

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
CONSERVAÇÃO**

ANA YOKO YKEUTI MEIGA

**MAMÍFEROS E A REGENERAÇÃO DA PALMEIRA *Attalea dubia* EM UMA
ÁREA DE MATA ATLÂNTICA NA REGIÃO SUDOESTE DO ESTADO DE
SÃO PAULO, BRASIL**

**SOROCABA
2012**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
CONSERVAÇÃO**

ANA YOKO YKEUTI MEIGA

**MAMÍFEROS E A REGENERAÇÃO DA PALMEIRA *Attalea dubia* EM UMA
ÁREA DE MATA ATLÂNTICA NA REGIÃO SUDOESTE DO ESTADO DE
SÃO PAULO, BRASIL**

**Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Diversidade Biológica
e Conservação, para obtenção do título
de Mestre em Diversidade Biológica e
Conservação**

***Orientação: Prof. Dr. Alexander Vicente
Christianini***

**SOROCABA
2012**

M512m Meiga, Ana Yoko Ykeuti.
Mamíferos e a regeneração da palmeira *Attalea dubia* em uma área de Mata Atlântica na região Sudoeste do Estado de São Paulo, Brasil / Ana Yoko Ykeuti Meiga. -- Sorocaba, 2012.
74 f.: il. (algumas color.); 28 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de São Carlos, *Campus* Sorocaba, 2012
Orientador: Alexander Vicente Christianini
Banca examinadora: Karina Martins, Beatriz de Mello Beisiegel
Bibliografia

1. Biodiversidade – conservação – Mata Atlântica. 2. Ecologia das florestas tropicais. I. Título. II. Sorocaba - Universidade Federal de São Carlos.

CDD 333.950981

ANA YOKO YKEUTI MEIGA

MAMÍFEROS E A REGENERAÇÃO DA PALMEIRA *Attalea dubia* EM UMA ÁREA DE MATA ATLÂNTICA NA REGIÃO SUDOESTE DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL

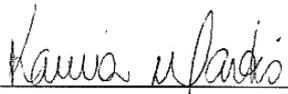
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação para obtenção do título de mestre em Diversidade Biológica e Conservação.
Universidade Federal de São Carlos.
Sorocaba, 30 de Maio de 2012.

Orientador:

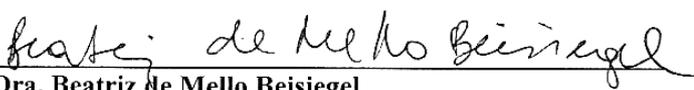


Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini
Universidade Federal de São Carlos – *Campus Sorocaba*

Examinadores:



Profa. Dra. Karina Martins
Universidade Federal de São Carlos – *Campus Sorocaba*



Dra. Beatriz de Mello Beisiegel
ICMBio/CENAP

Dedico este trabalho a todos os amantes da natureza

“A mente que se abre a uma nova idéia jamais voltará ao seu tamanho original”

(Albert Einstein)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente ao meu orientador Dr. Alexander Vicente Christianini, por tudo que me ensinou nesse período, pela ótima orientação, dedicação, confiança, companheirismo e paciência no decorrer do trabalho, inclusive durante o período anterior ao meu ingresso no programa de mestrado;

À professora Dr^a. Ana Paula Carmignotto por me ajudar na identificação dos mamíferos, imprescindível para o andamento do trabalho;

À pesquisadora e colega Dr^a. Beatriz Beisiegel, por me emprestar equipamentos de pesquisa, sem eles o desenvolvimento do trabalho não seria possível, e pelas sábias palavras ditas em momentos de dificuldade;

Ao Instituto Florestal pela liberação do desenvolvimento do projeto no Parque Estadual Carlos Botelho;

Ao gestor, José Luiz Camargo Maia, e funcionários do Parque Estadual Carlos Botelho, pela permissão do desenvolvimento do projeto e por estarem sempre disponíveis e interessados em colaborar;

Aos amigos Bira e Maria do Carmo, por permitirem que eu desenvolvesse parte do projeto em sua propriedade;

À CAPES pela concessão da bolsa;

A todos os professores da UFSCar, pelos ensinamentos;

Aos professores da banca de qualificação, Ana Paula Carmignotto, Maurício Cetra e Karina Martins pelas importantes sugestões;

Aos colegas de classe, em especial ao Gregório dos Reis Menezes, Paulo Roberto Ramos de Oliveira Junior e Bruna Gonçalves da Silva;

À minha família, que sempre me apoiou;

Aos meus queridos pais, Oswaldino Meiga e Eliza Saeko Ykeuti Meiga, por todo apoio, incentivo e amor a mim depositados em todos esses anos de vida. Sem vocês eu nada seria;

E a todos os amigos, colegas e conhecidos que ajudaram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, que é também a realização de um sonho.

RESUMO

A sobrevivência, distribuição espacial e densidade das plantas podem ser mediadas pelas interações entre animais e plantas. Alguns modelos (como de Janzen-Connell) assumem que a probabilidade de sobrevivência de sementes e plântulas é menor ao redor da planta-mãe devido à intensa predação de sementes e herbivoria, sugerindo que a dispersão de sementes tenha um papel fundamental na regeneração. Os mamíferos de grande porte são reconhecidos por desenvolverem um importante papel na dispersão de sementes. A caça e fragmentação de habitats ameaça a regeneração de muitas espécies de plantas que dependem de animais de grande porte para dispersar suas sementes. O presente estudo foi dividido em dois capítulos, a primeira parte desse trabalho é dedicada a investigar a relação entre a dispersão e predação de sementes, mortalidade de plântulas e a distância de plantas adultas, de forma a verificar o papel de mamíferos dispersores de sementes na regeneração e distribuição espacial da palmeira *Attalea dubia* em floresta nativa preservada. O segundo capítulo é uma comparação entre predação de sementes não dispersas de *A. dubia* em três contextos ambientais: em uma área contínua, uma área fragmentada e uma pastagem. O estudo foi realizado no Parque Estadual Carlos Botelho, região sudoeste do Estado de São Paulo e em seu entorno. Foi observada a fenologia de floração e frutificação da palmeira pelo período de um ano (outubro de 2010 a setembro de 2011). Observações focais de plantas, complementadas com o uso de armadilhas fotográficas, permitiram registrar quais mamíferos consomem seus frutos. Informações sobre predação de sementes e experimentos de remoção, combinadas com observações da distribuição espacial de plântulas e palmeiras adultas, foram realizados para uma melhor compreensão sobre o papel de animais na regeneração da espécie e o teste da hipótese de Janzen-Connell. Para comparar a predação de sementes em diferentes contextos ambientais foram coletadas sementes sob a copa da planta-mãe. Sementes predadas foram classificadas de acordo com o agente de predação (roedores ou insetos). A frutificação de *A. dubia* ocorreu ao longo de todo o ano com diferentes estágios de maturação. As seguintes espécies de mamíferos foram visualizadas interagindo com frutos/sementes de *A. dubia*: *Cebus nigratus*, *Guerlinguetus ingrami*, *Philander frenatus* e roedores sigmodontíneos não identificados. A distância da remoção de sementes e frutos de *A. dubia* por pequenos mamíferos foi baixa (4 metros), sendo que a maioria das sementes não foi removida. Sementes distantes da planta-mãe permaneceram mais intactas que sementes ao redor da mesma, corroborando a hipótese de Janzen-Connell. No segundo capítulo, a predação por roedores foi maior no fragmento que na floresta contínua e bem reduzida no pasto. A predação por invertebrados foi reduzida na floresta contínua frente ao fragmento. Não houve compensação na predação de sementes, de forma que a predação por invertebrados não aumentou na ausência de roedores. É possível que os mamíferos desempenhem um papel importante para a dinâmica populacional da palmeira *Attalea dubia*. Embora eles não sejam essenciais para a sobrevivência da palmeira, uma vez que a planta recruta mesmo em locais com ausência de mamíferos de maior porte, a

atividade de mamíferos de pequeno porte parece ser suficiente para explicar a distribuição espacial da palmeira no Parque Estadual Carlos Botelho. Assim pode-se inferir que a importância dos mamíferos de pequeno porte em relação à eficiência no processo da dispersão de sementes está sendo subestimada. Alterações na predação de sementes podem levar à dominância de algumas espécies vegetais, reduzindo a diversidade vegetal em longo prazo. Invertebrados em fragmentos e na pastagem não parecem compensar a predação de sementes de *Attalea dubia* efetuada principalmente por roedores na floresta contínua. O aumento na abundância de *A. dubia* verificado em áreas muito perturbadas e bordas de fragmentos pode ser decorrente da menor predação de sementes nestas áreas.

Palavras-chave: Dispersão e predação de sementes. Distribuição espacial. Ecologia vegetal. Hipótese de Janzen-Connell.

ABSTRACT

Animals may influence the spatial distribution and survivorship of plants with which they interact. For instance, the Janzen-Connell model predict that the probability of seed and seedling survivorship is reduced around the parental plant because of the intense seed predation and herbivory in this place, which suggests the role of seed dispersal in plant regeneration. The hunting and habitat fragmentation threaten the regeneration of many plant species that depend on large animals to disperse their seeds. In this study I investigated the relationship between seed dispersion, predation and the spatial distribution and survival of seedlings of the palm *Attalea dubia* in native forest preserved, evaluating the importance of mammals for plant regeneration. In a second part I compared the pre-dispersal seed predation of *A. dubia* in three habitats: a continuous forest area, a forest fragment and a pasture. This study was undertaken in “Parque Estadual Carlos Botelho”, and adjacent areas in south-west of São Paulo State. The flowering and fruiting phenology of the palm was observed during a year (October 2010 to November 2011). Focal observations of fruiting palms and cameras traps allowed us to verify which species of mammals included fruits or seeds of *A. dubia* in the diet. Seed predation and removal experiments combined with the mapping of the spatial distribution of seedling and adult plants were taken to evaluate the importance of mammals in regeneration and test the Janzen-Connell hypothesis. Fruiting of *Attalea dubia* occurs throughout the year. The mammal species recorded interacting with *A. dubia* fruits and seeds were: *Cebus nigritus*, *Guerlinguetus ingrami*, *Philander frenatus* and sigmodontineous rodents. Seeds away from the parent palm were more likely to survive than seeds around the parent palm. The spatial distribution seedlings and juveniles also agree with the Janzen-Connell hypothesis. Small mammals removed most seeds to short distances, around 4 meters. Seed predation by rodents was higher in the fragment than in continuous forest and much reduced in the pasture. Predation by invertebrates was reduced in continuous forest and higher in the fragment. There was no compensation of the seed predation: seed predation by invertebrates did not increase in the absence of rodents. Mammals seems to be not essential to the palm regeneration, but they may be important for the spatial distribution of *A. dubia*. I suggest that the importance of small mammals, such as squirrels, to seed dispersal and plant regeneration of large-seeded plants has been underestimated. Changes in seed predation among habitats may lead to the dominance of some plant species, reducing plant diversity in the long term. The increase in abundance of *A. dubia* that occurs in highly disturbed areas and edges of fragments can be the result of the lower seed predation in these areas.

Key-words: Seed dispersion and predation. Spatial distribution. Plant Ecology. Janzen-Connell Hypothesis.

LISTA DE TABELAS

	Capítulo 1 – Mamíferos e a regeneração da palmeira <i>Attalea dubia</i> em uma área de Mata Atlântica na região sudoeste do estado de São Paulo, Brasil	23
TABELA 1.	Espécies de palmeiras brasileiras do gênero <i>Attalea</i> consumidas por mamíferos e seus dispersores de sementes. As informações apresentadas foram retiradas de Andreazzi <i>et al.</i> (2009). O nome vulgar do dispersor (entre parênteses) aparece apenas na primeira vez em que o mesmo é citado. Obs: Na tabela a espécie <i>Attalea dubia</i> é citada duas vezes, pois uma citação é baseada no trabalho de Voltolini (2004) e a outra é baseada com os dados do presente estudo.....	40
	Capítulo 2 – Predação de sementes da palmeira <i>Attalea dubia</i> em mata contínua, fragmento e pastagem	49
TABELA 1.	Destino das sementes não dispersas em três contextos ambientais. Número total de sementes (n), número de sementes por metro quadrado (m ²) e porcentagem das sementes encontradas nas categorias: intacta, aprodrecida e predada	58
TABELA 2.	Resultado de ANOVA fatorial para destino das sementes não dispersas em diferentes contextos ambientais (área de floresta contínua, área fragmentada e área de pasto)	58

LISTA DE FIGURAS

	Introdução Geral	13
FIGURA 1.	Modelo de Janzen-Connell	20
FIGURA 2.	Mapa de localização do Parque Estadual Carlos Botelho na região sudoeste do estado de São Paulo (a). Formação de <i>continuum</i> ecológico (b)	21
FIGURA 3.	Vista parcial da floresta do PECB: Trilha da Canela (a) e Trilha do Braço (b). Note que ambas as trilhas apresentam vegetação característica de mata primária com dossel alto. Vista parcial da área de estudo do segundo capítulo, onde é possível observar o fragmento, a pastagem na porção inferior da foto e ao fundo a plantação de eucalipto. Observe também a palmeira estudada, <i>Attalea dubia</i> , nativa e endêmica da Mata Atlântica (c)	22
	 Capítulo 1 – Mamíferos e a regeneração da palmeira <i>Attalea dubia</i> em uma área de Mata Atlântica na região sudoeste do estado de São Paulo, Brasil	 23
FIGURA 1.	Semente de <i>A. dubia</i> com linha transpassada para experimento de remoção (a) e esquema ilustrativo do experimento de remoção de sementes (b)	41
FIGURA 2.	Sementes de <i>A. dubia</i> com marcas características de predadores	42
FIGURA 3.	Plântula marcada para verificação da distribuição espacial	42
FIGURA 4.	Porcentagem de indivíduos de <i>Attalea dubia</i> em diferentes fenofases no Parque Estadual Carlos Botelho	43
FIGURA 5.	Remoção de frutos e sementes de <i>A. dubia</i> , no Parque Estadual Carlos Botelho	44
FIGURA 6.	Distância de remoção de frutos e sementes de <i>Attalea dubia</i> por roedores (a). Plântulas e juvenis em relação à distância da planta-mãe (b)	45
FIGURA 7.	Destino de sementes de <i>A. dubia</i> , que estavam próximas e distantes da planta-mãe	46
FIGURA 8.	Destino das sementes de <i>A. dubia</i> que não foram dispersas no PECB	47
FIGURA 9.	Mapa de distribuição espacial de plântulas, jovens e adultos de <i>Attalea dubia</i> dentro de uma área de 0,5 ha do Parque Estadual Carlos Botelho	48
	 Capítulo 2 - Predação de sementes da palmeira <i>Attalea dubia</i> em mata contínua, fragmento e pastagem	 49
FIGURA 1.	Sementes de <i>A. dubia</i> com marcas características de predadores	59
FIGURA 2.	Comparação entre a predação por roedores e por invertebrados em diferentes contextos ambientais, sendo uma área de floresta contínua, uma área de fragmento e uma área de pasto	60
FIGURA 3.	Relação entre predação de sementes da palmeira <i>Attalea dubia</i> por invertebrados e roedores em diferentes contextos ambientais	61

SUMÁRIO

Introdução geral	13
Objetivo geral	18
Área de estudo	18
Espécie estudada	19
Capítulo 1 – Mamíferos e a regeneração da palmeira <i>Attalea dubia</i> em uma área de Mata Atlântica na região sudoeste do estado de São Paulo, Brasil	23
1. Introdução	24
2. Material e Métodos	27
2.1 Fenologia	27
2.2 Identificação dos animais que interagem com frutos e sementes.....	27
2.3 Dispersão e predação de sementes em relação à distância da planta-mãe	28
2.4 Distribuição espacial em relação à distância de adultos em <i>Attalea dubia</i>	30
2.5 Forma de análise dos resultados	30
3. Resultados	31
3.1 Fenologia	31
3.2 Identificação dos animais que interagem com frutos e sementes.....	32
3.3 Dispersão e predação de sementes em relação à distância da planta-mãe	33
3.3.1 Influência da polpa na atração de predadores e dispersores de sementes	33
3.3.2 Remoção de sementes e frutos	33
3.3.3 Destino das sementes não dispersas	33
3.4 Distribuição espacial em relação à distância de adultos em <i>Attalea dubia</i>	34
4. Discussão	34
Capítulo 2 - Predação de sementes da palmeira <i>Attalea dubia</i> em mata contínua, fragmento e pastagem	49
1. Introdução	50
2. Material e Métodos	53
2.1 Área de estudo	53
2.2 Predação de sementes	53
2.3 Forma de análise de resultados	54
3. Resultados	54
4. Discussão	55
Conclusão Geral	62
Referências Bibliográficas	64

Introdução Geral

Os processos que determinam a regeneração de plantas, como suas interações com animais, têm sido muito estudados para compreender a dinâmica populacional das plantas (Schupp & Fuentes 1995, Nathan & Muller-Landau 2000) e suas implicações para a diversidade vegetal em nível comunitário (Janzen 1970, Harms *et al.* 2000). A busca pela compreensão dos processos que governam a regeneração de plantas resultou em um dos maiores debates na história da ecologia vegetal (Nathan & Casagrandi 2004). Esse debate teve início quando Janzen (1970) sugeriu uma explicação para a grande diversidade vegetal encontrada em florestas tropicais.

Janzen (1970) observou que o acúmulo de sementes embaixo da copa da planta-mãe atraía predadores especializados (como coleópteros) que predam a maioria das sementes nos arredores da planta-mãe, mas estão praticamente ausentes a poucos metros. De maneira independente, Connell (1971) também observou que as plântulas distantes da planta-mãe apresentavam maior sobrevivência, sendo menos consumidas por herbívoros, que eram atraídos para os bancos de plântulas concentrados nos arredores das plantas adultas. Ambos os estudos sugerem que sementes carregadas a alguma distância da planta-mãe por agentes dispersores têm sua chance de sobrevivência e conseqüentemente de regeneração aumentada. Esse aumento da probabilidade de sobrevivência e regeneração está relacionado também com o fato de que os predadores respondem ao efeito da densidade e distância das sementes em relação à planta-mãe. O acúmulo de sementes e plântulas ao redor da planta-mãe levaria a um aumento desproporcional da mortalidade, devido a predadores especializados, como predadores de sementes, patógenos e herbívoros que localizariam estes acúmulos de sementes mais facilmente.

Os dois autores sugerem que predadores especializados são abundantes em florestas tropicais, e que a ação desses predadores pode responder pela grande diversidade vegetal da seguinte forma: como os arredores da planta adulta seriam um ambiente inóspito para as próprias sementes da planta-mãe, haveria a possibilidade de que outras espécies de plantas recrutassem neste local, permitindo um aumento na diversidade de espécies e mediando o resultado de interações competitivas. A competição entre espécies geralmente leva à exclusão da espécie mais fraca em competição, enquanto o competidor de maior sucesso é aquele que explora mais

efetivamente os recursos disponíveis. As espécies podem coexistir quando ambas conseguem explorar o recurso disponível (Townsend 2006). Os predadores especializados controlariam a abundância das espécies consideradas forte competidoras. Na ausência de predadores e herbívoros estas espécies acabariam por dominar a comunidade. Esse padrão de regeneração ficou conhecido como modelo de Janzen-Connell (1970, 1971) (Figura 1).

Na verdade, esse assunto não foi discutido pela primeira vez por Janzen e Connell. Ridley (1930) já havia observado que plantas com distribuição agregada estavam mais suscetíveis à predação e infestação por fungos, mostrando a importância da dispersão. Porém foram Janzen (1970) e Connell (1971) que fundamentaram essa hipótese para florestas tropicais (Carson & Schnitzer 2008). Desde então a hipótese tem sido bastante testada e criticada. Hyatt *et al.* (2003) realizaram uma meta-análise sobre a hipótese de Janzen-Connell e não encontraram suporte para o efeito de distância, concluindo que não havia necessidade de se continuar testando a hipótese, pois os resultados são individuais, variando de acordo com o ambiente e a espécie estudada. Em contrapartida, Leigh *et al.* (2004) encontraram forte relação entre a ação de predadores com a manutenção da diversidade tropical. A hipótese de Janzen-Connell foi criticada, pois ela funciona apenas para plantas consideradas forte competidoras, portanto, seria aplicável a apenas uma fração das espécies. Porém a abrangência da hipótese foi reconhecida quando os testes passaram a ser realizados com espécies de plantas pouco comuns, tolerantes à sombra e que produzem sementes grandes, pois essas características podem aumentar a predação por predadores especializados (Carson & Schnitzer 2008). Além disso, o modelo de Janzen-Connell parece funcionar melhor em pequenas escalas (Hubbell 1980).

O padrão de regeneração de Janzen-Connell é constituído pela união de três fatores: variação de dispersão (fluxo de sementes que chegam a ambientes mais favoráveis, com menor intensidade de predação), sobrevivência (probabilidade das sementes escaparem da predação) e por fim, o estabelecimento (a densidade de sementes que sobrevivem e conseguem se estabelecer) (Nathan & Casagrandi 2004). Na hipótese de Janzen-Connell está implícito que existe uma compensação entre estabelecimento ou habilidade de competição e vulnerabilidade na predação de sementes e plântulas. Sementes de grande porte geralmente são mais vulneráveis à

predação, porém tem maiores chances de estabelecimento de plântulas (Carson & Schnitzer 2008).

Existem outros quatro modelos para a regeneração de plantas, conhecidos como modelo de compensação, modelo de Hubbell, modelo de sobrevivência “invariante” e modelo de McCanny (veja revisão em Nathan & Casagrandi 2004). Os modelos de compensação e de Hubbell são semelhantes ao modelo de Janzen-Connell, pois os dois predizem que a sobrevivência de sementes aumenta com a distância da planta-mãe. Porém, Hubbell (1980) encontrou que a distribuição espacial de plantas nas florestas tropicais é agregada, pois algumas sementes sobrevivem ao redor da planta devido à alta quantidade de sementes produzidas e à saciação dos predadores. Segundo o modelo de McCanny a sobrevivência é reduzida com a distância, o contrário do previsto pela hipótese de Janzen-Connell. McCanny utilizou curvas exponenciais para explicar seu modelo o que implica em resultados não realísticos para a sobrevivência de sementes e plântulas, pois as plântulas não crescem rapidamente como as curvas exponenciais retratam. O modelo de sobrevivência invariante é a transição entre o modelo de Hubbell e de McCanny, assumindo que não há variação na sobrevivência de acordo com a distância, mas com o local e o número de sementes que caem (Nathan & Casagrandi 2004).

As seguintes questões foram levantadas tanto por Janzen (1970) e Connell (1971) como por outros pesquisadores em tentativas para testar o modelo: (1) Há evidências de que predadores e patógenos respondem ao efeito de densidade ou distância, aumentando a mortalidade de sementes e plântulas ao redor da planta-mãe? (2) Esse efeito reduz a regeneração de plântulas ao redor das plantas adultas da mesma espécie? (3) Esse padrão de mortalidade de fato aumenta a diversidade local de plantas? (4) As árvores tropicais possuem populações com distribuições regulares? (5) Árvores de regiões temperadas apresentam distribuição menos regular que árvores tropicais? Segundo Janzen-Connell (1970, 1971) é esperado 100% da mortalidade de sementes ao redor da planta-mãe, respondendo às questões 1 e 2. Porém, em 1980, Hubbell questionou a presença de regenerantes juvenis próximos de plantas adultas, mostrando que não há 100% de mortalidade de juvenis ao redor da planta-mãe. A quantidade de sementes ao redor da planta-mãe é tão alta que algumas sementes sobrevivem, por exemplo, devido à saciação dos predadores (Hubbell 1980). Ficou previsto que o padrão

de mortalidade aumenta a diversidade de plantas, desde que a mortalidade seja bem pronunciada (Hubbell 1980). A questão sobre distribuição espacial não é tão relevante, pois uma distribuição regular pode não ser resultado do modelo Janzen-Connell, mas resultado da competição interespecífica (Townsend 2006). E por fim, quanto à questão 5, de acordo com Janzen-Connell, o modelo responde melhor em florestas tropicais devido à abundância de predadores especializados, porém é necessário testar se os predadores especializados realmente influenciam na distribuição espacial e também verificar se esse processo é menos importante em áreas temperadas (Clark & Clark 1984).

Existem quatro dificuldades logísticas para o teste da hipótese de Janzen-Connell: (1) identificar os predadores chave e excluí-los do experimento, para verificar o que acontece na ausência desses predadores; (2) remover ou reduzir a quantidade de predadores por longos períodos; (3) associar o efeito de distância e/ou densidade com sua causa; (4) demonstrar de fato que as respostas dos predadores aumentam a diversidade. Entretanto, da mesma forma que é difícil testar a hipótese, é difícil rejeitá-la. Um passo importante para testar a hipótese é associar as estratégias de recrutamento das plantas com a história de vida (Carson & Schnitzer 2008). A distribuição regular é considerada como resultado do efeito de predadores especializados, pois a mortalidade diferencial nos arredores da planta-mãe resulta em uma distribuição menos agregada ao redor da planta adulta. Assim, a melhor forma para testar a hipótese de Janzen-Connell é acompanhar a distância média de regenerantes do adulto mais próximo ao longo do tempo, pois a distribuição espacial pode se modificar com o tempo e mortalidade de indivíduos (Clark & Clark 1984).

Após muita controvérsia sobre a hipótese de Janzen-Connell, foi dado suporte ao modelo quanto ao aumento de sobrevivência e estabelecimento das plantas a determinadas distâncias e à maior atração de predadores ao redor da planta-mãe, principalmente em relação aos predadores especializados de sementes (Nathan & Casagrandi 2004). Porém, o principal processo que determina o padrão de recrutamento das plantas pode ser a escala estudada, sendo que existem muitas dificuldades em estimar a dispersão em larga escala (Nathan & Casagrandi 2004). Ainda assim, Nathan & Casagrandi (2004) ressaltam que modelos simples são utilizados para explicar os efeitos das interações em um sistema complexo. Os modelos ajudam a compreender

como as interações entre dispersão e predação de sementes influenciam no padrão de recrutamento de plantas. Porém é necessário levar em consideração as características ambientais do local de estudo (Nathan & Casagrandi 2004). Para estudos futuros o modelo deve ser incorporado com um balanço entre produção de sementes, distância da dispersão, taxas de predação e sucesso da germinação das sementes, associados com o tamanho da semente (Nathan & Casagrandi 2004).

De fato, a dispersão e predação de sementes têm sido consideradas como os principais fatores ecológicos que governam a estruturação e manutenção da diversidade nas florestas tropicais (Wright 2002). Embora a hipótese de Janzen-Connell tenha sido muito testada em todo o globo e recebido diversas críticas, ela contribuiu para o debate acerca das causas de diversidade de espécies vegetais em florestas tropicais (Hyatt *et al.* 2003). Porém, a hipótese permanece pouco testada em alguns tipos florestais, como a Mata Atlântica (e.g. Pizo 1997), dificultando verificar empiricamente o alcance explanatório da hipótese para estas formações.

O modelo de Janzen-Connell ganhou um foco renovado em razão da perda de dispersores de sementes provocada pela caça e fragmentação de habitats, que ameaça a regeneração de muitas espécies de plantas que dependem de animais de grande porte para dispersar suas sementes (e.g. Cordeiro & Howe 2003). Esses animais são os primeiros a desaparecer em locais sujeitos a impactos moderados de caça e fragmentação de habitats, o que pode comprometer uma fração significativa das espécies arbóreas em florestas tropicais, como demonstrado para a Mata Atlântica do Nordeste (Silva & Tabarelli 2000). Mamíferos de grande porte, praticamente os únicos dispersores de sementes grandes como as produzidas pela palmeira *Attalea dubia*, são os mais suscetíveis a desaparecerem nestas áreas (Cullen *et al.* 2000). O estado atual de fragmentação da Mata Atlântica, com cerca de 13% de vegetação remanescente na maior parte representada por fragmentos menores que 50 ha (Ribeiro *et al.* 2009), sugere que muitas espécies de plantas estejam sujeitas a reduções populacionais ou extinções locais em longo prazo devido à perda desses dispersores. Estudos conduzidos em áreas contínuas relativamente bem conservadas e que ainda mantêm a fauna de mamíferos de grande porte, como o Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), podem auxiliar na compreensão do papel de dispersores de sementes em condições naturais e do potencial impacto da perda destes dispersores para plantas como *A. dubia*.

Objetivo geral

A primeira parte desse trabalho é dedicada a investigar o papel de mamíferos dispersores de sementes na regeneração e distribuição espacial de *Attalea dubia*, verificando a relação entre a dispersão e predação de sementes, mortalidade de plântulas e distância de plantas adultas, conforme previsto pela hipótese de Janzen-Connell. O segundo capítulo é uma comparação da predação de sementes não dispersas de *A. dubia* em diferentes contextos ambientais: em uma área contínua (Parque Estadual Carlos Botelho), uma área fragmentada no entorno do Parque e uma pastagem, de forma a testar se ocorrem alterações na predação de sementes por pequenos mamíferos e invertebrados nos diferentes ambientes.

Área de estudo

O estudo foi conduzido no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) o qual apresenta uma área de 37.644 ha, localizado na região sudoeste do estado de São Paulo (24°00'–24°15' S, 47°45'– 48°10' O) (Figura 2a). O PECB se estende pelos municípios de São Miguel Arcanjo, Capão Bonito, Sete Barras e Tapiraí, ocupando as porções territoriais mais altas da Serra de Paranapiacaba, com altitudes de até 975 m acima do nível do mar. A temperatura média anual da região varia entre 17 e 22 °C e a pluviosidade média entre 1700 e 2400 mm. A região possui temperatura elevada com períodos de chuvas bem definidos no verão, alternados com menor índice no inverno. O Parque apresenta vegetação característica de Mata Atlântica, composta principalmente por mata primária (Domingues & Silva, 1988), com dois tipos vegetacionais: Floresta Ombrófila (em quase toda área do parque) e Estepe ou Campo Montano Arbustivo (de ocorrência restrita às porções mais altas). A Floresta Ombrófila é dividida em Floresta Ombrófila Densa (Alto Montana, Montana, Submontana e Aluvial) e Floresta Ombrófila Aberta. Os dados desse estudo foram coletados na porção do PECB que abrange a Floresta Ombrófila Densa. Plantas das famílias Lauraceae, Leguminosae, Melastomataceae, Myrtaceae, Piperaceae entre outras são comumente encontradas no Parque (Plano de Manejo PECB 2008). O PECB forma um *continuum* ecológico com outras áreas de proteção como o Parque Estadual Intervales e o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (Figura 2b), permitindo a ocorrência de populações

de mamíferos de grande porte, como antas, muriquis, porcos-do-mato e veados entre outros. Foram registradas 25 espécies de pequenos mamíferos e 35 espécies de mamíferos de médio e grande porte no PECB (Plano de manejo PECB 2008). O trabalho foi desenvolvido na sede de São Miguel Arcanjo, ao longo das trilhas de visitação do Parque, trilha da Canela (Figura 3a) e Braço (Figura 3b) e também na estrada de serviço do Parque. As trilhas em que os dados foram coletados possuem uma área de aproximadamente 1,2 ha dentro do PECB. Para o segundo capítulo, os dados foram coletados no PECB e em um fragmento, localizado no município de São Miguel Arcanjo, SP (latitude S 24°02'39" – longitude W 47°06'11"). Este fragmento possui 100 ha com vegetação secundária e está localizado no entorno do PECB. A matriz ao redor do fragmento é de pastagens e plantios de eucalipto. A área de pasto ao redor do fragmento também foi utilizada para coletar os dados. A palmeira *Attalea dubia* é abundante em todas as áreas amostradas (Figura 3c).

Espécie estudada

A espécie estudada *Attalea dubia* (Mart.) Bur. (Arecaceae) (Figura 3c) é popularmente conhecida como Indaiá e ocorre do Espírito Santo até Santa Catarina em áreas de planícies e encostas litorâneas e florestas úmidas (Miguel *et al.* 2007). Os frutos são carnosos com mesocarpo fibroso e endocarpo rígido conhecido por pirênio. Ao longo do trabalho usaremos genericamente o termo fruto para se referir ao pirênio com polpa e semente para se referir ao pirênio sem polpa. Geralmente contendo apenas uma semente (Reitz 1974) que servem de alimento para uma grande variedade de mamíferos. Devido ao tamanho grande do pirênio (ca. 4 cm) provavelmente são dispersos a longas distâncias apenas por antas, embora possam ser carregadas a curtas distâncias por roedores (Steffler *et al.* 2008, A.Y.Y. Meiga obs. pess.). Segundo Lorenzi (1996) esta palmeira produz frutos durante todo o ano, com predominância durante a primavera e verão. No Brasil existem oito espécies de palmeiras do gênero *Attalea*, sendo os frutos deste gênero os mais consumidos por mamíferos (cerca de 50 espécies) (Andreazzi *et al.* 2009). Roedores e primatas são os principais grupos que consomem frutos de palmeiras, porém segundo Voltolini (2004) apenas a espécie *Guerlinguetus ingrami* consome frutos e/ou sementes de *Attalea dubia*.

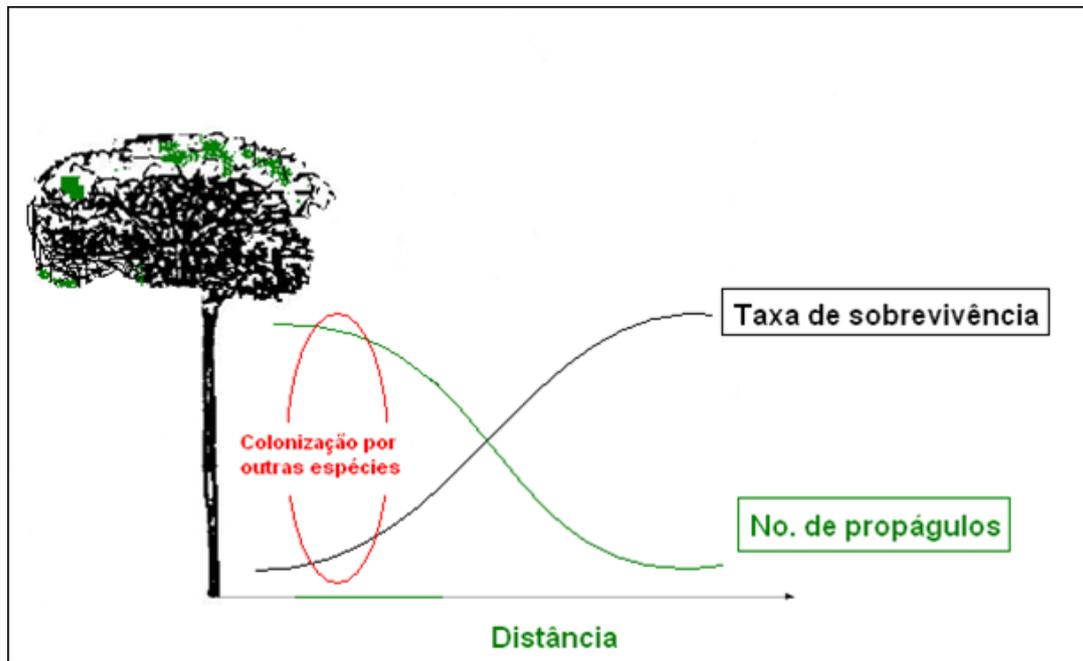
Figuras

Figura 1. Modelo de Janzen-Connell. Com o aumento da distância da planta-mãe, o número de sementes (nº de propágulos) declina rapidamente, mas a probabilidade de sobrevivência aumenta. Os arredores da planta-mãe tornam-se um local favorável para a colonização por outras espécies de plantas, permitindo um aumento na diversidade.

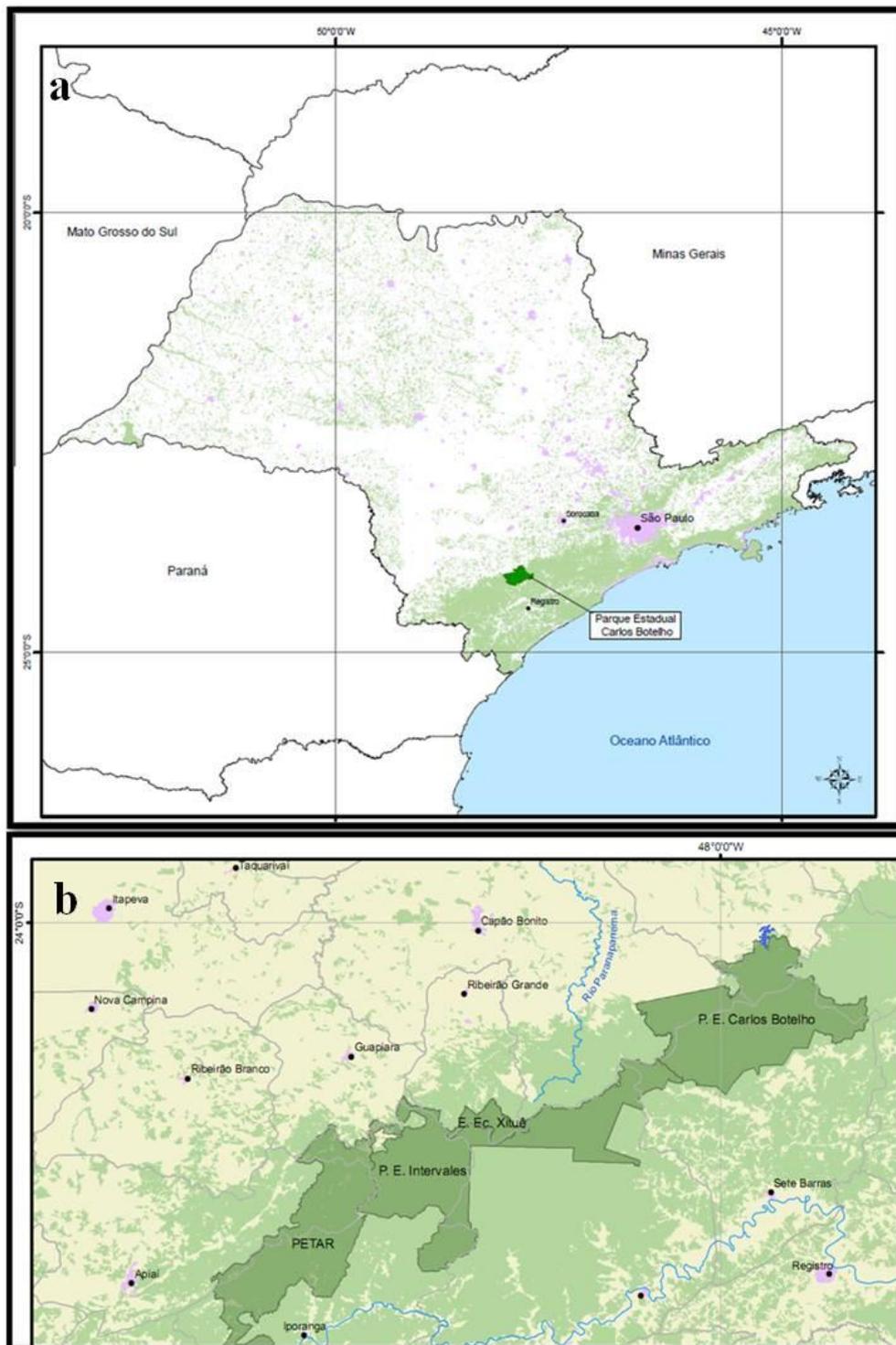


Figura 2. Mapa de localização do Parque Estadual Carlos Botelho na região sudoeste do estado de São Paulo (a). Formação de *continuum* ecológico entre as áreas de proteção Parque Estadual Carlos Botelho, Parque Estadual Intervales e Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (b). (Mapas retirados do Plano de Manejo do Parque).

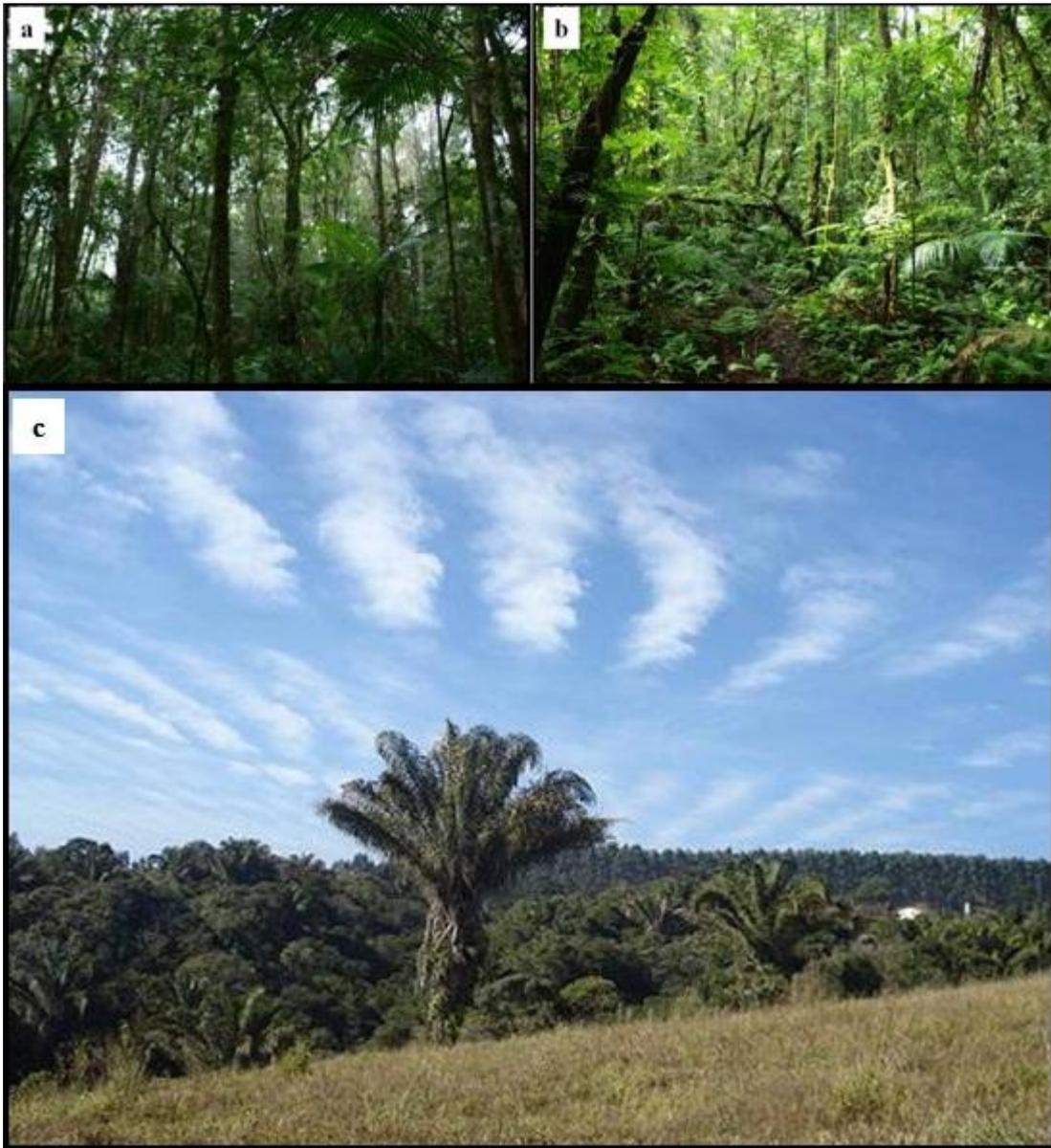


Figura 3. Vista parcial da floresta do PECB: Trilha da Canela (a) e Trilha do Braço (b). Note que ambas as trilhas apresentam vegetação característica de mata primária com dossel alto. Vista parcial da área de estudo do segundo capítulo, onde é possível observar o fragmento, a pastagem na porção inferior da foto e ao fundo a plantação de eucalipto. Observe também a palmeira estudada, *Attalea dubia*, nativa e endêmica da Mata Atlântica (c).

Capítulo 1

Mamíferos e a regeneração da palmeira *Attalea dubia* em uma área de Mata Atlântica na região sudoeste do estado de São Paulo, Brasil

RESUMO

Os objetivos desse capítulo foram verificar o padrão fenológico da palmeira *Attalea dubia* e identificar quais espécies de mamíferos consomem os frutos e/ou sementes e seu potencial impacto na regeneração da planta. Para tanto, foi testada a hipótese de Janzen-Connell, que prevê que a sobrevivência de sementes e plântulas é menor nos arredores da planta-mãe em razão de mecanismos dependentes de densidade e competição com indivíduos co-específicos. A fenologia de *A. dubia* foi observada pelo período de um ano em 30 palmeiras por meio da observação mensal da presença/ausência de flores, frutos verdes e frutos maduros. A identificação dos mamíferos que consomem frutos e sementes da palmeira foi realizada por meio de observações focais e do uso de armadilhas fotográficas. Para comparar a predação e dispersão de sementes ao redor da planta-mãe e a distâncias pré-determinadas da mesma foram realizados experimentos de remoção de sementes. Para caracterizar a distribuição espacial, os regenerantes e adultos da palmeira foram mapeados em uma área de 0,5 ha. O período de frutificação de *A. dubia* ocorreu ao longo de todo o ano, com frutos em diferentes estágios de maturação. As espécies de mamíferos que consumiram frutos e/ou sementes foram *Cebus nigritus*, *Guerlinguetus ingrami*, *Philander frenatus* e roedores sigmodontíneos não identificados. A hipótese de Janzen-Connell foi corroborada, de forma que sementes distantes da planta-mãe tiveram maior probabilidade de permanecerem intactas que sementes ao redor da mesma. Os regenerantes de *A. dubia* apresentam distribuição agregada enquanto os adultos apresentam distribuição aleatória. Foi possível concluir que os mamíferos de pequeno porte também desempenham um importante papel na dispersão de plantas que produzem sementes grandes como *A. dubia* mesmo em áreas contínuas. Embora mamíferos de grande porte ainda sejam encontrados na área, são os mamíferos de pequeno porte que parecem governar a distribuição espacial da palmeira em pequenas escalas.

1. Introdução

Dispersão de sementes é o processo pelo qual as sementes são removidas da planta-mãe e levadas para diferentes distâncias. Essa dispersão pode prover diversos benefícios para a planta que podem ser divididos em duas categorias principais: (1) benefícios com a “partida” da semente, que estão relacionados com o fato da semente ser levada a alguma distância da planta-mãe e (2) benefícios com a “chegada” da semente, que estão relacionados com o local em que a semente é depositada. Pode ser vantajoso para uma semente ser levada das imediações da planta-mãe, pois as plantas geralmente produzem compostos químicos que inibem a germinação das próprias sementes. As sementes também podem ser levadas para locais onde a competição é reduzida. Além disso, existem patógenos, herbívoros e predadores de sementes que respondem à densidade de sementes e à distância da planta adulta, dessa forma a sobrevivência de sementes e plântulas pode aumentar com o aumento da distância da planta-mãe (Janzen 1970, Connell 1971). O local onde a semente é depositada pode trazer benefícios particulares, por exemplo, quando a semente é depositada em microhabitats favoráveis ao recrutamento. Algumas espécies de plantas requerem locais específicos para a germinação de sementes e estabelecimento de plântulas. Para essas espécies, a dispersão de sementes aumenta a probabilidade de a semente ser depositada nesse sítio favorável, dessa forma, quando os animais dispersam as sementes podem ocorrer vantagens adaptativas (Howe & Smallwood 1982).

Dentre os diferentes modos de dispersão, a zoocoria (dispersão de sementes por animais) ocorre em cerca de 50-90% das espécies de árvores de vegetações tropicais, sendo que 20-50% das espécies de aves e mamíferos consomem frutos ao menos durante parte do ano (Fleming 1987). Essa alta diversidade de plantas que produzem frutos carnosos e de vertebrados frugívoros possibilita diferentes formas de interação com as sementes de acordo com as características fisiológicas e comportamentais destes animais. Permite ainda que as sementes sejam carregadas a distâncias variáveis e depositadas em uma maior variedade de microhabitats de acordo com o uso do espaço pelos animais (Bleher & Böhning-Gaese 2001). Dentre os mamíferos, roedores, primatas e ungulados são considerados importantes agentes dispersores e/ou predadores

de sementes (Silva & Tabarelli 2001). Animais de pequeno porte, como roedores, frequentemente removem e depositam as sementes a curtas distâncias (Forget & Milleron 1991). Por outro lado grandes mamíferos, como antas, podem engolir e transportar as sementes por longas distâncias, defecando-as em latrinas longe da planta-mãe (Fragoso 1997). A dispersão de sementes por roedores provavelmente resulta em distribuições agregadas das plantas adultas, enquanto que a dispersão de longa distância por grandes mamíferos, como antas, pode proporcionar a colonização de novos habitats disponíveis e responder pela dinâmica de metapopulações em grandes escalas espaciais (Fragoso *et al.* 2003).

A zoocoria em palmeiras é bastante comum, embora suas sementes grandes (frequentemente maiores que 25 mm) restrinjam os animais aptos a dispersarem suas sementes (Peres 2000, Dirzo *et al.* 2007). A efetividade da dispersão depende da capacidade do dispersor remover a semente e depositá-la em condições viáveis em um ambiente favorável para a germinação da semente e estabelecimento da plântula. Essa contribuição também está relacionada com a quantidade (número de visitas que o dispersor realiza na planta e número de sementes dispersas por visita) e qualidade (quando a semente passa intacta pelo trato digestivo e há deposição da semente em locais favoráveis para a germinação) (Schupp 1993). Muitas vezes os mamíferos que consomem frutos de palmeiras também atuam como predadores de sementes e a distinção entre dispersão e predação de sementes é tênue (Andreazzi *et al.* 2009). Na realidade é possível observar um gradiente da efetividade da dispersão que varia entre uma dispersão de alta qualidade (dispersor eficiente) e uma dispersão de baixa qualidade (dispersor pouco eficiente até predador) (Schupp 1993). Por exemplo, os mamíferos estocadores de sementes atuam como predadores, mas podem também atuar como dispersores, quando a semente estocada é esquecida no local em que foi enterrada ou germina antes de ser recuperada (Smythe 1989). Alguns trabalhos mostram que certas palmeiras possuem uma forte dependência desses mamíferos estocadores para o recrutamento de suas plântulas (Smythe 1989, Galetti *et al.* 2006). Quando estes animais são removidos, por caça ou fragmentação da floresta, a regeneração destas palmeiras pode ser comprometida (Smythe 1989, Galetti *et al.* 2006). Porém esse fato não tem sido observado para palmeiras do gênero *Attalea* (Pires 2006, A.Y.Y. Meiga obs. pess.).

As palmeiras são sugeridas como espécies-chave para a alimentação de vários animais frugívoros, pois provêm um recurso alimentar abundante e freqüentemente disponível em períodos de escassez de outros recursos alimentares. Além disso, são considerados uma rica fonte energética para os animais devido à presença de óleos e carboidratos nos frutos (Zona & Henderson 1989). Estudos recentes têm mostrado que plantas que produzem sementes grandes, como algumas palmeiras, possuem menor dispersão de sementes em áreas sujeitas à alta freqüência de caça. A caça reduz a abundância de mamíferos de grande porte, o que pode comprometer a regeneração de plantas com sementes grandes (e.g. Wright 2003; Galetti *et al.* 2006). Estudos que verifiquem quais espécies animais atuam como agentes dispersores de sementes grandes e as conseqüências destas interações para as plantas podem nos auxiliar a compreender melhor os desdobramentos das extinções locais de mamíferos para a regeneração destas plantas e propor medidas alternativas de manejo que reduzam as conseqüências da perda de espécies e de interações em longo prazo. Mamíferos de grande porte de florestas tropicais são amplamente extintos pela fragmentação do habitat e caça (Galetti *et al.* 2009).

Estudos conduzidos em áreas contínuas relativamente bem conservadas e que ainda mantêm a fauna de mamíferos de grande porte podem auxiliar na compreensão do papel de dispersores de sementes sob condições naturais e do potencial impacto da perda destes dispersores para plantas como a palmeira *Attalea dubia*. Assim, os objetivos deste capítulo foram: caracterizar o padrão fenológico da palmeira *Attalea dubia*; identificar quais espécies de mamíferos incluem frutos e/ou sementes de *A. dubia* em sua dieta; comparar a predação e dispersão de sementes ao redor da planta-mãe e a distâncias pré-determinadas da mesma, de forma a compreender o que acontece com sementes não dispersas *versus* sementes que tiveram a dispersão simulada; caracterizar a distribuição espacial de plântulas e sua sobrevivência em diferentes distâncias de adultos co-específicos, caracterizar a distribuição espacial de palmeiras adultas e verificar se a dispersão e predação de sementes podem explicar o padrão encontrado. Espera-se encontrar maior predação de sementes e mortalidade de plântulas nos arredores de adultos co-específicos, conforme previsto pela hipótese de Janzen-Connell. Além disso, espera-se que a distribuição espacial dos adultos seja agregada em pequenas escalas espaciais, em reflexo da ação de pequenos mamíferos dispersores de

sementes e da mortalidade diferencial de sementes e plântulas em relação à distância dos adultos.

2. Material e Métodos

2.1 Fenologia

Attalea dubia é uma palmeira nativa e endêmica da Mata Atlântica e abundante no PECB, com altura aproximada de 15 a 20 metros e diâmetro de 20 a 30 centímetros (Lorenzi 1996). Maiores detalhes da espécie estudada podem ser encontrados na Introdução Geral. A fenologia de *A. dubia* foi observada entre outubro de 2010 a setembro de 2011, através da observação mensal da presença ou ausência das seguintes fenofases: (1) flores; (2) frutos verdes e (3) frutos maduros. As fenofases foram observadas em 30 palmeiras em diferentes localidades dentro do PECB, ao longo de trilhas que possuem aproximadamente 1,2 ha. A copa das palmeiras foi observada com auxílio de binóculo registrando a presença ou ausência das fenofases (Galetti *et al.* 2003). As palmeiras que foram selecionadas para observação possuíam as seguintes características: (1) sinais de reprodução (presença de flores ou frutos na copa ou quando houvesse sementes ou botões caídos no chão) e (2) pelo menos 100 metros de distância de outra palmeira amostrada. As palmeiras foram selecionadas em trilhas diferentes para evitar que estivessem sob as mesmas condições ambientais. As trilhas utilizadas foram a Trilha da Canela, Trilha do Braço, estrada de serviço e sede do PECB. As duas trilhas possuem vegetação predominante em estágio avançado de regeneração (Figuras 3a e 3b da Introdução Geral), a estrada de serviço possui largura aproximada de 3 metros com dossel mais aberto e a sede do PECB ocupa uma área aberta.

2.2 Identificação dos animais que interagem com frutos e sementes

Para identificar os mamíferos terrestres que incluem frutos e/ou sementes de *Attalea dubia* na dieta foi utilizada uma armadilha fotográfica (Armadilha Fotográfica Tigrinus Convencional, Tigrinus S/A). Para atrair apenas os animais que consomem frutos e/ou sementes de *A. dubia* os frutos foram usados como iscas (Tomas & Miranda 2003). Para tal, a armadilha fotográfica foi disposta em direção às pilhas de frutos naturalmente caídos no chão, ou estes foram coletados e colocados sob a copa da

palmeira. A armadilha fotográfica ($n = 1$) foi disposta em uma palmeira por 15 dias consecutivos, em um total de cinco palmeiras amostradas. Os dados foram coletados nos meses de novembro e dezembro de 2010 e março de 2011 (durante os meses de janeiro e fevereiro de 2011 houve problemas técnicos com a armadilha fotográfica). Foram realizadas ainda observações focais de 10 plantas em frutificação, sendo que cada palmeira foi observada por cinco dias, totalizando 50 dias de observações. As observações foram realizadas durante outubro de 2010 a fevereiro de 2011 em dias alternados (período de pico de frutificação de *A. dubia*). Cada palmeira foi observada durante duas horas no período matutino (8:00 às 10:00h) e duas horas no período vespertino (16:00 às 18:00h), de forma que cada palmeira foi observada por 20 horas, totalizando 200 horas de observações focais. As palmeiras amostradas estavam pelo menos 100 m distantes entre si. As observações foram realizadas a uma distância de 10 a 15 m da palmeira focal, com o auxílio de binóculo. Durante as observações focais foi anotada a hora e duração da visita, a espécie visitante, o número de indivíduos da espécie visitante e o número de frutos consumidos. As espécies de mamíferos voadores não foram consideradas neste trabalho, pois não há evidências que estes consumam os frutos de *A. dubia*, e os frutos são demasiadamente pesados para serem carregados por morcegos neotropicais (Melo *et al.* 2009).

2.3 Dispersão e predação de sementes em relação à distância da planta-mãe

Para verificar a influência de mamíferos na dispersão e predação das sementes em relação à distância da planta-mãe foi realizado um experimento de remoção de sementes na área de estudo. O experimento foi montado no período de pico de frutificação de *A. dubia* e teve duração de quatro meses (outubro 2010 – janeiro 2011). Foram utilizados dois tratamentos: (1) sementes próximas da planta-mãe e (2) sementes distantes da planta-mãe. Para tanto foram utilizadas 10 palmeiras adultas distantes pelo menos 100 metros entre si e a pelo menos 10 metros de distância de outras palmeiras da mesma espécie que estivessem em frutificação. Outro critério para seleção da palmeira foi a localização, dando preferência para locais mais planos para evitar que as sementes tivessem sua posição alterada em chuvas fortes, etc. Esta disposição das plantas amostradas foi respeitada para a coleta de dados de dispersão, predação e destino das sementes não dispersas.

Nos experimentos foram utilizados frutos maduros de outras palmeiras não amostradas ou frutos maduros caídos naturalmente ao solo. Esses frutos tiveram a polpa manualmente retirada e as sementes foram deixadas ao sol, durante um dia, para secar. Cada semente foi perfurada em uma das extremidades de forma a permitir transpassar uma linha de pesca na extremidade da semente. Esta linha teve 50 cm de comprimento e 0,45 mm de espessura, sendo que na ponta oposta à semente foi amarrada uma fita colorida (Figura 1a) para facilitar o reencontro da semente após a remoção (Forget & Milleron 1991). Antes da montagem do experimento, cada fita colorida foi marcada com o número da palmeira, número da semente e o tratamento (próximo ou distante da planta-mãe), para que fosse possível identificar a origem das sementes recuperadas.

Foram dispostas 10 sementes marcadas sob cada planta-mãe (tratamento próximo da planta-mãe) e 10 sementes marcadas a 5 m da planta-mãe (tratamento distante da planta-mãe) (Figura 1b), totalizando 100 sementes sob a copa e 100 sementes fora da projeção da copa da planta-mãe. Semanalmente durante quatro meses foi realizada uma busca pelas sementes marcadas dentro de um raio de 20 metros da estação de remoção, que concentra a maior parte da atividade de pequenos roedores (Forget & Milleron 1991). Foi registrado o número de sementes removidas e as sementes recuperadas tiveram a distância de remoção registrada e foram classificadas em uma das seguintes categorias: manipulada (com marcas de garras, mordidas), predada (semente perfurada, ou apenas a linha encontrada partida), dispersa (carregada a alguma distância e depositada na superfície, ou enterrada). Não houve reposição de sementes removidas.

De maneira similar, foi montado um segundo experimento para verificar a influência da polpa na atração de predadores e dispersores de sementes. Este experimento teve duração de três meses (janeiro a março de 2011), período de redução da frutificação de *A. dubia*. Foram utilizados 10 frutos, marcados da mesma forma que o experimento anterior, dispostos em uma estação de remoção, sob a copa de 10 plantas-mãe, totalizando 100 frutos. As palmeiras utilizadas foram as mesmas do experimento anterior. Para comparação da influência da polpa na atração de predadores e dispersores foram comparados os dados da remoção de sementes próximas da planta-mãe do primeiro experimento, com a remoção de frutos com polpa próximo da planta-mãe desse segundo experimento.

Para verificar o destino de sementes não dispersas, foram coletadas todas as sementes encontradas dentro de uma parcela de 2 x 2 m ao redor de 10 plantas adultas. A coleta de sementes foi realizada em novembro de 2011. Apenas palmeiras que estavam no final da estação reprodutiva foram selecionadas. As sementes coletadas foram classificadas como: (1) intactas; (2) predadas ou (3) apodrecidas. Sementes predadas foram classificadas de acordo com o agente de predação (roedores ou insetos) conforme marcas típicas deixadas por estes agentes na testa da semente (Figura 2).

2.4 Distribuição espacial em relação à distância de adultos em *Attalea dubia*

Para inferir a importância da dispersão de sementes por mamíferos na regeneração de *A. dubia* foi caracterizada a distribuição espacial de regenerantes em relação à distância de adultos, além da distribuição espacial dos próprios adultos. Para tanto, foram estabelecidas dez parcelas contíguas de 10 x 50 m, totalizando 0,5 hectare, na Trilha da Canela (figura 3a da Introdução Geral). Os indivíduos registrados no interior de cada parcela foram classificados conforme Pimentel & Tabarelli (2004): plântulas (com uma folha – coorte de um ano; ou duas folhas – coorte de dois anos) (Figura 3), juvenis (mais de duas folhas ou folhas perfiladas) ou adultos (indivíduos que estavam em fase de reprodução ou mostrassem evidências prévias de reprodução). Cada plântula e juvenil foi marcado e teve a distância medida até a base do tronco do adulto mais próximo, que foi considerado como a planta-mãe. A sobrevivência das plântulas e juvenis foi acompanhada uma vez a cada três meses, ao longo de seis meses (junho a dezembro de 2011). A cada verificação a mortalidade das plântulas foi classificada de acordo com Silva & Tabarelli (2001): por herbivoria (quando parte ou o total do caule foi removido) ou por causas desconhecidas (plântula não encontrada). Para mensurar a densidade e a distribuição espacial de adultos, todos os indivíduos adultos de *A. dubia* que estavam dentro da parcela foram contados e sua distância ao adulto mais próximo anotada, considerando também adultos fora da parcela que estavam mais próximos (aproximadamente cinco metros da parcela).

2.5 Forma de análise dos resultados

O papel da distância da planta-mãe na dispersão das sementes foi investigado por meio de ANOVA, considerando cada palmeira como um bloco e as diferentes categorias de distância e de destino das sementes como tratamentos (Zar 1999). As variáveis preditoras testadas foram a distância da semente em relação à planta-mãe (próximo e distante) e o destino das sementes (dispersa, predada, intacta), enquanto a variável resposta foi o número de sementes. O papel da polpa na atração de predadores e dispersores de sementes sob a planta-mãe foi investigado por meio de ANOVA fatorial, onde as variáveis preditoras foram o destino das sementes/frutos (intacta ou removida) e a presença ou ausência de polpa, e a variável resposta foi o número total de sementes ou frutos. O destino das sementes não dispersas foi analisado através de ANOVA, considerando cada palmeira como um bloco, de forma que a variável preditora foi a categoria das sementes (predada por roedor, predada por invertebrado, intacta ou apodrecida) e a variável resposta foi a porcentagem de sementes encontradas.

Para verificar o padrão de distribuição espacial de *Attalea dubia* foi utilizado o Índice de Dispersão de Morisita (Id) ($Id = N \cdot \frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$), onde: Id = Índice de Dispersão de Morisita; N = Número de unidades amostrais; $\sum x$ = Soma das contagens das parcelas; $\sum x^2$ = Soma do quadrado das contagens das parcelas. Quando Id = 0, a distribuição é aleatória, quando Id < 1, a distribuição é regular e quando Id > 1 a distribuição é agregada (Krebs 1998). Para verificar se o padrão de distribuição encontrado pelo Índice de Dispersão de Morisita desvia significativamente da aleatoriedade foi aplicado um teste de Qui-Quadrado (χ^2). Para verificar se a distribuição de plântulas difere da distribuição de juvenis em relação à palmeira adulta foi aplicado um teste de Kolmogorov-Smirnov. Todos os testes seguiram Zar (1999).

3. Resultados

3.1 Fenologia

A floração teve início em dezembro de 2010 e apresentou um pico entre fevereiro e abril de 2011, mas indivíduos com flor foram observados até junho. O período de frutificação ocorre ao longo de todo o ano com diferentes estágios de maturação, havendo redução na porcentagem de frutificação a partir de janeiro até abril.

As palmeiras apresentaram um pico de frutos imaturos em novembro (43% dos indivíduos) e em maio iniciou-se um novo pico (46% dos indivíduos). O pico de frutos maduros ocorreu entre setembro e outubro (60% dos indivíduos) e entre dezembro e janeiro (33% dos indivíduos) (Figura 4). Durante o período de um ano de amostragem a palmeira *A. dubia* mostrou ausência de sincronia de frutificação, pois houve palmeiras que nunca frutificaram ($n = 7$), enquanto outras palmeiras frutificaram mais de uma vez dentro do período amostrado ($n = 14$).

3.2 Identificação dos animais que interagem com frutos e sementes

As seguintes espécies foram visualizadas interagindo com frutos/sementes de *A. dubia*: (1) *Cebus nigritus* (Goldfuss 1809) (macaco-prego) visualizado 10 vezes durante as observações focais interagindo com um total de 381 frutos de *A. dubia*; (2) *Guerlinguetus ingrami* (Thomas 1901) (esquilo), registrado seis vezes por observação focal interagindo com 10 sementes de *A. dubia* e registrado 10 vezes por armadilha fotográfica (os registros foram independentes e em palmeiras diferentes); (3) *Philander frenatus* (Olfers 1818) (cuíca) registrado seis vezes por armadilha fotográfica, porém manipulou uma semente de *A. dubia* em apenas uma foto; (4) roedores sigmodontíneos não identificados, registrados seis vezes através de armadilha fotográfica, porém apenas um indivíduo carregou um fruto de *A. dubia*. As espécies de roedores sigmodontíneos que ocorrem no PECB são: *Akodon cursor*, *A. montesis*, *A. serrensis*, *Blarinomys breviceps*, *Thaptomys nigrita*, *Brucepattersonius iheringi*, *B. igniventris*, *Oxymycterus judex*, *O. dasytrichus*, *O. hispidus*, *Nectomys squamipes*, *Oecomys catherinae*, *Oe. aff. concolor*, *Oe. sp. 1*, *Oe. sp. 2*, *Oe. sp. 3*, *Oligoryzomys flavescens*, *Ol. nigripes*, *Euryoryzomys russatus*, *Sooretamys angouya*, *Rhipidomys aff. macrurus*, *Rhipidomys sp.*, *R. mastacalis*, *Delomys dorsalis*, *D. sublineatus*, *Juliomys pictipes* (Plano de Manejo do PECB). As seguintes espécies de mamíferos foram registradas passando ao redor de bancos de sementes de *A. dubia*: *Alouatta clamitans* (Cabrera 1940) (bugio), *Tapirus terrestris* (Linnaeus 1758) (anta), *Mazama sp.* (Erxleben 1777) (veado-mateiro), *Didelphis aurita* (Wied-Neuwied 1826) (gambá-de-orelha-preta), *Metachirus nudicaudatus* (É. Geoffroy 1803) (cuíca) e *Euryoryzomys russatus* (Wagner 1848) (roedor sigmodontíneo). Estas espécies podem potencialmente interagir com frutos e

sementes de palmeiras do gênero *Attalea*, conforme revisão de Andreazzi *et al.* (2009) (Tabela 1).

3.3 Dispersão e predação de sementes em relação à distância da planta-mãe

3.3.1 Influência da polpa na atração de predadores e dispersores de sementes

A polpa fibrosa que reveste as sementes de *Attalea dubia* não parece ser um atrativo muito importante para os mamíferos, pois não houve diferença entre a remoção de frutos com polpa e sem polpa ($p = 0,09$) (Figura 5). No experimento de remoção sem polpa, 30% das sementes foram enterradas, hábito comum a pequenos roedores como esquilos, que enterram a semente para consumo futuro. Além de encontrar sementes enterradas, as distâncias das remoções foram pequenas e a maior parte dos registros fotográficos foi de roedores e marsupiais. Dessa forma pode-se inferir que os agentes dispersores e predadores do experimento de remoção foram principalmente roedores e marsupiais.

3.3.2 Remoção de sementes e frutos

Para verificar as distâncias da remoção de sementes e frutos os dados dos dois experimentos de remoção foram considerados, sendo que 40% das sementes e frutos foram removidos e 60% permaneceram intactos. A distância da remoção de sementes e frutos de *Attalea dubia* por roedores e marsupiais foi pequena. As sementes tiveram distância média de remoção de 4,1 m (amplitude 0,7 – 15,6 m) (Figura 6a). Dentre as sementes removidas 15% não foram encontradas, podendo ter sido levadas a distâncias maiores de 20 metros ou a fita colorida ter sido enterrada junto com a semente.

Para verificar o papel da distância da planta-mãe na dispersão de sementes foi considerado apenas o primeiro experimento (que possuía os tratamentos com sementes próximas e distantes da planta-mãe). O destino das sementes variou de acordo com a distância da planta-mãe (Anova: $F_{(2,27)} = 3,1$; $p=0,04$; Figura 7;). As sementes ao redor da planta-mãe foram mais removidas que sementes distantes a 5 m, de forma que a proximidade com a planta-mãe atraiu mais predadores e/ou dispersores.

3.3.3 Destino das sementes não dispersas

As sementes que não foram dispersas tiveram três destinos principais: cerca de 40% permaneceram intactas, aproximadamente 35% das sementes estavam apodrecidas e 20% foram predadas por vertebrados. Apenas a predação de sementes por invertebrados difere das outras categorias, sendo que foi possível observar uma menor predação por invertebrados (menos de 10%) quando comparada com a predação por vertebrados, embora a análise não tenha mostrado uma diferença significativa (Anova: $F_{(3,27)} = 2,5$; $p=0,08$; Figura 8;).

3.4 Distribuição espacial em relação à distância de adultos em *Attalea dubia*

Foram encontrados 106 regenerantes de *Attalea dubia* na parcela de 0,5 ha, dos quais 18 eram plântulas e 88 juvenis. Dentro da parcela foram encontrados também nove indivíduos adultos de *A. dubia*. Quanto à sobrevivência, nasceram três plântulas, quatro plântulas tornaram-se juvenis, apenas um juvenil morreu e não houve mortalidade de plântulas. A distância média dos regenerantes em relação à planta-mãe (palmeira adulta mais próxima) foi de $12,9 \pm 0,6$ m (média \pm erro padrão). Ao verificar a distância separadamente entre os regenerantes observa-se que os juvenis possuem distância mediana de 14,3 e amplitude entre 1,7 e 26,8 enquanto as plântulas apresentam mediana de 8,9 e amplitude 1,5 e 20 em relação á planta-mãe. Utilizando dados da distância média de plântulas e juvenis em relação a planta-mãe, pode-se observar que as plântulas estão localizadas mais próximas dos adultos (< 15 m de distância) e a maioria dos juvenis foi encontrada com distâncias acima de 16 metros (Figura 6b) (Kolmogorov-Smirnov: $p < 0,01$). Considerando os estágios de plântula e jovem, a distribuição espacial de *A. dubia* na parcela de 0,5 ha é agregada (Índice de agregação de Morisita: $I_d = 1,5$; $g_l = 9$; $X^2 = 61,5$; $p < 0,001$). A distância média entre os adultos foi de $21,9 \pm 3$ m. A distribuição espacial dos adultos de *A. dubia* na parcela de 0,5 ha é aleatória (Índice de agregação de Morisita: $I_d = 0$; $g_l = 9$; $X^2 = 1$) (Figura 9).

4. Discussão

Florestas tropicais passam por períodos de escassez e abundância de frutos e sementes durante o ano (Jordano 2000). O padrão de frutificação de *A. dubia* difere do

padrão de frutificação de outras árvores da Mata Atlântica do estado de São Paulo, sendo que a maioria dessas árvores frutifica apenas durante um período do ano (Genini *et al.* 2008) enquanto que *A. dubia* disponibiliza frutos ao longo do ano todo, semelhante a outras palmeiras da Mata Atlântica (Genini *et al.* 2008). Assim, *A. dubia* pode ser considerada uma espécie-chave para frugívoros, devido à alta frequência de produção de frutos em períodos de escassez. Em geral as palmeiras não apresentam uma sincronia na produção de frutos (Guimarães *et al.* 2008), o que somado com os longos períodos de frutificação das palmeiras explica a disponibilidade de recursos durante o ano todo (Andreazzi *et al.* 2009).

Segundo Andreazzi *et al.* (2009) frutos de palmeiras do gênero *Attalea* são os mais consumidos por mamíferos, porém segundo Voltolini (2004) apenas o esquilo (*Guerlinguetus ingrami*) consome frutos e/ou sementes de *A. dubia*. Com o presente estudo pode-se ampliar a relação de mamíferos que interagem com sementes e frutos de *A. dubia*, destacando-se os registros de pequenos mamíferos, em especial roedores. O comportamento de estocagem de sementes dos roedores pode ser essencial para a dispersão e recrutamento das espécies vegetais (Henry 1999). Segundo Brewer & Rejmánek (1999), esse tipo de comportamento também pode proteger as sementes de outros predadores como besouros. O comportamento de estocagem por mamíferos foi bastante comum no presente trabalho. Silva & Tabarelli (2001) observaram que as sementes de *Bactris acanthocarpa* apresentam maior probabilidade de germinação quando são dispersas e enterradas. Essa maior taxa de germinação está ligada à proteção contra outros predadores (invertebrados e vertebrados), melhores condições microclimáticas e em alguns casos, o roedor, ao remover a polpa do fruto, remove também ovos e larvas de invertebrados antes que estes perfurem a semente (Silva & Tabarelli 2001). Dessa forma, roedores podem estar relacionados com o maior sucesso de germinação de sementes e conseqüentemente com o aumento de sobrevivência mesmo em áreas contínuas, pois os roedores geralmente enterram as sementes. Em contrapartida, um trabalho realizado com a palmeira *Attalea maripa* no nordeste do Brasil mostrou que a remoção da polpa pode favorecer a predação por invertebrados bruquídeos, que em geral não ovipositam em frutos com casca. Assim, frutos que tiveram a polpa inteira ou parcialmente removida recebem maior número de oviposições e possuem menor probabilidade de sobrevivência (Silvius & Fragoso 2002).

De acordo com Gautier-Hion *et al.* (1985) os esquilos, diferentemente de outros roedores estocadores, realizam dispersão primária (quando os frutos são retirados ainda na copa da planta-mãe) e são mais flexíveis em sua dieta. Porém, os esquilos consumiram sementes de *A. dubia* caídas no chão e sementes dispersas primariamente por macacos-prego (A.Y.Y. Meiga obs. pess.). O esquilo foi observado com maior frequência, provavelmente pelo fato de que são especializados em espécies vegetais que frutificam durante todo o ano, com sementes bastante rígidas e que são pouco consumidas por outros predadores de sementes (Paschoal & Galetti 1995), características encontradas em *A. dubia*. Alguns trabalhos citam esquilos apenas como predadores de sementes na região Neotropical, sem nenhuma relação com o deslocamento e dispersão efetiva de sementes (Galetti *et al.* 1999, Jansen & Forget 2001, Silvius & Fragoso 2002). Outros autores sugerem que o esquilo seja um agente dispersor decisivo no recrutamento de algumas espécies vegetais em áreas defaunadas da Mata Atlântica (Bordignon & Monteiro-Filho 2000, Silva & Tabarelli 2001, Pimentel & Tabarelli 2004). No PECB, uma área de floresta contínua, os esquilos parecem atuar como dispersores efetivos de sementes. Para uma boa dispersão, o número de visitas que o dispersor realiza na planta é mais eficiente que o número de sementes dispersas por visita (Schupp 1993), característica encontrada em esquilos, pois geralmente eles removem uma semente por visita, mas realizam várias visitas por planta (A.Y.Y. Meiga obs. pess.). A eficiência da dispersão também pode estar relacionada com a velocidade em que o agente dispersor remove as sementes dos arredores da planta-mãe, pois a mortalidade pré-dispersão (devido a predadores especializados) é reduzida conforme as sementes são rapidamente removidas das imediações da planta-mãe (Janzen 1970).

Segundo Andreazzi *et al.* (2009), os primatas também consomem frutos de palmeiras e são considerados dispersores significativos de sementes para várias espécies de plantas de florestas tropicais, podendo dispersar as sementes a longas distâncias (Stoner *et al.* 2007), embora algumas espécies possam atuar também como predadores de sementes (Peres 2001). Os primatas da família Cebidae (macaco-prego) são reconhecidos por sua atuação na dispersão e predação pré-dispersão de sementes (Stoner *et al.* 2007). Com os resultados encontrados no presente estudo foi possível observar que o macaco-prego se alimenta da polpa dos frutos na copa da palmeira,

jogando as sementes no chão, ao redor da planta-mãe. Os animais que possuem esse hábito são chamados de removedores de polpa, pois raramente dispersam as sementes (e.g. Donatti *et al.* 2009). Esse comportamento sugere que o macaco-prego não atue como dispersor primário. Mas as sementes caídas no chão podem atrair roedores e marsupiais que realizam dispersão secundária das sementes. Em contrapartida, esse comportamento também pode favorecer a predação por bruquídeos, pois a casca e a polpa do fruto dificultam a oviposição por esses invertebrados (Silvius & Fragoso 2002).

Salm (2006) observou que a hipótese de Janzen-Connell funciona para predadores invertebrados, que responderam ao efeito de densidade, porém não funciona para vertebrados. Isso porque as populações de roedores não são grandes o suficiente para predação de todas as sementes (ocorre saciação). Além disso, em ambientes onde há grande densidade de palmeiras, a abundância de sementes parece saciar os roedores (Salm 2006). No PECB sementes próximas da palmeira *Attalea dubia* foram mais removidas por vertebrados que sementes distantes da mesma, corroborando a hipótese de Janzen-Connell. Esse resultado mostra que roedores respondem ao efeito de distância, de forma que o acúmulo de sementes ao redor da planta-mãe atrai um maior número de predadores ou que os roedores atraídos predam um maior número de sementes, podendo aumentar a mortalidade de sementes próximas da planta-mãe (Janzen 1970, Steffler *et al.* 2008). No presente estudo, sementes distantes apenas 5 m da planta-mãe tiveram remoção mais baixa, sugerindo que mesmo distâncias de dispersão modestas a partir da planta-mãe podem incrementar a probabilidade de sobrevivência das sementes.

De fato, o recrutamento de plântulas e juvenis ocorre principalmente a alguma distância da planta-mãe. Plântulas são encontradas mais próximas da planta-mãe, enquanto a maioria dos juvenis é encontrada a distâncias maiores de 16 m. É provável que os indivíduos jovens de *A. dubia* sejam oriundos de sementes que tenham sido manipuladas previamente por pequenos mamíferos. Baseado na distribuição espacial é possível inferir que plântulas de *A. dubia* com distâncias acima de oito metros da planta-mãe possuem maior chance de recrutar, quando comparado com plântulas ao redor das palmeiras adultas, pois a ocorrência de juvenis aumenta a partir dessa distância. Resultado semelhante é encontrado para *Attalea oleifera* na Mata Atlântica do Nordeste

do Brasil (Pimentel & Tabarelli 2004). Além da predação de sementes, a queda periódica das folhas tem sido considerada a causa do aumento da mortalidade de plântulas ao redor da planta-mãe (Pimentel & Tabarelli 2004), além da redução na taxa de germinação das sementes (Aguiar & Tabarelli 2010). Isso também pode explicar o recrutamento de plântulas acima de oito metros de distância de *A. dubia*, visto que palmeiras deste gênero possuem folhas com mais de sete metros de comprimento (Souza & Martins 2002). A maioria das sementes foi carregada, por pequenos mamíferos, a distâncias em torno de quatro metros da planta-mãe e muitas sementes não foram encontradas, sugerindo que os mamíferos estão dispersando as sementes de *A. dubia* para locais mais seguros.

A distribuição espacial de regenerantes de *Attalea dubia* no PECB é agregada dentro de uma área de 0,5 ha, enquanto a distribuição de adultos é aleatória. Uma expectativa do modelo de Janzen-Connell é que os regenerantes no início possuam uma distribuição espacial mais agregada ao redor da planta-mãe, mas que com o tempo os sobreviventes estejam em um menor grau de agregação devido à mortalidade diferencial que ocorre de acordo com a distância da planta-mãe. A distribuição de *A. dubia* no PECB se assemelha com as expectativas de Janzen-Connell. Porém a fragmentação também pode alterar a distribuição espacial das plantas. Um estudo realizado por Silva & Tabarelli (2001) em um fragmento de Mata Atlântica no nordeste do Brasil, mostrou que a palmeira *Bactris acanthocarpa* possui distribuição agregada. Além disso, a palmeira *Attalea humilis* torna-se mais abundante em áreas fragmentadas devido à perda de predadores de sementes (mamíferos de médio porte) que não são compensados por invertebrados (Dirzo *et al.* 2007, Andreazzi *et al.* 2012) e ao aumento da luminosidade que favorece a produção de frutos (Andreazzi *et al.* 2012). De fato, em bordas de fragmentos nos arredores do PECB, *A. dubia* ocorre em grandes agregações. Outras palmeiras do gênero *Attalea* também possuem distribuição agregada em áreas fragmentadas de Cerrado no estado de São Paulo, possivelmente devido à ausência de grandes mamíferos dispersores de sementes (Almeida & Galetti 2007).

Um aspecto ainda pouco conhecido relacionado às interações planta-animal é o efeito da defaunação na dispersão de sementes (Jordano *et al.* 2006). Segundo Galetti *et al.* (2006), as interações entre roedores estocadores e sementes de palmeiras podem variar de acordo com o local e com os níveis de defaunação e fragmentação.

Aparentemente os pequenos mamíferos podem atuar como dispersores efetivos de sementes na ausência de mamíferos de grande porte. Mas mamíferos de pequeno porte parecem ser importantes mesmo em áreas não defaunadas, como observado no presente trabalho. Dessa forma é possível que a importância desses pequenos mamíferos esteja sendo subestimada, pois em áreas contínuas, como o Parque Estadual Carlos Botelho, os mamíferos pequenos parecem desempenhar um papel importante na predação, dispersão, distribuição espacial e conseqüentemente na manutenção da diversidade de espécies vegetais.

Tabela

Tabela 1. Espécies de palmeiras brasileiras do gênero *Attalea* consumidas por mamíferos e seus dispersores de sementes. As informações apresentadas foram retiradas de Andreazzi *et al.* (2009). O nome vulgar do dispersor (entre parênteses) aparece apenas na primeira vez em que o mesmo é citado.

Taxon	Agente dispersor	Referência
<i>Attalea dubia</i>	<i>Guerlinguetus</i> <i>ingrami</i> (esquilo)	Voltolini 2004
	<i>Guerlinguetus ingrami</i> , <i>Cebus nigritus</i> (macaco-prego), <i>Philander frenatus</i> (cuíca), roedores sigmodontíneos não identificados	Presente estudo
<i>Attalea funifera</i>	<i>Cuniculus paca</i> (paca), <i>Dasyprocta leporina</i> (cutia)	Voeks 2002
<i>Attalea geraensis</i>	<i>Clyomys bishopi</i> (rato de espinho), <i>Dasyprocta azarae</i>	Almeida & Galetti 2007
<i>Attalea humilis</i>	<i>Cuniculus paca</i> , <i>Dasyprocta leporina</i> , <i>Dasypus novemcinctus</i> (tatu-galinha), <i>Didelphis aurita</i> (gambá-de-orelha-preta), <i>Guerlinguetus ingrami</i> , <i>Trinomys</i> sp. (rato-de-espinho), <i>Pecari tajacu</i> (cateto)	Andreazzi 2008
<i>Attalea maripa</i>	<i>Ateles belzebuth</i> (macaco-aranha), <i>Cuniculus paca</i>	Silvius & Fragoso 2002
<i>Attalea oleifera</i>	<i>Cuniculus paca</i> , <i>Dasyprocta prymnolopha</i> (cutia), <i>Didelphis albiventris</i> (gambá-de-orelha-branca), <i>Monodelphis americana</i> (musaranha), <i>Oryzomys capito</i> (rato-do-arroz), <i>Guerlinguetus alphonsei</i> (esquilo)	Linhares 2003, Pimentel & Tabarelli 2004
<i>Attalea phalerata</i>	<i>Clyomys laticeps</i> (rato-de-espinho), <i>Dasyprocta azarae</i> , <i>Euphractus sexcinctus</i> (tatu-peba), <i>Thrichomys apereoides</i> (punaré)	Nascimento <i>et al.</i> 2004
<i>Attalea pindobassu</i>	Roedores estocadores	Guimarães <i>et al.</i> 2008

Figuras

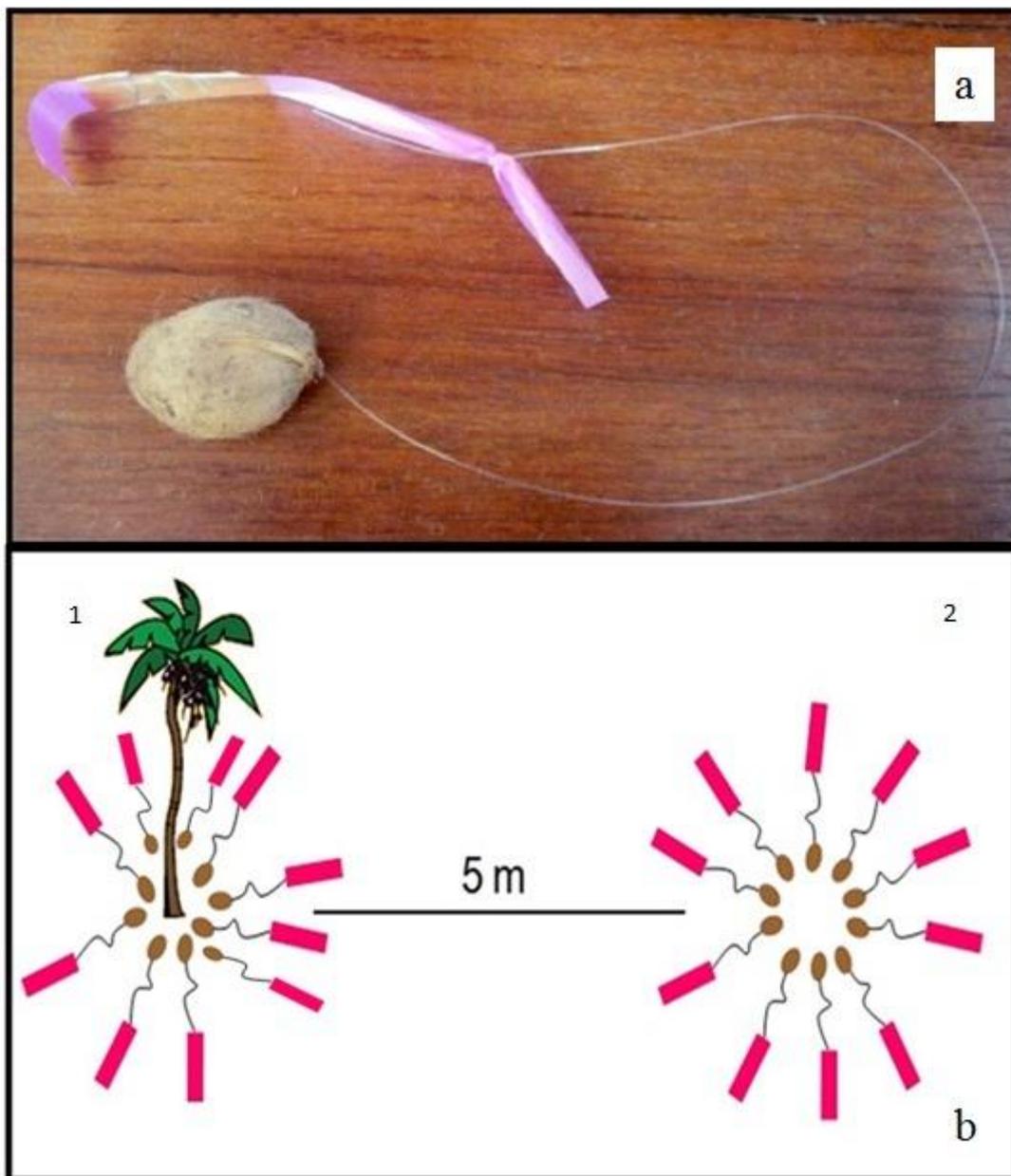


Figura 1. Semente de *A. dubia* com linha transpassada para experimento de remoção (a). Esquema ilustrativo do experimento de remoção de sementes de *A. dubia* com os tratamentos: (1) sementes próximas da planta-mãe; (2) sementes distantes da planta mãe (b).

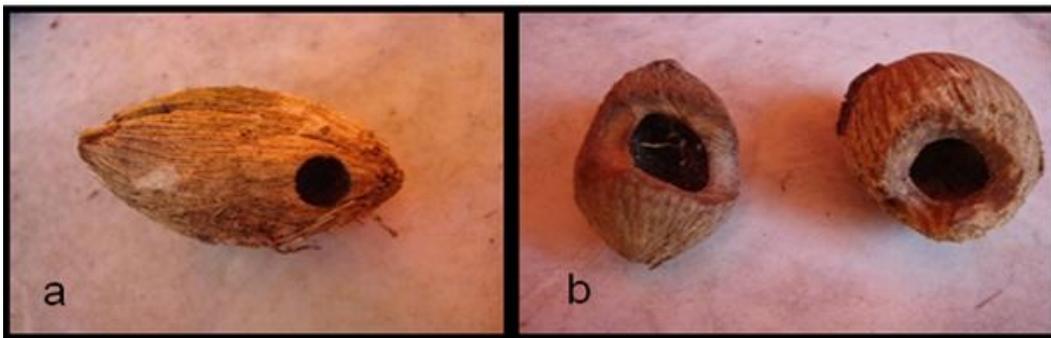


Figura 2. Sementes de *A. dubia* com marcas características de predadores: (a) invertebrado; (b) roedor. As sementes de *A. dubia* apresentam cerca de 4 cm.



Figura 3. Marcação de plântula de *A. dubia* na Trilha da Canela para verificação da distribuição espacial. O círculo na figura indica a plântula de *A. dubia*.

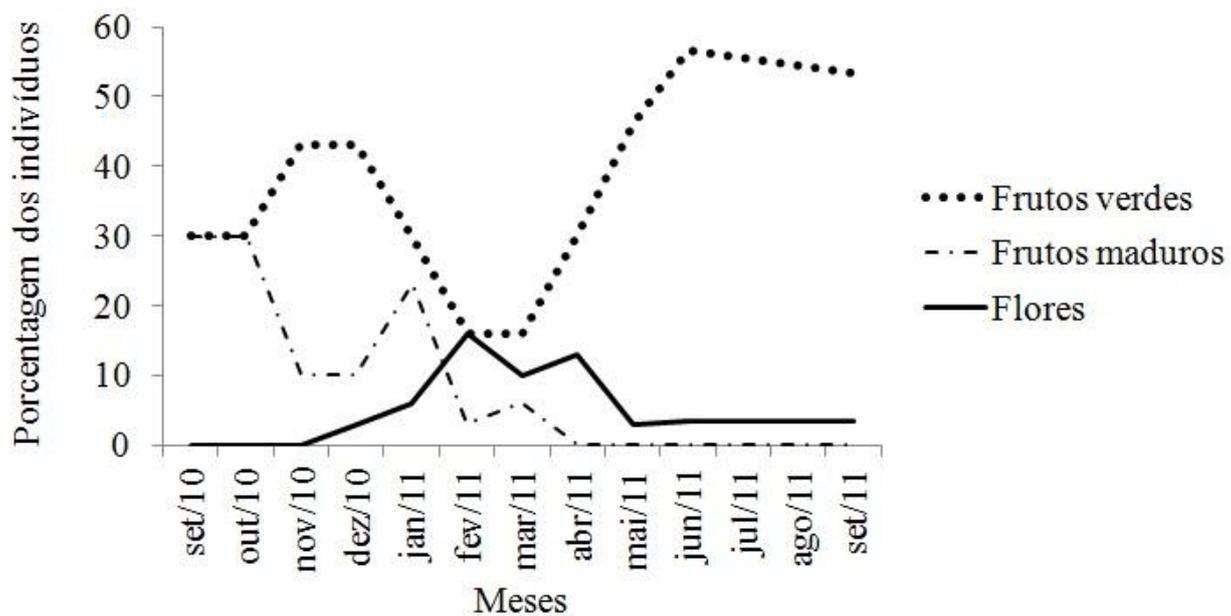


Figura 4. Porcentagem de indivíduos de *Attalea dubia* (n = 30) em diferentes fenofases (frutos verdes, maduros ou flores) no Parque Estadual Carlos Botelho.

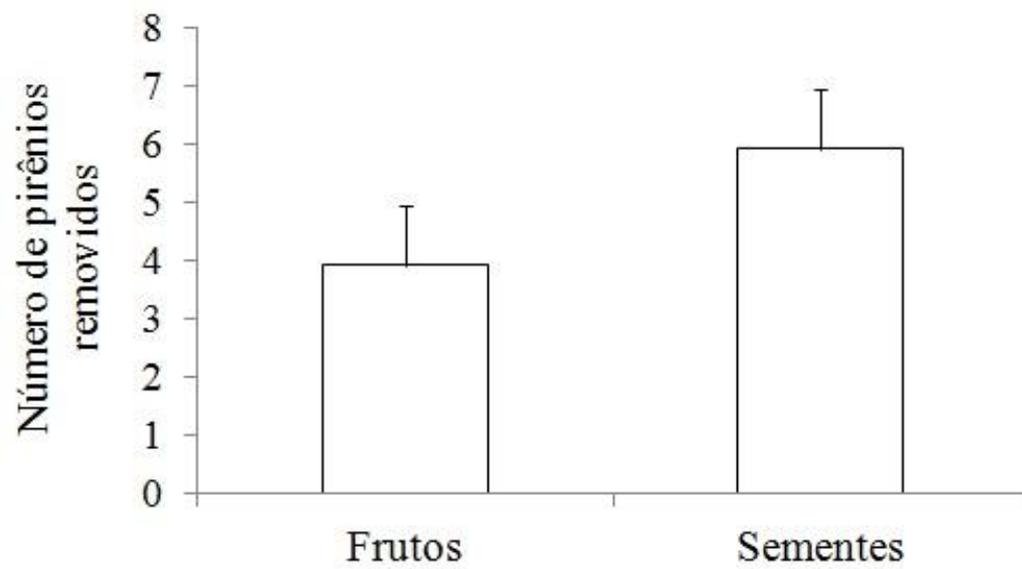


Figura 5. Média \pm ep do número de frutos e sementes de *A. dubia* ($n = 200$) removidos ($n = 10$ sementes disponíveis por estação) no Parque Estadual Carlos Botelho.

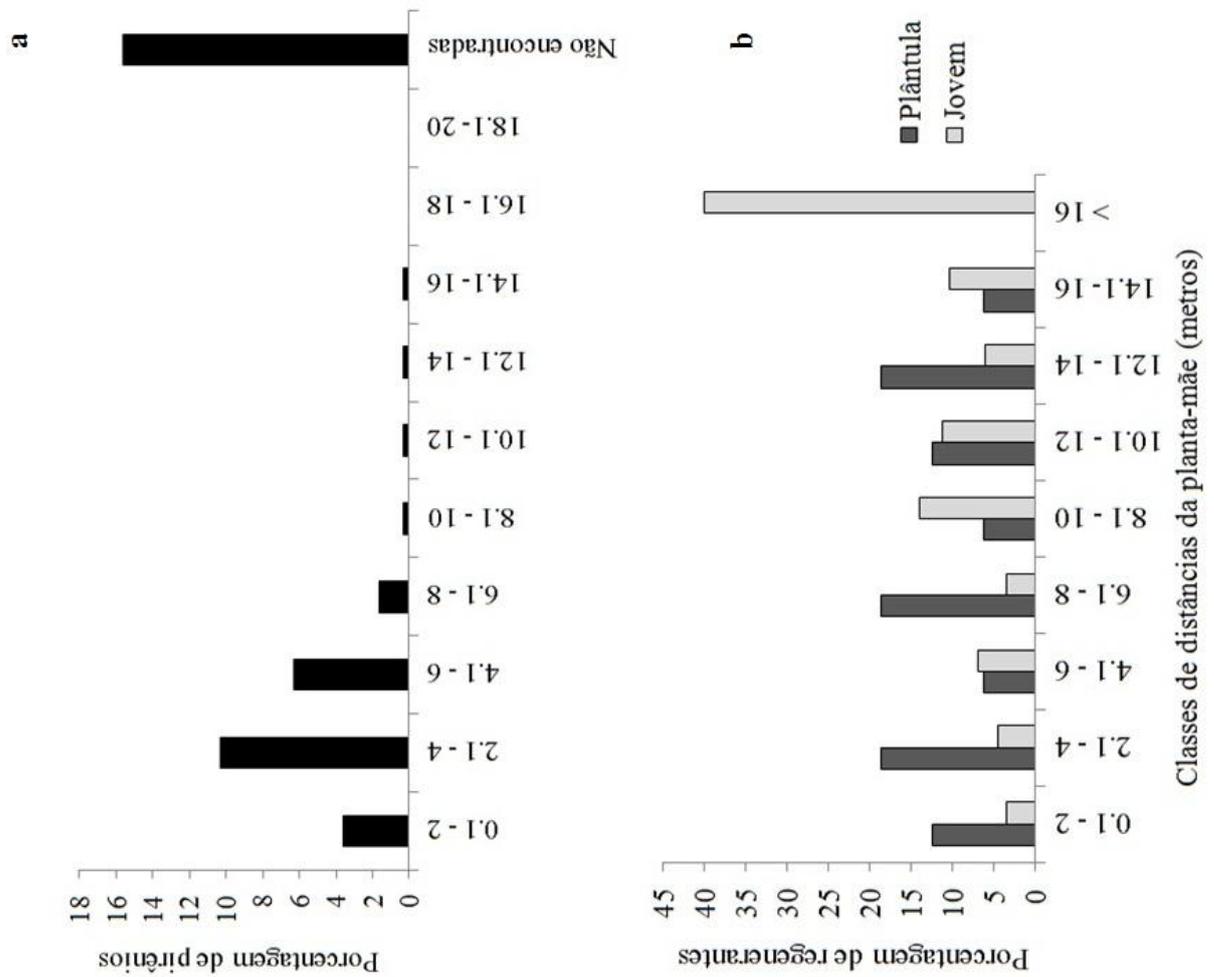


Figura 6. Distância de remoção de pirênios de *Attalea dubia* por roedores no Parque Estadual Carlos Botelho (total de sementes = 300, sementes removidas = 143) (a). Porcentagem de plântulas (n = 18) e juvenis (n = 88) em relação à distância da planta-mãe, considerada como o adulto mais próximo (b).

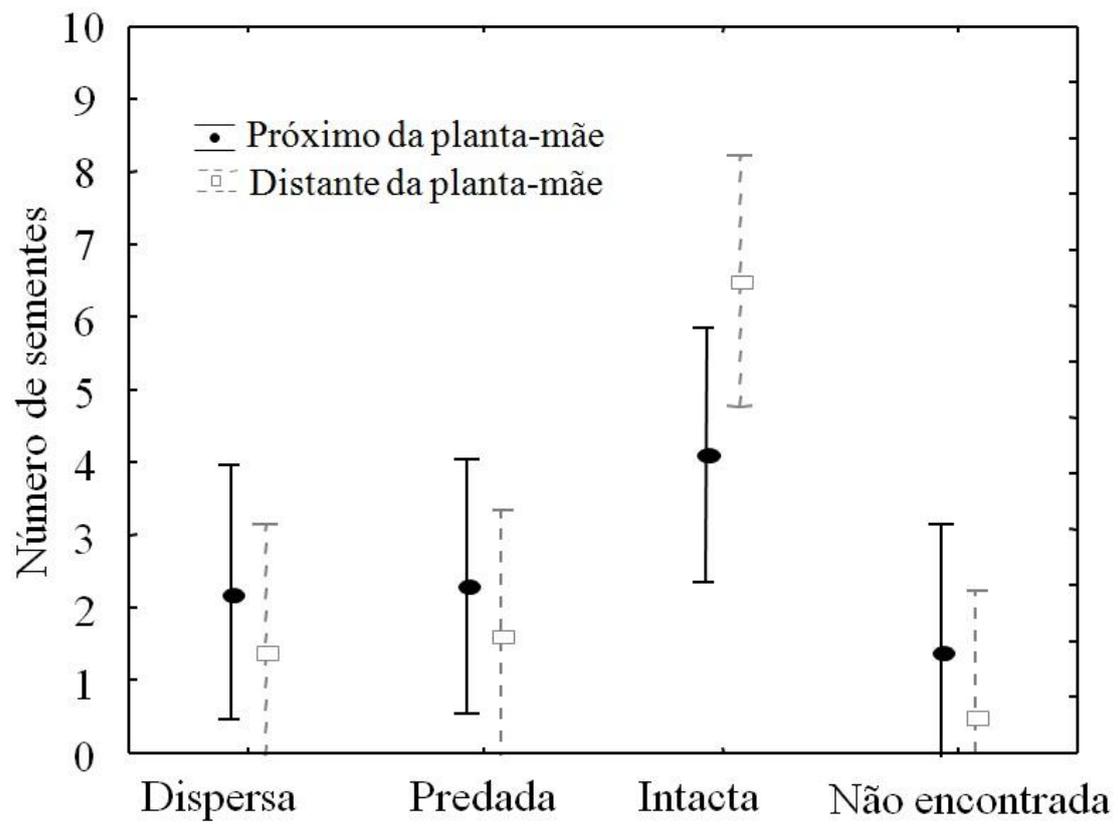


Figura 7. Destino de sementes de *A. dubia*, que estavam próximas ou distantes da planta-mãe (n = 200). Medida de proporção de sementes e as barras indicam o intervalo de confiança a 95% ao redor da média.

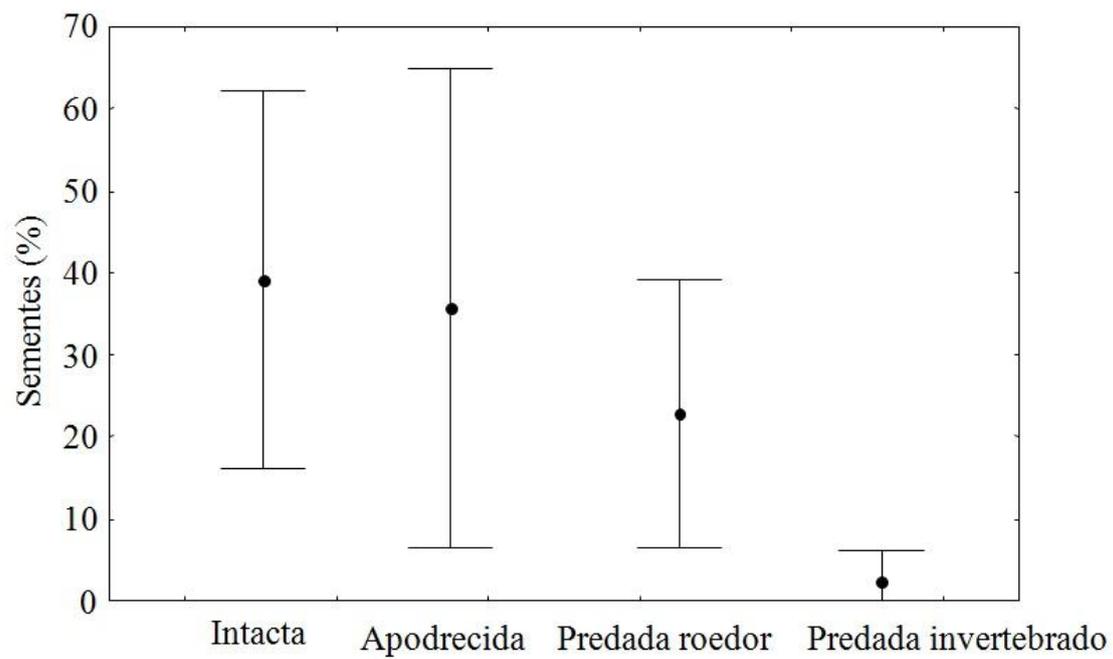


Figura 8. Destino das sementes de *A. dubia* embaixo da planta-mãe que não foram dispersas no PECB (n = 253). As barras indicam o intervalo de confiança a 95% ao redor da média.

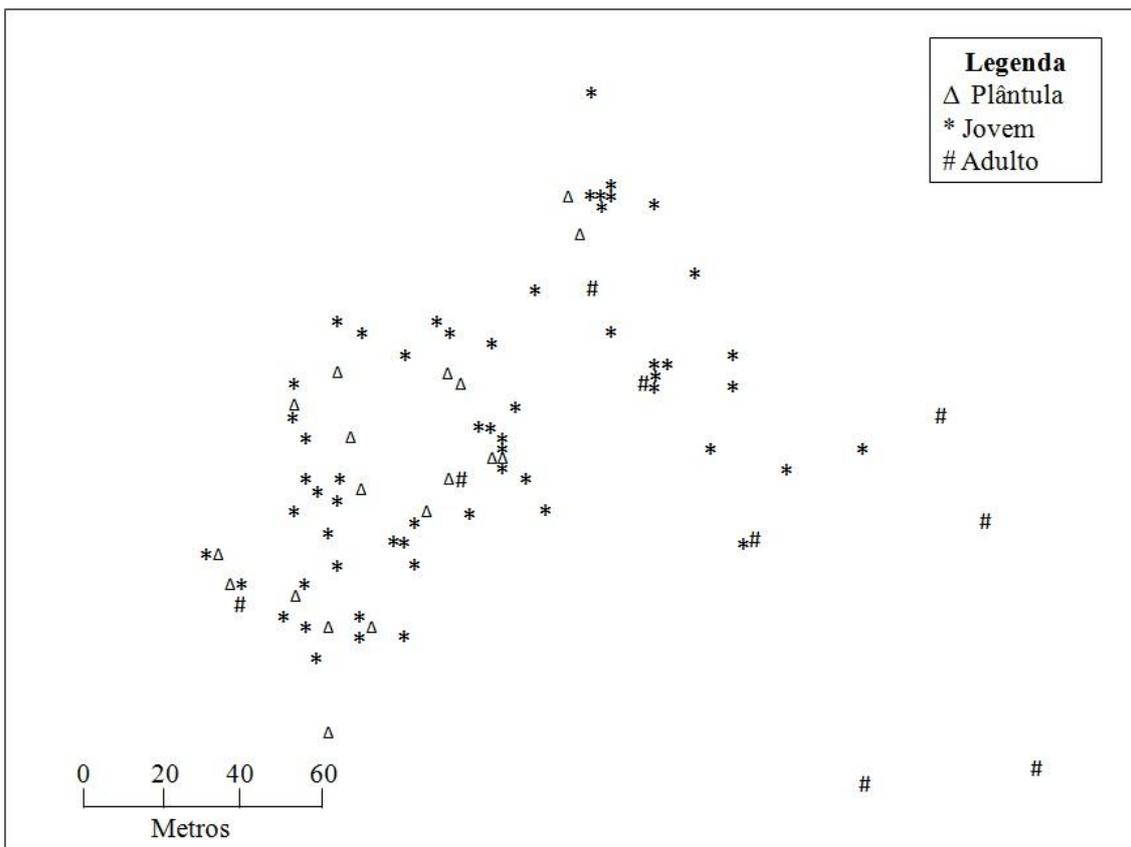


Figura 9. Mapa de distribuição espacial de plântulas, jovens e adultos de *Attalea dubia* dentro de uma área de 0,5 ha do Parque Estadual Carlos Botelho. O número total de plântulas e jovens é menor que o número indicado nos resultados devido à proximidade entre os indivíduos, o que não permite uma representação exata de 106 indivíduos na escala apresentada. No mapa não é possível visualizar 30 indivíduos jovens.

Capítulo 2

Predação de sementes da palmeira *Attalea dubia* em mata contínua, fragmento e pastagem

RESUMO

O objetivo deste capítulo foi comparar a predação de sementes da palmeira *Attalea dubia* entre uma área de floresta contínua, uma área de floresta fragmentada e uma pastagem verificando se ocorrem alterações na predação de sementes por pequenos mamíferos e invertebrados. Para comparar a predação de sementes nas diferentes áreas foi realizada a coleta de todas as sementes encontradas dentro de uma parcela ao redor da planta-mãe nos três contextos ambientais (área contínua, fragmento e pastagem). Houve diferença na predação de sementes por roedores entre o fragmento e a pastagem. A predação por invertebrados foi reduzida na floresta, porém a predação por invertebrados não aumentou na ausência de roedores. A palmeira *Attalea dubia* torna-se muito abundante em bordas de fragmentos enquanto outras espécies parecem diminuir em abundância. Aparentemente a predação de sementes em fragmentos não parece limitar o recrutamento desta palmeira.

1. Introdução

As interações animal-planta podem ser essenciais para manter a integridade da comunidade onde ocorrem (Jordano *et al.* 2006). Por exemplo, o sucesso reprodutivo de muitas plantas está diretamente ligado a diversas funções ecológicas exercidas por animais, como a predação e a dispersão de sementes. Sementes dispersas podem ser depositadas em locais “seguros”, evitando a alta predação e competição que existe nos arredores da planta-mãe, o que aumenta as chances de recrutamento (Howe & Miriti 2004). A predação de sementes pode influenciar na distribuição espacial e composição de espécies de plantas em uma comunidade (Schupp 1998).

Muitas espécies animais, principalmente mamíferos de grande porte, podem ser suscetíveis à extinção em razão da caça e da perda e fragmentação de habitats (Chapman *et al.* 2003). A alteração na comunidade de mamíferos pode afetar a distribuição espacial, regeneração e diversidade de plantas e também pode afetar indiretamente sua regeneração, pois a remoção de mamíferos de grande porte pode acarretar no aumento de abundância de pequenos roedores devido à redução de competição (Wright *et al.* 2000). Segundo Pardini (2004) o aumento na abundância de pequenos mamíferos também ocorre devido ao aumento do efeito de borda e clareiras em áreas fragmentadas. Esses pequenos roedores podem dispersar e/ou predação as sementes das plantas. A ausência de mamíferos de grande porte pode resultar na ausência de predadores e/ou competidores de mamíferos de pequeno porte, podendo haver uma compensação, de forma que a abundância de mamíferos de grande porte seja reduzida enquanto a abundância de mamíferos de pequeno porte aumenta. A ausência de mamíferos de grande porte pode implicar em uma redução na dispersão de sementes, e conseqüentemente, em um acúmulo de sementes ao redor da planta-mãe. Este aumento na densidade local de sementes não dispersas pode aumentar a incidência de ataques às sementes por insetos e fungos (Wright *et al.* 2000).

A fragmentação florestal, processo em que áreas extensas de floresta são reduzidas a pequenas manchas remanescentes, geralmente isoladas uma das outras (Fahrig 2003), tem como conseqüência uma série de efeitos físicos e biológicos no ambiente, como alterações na interação animal-planta (por exemplo, a dispersão e predação de sementes), barreiras à migração, redução de populações e redução do acesso a diferentes habitats (Lovejoy *et al.* 1986). Para organismos mais suscetíveis aos

efeitos da fragmentação, a extinção local é uma das principais conseqüências (Turner 1996). Um dos ecossistemas tropicais mais devastados é a Mata Atlântica do Brasil (Myers *et al.* 2000). O intenso desmatamento da Mata Atlântica ao longo dos últimos séculos gerou uma série de fragmentos, em sua maior parte pequenos (< 50 ha) (Ribeiro *et al.* 2009). A maioria desses fragmentos é rodeada por matrizes de assentamentos humanos, pastagens, plantações e estradas. Geralmente essas matrizes são inóspitas à boa parte dos organismos originais da floresta (Tabarelli *et al.* 2005).

Uma conseqüência destas alterações é a possível modificação de interações ecológicas entre espécies nos fragmentos e em seu entorno em comparação com os habitats originais. Por exemplo, muitos animais que atuam como dispersores e predadores de sementes, como pequenos mamíferos, evitam áreas de borda e pastagens (Stevens & Husband 1998), e assim, as interações de plantas com estes animais podem ser modificadas nestas áreas. A perda de interações ecológicas, tanto mutualísticas (polinização e dispersão), como antagonísticas (herbivoria e predação) pode levar a mudanças na comunidade de plantas (Wright 2003). A dispersão de sementes é importante, pois é um processo relacionado com o ciclo reprodutivo da planta, além de ter um importante efeito na distribuição espacial das plantas (Herrera *et al.* 1994, Wang & Smith 2002). A predação de sementes é uma interação interespecífica de reconhecida importância na regulação da composição e estrutura de comunidades vegetais. Na ausência de vertebrados que removam as sementes das imediações da planta-mãe, espera-se uma maior predação de sementes por invertebrados, especialmente para plantas que produzem sementes grandes, como palmeiras (Wright 2003). Alterações na predação de sementes podem levar a uma dominância de algumas espécies vegetais, reduzindo a diversidade vegetal em longo prazo (Dirzo & Miranda 1991). O estado atual de fragmentação da Mata Atlântica sugere que muitas espécies de plantas estejam sujeitas a reduções populacionais ou extinções locais em longo prazo em razão da perda de dispersores de sementes e/ou aumento da predação de sementes.

Estudos recentes têm mostrado que a perda de dispersores afeta negativamente o recrutamento de plantas, pois há um aumento da mortalidade de sementes provocada pela infestação de patógenos e predadores das sementes (Cordeiro & Howe 2003). Geralmente a predação intensa é realizada por predadores especializados (Dracxler *et al.* 2011). Predadores invertebrados comumente são mais especializados que predadores

vertebrados. Aparentemente a especialização de predadores invertebrados está relacionada com a qualidade do recurso, hábitat, estação do ano e área geográfica em que se encontram (Janzen 1970). Um aumento de invertebrados predadores de sementes pode ocorrer em áreas fragmentadas, quando a maior parte dos dispersores de sementes está ausente e as sementes permanecem acumuladas ao redor da planta-mãe. A ausência de dispersores de sementes de grande porte, com conseqüente aumento de mamíferos de pequeno porte, pode aumentar o sucesso reprodutivo dos invertebrados, pois em alguns casos, os roedores removem os ovos e larvas de invertebrados ao remover a polpa do fruto (Silva & Tabarelli 2001).

No caso das palmeiras, os invertebrados predadores mais comuns são besouros (Coleoptera – Bruchidae, Curculionidae e Scolytidae) (Janzen 1970, Dracxler *et al.* 2011). Para palmeiras do gênero *Attalea*, o predador invertebrado é o besouro *Pachymeros cardo*, observado em *A. oleifera* (Pimentel & Tabarelli 2004) e *A. maripa* (Silvius & Fragoso 2002, Salm 2006). Esses besouros são capazes de danificar a semente de diferentes formas. A fêmea do bruquídeo oviposita na parte externa do fruto. Após emergir, a larva perfura o endocarpo da semente e penetra no endosperma onde completa seu desenvolvimento até a fase de adulto. Quando o bruquídeo adulto sai da semente ele deixa uma perfuração característica, facilmente reconhecida (Figura 1a). Os danos realizados por bruquídeos usualmente levam à morte do embrião, potencialmente interferindo no recrutamento de plântulas (Dracxler *et al.* 2011).

A predação de sementes tem sido considerada como um dos principais fatores de mortalidade de sementes, em diversos contextos ambientais. Os mamíferos e bruquídeos são considerados importantes grupos de predadores de sementes. Em razão da alta diversidade desses dois grupos, as características morfológicas, fisiológicas e comportamentais separam essas duas classes de predadores (Notman & Villegas 2002). Os vertebrados e invertebrados diferem na forma em que procuram, selecionam e se alimentam de sementes e também respondem de diferentes formas às alterações ambientais (Hulme & Kollmann 2002). A fragmentação e defaunação reduzem a dispersão de sementes de palmeiras, em razão da baixa densidade de dispersores em áreas fragmentadas e sujeitas à caça (Wright 2000). Por outro lado, alterações na comunidade de mamíferos podem levar a um aumento de predadores especializados, como invertebrados (bruquídeos) (Silvius 2002). Dessa forma é importante realizar

estudos comparativos em diferentes contextos ambientais para compreender quais as conseqüências das alterações ambientais sobre as interações ecológicas. Assim, o objetivo deste trabalho é comparar a predação de sementes da palmeira *Attalea dubia* (Arecaceae) entre uma área de floresta contínua, uma área de floresta fragmentada e pastagem, verificando se ocorrem alterações na predação de sementes por pequenos mamíferos e invertebrados. Espera-se que a predação por invertebrados seja maior na área de pasto e na área fragmentada do que na floresta contínua, e que a predação por roedores seja maior na área contínua e fragmentada do que na pastagem.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

Os dados da floresta contínua foram coletados no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), no mesmo local de coleta de dados do primeiro capítulo (veja Introdução Geral), o qual apresenta uma área de 37.644 ha, localizado na região sudoeste do estado de São Paulo (24°00'–24°15' S, 47°45'– 48°10' O). Outra parte dos dados foi coletada em um fragmento, localizado no município de São Miguel Arcanjo, SP (latitude S 24°02'39 – longitude W 47°9'117). Este fragmento possui 100 ha com vegetação secundária, apresenta uma pastagem como matriz e está localizado no entorno do PECB (para maiores informações veja Introdução Geral).

2.2 Predação de sementes

Para verificar a predação de sementes, foram coletadas todas as sementes encontradas dentro de uma parcela de 2 x 2 m ao redor de 10 plantas adultas na floresta contínua. A coleta de sementes foi realizada em novembro de 2011. As palmeiras selecionadas apresentavam distâncias mínimas de 100 m entre si e pelo menos 10 m de outros indivíduos em frutificação. Apenas palmeiras que estavam no final da estação reprodutiva foram selecionadas. Para o fragmento foram selecionadas 4 palmeiras enquanto que para a pastagem outras 4 palmeiras distantes entre 10 e 60 m do fragmento foram amostradas. Foram coletadas todas as sementes encontradas no interior de uma parcela de 1 x 1 m sob a copa destas palmeiras. As palmeiras foram selecionadas com uma distância mínima de 40 m entre si e pelo menos 5 m de distância da palmeira mais próxima. Existe uma diferença entre as distâncias das palmeiras

amostradas em cada área em razão da maior densidade de palmeiras no fragmento. Este adensamento pode ser decorrente da fragmentação, uma vez que a palmeira *A. dubia* é considerada como forte competidora em relação a outras espécies vegetais (Denslow *et al.* 1991) e tem sua produção de sementes aumentada e o recrutamento aparentemente incrementado nestas áreas (Scariot 1999, Souza & Martins 2002, Pimentel & Tabarelli 2004, Andreazzi *et al.* 2012). As sementes coletadas em todas as áreas foram classificadas como: (1) intactas; (2) predadas ou (3) apodrecidas (quando estavam ocas, mas sem sinal de manipulação por vertebrados ou abertura por invertebrado (Figura 1c). Sementes predadas foram classificadas de acordo com o agente de predação (roedores ou insetos) conforme marcas típicas deixadas por estes agentes na testa da semente (Figura 1a e 1b).

2.3 Forma de análise dos resultados

A predação de sementes da palmeira *Attalea dubia* por invertebrados e roedores, bem como a proporção de sementes apodrecidas e intactas, foi comparada nos três contextos ambientais por meio de ANOVA fatorial. A diferença no tamanho da parcela em que as sementes foram coletadas foi corrigida utilizando-se dados de proporção de sementes encontradas em cada parcela para as análises estatísticas.

3. Resultados

Foram coletadas 532 sementes de *A. dubia*, 253 na floresta contínua, 104 no fragmento e 175 na pastagem. As palmeiras da floresta contínua tiveram apenas 4% das sementes predadas por invertebrados e 17% das sementes predadas por roedores. Não foi possível realizar a identificação do besouro predador das sementes, pois nenhum besouro emergiu das sementes durante o período de estudo. A maior parte das sementes na floresta contínua permaneceu intacta (49%) e 30% das sementes estavam apodrecidas. As palmeiras do fragmento apresentaram uma predação de 15% por invertebrados, 34% por roedores, enquanto 49% das sementes estavam intactas. Não foram encontradas sementes apodrecidas no fragmento. Para as palmeiras localizadas em área de pasto, 87% das sementes estavam intactas, 10% predadas por invertebrados, apenas 2% predadas por roedores e 1% apodrecida (Tabela 1). A predação de sementes por roedores foi maior no fragmento e bem reduzida no pasto, enquanto que a predação

por invertebrados foi reduzida na floresta contínua (Anova: $F = 4,4$; $p < 0,01$; Figura 2) (Tabela 2). Não houve compensação na predação de sementes, de forma que a predação por invertebrados não aumenta na ausência de predação por roedores (Figura 3).

4. Discussão

A predação de sementes por pequenos mamíferos foi maior no fragmento do que no pasto, provavelmente pelo fato dos roedores preferirem utilizar áreas com maior cobertura para se locomover, evitando o risco da predação por carnívoros aéreos e orientados visualmente (Stevens & Husband 1998; Manson & Stiles 1998). A predação por roedores também foi mais intensa no fragmento do que na área contínua. A redução de espécies forte competidoras e/ou predadoras (como gambás) pode resultar no aumento de abundância de outras espécies menos competidoras (Fonseca & Robinson 1990). Sugere-se que a ausência de mamíferos de grande porte levem ao aumento de mamíferos de pequeno porte devido à redução de competição (Wright *et al.* 2000). Além disso, mamíferos de grande porte são considerados potenciais dispersores de sementes. Com a redução da dispersão as sementes acumuladas sob a copa da planta tendem a atrair mais predadores de sementes (Janzen 1970), evidenciando a ação dos pequenos roedores. De acordo com Jorge & Howe (2009), a intensa fragmentação resulta em uma maior predação de sementes da palmeira *Astrocaryum aculeatum* devido à baixa disponibilidade de outros recursos, e devido à redução na abundância de outras espécies de mamíferos. A predação de sementes mais intensa no fragmento estudado pode ser explicada pela redução de potenciais mamíferos de grande porte dispersores de sementes no local (A.Y.Y. Meiga obs. pess.). Além disso, é possível que em virtude do maior adensamento de palmeiras no fragmento haja maior disponibilidade de frutos e sementes, permitindo um aumento na abundância local de roedores. O experimento de remoção desenvolvido no capítulo 1 mostrou que 40% das sementes de *A. dubia* do PECB foram dispersas, dessa forma, pode-se inferir que a predação de sementes por pequenos roedores na área contínua é menor devido a maior abundância de mamíferos e, conseqüentemente, à maior dispersão de sementes.

A predação por invertebrados é reduzida na floresta contínua, o que pode ser explicado pela abundância de mamíferos dentro do PECB, pois ao remover as sementes caídas dos arredores da planta-mãe, a dispersão de sementes pode contribuir para a

redução da predação por invertebrados (Steffler *et al.* 2008). Além disso, os roedores podem retirar ovos e larvas de besouros ao remover a polpa dos frutos, reduzindo assim a intensidade de predação por invertebrados na floresta contínua e no fragmento (e.g. Silva & Tabarelli 2001). Ao contrário dos resultados deste estudo, sementes de palmeiras são intensamente predadas (> 50%) por invertebrados em áreas defaunadas e em pequenos fragmentos (e.g. Galetti *et al.* 2006). Em geral os invertebrados respondem ao efeito de dependência da distância, tornando-se incomuns a poucos metros de distância da planta-mãe (Janzen 1970). Como resultado das alterações ambientais, é comum haver o favorecimento de regeneração apenas de plantas mais resistentes à predação por invertebrados (Notman & Villegas 2002).

Não houve um efeito de compensação da predação por invertebrados em relação à predação por roedores, como previsto por Wright (2003) para ambientes defaunados de vertebrados frugívoros (Figura 3). Andreazzi *et al.* (2012) também não encontraram esta relação para *Attalea humilis* para fragmentos de Mata Atlântica na região sudeste, no estado do Rio de Janeiro. Para haver um efeito de compensação funcional espera-se que as espécies envolvidas sejam relacionadas, de forma que possam desenvolver um papel ecológico semelhante no ambiente. É possível sugerir que a ausência da compensação da predação por invertebrados no fragmento e pastagem resulte na redução da diversidade e no aumento de dominância de algumas espécies que se livram do controle exercido pela predação nestas áreas (Dirzo & Miranda 1991). No fragmento estudado, a dominância de *Attalea dubia* é visível (Figura 3c da Introdução Geral).

Geralmente espécies de plantas de sementes grandes dependem da ação de dispersores para sobreviverem, tornando-se suscetíveis à extinção em longo prazo em florestas defaunadas livre de dispersores de sementes (Smythe 1989, Cordeiro & Howe 2001, Galetti *et al.* 2006). Em contrapartida, alguns autores observaram que a densidade de plantas de sementes grandes pode aumentar em áreas defaunadas (Wright *et al.* 2007, Dausmann *et al.* 2008, Andreazzi *et al.* 2012). Esse aumento da densidade em áreas defaunadas pode ocorrer em resposta à redução da predação de sementes por vertebrados e ao aumento da luminosidade em fragmentos (Souza & Martins 2002). No fragmento estudado há um aumento na densidade da palmeira *Attalea dubia*, sugerindo que esta palmeira torne-se dominante com a fragmentação. Na região sudeste do Brasil, a palmeira *Attalea humilis* também é favorecida em fragmentos, tornando-se mais

abundante em fragmentos pequenos (Pires 2006). O aumento de luminosidade induz à maior produção de flores dessa palmeira, podendo aumentar a densidade de plântulas (Barot *et al.* 2005). Diversas palmeiras do gênero *Attalea* têm sido consideradas como invasoras ou sucessoras secundárias em florestas tropicais. Dessa forma, áreas perturbadas (como áreas fragmentadas) podem apresentar um adensamento de palmeiras (Scariot 2000). E por fim, algumas palmeiras do gênero *Attalea* são consideradas forte competidoras, tornando-se superabundantes e reduzindo o recrutamento de plântulas de outras espécies (Denslow *et al.* 1991). Isso pode ser explicado pelo fato que palmeiras são mais eficientes na competição pela luz, reduzindo esse recurso para outras espécies de plantas e pela produção de folhas de grande porte (entre quatro e oito metros) que caem e reduzem o recrutamento de outras espécies ao redor da palmeira por provocar danos mecânicos (Farris-Lopez *et al.* 2004).

Em áreas totalmente defaunadas e em fragmentos muito pequenos espera-se que a predação de sementes ao redor de plantas adultas seja feita basicamente por invertebrados (Wright 2000). No fragmento investigado no presente estudo a predação por roedores foi mais freqüente, assim como em Andreazzi *et al.* (2012). Pequenos mamíferos, como esquilos, são tolerantes aos efeitos da fragmentação (Wright *et al.* 2007) e provavelmente os esquilos são os principais predadores de sementes no fragmento estudado (A.Y.Y. Meiga obs. pess.). Ainda assim, é importante ressaltar que o fragmento não está totalmente defaunado, provavelmente pelo fato de estar bem próximo de uma área contínua ainda preservada (Parque Estadual Carlos Botelho). Dessa forma, é possível inferir que o adensamento de *A. dubia* esteja relacionado principalmente com as alterações abióticas que ocorrem no ambiente, como o aumento de luminosidade que deve favorecer uma maior produção de sementes (Andreazzi *et al.* 2012) ou condições mais adequadas à regeneração da espécie.

Tabelas

Tabela 1. Destino das sementes não dispersas em três contextos ambientais. Número total de sementes (n), número de sementes por metro quadrado (m²) e porcentagem das sementes encontradas nas categorias: intacta, aprodrecida e predada.

	Sementes (n)	Sementes (m ²)	Categorias (%)			
			Intacta	Aprodrecida	Predada	
					Roedor	Invertebrado
Floresta	253	12,6	49	30	17	4
Fragmento	104	26	49	2	34	15
Pastagem	175	43,7	87	1	2	10

Tabela 2 . Resultado de ANOVA fatorial para destino das sementes não dispersas em diferentes contextos ambientais (área de floresta contínua, área fragmentada e área de pasto). Sítio representa as diferentes áreas.

	SS	Graus de liberdade	MS	F	P
Intercepto	37500	1	375000	53	
Sítio	0	2	0	0	1,0
Categoria	13496,21	3	4498,74	6,3	<0,001
Sítio*Categoria	18661,51	6	311026	4,3	<0,001

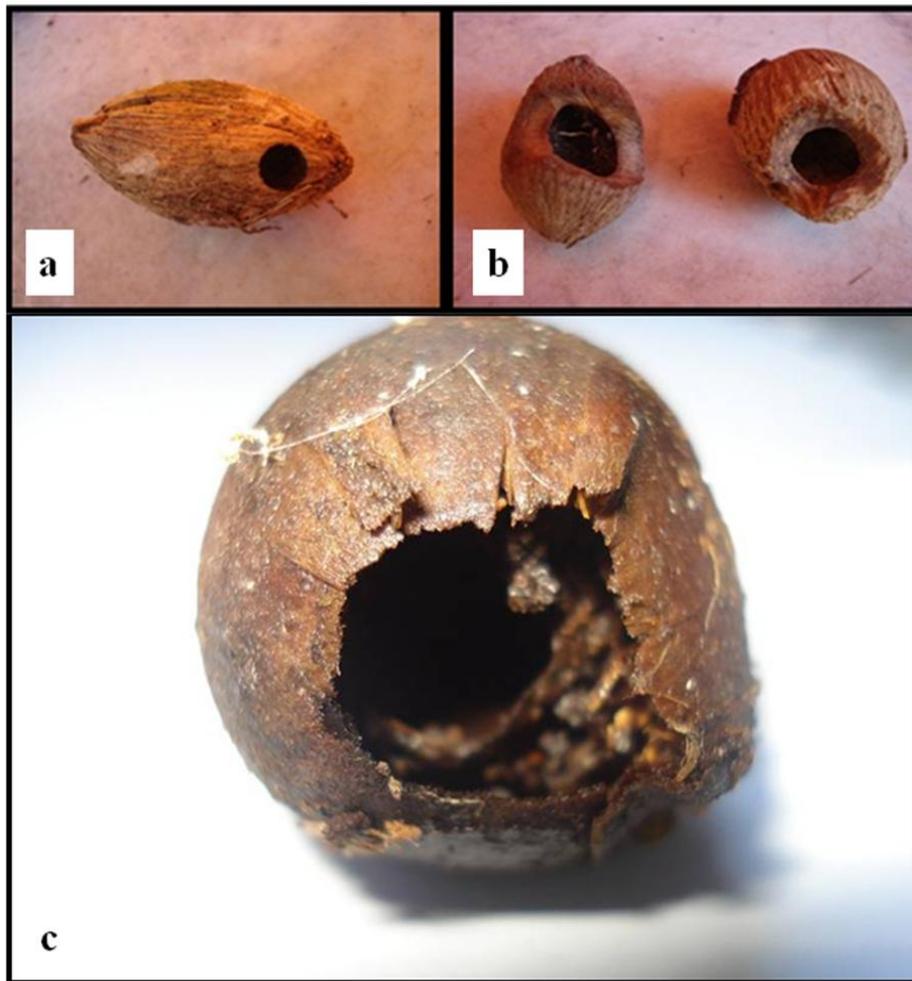
Figuras

Figura 1. Sementes de *Attalea dubia* com marcas características de predadores: (a) invertebrado; (b) roedor; (c) semente da palmeira *A. dubia* apodrecida, observe que a semente está oca e não há marcas de manipulação por vertebrado nem aberturas por invertebrados.

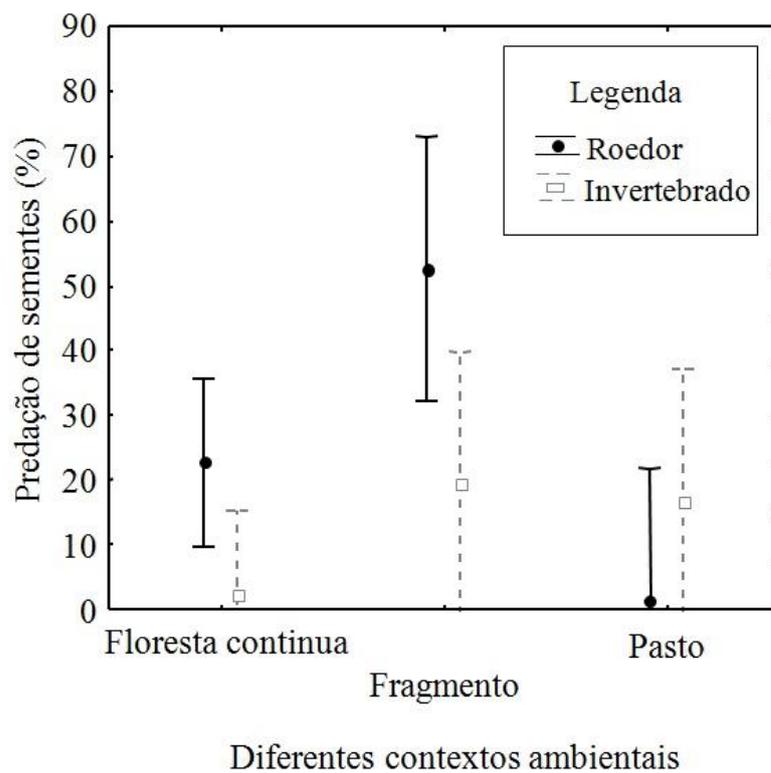


Figura 2. Comparação entre a predação por roedores e por invertebrados em diferentes contextos ambientais, sendo uma área de floresta contínua, uma área de fragmento e uma área de pasto (n = 532 sementes). As barras indicam o intervalo de confiança a 95%.

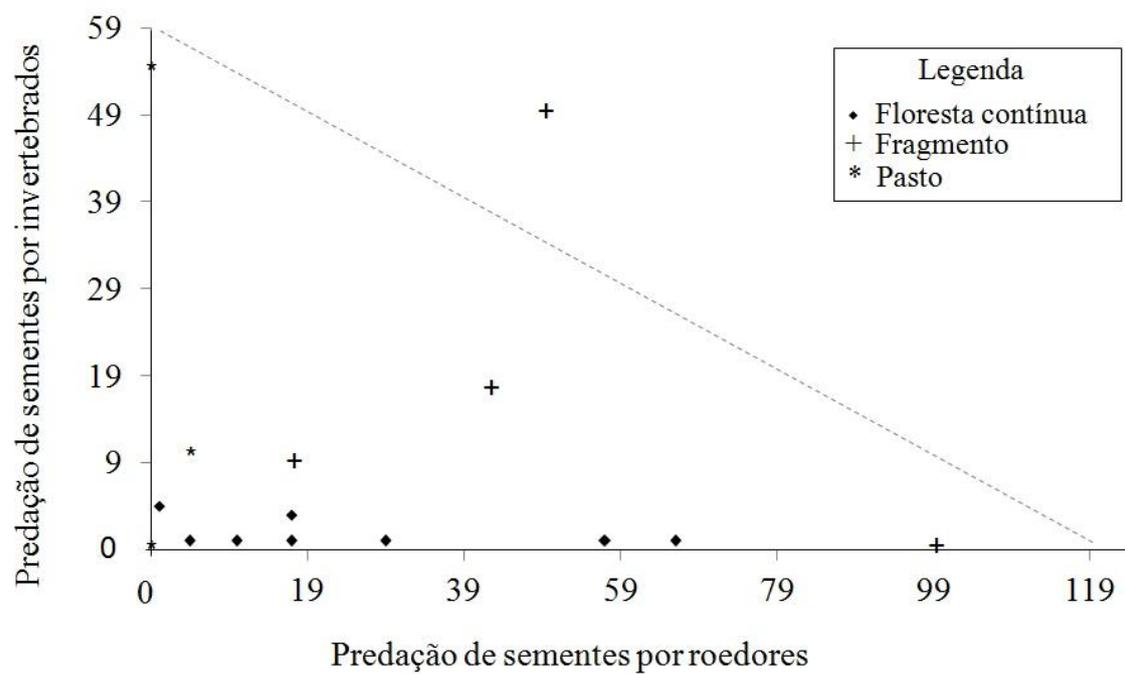


Figura 3. Relação entre predação de sementes da palmeira *Attalea dubia* por invertebrados e roedores em diferentes contextos ambientais. A linha tracejada mostra a expectativa caso houvesse efeito de compensação.

Conclusão Geral

Embora os mamíferos não pareçam ser imprescindíveis para a regeneração de *Attalea dubia* eles mostraram ter influência na distribuição espacial local da espécie. Os mamíferos de grande porte são conhecidos por desempenharem um importante papel na dispersão de sementes, principalmente sementes grandes, e acredita-se que na ausência desses mamíferos algumas plantas possam ser levadas à extinção local. Porém, com o presente trabalho foi possível observar que os mamíferos de pequeno porte, como esquilos, também são importantes para palmeiras como *A. dubia*. Dentro do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), onde há ocorrência de mamíferos de grande porte, quem parece governar a distribuição espacial da palmeira na escala de 0,5 ha são principalmente os mamíferos de pequeno porte. Assim, pode-se inferir que a importância dos mamíferos de pequeno porte em relação à eficiência no processo da dispersão de sementes esteja sendo subestimada mesmo para áreas bem conservadas. É importante ressaltar que os mamíferos de grande porte são insubstituíveis, pois são os únicos que podem promover a dispersão de sementes a longa distância. Porém os mamíferos de pequeno porte, que em geral não são considerados dispersores efetivos, também podem ser considerados importantes dispersores tanto em áreas fragmentadas como em áreas contínuas como o Parque Estadual Carlos Botelho, operando em pequenas escalas espaciais.

Attalea dubia é abundante mesmo em ambientes fragmentados e defaunados. Isso pode ser explicado pelo fato dessa palmeira ser considerada uma forte competidora, o que faz com que se torne dominante em áreas fragmentadas, como foi observado no local estudado. Alterações ambientais resultam em alterações nas interações entre animais e plantas, como a predação de sementes. As alterações na predação de sementes e alterações abióticas decorrentes da fragmentação parecem alterar a diversidade vegetal, de forma que algumas espécies, como *A. dubia*, tornam-se muito abundantes enquanto outras espécies podem ter sua abundância reduzida. O aumento na abundância de *A. dubia* verificado em áreas muito perturbadas e bordas de fragmentos pode ser decorrente da menor predação de sementes nestas áreas, pois invertebrados em fragmentos e na pastagem não parecem compensar a predação de sementes de *Attalea dubia* originalmente promovida por roedores. Além disso, é possível que a palmeira *A.*

dubia seja considerada uma espécie mais resistente à predação por invertebrados, resultando no aumento de abundância da palmeira.

Do ponto de vista prático este trabalho mostra a importância da conservação dos mamíferos de pequeno porte, na Mata Atlântica, que em geral não são considerados importantes na dispersão de sementes e na distribuição espacial de plantas de sementes grandes. Assim, sugere-se ao PECB e aos proprietários do fragmento estudado que em trabalhos de educação ambiental enfatizem, se possível, o papel de interações ecológicas entre mamíferos e plantas para o funcionamento do ecossistema e manutenção da floresta.

Referências

AGUIAR, A.V.; TABARELLI, M. Edge effects and seedling bank depletion: the role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 42, n.2, p. 158-166, 2010.

ALMEIDA, L. B.; GALETTI, M. Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. **Acta Oecologica**, v. 32, p. 180–187, 2007.

ALVARENGA, C. A. **Estudo de uma população de *Sciurus ingrami* Thomas, 1901 (Rodentia, Sciuridae) na reserva particular do Patrimônio Natural Serra do Caraça, Minas Gerais, Brasil.** 2002. 44 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia dos Vertebrados)-Pontifícia Universidade Católica, Belo Horizonte, MG, 2003.

ANDREAZZI, C. S. et al. Increased productivity and reduced seed predation favor a large-seeded palm in small Atlantic Forest Fragments. **Biotropica**, v. 44, n. 2, p. 237-245, 2012.

ANDREAZZI, C. S.; PIRES, A. S.; FERNANDEZ, F. A. S. Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, p. 554-574, 2009.

BAROT, S. et al. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. **Evolutionary Ecology Research**, v. 7, p. 1051-1065, 2005.

BAROT, S.; GIGNOUX, J. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? **Oikos**, v. 106, p. 185-192, 2004.

BLEHER, B.; BÖHNING-GAESE, K. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. **Oecologia**, v. 129, p. 385-394, 2001.

BORDIGNON, M.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. O serelepe *Sciurus ingrami* (Sciuridae: Rodentia) como dispersor do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae: Pinophyta). **Arquivos de Ciência Veterinária**, v. 3, p. 139-144, 2000.

BREWER, S. W.; REJMÁNEK, M. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical Forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 2, p. 165–174, 1999.

BURKEY, T. V. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen–Connell model. **Oecologia**, v. 97, p. 533–540, 1994.

CARSON, W. P. et al. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen–Connell hypothesis: a review and critique. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Ed.). **Tropical forest community ecology**. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2008. p. 210–241

CHAPMAN, C. A. et al. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 382-393, 2003.

CHRISTIAN, C. E. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. **Nature**, v. 413, p. 635-639, 2001.

CINTRA, R. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. **Journal Tropical Ecology**, v. 13, p. 641-658, 1997.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen–Connell model. **American Naturalist**, v. 124, p. 769–788, 1984.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: BOER, P. J.; GRADWELL, G.R. (Ed.). **Dynamics of populations**. Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298-313

CORDEIRO, N. J.; HOWE, H. F. Forest fragmentation severs mutualisms between seed dispersers and an endemic African tree. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States America**, v. 100, n. 24, p. 14052-14056, nov. 2003.

CORDEIRO, N. J.; HOWE, H. F. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. **Conservation Biology**, v. 15, p. 1733-1741, 2001.

CULLEN JR., L.; BODMER, R. E.; VALLADARES-PÁDUA, C. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. **Biological Conservation**, v. 95, p. 49-56, 2000.

DAUSMANN, K. H. et al. Improved recruitment of a lemur-dispersed tree in Malagasy dry forests after the demise of vertebrates in forest fragments. **Oecologia**, v. 157, p. 1 307-316, 2008.

DENSLOW, J. S.; NEWELL, E.; ELLISON, A. M. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. **Biotropica**, v. 23, n. 3, p. 225-234, 1991.

DIRZO, R.; MENDOZA, E.; ORTIZ, P. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. **Biotropica**, v. 39, p. 355–362, 2007.

DIRZO, R.; MIRANDA, A. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In. PRICE, L. et al. (Ed.). **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**, New York: Wiley-Interscience, 1991. p. 273-287

DOMINGUES, E. N.; SILVA, D. A. **Geomorfologia do Parque Estadual Carlos Botelho (SP)**. São Paulo, 1988. p. 71-105 (Boletim Técnico do Instituto Florestal, v. 42)

DONATTI, C. I. **Consequências da defaunação na dispersão e predação de sementes e no recrutamento de plântulas da palmeira brejaúva (*Astrocaryum aculeatissimum*) na Mata Atlântica**. 2004. 89 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas)-Escola Superior Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.

DONATTI, C. I.; GUIMARÃES JR, P. R.; GALETTI, M. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. **Ecological Research**, v. 24, p. 1187-1195, 2009.

DRACXLER, C. M.; PIRES, A. S.; FERNANDEZ, F. A. S. Invertebrate seed predators are not all the same: seed predation by bruchine and scolytine beetles affects palm recruitment in different ways. **Biotropica**, v. 43, p. 8-11, 2011.

- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-515, 2003.
- FARRIS-LOPEZ, K. et al. Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 429-438, 2004.
- FLEMING, T. H. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 91-109, 1987.
- FONSECA, G.A.B.; ROBINSON, J.G. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. **Biological Conservation** v. 53, p. 265-294, 1990.
- FORGET, P. M.; MILLERON, T. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. **Oecologia**, v. 87, p. 596-599, 1991.
- FORLANI, M. C et al. Herpetofauna of the Carlos Botelho State Park, São Paulo State, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, 2010.
- FRAGOSO, J. M. V. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. **Journal of Ecology**, v. 85, p. 519-529, 1997.
- FRAGOSO, J. M. V.; SILVIUS, K. M.; CORREA, J. A. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. **Ecology**, v. 84, p. 1998-2006, 2003.
- GALETTI, M. et al. Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1229-1241, 2009.
- GALETTI, M. et al. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic Forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 141-149, 2006.
- GALETTI, M.; PIZO, M. A.; MORELLATO, P. C. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CULLEN JR., L.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PADUA, C. (Ed.). **Métodos de estudo em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. Curitiba, Pr.: UFPR, 2000. 667p.

GALETTI, M.; ZIPPARRO, V. B.; MORELLATO, P. C. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. **Ecotropica**, v. 5, p. 115-122, 1999.

GASCON, C. et al. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological Conservation**, v. 91, p. 223-229, 1999.

GAUTIER-HION, A. et al. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. **Naturwiss**, v. 7, p. 303-314, 1985.

GENINI, J., GALETTI, M.; MORELLATO, L. P. C. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora (Jena)**, v. 204, p. 131-145, 2009.

GIACALONE-MADDEN, J.; GLANZ, W. E. ; LEIGH JR., E. G. Fluctuaciones poblacionales a largo plazo de *Sciurus panatensis* en relación con la disponibilidad de frutos. In. LEIGH, E. G. J., RAND, A. S.; WINDSOR, D. M. (Ed.). **Ecología de un bosque tropical**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1990. p. 331-336

GIVNISH, T. J. On the causes of gradients in tropical tree diversity. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 193-210, 1999.

GOMPPER, M. E. Population ecology of the white-nosed coati (*Narua narica*) on Barro Colorado Island, Panama. **Journal of Zoology**, v. 241, p. 441-455, 1996.

GUIMARÃES JR., P. R.; GALETTI, M.; JORDANO, P. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna. **PLoS ONE**, v. 3, n. 3, p. e1745, 2008.

HARMS, K. E. et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, p. 493-495, 2000.

HENRY, O. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in french Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 291-300, 1999.

HERRERA, C. M. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecological Monographs**, v. 64, p. 315–344, 1994.

HOWE, H. F. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. **Biological Conservation**, v. 30, p. 261-281, 1984.

HOWE, H. F.; MIRITI, M. N. When seed dispersal matters. **Bioscience**, v. 54, p. 651-660, 2004.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 13, p. 201-228, 1982.

HUBBELL, S. P. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos**, v. 35, p. 214–229, 1980.

HUBBELL, S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science**, v. 203, p. 1299–1309, 1979.

HULME, P. E.; KOLLMANN, J. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: FORGET, P.-M et al (Ed.). **Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment**. Wallingford, Oxfordshire: CABI Publishing, 2002.

HYATT, L. et al. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. **Oikos**, v. 03, p. 590-602, 2003.

JANSEN, P. A.; FORGET, P. M. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. In: BONGERS, E. (Ed.). **Dynamics and plant–animal interactions in a neotropical rainforest**. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 275-288

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, p. 501-528, 1970.

JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. 2nd ed. Wallingford, UK: Cabi, 2000. p. 125-166

JORDANO, P. et al. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: DUARTE, C.F. (Ed.). **Biologia da conservação**: essências. São Paulo: Rima, 2006. p. 411-436.

JORGE, M.L.S.P.; HOWE, H.F. Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central Amazon. **Oecologia**, v. 161, p. 709-718, 2009.

KAYS, R. The diet of the most frugivorous carnivore: food preference in kinkajous (*Potos flavus*). **Journal of Mammalogy**, v. 80, p. 589-599, 1999.

KILTIE, R. A. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). **Biotropica**, v. 13, p. 234-236, 1981.

KREBS, C. J. **Ecological methodology**. 2nd ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 1998.

LAMBERS, J. H. R.; CLARK, J. S.; BECKAGE, B. Density-dependant mortality and the latitudinal gradient in species diversity. **Nature**, v. 417, p. 732-734, 2002.

LAMBERT, J. E.; GARBER, P.A. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. **American Journal of Primatology**, v. 45, p. 9-28, 1998.

LEIGH JR., E. G.; DAVIDAR, P.; DICK, C.W. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, v. 36, p. 447-473, 2004.

LORENZI, H. **Palmeiras no Brasil**: exóticas e nativas. Nova Odessa, SP: Plantarum, 1996. 303 p.

LOVEJOY, T. E. et al. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: SOULE, M. E. (Ed.). **Conservation biology**: the science of scarcity and diversity. Sunderland: Sinauer Associates, 1996. P. 257-285

MANSON, R. H.; STILES, E. W. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. **Oikos**, v. 82, p.37-50, 1998.

MELO, F. P. L. et al. Small tent-roosting bats promote dispersal of larged-seed plants in a neotropical forest. **Biotropica**, v. 41, p. 737-743, 2009.

MIGUEL, J. R.; SILVA, M. A. M.; DUQUE, J. C. C. Levantamento de palmeiras (Arecaceae) cultivadas na Universidade do Grande Rio, *Campus I – Duque de Caxias*, Rio de Janeiro (Brasil). **Saúde & Ambiente**, v. 2, p. 26-36, 2007.

MORELLATO, L. P. C. et al. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.

NATHAN, R.; CASAGRANDE, R. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 733-746, 2004.

NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, p. 278-285, 2000.

NOTMAN, E. M.; VILLEGAS, A. C. Patterns of seed predation by vertebrate versus invertebrate seed predators among different plant species, seasons and spatial distributions. In: FORGET, P.-M. et al. (Ed.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Wallingford, Oxfordshire: CABI Publishing, 2002.

PACKER, A.; CLAY, K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. **Nature**, v. 404, p. 478-481, 2000.

PARDINI, R. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 2567-2586, 2004.

PASCHOAL, M.; GALETTI, M. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 27, p. 268-273, 1995.

PERES, C. A. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. **Conservation Biology**, v. 14, p. 240-253, 2000.

PERES, C. A. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. **Conservation Biology**, v. 15, p. 1490-1505, 2001.

PIMENTEL, D. S.; TABARELLI, M. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 36, p. 74-84, 2004.

PIRES, A. S. **Perda de diversidade de palmeiras em fragmentos de Mata Atlântica: padrões e processos**. 2006. 108 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas)-Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.

PIZO, M. A. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 559-577, 1997.

REITZ, R. Palmeiras. In: REITZ, R. (Ed.). **Flora ilustrada catarinense**. Itajaí, SC: Herbário Barbosa Rodrigues, 1974.

RIBEIRO, M. C. et al. The brazilian atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153, 2009.

ROMO, M.; TUOMISTO, H.; LOISELLE, B. A. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat dispersed rain forest tree. **Oecologia**, v. 140, p. 76-85, 2004.

SCARIOT, A. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 66-76, 1999.

SCARIOT, A. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. **Biotropica**, v. 32, p. 662-669, 2000.

SCHUPP, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio**, v. 108, p. 15-29, 1993.

SCHUPP, E. W. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. **Oikos**, v. 1, p. 71-78, 1998.

SCHUPP, E. W. The Janzen–Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. **American Naturalist**, v. 140, p. 526-530, 1992.

SCHUPP, E. W.; FUENTES, M. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. **Ecoscience**, v. 2, p. 267-275, 1995.

SILVA, M. G.; TABARELLI, M. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Oecologica**, v. 22, p. 259-268, 2001.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72-74, 2000.

SILVIUS, K. M. Frugivore-mediated interactions among bruchid beetles and palm fruits at Barro Colorado Island, Panama: implications for seed fate. In: FORGET, P.-M et al (Ed.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**, Wallingford, Oxfordshire: CABI Publishing, 2002.

SILVIUS, K. M.; FRAGOSO, J. M. V. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the Northern Amazon. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 1024-1032, 2002.

SILVIUS, K. M.; FRAGOSO, J. M.V. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. **Biotropica**, v. 35, p. 74-83, 2003.

SMYTHE, N. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. **Biotropica**, v. 21, p. 50-56, 1989.

SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1611-1632, 2004.

SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R. Spatial distribution of an under growth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Plant Ecology**, v. 164, n. 2, p. 141-155, 2002.

STEFFLER, C. A.; DONATTI, C. I.; GALETTI, M. Seed predation of *Attalea dubia* (Arecaceae) in an island in the Atlantic Rainforest of Brazil. **Palms**, v. 52, p. 133-140, 2008.

STEVENS, S. M.; HUSBAND, T. P. The influence of edge on small mammals: evidence from brazilian Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 85, p. 1-8, 1998.

STONER, K. E. et al. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. **Biotropica**, v. 39, p. 385-392, 2007.

TABARELLI, M. et al. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the brazilian Atlantic Forest. **Conservation Biology**, v. 19, p. 695-700, 2005.

TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419-1425, 2004.

THEIMER, T. C. Rodent Scatterhoaders as conditional mutualists. In: FORGET, P.M. et al (Ed.), **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment**. Wallingford, Oxfordshire: CABI Publishing, 2005. 426 p.

TOMAS, W. M.; MIRANDA, G. H. B. Uso de armadilhas fotográficas em levantamentos populacionais. In: CULLEN JR., L.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PADUA, C. (Ed.). **Métodos de estudo em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. (cidade): Fundação O Boticário; UFPR, 2003. 667 p.

TOWNSEND, C. R. Efeitos ecológicos da competição interespecífica. In: TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. (Ed.). **Fundamentos em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2006. 592 p.

TURNER, I. M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, p. 200-209, 1996.

VOLTOLINI, J. C. **Predação e dispersão de sementes de palmeiras por mamíferos na floresta Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, SP**. 2004. 75 f. Tese (Doutorado)-Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2004.

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

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, p. 1-14, 2002.

WRIGHT, S. J. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal and seed predation in a neotropical forest. **Conservation Biology**, v. 14, p. 227-239, 2000.

WRIGHT, S. J. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, p. 73-86, 2003.

WRIGHT, S. J.; DUBER, H. C. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. **Biotropica**, v. 33, p. 583-595, 2001.

WRIGHT, S. J.; HERNANDEZ, A.; CONDIT, R. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. **Biotropica**, v. 39, p. 363-371, 2007.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. New York: Prentice-Hall, 1999. 663 p.

ZONA, S.; HENDERSON, A. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. **Selbyana**, v. 11, p. 6-21, 1989.