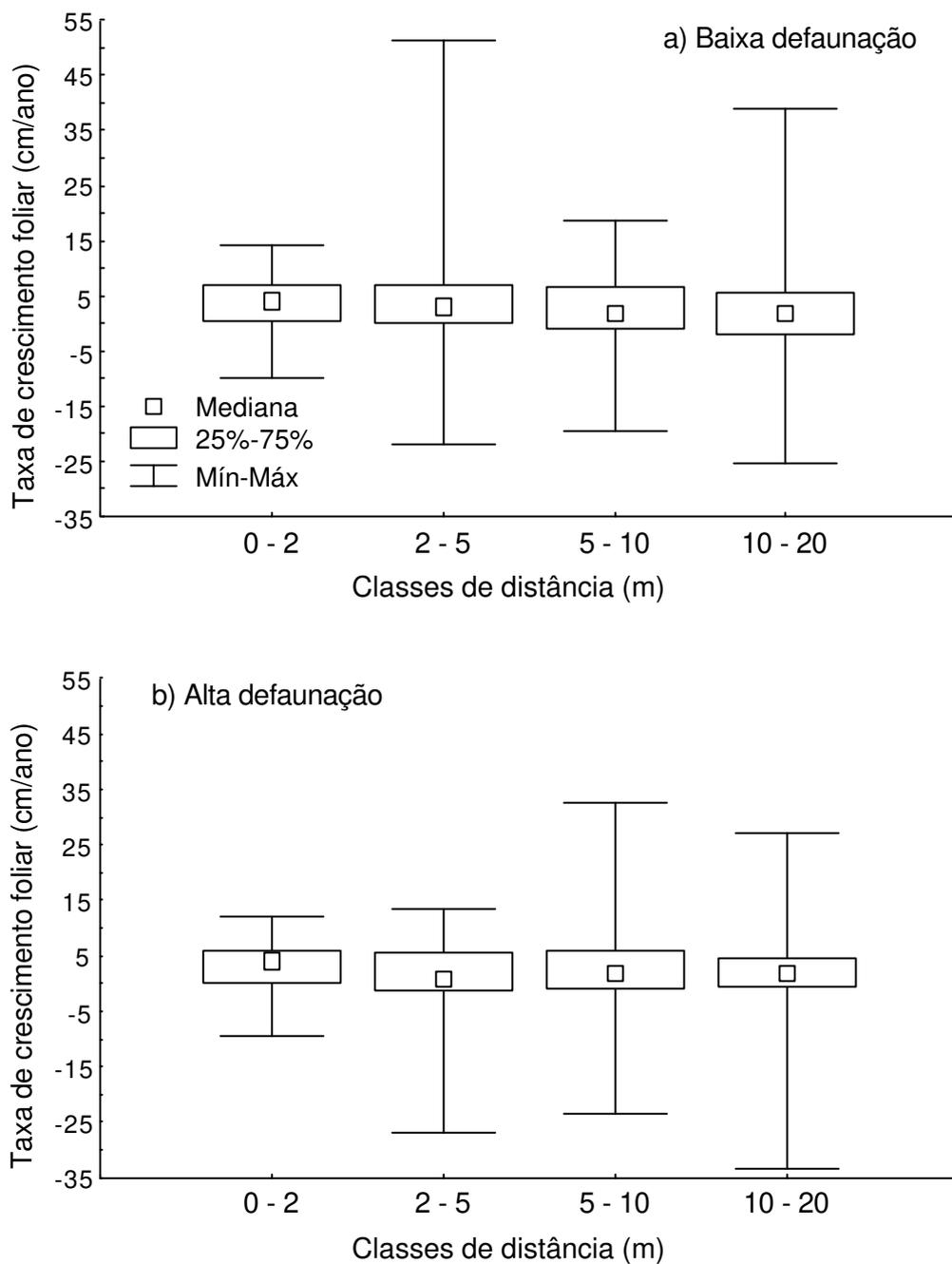


Figura 2.2 – Mediana da taxa de crescimento anual do comprimento foliar (cm) de jerivás com seus respectivos quartis de 25 e 75%, mínimos e máximos, em função da classe de distância (m) de co-específicos adultos em a) baixa e b) alta defaunação de mamíferos herbívoros de médio e grande porte.

2.4.c) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros e da distância de co-específicos adultos nos níveis de herbivoria de jerivás

No modelo inicial os valores observados diferiram significativamente dos esperados, indicando que os termos testados não foram independentes (Tabela 2.3 a). A remoção da interação de terceira ordem foi significativa, evidenciando que os níveis de herbivoria de jerivá dependeram da interação entre a distância até os adultos e o grau de defaunação do fragmento (Tabela 2.3 b). Em baixa defaunação, níveis mais intensos de herbivoria (25-50%) foram mais freqüentes e ocorreram principalmente em plantas situadas entre 2 e 10 m dos adultos (Fig. 2.3 a). Em alta defaunação, pequenos níveis de herbivoria, 0-12 e 12-25%, foram mais freqüentes do que o esperado, respectivamente, entre 0-2 m e 2-5 m dos adultos (Fig. 2.3 b).

Tabela 2.3 – Resultados de análise log-linear testando a) o modelo inicial e b) os efeitos da remoção das interações na freqüência de plantas com diferentes níveis de herbivoria. NH – níveis de herbivoria, GD – grau de defaunação e CD – classes de distância.

a) Modelo inicial	G.L.	$\chi^2$	P*
NH*GD + NH*CD + NH*GD*CD	11	349,74	<0,0001
b) Remoção da interação do modelo			
NH * GD * CD	15	40,57	0,0014

\* hipótese unicaudal.

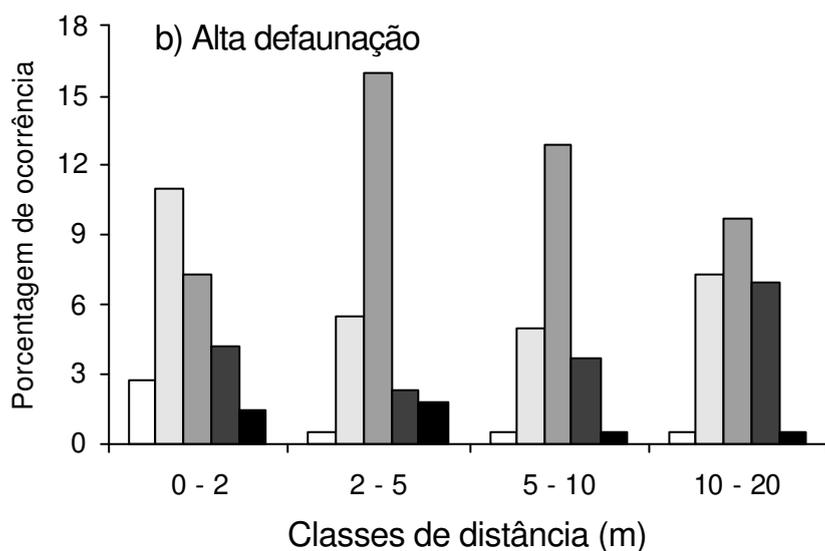
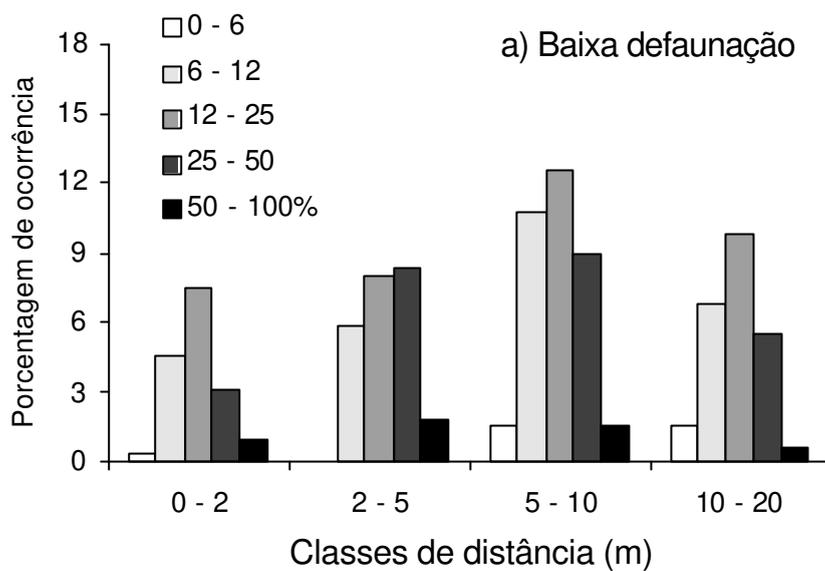


Figura 2.3 – Porcentagem de ocorrência de indivíduos de jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) por categoria de níveis de herbivoria em diferentes distâncias de co-específicos adultos em fragmentos com a) baixa e b) alta defaunação de mamíferos herbívoros de médio e grande porte.

## 2.5) Discussão

A defaunação de mamíferos herbívoros/frugívoros diminuiu os níveis de herbivoria e aumentou a densidade de jerivás nas imediações de co-específicos adultos. As taxas de crescimento foliar e o desenvolvimento de jerivá não foram afetados por sua distância até os adultos ou pelo grau de defaunação do fragmento. Segundo o modelo proposto por Janzen (1970), a probabilidade de mortalidade de sementes e plântulas nas imediações da planta-mãe é tão alta, que o pico de recrutamento de adultos deve ocorrer apenas a uma dada distância da planta-mãe. Em jerivás, a mortalidade de sementes foi, de fato, muito alta, atingindo 100% das sementes dispostas experimentalmente próximo aos adultos (veja capítulo 1). No entanto, a ocorrência de plântulas e juvenis atesta que parte das sementes que caem naturalmente nesta região chega a germinar. Para várias espécies tropicais, isso é possível dadas as altíssimas densidades de sementes aí acumuladas (Hubbell 1980). Para o jerivá, essa densidade foi, em média, de  $1.986,2 \pm 1.413,6$  sementes/m<sup>2</sup> (Capítulo 1). Como, em média, apenas 1,72% destas sementes foram viáveis (pois todas as demais haviam sido predadas ou mortas por patógenos, veja Capítulo 1), poderíamos esperar uma densidade média de plântulas de cerca de 34,2 ind./m<sup>2</sup>. Entretanto, a densidade observada foi, em média, de apenas 0,57 ind./m<sup>2</sup>, o que significa uma mortalidade de 99% das poucas sementes viáveis.

Este estudo não detectou um efeito da distância dos adultos na probabilidade dos jerivás atingirem estádios ontogenéticos mais avançados. Porém, tais resultados foram restritos à comparação de 'juvenis 1' em relação ao

estádio de 'plântulas'. No entanto, nas raras vezes em que estádios ontogenéticos mais avançados foram encontrados, sempre estavam a mais de 2,5 m dos adultos, sugerindo que a dispersão das sementes é importante para o estabelecimento de jerivás até a fase adulta. Esta hipótese foi confirmada por Bernacci (2001) que encontrou que os estádios de 'plântula' e 'juvenil 1' agregaram-se próximo aos adultos, mas que plantas a partir do estágio 'juvenil 2' encontraram-se dispersas. Na fase de planta, os fatores de mortalidade atuando nas proximidades da planta-mãe podem ser competição intra-específica, ataque de patógenos, herbivoria por insetos, pisoteio e/ou herbivoria por mamíferos. Antes de culminar com a mortalidade da planta, tais fatores devem afetar o seu desenvolvimento, com reflexo em suas taxas de crescimento. A falta de alterações neste parâmetro para este estudo pode ser consequência de um intervalo de tempo entre medidas relativamente curto (apenas um ano), já que o crescimento dos estádios ontogenéticos iniciais é bastante lento. O estágio de plântulas, por exemplo, pode durar cerca de três anos (Bernacci 2001).

Bernacci (2001) relacionou a agregação de 'plântulas' e 'juvenis 1' de jerivá nas proximidades da planta-mãe à falta de dispersores no fragmento estudado. Os dados do atual estudo corroboram com esta hipótese, sendo que, apenas em condições de alta defaunação, a densidade de jerivás nas imediações dos adultos foi maior, comparativamente às demais classes de distância. Porém, este resultado também poderia refletir um decréscimo na pressão de herbivoria próximo aos adultos, decorrente da defaunação e não, necessariamente, de uma redução nas chances de dispersão. Isso ocorreria se os mamíferos herbívoros concentrassem seu forrageamento próximo aos adultos, podendo explicar porque

a densidade de jerivás a maiores distâncias não foi afetada pela defaunação. No entanto, este não parece ser o caso, já que nos fragmentos com mais mamíferos a herbivoria foi mais intensa fora das imediações dos adultos. Assim, um decréscimo na probabilidade de dispersão poderia melhor explicar o acúmulo de plantas próximo aos adultos. Mas então, como explicar que as densidades de 'plântulas' e 'juvenis 1' entre 2 e 20 m dos adultos foram similares para fragmentos com diferentes graus de defaunação? Bernacci (2001) verificou, através de simulações, que a extração de sementes, mesmo em grandes quantidades, não provocaria uma diminuição nas taxas de crescimento populacional de jerivás. Isso pode ocorrer quando a quantidade de sementes supera a disponibilidade de locais propícios à germinação, de modo que um aumento na quantidade de sementes pode não significar um aumento na quantidade de plantas. Considerando que as populações de jerivás do atual estudo mantêm a mesma dinâmica verificada por Bernacci (2001), isso poderia explicar porque uma menor quantidade de sementes dispersas (sugerida pelo maior acúmulo de plantas próximo aos adultos em condições de defaunação) não teve efeito na densidade de plantas entre 2 e 20 m dos adultos. Independente de qual seja a hipótese correta, a dispersão de sementes, mesmo que em menores proporções, foi possível nos locais mais defaunados. Isto quer dizer que tais fragmentos ainda guardam uma biomassa de mamíferos herbívoros de médio e grande porte (constituída por espécies menos sensíveis à caça ou à fragmentação, veja Tabela 2) suficiente para garantir a mesma densidade de jerivás e/ou que a presença de outras espécies garantiu a dispersão nestes fragmentos. Este pode ser o caso dos esquilos (*Sciurus aestuans*), alguns canídeos (*Cerdocyon thous* e *Dusicyon vetulus*) e morcegos

(*Artibeus* sp.), uma vez que todos são potenciais dispersores de sementes de jerivá (veja capítulo 1, obs. pessoal em outras localidades). Em uma área urbana, tais sementes foram encontradas abaixo de um poleiro de alimentação de *Artibeus* sp. a 230 m do adulto em frutificação mais próximo (obs. pessoal).

Portanto, a efetivação da dispersão das sementes de jerivá, mesmo nos locais mais defaunados, está em parte associada à grande variedade de dispersores. Mas, como é possível para esta espécie de palmeira manter tamanha variedade de dispersores dado o grande tamanho de suas sementes? Uma possível explicação é a polpa fibrosa e mucilaginosa de jerivá que dificulta a separação entre polpa e semente, levando o animal a ingerir todo o fruto. Knogge e Heymann (2003) observaram que o tamanho das sementes engolidas por duas espécies de micos do gênero *Saguinus* aumentou na presença de polpa mucilaginosa. Além disso, durante o presente estudo foi observada uma grande variação entre indivíduos de jerivá com relação ao tamanho das sementes produzidas, sendo possível encontrar frutos maduros com sementes de apenas 1 cm de comprimento. Se esta é uma das razões para o sucesso de dispersão de jerivás, pode-se prever que a defaunação de médios e grandes frugívoros selecione indivíduos de jerivá com menores sementes em detrimento daqueles com grandes sementes. Além disso, a alta produtividade de jerivá possibilita que várias de suas sementes sejam estocadas por roedores para posterior consumo, aumentando a possibilidade de que algumas sejam esquecidas e venham a germinar (Feer & Forget 2002, Forget *et al.* 2002). Tanto os esquilos quanto cutias estocaram as sementes de jerivá durante este estudo, removendo-as e enterrando-as fora das imediações de co-específicos adultos (obs. pessoal). Em

condições de alta defaunação, é possível que pequenos roedores tornem-se os principais dispersores (Silva & Tabarelli 2001, Sávio Pimentel & Tabarelli 2004). Porém, em fragmentos e/ou em anos com baixa disponibilidade de outros recursos, é possível que o resgate das sementes estocadas seja alto, diminuindo a efetividade de dispersão por tais roedores (Feer & Forget 2002, Forget *et al.* 2002). A taxa de reencontro das sementes estocadas também deve estar relacionada às chances de predação destes roedores por seus inimigos naturais, as quais podem ser fortemente reduzidas em fragmentos onde tais predadores são ausentes.

Após uma determinada fase do desenvolvimento, a sobrevivência de plantas e seu ingresso na fase adulta pode depender prioritariamente da presença de clareiras e não tanto da distância de co-específicos adultos (Augspurger 1983, 1984, De Steven & Putz 1984). Bernacci (2001) observou que a transição de plantas de jervá para os estádios mais avançados de desenvolvimento foi favorecida pela luminosidade, sendo provável um aumento populacional em fragmentos com extensa área de borda ou dossel descontínuo. De fato, nas bordas dos fragmentos florestais estudados, a densidade de jervá foi bastante alta e mesmo os indivíduos adultos tiveram um padrão espacial agregado, evidenciando que, na presença de intensa luminosidade, a mortalidade por fatores DDD é menos importante. A falta de efeitos da distância de co-específicos adultos na mortalidade é relatada em casos em que as plantas adultas encontram-se agregadas (Peres *et al.* 1997, Bustamante & Simonetti 2000). Entretanto, no interior de mata, onde o estrato arbóreo foi contínuo e mais alto, as densidades de adultos foram até 20 vezes menores do que nas áreas de borda (Alves-Costa,

dados não publicados). Sendo assim, o papel dos dispersores torna-se mais importante nos remanescentes florestais onde a cobertura vegetal está menos perturbada. Nestes locais, a dispersão aumenta as chances de sobrevivência das sementes tanto por proporcionar seu afastamento das imediações de co-específicos adultos (veja capítulo 1), quanto pela possibilidade de colonizar áreas de clareiras, as quais são mais favoráveis ao desenvolvimento desta espécie.

## **CAPÍTULO 3:**

### **Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal**

#### **3.1) Resumo**

Os objetivos deste estudo foram determinar os efeitos que a defaunação de mamíferos herbívoros de médio e grande porte têm sobre a comunidade vegetal. Com este intuito foram estudados cinco fragmentos de Mata Atlântica de Planalto classificados como apresentando 'alta' ou 'baixa' defaunação destes mamíferos. Em cada fragmento foram montadas parcelas abertas e parcelas que excluíram o acesso de médios e grandes vertebrados. A porcentagem de mortalidade foi 25% menor nas parcelas de exclusão de vertebrados, mas não diferiu entre graus de defaunação. O crescimento das plantas não diferiu entre fragmentos e nem entre parcelas. Em fragmentos com alta defaunação a estrutura de altura foi deslocada para a esquerda e os níveis de herbivoria foram menores. Tais fragmentos apresentaram uma densidade de plantas 63 - 90% maior, três vezes mais recrutamento e uma proporção do número de espécie/planta cerca de 53% menor do que fragmentos com baixa defaunação. A redução da mortalidade observada com a exclusão experimental de vertebrados de médio e grande porte deveria afetar pelo menos alguns dos demais parâmetros. Como isto não ocorreu, o tempo transcorrido após a exclusão experimental foi, muito provavelmente, insuficiente. O acompanhamento dos experimentos de exclusão por longo tempo é necessário para confirmar se as diferenças verificadas entre fragmentos com diferentes graus de defaunação são de fato cabíveis a este fator.

### 3.2) Introdução

Apenas recentemente o efeito da defaunação de médios e grandes mamíferos na sobrevivência de algumas espécies arbóreas começou a ser avaliado em florestas neotropicais (DeSteven & Putz 1984, Sork 1987). Tais estudos receberam mais atenção quando Terborgh (1988) lançou a hipótese de que mamíferos de médio e grande porte se tornariam mais abundantes em decorrência da extinção de seus predadores e, que tal alteração em suas densidades teria efeitos na comunidade vegetal (efeito 'top-down'). No entanto, na ausência de seus predadores naturais estes mamíferos sofrem ainda com a crescente fragmentação, redução e isolamento de áreas de floresta nativa, invasão de animais domésticos, atropelamento e caça por humanos, de forma que o cenário mais realista é que os mamíferos de médio e grande porte também sofram reduções em suas densidades (Peres 1996, 2001, Cullen Jr. 1997, Chiarello 1999, 2000). Assim, por ter fortes implicações conservacionistas a segunda parte da hipótese postulada por Terborgh ganhou atenção especial.

A defaunação destes mamíferos pode afetar o sucesso reprodutivo das plantas que consomem quando tem como conseqüências decréscimos nos níveis de herbivoria destas plantas, da dispersão e/ou da predação de suas sementes (De Steven & Putz 1984, Howe *et al.* 1985, Sork 1987, Asquith *et al.* 1997, Roldán & Simonetti 2000, Wright *et al.* 2000). A redução nos níveis de mortalidade de sementes e plântulas pode levar à dominância de espécies que antes eram controladas pelos herbívoros, aumentando a densidade de plantas e reduzindo a diversidade de espécies da área (Dirzo & Miranda 1990, 1991). Além disso,

espécies com grandes sementes são mais dependentes de frugívoros de maior porte para sua dispersão, de modo que poderiam ter o seu sucesso reprodutivo e sua distribuição espacial afetados com o desaparecimento destes animais (veja cap. 2 e 3). O processo de dispersão de sementes pode ser um dos mecanismos que garante a manutenção da diversidade de espécies arbóreas nas florestas tropicais, de modo que uma ruptura neste processo poderia significar uma perda de diversidade (Janzen 1970, Connell 1971, Clark & Clark 1984).

As principais evidências a favor da importância de mamíferos de médio e grande porte na manutenção da diversidade vegetal foram dadas por Dirzo & Miranda (1990, 1991), sendo baseadas em comparações de apenas dois fragmentos e sem haver manipulação experimental. Trabalhos com replicação ou que testam experimentalmente os efeitos de tais mamíferos na vegetação são ainda escassos e apresentam resultados controversos (Terborgh & Wright 1994, Asquith et al. 1997, Painter 1998, Wright et al. 2000).

Este estudo avaliou o efeito da defaunação de mamíferos terrestres, herbívoros e/ou frugívoros de médio e grande porte, nos níveis de herbivoria, riqueza de espécies, recrutamento, mortalidade, altura e densidade de plantas em cinco fragmentos de mata atlântica de planalto. Os efeitos da defaunação foram avaliados tanto pela exclusão experimental de mamíferos terrestres de médio e grande porte, quanto pela comparação de fragmentos com diferentes graus de defaunação destes mamíferos.

### **3.3) Metodologia**

#### *3.3.a) Efeitos da defaunação na densidade de plantas e de espécies da comunidade vegetal*

Em cada fragmento foram sorteados 10 pontos no interior da floresta (localizados a mais de 50 m da borda e em áreas de dossel contínuo), distanciados pelo menos 1000 m de cada outro. Em cada ponto foram montadas duas parcelas de 2 x 2 m (distanciadas 0,5 m entre si), sendo sorteado qual seria aberta (controle) e qual seria cercada por tela de alambrado (exclusão). As telas tinham malha de 8 x 12 cm de forma a excluir todos os vertebrados terrestres de médio e grande porte (> 1 kg). Todas as plantas encontradas dentro da área de cada parcela foram marcadas com placas de plástico numeradas, sendo que para cada parcela foram quantificados o número de plantas e o número de morfoespécies. Trinta meses após a montagem do experimento de exclusão as parcelas 'controle' e 'exclusão' foram revistas e o número total de plantas e de espécies foi novamente quantificado.

Para cada parcela e em cada visita a densidade de plantas e de espécies foi calculada. Para controlar o efeito do tamanho da amostra (quanto maior o número de plantas amostradas maior deve ser o número de espécies encontradas), calculou-se a proporção do número de espécies pelo número de plantas de cada parcela. Os efeitos da defaunação de mamíferos na densidade de plantas foram testados através de uma ANOVA, sendo que as densidades inicial e após 30 meses foram tratadas como medidas repetidas (Underwood 1997). A mesma análise foi feita para a proporção entre número de espécies / planta. Os

fatores testados foram o grau de defaunação de mamíferos de médio e grande porte (baixo: Morro do Diabo, Caetetus e Mosquito ou alto: Rio Claro e Rosanela, agrupados em função da biomassa e número de espécies destes mamíferos, veja Tabela 2), a exclusão de mamíferos (controle e exclusão), o tempo de exclusão (início e 30 meses depois) e a interação entre eles. A fim de se adequarem às suposições para testes paramétricos, a 'densidade de plantas' e o 'número de espécies / planta' foram transformados através de raiz e arco seno da raiz, respectivamente. Nas figuras, os dados foram apresentados como médias  $\pm$  95% IC, aplicando-se o inverso da transformação usada em cada um destes parâmetros (Sokal & Rohlf 1995).

As hipóteses a serem testadas foram de que a) no início do experimento não deve haver diferenças entre as parcelas controle e exclusão, mas 30 meses após o início do experimento deve haver um aumento do número de plantas, mas um decréscimo no número de espécies nas parcelas de exclusão (ou seja, a interação entre a 'exclusão' e 'tempo' deve ser significativa); b) a magnitude destas diferenças deve depender do grau de defaunação de mamíferos de médio e grande porte (ou seja, a interação entre 'grau de defaunação' e 'exclusão' deve ser significativa); c) em fragmentos com alta defaunação de mamíferos, a densidade de plantas e de espécies deve ser, respectivamente, maior e menor do que em fragmentos com baixa defaunação destes animais. As análises foram realizadas no programa STATISTICA 5.5.

### *3.3.b) Efeitos da defaunação no crescimento das plantas*

No início do experimento, todas as plantas < 100 cm de altura, localizadas nas parcelas 'controle' e 'exclusão', foram marcadas e classificadas de acordo com sua classe de altura (classe 1: 0-7 cm; 2: >7-18 cm e 3: >18-100 cm). Trinta meses depois, cada parcela foi dividida em quatro quadrantes de 1 x 1 m sendo que um destes quadrantes foi sorteado. Neste quadrante, a classe de altura de cada uma das plantas plaqueadas no início do experimento foi novamente registrada.

A frequência de plantas em cada classe de altura (CA) foi calculada para cada parcela no início do experimento e 30 meses depois. A hipótese de que a estrutura de altura e o crescimento das plantas são influenciados pela exclusão (E) ou pelo grau de defaunação (GD) de mamíferos herbívoros de médio e grande porte foi testada através de modelos log-lineares. O modelo inicialmente testado foi  $F_p = GD*CA + CA*E*T + GD*CA*T + GD*CA*E*T$ , onde  $F_p$  é a frequência de plantas e T é o tempo transcorrido entre o início e o fim do experimento (30 meses). A significância de cada interação foi verificada pela diferença nos valores de LR (Likelihood-Ratio)  $\chi^2$  e dos graus de liberdade entre o modelo sem a interação de interesse e o modelo inicial (Sokal & Rohlf 1995). O primeiro modelo a ser comparado com o inicial excluiu a interação de quatro fatores e só no caso de não haver significância as interações de três fatores foram excluídas, uma a uma, e assim, sucessivamente. Quando mais de uma comparação entre modelos foi necessária, usou-se correção de Bonferroni para ajustar o valor de p, de modo

que a probabilidade de cometer um erro tipo I não excedesse 5% (Sokal & Rohlf 1995). As análises foram realizadas utilizando-se o programa SYSTAT 9.0.

### *3.3.c) Efeito da defaunação nos níveis de herbivoria de plantas da comunidade vegetal*

Para cada uma das plantas do quadrante sorteado a porcentagem total de área foliar perdida foi estimada visualmente e classificada segundo uma das seguintes categorias: 0: 0%, 1: >0-6%, 2: >6-12%, 3: >12-25%, 4: >25-50% e 5: >50-100% (modificado de Dirzo & Domingues 1995). Para cada fragmento, a freqüência de plantas em cada classe de herbivoria foi determinada para parcelas 'controle' e 'exclusão'. O efeito da exclusão de mamíferos (E) e do grau de defaunação (GD) nos níveis de herbivoria (NH) foi analisado por modelos log-lineares para tabela de contingência multidimensional (2 x 5 x 6) usando o programa Systat 9.0. O modelo inicialmente testado foi  $F_p = GD * NH + E * NH$ , onde  $F_p$  foi a freqüência esperada caso tais fatores fossem independentes (veja item anterior para mais detalhes). As hipóteses testadas foram que plantas com maiores níveis de herbivoria são mais freqüentes em parcelas 'controle' do que em parcelas de 'exclusão' e em fragmentos com baixa defaunação de mamíferos. Como o modelo inicial foi comparado com o modelo sem cada um dos termos, foi utilizada correção de Bonferroni, com a significância ao nível de 5% sendo verificada para valores de  $p < 0,025$  (Sokal & Rohlf 1995). As análises foram realizadas utilizando-se o programa SYSTAT 9.0.

### *3.3.d) Efeitos da defaunação no recrutamento e mortalidade de plantas*

Trinta meses após o início do experimento de exclusão todas as plantas não marcadas foram contadas em cada uma das parcelas de cada fragmento. Tais plantas representam os indivíduos nascidos após o início do experimento. Entretanto, apesar de cada placa ser enterrada no solo e estar presa à planta por uma argola de aço, existe a possibilidade de que algumas se soltem das plantas devido à atividade de vertebrados dentro das parcelas. Assim, dentre as plantas recrutadas pode haver também plantas cujas placas se soltaram.

O número de todas as plantas plaqueadas foi anotado e, posteriormente, estes números foram comparados aos que havia inicialmente em cada parcela e, assim, o número de plantas marcadas na 1<sup>a</sup> visita que não foram mais encontradas na 2<sup>a</sup> visita foi determinado. Tais plantas indicam a mortalidade ocorrida durante os 30 meses de intervalo entre as duas visitas, mas também inclui plantas que não foram relocalizadas por terem perdido suas placas. Portanto, tanto o 'número de plantas recrutadas' quanto o 'número de plantas mortas' pode estar superestimado, já que plantas que perderam as placas podem estar incluídas.

As hipóteses testadas foram que a defaunação de mamíferos herbívoros e frugívoros deve acarretar um aumento no recrutamento (número de novas plantas em cada parcela) e uma redução na porcentagem de mortalidade (número de plantas mortas/total de plantas de cada parcela). A fim de verificar estas hipóteses foi feita uma ANOVA fatorial para cada uma das variáveis dependentes, sendo que os fatores testados foram a exclusão de vertebrados e o grau de defaunação de mamíferos herbívoros de médio e grande porte. Para se adequarem às

suposições necessárias à realização de testes paramétricos, as variáveis dependentes foram transformadas em 'raiz do número de plantas recrutadas' e o 'logaritmo da porcentagem de mortalidade' (Zar 1996). Nas figuras, os dados referentes a cada uma destas variáveis foram apresentados como médias  $\pm$  95% IC, aplicando-se o inverso da transformação usada em cada um destes parâmetros (Sokal & Rohlf 1995).

### **3.4) Resultados**

Inicialmente, as áreas mais defaunadas tiveram uma densidade de plantas 63% maior, sendo que ao final de 30 meses esta diferença aumentou ainda mais, atingindo 91,5% (Fig. 3.1 a). Este aumento foi significativo (Tabela 3.1: GD x T) e se deveu a um maior recrutamento nas áreas mais defaunadas, mas não foi influenciado pela exclusão de vertebrados de médio e grande porte, ocorrendo tanto nas parcelas controle quanto de exclusão (Tabela 3.1 a, Fig. 3.1 a). A densidade inicial de espécies foi 13% maior nas áreas mais defaunadas, sendo que após 30 meses essa diferença aumentou para 28%. No entanto, essa maior densidade de espécies pode estar refletindo apenas a maior densidade de plantas nos locais com alta defaunação, já que, por uma questão probabilística, quanto maior o número de plantas amostradas, maior deve ser o número de espécies. Após correção, dividindo-se o número de espécies pelo número de plantas, verificou-se que nas áreas mais defaunadas esta proporção foi 53% menor, sugerindo um empobrecimento de espécies com a defaunação (Fig. 3.1 b). Entretanto, a exclusão de vertebrados de médio e grande porte durante os 30 meses de estudo não afetou significativamente a densidade de espécies, mesmo após a correção (Tabela 3.1 b e Fig. 3.1 b).

Tabela 3.1 – Resultados da ANOVA com medidas repetidas testando os efeitos da exclusão de vertebrados e do grau de defaunação de mamíferos de médio e grande porte na a) densidade de plantas (ind./m<sup>2</sup>), b) densidade de espécies (nº de espécies/m<sup>2</sup>) e c) número de espécies / número de plantas. As variáveis foram transformadas para aplicação de teste paramétrico.

Efeitos	A – Raiz da densidade de plantas				B – Raiz da densidade de espécies				C – Arcoseno da raiz do N <sup>o</sup> de espécies / N <sup>o</sup> de plantas			
	M.Q.	G.L.	F	P	M.Q.	G.L.	F	P	M.Q.	G.L.	F	P
Exclusão (E)	1,2	1	0,26	0,61	0,06	1	0,14	0,71	<0,01	1	0,03	0,87
Grau de defaunação (GD)	131,7	1	28,87	<0,001	2,26	1	5,25	0,02	0,43	1	19,62	<0,001
E x GD	0,3	1	0,05	0,82	0,05	1	0,12	0,73	<0,01	1	0,15	0,70
Erro	4,6	90			0,43	90			0,02	89		
Tempo (T)	3,3	1	7,91	0,006	0,66	1	25,91	<0,001	<0,01	1	1,13	0,29
E x T	0,2	1	0,43	0,52	0,01	1	0,30	0,58	<0,01	1	<0,01	0,94
GD x T	3,5	1	8,21	0,005	0,30	1	11,78	<0,001	<0,01	1	0,26	0,61
E x GD x T	0,0	1	0,00	0,96	0,01	1	0,23	0,63	<0,01	1	1,41	0,24
Erro	0,4	90			0,03	90			<0,01	89		

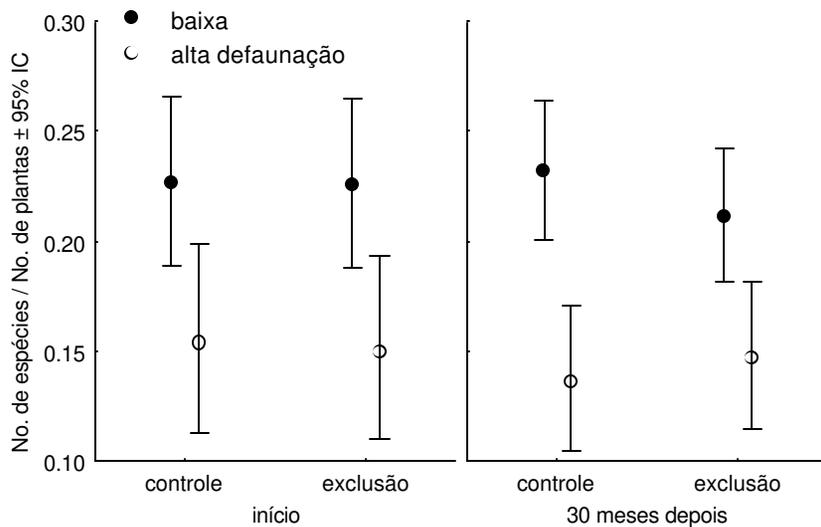
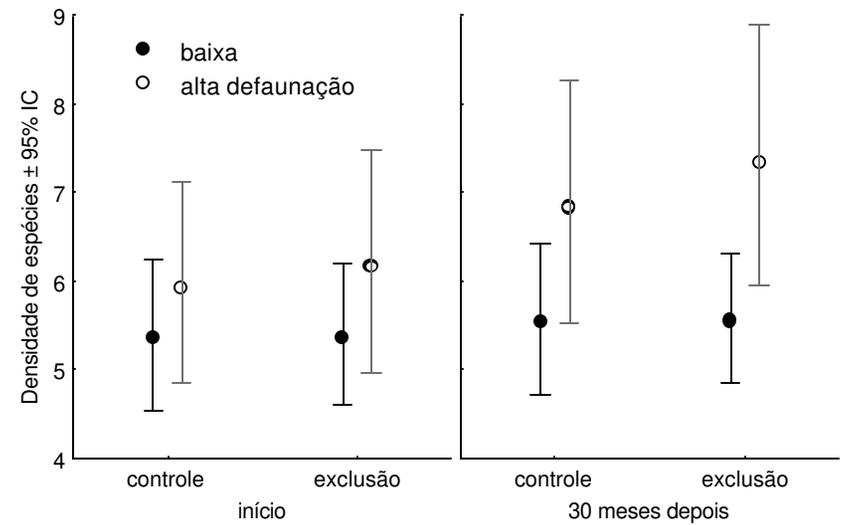
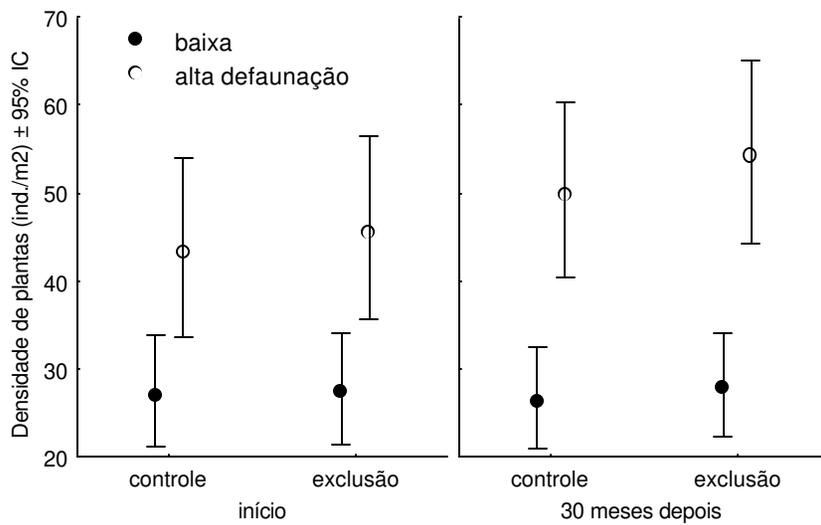


Figura 3.1 – a) Densidade média de plantas (ind./m<sup>2</sup>) ± 95% IC, b) Densidade média de espécies (nº de espécie/m<sup>2</sup>) ± 95% IC e c) Média do número de espécies / número de plantas ± 95% IC em parcelas ‘controle’ e ‘exclusão’ de mamíferos de médio e grande porte, no início do experimento e 30 meses depois, e em fragmentos com baixa e alta defaunação destes mamíferos.

A estrutura de altura não foi afetada pelos 30 meses de exclusão de vertebrados em nenhuma das condições de defaunação (GD\*E\*CA\*T:  $\chi^2 = 2,89$  g.l. = 2 p = 0,24; E\*CA\*T:  $\chi^2 = 0,53$  g.l. = 2 p = 0,77), mas o grau de defaunação afetou as diferenças entre a estrutura de altura inicial e a estrutura após 30 meses (GD\*CA\*T:  $\chi^2 = 225,97$  g.l. = 2 p < 0,0001; após correção de Bonferroni a significância de 5% equivaleu a valores de p<0,017). No início do experimento e em condições de baixa defaunação, as plantas entre 7 e 18 cm foram significativamente mais freqüentes que o esperado (Fig. 3.2 a). Mas em alta defaunação, a freqüência de plantas < 7 cm é que excedeu a freqüência esperada (Fig. 3.2 b). Após 30 meses, houve crescimento das plantas com conseqüente redução, de cerca de 2,6 vezes, da freqüência de plantas < 7 cm e acréscimo, de quase 2 vezes, da ocorrência de plantas > 18 cm. A freqüência de plantas na 2ª classe de altura (7 - 18 cm) pouco se alterou neste período. Como a magnitude das alterações na freqüência de plantas foi similar entre as áreas com diferentes intensidades de defaunação, conclui-se que o crescimento das plantas não foi afetado pela defaunação. Portanto, as diferenças entre a estrutura de altura, após 30 meses, entre áreas com diferentes graus de defaunação, apontadas pela significância da interação GD\*CA\*T, foram apenas um reflexo de diferenças na estrutura de altura inicial. Áreas com alta defaunação responderam por uma maior freqüência de plantas < 7 cm de altura, o que foi uma conseqüência de um maior recrutamento nestas áreas (veja abaixo).

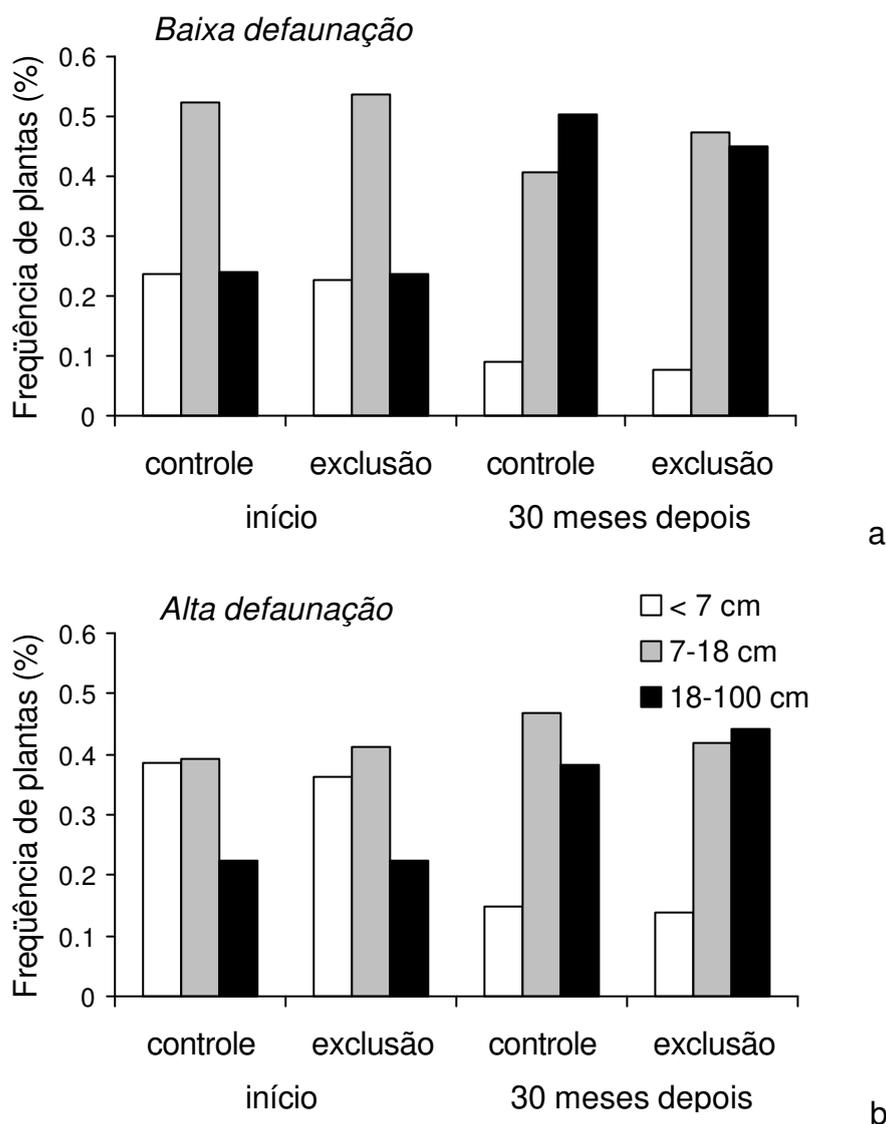


Figura 3.2 – Porcentagem de plantas em três classes de altura nas parcelas ‘controle’ e de ‘exclusão’ de mamíferos de médio e grande porte, no início do experimento e 30 meses depois, em fragmentos com a) baixa e b) alta defaunação destes mamíferos.

O grau de defaunação afetou os níveis de herbivoria (NH\*GD:  $\chi^2 = 179,5$  g.l.=5  $p < 0,0001$ ; após correção de Bonferroni o nível de significância de 5% foi equivalente a  $p < 0,025$ ), mas a exclusão de vertebrados de médio e grande porte não (NH\*E:  $\chi^2 = 8,61$  g.l.=5  $p = 0,13$ ). Em fragmentos com baixa defaunação de

mamíferos houve menos plantas com baixos níveis de herbivoria (até 6% de área foliar perdida) do que o esperado. Nestes locais, plantas com 6 a 25% de área foliar perdida foram mais freqüentes que o esperado. Já nos fragmentos com alta defaunação de mamíferos ocorreu o inverso (Fig. 3.3).

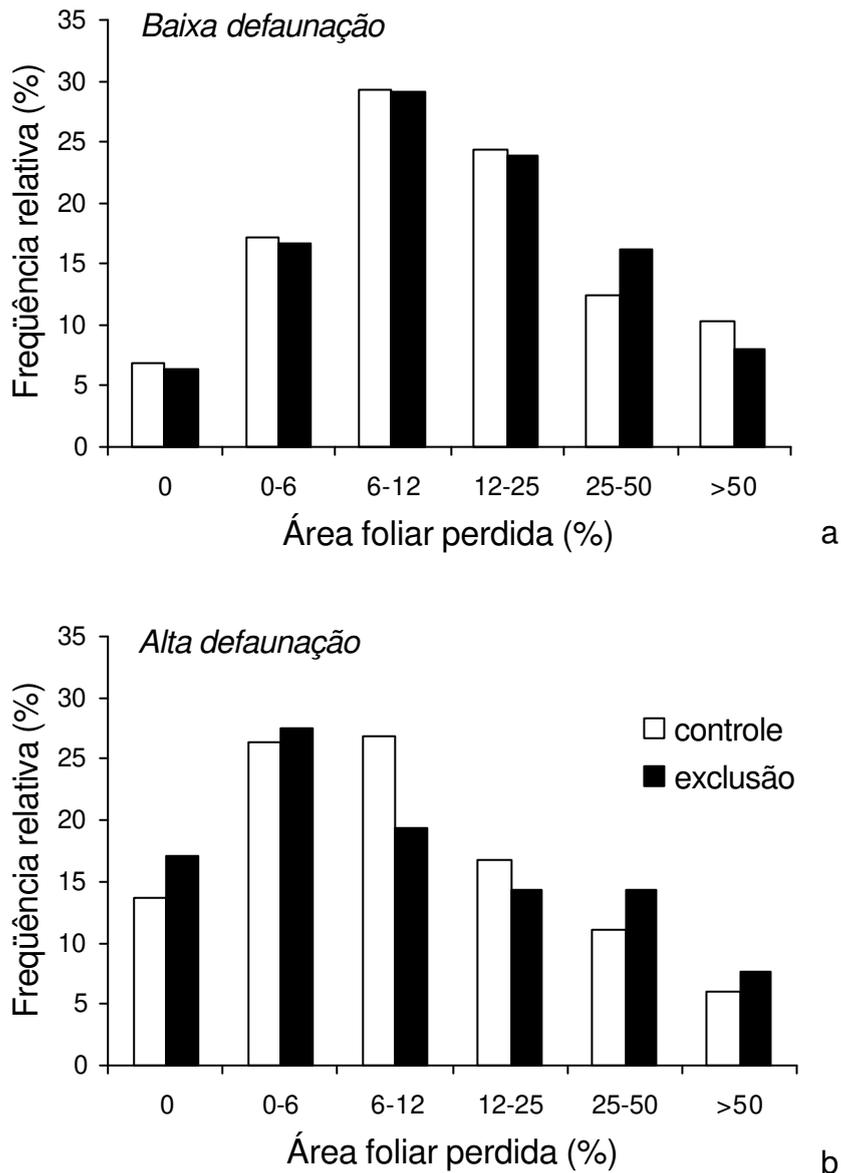


Figura 3.3 – Porcentagem de ocorrência de plantas em função dos níveis de herbivoria em parcelas ‘controle’ e ‘exclusão’ em fragmentos com a) baixa e b) alta defaunação de mamíferos de médio e grande porte.

O número de plantas recrutadas diferiu significativamente entre fragmentos com diferentes graus de defaunação (GD:  $F = 92,84$  g.l.=1  $p < 0,001$ ). Entretanto, a exclusão de vertebrados não afetou o recrutamento em nenhum dos casos ( $E: F = 0,90$  g.l.=1  $p = 0,35$ ;  $E*GD: F < 0,01$  g.l.=1  $p = 0,99$ ; Fig. 3.4 a).

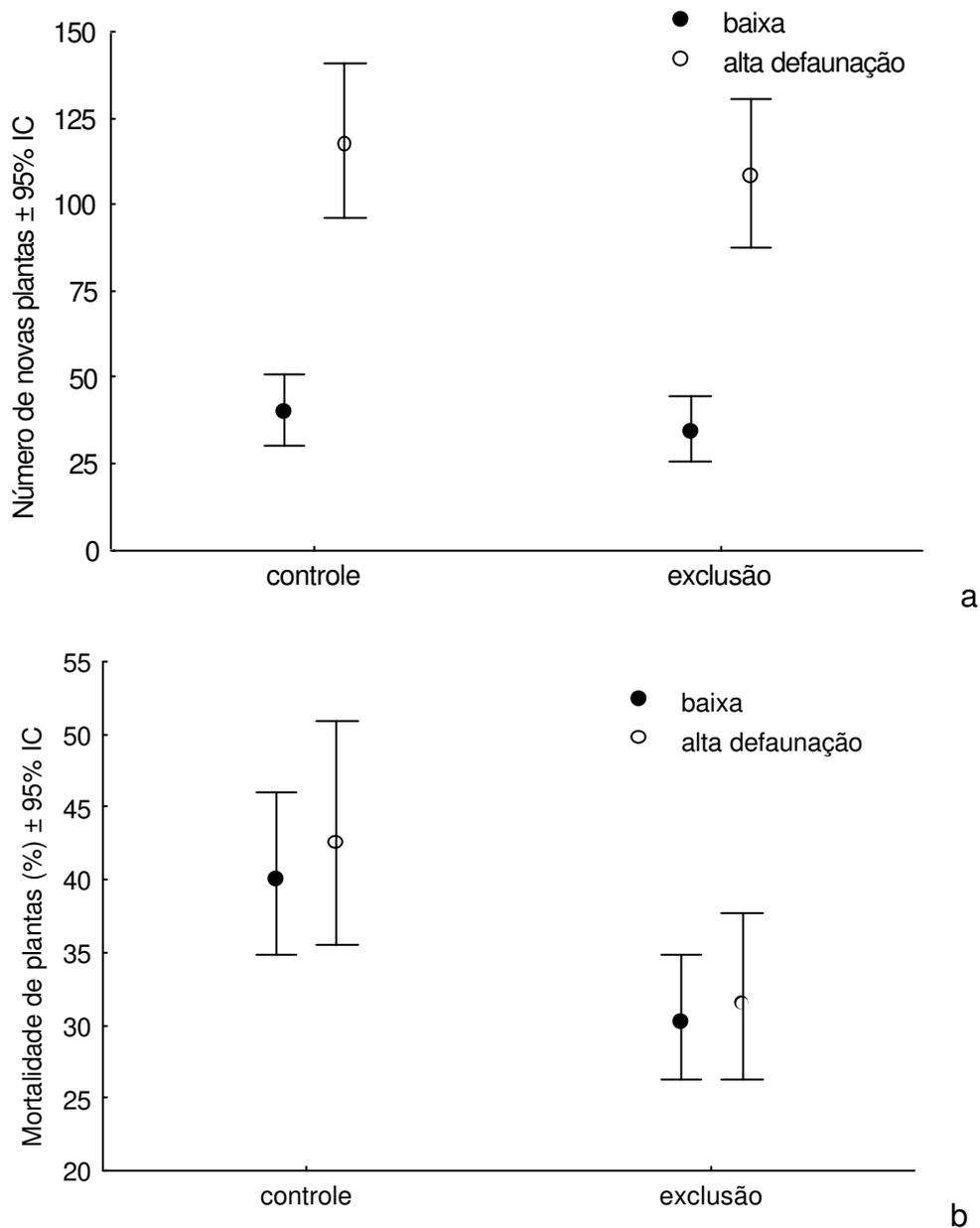


Figura 3.4 – a) Número médio de plantas recrutadas ( $\pm 95\%$  IC) e b) Porcentagem média de mortalidade de plantas ( $\pm 95\%$  IC) em parcelas ‘controle’ e ‘exclusão’ em fragmentos com baixa e alta defaunação de mamíferos de médio e grande porte.

A porcentagem de mortalidade de plantas não foi afetada pela defaunação de mamíferos de médio e grande porte ( $F = 0,38$  g.l.=1  $p=0,54$ ). Entretanto, a exclusão de vertebrados reduziu a mortalidade tanto nos fragmentos com alta quanto naqueles com baixa defaunação de mamíferos (E:  $F = 12,75$  g.l.=1  $p=0,0006$ ; E\*GD:  $F = 0,04$  g.l.=1  $p=0,85$ ; Fig. 3.4b).

Em suma, fragmentos com diferentes graus de defaunação de mamíferos de médio e grande porte diferiram com relação a todos os parâmetros medidos, com exceção da mortalidade de plantas. No entanto, este foi o único parâmetro afetado pela exclusão experimental de vertebrados (Tabela 3.2).

Tabela 3.2 – Síntese dos resultados obtidos neste estudo. n.s. não significativo. As diferenças significativas ( $p<0,05$ ) são indicadas pelas setas: ↑ (aumento), ↓ (redução) ou ← (distribuição deslocada para a esquerda), seguidos, quando for o caso, da magnitude da diferença.

<i>Parâmetros</i>	<i>Efeitos da exclusão</i>	<i>Efeitos da defaunação</i>
Número de plantas recrutadas	n.s.	↑ 200%
Intensidade de herbivoria	n.s.	↓
Estrutura de altura	n.s.	←
Crescimento das plantas	n.s.	n.s.
Mortalidade de plantas	↓ 25%	n.s.
Densidade de plantas	n.s.	↑ 63-91,5%
Densidade de espécies	n.s.	↑ 13-28%
Número de espécies / planta	n.s.	↓ 53%

### **3.5) Discussão**

A exclusão de vertebrados de médio e grande porte levou a uma redução na porcentagem de mortalidade, sem alterações dos demais parâmetros. Porém, uma redução na mortalidade necessariamente implica em um aumento da densidade de plantas, de modo que o tempo de exclusão não deve ter sido suficiente para alterar esse parâmetro. A mais longo prazo, esse esperado aumento na densidade de plântulas pode significar um aumento no número de reprodutivos e, conseqüentemente, no recrutamento - o que novamente levaria a um novo acréscimo na densidade de plantas. O aumento deste último parâmetro deve ser limitado pelo conseqüente aumento da competição entre plantas, que por sua vez reduz as taxas de crescimento, diminuindo a probabilidade de que as plantas atinjam estádios mais avançados de desenvolvimento, o que as torna mais suscetíveis à mortalidade (Bernacci 2001). A mais longo prazo ainda, tais alterações devem afetar a diversidade de espécies da comunidade de plantas, já que um aumento na densidade de plantas e/ou na mortalidade devido à competição deve afetar diferencialmente cada espécie.

A maioria das alterações acima previstas como decorrentes da menor mortalidade de plantas nas parcelas de exclusão foi verificada pelo contraste entre fragmentos com distintos graus de defaunação de mamíferos. Onde a defaunação foi mais intensa houve um maior recrutamento e densidade de plantas. A maior densidade de plantas foi um reflexo apenas do maior recrutamento e não de uma menor mortalidade, já que esta não diferiu entre os fragmentos com diferentes graus de defaunação. Os níveis de herbivoria foram maiores em fragmentos com

baixa defaunação, no entanto, não parecem ter implicações no desenvolvimento das plantas já que nem o crescimento e nem a mortalidade diferiram entre áreas com diferentes graus de defaunação. Locais com alta defaunação apresentaram uma densidade de plantas quase 90% maior do que a dos fragmentos menos defaunados. Por fim, o aumento da densidade de plantas coincidiu com uma redução na proporção de espécies / planta, sugerindo um empobrecimento da diversidade de espécies. Herbívoros de maior porte, principalmente os ungulados, normalmente consomem grandes quantidades dos recursos mais abundantes (Bell 1971 e Foose 1982 em Bodmer 1990), propiciando, assim, o estabelecimento de espécies menos competitivas (Pacala & Crawley 1992). Na ausência destes animais, algumas poucas espécies de plantas podem tornar-se dominantes diminuindo a proporção de espécies / planta.

Os estudos que avaliam os efeitos da exclusão experimental de mamíferos em florestas neotropicais são ainda raros. As principais evidências são o resultado de comparações entre locais submetidos já há longo tempo a diferentes intensidades de defaunação (Dirzo & Miranda 1990, 1991, Terborgh & Wright 1994, Asquith *et al.* 1997, Wright *et al.* 2000, Roldán & Simonetti 2001). Pela dificuldade de replicação dos níveis de defaunação, as comparações muitas vezes restringem-se a apenas dois locais (Tabela 3.3). Isso torna as conclusões de tais estudos limitadas (Dirzo & Miranda 1991, Roldán & Simonetti 2001), pois, há várias outras diferenças entre dois locais, que não o grau de defaunação, que poderiam responder pelas diferenças encontradas.

Tabela 3.3 – Revisão sobre os efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte em florestas neotropicais. Os parâmetros medidos em cada estudo, o número de locais estudados e o uso ou não de exclusão experimental foram registrados. Os efeitos da defaunação são indicados por ↑ (aumento do parâmetro em questão), ↓ (redução do parâmetro) e 0 (parâmetro não se altera).

Parâmetro estudado	Nº sps focadas	Nº de locais estudados	Exclusão experimental? S-sim / N-não	Efeitos da defaunação	Referências
Dens. pls/adulto	2	8	N	↑	Wright <i>et al.</i> 2000
Densidade de plantas	2	8	N	↑ / 0	Wright <i>et al.</i> 2000
	todas	2	N	↑	Dirzo & Miranda 1991
	todas	2	N	↓	Roldán & Simonetti 2001
	todas	8	N	0	Wright <i>et al.</i> 2000
	todas	3	S	0	Painter 1998
Riqueza de espécies	todas	2	N	0	Roldán & Simonetti 2001
	todas	3	S	0	Painter 1998
Diversidade de espécies	todas	2	N	↓	Dirzo & Miranda 1991
	todas	8	N	0	Wright <i>et al.</i> 2000
Div. pls./adulto	todas	2	N	↑	Roldán & Simonetti 2001
Dominância de espécies	todas	2	N	↑	Dirzo & Miranda 1991
	todas	3	S	0	Painter 1998
Recrutamento de plantas	todas	2	S	↑ (exclusão) 0 (locais)	Terborgh & Wright 1994
Mortalidade de plantas	3	12	S	↓ (exclusão) ↑ (defaun.)	Asquith <i>et al.</i> 1997
	pls. artif.	2	N	↓	Roldán & Simonetti 2001
	todas			↓	Simonetti 2001
	todas	2	S	0 (exclusão) ↓ (defaun.)	Terborgh & Wright 1994
Herbivoria	todas	2	N	↓	Dirzo & Miranda 1991

Ainda assim, as principais evidências a favor das hipóteses sobre os efeitos da defaunação de mamíferos de médio e grande porte em florestas neotropicais são oriundas dos estudos de Dirzo e Miranda (1990, 1991) comparando apenas dois locais. Neste caso, o fragmento mais defaunado corresponde àquele com maior densidade de plantas e menor diversidade de espécies (Tabela 3.3). Entretanto, Roldán & Simonetti (2001) em estudos posteriores, também restritos a dois locais, observaram o oposto. Eles argumentam que a redução na densidade de plantas pode ser devida a um decréscimo na população de dispersores (veja Cordeiro & Howe 2001) e que a diversidade de plântulas não diferiu daquela de adultos, sugerindo que os 30 anos de defaunação não foram suficientes para levar a perdas da diversidade.

Quando nos restringimos apenas a estudos onde há replicações de locais com diferentes graus de defaunação, observamos que apenas a mortalidade de plantas diminuiu com a defaunação (Terborgh & Wright 1994, Asquith *et al.* 1997), mas que o recrutamento (Terborgh & Wright 1994), a densidade de plantas e a diversidade de espécies não foram afetadas por tal parâmetro (Wright *et al.* 2000). Já nos estudos com exclusão experimental, Terborgh e Wright (1994) observaram um aumento no recrutamento de plantas após 12 meses de exclusão de vertebrados de médio e grande porte, mas nenhuma alteração na porcentagem de mortalidade. A densidade de plantas, riqueza e dominância de espécies também não foram afetadas após 18 meses de exclusão destes animais (Painter 1998).

Tais discrepâncias nos resultados sobre os efeitos da defaunação podem refletir não só a falta de réplicas ou o tempo de estudo, mas diferenças associadas a peculiaridades das comunidades estudadas ou mesmo diferenças

metodológicas. Painter (1998) trabalhou em clareiras, onde a luminosidade pode ser um fator preponderante na determinação da densidade de plantas, riqueza e dominância de espécies. Terborgh e Wright (1994) trabalharam no interior de floresta, mas o fato de encontrarem diferenças com apenas 12 meses de exclusão de vertebrados pode refletir a 'superabundância' de algumas espécies de mamíferos em Barro Colorado relativamente a outras florestas neotropicais (Terborgh 1992, mas veja Wright *et al.* 1994).

Além disso, há uma grande variação no caminho com que as interações entre espécies podem ser afetadas pela defaunação, o que torna difícil prever suas conseqüências a mais longo prazo. Os efeitos da defaunação na riqueza de espécies, por exemplo, podem ser alterados em função da pressão de herbivoria ou das preferências alimentares exibidas pelos herbívoros em uma dada comunidade. Quando espécies de plantas menos competitivas são preferidas pelos herbívoros ou em situações de forte pressão de herbivoria, a riqueza de espécies pode declinar com o aumento da biomassa destes animais (Putman 1986, Ammer 1996, Pacala & Crawley 1992). Terborgh e colaboradores (2001) verificaram que a biomassa de roedores e alguns herbívoros (bugios, iguanas e saúvas) foi extremamente alta em pequenas ilhas de vegetação, onde predadores destas espécies foram ausentes. Neste contexto, a densidade de plântulas e jovens de árvores de dossel foi severamente reduzida, o que mais a longo prazo deve implicar em uma redução na riqueza de espécies.

Neste estudo, a coerência com que a maioria dos parâmetros medidos diferiram entre fragmentos sugere que a defaunação de mamíferos de médio e grande porte afetou fortemente a comunidade de plantas. No entanto, o

acompanhamento dos experimentos de exclusão por um tempo maior é essencial para confirmar se as diferenças entre fragmentos foram, de fato, causadas por este fator. Se tais diferenças são realmente uma consequência da defaunação de mamíferos de médio e grande porte, pode-se esperar alterações ainda mais drásticas dado o atual contexto de fragmentação da Mata Atlântica. Este estudo não incluiu fragmentos com níveis de defaunação extremos, como é o caso, por exemplo, da floresta de Los Tuxtlas estudada por Dirzo & Miranda (1990, 1991). Neste local, o nível de defaunação foi tão alto que antas, catetos, queixadas, veados e uma espécie de macaco já haviam sido completamente extintas (Dirzo & Miranda 1990). As principais diferenças entre o grau de defaunação dos fragmentos aqui estudados foram relativas à densidade ou biomassa dos mamíferos em questão, respectivamente, 1,7 e 2,5 vezes maior nos fragmentos menos defaunados (Tabela 2). As diferenças na composição de espécies foram mais sutis, sendo que os únicos mamíferos extintos nos fragmentos mais defaunados foram antas e queixadas. Além disso, os fragmentos aqui estudados foram relativamente grandes (1.700 – 35.000 ha), de modo que os impactos decorrentes do tamanho do fragmento não devem ser tão fortes. A sinergia entre os efeitos do tamanho do fragmento e da defaunação de dispersores podem agravar ainda mais o sucesso reprodutivo de espécies zoocóricas (Cordeiro & Howe 2001, Chapman *et al.* 2003). Cerca de 70% dos fragmentos de Mata Atlântica de Planalto protegidos no estado de São Paulo são menores do que 1.000 ha (Cullen Jr. 1997). A situação dos fragmentos não protegidos é ainda pior. No Pontal do Paranapanema cerca de 80% deles são menores do que 50 ha (Dit 2002). Além disso, a fragmentação está normalmente associada a um aumento na

pressão de caça por humanos (Robinson 1996 em Peres 2001). Na Amazônia, os efeitos sinérgicos destas duas atividades podem levar espécies de mamíferos de médio e grande porte à extinção local, mesmo em fragmentos tão grandes quanto 1.000 – 10.000 ha (Peres 2001). Uma vez que são protegidos de caça, 90% (de um total de 46 espécies) das espécies destes mamíferos poderiam persistir em fragmentos de 3.000 ha (Peres 2001). Na ausência de caça, pequenas populações de macaco-prego e catetos podem persistir mesmo em fragmentos com apenas 150-450 ha (Chiarello 2000, Peres 2001).

Deste modo, os efeitos da caça podem ser ainda mais perversos que o do tamanho do fragmento e somados aos demais impactos relativos à redução de área, efeitos de borda e isolamento dos fragmentos devem responder por uma enorme perda na diversidade de espécies. Desta forma, medidas que contribuam para a conservação da fauna de mamíferos de médio e grande porte, como uma efetiva fiscalização contra a caça e a conexão dos fragmentos florestais através de corredores de vegetação, juntamente com atividades de educação ambiental e alternativas econômicas e sustentáveis para a população humana de entorno, são essenciais para a conservação da diversidade de plantas e animais nos remanescentes florestais.

## CONCLUSÃO GERAL

A mortalidade de sementes e plantas de jervá foi dependente de densidade e/ou da distância de co-específicos e não foi reduzida pela defaunação destes mamíferos. Diante destes resultados, reduções no sucesso reprodutivo e, conseqüentemente, nas taxas de crescimento populacional de jervá são previstas em condições de alta defaunação. Neste estudo, no entanto, a dispersão de sementes de jervá ocorreu mesmo nos fragmentos mais defaunados e, ao contrário do previsto, a maior densidade de adultos de jervás foi verificada em um destes fragmentos. A ocorrência de dispersão entre 0 e 20 m mesmo nos locais mais defaunados foi um reflexo da grande variedade de espécies da fauna que consomem estes frutos, de modo que mesmo nos fragmentos mais defaunados restaram espécies capazes de efetuar a dispersão. Algumas destas espécies, como morcegos e canídeos, podem persistir mesmo em locais com alta intensidade de caça, já que não são alvos desta atividade. Na região de estudo, os primatas também não estão entre as espécies preferencialmente caçadas, de modo que a biomassa de bugios foi alta mesmo em condições de alta defaunação. No entanto, as populações de cada um destes dispersores são sensíveis, em maior ou menor grau, ao isolamento ou à redução de seu habitat. Portanto, fragmentos pequenos e/ou isolados são os mais vulneráveis a colapsos na população de espécies que dependem de dispersores de maior porte. No caso de jervá, especificamente, essa previsão pode não ser verificada, pois, pequenos fragmentos normalmente estão associados a dosséis descontínuos e extensas áreas de borda, onde a maior incidência luminosa favorece grandemente o

desenvolvimento desta planta até a fase adulta. Nas áreas de borda dos fragmentos estudados ocorreram grandes agregações de jerivás, sugerindo que, nestas condições, o efeito da distância e, conseqüentemente, da presença de dispersores são menos importantes para a sobrevivência desta espécie. Portanto, para jerivá, os efeitos da defaunação devem estar mais relacionados a um aumento na agregação espacial, sendo que alterações no sucesso reprodutivo devem ser mais freqüentes em locais de mata primária, com dossel mais contínuo e pouco efeito de borda.

No entanto, espécies de plantas com grandes sementes e cujo o desenvolvimento e sobrevivência não são favorecidos pela maior incidência luminosa devem ser muito mais vulneráveis a defaunação de mamíferos de médio e grande porte. Em fragmentos com dossel mais contínuo até mesmo espécies cuja mortalidade é independente de densidade podem depender da dispersão de sementes. Isto ocorre quando o crescimento e sobrevivência de plantas destas espécies estiverem associados à presença de clareiras, de modo que dificilmente conseguirão se desenvolver nas proximidades de um co-específico adulto, a menos que esse morra. Ao menos 75% das árvores em Costa Rica parecem depender da ocorrência de clareiras para o seu desenvolvimento, ainda que tais clareiras sejam pequenas e efêmeras (Hartshorn 1978 em Howe 1984). Além da presença de clareiras, o sucesso reprodutivo de uma planta também pode depender do tamanho do fragmento em questão. Bruna (1999) observou que sementes plantadas em floresta contínua germinaram de 3 a 7 vezes mais do que sementes em fragmentos. Isso poderia ser ainda agravado por aumento da endogamia em fragmentos, o que deve estar relacionado, entre outras coisas,

ao grau de isolamento dos fragmentos. Assim, o sucesso reprodutivo de plantas com grandes sementes pode depender não só do grau de defaunação, mas de suas interações com outros fatores, como os exemplificados acima. O entendimento destes efeitos é essencial para o estabelecimento de estratégias efetivas de conservação e manejo de espécies, no entanto tais abordagens ainda estão em sua infância.

Ainda mais difícil é traçar um padrão para os efeitos da defaunação ao nível da comunidade vegetal como um todo. Alterações a este nível envolvem uma complexa rede de interações e podem levar vários anos para ocorrerem. Neste estudo apenas a mortalidade foi afetada pela exclusão de mamíferos. No entanto, uma alteração desse parâmetro implica, conseqüentemente, em alterações de pelo menos alguns dos outros parâmetros medidos. Como estas alterações não foram detectadas é bastante provável que o tempo transcorrido após a exclusão ainda não tenha sido suficiente. Além de raros, outros estudos com exclusão experimental de mamíferos foram seguidos por um curto período de tempo, de modo que as faltas de diferenças nos parâmetros medidos podem ser apenas devidas a isto. A complexidade das interações dificulta a replicação de níveis de defaunação entre diferentes locais. É possível que locais com níveis parecidos de defaunação sigam caminhos muito distintos em função de outros fatores, como por exemplo, a presença de clareiras e bordas ou a presença de certas espécies de mamíferos. Estas dificuldades tornam essenciais o estabelecimento de experimentos de exclusão de longo prazo, mas, ainda assim, é importante a replicação de fragmentos com diferentes níveis de defaunação. Além de permitir entender se generalizações sobre os efeitos da defaunação são possíveis e em

que condições, a replicação de fragmentos possibilita previsões sobre a direção de tais efeitos em parâmetros mais tardiamente afetados. Além disso, a comparação entre fragmentos incorpora efeitos indiretos que seriam impossíveis de se verificar apenas com parcelas de exclusão. Por exemplo, alterações na riqueza de espécies de plantas em um fragmento podem ocorrer pela extinção local de certas espécies de plantas causadas pela defaunação. No entanto, devido à chuva de sementes vindas de fora das parcelas de exclusão, tais espécies provavelmente nunca chegariam a extinguir-se em parcelas de exclusão. Além disso, as parcelas de exclusão simulam níveis totais de defaunação de vertebrados terrestres de médio e grande porte, de modo que a comparação dos efeitos da exclusão em fragmentos com diferentes níveis de defaunação adiciona informações sobre os efeitos da composição da fauna.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves-Costa, C.P. & Knogge, C. submetido. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) predated on palm seeds of *Syagrus romanzoffiana*. *Naturwissenschaften*.
- Ammer, C. 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forest in the bavarian alps. *Forest Ecology and Management* 88: 43-53.
- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Asquith, N.M., Wright, S.J. & Clauss, M.J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forest? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Asquith, N.M., Terborgh, J., Arnold A.E. & Riveros, C.M. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229-235.
- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Beiguelman, B. 1996. Curso prático de bioestatística. 4ª ed. rev. Ribeirão Preto. *Revista Brasileira de Genética*.
- Bell, R.H.V. 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American* 255: 86-93.

- Belsky, A.J. 1986. Revegetation of artificial disturbances in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania. II Five years of successional change. *Journal of Ecology* 74: 937-951.
- Bernacci, L.C. 2001. Aspectos da demografia da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jerivá, como subsídios ao seu manejo. Tese de doutorado. UNICAMP. Campinas, SP.
- Bodmer, R.E. 1989. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *Journal of Zoology* 219: 457-467.
- Bodmer, R.E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *J. Zool.* 222: 121-128.
- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Bodmer, R.E. 1995. Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications* 5: 872-877.
- Bond, W.J. 1998. Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. Em: *Extinction rates*. Lawton, J.G. & May, R.M. (eds.). Oxford University Press. Oxford, UK. Pgs. 131-143.
- Bondar, G. 1964. *Palmeiras do Brasil*. Instituto de Botânica, Sao Paulo, SP.
- Bordignon, M.; Margarido, T. C. C. & Lange, R. R. 1996. Opening forms of palm nuts *Syagrus romanzoffiana* (Chamisso) Glassman. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 821-828.
- Bruna, E. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.

- Bustamante, R.O. & Simonetti, J.A. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173-183.
- Chapman, C.A. & Chapman, L.J. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Vulinec, K., Zanne, A. & Lawes, M.J. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35: 382-393.
- Chiarello, A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.
- Chiarello, A.G. 2000. Density and population size of mammals in remnants of brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 14: 1649-1657.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140: 261-286.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Em: Dynamics of population*. Den Boer, P.J. & Gradwell (eds.). Wageningen, Netherlands. Pgs. 298-312.
- Cordeiro, N.J. & Howe, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.

- Costa, L.P., Leite, Y.L.R., Fonseca, G.A.B. & Fonseca, M.T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic forest. *Biotropica* 32 (4b): 872-881.
- Crooks, K.R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16: 488-502.
- Cullen Jr., L. 1997. Hunting and biodiversity in atlantic forest fragments, São Paulo, Brazil. Tese de Mestrado. University of Florida, Florida, USA.
- Cullen, L. Jr.; Bodmer, R.E. & Valladares-Pádua, C. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- Damgaard, C. & Weiner, J. 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology* 81: 1139-1142.
- De Steven, D. & Putz, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Demment, M.W. & Van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist* 125: 641-672.
- Diamond, J.M. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193: 1027-1029.
- Dirzo, R. & Miranda, A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo, R. & Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary

- defaunation. Em: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W & Benson, W. John Wiley & Sons, Inc.
- Dirzo, R. & Domingues, C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Em: Bullock, S.H., Mooney, A., Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge. Pgs. 304-309.
- Ditt, E.H. 2002. *Fragmentos florestais no Pontal do Paranapanema*. Meio Ambiente Vol. 207. Annablume editora. São Paulo, SP.
- Emmons, L.H. 1997. *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. Second edition. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Feer, F. & Forget, P.M. 2002. Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34: 555-566.
- Foose, T.J. 1982. *Trophic strategies of ruminant versus nonruminant ungulates*. Tese de doutorado. University of Chicago, Chicago, USA.
- Forget, P.M., Hammond, D.S., Milleron, T. & Thomas, R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: consequences for seed dispersal and seedling recruitment. Em: *Seed dispersal and frugivory*. Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (eds.). CABI Publishing. Oxon, UK.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. Pgs. 151-172. Em: *The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (eds.). Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.
- Fragoso, J.M. 1997. Tapir-generated seed shadow: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.

- Galetti, M.; Paschoal, M.; Pedroni, F. 1992. Predation on palm nuts (*Syagrus romanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 121-123.
- Galetti, M.; Alves-Costa, C.P. & Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* 111: 269-273.
- Glassman, S.F. 1987. Revision of the palm genus *Syagrus* Mart. And the other genera in the *Cocos* Alliance. *Illinois Biological Monographs* 56: 1-231.
- Gough, L. & Grace, J.B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology* 79: 1586-1594.
- Harrington, G.N., Irvine, A.K., Crome, F.H.J., Moore, L.A. 1998. Regeneration of large-seeded trees in Australian rainforest fragments: a study of higher-order interactions. *In: Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Laurence, W.F. & Bierregaard Jr., R.O. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *In Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hartley, S.E. & Jones, C.G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. *Em: Plant ecology*. Crawley, M.J. (ed.), 2<sup>a</sup> edição. Blackwell Science. Oxford, London. 717 pgs.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University, Princeton. 353 pgs.

- Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30: 261-281.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology & Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H.F., Schupp, E.W. & Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Howe, H.F. & Westley, L.C. 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press. New York. Oxford. 273 pgs.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant populations. In: *Plant ecology*. Crawley, M.J. (ed.). Pgs. 325-358. 2nd edition. Blackwell Scientific Publ., Oxford, UK.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History*: 49-53.
- Janzen, D.H. 1981. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's Tapir. *Reproductive Botany* 59-63.
- Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. *In: Coevolution*. Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (eds.). Sinauer, Sunderland, MA. Pgs. 232-262.
- Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review Ecology & Systematics* 17: 595-636.

- Janzen, D.H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it and how? *Biological Linnean Society* 30: 343-356.
- Janzen, D.H. & Martin, S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. In: *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M. (ed.), Pgs. 105-156. Cab International, Wallingford, UK.
- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: trillium in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- Kiltie, R.A . 1981a. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-236.
- Kiltie, R.A. 1981b. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13: 141-145.
- Knogge, C. & Heymann, E.W. 2003. Seed dispersal by simpatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*: diversity and characteristics of plant species. *Folia Primatologica* 74: 33-47.
- Laurance, W.F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: aplication of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Leight, E.J.Jr., Wright, J.S., Herre, E.A. & Putz, F.E. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical island: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7: 76-102.
- Levings, S. & Windsor, D.M. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. Pgs. 355-387. *Em: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal*

- Rhythms and Long-term Changes. Leigh, E.G. Jr., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (eds.). Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 1. Editora Plantarum. Nova Odessa, SP, Brasil.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown, K.S., Powell, A.H., Schubart, H.O.R. & Hays, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *In*: Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Soulé, M.E. (ed.). Sinauer. Sunderland, MA. Pgs. 257-285.
- McNaughton, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. Ecological Monographs 53: 291-320.
- Mikita, K. 1999. *Sylvilagus floridanus*. On-line: Animal diversity web. Acessada em 12/04/04 em: [http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Sylvilagus\\_floridanus.html](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Sylvilagus_floridanus.html).
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. American Naturalist 132: 87-106.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. Biotropica 32: 786-792.
- Murcia, C. 1995. Edge effect in fragmented forest: implications for conservation. TREE 10 (2): 58-62.

- Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58: 271-298.
- Noblick, L.R. 1996. *Syagrus*. *The palm journal* 126: 12-46.
- Notman, E., Gorchov, D. L. & Cornejo, F. 1996. Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia* 106: 221-227.
- Olmos, F.; Pardini, R.; Boulhosa, R.L.P.; Bürgi, R. & Morsello, C. 1999. Do tapirs steal food from palm seed predators or give them a lift? *Biotropica* 31: 375-379.
- Pacala, S.W. & Crawley, M.J. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 140: 243-260.
- Painter, R.L.E. 1998. Gardeners of the forest: Plant-animal interactions in a neotropical forest ungulate community. Tese de Doutorado. University of Liverpool, Liverpool, UK.
- Paschoal, M. & Galetti, M. 1995. Seasonal food use by the neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in southeastern Brazil. *Biotropica* 27: 268-273.
- Passos, F.C. 1997. Padrão de atividades, dieta e uso do espaço em um grupo de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) na E.E. dos Caetetus, SP. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.
- Peres, C.A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation* 77: 115-123.

- Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15: 1490-1505.
- Peres, C.A., Schiesari, L.C. & Dias-Leme, C.L. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 13: 69-79.
- Phillips, O.L. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6: 291-311.
- Pinero, D., Martínez, M. & Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Putman, R. 1986. Grazing in temperate ecosystems: large herbivores and the ecology of the New Forest. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Redford, K.H. 1985. Food habitats of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae). Em: Evolution and ecology of sloths, armadillos, and vermilinguas. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Robinson, J.G. 1996. Hunting wildlife in forest patches: an ephemeral resource. Pgs. 111-130. Em: Forest patches in tropical landscapes. Schellas, J. & Greenberg, R. (eds.). Island Press, London.
- Roldán, A.I. & Simonetti, J.A. 2001. Plant-animal interactions in tropical bolivian forest with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15: 617-623.

- Santos, T. & Tellería, J.L. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- Sávio Pimentel, D. & Tabarelli, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36: 74-84.
- Schupp, E.W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity - populations implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist* 140: 526-530.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in tree fall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Silva, F. 1994. Mamíferos silvestres: Rio Grande do Sul. 2ª. edição. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Silva, J.M.C & Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- Silva Jr., O. & Dellias, P.M. 1973. Biology of *Sylvilagus brasiliensis* Tapetillus (Lagomorpha) Tapeti in captivity. *Revista da Faculdade de Odontologia de São José dos Campos* 2: 27-31.
- Silvius, K. & Fragoso, J.M.V. 2002. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology* 90: 1024-1032.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21:50-56.

- Siqueira, J.C. 1989. Considerações sobre a biologia de polinização em palmeira gerivá (*Arecastrum romanzoffianum*) – Palmae). *Acta Biologica Leopoldensia* 11: 203-212.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Third edition, W.H. Freeman and Company. New York.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Soulé, M.E., Alberts, A.C. & Bolger, D.T. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos* 63: 39-47.
- Souza, V.C., Cortopassi-Laurino, M., Simão-Bianchini, R., Pirani J.R., Azoubel, M.C., Guibu, L.S. & Giannini, T.C. 1994. Plantas apícolas de São Paulo e arredores. Em: Pirani, J.R. & Cortopassi-Laurino, M. (coords.) *Flores e abelhas em São Paulo*. EDUSP, São Paulo.
- Terborgh, J. 1988. The big things that run the world - A sequel to E.O. Wilson. *Conservation Biology* 2: 402-403.
- Terborgh, J. 1990. The role of felid predators in Neotropical forest. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 3-5.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292.
- Terborgh, J. & Winter, B. 1980. Some causes of extinction. *In: Conservation biology: an evolutionary - ecological perspective*. Soulé, M. & Wilcox, B. (eds.). pp 119-133. Sunderland, MA. Sinauer Associations.
- Terborgh, J. & Wright, S.J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.

- Terborgh, J., Lopes, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G.H., Lambert, T.D. & Balbas, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance.* Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.* Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, Rio de Janeiro.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wilson, E.O. 1992. *The diversity of life.* Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Wilson, D.E. & Janzen, D.H. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology* 53: 954-959.
- Wright, S.J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds, and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 65: 1016 – 1021.
- Wright, S.J., Gompfer, M.E. & DeLeon, B. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71: 279-294.

- Wright, S.J., Zeballos, H., Domínguez, I., Gallardo, M.M., Moreno, M.C. & Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.
- Wright, S.J. & Duber, H.C. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Third Edition. Prentice Hall. New Jersey.